

Ecología

La comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en diferentes usos de suelo del bosque tropical perennifolio de Veracruz, México

Arbuscular mycorrhizal fungi community in different land uses of a tropical rainforest in Veracruz, Mexico

América Baleón-Sepúlveda*, Viviana Rodríguez-Galicia, Carla Hudler, Irene Sánchez-Gallen, Manuel Casariego-Martínez, Guadalupe Barajas-Guzmán y Javier Álvarez-Sánchez

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Laboratorio de Ecología del Suelo, Edif. B- 1er piso, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: amebaleon@ciencias.unam.mx (A. Baleón-Sepúlveda)

Recibido: 31 diciembre 2020; aceptado: 15 julio 2021

Resumen

El cambio de uso de suelo afecta la permanencia de los bosques tropicales perennifolios (BTP) y provoca la alteración de las propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo. Nuestro objetivo fue analizar los cambios en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) asociados a sistemas manejados (cultivos y potreros) en Los Tuxtlas, Veracruz. Se seleccionaron 5 sitios por uso de suelo. Para esporas se recolectaron 5 muestras de suelo por sitio y de éstas se seleccionaron al azar 3 para cuantificar las estructuras extrarradicales, el ácido graso 16:1 ω 5 y la respiración fúngica; estas variables se asociaron a los cambios en las propiedades edáficas mediante un análisis de correspondencia canónica. La diversidad y riqueza de HMA fueron menores en el BTP con respecto al potrero y al cultivo. La tasa de respiración fúngica y la concentración del marcador de HMA de ácidos grasos fueron menores en los sistemas manejados, contrario a la producción del micelio extrarradical. Hubo un decremento de la concentración de nutrientes y pH en cultivos y potreros. Estos resultados muestran que los cambios en la comunidad de HMA en los sitios modificados pueden detectarse mediante variables funcionales y estructurales de estos simbioses.

Palabras clave: Diversidad; Cultivos; Potreros; Micorriza arbuscular

Abstract

Land use change affects the permanence of tropical rainforests (TRF) and causes the alteration of the chemical, physical and biological soil properties. The aim of this work was to analyze the changes in the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community associated with managed systems (crops and pastures). We selected 5 sites by land use in Los Tuxtlas, Veracruz. For spores, 5 soil samples were collected per site. Three of them were used for quantification of

extra-radical structures and, fatty acid 16: 1 ω 5 concentration, and for estimation of fungal respiration. These variables were associated with changes in soil properties by a canonical correspondence analysis. Diversity and richness were lower in the TRF than in pasture and crops. The fungal respiration rate and the concentration of fatty acids were lower in the managed systems, contrary to the production of the extraradical mycelium. There was a decrease in the nutrient content and pH in crops and pastures. These results showed that changes in the AMF community in the modified sites could be associated with the functional and structural variables of the AMF community.

Keywords: Diversity; Crops; Pastures; Arbuscular mycorrhizae

Introducción

Los bosques tropicales perennifolios (BTP) se encuentran bajo amenaza constante debido a la explotación de sus recursos y al cambio global. Dentro de las causas directas de amenaza se incluyen al cambio de uso del suelo, la sobreexplotación de los recursos, las especies invasoras, la contaminación ambiental y el cambio climático, que tienen como principal consecuencia la pérdida de biodiversidad (Millenium Ecosystem Assesment, 2005; O'Brian y Leichenko, 2005). El cambio de uso de suelo afecta la permanencia de los BTP, ya que implica la remoción total o parcial de la vegetación para el establecimiento de otras actividades (Semarnat, 2001). Lambin et al. (2003) reportan que la tasa de desaparición anual para estos ecosistemas es de 2.5×10^6 ha a escala global. En México, la tasa de deforestación de los bosques tropicales fue de 0.76% por año entre 1976 y 2000 (Mas et al., 2009). En particular, la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, constituye una de las zonas más deforestadas del país; durante la década de 1980 perdió alrededor del 84% de su cobertura vegetal debido a la expansión de los campos agrícolas y potreros, mientras, que la tasa de deforestación anual para el periodo entre 2006 y 2016 fue de 0.8% (Dirzo y García, 1992; Von Thaden et al., 2020).

El cambio en la cobertura vegetal y uso de suelo resulta en la alteración de las propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo, así como su productividad y almacenamiento de nutrientes (Hughes et al., 2000; Stürmer y Siqueira, 2011). La conversión de sistemas naturales a agrícolas y ganaderos genera un aumento en la temperatura del suelo, así como un decaimiento de los almacenes de C orgánico y nutrientes (N y P) y, en la composición y actividad de la biota del suelo (Bossio et al., 2005; Luo y Zhou, 2006). El cambio de uso de suelo promueve la erosión, la lixiviación de compuestos lábiles y disminuye la porosidad del suelo, lo cual se ve reflejado en valores más altos de densidad aparente y menores tasas de infiltración (Cram et al., 2015; de Souza Braz et al., 2013; Martínez y Zinck, 2004; Zimmermann et al., 2010).

Las prácticas antropogénicas tienen efecto sobre la comunidad microbiana en suelos agrícolas. El uso de

fertilizantes ricos en N promueve la acidificación del suelo, lo que modifica la composición de la comunidad microbiana, incluyendo la riqueza y abundancia de hongos en el suelo (Fageria et al., 2010; Grosso et al., 2016; Luo y Zhou, 2006; Obour et al., 2017; Robertson y Vitousek, 2009; Rousk et al., 2010; Wang, Zheng et al., 2015). Por otro lado, los cambios en la concentración de nutrientes esenciales como el N y el P pueden modificar los patrones de producción de esporas, de micelio extraradical y la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (Cruz-Paredes, 2013; Herrera-Peraza et al., 2011; Lauber et al., 2008; Pérez y Fuentes, 2009). De igual forma, el arado de la tierra y/o el sobrepastoreo generan cambios en la estructura y propiedades hidráulicas del suelo (Kabir, 2005; Pietola et al., 2005; Sylvia, 1992; Zimmermann et al., 2006). Asimismo, el arado de la tierra expone y rompe los agregados del suelo, lo que favorece los procesos de descomposición, la emisión de CO₂ a la atmósfera y reduce el contenido de C y N en el suelo a largo plazo (Brady y Weil, 2017; Cruz-Ruiz et al., 2012).

Todos estos cambios en el suelo podrían influir en la actividad y composición de los HMA. Estos hongos desempeñan un papel fundamental en casi todos los ecosistemas terrestres al formar una relación mutualista con las plantas, conocida como micorriza arbuscular (Smith y Read, 2008). La mayoría de las especies arbóreas tropicales dependen de los HMA (McGuire et al., 2008). La asociación con HMA tiene efectos positivos en la productividad, ya que reduce la pérdida de nutrientes al promover su incorporación a la biomasa viva (Simard et al., 2012). La actividad de estos hongos simbiotes se encuentra influenciada por las condiciones ambientales, la temporalidad y las plantas hospederas (Bever et al., 2001).

El cambio de uso de suelo es uno de los factores de alteración del paisaje más importante en el trópico húmedo (Chapin et al., 2011; Gibbs et al., 2010). Ante la importancia que tienen los HMA en la biota del suelo, hemos explorado los cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo, derivados de distintos usos del suelo sobre la estructura y funcionalidad de la comunidad de HMA. Con base en lo anterior, nuestro objetivo fue analizar estos cambios a través de las estructuras extraradicales (esporas y micelio),

la cuantificación de su biomarcador específico (ácido graso 16:1 ω 5) y la estimación de la respiración fúngica en relación a los cambios en las propiedades del suelo en 2 sistemas manejados (cultivos y potreros), teniendo al bosque maduro (BTP) como referencia.

Esperamos una disminución de la biomasa (ácido graso 16:1 ω 5) y diversidad de HMA, así como de la respiración fúngica en los suelos agrícolas en respuesta a una modificación en el microclima (aumento de temperatura) y a la disminución de humedad del suelo y concentración de nutrientes en el suelo. Por otro lado, se espera que los potreros presenten valores de densidad aparente altos y limiten la actividad y abundancia de los HMA. El estrés causado por las prácticas agropecuarias promoverá la producción de esporas y la colonización, y modificará la composición de HMA en relación al BTP. En cambio, las condiciones edáficas del BTP favorecerán la biomasa y diversidad de HMA, la longitud de micelio, así como la producción de CO₂ de la biomasa fúngica.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (RBLT), localizada en el suroeste del estado de Veracruz, México. Sus coordenadas geográficas son: 18°10' y 18°45' N, 94°42' y 95°27' O (fig. 1). El clima de la región es cálido-húmedo (Aw), el promedio de temperatura máxima es de 27.3 °C y temperatura mínima de 21.5 °C, con una precipitación media anual mayor a 4,500 mm. Aun cuando hay un régimen de precipitación constante durante todo el año, se presenta una estacionalidad, en donde de junio a febrero es considerada la temporada de lluvias y de marzo a mayo la de secas (IBUNAM, 2016). En la región de Los Tuxtlas abundan los suelos de origen volcánico, de material parental como basalto, andesitas y cenizas volcánicas. Los suelos que competen a este estudio son los Andosoles; suelos jóvenes con textura franco-arcillosa (CR), que poseen alto contenido de materia orgánica, alta capacidad para retener agua, microporosidad muy alta y friables (Acevedo-Rojas, 2017; Conanp/Semarnat, 2006; Flores-Delgadillo, 1999; IUSS Working Group WRB, 2015). La vegetación ha sido clasificada como bosque tropical perennifolio (Castillo-Campos y Laborde, 2004). Dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (UNAM) se encuentra el fragmento de BTP mejor conservado y más extenso de la región, con más de 500 ha (Guevara, 2010). En la zona, la remoción de la cobertura vegetal original se realiza para el establecimiento de potreros y campos agrícolas, lo que ha ocasionado que el paisaje sea un mosaico compuesto de vegetación natural, cultivos, pastizales y áreas en proceso de regeneración (Von Thaden et al.,

2020). Los potreros son pastizales inducidos utilizados como alimento en la crianza de ganado vacuno en donde predomina *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R. D. Webster, comúnmente denominado “pasto insurgente”. Este uso de suelo predomina sobre los otros en la zona y se estima que cubre el 55% del territorio de la Reserva (Conanp/Semarnat, 2006). Finalmente, para los cultivos, la preparación del terreno previa a la siembra se realiza de manera manual y se cultiva una sola especie vegetal por temporal, principalmente es maíz, chile o sandía. Tanto los cultivos como los potreros se caracterizan por tener suelos de textura arcillosa (Acevedo-Rojas, 2017).

Las muestras de suelo se recolectaron durante la época de lluvias (septiembre 2015). Se realizó un muestreo en 3 usos de suelo: BTP, potrero y cultivo. Se seleccionaron 5 sitios para cada uso de suelo. En cada sitio se recolectaron 5 muestras de suelo superficial (20 cm de profundidad), tomadas con un nucleador de 12 × 20 cm dentro de un área de 0.1 ha para determinar la diversidad de HMA. Para el resto de los análisis se seleccionaron al azar 3 muestras de las 5 tomadas en campo. Cada muestra fue colocada en bolsas de plástico y almacenada a 4 °C para su posterior análisis. En el laboratorio, el suelo se tamizó con una malla de 2 mm y se separaron las raíces.

La humedad del suelo se determinó a través del método gravimétrico a partir de una submuestra de 50 g de suelo, secada a 105 °C hasta peso constante. La densidad aparente se midió a partir de la relación del peso seco y un volumen conocido (cilindro del nucleador: 100 cm³). El pH del suelo se determinó en agua desionizada utilizando una relación 2:1 y con ayuda de un potenciómetro. El carbono total del suelo (Ct) se estimó a partir del método de combustión seca, utilizando un analizador de carbono orgánico automatizado (Shimadzu, Modelo TOC-VCSH), con una unidad de combustión de muestras sólidas (Shimadzu, Modelo SSM-5000A) y el nitrógeno total (Nt) por medio de digestión ácida en H₂SO₄ concentrado, con el método de Micro-Kjeldahl con un destilador con arrastre de vapor (Anderson e Ingram, 1993; Skjemstad y Baldok, 2007). El NO₃⁻ y NH₄⁺ se estimaron mediante extracción con KCl 2M; el NO₃⁻ se determinó por espectrofotometría (Maynard y Kalra, 2008; Technicon Instrument Corporation, 1971). El fósforo disponible (PO₄⁻) se determinó a través de la técnica de Bray (Bray y Kurtz, 1945).

De cada una de las 5 muestras de suelo se pesaron 100 g y se extrajeron las esporas a través de la técnica de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua (3,500 r.p.m.) y sacarosa al 40% (modificada de Brundrett et al., 1996). Las esporas fueron montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico lactoglicerol (PVLG) y reactivo de Melzer. La identificación taxonómica se realizó, considerando características morfológicas como

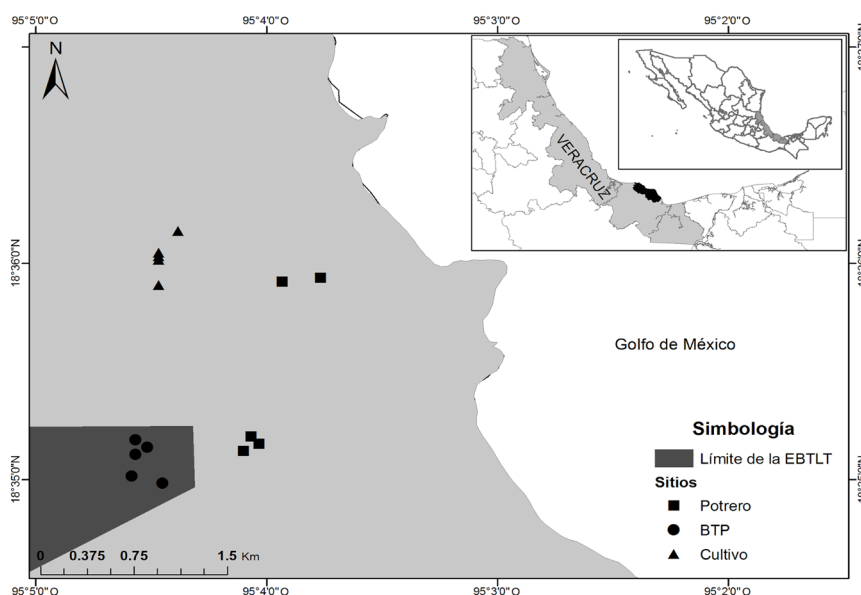


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo para cada uso de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Los círculos representan sitios de BTP, los cuadros potreros y los triángulos cultivos. Elaborado con base en la carta topográfica E15A63 Nueva Victoria, Serie III, INEGI (2016): EBTLT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

el color, tamaño, tipo de hifa, escudos de germinación y consistencia, arreglo, ornamentación y reacción al reactivo Meltzer. Las características observadas se compararon y contrastaron contra las incluidas en descripciones especializadas de las especies; en particular, la información del INVAM (<https://invam.wvu.edu/>) y la página electrónica de Janusz Blazkowski (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/>). El arreglo taxonómico de las especies se hizo con base en la clasificación propuesta por Schüßler y Walker (2010). Las laminillas se depositaron en la colección de hongos TLXM del herbario del Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas (CICB) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

En este estudio, reportamos la riqueza y abundancia de especies de HMA a partir de la identificación de esporas. Se realizó el conteo de las esporas presentes en cada muestra para obtener la abundancia por especie; para esto se consideraron únicamente aquellas intactas y saludables. La riqueza de especies de HMA se determinó a partir del conteo directo del número de especies encontradas en cada muestra. A partir de estos datos se calculó la diversidad para cada uso de suelo mediante el índice de Shannon-Wiener. Se elaboraron curvas de acumulación de especies para evaluar el esfuerzo de muestreo y estimar la riqueza de especies por uso de suelo, el resultado se comparó con el estimador de riqueza jackknife 1 por presentar menor sesgo y mayor exactitud (López-Gómez

y Williams-Linera, 2006). Esto se realizó en el programa EstimateS versión 9.1.0. (Colwell, 2016). Las especies de HMA se clasificaron de acuerdo con su frecuencia de aislamiento, la cual se calculó dividiendo el número de muestras en las que apareció una especie dada entre el total de muestras de suelo (Zhang et al., 2004). La clasificación fue la siguiente: especie dominante ($> 50\%$), especie muy común (entre 31 y 50%), especie común (entre 11 y 30%) y especie rara ($\leq 10\%$). Las especies se clasificaron como generalistas si se detectaron en todos los usos de suelo, intermedias si se detectaron en 2 y exclusivas si fueron registradas en un solo uso de suelo (Zhang et al., 2004).

Atributos de la comunidad de HMA. Se separaron las raíces del suelo de forma manual y con ayuda de un tamiz (malla 2 mm). El micelio extrarradical se cuantificó usando la técnica de Miller y Jastrow (2000), considerando las modificaciones por Jasso (2010) y Sánchez de Prager et al. (2010). Para evaluar el porcentaje de colonización se tiñeron las raíces con el método de azul de tripano para posteriormente cuantificar las estructuras intrarradicales con la técnica de Phillips y Hayman (1970).

Para la extracción de ácidos grasos totales de la célula (WCFA) las muestras de cada uso de suelo (20 g), se mantuvieron congeladas; se utilizó la técnica modificada de Sasser (1990) a partir de 1 g de suelo. El ácido 16:1 ω 5 fue identificado con el uso de un cromatógrafo de gases (Agilent 5973) acoplado a un detector de masas, con base

en su masa molecular y el tiempo de retención con relación a un estándar interno (19:0 ácido nonadecanoico metil éster) (Gavito y Olsson, 2003; Olsson et al., 2003; Zelles, 1997). La concentración total del marcador 16:1 ω 5 se reporta en nmoles g⁻¹. El 16:1 ω 5 es altamente específico (Olsson et al., 1999) y es considerado dominante en el almacén de lípidos de los HMA (Gavito y Olsson, 2003).

La respiración fúngica se determinó por medio de una modificación del método de Isermeyer (1952), el cual consiste en la incubación del suelo en un sistema cerrado. Se mezcló y homogeneizó una porción del suelo de 3 muestras tomadas en campo con el fin de obtener una mezcla compuesta, de la cual se tomaron 3 submuestras de 50 g. Previo a la incubación, se añadió ácido láctico al 85% a cada submuestra de suelo con la finalidad de inhibir la actividad bacteriana (Hernández-Rosales, 2016; Wang, Chang et al., 2015). El CO₂ producido fue atrapado en una solución de hidróxido de sodio (NaOH) 0.05 M. Con la finalidad de tener muestras testigo (control) se incubaron frascos con NaOH sin muestras de suelo. Una vez finalizado el periodo de incubación, se retiraron las muestras de suelo y se agregó cloruro de bario (BaCl₂) 0.5 M, para precipitar el CO₂ atrapado como carbonatos y 4 gotas de fenofaleína a la solución de NaOH. Esta solución se tituló con ácido clorhídrico (HCl) 0.05 M (Alef y Nannipieri, 1995). La cantidad de CO₂ se determinó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{CO}_2 \text{ (mg)/SW/t} = (\text{V}_0 - \text{V}) (1.1) / \text{dwt},$$

donde SW = peso seco de la muestra de suelo (50 g), t = tiempo de incubación (3 días), V₀ = volumen (ml) de HCl utilizado en la muestra testigo, V = volumen (ml) de HCl utilizado en la muestra con suelo, dwt = peso seco de 1 g de suelo húmedo y 1.1 = factor de conversión (1 ml NaOH 0.05 M equivale a 1.1 mg de CO₂).

Análisis estadísticos. Se contrastó la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk, así como la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene. Cuando la distribución de los datos no fue normal (longitud de micelio y la colonización intrarradical), fueron transformados mediante la función de logaritmo natural. Si con la transformación no se normalizaron, se procedió a utilizar estadísticos para datos no paramétricos, este fue el caso de la abundancia de esporas, riqueza y diversidad de HMA, así como de la concentración de ácidos grasos.

Para determinar si existían diferencias significativas entre los usos de suelo en las variables evaluadas, se realizó un análisis de varianza (Anova) de una vía con la función aov de la paquetería básica de R. Posteriormente, para identificar las diferencias entre grupos se utilizó una prueba post hoc de Tukey ($\alpha = 0.05$) mediante la función HDS.test

de la paquetería agricolae. En el caso de los datos que no presentaron una distribución normal, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para identificar las diferencias entre grupos y una prueba post hoc de suma de rangos de Wilcoxon para identificar diferencias significativas. Finalmente, se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC) para determinar la tendencia de comportamiento de todas las propiedades físicas y químicas del suelo pH, Ct (%), MOS (%), Nt (%), NO₃⁻ (mg kg⁻¹), NH₄⁺ (mg kg⁻¹), PO₄⁻ (mg kg⁻¹) y la comunidad de HMA utilizando la función cca de la paquetería VEGAN - R 3.6.0 (R Development Core Team, 2019). Todos los análisis se realizaron con el software R 3.6.0 (R Development Core Team, 2019). Las diferencias se consideraron significativas a $p < 0.05$.

Resultados

Se observaron diferencias significativas entre los usos de suelo en relación a las propiedades físicas del suelo (tabla 1). La humedad del suelo ($F_{(2,12)} = 105.4, p < 0.0001$) presentó diferencias significativas; los valores más altos se registraron en el BTP, mientras que los valores más bajos se presentaron en los cultivos. Los potreros presentaron valores intermedios. Los valores de densidad aparente más altos se presentaron en los cultivos ($F_{(2,42)} = 10.02, p < 0.01$) y los valores más bajos en BTP.

En relación con las propiedades químicas del suelo, se observó un decremento en el pH ($F_{(2,42)} = 40.53, p < 0.0001$) y el P disponible ($F_{(2,42)} = 10.78, p = 0.0001$), presentándose los valores más bajos en los cultivos y los valores más altos en el BTP. El Ct presentó una tendencia similar con los valores más altos en el BTP ($F_{(2,42)} = 5.012, p = 0.01$). Por otro lado, el Nt no presentó diferencias entre los usos de suelo ($F_{(2,42)} = 3.672, p = 0.03$), mientras que las formas disponibles presentaron los valores más bajos en los potreros y en los cultivos; concentración de NO₃⁻ ($F_{(2,42)} = 29.61, p < 0.0001$) y NH₄⁺ ($F_{(2,42)} = 7.983, p = 0.001$).

Se identificaron 32 especies de HMA en total (tabla 2), pertenecientes a 12 géneros. Los géneros con más especies fueron: *Acaulospora* (9), *Glomus* (5), *Diversispora* (3) y *Funneliformis* (3). Las especies más abundantes fueron *Funneliformis geosporum* y *Claroideoglomus etunicatum*. Nueve especies (28%) se encontraron en todos los usos de suelo por lo que fueron clasificadas como generalistas: *Acaulospora mellea*, *A. morrowiae*, *A. spinosa*, *Claroideoglomus claroideum*, *C. etunicatum*, *F. geosporum*, *Funneliformis mosseae*, *Gigaspora gigantea* y *Septoglomus constrictum*, 7 se clasificaron como intermedias (22%) y 16 exclusivas (50%) (fig. 2). El mayor número de especies exclusivas se registró en el cultivo (6 especies), el BTP y el potrero presentaron 5

especies exclusivas cada uno. En el BTP se registraron 15 especies, mientras que en cultivo y potrero se registraron 22 y 20 especies, respectivamente. El BTP tuvo la menor riqueza de especies con un promedio de 2 especies por muestra ($H = 18.934$, $gl = 2$, $p < 0.001$) (fig. 3).

La abundancia total de esporas en el cultivo fue casi 6 veces mayor que en el BTP (fig. 3); la abundancia de esporas presentó diferencias significativas ($H = 12.623$, $gl = 2$, $p = 0.001$) entre BTP (9.7 esporas 100 g^{-1} suelo) y potrero (42.4 esporas 100 g^{-1} suelo). El potrero mostró la mayor diversidad ($H = 0.92$), seguido del cultivo (0.67) y el BTP (0.41); este último presentó una diversidad promedio significativamente menor en relación a los otros usos de suelo ($H = 14.438$, $gl = 2$, $p < 0.001$). En todos los casos, las curvas de acumulación de especies no alcanzaron la asíntota con el muestreo realizado y los valores se mantuvieron por debajo del número de especies estimadas de HMA por jackknife 1, que fueron de 21 para BTP, 25 en potrero y 27 en cultivo (fig. 4).

El micelio extrarradical presentó los valores más altos en los potreros y los menores en los cultivos ($F_{(2-42)} = 119.6$, $p < 0.001$). Por otro lado, el cultivo y potrero presentaron valores de colonización significativamente mayores en comparación con el BTP ($F_{(2-42)} = 79.97$, $p < 0.001$).

Se observó una mayor concentración de ácidos grasos en los suelos del BTP, seguido de los potreros, mientras que los cultivos presentaron los valores más bajos ($X^2_{(2)} = 8.95$, $p = 0.01$) (tabla 3). Los valores de respiración fúngica más altos se registraron en el BTP y los potreros; éstos no fueron significativamente distintos entre sí. Los

cultivos presentaron los valores más bajos ($F_{(2-12)} = 17.99$, $p < 0.001$).

Análisis integral de la comunidad de HMA. En el CCA, los primeros 2 ejes explicaron 60.67% de varianza total. Las variables que contribuyeron más a explicar la variación de los datos fueron para el primer componente: de manera positiva la densidad aparente del suelo y de manera negativa la humedad del suelo. Para el segundo componente fueron: de manera positiva, la concentración de nitratos y amonio; de manera negativa, el pH. Se detectó una tendencia entre los sitios a agruparse según el uso de suelo. Los sitios correspondientes al BTP se agruparon en torno a los valores más altos de las variables del suelo y la mayoría de las especies del género *Acaulospora*. En los potreros las especies asociadas son principalmente del género *Glomus*. Por otro lado, los cultivos se asociaron a valores altos de densidad aparente; en este uso de suelo no se observó una tendencia de asociación en relación a las especies de HMA (fig. 5).

Discusión

En la región de Los Tuxtlas, el cultivo fue el uso de suelo que presentó más diferencias en torno a las propiedades físicas y químicas del suelo en relación con el BTP, mientras que los potreros presentaron valores intermedios. Se observó un decremento de la concentración de Ct , PO_4^- , Nt , NO_3^- , NH_4^+ y pH en los cultivos y potreros en relación con el BTP. Lo anterior coincide con lo ya reportado referente al efecto negativo que las prácticas agropecuarias tienen sobre las propiedades físicas y químicas de los

Tabla 1

Valores promedio y desviación estándar de las propiedades físicas y químicas del suelo en los sitios de estudio en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Bosque tropical perennifolio (BTP), potreros (P) y cultivos (C).

Variable	BTP	P	C
Humedad del suelo*** ($\text{g H}_2\text{O g}^{-1}$)	$0.58 \pm 0.05\text{a}$	$0.49 \pm 0.04\text{b}$	$0.32 \pm 0.00\text{c}$
Densidad aparente** (g suelo cm^3)	$0.83 \pm 0.07\text{b}$	$0.95 \pm 0.15\text{ab}$	$1.12 \pm 0.04\text{a}$
pH***	$6.09 \pm 0.32\text{a}$	$5.81 \pm 0.16\text{b}$	$5.4 \pm 0.07\text{c}$
Carbono total* (%)	$4.99 \pm 2.18\text{a}$	$3.7 \pm 0.69\text{b}$	$3.49 \pm 0.31\text{b}$
PO_4^- *** (mg kg^{-1})	$3.05 \pm 2.09\text{a}$	$0.95 \pm 1.27\text{b}$	$0.66 \pm 0.44\text{b}$
N total* (%)	$0.39 \pm 0.12\text{ab}$	$0.32 \pm 0.06\text{b}$	$0.33 \pm 0.02\text{ab}$
NO_3^- *** (mg kg^{-1})	$15.8 \pm 4.15\text{a}$	$6.52 \pm 1.43\text{b}$	$9.2 \pm 1.37\text{b}$
NH_4^+ *** (mg kg^{-1})	$32.3 \pm 10.48\text{a}$	$22.48 \pm 3.55\text{b}$	$23.27 \pm 4.19\text{b}$

Valores de significancia: $p \leq 0.0001 = \text{***}$, $p \leq 0.001 = \text{**}$, $p \leq 0.05 = \text{*}$. Los valores dentro de cada fila seguidos por la misma letra no son estadísticamente significativos.

Tabla 2

Identidad taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Clasificación de acuerdo con su frecuencia de aparición en los 3 usos de suelo: bosque tropical perennifolio (BTP), potreros (P) y cultivos (C).

Nomenclatura taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares	BTP	P	C
Archaeosporales			
Ambisporaceae			
<i>Ambispora gerdemanni</i> (S.L. Rose, B.A. Daniels et Trappe) C. Walker, Vestberg et A. Schüßler	-	-	C
Diversisporales			
Acaulosporaceae			
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe et Gerd	R	-	-
<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu et Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton et Bever	-	C	MC
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. et Trappe	-	-	C
<i>Acaulospora mellea</i> Spain et N.C. Schenck	R	C	C
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain et N.C. Schenck	R	MC	C
<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. et S. Toro	-	C	-
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	MC	-	-
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker et Trappe	C	C	C
<i>Acaulospora</i> sp. 3*	R	-	-
Diversisporaceae			
<i>Diversispora eburnea</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz et J.B. Morton) C. Walker et A. Schüßler	-	C	R
<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeiff., C.Walker et Bloss) C. Walker et A. Schüßler	-	C	R
<i>Diversispora trimurales</i> (Koske et Halvorson) C. Walker et A. Schüßler	R	-	-
Gigasporaceae			
<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall et L.K. Abbott	-	R	C
<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson et Gerd.) Gerd. et Trappe	R	R	R
<i>Racocetra aff. castanea</i> (C. Walker) Oehl, F.A. Souza et Sieverd	-	R	C
<i>Racocetra aff. persica</i> (Koske et C. Walker) Oehl, F.A. Souza et Sieverd	-	-	R
<i>Scutellospora cerradensis</i> Spain et J. Miranda	-	-	R
<i>Scutellospora pellucida</i> (T.H. Nicolson et N.C. Schenck) C. Walker et F.E. Sanders	-	-	R
Glomerales			
Claroideoglomeraceae			
<i>Claroideoglomus claroideum</i> (N.C. Schenk et G. S. Sm.) C. Walker et A. Schüßler	C	R	C
<i>Claroideoglomus etunicatum</i> (W.N. Becker et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler	C	D	MC
Glomeraceae			
<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler	C	D	D
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson et Gerd.) C. Walker et A. Schüßler	R	R	R
<i>Funneliformis verruculosum</i> (Blaszk.) C. Walker et A. Schüßler	C	-	-
<i>Glomus aggregatum</i> N.C. Schenck et G.S. Sm.	-	R	R
<i>Glomus aureum</i> Oehl et Sieverd	-	R	-
<i>Glomus macrocarpum</i> Tul. et C. Tul.	-	C	-
<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. et Oehl	-	R	-
<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck et G.S. Sm	-	R	-

Tabla 2. Continúa

Nomenclatura taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares	BTP	P	C
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. et B.K. Bakshi	R	-	R
<i>Septoglomus constrictum</i> (Trappe) Sieverd., G.A. Silva et Oehl	R	C	C
Paraglomerales			
Paraglomeraceae			
<i>Paraglomus occultum</i> C. Walker	-	-	C

* Especie no descrita. D = Dominante; MC = muy común; C = común; R = rara.

Tabla 3

Variables funcionales de la comunidad de HMA en los sitios de estudio en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Bosque tropical perennifolio (BTP), potreros (P) y cultivos (C).

Variable	BTP	P	C
Micelio extrarradical*** (m ² g ⁻¹)	7.32 ± 1.13b	18.65 ± 1.66a	4.50 ± 0.31c
Colonización intrarradical*** (%)	70.11 ± 9.98b	92.62 ± 4.41a	91.11 ± 4.74a
Concentración del ácido graso 16:1ω5** (nmol g ⁻¹)	0.05 ± 0.04a	0.04 ± 0.02b	0.01 ± 0.00c
Respiración fúngica*** (mg CO ₂ g ⁻¹ día ⁻¹)	0.11 ± 0.00a	0.10 ± 0.00a	0.08 ± 0.01b

Valores de significancia: $p \leq 0.0001 = ***$, $p \leq 0.001 = **$, $p \leq 0.05 = *$. Los valores dentro de cada fila seguidos por la misma letra no son diferentes estadísticamente.

suelos (Parr y Hornick, 1992; Queitsch et al., 2005). El establecimiento de cultivos y potreros tiende a disminuir el contenido de nutrientes en el suelo, debido a la remoción parcial o total de los residuos vegetales (Campos, 2010; Chapin et al., 2011). Lo anterior, resulta en una mayor exposición solar y, por ende, en un aumento de la temperatura y una disminución del contenido de humedad en el suelo (Dinesh et al., 2003; Potthast et al., 2012). Con respecto al contenido de materia orgánica y el contenido de humedad, en el suelo decrecen, el flujo de nutrientes disminuye y, por consiguiente, las tasas de descomposición y respiración. Esto podría explicar la reducción promedio observada de 29.42% de la producción de CO₂ por parte de la biomasa fúngica en los cultivos respecto al BTP como lo reportado por Sheng et al. (2010), quienes reportan una reducción de 50% de la respiración del suelo anual tras la conversión de BTP a campos agrícolas. Estos autores atribuyen esta disminución a la reducción en el contenido de C orgánico del suelo, así como a una disminución en las entradas de nutrientes y a la alteración de la estructura del suelo derivado del arado de la tierra, el uso de fertilizantes y la remoción de los residuos vegetales. En este estudio, los cultivos presentaron una reducción del Ct del ~ 30% en relación al BTP.

El sobrepastoreo y prácticas de manejo como el arado de la tierra aumentan la densidad aparente, disminuyen la porosidad y alteran el movimiento de agua y oxígeno dentro del suelo (Brady y Weil, 2017; Dinesh et al., 2003; Geissen et al., 2009; Zimmermann et al., 2010). Sin embargo, los potreros evaluados no presentaron valores de densidad aparente mayores a 1.2 mg m⁻³, lo que sugiere un nivel de compactación medio-bajo (Siebe et al., 2016). En estos sitios predomina el pasto insurgente (*U. brizantha*), el cual, por su historia de vida, soporta alta exposición a luz solar lo que deriva en alta producción y almacenamiento de C en la biomasa vegetal (Pedreira, 2006). *Urochloa brizantha* ha sido empleada en fitorremediación de suelos contaminados y degradados debido a que estimula la actividad y diversidad microbiana mediante la abundancia, expansión y exploración de sus raíces, además, incrementa la concentración de Ct, Nt y P disponibles (Pérez Brandan et al., 2017; Pizarro et al., 2013). Lo anterior, puede explicar por qué la respiración fúngica no presentó diferencias entre el potrero y el BTP. En relación a la riqueza de HMA, estos hongos tienden a mostrar afinidad por las especies de pastos (*Poaceae*) y se ha reportado una relación positiva entre la riqueza de HMA, con predominio de Glomeraceae y Acaulosporaceae, en suelos mexicanos bajo el efecto de

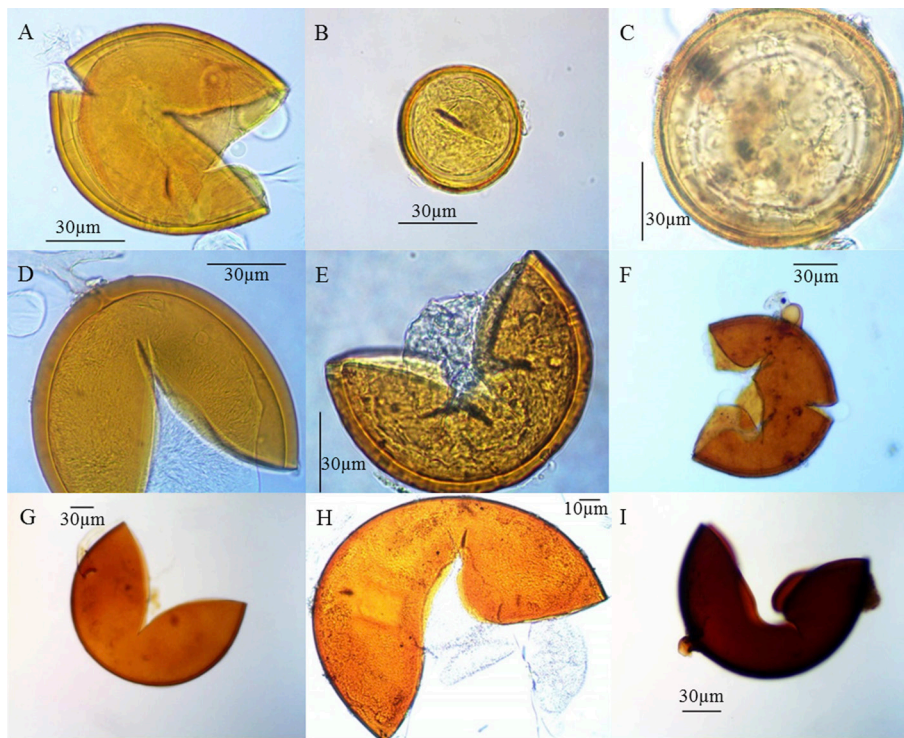


Figura 2. Esporas presentes en los 3 usos de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. A, *Acaulospora mellea*. B, *A. morrowiae*. C, *A. spinosa*. D, *Claroideoglomus claroideum*. E, *C. etunicatum*. F, *Funneliformis geosporum*. G, *F. mosseae*. H, *Gigaspora gigantea*. I, *Septogloium constrictum*.

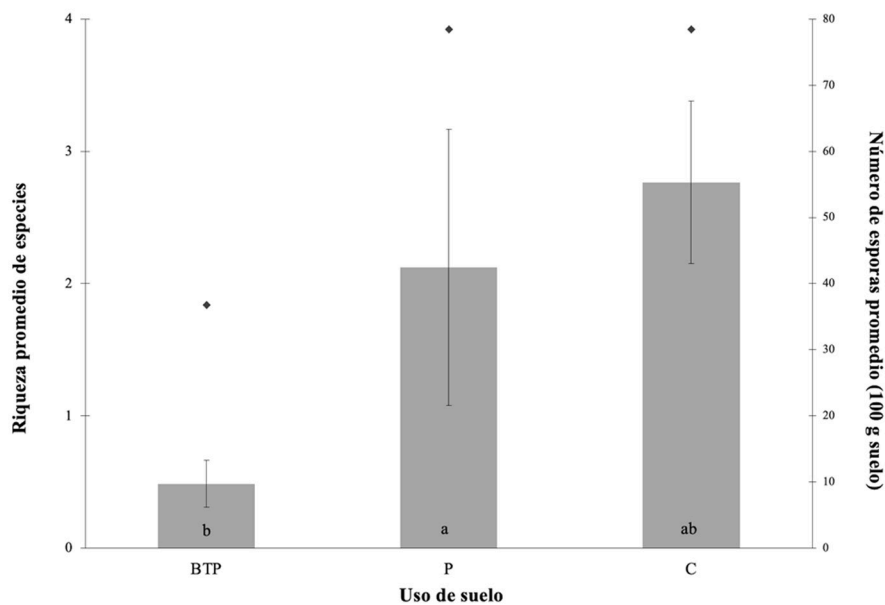


Figura 3. Riqueza promedio de especies (puntos) y abundancia promedio de esporas (barras) de hongos micorrizógenos arbusculares registradas en cada uso de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz: BTP = bosque tropical perennifolio, P = potrero y C = cultivo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

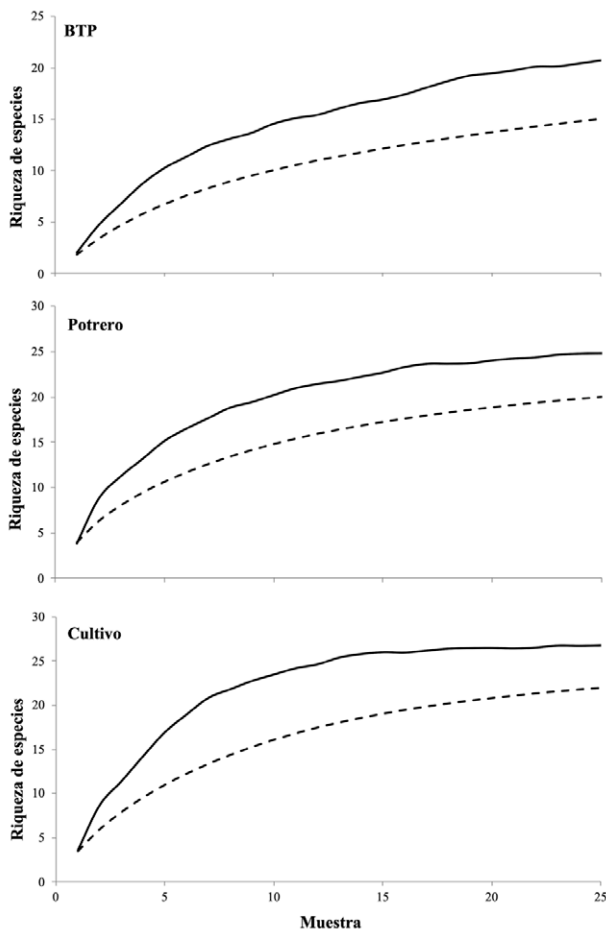


Figura 4. Curvas de acumulación de especies de hongos micorrizógenos arbusculares observadas (líneas punteadas) y estimadas de jackknife 1 (líneas sólidas) para cada uso de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz: BTP = bosque tropical perennifolio.

U. brizantha (Álvarez-Lopezello et al., 2019; Gollotte et al., 2004; Suharno et al., 2017). Por otro lado, Hart y Reader (2002) determinaron que las plantas remanentes en potreros y cultivos tienden a darle prioridad al desarrollo de estructuras intrarradicales, lo cual coincide con los altos porcentajes de colonización y micelio registrados en este estudio.

El número de especies reportadas en este estudio es inferior a las 43 y 44 especies reportadas anteriormente en la zona de estudio (Sánchez-Gallen, 2011; Varela et al., 2009). *Acaulospora* es el género con el mayor número de especies seguido de *Glomus*, similar a lo reportado en otros ecosistemas tropicales y en ambientes manejados (Álvarez-Sánchez et al., 2017; Lovelock et al., 2003;

Oehl et al., 2003; Pereira et al., 2014). Cabe mencionar que las curvas de acumulación de especies indican que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para ninguno de los sistemas estudiados, por lo que aún es posible encontrar más especies que las registradas en todos los usos de suelo de este trabajo. Sin embargo, fue posible determinar la biomasa de HMA con apoyo de métodos adicionales, como la cuantificación de ácidos grasos.

Se registró un mayor número de especies de Glomerales en los potreros, particularmente las especies *C. etunicatum* y *F. geosporum* fueron dominantes de acuerdo a la frecuencia de aislamiento. *Glomus aureum*, *G. macrocarpum*, *G.s spinuliferum* y *G.s tortuosum* sólo se encontraron en este uso de suelo. Especies dentro de la familia Glomeraceae son consideradas con estrategia de vida ruderal, que pueden persistir ante condiciones de disturbio como la ruptura física de la estructura del suelo y la muerte repentina del hospedero, lo cual podría explicar su presencia en los potreros (Chagnon et al., 2013). No obstante, estudios previos han reportado la dominancia del género *Glomus* en un amplio rango de ecosistemas y usos de suelo (Bordoloi et al., 2015; Husna et al., 2018; Soka y Richie, 2018; Tuheteru et al., 2020). La mayoría de las especies clasificadas como generalistas, es decir, que se presentaron en los 3 usos de suelo evaluados, pertenecen al género *Acaulospora*; las cuales fueron muy comunes o comunes de acuerdo con su frecuencia de aparición. La familia Acaulosporaceae se considera tolerante al estrés que persiste ante condiciones ambientales adversas como baja fertilidad y suelos ácidos, y ha sido reportada en suelos agrícolas, pastizales y bosques (Chagnon et al., 2013; Mathimaran et al., 2007; Oehl et al., 2010; Solís-Rodríguez et al., 2020; Tuheteru et al., 2020). En los cultivos se encontró el mayor número de especies de la familia Gigasporaceae, la cual se ha reportado en suelos ácidos, con bajos niveles de humedad y C orgánico, características similares a las reportadas en este uso de suelo (Lekberg et al., 2007).

En relación a la riqueza, a diferencia de lo esperado, no se encontró un efecto negativo sobre la riqueza específica y diversidad de especies de HMA en los sistemas manejados, aunque diversos estudios han reportado esta tendencia (Daniell et al., 2001; Helgason et al., 1998). Siete de las 9 especies que se registraron en todos los usos de suelo han sido reportadas anteriormente como generalistas en cultivos, pastizales y en otros usos de suelo en la Amazonia brasileña; sin embargo, *A. morrowiae* y *G. gigantea* no han sido reportadas como generalistas anteriormente (Oehl et al., 2003, 2010; Stürmer y Siqueira, 2011). Mathimaran et al. (2007) reportan la presencia de *G. gigantea* en suelos agrícolas bajo diferente manejo, no obstante, las especies de este género suelen considerarse vulnerables ante las

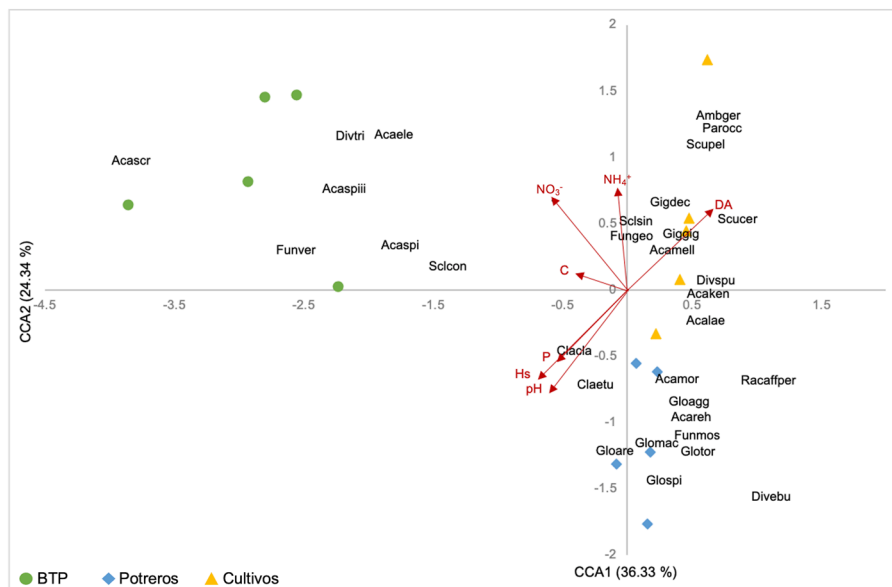


Figura 5. Análisis de correspondencia canónica mostrando la relación de la composición de especies por sitios y las propiedades físicas y químicas del suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Los círculos verdes representan los sitios de BTP, los rombos azules potreros y los triángulos amarillos cultivos. Se muestran las especies de HMA, Acalae: *Acaulospora laevis*; Acamell: *A. mellea*; Acamor: *A. morrowiae*; Acareh: *A. rehmi*; Acascr: *A. scrobiculata*; Acaspi: *A. spinosa*; Acaspii: *A. sp. 3*; Ambger: *Ambispora gerdemanni*; Clacla: *Claroideoglomus claroideum*; Claetu: *C. etunicatum*; Divebu: *Diversispora eburnea*; Divspu: *D. spurca*; Divtri: *D. trimurales*; Fungeo: *Funneliformis geosporum*; Funmos: *F. mosseae*; Funver: *F. verruculosum*; Gigdec: *Gigaspora decipiens*; Giggig: *G. gigantea*; Gloagg: *Glomus aggregatum*; Gloare: *Gl. aureum*; Glomac: *Gl. macrocarpum*; Glospi: *Gl. spinuliferum*; Glotor: *G. tortuosum*; Parocc: *Paraglomus occultum*; Racaffper: *Racocetra aff. persica*; Scucer: *Scutellospora cerradensis*; Scupel: *S. pellucida*; Sclsin: *Sclerocystis sinuosa*; Solcon: *Septoglomus constrictum*. Las flechas rojas representan las propiedades físicas y químicas del suelo: DA = densidad aparente, Ct = carbono total, NO_3^- = nitratos, NH_4^+ = amonio, PO_4^- = fósforo disponible.

perturbaciones derivadas de los usos de suelo (Boddington y Dodd, 2000; Lovera y Cuenca, 2007).

El índice de diversidad y la riqueza de especies fueron mayores en los cultivos en comparación con el BTP. Pereira et al. (2014) mencionan que la interacción micorrízica puede ser una estrategia mediante la cual los HMA y las plantas hacen frente al estrés que ocurre en el suelo como resultado de la rotación de cultivos, y que estos valores tienden a ser más bajos en comunidades vegetales establecidas. Por otra parte, estudios previos han señalado que las actividades agrícolas no eliminan la fuente de propágulos de HMA (raíces colonizadas, esporas y micelio viable), ya que tras su abandono, el rápido establecimiento de malezas y especies pioneras contribuyen al mantenimiento de las comunidades de HMA, lo cual explica una mayor riqueza de especies en relación al BTP (Guadarrama et al., 2014). Asimismo, fluctuaciones en la temperatura y humedad del suelo constituyen factores de estrés que podrían promover la esporulación, esto se corrobora al ser el sitio con la menor humedad del suelo y

presentar los valores más bajos de micelio extrarradical, lo cual sugiere que el HMA destinan recursos a la producción de estructuras de resistencia y no de colonización. Por otra parte, se ha reportado que la producción de esporas ocurre durante las etapas finales de la asociación entre la planta y el hongo e incluso está relacionada con la senescencia vegetal en cultivos (Pringle y Bever, 2002). El BTP presentó la concentración de ácidos grasos más alta, así como un porcentaje de colonización mayor al 60%, lo que sugiere que los HMA se encuentran presentes en el ecosistema pero en forma no esporulante, ya que se ha reportado que la ausencia de una especie no debe estar referida a las esporas en la comunidad (Moreira y Siqueira, 2006), debido a que ciertas especies no esporulan con frecuencia bajo ciertas condiciones ambientales y esto puede implicar que la mayor asignación de recursos que hace el hongo es hacia producción de micelio (Sanders, 2004).

Los BTP presentaron los valores más altos de Ct, Nt, PO_4^- , humedad del suelo, así como de ácidos grasos

y respiración fúngica. Los BTP presentan las tasas de respiración más altas a escala global, debido a que se caracterizan por presentar temperaturas promedio constantes y una disponibilidad alta de agua a lo largo del año; factores que favorecen las tasas de respiración heterotróficas (Reich y Schlesinger, 1992; Wood et al., 2013). Adicionalmente, los bosques tienen características que favorecen el establecimiento y dominancia de las comunidades fúngicas, como son un alto contenido de materiales recalitrantes, especies vegetales dependientes del establecimiento de relaciones mutualistas con los hongos y un pH ácido entre 6 y 4.5 (Postma et al., 2007; Taylor y Sinsabaugh, 2015). En relación a este último, se registró un pH menor en los cultivos (pH ~5), de tal forma que se esperaría una mayor actividad y crecimiento de la biomasa fúngica en este uso de suelo (Grosso et al., 2016; Lou y Zhou, 2006). No obstante, tanto los valores de respiración como la concentración de ácidos grasos fueron menores en cultivos. Lo anterior sugiere que el pH en los cultivos no está influyendo de forma directa sobre la actividad y biomasa fúngica, sino que puede estar ejerciendo un efecto negativo al limitar la disponibilidad de nutrientes o por medio de su efecto sobre la actividad extracelular enzimática (Brady y Weil, 2017; Sinsabaugh et al., 2008). Los valores de pH más ácidos en los cultivos pueden derivar del uso de fertilizantes nitrogenados, el cual ha sido anteriormente reportado en la zona de estudio (Acevedo, 2017; Obour et al., 2017; Robertson y Vitousek, 2009).

Los resultados del análisis de correspondencia canónica (ACC) sugieren que las especies de HMA se agrupan diferencialmente con base en las propiedades físicas y químicas del suelo (fig. 5). Las variables que contribuyeron más a explicar el comportamiento de los datos fueron aquellas asociadas con la disponibilidad de nutrientes, la humedad del suelo, el pH y la densidad aparente del suelo. Por otro lado, el PO_4^- y el Ct del suelo contribuyen pobremente a explicar la variación. El ACC muestra que existe una tendencia de agrupación entre los sitios, ubicándose claramente diferenciados los usos del suelo modificados de los sitios de bosque. La concentración de Ct y la concentración de NO_3^- son variables del suelo que podrían explicar la estructura de la comunidad de HMA en los BTP. Por otro lado, la estructura de la comunidad en los sitios de potrero parece estar asociada a valores bajos de todas las variables, esto puede deberse a la cobertura vegetal presente en este uso. El pasto (*U. brizantha*) presenta una tasa fotosintética alta, por lo que puede proporcionar más C a los HMA y promover el desarrollo de micelio (Rodrigues et al., 2014). En cambio, la comunidad en los cultivos se agrupa en función de la densidad aparente. Lo que sugiere que

las propiedades físicas y químicas del suelo influyen sobre la estructura de la comunidad de HMA en los sitios conservados, mientras que los sitios modificados tienden a asociarse con las variables funcionales y estructurales de los HMA. Con base en el ACC se puede concluir que los patrones de distribución que presentan las especies de HMA difieren entre los usos de suelo.

En general, las variables estructurales y funcionales analizadas en este estudio apuntan a que la respuesta de los HMA ante diferentes usos de suelo se modifica, ello puede tener repercusiones si se quieren aplicar estrategias de recuperación o restauración ecológica del BTP. El potencial de los HMA en la restauración ecológica de sitios degradados ha sido ampliamente reconocido, ya que se ha visto que pueden mejorar los atributos del suelo (agregación del suelo, contenido de materia orgánica, permeabilidad, ciclaje de nutrientes), e impulsan la sucesión de plantas, ya que favorecen el crecimiento y establecimiento de plántulas de especies arbóreas/arbustivas en suelos con estrés de humedad o bajo contenido de nutrientes (Asmelash et al., 2016). Por lo tanto, la pérdida de especies de HMA o de su funcionalidad representa un riesgo ecológico, porque no se podría asegurar el establecimiento y sobrevivencia de los BTP a largo plazo, así como el éxito de los intentos de reforestación y restauración ecológica en el área de Los Tuxtlas, especialmente en las zonas agropecuarias que presentan rasgos de degradación.

Agradecimientos

Al proyecto PAPIIT, UNAM “Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares” (IN-116814) por el apoyo financiero para realizar este trabajo. A Claudia Ponce de León Hill y a Manuel Hernández Quiroz por el uso de las instalaciones y asesoría de la Unidad de Análisis Ambiental de la Facultad de Ciencias. A Laura Hernández Cuevas por la identificación taxonómica de las esporas. A Yesenia María Flores Gómez y a Isaac Romeo Acevedo Rojas por su ayuda en el trabajo de campo y procesamiento de muestras.

Referencias

- Acevedo-Rojas, I. (2017). *Cambio de uso de suelo en la selva húmeda de Los Tuxtlas y su efecto en el microclima y propiedades físico-químicas del suelo (Tesis)*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México.
- Alef, K. y Nannipieri, P. (1995). *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Londres: Academic.
- Álvarez-Lopez-tello, J., Hernández-Cuevas, L. V., del Castillo, R. F. y Celerino R. (2019). Diversity of arbuscular mycorrhizal

- fungi associated with *Brachiaria brizantha* pastures in lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*, 65, 197–201. <https://doi.org/10.1111/grs.12224>
- Álvarez-Sánchez, J., Sánchez-Gallen, I., Hernández, C. L., Hernández-Oro, L. y Meli, P. (2017). Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Scientia Fungorum*, 45, 37–51. <https://doi.org/10.33885/sf.2017.0.1166>
- Anderson, J. M. e Ingram, J. S. I. (1993). *Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods, 2a. Edición*. Londres: CAB International.
- Asmelash, F., Bekele, T. y Birhane, E. (2016). Mycorrhizal Fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1095. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
- Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A. y Morton, J. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience*, 51, 923–931. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0923:AMFM DT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0923:AMFM DT]2.0.CO;2)
- Boddington, C. L. y Dodd, J. C. (2000). The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant Soil*, 118, 145–157. <https://doi.org/10.1023/A:1014911318284>
- Bordoloi, A., Nath, P. C. y Shukla, A. K. (2015). Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi associated with different land use systems of Arunachal Pradesh of Eastern Himalayan region. *World Journal of Microbial Biotechnology*, 31, 1587–1593. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1909-z>
- Bossio, D. A., Girvan, M. S., Verchot, L., Bullimore, J., Borelli, T., Albrecht, A. et al. (2017). *The nature and properties of soil, 15a. Edición*. Nueva Jersey: Pearson Prentice Hall.
- Bray, R. H. y Kurtz, L. T. (1945). Determination of total organic and available forms of phosphorus in the soils. *Soil Science*, 59, 39–46. <https://doi.org/10.1097/00010694-194501000-00006>
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y Malajczuk, N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Camberra: Australian Centre for International Agricultural Research.
- Campos, A. (2010). Response of soil inorganic nitrogen to land use and topographic position in the Cofre de Perote volcano (Mexico). *Environmental Management*, 46, 213–224. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9517-z>
- Castillo-Campos, G. y Laborde, D. J. (2004). La vegetación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (pp. 231–265). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C./ Unión Europea.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H. y Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand the life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 18, 484–491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>
- Chapin III, F. S., Matson, P. A. y Vitousek, P. M. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem Ecology, 2a. Edición*. Nueva York: Springer.
- Colwell, R. K. (2016). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.0. User's Guide and application. En <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Conanp/ Semarnat. (2006). *Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas*. México D.F.: Conanp/ Semarnat.
- Cram, S., Sommer, I., Fernández, P., Galicia, L., Ríos, C. y Barois, I. (2015). Soil natural capital modification through landuse and cover change in a Tropical Forest landscape: implications for management. *Journal of Tropical Forest Science*, 27, 189–201.
- Cruz-Paredes, C. (2013). *Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz (Tesis de maestría)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Cruz-Ruiz, E., Cruz-Ruiz, A., Aguilera-Gómez, L. I., Norman-Mondragón, H. T., Velázquez, R. A., Nava-Bernal, G. et al. (2012). Efecto en las características edáficas de un bosque templado por el cambio de uso de suelo. *Terra Latinoamericana*, 30, 189–197.
- De Souza Braz, A. M., Fernandes, A. R. y Alleoni, L. R. F. (2013). Soil attributes after the conversion from forest to pasture in Amazon. *Land Degradation and Development*, 24, 33–38. <https://doi.org/10.1002/ldr.1100>
- Daniell, T., Husband, R., Fitter, A. H. y Young, J. P. W. (2001). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbial Ecology*, 36, 203–209. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00841.x>
- Dinesh, R., Ghoshal-Chaudhuri, S., Ganeshamurthy, A. N. y Dey, C. (2003). Changes in soil microbial indices and their relationships following deforestation and cultivation in wet tropical forests. *Applied Soil Ecology*, 24, 17–26. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00070-2](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00070-2)
- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84–90. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610084.x>
- Fageria, N. K., Dos Santos, A. B. y Moraes, M. F. (2010). Influence of urea and ammonium sulfate on soil acidity indices in lowland rice production. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 41, 1565–1575. <https://doi.org/10.1080/00103624.2010.485237>
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J. y Álvarez-Sánchez, J. (1999). Estudio morfogénico de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16, 81–88.
- Gavito M. E. y Olsson P. A. (2003). Allocation of plant carbon to foraging and storage in arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 45, 181–187. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00150-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00150-8)
- Geissen, V., Sánchez-Hernández, R., Kampichler, C., Ramos-Reyes, R., Sepúlveda-Lozada, A., Ochoa-Goana, S. et al. (2009). Effects of land-use change on some properties of

- tropical soils—An example from Southeast Mexico. *Geoderma*, 151, 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.03.011>
- Gibbs, H. K., Ruesch, A. S., Achard, F., Clayton, M. K., Holmgren, P., Ramankutty, N. et al. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Pnas*, 107, 16732–16737. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910275107>
- Golotte, A., van Tuinen, D., y Atkinson, D. (2004). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhiza*, 14, 111–117. <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0244-7>
- Grosso, F., Bááth, E. y De Nicola, F. (2016). Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: effects of C/N ratio and soil pH. *Applied Soil Ecology*, 108, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.020>
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J. A., Hernández-Cuevas, L. V. y Camargo-Ricalde, S. L. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: the effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia*, 57, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.002>
- Guevara, S. S. (2010). IV. El paisaje. En S. Guevara (Ed.), *Los Tuxtlas: tierra mítica* (pp. 149–196). Veracruz, México: Instituto de Ecología A.C.
- Hart, M. M. y Reader, R. J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153, 335–344. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00312.x>
- Helgason, T., Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H. y Young, J. P. W. (1998). Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 394, 431. <https://doi.org/10.1038/28764>
- Hernández Rosales, D. C. (2016). *Producción de CO₂ de la biomasa fúngica en suelos del bosque de Abies religiosa de la cuenca del río Magdalena, D.F., México (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Herrera-Peraza, R. A., Hamel, C., Fernández, F., Ferrer, R. L. y Furrázola, E. (2011). Soil-strain compatibility: the key to effective use of arbuscular mycorrhizal inoculants? *Mycorrhiza*, 21, 183–193. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0322-6>
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B. y Jaramillo, V. J. (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications*, 10, 515–527. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>
- Husna, M. I., Tuheteru, F. D. y Arif, A. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis and conservation of endangered tropical legume trees. En Giri, B., Prasad, R. y Varma, A. (Eds.), *Root Biology* (pp. 465–486). Berlin: Springer.
- IBUNAM (Instituto de Biología, UNAM). (2016). *Generalidades de la región. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas*. Instituto de Biología. Recuperado el 01 noviembre, 2020 de: <http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/localizacion/generalidades/frame.html>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2016). Carta topográfica E15A63 Nueva Victoria, Serie III. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/>
- Isermeyer, H. (1952). Eine einfache Methode zur Bestimmung der Bodenatmung und der Karbonate im Boden. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 56, 26–38. <https://doi.org/10.1002/jpln.19520560107>
- IUSS Working Group WRB. (2015). World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. *International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Roma.
- Jasso, R. (2010). *Determinación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en una selva alta perennifolia (Tesis)*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Kabir, Z. (2005). Tillage or no-tillage: impact on mycorrhizae. *Canadian Journal of Plant Science*, 85, 23–29. <https://doi.org/10.4141/P03-160>
- Lambin, E., Helmut, J., Geist, J. y Lepers, E. (2003). Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 205–241. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105459>
- Lauber, C. L., Strickland, M. S., Bradford, M. A. y Fierer, N. (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2407–2415. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.021>
- Lekberg, Y., Koide, R. T., Rohr, J. R., Aldrich-Wolfe, L. y Morton, J. B. (2007). Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 95, 95–105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01193.x>
- López-Gómez, A. M. y Williams-Linera, G. (2006). Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78, 7–15. <https://doi.org/10.17129/botsci.1717>
- Lovera, M. y Cuenca, G. (2007). Diversidad de hongos micorrizicos arbusculares (HMA) y potencial micorrizico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, venezolana. *Interciencia*, 32, 108–114.
- Lovelock, C. E., Anderson, K. y Morton, J. B. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135, 268–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1166-3>
- Luo, Y. y Zhou, X. (2006). Responses to disturbances. En *Soil respiration and the environment* (pp. 133–158). San Diego, CA: Academic Press.
- Martínez, L. J. y Zinck, J. A. (2004). Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil & Tillage Research*, 75, 3–17. <https://doi.org/10.1016/j.still.2002.12.001>
- Mas, J., Velázquez, A. y Couturier, S. (2009). La evaluación de los cambios de cobertura/uso de suelo en la República Mexicana. *Investigación Ambiental*, 1, 23–39.

- Mathimaran, N., Ruh, R., Jama, B., Verchot, L., Frossard, E. y Jansa, J. (2007). Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 119, 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.004>
- Maynard, G. y Kalra, Y. (2008). Nitrate and exchangeable Ammonium Nitrogen. En M. R. (Ed.), *Soil sampling and methods of analysis* (pp. 25–38). Boca Raton, FL: Canadian Society of Soil Science. Lewis Publishers.
- McGuire, K. L., Henkel, T. W., de la Cerda, I., Villa, G., Edmund, F. y Andrew, C. (2008). Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza*, 18, 217–222. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0170-9>
- Millennium Ecosystem Assessment (Program). (2005). *Ecosystems and human well-being*. Washington D.C: Island Press.
- Miller, R. y Jastrow, J. (2000). *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Press.
- Moreira, F. M. S. y Siqueira, J. O. (2006). Capítulo 10: Micorrizas. En F. M. S. Moreira y J. O. Siqueira, (Eds.), *Microbiología e bioquímica do solo*, 2a. Ed. (pp. 543–661). Lavras: UFLA.
- Obour, A. K., Mikha, M. M., Holman, J. D. y Stahlman, P. W. (2017). Changes in soil surface chemistry after fifty years of tillage and nitrogen fertilization. *Geoderma*, 308, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.020>
- O'Brian, K. y Leichenko, R. (2005). Introducción. En M. Yu Chang y M. Rarieya (Eds.), *Cambio ambiental global, globalización y seguridad alimentaria: instituto de capacitación 2004 sobre cambio ambiental global, globalización y sistemas alimentarios-Taller científico IAI-IHDP (Nicoya, Costa Rica, 24 de octubre al 4 de noviembre, 2004): Foro Científico-Político sobre cambio ambiental global, globalización y seguridad alimentaria (San José, Costa Rica, 5 de noviembre, 2004)*. Cambio ambiental global, globalización y seguridad alimentaria (pp. 10–12). San José, Costa Rica: IICA.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bosch, R., van der Heijden, M. et al. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 724–738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mäder, P., Boller, T. y Wiemken, A. (2003). Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 2816–2824. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.5.2816-2824.2003>
- Olsson, A., Lenart, L., Bago, B., Wallander, H. y Van Aarle, I. (2003). Ergosterol and fatty acids for biomass estimation of mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 59, 7–10. <https://www.jstor.org/stable/1514347>
- Olsson, P. A., Thingstrup, I., Jakobsen, I. y Baath, E. (1999). Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, 1879–1887. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00119-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00119-4)
- Parr, J. y Hornick, S. (1992). Agricultural use of organic amendments: a historical perspective. *American Journal of Alternative Agriculture*, 7, 181–189. <https://doi.org/10.1017/S0889189300004781>
- Pedreira, B. C. (2006). *Interceptação de luz, arquitetura e assimilação de carbono em dosséis de capim-xaraés [Brachiaria brizantha (A. Rich.) Stapf. cv. Xaraés] submetidos a estratégias de pastejo rotacionado (Tesis de maestría)*. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, University of São Paulo, Piracicaba. Recuperado el 15 octubre, 2020 de: www.teses.usp.br; <https://doi.org/10.11606/D.11.2006.tde-21082006-153857>
- Pereira, C. M. S., da Silva, D. K. A., de Ferreira, A. C. A., Goto, B. T. y Maia, L. C. (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 185, 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- Pérez, A. y Fuentes, J. (2009). Regresión logística en la evaluación de la esporulación de micorrizas en pasto *Bothriochloa pertusa* (L) A. Camus. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 1, 1–18. <https://doi.org/10.24188/recia.v1.n1.2009.404>
- Pérez-Brandan, C., Chavarría, D., Huidobro, J., Meriles, J. M., Pérez-Brandan, C. y Vargas-Gil, S. (2017). Influence of tropical grass (*Brachiaria brizantha* cv. Mulato) as cover crop on soil biochemical properties in a degraded agricultural soil. *European Journal of Soil Biology*, 83, 84–90. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.10.009>
- Phillips, J. y Hayman, D. (1970). Improved Procedures for Clearing Roots and Staining Parasitic Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Rapid Assessment of Infection. *Transactions of British Mycological Society*, 55, 159–161. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Pietola, L., Horn, R. y Yli-Halla, M. (2005). Effects of trampling by cattle on the hydraulic and mechanical properties of soil. *Soil and Tillage Research*, 82, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.08.004>
- Pizarro, E.A., Hare, M.D., Mutimura, M. y Changjun, B. (2013). *Brachiaria* hybrids: potential, forage use and seed yield. *Tropical Grasslands - Forrajes Tropicales*, 1, 31–35. [https://doi.org/10.17138/TGFT\(1\)31-35](https://doi.org/10.17138/TGFT(1)31-35)
- Postma, J. W., Olsson P. A. y Falkengren-Grerup, U. (2007). Root colonisation by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 39, 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.08.007>
- Potthast, K., Hamer, U. y Makenshin, F. (2012). Land-use change in tropical mountain rainforest region of the southern Ecuador affects soil microorganisms and nutrient cycling. *Biogeochemistry*, 111, 151–167. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9626-7>
- Pringle, A. y Bever, J. D. (2002). Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in

- a North Carolina grassland. *American Journal of Botany*, 89, 1439–1446. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1439>
- Queitsch, J. y Promotores de la Autogestión para el Desarrollo Social. (2005). *Agricultura ecológica y desarrollo regional sustentable*. Promotores a la Autogestión para el Desarrollo Social, Universidad Campesina del Sur. México.
- R Development Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. <http://www.R-project.org>
- Reich, J. W. y Schlesinger, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81–99. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1992.t01-1-00001.x>
- Robertson, G. P. y Vitousek, P. M. (2009). Nitrogen in agriculture: balancing the cost of an essential resource. *Annual Review of Environment and Resources*, 34, 97–125. <https://doi.org/10.1146/annurev.enviro.032108.105046>
- Rodrigues, O. L., Galvao, J. C. C., Ferreira, E. A., Silva, D. V., Santos, M. V., Ferreira, L. R. et al. (2014). Physiologic characteristics of corn and *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R.D. Webster in intercropping cultivation. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 74, 257–262.
- Rousk, J., Baath, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G. et al. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4, 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- Sánchez-de Prager, M., Posada-Almanza, R., Velásquez-Pomar, D. y Narváez-Castillo, M. (2010). *Metodología básica para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular*. Taller de Publicaciones de Divulgación Académica y Cultural, Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Sánchez-Gallén, I. (2011). *Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda (Tesis de doctorado)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Sanders, I. R. (2004). Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity - are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques? *New Phytologist*, 164, 415–418. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01208.x>
- Sasser, M. (1990). Identification of Bacteria by Gas Chromatography of Cellular Fatty Acids. MIDI. *Technical Note*, 101. Recuperado el 08 octubre, 2017 de: http://midi-inc.com/pdf/MIS_Technote_101.pdf
- Schüßler, A. y Walker, C. (2010). *The Glomeromycota*. A species list with new families and new genera. Gloucester, Inglaterra: The Royal Botanic Garden Edinburgh/ The Royal Botanic Garden Kew/ Botanische Staatssammlung Munich/ Oregon State University. Disponible en: www.amf-phylogeny.com
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2001). Cambio de uso de suelo. Recuperado el 06 septiembre, 2020 de: <https://www.gob.mx/semarnat/documentos/tramite-semarnat-02-001>
- Sheng, H., Yang, Y., Yang, Z., Chen, G., Xie, J., Guo, J. et al. (2010). The dynamic response of soil respiration to land-use changes in subtropical China. *Global Change Biology*, 16, 1107–1121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01988.x>
- Siebe, C., Jahn, R. y Stahr, K. (2016). *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en campo*, 3a. Edición. Ciudad de México: Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Simard, S. W., Beiler, K. J., Bingham, M. A., Deslippe, L. J. y Teste, F. (2012). Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*, 26, 39–60. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.01.001>
- Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. T., Crenshaw, C. et al. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 11, 1252–1264. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x>
- Skjemstad, J. y Baldock, J. (2007). Total and Organic Carbon. En: M. R. Carter y E. G. Gregorich (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2a. Ed. (pp. 225–237). USA: Canadian Society of Soil Science. CRC Press.
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*, 3a. Edición. Oxford, Reino Unido: Academic Press, Elsevier Science Publishing Co. <https://doi.org/10.1016/B978-012652840-4/50001-2>
- Soka, G.E. y Ritchie, M.E. (2018). Arbuscular mycorrhizal spore composition and diversity associated with different land uses in a tropical savanna landscape, Tanzania. *Applied Soil Ecology*, 125, 222–232. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.01.013>
- Solís-Rodríguez, U. R. J., Ramos-Zapata, J.A., Hernández-Cuevas, L., Salinas-Peba, L. y Guadarrama, P. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi diversity and distribution in tropical low flooding forest in Mexico. *Mycological Progress*, 19, 195–204. <https://doi.org/10.17129/botsci.1216>
- Stürmer, S. L. y Siqueira, J. O. (2011). Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza*, 21, 225–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- Suharno, S., Soetarto, E. S., Sancayaningsih, R. P. y Kasiandari, R. S. (2017). Association of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) with *Brachiaria precumbens* (Poaceae) in tilling and its potential to increase the growth of maize (*Zea mays*). *Biodiversitas*, 18, 433–441. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d180157>
- Sylvia, D. M. (1992). Quantification of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En J. R. Norris, D. Read y A. K. Varma (Eds.), *Techniques for mycorrhizal research* (pp. 9–17). Londres: Academic Press. Harcourt Brace y Company Publishers. [https://doi.org/10.1016/S0580-9517\(08\)70086-2](https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70086-2)
- Taylor, D. L. y Sinsabaugh, R. L. (2015). The soil Fungi: occurrence, phylogeny, and ecology. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*, 4a Ed. (pp.77–100). Nueva York: Elsevier Inc.
- Tuheteru, F. D., Husna, H., Albasri, A., Arif, A., Kramadibrata, K. y Soka, G. (2020). Composition and diversity of arbuscular

- mycorrhizal fungi spore associated with different land-use types in tropical gold mine. *Journal of Degraded and Mining Lands Management*, 8, 2503–2512. <https://doi.org/10.15243/jdmlm.2020.081.2503>
- Varela, L., Trejo, D., Álvarez-Sánchez, F. J., Barois, I., Amora-Lazcano, E., Guadarrama, P. et al. (2009). Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. En I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-ground, biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 99–112). Ciudad de México: Instituto de Ecología, A.C.
- Von Thaden, J. J., Laborde, J., Guevara, S. y Mokondoko-Delgadillo, P. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (2006–2016). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913190. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3190>
- Wang, C., Chang, T., Yang, H. y Cui, M. (2015). Antibacterial mechanism of lactic acid on physiological and morphological properties of *Salmonella enteritidis*, *Escherichia coli* and *Listeria monocytogenes*. *Food Control*, 47, 231–236. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2014.06.034>
- Wang, J. T., Zheng, Y. M., Hu, H. W., Zhang, L. M., Li, J. y He, J. Z. (2015). Soil pH determines the alpha diversity but not beta diversity of soil fungal community along altitude in a typical Tibetan forest ecosystem. *Journal of Soils Sediments*, 15, 1224–1232. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1070-1>
- Wood, T. E., Detto, M. y Silver, W. L. (2013). Sensitivity of soil respiration to variability in soil moisture and temperature in a humid tropical forest. *Plos One*, 8, 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080965>
- Zelles, L. (1997). Phospholipid fatty acid profiles in selected members of soil microbial communities. *Chemosphere*, 35, 275–294. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(97\)00155-0](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(97)00155-0)
- Zhang, Y., Gui, L. D. y Liu, R. J. (2004). Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant Soil*, 261, 257–263. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000035572.15098.f6>
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H. y De Moraes, J. M. (2006). The influence of land-use changes on soil hydraulic properties: Implications for runoff generation. *Forest Ecology and Management*, 222, 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.070>
- Zimmermann, B., Papritz, A. y Elsenbeer, H. (2010). Asymmetric response to disturbance and recovery: Changes of soil permeability under forest-pasture-forest transitions. *Geoderma*, 159, 209–215. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.013>