



Dispersión y transporte de propágulos micorrícicos en el bosque seco tropical

Jaime A. Naranjo-Morán^{1,3,*} , Marcos Vera-Morales^{1,3} , Milton S. Barcos-Arias¹ , Rodrigo J. Oviedo-Anchundia¹ , Vanessa E. Sánchez-Rendón³ , Andrea Y. Pino-Acosta^{2,3}

- (1) Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro de Investigaciones Biotecnológicas del Ecuador, CIBE, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.
(2) Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Bosque Protector La Prosperina, BPP, Facultad de Arte, Diseño y Comunicación Audiovisual, FADCOM, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.
(3) Red de Bosques Secos, REBS, Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.

* Autor de Correspondencia: J. Naranjo [jaianara@espol.edu.ec]

> Recibido el 29 de julio de 2020 - Aceptado el 29 de marzo de 2021

Como citar: Naranjo-Morán, J.A., Vera-Morales, M., Barcos-Arias, M.S., Oviedo-Anchundia, R.J., Sánchez-Rendón, V.E., Pino-Acosta, A.Y. 2021. Dispersión y transporte de propágulos micorrícicos en el bosque seco tropical. *Ecosistemas* 30(1): 2062. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2062>

Dispersión y transporte de propágulos micorrícicos en el bosque seco tropical

Resumen: Los animales son un factor importante en la dispersión de propágulos de los hongos formadores de micorrizas en los ecosistemas de bosque seco tropical. En la presente revisión bibliográfica, se hace énfasis en las diferentes formas de dispersión que pueden realizar los animales por medio de la ingesta o adherencia a estructuras externas para dispersar los propágulos de micorrizas tanto horizontal como verticalmente. La mayoría de las publicaciones provienen de estudios realizados en diversos ecosistemas (tundra, selva, sabanas y praderas), sin embargo, en esta revisión se puso especial énfasis en los estudios que reportan aquellos grupos de organismos que se encuentran en el ecosistema de bosque seco tropical. En el caso de los invertebrados, se evidencia el potencial de dispersión de los hongos micorrícicos en los diferentes estadios de desarrollo de los animales, así como por su movilidad en actividades realizadas para su alimentación y construcción de madrigueras. La dispersión efectiva de hongos micorrícicos se efectúa especialmente por medio de colémbolos, ácaros, lombrices de tierra, nemátodos, hormigas, isópodos, diplópodos, crustáceos, dípteros, avispas, escarabajos y saltamontes. La dispersión fúngica también puede verse favorecida por diferentes grupos de vertebrados, como los mamíferos, aves, reptiles y anfibios. Destacándose principalmente los roedores y las aves, quienes dispersan hongos micorrícicos a largas distancias por el consumo de propágulos adheridos a sus alimentos y estructuras externas. La literatura evidencia la importancia de la fauna en la dispersión de hongos micorrícicos en los ecosistemas de bosque seco. La presente revisión promueve la disminución de las brechas de conocimientos en torno a la dispersión de estructuras fúngicas, dinámicas especializadas y funcionamiento espacial del ecosistema.

Palabras clave: ecosistemas; esporas; fauna; hongos micorrícicos; región tropical

Dispersal and transport of mycorrhizal propagules in tropical dry forest

Abstract: Animals are an important factor in the dispersal of propagules of mycorrhizal fungi in tropical dry forest ecosystems. In this literature review, emphasis is placed on the different forms of dispersal that animals can perform by ingesting or due to the adherence to external structures to disperse mycorrhizal propagules both horizontally and vertically. Most of the publications come from studies conducted in various tropical ecosystems (tundra, forest, savannah, and grasslands), however, in this review special emphasis was placed on studies that report those groups of organisms found in the tropical dry forest ecosystem. In the case of invertebrates, it is evident the potential for dispersion of mycorrhizal fungi in different stages of development of the animals, as well as their mobility in activities carried out for feeding and construction of burrows. The effective dispersion of mycorrhizal fungi occurs especially through springtails, mites, earthworms, nematodes, ants, isopods, diplopods, crustaceans, diptera, wasps, beetles, and grasshoppers. Fungal dispersal can also be favored by different groups of vertebrates, such as mammals, birds, reptiles and amphibians. The most important are rodents and birds, which disperse mycorrhizal fungi over long distances by consuming propagules attached to their food and external structures. The literature shows the importance of fauna in the dispersion of mycorrhizal fungi in dry forest ecosystems. The present review promotes the reduction of the knowledge gap around the dispersion of fungal structures, specialized dynamics, and spatial functioning of the ecosystem.

Keywords: ecosystems; spores; fauna; mycorrhizal fungi; tropical region

Introducción

El bosque seco tropical se distribuye en distintas zonas geográficas que contienen gran diversidad de flora y fauna (Sierra et al. 2002; Lozano 2002; Székely et al. 2016). Estas zonas se encuentran constantemente perturbadas por el hombre, debido a sus distintas actividades agrícolas y/o comerciales (Aguirre y Erazo

2017). En otro contexto cabe mencionar que existen escasos reportes de la interacción entre organismos del bosque seco tropical, como es el caso de la sucesión vegetal y los hongos micorrícicos (Martínez y Pugnaire 2009), siendo esta interacción un indicador relevante que permite conocer relaciones específicas de los microorganismos en el suelo y la composición florística de un ecosistema (Callaway et al. 1999; van der Heijden et al. 2008; Lugo

et al. 2012; Romero-Saritama y Pérez-Ruiz 2016). Por estos motivos, se debe estudiar este ecosistema ya que la selectividad ecológica entre las plantas y los hongos micorrícicos puede verse afectada si el transporte de esporas no se diera de forma natural (Gollotte et al. 2004; Song et al. 2019). El transporte de semillas o esporas es necesario para el establecimiento de nuevos individuos y sigue siendo un reto apremiante para estas formas de vida en el bosque seco tropical (Vega-Frutis et al. 2015; Vašutová et al. 2019). Los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) son simbiontes obligados del 72 a 80% de las especies vegetales terrestres (Brundrett y Tedersoo 2018), estos les proveen de nutrientes esenciales, tolerancia al estrés hídrico, estimulación de fitohormonas, evitan el ingreso de elementos nocivos como los metales pesados, gracias al efecto fitoestabilizante que produce en las raíces de las plantas (Teodoro et al. 2020; Yizhu et al. 2020). Por otra parte, para que se dé un establecimiento exitoso de las plantas por dispersión natural es importante el acompañante micorrícico. En este sentido la fauna se convierte en un modo de dispersión biótico necesario para los hongos micorrícicos (Nuñez et al. 2013; Hämäläinen et al. 2017; Correia et al. 2019). Existen dos formas de transporte de propágulos de micorrizas: la primera por consumo dirigido o accidental de esporas y su posterior descarga o liberación en las heces (Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona 2008); y la segunda por su adherencia en las partes externas de los animales, por ejemplo, en garras, pelos, picos, uñas, cavidades bucales, entre otras, durante el tránsito o consumo de frutos u otras partes de las plantas (Warner y French 1970). El contacto interespecífico con el hospedero es una prioridad para el establecimiento de la simbiosis micorrícica, sin embargo, la especificidad puede ser un factor limitante de la dispersión de propágulos de hongos micorrícicos en el caso de no encontrar un hospedero compatible (Koskinen et al. 2019; Chimal-Sánchez et al. 2020). El análisis taxonómico de las esporas presentes en los residuos de animales, y la tinción de las raíces método de (McGonigle et al. 1990) de las plantas huésped cercanas a las madrigueras pueden proporcionar información necesaria para dilucidar la diversidad de micorrizas que están interaccionando con la flora del bosque seco tropical (Redecker et al. 2003). Razón por la cual el objetivo de esta revisión es explorar los distintos vectores bióticos del bosque seco tropical que realizan la dispersión y el transporte de los propágulos de los hongos micorrícicos; además está revisión espera promover nuevas investigaciones en el tema, que permitan descubrir las interacciones interespecíficas de los nichos ecológicos que se dan en el bosque seco tropical.

Estructuras de propagación de los hongos micorrícicos

Las asociaciones micorrícicas tienen distintos estilos de vida, dispersión y colonización, por ejemplo, los HFMA pueden colonizar raíces de plantas por medio de propágulos infecciosos como esporas, hifas o sáculos (Smith y Read 2008; Schalamuk y Cabello 2010; Wijayawardene et al. 2018). Sin embargo, no todos los propágulos mencionados anteriormente son igual de eficaces en la colonización de raíces, por lo que existen diferentes estrategias de colonización (Hart y Reader 2002; Klironomos y Hart 2002). Las esporas maduras emiten tubos germinativos que consumen ácidos grasos, mientras que las hifas absorben, reducen nitratos, metabolizan fósforo inorgánico y carboxilatos, en los arbúsculos se realiza expresión de genes putativos asociados al intercambio de nutrientes y metabolismos por los HFMA (Kameoka et al. 2019). Las plantas también pueden influir en la diversidad de los HFMA (Lekberg y Waller 2016), dado que las plantas preparan a las células epidérmicas para facilitar la colonización micorrícica (Reinhardt 2007). Los HFMA absorben carbono en forma de azúcares (hexosas) de sus huéspedes y se almacenan en forma de lípidos (Rich et al. 2017), a saber, de la influencia de los factores ambientales asociados a la comunidad (Melo et al. 2019), sobre todo en un ambiente biodiverso como el bosque seco tropical, que presenta condiciones muy adversas como estrés hídrico, anegamiento, suelos ácidos o alcalinos (Linares-Palomino et al. 2009).

La estructura de las esporas es importante, porque su morfología permite la caracterización de las especies (Schenck y Pérez 1990), así como ciertos rasgos que facilitan su dispersión (Chaudhary et al. 2020). En el caso del género *Glomus* presenta esporas de hasta 30 µm con paredes gruesas. En *Sclerocystis* las esporas miden hasta 205 µm de largo y se desarrollan en una sola capa, dispuestas radialmente, alrededor de un plexo central de hifas esporógenas. Mientras que en *Acaulospora* las esporas parecen formarse lateralmente en el cuello de un pequeño y delgado saco de paredes llamado vesícula. Las esporas son globosas y oscilan entre 40 y 400 µm, con paredes de 12 µm de grosor. En *Entrophospora* la vesícula se expanden para acomodar la espora, formando una pared de esporas membranosas externas, continuas, con dos cicatrices en cada extremo. En *Gigaspora* se produce uno o más tubos germinales directamente en la pared de la espora cerca de la base. Mientras que en *Scutellospora* las esporas se forman solas con tamaños entre 55-600 µm (Manoharachary et al. 2002).

En los hongos ectomicorrícicos existen dos formas generales de dispersión, la primera por medio de la liberación de esporas, provenientes de los esporocarpos (Basidiomycota) o por la liberación de esporas en el aire (Ascomycota), o, en segundo lugar, algunos propágulos se han adaptado por medio de estructuras de latencia para permanecer por largo tiempo en el suelo (Horton 2017). En la dispersión de las basidiosporas, el viento y los animales son los vectores más importantes para conducir al establecimiento de las esporas (Galante et al. 2011; Horton et al. 2013). Sin embargo, la especificidad de las relaciones planta-hongo pueden ocasionar un desafío en el establecimiento del huésped, dado que influye significativamente en la dinámica de las comunidades de plantas (Molina y Horton 2015).

Fauna que contribuye a la dispersión de esporas

La fauna tiene un rol muy importante como medio de transporte y dispersión de propágulos de cualquier tipo de hongo micorrícico. Los animales pueden dispersar estructuras de hongos por medio de la ingesta dirigida o accidental de propágulos y su posterior liberación en el excremento (endozoocoria) o por la adhesión en sus partes externas como plumas, pelos, patas (ectozoocoria), o mediante ambas estrategias.

Invertebrados

Entre los invertebrados subterráneos que más interaccionan con hongos micorrícicos se destacan cuatro grupos, estos son: lombrices de tierra, nemátodos, ácaros e insectos (Gange y Brown 2003).

Los colémbolos tienen un rol importante en la dispersión de las esporas de hongos micorrícicos, ya que actúan como consumidores fúngicos, y a su vez constituyen alimento de otras especies de insectos y algunos vertebrados como aves, ranas y peces (Rusek 1998; Palacios-Vargas 2014). *Folsomia candida* es uno de los colémbolos estudiados a nivel experimental que se alimenta de *Glomus fasciculatus*, *G. intraradices* y *Gigaspora rosea* (Warnock et al. 1982; Moore et al. 1985; Klironomos y Ursic 1998). Sin embargo, el consumo de un tipo específico de hongos micorrícicos por colémbolos depende de los recursos que pueda proporcionar el entorno (Schreiner y Bethlenfalvay 2003; Kuřáková et al. 2018). Cuando los hongos micorrícicos son consumidos por los colémbolos podrían afectar positivamente a su dispersión (Klironomos y Moutoglis 1999).

Los colémbolos tienen una tasa de dispersión en promedio más baja que la de los ácaros (Ojala y Huhta 2001). Generalmente se distribuyen de forma vertical entre los 0-10 cm de profundidad en el perfil del suelo, pero se han reportado hasta los 40 cm (Schlick-Steiner y Steiner 2000). Los ácaros por su parte son organismos de gran importancia por su abundancia y dispersión de esporas de hongos, tanto en sus estructuras externas como en sus heces (Velez et al. 2018). Los ácaros se alimentan de micelio de hongos

micorrícicos (Anslan et al. 2016). Se han encontrado en el interior de sus órganos esporas intactas del género *Tomentella* (Lilleskov y Bruns 2005). Especies de ácaros oribátidos como *Carabodes femoralis*, *Nothrus silvestris* y *Oribatula tibialis* han sido estudiadas experimentalmente, evidenciando ser consumidores de hongos ectomicorrícicos (Schneider et al. 2005).

También es posible que los colémbolos y los ácaros, puedan dispersar esporas de hongos micorrícicos por medio de su cutícula (Maaß et al. 2015) o sus apéndices (Anslan et al. 2016), es decir un medio de dispersión tipo ectozoocoria. La distancia horizontal transitada estimada de los ácaros oribátidos es de 20.5 cm/día (Behan y Hill 1978), sin embargo, se han reportado menor movilidad (20 cm/semana) (Ojala y Huhta 2001). A pesar de que los colémbolos y ácaros han colonizados muchos ecosistemas, no existen evidencias científicas en su papel de dispersión de las micorrizas en el bosque seco tropical.

Los nemátodos y los hongos micorrícicos comparten las raíces como un recurso para alimentarse y tener espacio para su sobrevivencia, produciendo en algunos casos competencia, por ejemplo, los nemátodos pueden afectar directamente cuando matan células que contribuyen en la nutrición de los HFMA (Hol y Cook 2005). En el caso de los nemátodos, el pastoreo frecuente puede ser importante para el establecimiento y mantenimiento de asociaciones micorrícicas. La distribución espacial de los nemátodos es tanto vertical como horizontal (Carman et al. 1987), y mediante el consumo dirigido pueden dispersar propágulos micorrícicos de forma endozoocoria como, por ejemplo, *Aphelenchoides* sp., que se alimenta de especies de hongos micorrícicos como *Hymenoscyphus ericae*, *Laccaria laccata* y *Cenococcum geophilum* (Ruess et al. 2000), así como también de HFMA como *Gigaspora margarita* y *Glomus coronatum* (Bakhtiar et al. 2001). También se ha observado evidencia del transporte de esporas y micelio de hongos micorrícicos por medio de la cutícula de los nemátodos (Franci 1993).

Los hongos son una fuente de alimento importante para las lombrices de tierra (Bonkowski et al. 2000). Sin embargo, se ha reportado que el destino de los cuerpos fúngicos depende de las adaptaciones a las condiciones intestinales de la lombriz de tierra (Montecchio et al. 2015). Se ha evidenciado la presencia de esporas y propágulos infecciosos de HFMA en lombrices de tierra, considerándose potenciales dispensadores (Reddell y Spain 1991; Lee et al. 1996). Por ejemplo, en muestras recolectadas en *Lumbricus terrestris* L. se encontraron propágulos viables en el transcurso del tiempo, logrando sobrevivir hasta un periodo de 12 meses (Harinikumar y Bagyaraj 1994). Las lombrices de tierra ayudan mezclando al suelo constantemente, por lo que son considerados un medio de dispersión de propágulos fúngicos eficiente (McIlveen y Cole Jr. 1976) (Tabla 1).

En el caso de las hormigas se han reportado concentraciones de propágulos micorrícicos parecidas a las lombrices de tierra (McIlveen y Cole Jr. 1976). Por ejemplo, en un nido de las hormigas *Camponotus compressus* (Fabr.) se albergan en promedio 425 propágulos infecciosos por g⁻¹ de nido (Harinikumar y Bagyaraj 1994). Sin embargo, la cantidad de suelo que transportan a la superficie es menor que las lombrices de tierra, alrededor de 0.11 kg/m² de suelo seco al año (Baxter y Hole 1966).

Los artrópodos pueden influir positivamente en la dispersión de HFMA, por lo tanto, favorecen la diversidad espacial y estacional de los simbiontes (Rabatin y Stinner 1985). Las cochinillas (Isópoda) y milpiés (Diplopoda) dispersan propágulos micorrícicos por medio de la ingesta, es decir, de forma endozoocoria (Rabatin y Stinner 1988). La distribución de los isópodos se da mayormente en los horizontes superiores del suelo, con una profundidad entre los 5-15 cm (Rudy et al. 2018), mientras que los diplópodos se distribuyen en gran parte a los 35 cm de profundidad (Rendoš et al. 2016), con algunas especies que llegan a más de 90 cm de profundidad (Mock et al. 2015); y con en base a un estudio realizado en larvas de *Streptogonopus phipsoni* se sabe que pueden migrar horizontalmente hasta 50 cm/hora (Bellairs et al. 1983).

La dispersión de hongos micorrícicos también puede ser resultado del tránsito de ciertos crustáceos adicionales a las cochinillas, tal como los cangrejos violinistas o también llamados cangrejos de río (Takeda et al. 2015). El movimiento de materiales vegetales de estos crustáceos a sus madrigueras (Booth et al. 2019) puede aportar en la dispersión de propágulos micorrícicos (Fig. 1).

Invertebrados con estilos de vida aérea

Muchas especies de dípteros se alimentan de cuerpos fúngicos (Krivoshchina 2008; Ševčík 2010; Põldmaa et al. 2015). Los dípteros son uno de los principales grupos que usan los hongos para su desarrollo larvario (Jakovlev 2012), las esporas encontradas en su tracto digestivo son viables en un 80 % (Kitabayashi et al. 2016). Se han podido recuperar núcleos intactos del hongo ectomicorrícico *Tomentella sublilacina* de heces de larvas de dípteros, lo que hace favorable la dispersión endozoocoria (Lilleskov y Bruns 2005). También se ha podido evidenciar la dispersión de esporas por medio de drosófilos adultos, quienes pueden excretar numerosas esporas dentro de las 12 horas posteriores a su alimentación (Tuno 1998; Kobayashi et al. 2017). En cuanto a la distribución vertical, se ha podido recuperar numerosos dípteros en trampas con profundidades entre 80 y 95 cm en el suelo (Mock et al. 2015).

Las avispas también constituyen un transporte para la dispersión de propágulos de hongos micorrícicos, aunque su modo de dispersión es ectozoocoria. Por ejemplo, en un estudio realizado en cuatro especies, tres de ellas mostraron infección positiva (*Sceliphron madraspatanum*, *Sceliphron spinoli*, *Eunemnes conica*), mientras que *Rhynchium* sp. no evidenció dispersión de HFMA (Harinikumar y Bagyaraj 1990). Aunque la dispersión de propágulos de forma ectozoocoria puede verse limitada por la cantidad relativamente pequeña de suelo transportado en la construcción de sus nidos, la distancia y velocidad pueden favorecer la dispersión horizontal de los hongos micorrícicos (McIlveen y Cole Jr. 1976), llegando en dos días a cubrir 335 km (Iwata 1953).

Los escarabajos son transportadores activos de esporas de hongos, en particular aquellos que colonizan la madera en descomposición, que pueden adherirse tanto a las estructuras externas (Jacobsen et al. 2017), como a los intestinos de los escarabajos (Chandler 1991). Así, la dispersión de los hongos micorrícicos por medio de los escarabajos es endozoocoria y ectozoocoria. También se han encontrado en los excrementos y en el contenido intestinal estructuras como esporas y micelio en los géneros *Amarrendia*, *Hysterangium* y *Scleroderma* (Houston y Bougher 2010). En términos generales, las interacciones entre los hongos y los escarabajos permiten una coexistencia exitosa. Aunque los insectos consumen micelio con la depredación de sustratos leñosos, existen otros escarabajos que consumen de forma selectiva los cuerpos frutales fúngicos y esporas (Schigel 2012).

Los saltamontes actúan como vectores de esporas de hongos micorrícicos. Las heces de los saltamontes fueron recolectadas y colocadas en raíces de centeno, resultando a las seis semanas plantas micorrizadas (Ponder 1980). No obstante, en otro experimento se evidenció que las esporas de hongos micorrícicos provenientes de las estructuras externas, estómagos y excrementos de los saltamontes en una pequeña cantidad de agua destilada no germinaban (Warner et al. 1987). La distribución horizontal del 90 % de saltamontes evaluados en ninfas y adultos de *Melanoplus mexicanus* (Sauss.) a los siete días después de su liberación, se encontraron entre 45 y 90 m del punto de liberación (Riegert et al. 1954) (Fig. 2).

Vertebrados

Las interacciones ecológicas entre vertebrados y los hongos micorrícicos en el bosque seco tropical aún son desconocidas. La información resulta insuficiente sobre todo cuando se trata de la dispersión de propágulos fúngicos, en particular por las especies

Tabla 1. Animales invertebrados representativos en la dispersión de propágulos de hongos micorrícicos en el ecosistema. Los hallazgos se han reportado en estudios de interacción de micorrizas con invertebrados en ecosistemas boscosos donde los invertebrados juegan un rol preponderante en la dispersión y transporte de propágulos.

Table 1. Representative invertebrate animals in the dispersal of mycorrhizal fungi propagules in the ecosystem. The findings have been reported in studies of mycorrhizal interaction with invertebrates in forest ecosystems where invertebrates play a preponderant role in the dispersal and transport of propagules.

Invertebrados	Animales	Tipo de micorriza y ecosistemas	Dispersión y transporte	Muestra	Referencias
Quelicerados	Colémbolos	Micorrizas arbusculares de bosques tropicales y subtropicales	Vertical por endozoocoria y ectozoocoria	Cutícula y apéndice	Moore et al. 1985 ; Warnock et al. 1982 ; Klironomos y Ursic 1998 ; Moore et al. 1985 ; Kuťáková et al. 2018 ; Schreiner y Bethlenfalvay 2003 ; Klironomos y Moutoglis 1999 ; Maaß et al. 2015 ; Anslan et al. 2016
	Ácaros	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas de bosques tropicales y subtropicales	Vertical y horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Cutícula y apéndices	Schlick-Steiner y Steiner 2000 ; Behan y Hill 1978 ; Schneider et al. 2005 ; Lilleskov y Bruns 2005 ; Maaß et al. 2015 ; Anslan et al. 2016 ; Behan y Hill 1978 ; Ojala y Huhta 2001
Asquelmintos	Nemátodos	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas de Bosques subtropicales y mediterráneos	Vertical y horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Cutícula	Carman et al. 1987 ; Ruess y Dighton 1996 ; Bakhtiar et al. 2001 ; Franci 1993 .
Anélidos	Lombriz de tierra	Micorrizas arbusculares de Bosque tropical	Vertical por endozoocoria	Heces	Lee et al. 1996 ; Reddell y Spain 1991 ; Harinikumar y Bagyaraj 1994
Insectos	Hormigas	Micorrizas arbusculares de Bosque mediterráneo	Vertical y horizontal por ectozoocoria	Nidos y suelo transportado	McIlveen y Cole Jr. 1976 ; Harinikumar y Bagyaraj 1994 ;
	Saltamontes Grillos	Micorrizas arbusculares de Bosques mixtos	Horizontal por endozoocoria	Intestinos Heces	Ponder 1980 ; Rabatin y Stinner 1985
	Larvas y adultos de dípteros	Micorrizas arbusculares de Bosque templado	Vertical y horizontal por edozoocoria	Tracto digestivo y heces	Kitabayashi et al. 2016 ; Lilleskov y Bruns 2005 ; Kobayashi et al. 2017 ; Tuno 1998
	Avispas	Micorrizas arbusculares de Bosque tropical	Horizontal por ectozoocoria	Nidos y suelo transportado	Harinikumar y Bagyaraj 1990
	Escarabajos	Micorrizas arbusculares de Bosque tropical y templado	Horizontal por endozoocoria ectozoocoria	Apéndices, intestinos y heces	Jacobsen et al. 2017 ; Houston y Bougher 2010 ; Chandler 1991 ; Schigel 2012
Miriápodos	Milpies	Micorrizas arbusculares de Bosque templado	Vertical por endozoocoria	Heces	Rabatin y Stinner 1988
Crustáceos	Pangoras, Cangrejos	Micorrizas arbusculares de Bosque seco tropical y manglar	Horizontal por ectozoocoria	Transporte de materiales a sus madrigueras	Booth et al. 2019
	Isópodos (Cochinillas)		Vertical por endozoocoria	Heces	Rabatin y Stinner 1988

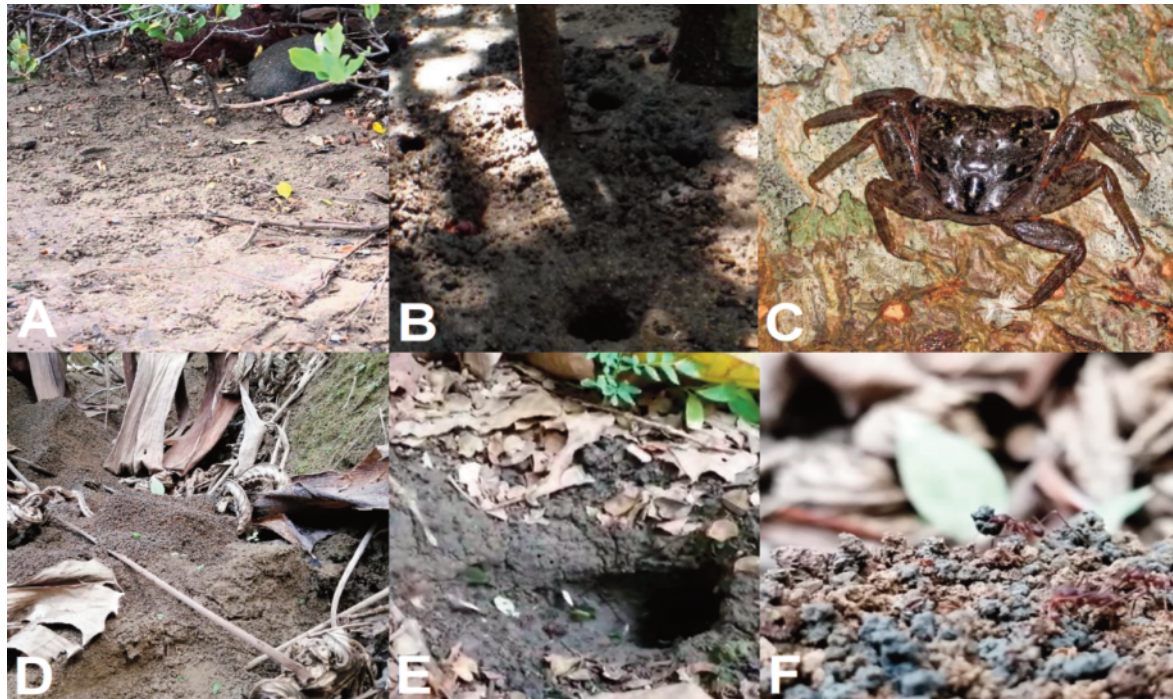


Figura 1. Dispersión de propágulos micorrícicos realizado por invertebrados en ecosistemas de manglar y bosque seco, Guayaquil-Ecuador, 2020; Madrigueras de cangrejos de manglar (A y B), Cangrejo de manglar (*Aratus pisonii* H. Milne Edwards, 1837), (C), Montículos de suelo y colonias de hormigas (D y E), Hormiga arriera (*Atta cephalotes* L.) (F).

Figure 1. Dispersion of mycorrhizal propagules by invertebrates in mangrove and dry forest ecosystems, Guayaquil- Ecuador, 2020; Mangrove crab burrows (A and B), Running crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (C), Soil mounds and ant colonies (D and E), Mule ant (*Atta cephalotes* L.) (F).

DISPERSIÓN DE PROPÁGULOS POR INVERTEBRADOS

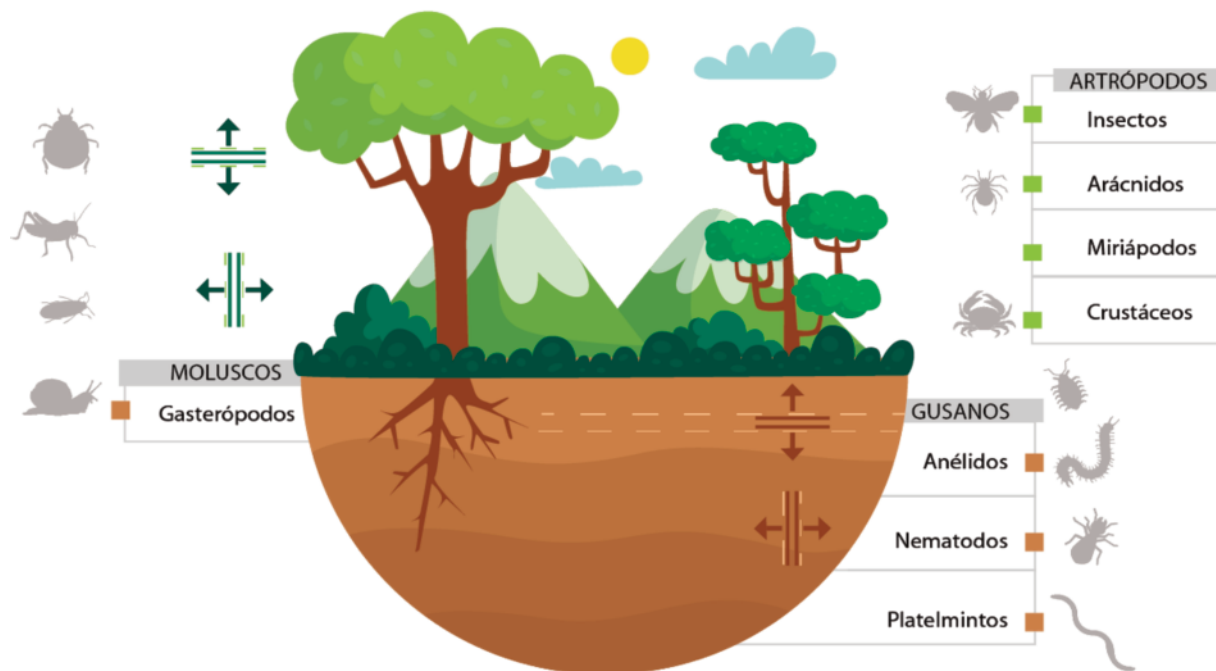


Figura 2. Animales invertebrados dispersores de hongos micorrícicos en ecosistemas boscosos. El esquema indica la dispersión y transporte de tipo horizontal y vertical de las micorizas en los ecosistemas boscosos donde los invertebrados intervienen la dinámica natural siendo los moluscos, artrópodos y gusanos los más representativos.

Figure 2. Invertebrate animals dispersing mycorrhizal fungi in forest ecosystems. The scheme indicates the horizontal and vertical dispersion and transport of mycorrhizal fungi in forest ecosystems where invertebrates intervene the natural dynamics being mollusks, arthropods and worms the most representative.

herbívoras que lo realizan de manera accidental en su hábitat dentro de ecosistemas boscosos (Vašutová et al. 2019). La interacción hongo-planta-herbívoro genera procesos de defensas evolutivas específicas (Selvaraj et al. 2020) y estas varían de acuerdo a las características de la planta hospedera o a las estrategias de ciclo de vida presente en cada uno de los organismos del ecosistema boscoso (Minton et al. 2016). La dispersión de las distintas comunidades de hongos micorrícicos es esencial para mantener un ecosistema saludable, ya que proporcionan alimento fresco a los animales que habitan los ecosistemas boscosos, además pueden producir cambios funcionales en la salud de las plantas como se ha observado en ecosistemas boscosos en Australia (Nuske et al. 2019) (Fig. 3).

Mamíferos, anfibios y reptiles

Los mamíferos juegan un rol fundamental en los ecosistemas boscosos dado que dispersan las esporas de los hongos en las pezuñas o por la ingesta de esporas, produciendo una adaptación local de los hongos micorrícicos dentro de una determinada área geográfica (González et al. 2018). Los roedores pueden dispersar hasta un 45 % de esporas de hongos micorrícicos en bosques

montanos (Sahley et al. 2015; Zaharick et al. 2015). Se ha evidenciado que los mamíferos tienen una relación específica con las plantas de sauces (*Salix* sp.) y un aumento en la infección ectomicorrízica (Rossow et al. 1997). Muchos mamíferos transportan esporas mediante endozoocoria permaneciendo viables después del traslado por el tracto digestivo en animales micófagos (Colgan y Claridge 2002). Las interacciones de hongos micorrícicos y sus efectos sobre las plantas hospedadas están sujetas a la supervivencia, al crecimiento de las plantas, y a la composición del microbioma del suelo donde se desarrollan (Herre et al. 2005). La pérdida de mamíferos excavadores contribuye al deterioro de la biodiversidad y desequilibrios en los ecosistemas (Fleming et al. 2014). El bosque seco tropical alberga gran diversidad de mamíferos y aves endémicas quienes resguardan el equilibrio de este ecosistema (Delgado et al. 2017). En el caso de los reptiles del bosque seco tropical, estos logran una dispersión indirecta, puesto que las madrigueras son cavadas con sus garras para poner sus huevecillos o depositar sus excrementos, lo que permite una colonización exitosa de los propágulos de hongos micorrícicos a las raíces de plantas cercanas (Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona 2008) (Tabla 2).

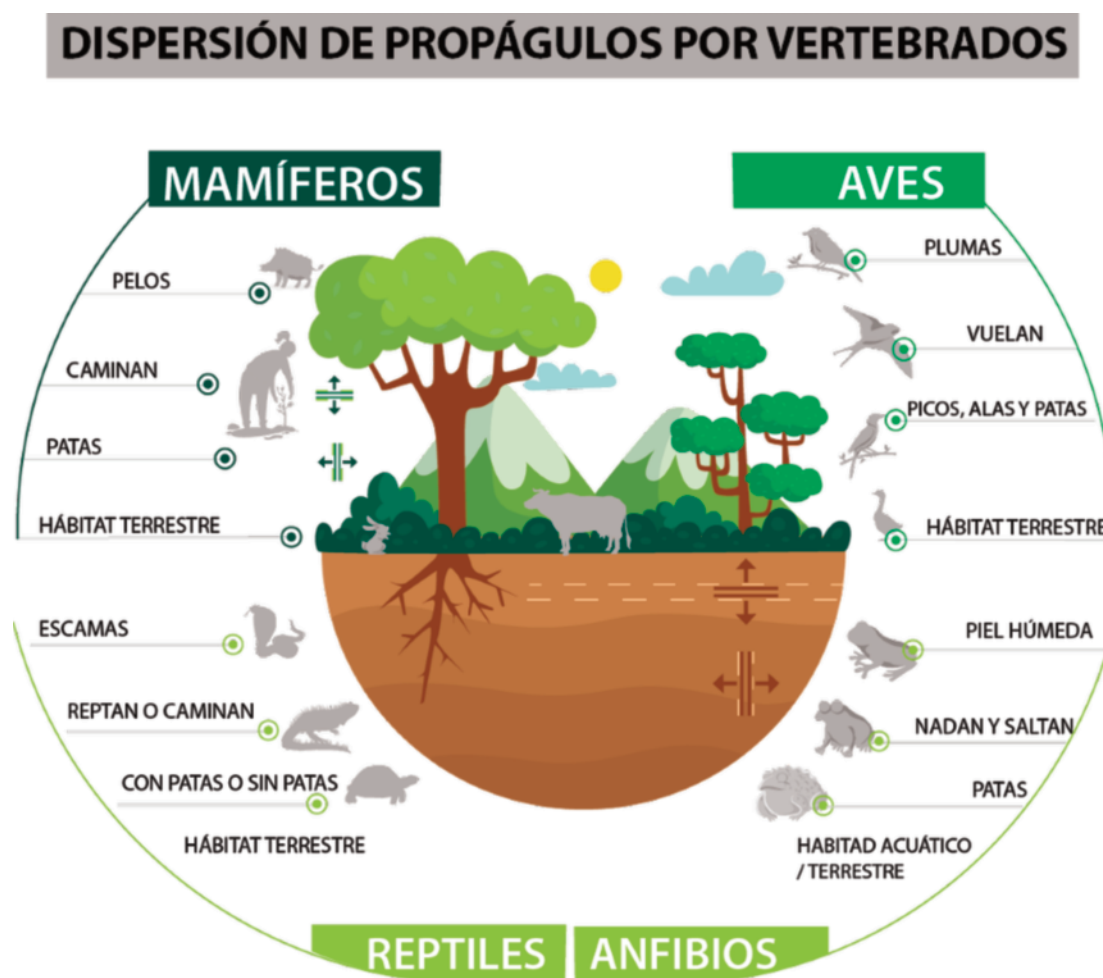


Figura 3. Animales vertebrados dispersores de hongos micorrícicos en ecosistemas boscosos. El esquema representa la dispersión y transporte de mayor amplitud de los propágulos en los ecosistemas boscosos donde intervienen cuatro grupos de vertebrados tales como mamíferos, aves, reptiles y anfibios.

Figure 3. Vertebrate animals dispersing mycorrhizal fungi in forest ecosystems. The scheme represents the wider dispersion and transport of propagules in forest ecosystems involving four groups of vertebrates such as mammals, birds, reptiles, and amphibians.

Tabla 2. Animales vertebrados representativos en la dispersión de propágulos micorrícicos en los ecosistemas. Los hallazgos reportados se destacan en investigaciones donde las micorrizas interactúan con diversos ecosistemas boscosos lo que facilita la dispersión y transporte de propágulos hacia nuevos sitios.

Table 2. Representative vertebrate animals in the dispersion of mycorrhizal propagules in ecosystems. The reported findings stand out in investigations where mycorrhizae interact with diverse forest ecosystems which facilitates the dispersion and transport of propagules to new sites.

Vertebrados	Animales	Tipo de micorriza y ecosistemas	Dispersión y transporte	Muestra	Referencias
Mamíferos	Roedores	Ectomicorrizas de Bosque mediterráneo	Horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Garras, pelos y heces	Urban 2004; Zambonelli et al. 2017; Castillo-Guevara et al. 2012
	Marsupiales	Ectomicorrizas de Bosque Húmedo Tropical Amazónico, Bosque Húmedo Tropical del Chocó, Bosque Piemontano Occidental, Bosque Piemontano Oriental, Bosque Deciduo de la Costa	Vertical y horizontal ectozoocoria	Garras, pelos	Martin et al. 2021
	Conejos	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas de Bosque mediterráneo perturbado	Horizontal por ectozoocoria	Garras, pelos	Rodrigo et al. 2015
	Ungulados (Guantas, Guatusas, Guatines y Armadillos etc.)	Ectomicorrizas y endomicorrizas de Bosques amazónicos y costeros	Vertical y horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Garras, cavidad bucal, pelos y heces	Valenzuela y Loachamín 2019
	El humano	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas, todos los hábitats (cosmopolitas)	Vertical y horizontal ectozoocoria	Pies y herramientas artificiales	Escribano-Ávila 2016
Anfibios	Sapos, Ranas, Salamandras Tritones, Cecílias.	Ectomicorrizas de Bosques amazónicos, montañosos y costeros	Horizontal por ectozoocoria	Patas y piel húmeda	Székely et al. 2016; Ojeda y Valarezo 2010
Reptiles	Iguanas, Tortugas, Cocodrilos, Serpientes, Camaleones	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas de Bosques amazónicos y costeros	Vertical y horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Patas, escamas, garras.	Ojeda y Valarezo 2010
Aves	Corredoras, Zancudas, Palmípedas, Gallináceas, Pájaros, Trepadoras, Pensoras, Palomas.	Micorrizas arbusculares y Ectomicorrizas de Bosques amazónicos, andinos, costeros y de manglar	Vertical y horizontal por endozoocoria y ectozoocoria	Picos, plumas, patas.	Correia et al. 2019; Vašutová et al. 2019

Aves

La dispersión cosmopolita de HFMA mediante endozoocoria en aves migratorias es importante, dado que permite un transporte a larga distancia de los propágulos ([Bueno y Moora 2019](#)). Se han podido observar propágulos inclusive en los excrementos de *Erithacus rubecula* y *Sylvia melanocephala* dispersando esporas de forma exitosa ([Correia et al. 2019](#)). Las aves aportan con la dispersión de semillas entre islas y consigo permiten la colonización exitosa de hongos micorrícicos, al encontrarse con sus huéspedes en otras islas que poseen una composición florística similar, debiéndose adaptar para sobrevivir ([Tanesaka 2012](#)). Un ejemplo claro de esto son las diferencias encontradas en las islas Galápagos sobre la composición florística y dominancia de especies nativas determinadas por un filtro micorrícico arbuscular de colonización inicial de los propágulos infectivos transportados entre las islas, convirtiéndose las micorrizas en un bioindicador de interacción y estabilidad florísticas para las islas ([Duchicela et al. 2020](#)) ([Fig. 4](#)).

Importancia de los hongos micorrícicos en el bosque seco tropical

Los hongos micorrícicos son parte de la simbiosis más importante de los suelos, por lo que impacta directamente al funcionamiento de entrada y salida de energía en los ecosistemas de bosque seco tropical ([Chaudhary et al. 2018](#)), siendo importantes en la agregación de los suelos ([Rillig y Mummey 2006](#)), así como en la dinámica de las comunidades vegetales ([Martínez y Pugnaire 2009](#)). Las diferentes especies de plantas y sus estrategias probablemente inciden en la composición microbiana de la rizosfera ([Hugoni et al. 2018](#)), así como también, las condiciones locales ([Vieira et al. 2019](#)) y el suelo ([Lekberg et al. 2011](#)) condicionan la dispersión de especies de HFMA, dado que en el bosque seco existe una relación baja positiva con la sucesión vegetal a los tres años en los agregados del suelo realizado por el tipo de planta y especies de hongos micorrícicos comprobando el efecto resiliente de esta interacción ([Carrillo-Saucedo y Gavito 2020](#)).

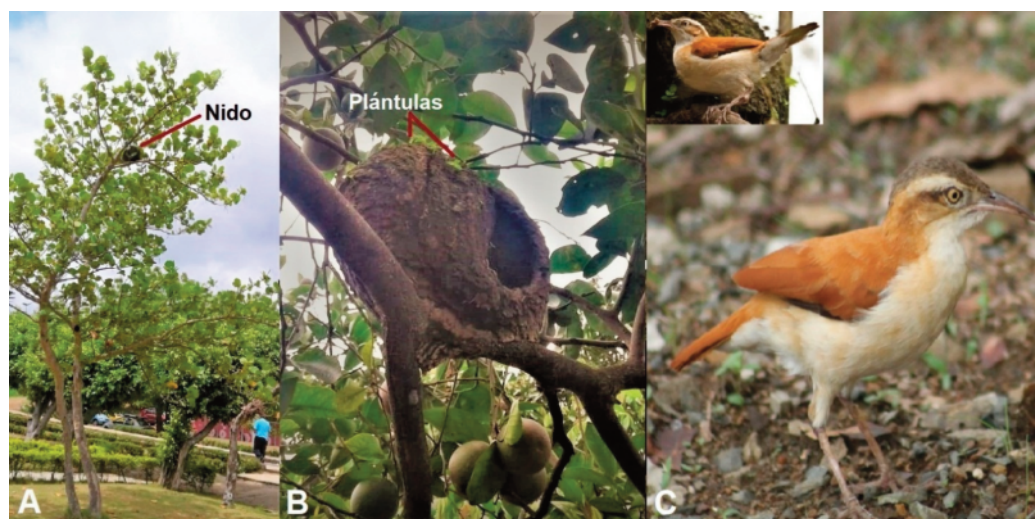


Figura 4: Dispersión de semillas y propágulos de los hongos micorrícicos realizado por ave ejemplar en el Bosque Protector La Prosperina, Guayaquil-Ecuador, 2020; Nido en *Coccoloba uvifera* (A), Nido en *Citrus X sinensis* (B), Hornero patipálido (*Furnarius leucopus*) (C).

Figure 4: Dispersion of seeds and propagules of mycorrhizal fungi carried out by an exemplary bird in La Prosperina Protected Forest, Guayaquil- Ecuador, 2020; Nest in *Coccoloba uvifera* (A), Nest in *Citrus X sinensis* (B), Hornero patipálido (*Furnarius leucopus*) (C).

Los hongos micorrícicos son un elemento fundamental en el soporte de los servicios ecosistémicos, dado que, además de aportar nutrientes, mejoran la textura y estructura del suelo, manteniendo la biodiversidad florística de los ecosistemas boscosos. Razón por la cual, los hongos micorrícicos son importantes en la conservación de nichos ecológicos sensibles ubicados en el bosque seco tropical y otros bosques presionados por el accionar del hombre (Teodoro et al. 2020). La fauna pueden trasladar una cantidad considerable de semillas y propágulos de hongos micorrícicos a lugares adecuados, es decir que posean luminosidad y riqueza de nutrientes, aunque, estos hongos se pueden adaptar y ser resilientes a circunstancias adversas ocasionadas por el cambio climático (Correia et al. 2019). Por lo que algunos taxones están distribuidos globalmente (Davison et al. 2015).

Las interacciones especializadas entre animales y hongos pueden ser accidentales, ruderales o inespecífica de hospedero (Martínez y Pugnaire 2009), motivo por el cual enlistamos sólo algunos estudios de plantas relevantes que crecen en ecosistemas de bosques secos tropicales y sus variantes de nicho ecológico que interactúan con los hongos micorrícicos (Tabla 3), dado que la amplia diversidad de estos ecosistemas boscosos, el conocimiento aun es limitado, en particular, para los ecosistemas tropicales (Paz et al. 2021). A pesar de la situación, queda mucho por estudiar en cuanto las dinámicas estructurales y funcionamientos de los ecosistemas de bosques tropicales estacionalmente secos, existen muchas razones por las que estos bosques sufren una gran presión antropogénica, por lo que continúan siendo un área prioritaria de investigación y conservación mundial (Espinosa et al. 2012).

Tabla 3. Plantas huéspedes de micorrizas reportadas en ecosistemas boscosos con la amplia diversidad de Ecuador, donde se han realizados importantes aportes en especies comerciales, no obstante, la micorrización de especies silvestres puede evidenciar indicadores específicos sobre las interacciones de la salud de los ecosistemas.

Table 3. Mycorrhizal host plants reported in forest ecosystems with the wide diversity of Ecuador, where important contributions have been made in commercial species, however, mycorrhization of wild species may show specific indicators of ecosystem health interactions.

Especies vegetales	Micorrizas	Ecosistemas	Referencias
Balsa (<i>Ochroma pyramidale</i> Urb.)	Micorrizas arbusculares	Bosque húmedo tropical y Seco tropical	Pinargote et al. 2020
Paja toquilla (<i>Carludovica palmata</i> Ruiz y Pav.)	Micorrizas arbusculares	Bosque amazónico	Garcés-Ruiz et al. 2017
Chonta (<i>Euterpe precatoria</i> Mart.)	Micorrizas arbusculares	Bosque amazónico	
Caña agria (<i>Costus scaber</i> Ruiz y Pav.)	Micorrizas arbusculares	Bosque amazónico	
Cacao (<i>Theobroma cacao</i> L.)	Micorrizas arbusculares	Bosque húmedo tropical	Prieto-Benavides et al. 2012
Especies nativas y endémicas	Micorrizas arbusculares	Bosques andinos y Amazónicos	Nouhra et al. 2019
Niguito (<i>Muntingia calabura</i> L.) Banano (<i>Musa</i> sp.)	Micorrizas arbusculares	Bosque húmedo tropical y Seco tropical	Moína-Quimí et al. 2018
Melina (<i>Gmelina arborea</i> Roxb.)	Ectomicorrizas	Bosque húmedo tropical	Meza B. et al. 2017
Palma africana (<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.)	Micorrizas arbusculares	Bosque húmedo tropical	
Aliso (<i>Alnus acuminata</i> Kunth)	Micorrizas arbusculares	Bosque montano andino	Aguirre et al. 2008
Mortino (<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth)	Micorrizas de Ericáceas	Bosque amazónico y Bosques interandinos	Setaro y Kron 2011

Conclusiones

En general se puede decir que la dispersión de hongos micorrícicos es afectada por diferentes tipos de animales (invertebrados y vertebrados), cada uno contribuyendo en su desplazamiento por medio de la alimentación (endozoocoria), así como también por adherencia en sus estructuras externas (ectozoocoria) o una combinación de ambos.

Entre los principales grupos de invertebrados que ayudan a la dispersión horizontal y vertical de los hongos micorrícicos se encontró: colémbolos, ácaros, lombrices de tierra, nemátodos, hormigas, isópodos, diplópodos, crustáceos, dípteros, avispas, escarabajos y saltamontes. Estos invertebrados se encuentran formando parte de la fauna existente en la mayoría de los sistemas boscosos. Mientras que los grupos de vertebrados que mayormente contribuyen a la dispersión de estos microorganismos son los roedores y las aves, lo que realizan cuando se alimentan o construyen sus madrigueras. Es importante mencionar que el conocimiento sobre la dispersión de hongos micorrícicos por medio de la fauna en el bosque seco tropical es aún limitado, por lo tanto, mantener y conocer la interacción de la biodiversidad es un principio fundamental para la conservación de su nicho ecológico, hábitat y ecosistema.

Contribución de los autores

Jaime Naranjo: Conceptualización, Redacción, Recursos, Revisión, Edición y Visualización de figura 1 (D, E y F), 4 (A y B). Marcos Vera: Investigación, Metodología, Revisión y Edición, Visualización de figura 1 (A, B y C). Redacción. Milton Barcos: Redacción- borrador inicial, Supervisión de fichaje crítico. Rodrigo Oviedo: Análisis formal, Investigación. Vanessa Sánchez: Investigación, Redacción de borrador inicial. Andrea Pino: Administración de Proyecto. Recursos. Visualización de figura 2, 3 y 4 (C).

Referencias

- Aguirre, N., Erazo, A. 2017. Valoración económica ambiental del compartimiento leñoso como una alternativa para conservar la biodiversidad del bosque seco de la provincia de Loja, Ecuador. *Bosques Latitud Cero* 7: 89-107.
- Aguirre, N., Gunter, S., Stimm, B. 2008. Mejoramiento de la propagación de especies forestales nativas del Bosque Montano en el Sur del Ecuador. *Estudios Universitarios* 8: 57-66.
- Anslan, S., Bahram, M., Tedersoo, L. 2016. Temporal changes in fungal communities associated with guts and appendages of Collembola as based on culturing and high-throughput sequencing. *Soil Biology and Biochemistry* 96: 152-159.
- Bakhtiar, Y., Miller, D., Cavagnaro, T., Smith, S. 2001. Interactions between two arbuscular mycorrhizal fungi and fungivorous nematodes and control of the nematode with fenamifos. *Applied Soil Ecology* 17: 107-117.
- Baxter, F.P., Hole, F.P. 1966. The ant that ploughed the prairie. *Crop Soils* 19: 11-13.
- Behan, V.M., Hill, S.B. 1978. Feeding habits and spore dispersal of Oribatid mites in the North American arctic. *Revue d'écologie et de biologie du sol* 15: 497-516.
- Bellairs, V., Bellairs, R., Goel, S. 1983. Studies on an Indian polydesmoid millipede *Streptogonopus phipsoni* Life cycle and swarming behaviour of the larvae. *Journal of Zoology* 199: 31-50.
- Bonkowski, M., Griffiths, B.S., Ritz, K. 2000. Food preferences of earthworms for soil fungi. *Pedobiologia* 44: 666-676.
- Booth, J.M., Fusi, M., Marasco, R., Michoud, G., Fodelianakis, S., Merlino, G., Daffonchio, D. 2019. The role of fungi in heterogeneous sediment microbial networks. *Scientific Reports* 9: 1-14.
- Brundrett, M.C., Tedersoo, L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220: 1108-1115.
- Bueno, C.G., Moora, M. 2019. How do arbuscular mycorrhizal fungi travel? *New Phytologist* 222: 645-647.
- Callaway, R.M., DeLuca, T.H., Belliveau, W.M. 1999. Biological-control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *Centaurea maculosa*. *Ecology* 80: 1196-1201.
- Carman, K.R., Sherman, K.M., Thistle, D. 1987. Evidence that sediment type influences the horizontal and vertical distribution of nematodes at a deep-sea site. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 34: 45-53.
- Carrillo-Saucedo, S.M., Gavito, M.E. 2020. Resilience of soil aggregation and exocellular enzymatic functions associated with arbuscular mycorrhizal fungal communities along a successional gradient in a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 30: 109-120.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397-416.
- Castillo-Guevara, C., Lara, C., Pérez, G. 2012. Micofagia por roedores en un bosque templado del centro de México. *Revista mexicana de biodiversidad* 83: 772-777.
- Chandler, D.S. 1991. Comparison of some slime-mold and fungus feeding beetles (Coleoptera: Eucinetidae, Cucujoidea) in an old-growth and 40-year-old forest in New Hampshire. *The Coleopterists Bulletin* 45: 239-256.
- Chaudhary, V.B., Cuenca, G., Johnson, N.C. 2018. Tropical-temperate comparison of landscape-scale arbuscular mycorrhizal fungal species distributions. *Diversity and Distributions* 24: 116-128.
- Chaudhary, V.B., Nollimal, S., Sosa-Hernández, M.A., Egan, C., Kastens, J. 2020. Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 228: 238-252.
- Chimal-Sánchez, E., Senés-Guerrero, C., Varela, L., Montañón, N.M., García-Sánchez, R., Pacheco, A., Montañón-Arias, S.A., Camargo-Ricalde, S.L. 2020. *Septoglomus mexicanum*, a new species of arbuscular mycorrhizal fungi from semiarid regions in Mexico. *Mycologia* 112: 121-132.
- Colgan, W., Claridge, A.W. 2002. Mycorrhizal effectiveness of *Rhizopogon* spores recovered from faecal pellets of small forest-dwelling mammals. *Mycological Research* 106: 314-320.
- Correia, M., Heleno, R., Silva, L.P. da, Costa, J.M., Rodríguez-Echeverría, S. 2019. First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant diaspores by birds. *New Phytologist* 222: 1054-1060.
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bå, A., Burla, S. et al. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349: 970-973.
- Delgado, D., Herrera, R., Zambrano, A., Torres, G., Peñafiel, J., Ortiz, M.J. 2017. Diagnóstico del potencial turístico para el diseño de senderos ecoturísticos. Caso Bosque Protector Cerro Blanco, Guayas, Ecuador. *Revista interamericana de ambiente y turismo* 13: 28-43.
- Duchicela, J., Bever, J.D., Schultz, P.A. 2020. Symbionts as filters of plant colonization of islands: tests of expected patterns and environmental consequences in the Galapagos. *Plants* 9: 74.
- Escribano-Ávila, G. 2016. El bosque seco neotropical de la provincia Ecuatoriana: un pequeño gran desconocido. *Ecosistemas* 25(2), 1-4. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.01>
- Espinosa, C.I., Cruz, M. de la, Luzuriaga, A.L., Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la Región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Revista Ecosistemas* 21: 167-179.
- Fleming, P.A., Anderson, H., Prendergast, A., Bretz, M.R., Valentine, L., Hardy, G.E. 2014. Is the loss of Australian digging mammals contributing to a deterioration in ecosystem function? *Mammal Review* 44: 94-108.
- Francl, L.J. 1993. Interactions of nematodes with mycorrhizae and mycorrhizal fungi. En: Khan, M. W. (ed.), *Nematode Interactions*, pp. 203-216. Springer Netherlands, Dordrecht, The Netherlands.
- Galante, T.E., Horton, T.R., Swaney, D.P. 2011. 95% of basidiospores fall within 1 m of the cap: A field-and modeling-based study. *Mycologia* 103: 1175-1183.
- Gange, A.C., Brown, V.K. 2003. Actions and interactions of soil invertebrates and arbuscular mycorrhizal fungi in affecting the structure of plant communities. En van der Heijden, M. G. A., Sanders, I. R. (eds.), *Mycorrhizal Ecology*, Ecological Studies, pp. 321-344. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany.
- Garcés-Ruiz, M., Senés-Guerrero, C., Declerck, S., Cranenbrouck, S. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungal community composition in *Carludovica palmata*, *Costus scaber* and *Euterpe precatoria* from weathered oil ponds in the Ecuadorian Amazon. *Frontiers in Microbiology* 8: 2134.
- Gollotte, A., Van Tuinen, D., 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.

- González, J.B., Petipas, R.H., Franken, O., Kiers, E.T., Veblen, K.E., Brody, A.K. 2018. Herbivore removal reduces influence of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and tolerance in an East African savanna. *Oecologia* 187: 123-133.
- Hämäläinen, A., Broadley, K., Droghini, A., Haines, J.A., Lamb, C.T., Boutin, S., Gilbert, S. 2017. The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores. *Ecosphere* 8: e01685.
- Harinikumar, K.M., Bagyaraj, D.J. 1990. Do wasps disperse vesicular arbuscular mycorrhizal fungi? En Bagyaraj, J., Manjunath, A. (eds.), *Mycorrhizal symbiosis and plant growth*, Proceedings of the second national conference on mycorrhiza held at Bangalore, pp. 14-15. University of Agriculture Sciences, Bangalore, India.
- Harinikumar, K.M., Bagyaraj, D.J. 1994. Potential of earthworms, ants, millipedes, and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biology and Fertility of Soils* 18: 115-118.
- Hart, M.M., Reader, R.J. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 296-310.
- Herre, E.A., Kylo, D., Mangan, S., Husband, R., Mejia, L.C., Eom, A.-H. 2005. An overview of arbuscular mycorrhizal fungal composition, distribution and host effects from a tropical moist forest. En Burslem, D., Pinard, M., Hartley, S. (eds.), *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*, Ecological Reviews, pp. 204-225. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Hol, W.H.G., Cook, R. 2005. An overview of arbuscular mycorrhizal fungi–nematode interactions. *Basic and Applied Ecology* 6: 489-503.
- Horton, T.R. 2017. Spore dispersal in ectomycorrhizal fungi at fine and regional scales. En: Tedersoo, L. (Ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, pp. 61-78. Springer International.
- Horton, T.R., Swaney, D.P., Galante, T.E. 2013. Dispersal of ectomycorrhizal basidiospores: The long and short of it. *Mycologia* 105: 1623-1626.
- Houston, T.F., Bougher, N.L. 2010. Records of hypogeous mycorrhizal fungi in the diet of some Western Australian bolboceratine beetles (Coleoptera: Geotrupidae, Bolboceratinae). *Australian Journal of Entomology* 49: 49-55.
- Hugoni, M., Luis, P., Guyonnet, J., Haichar, F. el Z. 2018. Plant host habitat and root exudates shape fungal diversity. *Mycorrhiza* 28: 451-463.
- Iwata, K. 1953. Biology of Eumenes in Japan (Hymenoptera: Vespidae). *Mushi* 25: 25-47.
- Jacobsen, R.M., Kauserud, H., Sverdrup-Thygeson, A., Bjorbaekmo, M.M., Birkemoe, T. 2017. Wood-inhabiting insects can function as targeted vectors for decomposer fungi. *Fungal Ecology* 29: 76-84.
- Jakovlev, J. 2012. Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea excluding Sciaridae): a review. *Mycologia* 3: 11-23.
- Kameoka, H., Maeda, T., Okuma, N., Kawaguchi, M. 2019. Structure-specific regulation of nutrient transport and metabolism in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Cell Physiology* 60: 2272-2281.
- Kitabayashi K., Tuno N., Hosaka K., Yaguchi Y. 2016. Natures of ingested basidio-spores in dipteran larvae inhabiting sporophores of Agaricomycetidae. *Japanese Journal of Mycology* 57: 69-76.
- Klironomos, J.N., Hart, M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184.
- Klironomos, J.N., Moutoglou, P. 1999. Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils* 29: 277-281.
- Klironomos, J.N., Ursic, M. 1998. Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils* 26: 250-253.
- Kobayashi, M., Kitabayashi, K., Tuno, N. 2017. Spore dissemination by mycophagous adult drosophilids. *Ecological Research* 32: 621-626.
- Koskinen, J., Roslin, T., Nyman, T., Abrego, N., Michell, C., Vesterinen, E.J. 2019. Finding flies in the mushroom soup: Host specificity of fungus-associated communities revisited with a novel molecular method. *Molecular Ecology* 28: 190-202.
- Krivosheina, N.P. 2008. Macromycete fruit bodies as a habitat for dipterans (Insecta, Diptera). *Entomological Review* 88: 778-792.
- Kutáková, E., Cesarz, S., Münzbergová, Z., Eisenhauer, N. 2018. Soil microarthropods alter the outcome of plant-soil feedback experiments. *Scientific Reports* 8: 1-11.
- Lee, K.K., Reddy, M.V., Wani, S.P., Trimurtulu, N. 1996. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in earthworm casts and surrounding soil in relation to soil management of a semi-arid tropical Alfisol. *Applied Soil Ecology* 3: 177-181.
- Lekberg, Y., Waller, L.P. 2016. What drives differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities among plant species? *Fungal Ecology* 24: 135-138.
- Lekberg, Y., Meadow, J., Rohr, J.R., Redecker, D., Zabinski, C.A. 2011. Importance of dispersal and thermal environment for mycorrhizal communities: lessons from Yellowstone National Park. *Ecology* 92: 1292-1302.
- Lilleskov, E.A., Bruns, T.D. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella subulilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762-769.
- Linares-Palomino, R., Kvist, L.P., Aguirre-Mendoza, Z., Gonzales-Inca, C. 2009. Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation* 19: 169.
- Lozano, P. 2002. Los tipos de bosque en el sur de Ecuador. *Botanica Austroecuatorialiana*. En: *Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipe*, pp. 29-49. Abya-Yala, Quito, Ecuador.
- Lugo, M.A., Negritto, M.A., Jofré, M., Anton, A., Galetto, L. 2012. Colonization of native Andean grasses by arbuscular mycorrhizal fungi in Puna: a matter of altitude, host photosynthetic pathway and host life cycles. *FEMS Microbiology Ecology* 81: 455-466.
- Maaß, S., Caruso, T., Rillig, M.C. 2015. Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia* 58: 59-63.
- Manoharachary, C., Kunwar, I.K., Mukerji, K.G. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi — identification, taxonomic criteria, classification, controversies and terminology. En Mukerji, K. G., Manoharachary, C., Chamola, B. P. (eds.), *Techniques in Mycorrhizal Studies*, pp. 249-272. Springer Netherlands, Dordrecht, The Netherlands.
- Martin, G.M., González, B., Monjeau, A. 2021. Continental assessment of South American marsupial conservation priorities: A methodological approach using a spatially explicit conservation indicator. *Biological Conservation* 256: 109045.
- Martínez, L.B., Pugnaire, F.I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Revista Ecosistemas* 18: 44-54.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L., 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.
- McIlveen, W.D., Cole Jr., H. 1976. Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps, and birds. *Canadian Journal of Botany* 54: 1486-1489.
- Melo, C.D., Walker, C., Krüger, C., Borges, P.A.V., Luna, S., Mendonça, D., Fonseca, H.M.A.C., Machado, A.C. 2019. Environmental factors driving arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with endemic woody plant *Picconia azorica* on native forest of Azores. *Annals of Microbiology* 69: 1309-1327.
- Meza B.F., Díaz O.E., Escobar T.H., Belezaca Pinargote, C., Cachipundo C.J., Meza B.G., et al. 2017. Identification of arbuscular mycorrhizal fungi in melina (*Gmelina arborea* Roxb) plantations in the Ecuadorian humid tropics. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú (RIVEP)* 28: 969-975.
- Minton, M.M., Barber, N., Gordon, L. 2016. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on herbivory defense in two *Solanum* (Solanaceae) species. *Plant Ecology and Evolution* 149: 157-164.
- Mock, A., Raschmanová, N., Jászay, T., Jászayová, A. 2015. An introductory study of subterranean communities of invertebrates in forested talus habitats in southern Slovakia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 79: 243-256.
- Moína-Quimí, E., Oviedo-Anchundia, R., Nieto-Barcelona, S., Herrera-Samaniego, P., Barcos-Arias, M. 2018. Evaluación de los hongos micorrizicos arbusculares de zonas del trópico húmedo del Ecuador. *Bionatura* 3: 531-536.
- Molina, R., Horton, T.R. 2015. Mycorrhiza specificity: Its role in the development and function of common mycelial networks. En :Horton, T.R. (ed.), *Mycorrhizal Networks*, pp. 1-39. Springer Netherlands.

- Montecchio, L., Scattolin, L., Squartini, A., Butt, K.R. 2015. Potential spread of forest soil-borne fungi through earthworm consumption and casting. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 8: 295.
- Moore, J.C., St. John, T.V., Coleman, D.C. 1985. Ingestion of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae and spores by soil microarthropods. *Ecology* 66: 1979-1981.
- Nouhra, E.R., Palfner, G., Kuhar, F., Pastor, N., Smith, M.E. 2019. Ectomycorrhizal fungi in South America: their diversity in past, present and future research. En Pagano, M. C., Lugo, M. A. (eds.), *Mycorrhizal Fungi in South America*, Fungal Biology, pp. 73-95. Springer International Publishing, Cham, Belgium.
- Núñez, M.A., Hayward, J., Horton, T.R., Amico, G.C., Dimarco, R.D., Barrios-García, M.N., Simberloff, D. 2013. Exotic mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *PLOS ONE* 8: e66832.
- Nuske, S.J., Anslan, S., Tedersoo, L., Congdon, B.C., Abell, S.E. 2019. Ectomycorrhizal fungal communities are dominated by mammalian dispersed truffle-like taxa in north-east Australian woodlands. *Mycorrhiza* 29: 181-193.
- Ojala, R., Huhta, V. 2001. Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiologia* 45: 443-450.
- Ojeda, D.A., Valarezo, K. 2010. Diversidad de anfibios y reptiles de un bosque seco en el sur occidente del Ecuador. *Ecología forestal* 1: 30.
- Palacios-Vargas, J.G. 2014. Biodiversidad de Collembola (Hexapoda: Entognatha) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 220-231.
- Paz, C., Öpik, M., Bulascoschi, L., Bueno, C.G., Galetti, M. 2021. Dispersal of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Evidence and Insights for Ecological Studies. *Microbial Ecology* 81: 283-292.
- Pinargote, C.B., Gill, D.C., Benavides, O.P., Tobar, R.L., Apuntes, E.S. 2020. Hongos de micorrizas arbusculares presentes en *Ochroma pyramidalis* (Cav. ex Lam.) Urb. (balsa) en Ecuador. *Journal of Science and Research: Revista Ciencia e Investigación*. ISSN 2528-8083 5: 71-84.
- Pöldmaa, K., Jürgenstein, S., Bahram, M., Teder, T., Kurina, O. 2015. Host diversity and trophic status as determinants of species richness and community composition of fungus gnats. *Basic and Applied Ecology* 16: 46-53.
- Ponder, F.J. 1980. Rabbits and grasshoppers: vectors of endomycorrhizal fungi on new coal mine spoil. *Research Note NC-250*. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Prieto-Benavides, O.O., Belezaca-Pinargote, C.E., Mora-Silva, W.F., Garcés-Fiallos, F.R., Sabando-Ávila, F.A., Cedeño-Loja, P.E. 2012. Identificación de hongos micorrizicos arbusculares en sistemas agroforestales con cacao en el trópico húmedo ecuatoriano. *Agronomía Mesoamericana* 23: 233-239.
- Rabatin, S.C., Stinner, B.R. 1985. Arthropods as consumers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 77: 320-322.
- Rabatin, S.C., Stinner, B.R. 1988. Indirect effects of interactions between VAM fungi and soil-inhabiting invertebrates on plant processes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 135-146.
- Reddell, P., Spain, A.V. 1991. Earthworms as vectors of viable propagules of mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 767-774.
- Redecker, D., Hijri, I., Wiemken, A. 2003. Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: perspectives and problems. *Folia Geobotanica* 38: 113-124.
- Reinhardt, D. 2007. Programming good relations — development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 98-105.
- Rendoš, M., Mock, A., Miklisová, D. 2016. Terrestrial isopods and myriapods in a forested scree slope: subterranean biodiversity, depth gradient and annual dynamics. *Journal of Natural History* 50: 2129-2142.
- Rich, M.K., Nouri, E., Courty, P.-E., Reinhardt, D. 2017. Diet of arbuscular mycorrhizal fungi: bread and butter? *Trends in Plant Science* 22: 652-660.
- Riegert, P.W., Fuller, R.A., Putnam, L.G. 1954. Studies on dispersal of grasshoppers (Acrididae) tagged with phosphorus-32. *The Canadian Entomologist* 86: 223-232.
- Rillig, M.C., Mummey, D.L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* 171: 41-53.
- Rodrigo, J.E.P., Laffitte, J.M.F., García, L.P. 2015. Los mamíferos frugívoros prefieren frutos de cítricos infectados por *Penicillium*: ¿se equivocaba Janzen? *Ecosistemas* 24(3): 5-13 <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.02>
- Romero-Saritama, J.M., Pérez-Ruiz, C., 2016. Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical* 64: 859-873.
- Rossow, L.J., Bryant, J.P., Kielland, K. 1997. Effects of above-ground browsing by mammals on mycorrhizal infection in an early successional taiga ecosystem. *Oecologia* 110: 94-98.
- Rudy, J., Rendoš, M., Luptáčík, P., Mock, A. 2018. Terrestrial isopods associated with shallow underground of forested scree slopes in the Western Carpathians (Slovakia). *ZooKeys* 801: 323-335.
- Ruess, L., Dighton, J. 1996. Cultural studies on soil nematodes and their fungal hosts. *Nematologica* 42: 330-346.
- Ruess, L., Garcia, E., Dighton, J. 2000. Food preferences of a fungal-feeding *Aphelenchoides* species. *Nematology* 2: 223-230.
- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7: 1207-1219.
- Sahley, C.T., Cervantes, K., Pacheco, V., Salas, E., Paredes, D., Alonso, A. 2015. Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Mammalogy* 96: 1071-1080.
- Schalamuk, S., Cabello, M. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia* 102: 261-268.
- Schenck, N.C., Pérez, Y. 1990. *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. Synergistic Publications, Gainesville, FL, United States.
- Schigel, D.S. 2012. Fungivory and host associations of Coleoptera: a bibliography and review of research approaches. *Mycology* 3: 258-272.
- Schlick-Steiner, V.B.C., Steiner, F.M. 2000. Eine neue subterrannfalle und fänge aus kärnten. *Carinthia II* 190/110: 475-482.
- Schreiner, R.P., Bethlenfalvay, G.J. 2003. Crop residue and Collembola interact to determine the growth of mycorrhizal pea plants. *Biology and Fertility of Soils* 39: 1-8.
- Schneider, K., Renker, C., Maraun, M. 2005. Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 67-72.
- Selvaraj, A., Thangavel, K., Uthandi, S. 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) and diazotrophic bacterium (*Rhizobium* BMBS) primed defense in blackgram against herbivorous insect (*Spodoptera litura*) infestation. *Microbiological Research* 231: 126355.
- Setaro, S.D., Kron, K.A. 2011. Neotropical and North American Vaccinioideae (Ericaceae) share their mycorrhizal Sebaciniales - an indication for concerted migration? *PLoS currents* 3: RRN1227.
- Ševčík, J. 2010. *Czech and Slovak Diptera associated with fungi*. Slezské zemské muzeum, Opava, Czech Republic.
- Sierra, R., Campos, F., Chamberlin, J. 2002. Evaluación de las prioridades de conservación de la biodiversidad: riesgo del ecosistema y representatividad en el Ecuador continental. *Paisaje y planificación urban* 59: 95-110.
- Smith, S., Read, D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Elsevier.
- Song, J., Han, Y., Bai, B., Jin, S., He, Q., Ren, J. 2019. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in rhizosphere soils of the Chinese medicinal herb *Sophora flavescens* Ait. *Soil and Tillage Research* 195: 104423.
- Székely, P., Székely, D., Armijos-Ojeda, D., Jara-Guerrero, A., Cogălniceanu, D. 2016. Anfibios de un bosque seco tropical: Reserva Ecológica Arenillas, Ecuador. *Revista Ecosistemas* 25(2): 24-34. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.04>
- Takeda, M., Sugiyama, H., Kumazawa, H., Romero, D., Calvopiña, M. 2015. Recent collections of freshwater crabs from the Pacific and Amazonian Regions of Ecuador, South America. *Journal of Teikyo Heisei* 27: 1-16.
- Tanesaka, E. 2012. Colonizing success of saprotrophic and ectomycorrhizal basidiomycetes on islands. *Mycologia* 104: 345-352.
- Teodoro, M., Hejcman, M., Vítková, M., Wu, S., Komárek, M. 2020. Seasonal fluctuations of Zn, Pb, As and Cd contents in the biomass of selected grass species growing on contaminated soils: Implications for in situ phytostabilization. *Science of The Total Environment* 703: 134710.
- Tuno, N. 1998. Spore dispersal of *Dictyophora* fungi (Phallaceae) by flies. *Ecological Research* 13: 7-15.
- Urban, A., Neuner-Plattner, I., Krisai-Greilhuber, I., Haselwandter, K. 2004. Molecular studies on terricolous microfungi reveal novel anamorphs of two Tuber species. *Mycological Research* 108: 749-758.

- Valenzuela, P.M., Loachamín, R.C. 2019. Mamíferos de la comunidad shuar Uuntsuants, cordillera del Kutukú, provincia de Morona Santiago, Ecuador. *Boletín Técnico, Serie Zoológica* 12: 10-11.
- Vašutová, M., Mleczko, P., López-García, A., Maček, I., Boros, G., Ševčík, J., Fujii, S. et al. 2019. Taxi drivers: the role of animals in transporting mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 29: 413-434.
- Vega-Frutis, R., López, J.C., Flandes, C., Guevara, R. 2015. Have male trees of the tropical rain forest evolved to minimize the interactions with mycorrhizal symbionts? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 444-453.
- Velez, P., Ojeda, M., Espinosa-Asuar, L., Pérez, T.M., Eguiarte, L.E., Souza, V. 2018. Experimental and molecular approximation to microbial niche: trophic interactions between oribatid mites and microfungi in an oligotrophic freshwater system. *PeerJ* 6: e5200.
- Vieira, L.C., da Silva, D.K.A., de Melo, M.A.C., Escobar, I.E.C., Oehl, F., da Silva, G.A. 2019. Edaphic factors influence the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi along an altitudinal gradient of a tropical mountain. *Microbial Ecology* 78: 904-913.
- Warner, G.M., French, D.W. 1970. Dissemination of fungi by migratory birds: survival and recovery of fungi from birds. *Canadian Journal of Botany* 48: 907-910.
- Warner, N.J., Allen, M.F., MacMahon, J.A. 1987. Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia* 79: 721-730.
- Warnock, A.J., Fitter, A.H., Usher, M.B. 1982. The influence of a springtail *Folsomia candida* (insecta, Collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist* 90: 285-292.
- Wijayawardene, N.N., Pawłowska, J., Letcher, P.M., Kirk, P.M., Humber, R.A., Schüßler, A., et al. 2018. Notes for genera: basal clades of Fungi (including Aphelidiomycota, Basidiobolomycota, Blastocladiomycota, Calcarisporiellomycota, Caulochytriomycota, Chytridiomycota, Entomophthoromycota, Glomeromycota, Kickxellomycota, Monoblepharomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota, Neocallimastigomycota, Olpidiomycota, Rozellomycota and Zoopagomycota). *Fungal Diversity* 92: 43-129.
- Yizhu, L., Imtiaz, M., Ditta, A., Rizwan, M.S., Ashraf, M., Mehmood, S., et al. 2020. Response of growth, antioxidant enzymes and root exudates production towards as stress in *Pteris vittata* and in *Astragalus sinicus* colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Environmental Science and Pollution Research International* 27: 2340-2352.
- Zaharick, J., Beck, H., Beauchamp, V. 2015. An experimental test of epizoochory and endozoochory of arbuscular mycorrhizal fungi spores by small mammals in a Maryland forest. *Northeastern Naturalist* 22: 163-177.
- Zambonelli, A., Ori, F., Hall, I. 2017. Mycophagy and Spore Dispersal by Vertebrates. En: Dighton, J., White, J.F. (eds.), *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*, p 347-358. CRC Press, Taylor and Francis Group. Boca Ratón, FL, Estados Unidos