

ESTRATEGIAS DE ESTUDIO DE LA INTERACCIÓN MICORRÍZICA ARBUSCULAR EN LOS
MANGLARES Y APROXIMACIÓN A LA PERSPECTIVA DE ESCALAS

STUDY STRATEGIES FOR ARBUSCULAR MYCORRHIZA IN MANGROVES AND AN
APPROXIMATION TO SCALES PERSPECTIVE

THAI KHAN
RAMÍREZ-VIGA¹

Resumen

La micorriza arbuscular es una asociación simbiótica establecida entre hongos y aproximadamente dos tercios de las especies de plantas. Esta asociación se encuentra presente en manglares, humedales costeros de elevada importancia ecológica y económica. La función e importancia de la micorriza arbuscular en estos ecosistemas son aun escasamente comprendidas. El presente artículo corresponde a una investigación de tipo documental y una aproximación a las estrategias de estudio de la micorriza arbuscular en los humedales, con particular enfoque en los manglares, bajo la perspectiva de escalas de organización biológica. El estudio de la micorriza en los manglares se halla en gran medida aún en una etapa de caracterización de las especies involucradas y del medio ambiente en el que se desenvuelven. El registro de la efectividad de los hongos micorrizógenos arbusculares y la dependencia de las especies vegetales de manglar a la asociación con los mismos, así como la conceptualización del estudio de dicha asociación bajo la perspectiva de escalas, resultan fundamentales para la comprensión de su funcionamiento e impacto en estos ecosistemas.

Palabras clave: humedal, manglar, niveles de organización de organismos, micorriza arbuscular, dependencia micorrízica, efectividad.

Abstract

Arbuscular mycorrhiza is a symbiotic association formed by fungi and approximately two thirds of plant species. This association is found in mangroves, coastal wetlands of high ecological and economic relevance. Function and significance of arbuscular mycorrhiza in these ecosystems are not fully comprehended. This article corresponds to a documental investigation and an approximation to the study strategies of arbuscular mycorrhiza in wetlands, focusing on mangroves, under the biological levels of organization perspective. Arbuscular mycorrhiza study in mangroves is yet in a characterization stage of the species involved and the environment in which they develop. Gather information about arbuscular mycorrhizal fungi effectiveness and mangrove plant species dependency to them, as well as conceptualizing the study of this association under the biological scales perspective, are key to improve the comprehension of its impact and functioning in these ecosystems.

Key words: wetland, mangrove, biological levels of organization, arbuscular mycorrhiza, mycorrhizal dependency, effectiveness.



* La fotografía de portadilla fue tomada y proporcionada por la autora Thai Khan Ramírez-Viga.

¹ Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Doctorante. Ciudad de México, México. E-mail: tk.ramirezv@gmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2724-9282>
Google Scholar: <https://scholar.google.com/citations?user=EF6AVEsAAAAJ&hl=es>



INTRODUCCIÓN²

La micorriza arbuscular es una asociación establecida entre hongos microscópicos (Spatafora et al., 2016) y aproximadamente dos tercios de las especies de plantas (Helgason y Fitter, 2009). De esta asociación, los hongos, que son heterótrofos y simbiontes obligados, se benefician con la obtención de carbohidratos producto de la fotosíntesis que llevan a cabo las plantas; mientras que estas, a su vez, se benefician de la extensión de su zona de adquisición de agua y nutrimentos (Clark y Zeto, 2000; Smith y Read, 2008), que pueden llegar a ser escasos en el suelo. Los hongos pueden entregar hasta el 80% de fósforo y el 25% de nitrógeno de la planta (Marschner y Dell, 1994). De esta manera, la asociación micorrízica arbuscular influye en la adecuación de las plantas individuales (Koide, 2010), pero también influye en la estructura de las comunidades vegetales (Van der Heijden et al., 1998) y el movimiento de materia y energía en los ecosistemas (Klironomos et al., 2000). Sin embargo, aún no se comprenden del todo los factores que controlan su funcionamiento (Johnson, 2010).

Esta asociación se encuentra presente en los ecosistemas terrestres, tales como bosques y selvas, jugando un papel fundamental en muchos de ellos (Kohout, et al. 2015), pero hasta hace algunos años se discutía su función en ecosistemas inundados o inundables, debido a que los hongos formadores de micorriza necesitan oxígeno para subsistir (elemento que puede llegar a ser escaso en el suelo de tales ecosistemas). A estos ecosistemas hallados en la transición entre la tierra y el agua, en los cuales el agua superficial se halla usualmente a nivel del suelo, o bien, este se encuentra cubierto por un nivel somero de agua, se les denomina humedales (Kent, 2001). En años recientes se ha encontrado

que la asociación micorrízica arbuscular prevalece en ellos (Radhika y Rodrigues, 2007), por lo que el estudio acerca de su función e importancia ha ido incrementándose. Estudios experimentales sugieren que los hongos micorrizógenos arbusculares son simbiontes eficaces e importantes en los humedales, dado que proveen beneficios en cuanto a la toma de nutrimentos y a su vez incremento de biomasa y tolerancia al estrés a las plantas con las que se asocian (Ramírez-Viga et al., 2018); sin embargo, aún queda mucho por comprender a nivel población, comunidad y ecosistema.

Dentro de los humedales se pueden nombrar muchos hábitats diferentes, incluyendo ecosistemas de inundación permanente, inundación temporal, con influencia de salinidad al encontrarse en las costas o sin ella al encontrarse tierra adentro, lóticos o lénticos, hallados en zonas tropicales, templadas y frías (Kent, 2001). Ejemplos de humedales son las marismas, los pantanos, los arrozales y los manglares.

Los manglares son humedales establecidos en costas tropicales y subtropicales (Spalding, Kainuma y Collins, 2010), por lo que los organismos que en ellos habitan reciben presiones ambientales derivadas de la inundación y la salinidad; además, su medio abiótico puede llegar a ser muy dinámico debido a que el nivel del agua en el sustrato (y por lo tanto el nivel de salinidad y una serie de otras condiciones edáficas, como la disponibilidad de nutrientes y el nivel de oxígeno en el sustrato) suele variar de manera contrastante de acuerdo con la estacionalidad (por ejemplo, temporadas de lluvia y sequía) y de acuerdo al nivel de la marea (Tomlinson, 1986; Moreno-Casasola, Peres-Barbosa y Travieso-Bello, 2006; Rzedowski, 2006; Rahaman et al., 2013; Hossain y Nuruddin, 2016; Ramírez-Viga et al., 2020a).

² Artículo original y derivado del proyecto de investigación titulado: "Ensayo de la candidatura. La asociación micorrízica arbuscular en los manglares. *Avicennia germinans* como modelo de estudio" en el Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.

Los mangles, son especies arbóreas que se establecen en los manglares y que cuentan con adaptaciones que les permiten prosperar en estos ambientes tan particulares. Los mangles se asocian de manera natural con los hongos micorrizógenos arbusculares (Kumar y Ghose, 2008; D'Souza y Rodrigues, 2013a; D'Souza y Rodrigues, 2013b; Gupta, Bihari y Sengupta, 2016), lo cual sugiere no solo que estos últimos se encuentran también capacitados para sobrevivir en las condiciones de estos humedales, sino que, además, el impacto de su presencia sería observable en todas las escalas de organización de los organismos, a partir de nivel individual observado sobre el desempeño de las plantas con las que se asocian, hasta el nivel población (conjunto de individuos pertenecientes a la misma especie), comunidad (conjunto de poblaciones que interactúan entre sí) y ecosistema (comunidades de organismos que interactúan con su medio ambiente, interactuando de este modo factores bióticos y abióticos).

Los manglares son ecosistemas de fundamental importancia ecológica, que además brindan numerosos servicios ecosistémicos al hombre (Ramsar, 2006). El manglar es considerado uno de los ecosistemas más productivos del planeta, debido a que las corrientes de agua (mareas, ríos y escurrimientos terrestres) aportan nutrientes y sedimentos desde el continente u otros ecosistemas vecinos (pastos marinos y arrecifes de coral), y modulan el intercambio de los mismos, además de agua y organismos (Yáñez-Arancibia, Twiley y Lara-Domínguez, 1998; Botello et al., 2010). Los manglares sirven como sistemas naturales de control y barrera contra inundaciones e intrusión salina, control de la erosión, protección a la costa de huracanes, mantenimiento de los procesos de acreción, sedimentación y formación

de turba, además de fungir como filtro biológico (por remoción de nutrientes y toxinas) (Agraz-Hernández et al., 2006) y sostener una compleja cadena alimenticia (Botello et al., 2010). Estos ecosistemas son el hábitat de especies de peces, crustáceos y moluscos de importancia ecológica y comercial, y constituyen zonas de refugio y alimentación de fauna silvestre amenazada y en peligro de extinción, así como de especies endémicas y migratorias (Feller y Sitnik, 1996; Agraz-Hernández et al., 2006; Botello et al., 2010). Además de la pesca, el manglar es aprovechado por el hombre para la obtención de madera para construcción o leña, la extracción de sal, de taninos (utilizados para el curtido y tinción), hojas y corteza para uso medicinal, sin contar el uso recreativo, estético, cultural y educativo que se le da (Agraz-Hernández et al., 2006).

A pesar de su importancia, los ecosistemas de manglar se hayan en zonas de particular interés para cambio de uso de suelo y explotación de recursos, lo cual los ha puesto en riesgo, pese a los esfuerzos de conservación internacionales. Dicho riesgo se extiende también a las pesquerías, las zonas costeras habitadas ante el impacto de tormentas y huracanes, además de los ecosistemas que colindan con ellos, pues el flujo de materia se haya en estrecha asociación (Díaz, 2011). El estudio de la micorriza arbuscular en los manglares se ha incrementado en años recientes ante: 1) el reconocimiento y difusión de la importancia de estos ecosistemas, 2) los hallazgos de la prevalencia de los hongos micorrizógenos arbusculares en ellos, y 3) la perspectiva de que el manejo de esta asociación pudiera ser de utilidad en la restauración de los sistemas perturbados. Para aclarar dicha perspectiva, es necesario incrementar la comprensión acerca de su funcionamiento e importancia en los manglares.

A la fecha, una cantidad considerable de estudios a nivel mundial han registrado la presencia de la micorriza arbuscular en los manglares, abundando en mayor medida estudios en China e India. En México, hasta hace una década, esta resultaba un área de investigación escasamente abordada, pero el interés en ella ha crecido en los últimos años, contando ya con algunos estudios de campo publicados (Ramírez-Viga et al., 2020 a, b; Martínez-Hernández et al., 2021). Dado lo anterior, se considera pertinente una reflexión con respecto al análisis de la función de la micorriza arbuscular a través de escalas en los manglares, partiendo de algunas generalidades de los humedales.

DESARROLLO

El presente artículo corresponde a una investigación de tipo documental, siendo una aproximación a las estrategias de estudio de la micorriza arbuscular en los humedales, con particular enfoque en los manglares, bajo la perspectiva de escalas de organización biológica. Para ello, se tomaron en cuenta los siguientes niveles de organización: individuo, población, comunidad y ecosistema, considerando la propuesta de Johnson et al. (2006) y Johnson (2010). La búsqueda de literatura se llevó a cabo sin delimitación temporal para libros y artículos publicados en revistas científicas, en idioma español e inglés, utilizando las palabras clave: manglar, mangle, hongos micorrizógenos arbusculares, micorriza arbuscular, humedales, efectividad, dependencia micorrízica, población, comunidad, ecosistema.

RESULTADOS

Estrategias para el estudio de la micorriza arbuscular en los manglares

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares, o también llamados hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), se asocian con las plantas y a dicha asociación se le denomina micorriza arbuscular. Las esporas de los HMA (estructuras de resistencia y reproductoras asexuales) germinan en el suelo y forman hifas (filamentos, ramificados o no, de tamaño microscópico), que reunidas forman el cuerpo vegetativo de los hongos: el micelio (Oxford University Press, 2021). Por medio de las hifas, los HMA se unen a las raíces de las plantas y dentro de estas forman estructuras de distribución (hifas intraradicales), almacenamiento (vesículas, que son hifas “hinchadas” llenas de cuerpos lipídicos), resistencia (esporas intraradicales) e intercambio simbiótico (arbúsculos, que son hifas intraradicales ramificadas en forma de “árbol”) (Smith y Smith, 1997; Peterson, Massicotte y Melville, 2004; Smith y Read, 2008). A la proporción de espacio de la raíz de la planta ocupada por los HMA se le conoce como porcentaje de colonización micorrízica o porcentaje de colonización radical.

La estimación del porcentaje de colonización radical por parte de los HMA es una técnica ampliamente utilizada para el estudio de la asociación micorrízica arbuscular en sistemas naturales y experimentales (McGonigle et al., 1990). La colonización micorrízica es una manera confiable (Hart y Reader, 2002a) para determinar la densidad de ocupación en la raíz por el hongo (Hernández-Cuevas et al., 2008) y ha resultado una valiosa

medida para identificar la presencia de la asociación micorrízica arbuscular en numerosos ecosistemas de humedal (Mohankumar y Mahadevan, 1986; Carvalho, Caçador y Martins- Loução, 2001; Bauer et al., 2003). La mayoría de los estudios realizados en campo en ecosistemas de manglar reportan tal medida, a menudo acompañada de la densidad de esporas (número de esporas en determinada cantidad de suelo) en la rizósfera de los hospederos (Lingan, Tholkappian y Sundaram, 1999; Sengupta y Chaudhuri, 2002; D'Souza y Rodrigues, 2013a; Wang et al., 2014; Hu et al., 2015; Ramírez-Viga et al., 2020 a, b; Gaonkar y Rodrigues, 2020; Martínez-Hernández et al., 2021).

Con la revisión del porcentaje de colonización radical, es posible saber si los HMA se encuentran en las raíces de las plantas de interés en forma de micelio diferenciado en estructuras fúngicas (hifas, vesículas, arbusculos, enrollamientos y esporas) y en qué proporción. Ello representa una primera aproximación hacia el conocimiento de los HMA en el sistema estudiado (Hernández-Cuevas et al., 2008), pero no refleja la efectividad (entendida como grado de beneficio) del endófito (el hongo) sobre el hospedero (la planta). Algunas veces hasta un 10% de colonización puede marcadamente incrementar el crecimiento de la planta, de modo que cantidades bajas de infección no necesariamente implican pobre funcionalidad (Mosse, 1981; Cuenca, 2015).

El porcentaje de colonización falla como variable predictiva de la efectividad porque es el resultado de dos procesos interdependientes: el crecimiento de la raíz y la invasión fúngica exitosa; procesos que a su vez dependen de los genotipos involucrados, de la cantidad y distribución del inóculo (estructuras a partir de las cuales puede originarse una nueva colonización de hongos en las raíces) en el suelo (Allen, 2001). Treseder

(2013) llevó a cabo un meta-análisis para explorar la relación entre el crecimiento y contenido de fósforo en los tejidos de las plantas asociadas con HMA, y encontró que conforme se incrementa la extensión de la colonización radical por parte de los HMA, estas dos variables de respuesta a menudo se incrementan, sin embargo, también identificó una variación sustancial entre los diferentes ensayos, por lo que no termina de ser una variable confiable para hacer inferencias con respecto a la funcionalidad.

Aun con la limitante antes señalada, el porcentaje de colonización brinda información importante: 1) si la planta es susceptible de establecer la asociación y qué porcentaje de ocupación tiene el hongo en sus raíces bajo determinadas condiciones, 2) si algún factor suprime la colonización por completo, entonces se puede inferir que es perjudicial para el establecimiento de la asociación, y 3) la presencia de arbusculos y enrollamientos indica que la asociación es funcional al momento de la cosecha (aun cuando el intercambio simbiótico se puede realizar también en las hifas intracelulares). La información que ofrece este método es un punto de partida que permite contrastar distintas condiciones que pueden influenciar la infección por parte de los HMA.

Hart y Reader (2002b) aconsejan complementar la información que arroja el porcentaje de colonización intraradical, con medidas del micelio extraradical (conteo de micelio externo) (Miller y Jastrow, 1992; Brundrett, Melville y Peterson, 1994) y establecen que esto es importante para aproximarse a una representación más precisa de la comunidad de HMA bajo estudio. Esta es una variable que convendría explorar para ampliar la comprensión de la micorriza arbuscular en los manglares.

La micorriza arbuscular en los manglares a través de escalas. El estudio de la efectividad y dependencia micorrízicas bajo esta perspectiva

Los hongos micorrizógenos y las plantas que se asocian con ellos formando la micorriza, llevan a cabo funciones importantes que pueden ser observadas a distintas escalas de organización, por ejemplo, los hongos micorrizógenos influyen el estatus nutrimental de sus hospederos (individuo) (D'souza y Rodrigues, 2017), el tamaño y jerarquía reproductiva de las poblaciones vegetales (población) (Koide y Dickie, 2002) y el almacenamiento de carbono en el suelo y la estabilidad de los suelos (ecosistema) (Neergaard y Petersen, 2000; Wang et al., 2016); asimismo, las poblaciones de hongos micorrizógenos y de plantas interactuantes influyen la estructura de las comunidades (Gange, 1993).

El papel y el funcionamiento de la micorriza arbuscular en los humedales no son completamente comprendidos hasta la fecha. Se ha reportado la asociación en tales ecosistemas y se ha relacionado su variación con las condiciones de inundación, fertilidad o salinidad registrados en los mismos, pero pocos estudios se han llevado a cabo con respecto a la efectividad de los HMA y la dependencia micorrízica de las plantas de humedal silvestres, y aún menos en especies arbóreas (Turjaman et al., 2008; Lamar y Davey, 1988; Ramírez-Viga et al., 2018). En cuanto a los manglares, se ha encontrado que algunas especies de mangle al asociarse con los HMA se benefician de una absorción más eficiente de fósforo, nitrógeno y potasio, mayor vitalidad de sus raíces (habilidad de absorción, síntesis, oxidación y reducción de la raíz) e incremento de biomasa (Wang et al., 2011; Xie et al., 2014; D'souza y Rodrigues, 2017). A la fecha no se han publicado

estudios de este tipo con las especies de mangle que se distribuyen en México.

Johnson (2010) y Johnson et al. (2006) proponen que los resultados de la investigación de relaciones HMA-planta individuales pueden ser analizados a través de una serie de modelos que ayudan a extrapolar la información que se genera de manera restringida (en nivel individuo) a niveles más altos de organización (población, comunidad y ecosistema). Estos autores establecen que los estudios de las relaciones micorrízicas, a través de escalas, facilitan el entendimiento de los mecanismos y consecuencias de su funcionamiento. Además de que los modelos analizados por Johnson et al. (2006) brindan herramientas para analizar la información existente, plantean un antecedente de cómo podría dirigirse la investigación de la micorriza de manera que esta extrapolación e interpretación sean cada vez más fáciles de llevar a cabo. Los autores postulan que el uso de esta perspectiva conduce a la creación de modelos más descriptivos y predictivos, capaces de guiar las decisiones de manejo.

Existen dos experimentos elementales para el estudio de la micorriza arbuscular en los humedales bajo la perspectiva de Johnson et al. (2006): la dependencia micorrízica y la efectividad de los HMA (Menge et al., 1978; Janos, 2007). El análisis de la efectividad permite medir el beneficio que las plantas reciben de sus simbioses micorrizógenos, esto puede observarse en términos de generación de biomasa (y parámetros que conducen a ello como la adquisición de nutrimentos o la tasa fotosintética) o de adecuación (cuando se extienden los experimentos hasta la edad reproductiva de las plantas). El beneficio de la asociación es dependiente de varios factores, tales como el estatus nutrimental del suelo, la identidad de los simbioses y cualquier

factor que modifique la adquisición de los elementos de intercambio simbiótico (salinidad, inundación, cantidad de luz, etcétera) (Hoeksema et al., 2010; Johnson, 2010; Ramírez-Viga et al., 2018). Por otro lado, los tasas de plantas varían grandemente en cuanto a qué tanto dependen de los HMA para la adquisición de fósforo, y esto influencia sus respuestas al enriquecimiento (o decremento) de los recursos aéreos y subterráneos (Johnson, 2010); los ensayos que evalúan este aspecto se denominan experimentos de dependencia micorrízica. El único estudio publicado que a la fecha ha evaluado la dependencia micorrízica en una especie de manglar es el de Xie et al. (2014), encontrando que *Kandelia obovata* es dependiente de la asociación.

Al brindar información acerca de los beneficios que obtiene la planta de la asociación con los HMA, la evaluación de la dependencia micorrízica y la efectividad, representan un punto de partida para explorar el balance y el funcionamiento de la micorriza en los ecosistemas. Establecer estos experimentos permite probar el efecto de los HMA sobre las plantas bajo distintos escenarios ambientales y de interacciones bióticas, lo cual facilita aproximarse a las condiciones en las que la asociación se desarrolla en la naturaleza, y permite realizar interpretaciones con respecto a procesos que ocurren realmente en los ecosistemas que se tratan de comprender. La selección de las variables de respuesta adecuadas en los experimentos de efectividad resulta fundamental para atender esta cuestión. El uso de un esquema que facilite contrastar información y la selección de variables relevantes sería probablemente de ayuda.

En la Figura 1 se presenta un esquema que puede utilizarse como base para el diseño de estos experimentos para las especies de humedal y de manglar. Al esquematizar el conocimiento del

sistema de estudio, pretende facilitar la comparación y selección de variables relevantes. Los valores de las variables y la identidad taxonómica de los simbiontes involucrados en la micorriza arbuscular, potencialmente serán diferentes dependiendo del humedal que se pretenda estudiar; asimismo, pueden cambiar de acuerdo con la estacionalidad ambiental. Con este esquema se puede analizar la información existente y también puede guiar en el diseño de los experimentos. Una vez que se tiene clara la pregunta a resolver en el estudio, se puede comenzar a diseñar el experimento tomando en cuenta este esquema y avanzando por pasos:

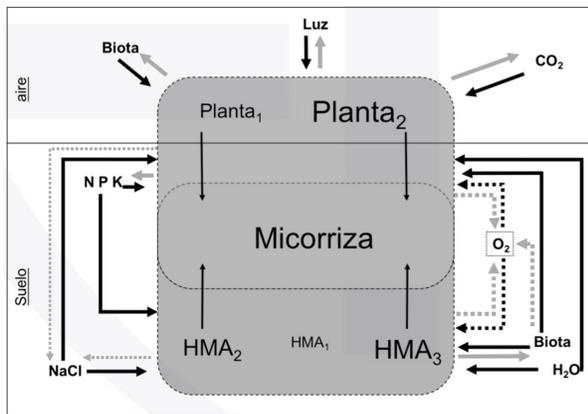
1. Determinación del nivel de organización requerido para evaluar los efectos de la asociación. Por ejemplo, si es a nivel individual, se colocaría el nombre de las especies que se van a involucrar; si se tratara de un análisis a nivel poblacional o a nivel comunidad, se completaría con flechas la posible dirección de las influencias. Las interpretaciones en sentido de presión selectiva se podrían realizar del mismo modo.

2. Selección de variables. Colocar en los espacios correspondientes los valores que se han reportado para las distintas variables de interés en los sistemas naturales y analizar si son intervalos muy amplios o no, tratando de detectar si hay grandes variaciones espaciales y estacionales en el humedal de interés y plantear si se requiere (y es posible dentro de los alcances del estudio) establecer más de un escenario de fertilidad, inundación o salinidad, por ejemplo. Este ejercicio facilita la tarea de seleccionar, siempre de acuerdo con el objetivo y los alcances del estudio, las variables moderadoras y de respuesta más relevantes para el sistema de estudio.

3. Examinar esquemas con los distintos escenarios. Esto con la finalidad de contrastar las

posibles interacciones que se presentarán en el sistema y los posibles resultados.

Figura 1. Esquema para el análisis de funcionamiento de la micorriza arbuscular a través de escalas



(flechas grises). La expresión de la micorriza puede observarse en ambos simbiontes y varía de acuerdo con los genotipos implicados. Del mismo modo, de acuerdo con dicha expresión varía su efecto sobre el medio y el efecto que el medio tiene sobre de los simbiontes. Diferentes taxas de plantas interactúan con diversos taxas de hongos (números en subíndices denotan diferentes taxas) y los resultados serán particulares de la combinación (taxas más abundantes son representados con tamaño de fuente más grande y taxas menos abundantes con tamaño de fuente más pequeño). Con flechas punteadas se representan interacciones que podrían ser de particular importancia en los humedales costeros, como los manglares, considerando en el esquema a especies con aerénquima en sus raíces y con capacidad de exclusión de sales. Las variables dentro de un mismo bloque interactúan entre sí y las flechas denotan interacción a través de bloques. Los flujos de influencia se mueven en distintos niveles: a nivel individual (por ejemplo, la interacción de una planta, considerando que recibe efectos de los HMA), a nivel poblacional (por ejemplo, considerando que en HMA1 es una población que cuenta con individuos que interactúan entre sí), a nivel comunidad (interacción de plantas y hongos y con la demás biota; pudiendo agregar más flechas para representar las influencias entre las especies a examinar) y a nivel ecosistema (al interactuar las distintas comunidades con su entorno abiótico).

Al examinar e ir llenando el esquema de la figura 1 (añadiendo complejidad con las relaciones entre individuos y poblaciones) se va colectando información acerca del ecosistema de interés. Para estudiar a la simbiosis micorrízica arbuscular a través de escalas, Johnson (2010) y Johnson et al. (2006) proponen una serie de elementos que son relevantes de registrar. En los siguientes párrafos se

Fuente: elaboración propia.

El esquema de la Figura 1 resalta las variables que, de acuerdo con las revisiones de Johnson (2010) y Johnson et al. (2006), se ha encontrado son más relevantes para la asociación micorrízica arbuscular (con énfasis en las que son relevantes para los humedales costeros) y permite la predicción de influencias (y la consideración de los efectos sinérgicos de agregar la interacción entre variables que a su vez afectan a otras). A continuación, se describen los elementos de dicha figura.

La micorriza es la asociación de plantas y de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), por lo que, tal como en Johnson, Graham y Smith (1997) se representa como la intersección entre los recuadros correspondientes a cada simbionte. Esta interactúa a través de los simbiontes con su medio (edáfico y aéreo) recibiendo influencias de diversos factores (flechas negras) y afectando su medio de vuelta

parte de ellos para establecer un panorama general del estudio de dicha simbiosis en los manglares:

(a) Caracterización del sistema en cuanto a la identidad de los simbioses

La mayoría de los estudios de campo en ecosistemas de manglar registran la identidad de las plantas y de los HMA asociados a sus rizósferas, es decir, los que se hallan en la periferia de las raíces (Gopinathan, Mahesh y Durgadevi, 2017; Gaonkar y Rodrigues, 2020; Ramírez-Viga et al., 2020 a, b; Martínez-Hernández et al., 2021); sin embargo, aunque potencialmente todas las especies de la rizósfera podrían colonizar las raíces de la planta de interés, no se tiene la certeza de cuáles están y cuáles no están interactuando con ella al momento de la cosecha. Dado lo anterior, algunos estudios han registrado la identidad de los simbioses que se encuentran dentro de las raíces de especies vegetales que se establecen en los manglares (Wang et al., 2011; Wang et al., 2015; Deepika y Kothamasi, 2021). Asimismo, ya se han comenzado a manejar algunas especies fúngicas y vegetales en experimentos de efectividad y dependencia micorrízica (Wang et al., 2011; Xie et al., 2014; D'souza y Rodrigues, 2017).

(b) Caracterización nutrimental

Esto implica la caracterización del ambiente edáfico, incluyendo la proporción C:N:P en los tejidos y metabolismos de los organismos. De acuerdo con Johnson et al. (2006), esta proporción puede ser una variable de respuesta poderosa para elucidar las dinámicas de relaciones interespecíficas y procesos ecosistémicos. La información de las proporciones C:N:P en los humedales es muy escasa

(Wigand y Stevenson, 1994). Diseñar estudios donde se exploren tales proporciones y contrastar la información resultante con los modelos estequiométricos existentes, representaría un paso importante en la búsqueda de entendimiento del papel de la micorriza en los sistemas de manglar.

(c) Identificación de factores bióticos y abióticos (además de los nutrimentos) que afectan los resultados de la simbiosis

Para las plantas de humedal, la fertilidad del suelo, la inundación, la salinidad y la fenología pueden ser las variables más relevantes en cuanto a su efecto sobre los resultados de la simbiosis. Ipsilantis y Sylvia (2007), por ejemplo, encontraron que el impacto de la asociación en las plantas de humedal es una función de las interacciones complejas entre los ensamblajes de especies de HMA, las especies de plantas y las condiciones hidrológicas. La caracterización del medio abiótico en el que se desenvuelve la micorriza arbuscular en los manglares, ha sido una tarea ampliamente abordada por diversos investigadores (Gopinathan, Mahesh y Durgadevi, 2017; Ramalho et al., 2017; Ramírez-Viga et al., 2020a; Gaonkar y Rodrigues, 2020) y representa la base para el diseño de estudios experimentales.

(d) Encontrar el sentido de las interacciones entre individuos y poblaciones cuando existe un efecto de la micorriza

Con respecto a esto, saber qué tan dependientes son las especies de humedal seguramente dará una primera idea de qué tanto impacto puede tener la micorriza a nivel poblacional y comunidad. La reciprocidad entre especies genera interdependencia de las poblaciones de plantas y de hongos, y tiene

consecuencias importantes en las dinámicas de comunidad y coevolutivas (Johnson et al., 2006). Algunos estudios en humedales ya han abordado el efecto de la simbiosis a nivel comunidad. Eberl (2011) en un humedal de California encontró que las asociaciones micorrízicas pueden influenciar la producción de biomasa en plantas invasoras del género *Spartina* y esto puede contribuir a un éxito de invasión incrementado. Tang et al. (2009) reportaron que la estimulación de la micorriza con CO₂ puede impactar la interacción competitiva de pastos C4 con plantas de arroz C3. En los manglares, el estudio de Deepika y Kothamasi (2021) reporta que la identidad de las plantas hospederas posee un papel principal en la formación de las comunidades de HMA.

(e) *Identificación del impacto de la micorriza a nivel ecosistémico*

Por ejemplo, la cantidad de biomasa fúngica (intra y extraradical) en los humedales para estimar qué tan extensas son sus redes y si son equiparablemente importantes como reservorios de carbono a lo que son en los ecosistemas terrestres, o estimar su función en la estructura de los suelos de los manglares que pueden poseer pocas partículas de adhesión (Aguilera, 1989). En los manglares ya se ha comenzado a estudiar la contribución de la glomalina a las reservas de nitrógeno y carbono del sustrato (Wang et al., 2018; Tian et al., 2020).

Los modelos de cadenas tróficas pueden ayudar a relacionar las interacciones nutrimentales entre las plantas y los hongos micorrizógenos con las interacciones entre otros organismos (Johnson et al., 2006). Estas relaciones podrían incluir parásitos y patógenos, herbívoros, bacterias benéficas, artrópodos que oxigenan el suelo en los manglares, etcétera. En los manglares, el estudio de Yu et al.

(2021) podría considerarse una aproximación a esta perspectiva, sugiriendo una cooperación positiva de los HMA con diazotrofos, misma que podría promover la eficiencia de fijación de N en estos ecosistemas.

Incorporar las dinámicas de las redes tróficas en los modelos a nivel población y comunidad puede mejorar la habilidad de los investigadores y manejadores para predecir los resultados de las interacciones entre especies. Esto es importante para el uso de la micorriza en los escenarios de restauración, porque muchos tipos de disturbio afectan la disponibilidad de nutrientes y la estructura de la comunidad del suelo (Johnson et al., 2006); por ejemplo, Wang et al. (2014) encontraron que la descarga de aguas residuales puede reducir los potenciales beneficios de los HMA en los ecosistemas de manglar.

Existe un gran sesgo de información con respecto a los estudios de tipo experimental para las especies arbóreas de humedal y particularmente de manglar. La escasez de trabajos experimentales probablemente se debe a la complicación logística de establecer experimentos con distintos tratamientos de fertilidad, inundación o salinidad durante un periodo largo de tiempo para obtener patrones claros, sin embargo, en el caso de las especies que se manejan para reforestación, el estudio podría acortarse al tiempo en el que las plántulas son introducidas al campo. Por otro lado, se han reportado efectos positivos de la asociación en especies arbóreas de manglar ya a los dos meses de vida (Wang et al., 2010), por lo que estudios de al menos seis meses posiblemente serían suficientes para obtener información útil.

CONCLUSIÓN

El registro de la efectividad de los hongos micorrizógenos arbusculares y la dependencia de las especies vegetales de manglar a la asociación con los mismos, así como la conceptualización del estudio de dicha asociación bajo la perspectiva de escalas, resultan fundamentales para la comprensión de su funcionamiento e impacto en estos ecosistemas. En los manglares tales estudios son aún muy escasos y en México no se ha publicado ninguno de dependencia micorrízica ni de efectividad a la fecha.

En los humedales, el estudio de la micorriza arbuscular comienza a ofrecer una perspectiva a diferentes escalas de organización, pero en caso de los manglares, siendo aún la investigación exploratoria en muchas áreas, el panorama se centra en la caracterización de los simbioses, y el registro del porcentaje de colonización y la densidad de esporas bajo las condiciones ambientales en campo. Los estudios a niveles más altos de organización son recientes y escasos, por lo que se requiere incrementar la complejidad en el estudio de la micorriza de los manglares y siendo estos un tipo de humedal, bien se podría partir de los patrones registrados en otros humedales con características similares para el diseño de los estudios.

Agradecimientos

A la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez, por su revisión al artículo y valiosas sugerencias.

Al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara, a la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez, a la Dra. Silvia Castillo Argüero y al Dr. José Alberto Ramos Zapata, pues bajo su tutela se desarrolló parte de esta investigación.

Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán, la Dra. Silvia Castillo Argüero, la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, el Dr. Guillermo Pedro Ángeles Álvarez y el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, quienes, en función de sinodales de candidatura al grado de doctora en ciencias, sugirieron la perspectiva tomada como directriz en la presente investigación.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, ya que dentro de las actividades establecidas en el programa se realizó parte de la investigación para este artículo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante los estudios de posgrado en la institución antes nombrada.

REFERENCIAS

- Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. y Jiménez-Zacarías, J. (2006). *Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México*. Universidad Autónoma de Campeche.
- Aguilera, N. (1989). *Tratado de edafología de México. Tomo I*. Facultad de Ciencias, Dirección General de Publicaciones.
- Allen, M. F. (2001). Modeling arbuscular mycorrhizal infection: is % infection an appropriate variable? *Mycorrhiza*, 10, 255-258. <https://doi.org/10.1007/s005720000081>.

- Bauer, C., Kellogg, C. H., Bridgham, S. D. y Lamberti, G. A. (2003). Mycorrhizal Colonization Across Hydrologic Gradients in Restored and Reference Freshwater Wetlands. *Wetlands*, 23(4), 961-968. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2003\)023\[0961:MCAHGI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2003)023[0961:MCAHGI]2.0.CO;2).
- Botello, A. V., Villanueva, S., Gutiérrez, J. y Rojas, J. L. (2010). *Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático*. Gobierno del Estado de Tabasco, SEMARNAT-INE, Universidad Autónoma de Campeche.
- Brundrett, M., Melville L. y Peterson, L. (1994). *Practical Methods in Mycorrhiza Research*. Mycologue Publications.
- Carvalho, L. M., Caçador, I. y Martins-Loução, M. (2001). Temporal and spatial variation of arbuscular mycorrhizas in salt marsh plants of the Tagus estuary (Portugal). *Mycorrhiza*, 11, 303-309. <https://doi.org/10.1007/s00572-001-0137-6>.
- Clark, R. B. y Zeto, S. K. (2000). Mineral Acquisition by Arbuscular Mycorrhizal Plants. *Journal of Plant Nutrition*, 23(7), 867-902. <https://doi.org/10.1080/01904160009382068>.
- Cuenca, G. (2015). *Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).
- D'Souza, J. y Rodrigues, B. (2013a). Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*, 24, 515-523. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0342-0>.
- _____ (2013b). Seasonal diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity*, 2013, 1-7. <https://doi.org/10.1155/2013/196527>.
- _____ (2017). Enhancement of growth in mangrove plant (*Ceriops tagal*) by *Rhizophagus clarus*. *Journal of Plant Nutrition*, 40(3), 365-371. <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1240197>.
- Deepika, S. y Kothamasi, D. (2021). Plant hosts may influence arbuscular mycorrhizal fungal community composition in mangrove estuaries. *Mycorrhiza*. <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01049-y>
- Díaz, M. (2011). Una revisión sobre los manglares: características, problemáticas y su marco jurídico. Importancia de los manglares, el daño de los efectos antropogénicos y su marco jurídico: caso sistema lagunar de Topolobampo. *Ra Ximhai*, 7(3), 355-369. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=46121063005>.
- Eberl, R. (2011). Mycorrhizal association with native and invasive cordgrass *Spartina* spp. in San Francisco Bay, California. *Aquatic Biology*, 14, 1-7. <https://doi.org/10.3354/ab00378>.
- Feller, I. y Sitnik, M. (1996). *Mangrove Ecology: A Manual for a Field Course A Field Manual Focused on the Biocomplexity on Mangrove Ecosystems*. Smithsonian Institution.
- Gange, A. C. (1993). Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi: A Determinant of Plant Community Structure in Early Succession. *Functional Ecology*, 7(5), 616-622. <https://doi.org/10.2307/2390139>.

- Gaonkar, S. y Rodrigues, B. F. (2020). Diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Chorao Island, Goa, India. *Wetlands Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1007/s11273-020-09747-8>.
- Gopinathan, M., Mahesh, V. y Durgadevi, R. (2017). Seasonal diversity of AM fungi in mangroves of South East costal area of Muthupet, India. *International journal of modern research and reviews*, 5(1), 1,474-1,480. Disponible en: <http://journalijmrr.com/wp-content/uploads/2017/04/IJMRR-360-5.pdf>.
- Gupta, N., Bihari, K. M. y Sengupta, I. (2016). Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Different Salinity of Mangrove Ecosystem of Odisha, India. *Advances in Plants and Agriculture Research*, 3(1), 00085. <https://doi.org/10.15406/apar.2016.03.00085>.
- Hart, M. M. y Reader, R. J. (2002a). Does percent root length colonization and soil hyphal length reflect the extent of colonization for all AMF? *Mycorrhiza*, 12, 297-301. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0186-5>.
- _____ (2002b). 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. y Fitter, A. H. (2009). Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*, 60(9), 2,465-2,480. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp144>.
- Hernández-Cuevas, L., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallen, I. y Ramos-Zapata, J. (2008). Micorriza arbuscular, colonización intraradical y extracción de esporas del suelo. En Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (Eds.). *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. (Pp. 1-15). Las prensas de ciencias.
- Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B. Gehring, C. A., Johnson, N., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N. y Umbanhowar, J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 13, 394-407. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01430.x>.
- Hossain, M. D. y Nuruddin, A. A. (2016). Soil and mangrove: a review. *Journal of Environmental Science and Technology*, 9, 198-207. <https://doi.org/10.3923/jest.2016.198.207>.
- Hu, W., Wu, Y., Xin, G., Wang, Y., Guo, J. y Peng, X. (2015). Arbuscular Mycorrhizal Fungi and their Influencing Factors for *Aegiceras corniculatum* and *Acanthus Ilicifolius* in Southern China. *Pakistan Journal of Botany*, 47, 1,581- 1,586. Disponible en: [https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/47\(4\)/48.pdf](https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/47(4)/48.pdf).
- Ipsilantis, I. y Sylvia, D. M. (2007). Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Applied Soil Ecology*, 35, 261-271. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.09.003>.
- Janos, D. (2007). Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza*, 17, 75-91. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0094-1>.

- Johnson, N. (2010). Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185, 631-647. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03110.x>.
- Johnson, N., Graham, J. y Smith, F. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism – parasitism continuum. *New Phytologist*, 135, 575-585. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>.
- Johnson, N. C., Hoeksema, J. D., Bever, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R. M., Moore, J., Moutoglou, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowar, J., Wilson, G. y Zabinski, C. (2006). From Lilliput to Brobdingnag: Extending Models of Mycorrhizal Function across Scales. *BioScience*, 56(11), 889-900. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[889:FLTBEM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[889:FLTBEM]2.0.CO;2).
- Kent, D. M. (2001). *Applied wetlands science and technology*. CRC Press LLC, Boca Raton.
- Klironomos, J. N., McCune, J., Hart, M. y Neville, J. (2000). The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, 3, 137-141. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00131.x>
- Kohout, P., Doubková, P., Bahram, M., Suda, J., Tedersoo, L., Vorisková, J. y Sudová, R. (2015). Niche partitioning in arbuscular mycorrhizal communities in temperate grasslands: a lesson from adjacent serpentine and nonserpentine habitats. *Molecular Ecology*, 24, 1,831-1,843. <https://doi.org/10.1111/mec.13147>.
- Koide, R. T. (2010). Mycorrhizal Symbiosis and Plant Reproduction. En Koltai, H. y Kapulnik, Y. (Eds.). *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. (Pp. 297- 320). Springer.
- Koide, R. T. y Dickie, I. A. (2002). Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil*, 244, 307-317. <https://doi.org/10.1023/A:1020204004844>.
- Kumar, T. y Ghose, M. (2008). Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*, 16, 471-483. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9085-7>.
- Lamar, R. T. y Davey, C. B. (1988). Comparative effectivity of three *Fraxinus pennsylvanica* Marsh, vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a high- phosphorus nursery soil. *New Phytologist*, 109, 171-181. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03706.x>.
- Lingan, V., Tholkappian, P. y Sundaram, M. (1999). VA- mycorrhizal fungi occurring in the mangrove vegetation of Pichavaram forest. *Mycorrhiza News*, 11, 6-7. Disponible en: <https://eurekamag.com/research/003/329/003329695.php>.
- Marschner, H. y Dell, B. (1994). Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159, 89-102. <https://doi.org/10.1007/BF00000098>.
- Martínez-Hernández, I. A., Rivera-Cruz, M. C. Carballar-Hernández, S., Trujillo- Narcía, A., Ortiz-García, C. F. Hernández-Galvez, G. y Alarcón, A. (2021). Arbuscular Mycorrhizal Colonization in a Mangrove Forest Exposed to Weathering Oil for Half a Century. *Water Air Soil Pollut*, 232, 34. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-04986-8>.

- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L. y Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115, 495-501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>.
- Menge, J. A., Johnson, E. L. V. y Platt, R. G. (1978). Mycorrhizal Dependency of Several Citrus Cultivars Under Three Nutrient Regimes. *New Phytologist*, 81, 553-559. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01628.x>.
- Miller, R. M. y Jastrow, J. D. (1992). Extraradical hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a chronosequence of prairie restoration. En Read, J. D. (Eds.). *Mycorrhizas in ecosystems*. (Pp. 171-176). C.A.B. International.
- Mohankumar, V. y Mahadevan, A. (1986). Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in mangrove vegetation. *Current Science*, 55(18), 396.
- Moreno-Casasola, P. E., Peres-Barbosa, R. y Travieso-Bello, A. C. (Eds.) (2006). *Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal*. Instituto de Ecología, A.C., CONANP and Gobierno del Estado de Veracruz-Llave.
- Mosse, B. (1981). *Vesicular-arbuscular mycorrhiza research for tropical agriculture*. Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, College of Tropical Agriculture and Human Resources, University of Hawaii.
- Neergaard, B. y Petersen, L. (2000). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant and Soil*, 218, 173-183. <https://doi.org/10.1023/A:1014923911324>.
- Oxford University Press (2021). *Oxford Languages*. <https://languages.oup.com/google-dictionary-es/>
- Peterson, R., Massicotte, H. y Melville, L. (2004). *MYCORRHIZAS Anatomy and Cell Biology*. NRC Research Press.
- Radhika, K. P. y Rodrigues, B. F. (2007). Arbuscular mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa, India. *Aquatic Botany*, 86, 291-294. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.10.009>.
- Ramalho, I., Alves, D. A., Adriano, F., Oehl, F. y Costa, L. (2017). Changes in arbuscular mycorrhizal fungal communities along a river delta island in northeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 79, 8e17. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.12.011>.
- Ramírez-Viga, T. K., Aguilar, R., Castillo-Argüero, S., Chiappa-Carrara, X., Guadarrama, P. y Ramos-Zapata, J. (2018). Wetland plant species improve performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies. *Mycorrhiza*, 28, 477-493. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0839-7>.
- Ramírez-Viga, T., Guadarrama, P., Castillo-Argüero, S., Estrada-Medina, H., García-Sánchez, R., Hernández-Cuevas, L., Sánchez-Gallén, I. y Ramos-Zapata, J. (2020a). Relationship between Arbuscular Mycorrhizal Association and Edaphic Variables in Mangroves of the Coast of Yucatán, Mexico. *Wetlands*, 40, 539-549. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01196-1>.
- _____ (2020b). Arbuscular mycorrhizal association in *Conocarpus erectus* (Combretaceae) in mangroves from Yucatán, Mexico. *Botanical Sciences*, 98(1), 66-75. <https://doi.org/10.17129/botsci.2363>.

- Ramsar (Secretaría de la Convención de Ramsar) (2006). *Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales*. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland. https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/pdf/lib/lib_manual2006s.pdf
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Rahaman, S. M. B., Sarder, L., Rahaman, M. S., Ghosh, A. K., Biswas, S. K., Siraj, S. M. S., Huq, K. A., Hasanuzzaman, A. F., M. e Islam, S. S. (2013). Nutrient dynamics in the Sundarbans mangrove estuarine system of Bangladesh under different weather and tidal cycles. *Ecological Processes*, 2, 29. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-29>.
- Sengupta, A. y Chaudhuri, S. (2002). Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12, 169-174. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0164-y>.
- Smith, F. A. y Smith, S. E. (1997). Structural diversity in (vesicular)—arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 137, 373-388. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00848.x>.
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier Ltd. Estados Unidos de América.
- Spalding, M., Kainuma, M. y Collins, L. (2010). *World atlas of mangroves*. Earthscan.
- Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., Bonito, G., Corradi, N., Gioriev, I., Gryganskyi, A., James, T. Y., O'Donnell, K., Roberson, R. W., Taylor, T. N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M. M. y Stajich, J. E. (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108(5), 1,028-1,046. <https://doi.org/10.3852/16-042>.
- Tang, J., Xu, L., chen, X. y Hu, S. (2009). Interaction between C4 barnyard grass and C3 upland rice under elevated CO2: Impact of mycorrhizae. *Acta Ecológica*, 35, 227-235. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.10.005>.
- Tian, Y., Yan, C., Wang, Q., Ma, W., Yang, D., Liu, J. y Lu, H. (2020). Glomalin-related soil protein enriched in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ excels at storing blue carbon in mangrove wetlands. *Science of the Total Environment*, 732, 138327. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138327>.
- Tomlinson, P. B. (1986). *The botany of mangroves*. Cambridge University Press.
- Treseder, K. K. (2013). The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant Soil*, 371, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1681-5>.
- Turjaman, M., Tamai, Y., Sitepu, I. R., Santoso, E., Osaki, M. y Tawaraya, K. (2008). Improvement of early growth of two tropical peat-swamp forest tree species *Ploiarium alternifolium* and *Calophyllum hosei* by two arbuscular mycorrhizal fungi under greenhouse conditions. *New Forests*, 36, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11056-008-9084-9>.

- Van der Heijden, M. G. A., Boller, T., Wiemkem, A. y Sanders, I. R. (1998). Different Arbuscular Mycorrhizal Fungal Species Are Potential Determinants Of Plant Community Structure. *Ecology*, 79(6), 2,082-2,091. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2082:DAMFSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2082:DAMFSA]2.0.CO;2).
- Wang, Y., Quiu, Q., Yang, Z., Hu, Z., Fung-Yee, N. y Xin, G. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*, 331, 181-191. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0244-2>.
- Wang Y, Huang Y, Qiu Q, Xin G, Yang Z, Shi S. (2011). Flooding Greatly Affects the Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi communities in the roots of wetland plants. *PLoS ONE*, 6, e24512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024512>.
- Wang, Y., Qiu, Q., Li, S., Xin, G. y Tam, N. F. (2014). Inhibitory effect of municipal sewage on symbiosis between mangrove plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Aquatic Biology*, 20, 119-127. <https://doi.org/10.3354/ab00550>.
- Wang, Y., Li, T., Li, Y., Qiu, Q., Li, S. y Xin, G. (2015). Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in four semi-mangrove plant communities. *Annals of Microbiology*, 65, 603-610. <https://doi.org/10.1007/s13213-014-0896-x>
- Wang, Z. G., Bi, Y. L., Jiang, B., Zhakpbek, Y., Peng, S. P., Liu, W. W. y Liu, H. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance soil carbon sequestration in the coalfields, northwest China. *Scientific Reports*, 6, 34336. <https://doi.org/10.1038/srep34336>.
- Wang, Q., Lu, H., Chen, J., Hong, H., Liu, J., Li, J. y Yan, C. (2018). Spatial distribution of glomalin-related soil protein and its relationship with sediment carbon sequestration across a mangrove forest. *Science of the Total Environment*, 613-614, 548-556. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.140>.
- Wigand, C. y Stevenson, J. C. (1994). The Presence and Possible Ecological Significance of Mycorrhizae of the Submersed Macrophyte, *Vallisneria Americana*. *Estuaries*, 17(1), 206-215. <https://doi.org/10.2307/1352570>.
- Xie, X., Weng, B., Cai, B., Dong, Y. y Yan, C. (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology*, 75, 162-171. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.11.009>.
- Yáñez-Arancibia, A., Twiley, R. y Lara-Domínguez, A. (1998). Los ecosistemas de manglar frente al cambio climático global. *Madera y Bosques*, 4(2), 3-19. <https://doi.org/10.21829/myb.1998.421356>.
- Yu, H., Liu, X., Yang, C., Peng, Y., Yu, X., Gu, H., Zheng, X., Wang, C., Xiao, F., Shu, L., He, Z., Wu, B. y Yan, Q. (2021). Co-symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and diazotrophs promote biological nitrogen fixation in mangrove ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108382. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108382>.