



00376
2

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la Perturbación en la interacción
micorrízica vesículo-arbuscular en un ecosistema
tropical estacional

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(Ecología y Ciencias Ambientales)

PRESENTA

Sonia Alejandra Álvarez Santiago

DIRECTORA DE TESIS

Dra. Lucía Yolanda Varela Fregoso

MÉXICO, D.F., JULIO 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Para mi hijo Octavio
De tu madre que siempre te va a extrañar:
Gracias hijito, pues con tu corta estancia
transformaste y uniste a tu familia.

El Maestro le preguntó al discípulo:

-¿Por qué no te acercas al borde del río?

-Porque tengo miedo de caerme al agua y ahogarme- respondió.

-Nadie se ahoga por caer al agua. Lo que te ahoga es quedarte dentro- dijo el Maestro.

Anthony de Mello

¡GRACIAS!

A Felipe, mi compañero en la más grande de mis tristezas
A mi hijita Eréndira, que me brinda la más grande de mis alegrías
A mis padres Sergio y Alicia y mis hermanas Alicia y Adriana

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Lucía Varela Fregoso, directora de la tesis, ¡gracias! por la asesoría y apoyo tanto en lo académico como en lo personal.

Al Dr. Felipe F. García-Oliva, sin su apoyo, asesoría y empuje simplemente no lo habría hecho.

Al Dr. Víctor J. Jaramillo Luque, codirector de la tesis, por su apoyo.

Al Dr. Alejandro Velázquez, Dr. Arturo Estrada, Dr. Julio Campo y al Dr. Javier Alvarez, sinodales que dictaminaron y aportaron valiosos comentarios para el mejoramiento de la tesis.

Al Dr. Robert L. Sanford jr. y al Dr. Christian Giardina, por sus sugerencias y apoyo en los análisis de fraccionamiento de fósforo.

Al Dr. Dan Binkley, por sus sugerencias y apoyo durante mi estancia en Colorado State University.

A la M. en C. Maribel Nava Mendoza y a la Biól. Georgina García, por su apoyo en los análisis de laboratorio.

A Ing. Salvador Araiza por su apoyo en el trabajo de campo.

Al M. en C. Héctor Luna Zendejas, por su asistencia técnica en la extracción y elaboración de preparaciones semipermanentes de las esporas de hongos MA.

Al Mtro. Heberto Ferreira y al Biól. Raúl Ahedo por su apoyo en el sistema de cómputo y procesamiento de datos.

Al Sr. Ramiro Peña, del ejido de San Mateo por permitirme usar sus parcelas.

Al Profesores Nazario Félix, Norma Pescador, Teodoro Gutiérrez y a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología Microbiana, allá en el Poli, por su compañerismo, risas y espacios compartidos. Al buen Rock de micología, amigo, confidente y apoyo.

A Mónica Aguilar y Mayra Gavito, mis cuatas en este camino micorrízico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de maestría (no. de registro 83274), al proyecto "Estructura y dinámica de un bosque tropical seco: aspectos funcionales y consecuencias de la perturbación a diferentes escalas", financiado por CONACYT (G27674-N) por la beca terminal.

A National Science Foundation (NSF), por el financiamiento al proyecto DEB-9118854, el cual apoyó la realización de gran parte de la tesis.

Al Laboratorio de Ecología Microbiana, ENCB, IPN, mi segunda *alma mater*, por haber brindado un espacio, equipo y el apoyo necesarios para el desarrollo de la presente tesis.

Al personal de la estación de Biología Chamela, por todo el apoyo logístico durante el trabajo de campo.

A la Universidad de Denver, Colorado, E.U.A. por su apoyo logístico en la realización de los análisis de fraccionamiento de fósforo.

Al Instituto de Ecología, por las facilidades y apoyo para realizar la presente tesis.

Al Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por su apoyo logístico en la elaboración de las preparaciones y algunas fotos de las esporas de hongos MA.

Y finalmente a la amistad de Ale, Judith, Carina y Edith y al apoyo de Olga, sin las cuales simplemente no estaría todavía aquí.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

El trópico estacional es el ecosistema más amenazado en Latinoamérica, ya que es transformado principalmente a praderas para ganadería extensiva. Entre las principales consecuencias de este manejo está la reducción de los nutrientes del suelo. Existen innumerables trabajos que demuestran la importancia de la micorriza en la captación de diferentes nutrientes para la planta, principalmente fósforo. Cuando un ecosistema es transformado, el potencial de colonización, la cantidad de propágulos y la riqueza específica de hongos MA disminuyen. El objetivo de la presente tesis es estudiar el efecto del manejo continuo de praderas en la riqueza específica de hongos micorrízicos arbusculares en un ecosistema tropical estacional en la costa del Estado de Jalisco, México.

El trabajo se llevó a cabo en el ejido de San Mateo en la región de Chamela ($19^{\circ}29'N$ y $105^{\circ}01'O$). Se muestrearon suelos de parcelas con selva sin perturbar y de una pradera con 10 años de manejo continuo en cuatro fechas. Se determinaron 6 fracciones de P del suelo con el método de extracción secuencial. Así mismo, se obtuvieron esporas de hongos MA por medio del método de tamizado húmedo y decantación.

El P se distribuye principalmente en las formas no disponibles orgánica para ambos sitios (selva y pradera). En la época de lluvias, los suelos de la pradera presentaron un mayor porcentaje de P en las formas más recalcitrantes (asociado al HCl) con respecto a los suelos de la selva.

En la selva se encontró mayor riqueza específica con 23 especies, mientras que en la pradera se encontraron sólo 14. Al contrario de la riqueza, la esporulación fue mayor en la pradera que en la selva. De las 12 especies que se comparten entre los 2 sitios, 9 son las más abundantes, por lo que el efecto de la perturbación afectó a las especies que esporulan menos. Aplicando el índice de equitatividad, ambos sitios son poco equitativos, pero la selva tuvo un valor mayor ($E= 0.22$) que la pradera ($E= 0.18$). El efecto del manejo afectó de manera diferente a cada una de las familias. Por ejemplo, en la pradera no se encontraron especies de la familia Gigasporaceae, mientras que algunas especies de la familia Glomeraceae fueron favorecidas. Esta diferencia puede estar relacionada con la morfología de las esporas, ya que las esporas que se encontraron en el suelo de la pradera poseen más de una capa en la pared o esporocarpos; en tanto que en el suelo de la selva si se observaron especies con esporas con pocas capas en las paredes, solitarias y grandes.

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
1.1. Importancia de la interacción micorrízica....	2
1.2. Dinámica del fósforo del suelo.....	3
1.3. Justificación.....	6
1.4. Objetivos.....	7
1.4.1. Objetivo general.....	7
1.4.2. Objetivos particulares.....	8
1.5. Zona de estudio.....	8
2. Métodos.....	13
2.1. Muestreo de suelo.....	13
2.2. Fraccionamiento de fósforo.....	13
2.2.1. Fósforo soluble en agua.....	14
2.2.2. Fósforo lábil o soluble en bicarbonato de sodio(NaHCO_3).....	14
2.2.3. Fósforo soluble en hidróxido de sodio (NaOH).....	16
2.2.4. Fósforo soluble en ácido clorhídrico (HCl).....	17
2.2.5. Lectura por colorimetría.....	17
2.3. Determinación de especies de hongos MA.....	18
2.3.1. Cuantificación de esporas e identificación de las especies de hongos MA.....	18
2.3.2. Análisis de las especies de hongos MA.....	19
2.3.3. Análisis estadísticos.....	21
3. Resultados.....	25
3.1. Comportamiento del fósforo.....	25

3.1.1. Concentración de las formas de fósforo en la selva	25
3.1.2. Concentración de fósforo en la pradera.....	25
3.2. Comportamiento de los hongos MA.....	26
3.2.1. Efecto de la transformación.....	26
3.2.2. Efecto relieve.....	29
3.2.3. Efecto de estacionalidad.....	29
3.2.4. Análisis de componentes principales:	30
4. Discusión.....	42
4.1. Efecto del manejo sobre el fósforo del suelo.	42
4.2. Efecto del manejo sobre la diversidad de hongos MA.....	44
4.3. Modelo hipotético de los mecanismos que controlan la reducción de la riqueza de los hongos MA.	48
5. Conclusiones.....	55
6. Literatura citada.....	56
Apendice	69

1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad las selvas tropicales desaparecen a velocidades alarmantes (Lanly, 1982), siendo el trópico estacional el ecosistema más amenazado en Latinoamérica (Janzen, 1986). En esta región este ecosistema es transformado principalmente a praderas• para ganadería extensiva (Lal, 1987). En México este tipo de ecosistema ocupaba el 14% de su territorio (270 000 km²; Rzedowsky, 1990), reduciéndose al 7% (135, 709 km²) en el año 2000 (Palacio-Prieto et al., 2000). Trejo y Dirzo (2000) han estimado que su tasa anual de deforestación es del 1.4%. Entre las principales consecuencias de este manejo está la reducción de los nutrientes del suelo (Aweto, 1981; Srivastava & Singh, 1989; García-Oliva & Maass, 1998). Por lo que el uso de fertilizantes en estas regiones es poco viable, ya que, generalmente se da en suelos marginales con agricultura de subsistencia (Lal, 1987). Una alternativa es promover el uso de asociaciones biológicas que favorezcan y aumenten la capacidad de captación de nutrientes por las plantas. La asociación biológica de este tipo más importante es la simbiosis entre la planta y los hongos micorrizógenos arbusculares (MA).

• El uso del término de pradera es de acuerdo a la definición de Dávila y Manrique (1990). Este término corresponde al de pastizal inducido de acuerdo al Inventario Forestal Nacional (Palacio-Prieto, et al., 2000).

1.1. Importancia de la interacción micorrízica

La micorriza arbuscular (MA) es la asociación mutualista entre los hongos del Phylum Glomeromycota (Schüßler et al., 2001) y un gran número de familias de plantas (Newman & Reddell, 1987). Esta asociación es común en todos los ecosistemas (Janos, 1983; Allen, 1991).

Existen innumerables trabajos que demuestran su importancia en la supervivencia y desarrollo de las plantas. Por ejemplo, es ampliamente conocido que dicha asociación les proporciona resistencia a diferentes tipos de estrés (*i.e.* agua, pH, etc.; Stribley, 1987; Lambert et al., 1979), además de mejorar la captación de diferentes nutrientes, principalmente fósforo (Mosse, 1973) inclusive, se ha sugerido que puede ser la que determina la estructura de las comunidades vegetales (Van der Heijden et al., 1998). Sin embargo, aún es limitado nuestro conocimiento acerca de los factores que influyen en la presencia de las especies de hongos micorrizógenos en condiciones naturales (Abbott & Robson, 1991).

Pankow et al. (1991) consideran que la importancia de la interacción micorrízica está relacionada con el papel que juega en dos tipos de ecosistemas: i) los protectores, que pueden considerarse como aquéllos que se encuentran en etapas sucesionales avanzadas, donde los recursos minerales disponibles

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

son incorporados a la biomasa y los recursos remanentes (i.e. luz, bióxido de carbono y agua) se destinan principalmente para mantenimiento o su recuperación después de una perturbación, y ii) los productivos, que típicamente se consideran como etapas pioneras de sucesiones secundarias y se caracterizan por la rápida transformación de recursos ambientales en biomasa (i.e. luz, agua, dióxido de carbono y nutrientes). Las plantas que generalmente dominan en los ecosistemas productivos suelen ser no micótrofas o micótrofas facultativas por su estrategia de crecimiento, mientras que, las plantas que dominan en los ecosistemas protectores o en etapas maduras de la sucesión son micótrofas obligadas. Por ello, cuando ocurre la transformación, la recuperación suele dificultarse debido a la paulatina desaparición de la asociación micorrízica.

1.2. Dinámica del fósforo del suelo

Entre los principales nutrientes limitantes en los ecosistemas tropicales está el fósforo (Sánchez, 1976; Serrao et al., 1979; Vitousek, 1984). Particularmente, se ha considerado a este elemento como un nutriente clave en el funcionamiento del ecosistema tropical estacional (Lugo & Murphy, 1986; Singh, 1989; Jaramillo & Sanford, 1995).

El fósforo orgánico es la fracción más importante que

controla la disponibilidad del fósforo del suelo para las plantas (Cole & Sanford, 1989; Salcedo *et al.*, 1991), la cual está mediada por los procesos microbianos (Adams *et al.*, 1989; Campo *et al.*, 1998). El fósforo orgánico es mineralizado fuera de las membranas celulares de los organismos del suelo, como resultado de producción de exo-enzimas por las plantas y los microorganismos del suelo (McGill & Cole, 1981). Por lo tanto, el fósforo inmovilizado debe pasar a través de la forma de fósforo inorgánico, para así disolverse en la solución del suelo y ser disponible. El fósforo en solución en el suelo es una parte clave del ciclo del fósforo, ya que las plantas y los microorganismos lo toman de esta fracción, cuya concentración depende de las reacciones inorgánicas y de los procesos de mineralización (Elliott *et al.*, 1984). El fósforo tomado por las plantas es reciclado al suelo por la biomasa muerta, que regresa a sus formas inorgánicas por procesos de mineralización o en forma de compuestos estables orgánicos. También existen formas de fósforo que son atrapadas entre las láminas de hidróxidos de Fe y Al, formando precipitados químicos estables. Estos precipitados sólo están disponibles para las plantas, después de largos periodos.

La disponibilidad del fósforo, por lo tanto, es controlada principalmente por la actividad biológica, particularmente en suelos donde la fracción inorgánica del fósforo es baja (Stewart

et al., 1980; McGille & Cole, 1981; Tiessen *et al.*, 1984), como es el caso de los suelos de Chamela (Maass *et al.*, 1988; Giardina *et al.*, 2000).

Debido a la transformación de la selva baja caducifolia por medio de la roza-tumba-quema, ocurren cambios importantes en el ciclo del fósforo. Gran parte del fósforo de la biomasa se pierde por volatilización durante la quema o por la erosión de las cenizas (Kauffman *et al.*, 1993); las temperaturas que se alcanzan durante las quemas están entre 700° y 850°C (Lal, 1987), con las cuales, el fósforo es uno de los principales nutrientes que se pierden (Buschbacher *et al.*, 1988; Lal, 1987; Ramakrishnan & Toky, 1981), ya que se volatiliza con temperaturas superiores a 360°C para el fósforo orgánico y 774°C para el inorgánico (Raison *et al.*, 1985).

Después de la quema, hay un incremento de las formas disponibles del suelo (Giardina *et al.*, 2000). Sin embargo, este aumento se pierde con el tiempo de uso de las praderas, inclusive reduciéndose el fósforo total (García-Oliva & Maass, 1998). La reducción de la disponibilidad del fósforo en el suelo de las praderas plantea que las plantas deben utilizar algunos mecanismos para ser eficientes en la captación y uso del fósforo. Entre estos mecanismos, la asociación micorrízica podría estar jugando un papel importante.

1.3. Justificación

Cuando un ecosistema es transformado, el potencial de colonización, la cantidad de propágulos y la riqueza específica de hongos MA disminuyen (Jasper *et al.*, 1991; Allen *et al.*, 1992), por lo que es necesario estudiar la dinámica de la interacción micorrízica para proponer alternativas de manejo y recuperación de estos ecosistemas. Para ello se requiere conocer:

- i) Las especies nativas más importantes de la selva. Los estudios realizados en México sobre cepas nativas son pocos y esporádicos. Debido a que los hongos MA son simbioses obligados, es muy difícil introducir exitosamente especies exógenas. Por ello su manejo debe ser con cepas nativas **in situ** (Gavito & Varela, 1993).
- ii) Los efectos de la transformación del ecosistema sobre la asociación planta-micorriza. Se ha encontrado que el índice de colonización de los hongos MA se modifica con la perturbación del suelo, ya que disminuye el número de propágulos al remover la vegetación nativa (Jasper *et al.*, 1991) y por efecto de la compactación del suelo (Wallace, 1987).
- iii) Las principales fuentes de regeneración de cepas nativas en zonas transformadas. Debido a que una alternativa es el

manejo de la asociación **in situ**, la principal fuente debe ser la vegetación remanente en las parcelas transformadas que permitirán o acelerarán la regeneración de la selva.

Son pocos los reportes y los listados de las especies de hongos micorrizógenos de zonas naturales debido a: i) que la mayoría de los hongos del phylum Glomerales no pueden ser identificados adecuadamente a partir de una recolección de esporas provenientes de campo, porque sus estructuras morfológicas raramente están intactas (Morton & Bentivenga, 1994) y, ii) la ausencia de esporas no implica la ausencia de organismos formadores de micorriza, por lo que el número de especies puede ser subestimado a partir de su determinación mediante la identificación de esporas.

La presente tesis documenta los cambios en la diversidad de hongos MA debido al uso continuo en una pradera con 10 años de pastoreo y uso continuo.

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

Conocer el efecto a largo plazo del manejo de praderas en la riqueza específica de hongos micorrizógenos arbusculares en un ecosistema tropical estacional.

1.4.2. Objetivos particulares

Cuantificar la distribución del fósforo del suelo en diferentes fracciones, tanto en condiciones de selva, como de pradera.

Identificar las principales especies de hongos micorrizógenos arbusculares de la selva sin perturbar y una pradera con más de 9 años de uso continuo.

Evaluar el efecto de cambio de uso y manejo agropecuario de un ecosistema estacional tropical en la producción de esporas de los hongos MA.

Evaluar si la estacionalidad influye en la producción de esporas de los hongos MA, tanto en condiciones de selva, como de pradera.

1.5. Zona de estudio

El trabajo se llevó a cabo en el ejido de San Mateo, en la región de Chamela, que se localiza en la Costa del Pacífico en el estado de Jalisco, México ($19^{\circ}29'N$ y $105^{\circ}01'O$; Fig. 1). La vegetación predominante es una selva baja caducifolia, con más de 758 especies herbáceas y arbóreas, estimadas en una superficie de 1,600 ha (Lott, 1993). Las familias más importantes son Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Bignoniaceae (Lott et

al., 1987).

El relieve se caracteriza por la dominancia de lomeríos bajos con pendientes convexas, sobre riolitas y granitos del Cretácico (Rodríguez, 1999). La inclinación de las pendientes es de 26°; sin embargo, frecuentemente podemos encontrar pendientes mayores a este valor. Los suelos son jóvenes y con estructura poco desarrollada (Entisoles) (Solís, 1993). Las texturas dominantes son migajón arcillo-arenoso, con poco contenido de materia orgánica (<5%) y pH entre 6 y 7. La mayor concentración de los nutrientes en el suelo se encuentra en los primeros 6 cm de profundidad, teniendo un contenido kg ha⁻¹ de los siguientes nutrientes: 8 de PO₄, 117 de K, 126 de Mg, 92 de fósforo total, 542 de Ca y 763 de N total (García-Oliva & Maass, 1998).

La temperatura media anual es de 25°C, las diferencias de las medias máximas mensuales es reducida (29° a 32°C) y existe una marcada estacionalidad de temperaturas medias mínimas mensuales (15° a 23°C; Bullock, 1986). La precipitación media anual es de 779.8 mm (1983-1999), concentrándose el 90.2% entre junio y octubre (García-Oliva et al., 1995a). El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), con bajo nivel de predecibilidad y con presencia de eventos erráticos debido a la influencia de ciclones tropicales (García-Oliva et al., 1991).

Martínez-Yrizar et al. (1996) reportan una productividad

primaria neta total de $12 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, de la cual el 43% es subterránea. La vegetación responde a la marcada estacionalidad tanto en la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar & Sarukhán, 1990), como en la producción de raíces finas (Kummerow et al., 1990). Castellanos et al. (1991) reportan una biomasa radicular de 31 Mg ha^{-1} , concentrándose el 80% en los primeros 10 cm de suelo y una relación raíz-tallo de 0.42, que es alta comparada con otros ecosistemas.

Se sabe que la asociación micorrízica es común en la selva, se ha reportado un 37% de colonización en la selva (Aguilar, 2000) y de 15 a 20 especies de hongos MA (Allen et al., 1998).

En este sitio, la selva es transformada por medio de roza-tumba-quema (González, 1992). El maíz (*Zea mays* L.) es cultivado por uno o dos años después de la quema y luego es sustituido por los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) para forraje (de Ita-Martínez, 1983). La intensificación de la agricultura de ladera de la zona es reciente, ya que el régimen ejidal comenzó a finales de la década 70 (Gutiérrez-Alcalá, 1993). La pérdida de suelo por erosión es muy importante (Maass et al., 1988) con valores promedio de 70 y $31 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para cultivos de maíz y pasto, respectivamente.

La pérdida de nutrientes del suelo con el tiempo de uso se incrementa después de los siete años. Los elementos que

presentaron una mayor disminución fueron K, Ca, PO₄, P-total y N-total (García-Oliva & Maass, 1998). A partir de este momento, la materia orgánica del suelo de los primeros 6 cm de profundidad presentó diferencias significativas con respecto a la de la selva. En una parcela de 11 años, el 50% de la materia orgánica del suelo ha sido producida ya por los pastos (García-Oliva et al., 1994).

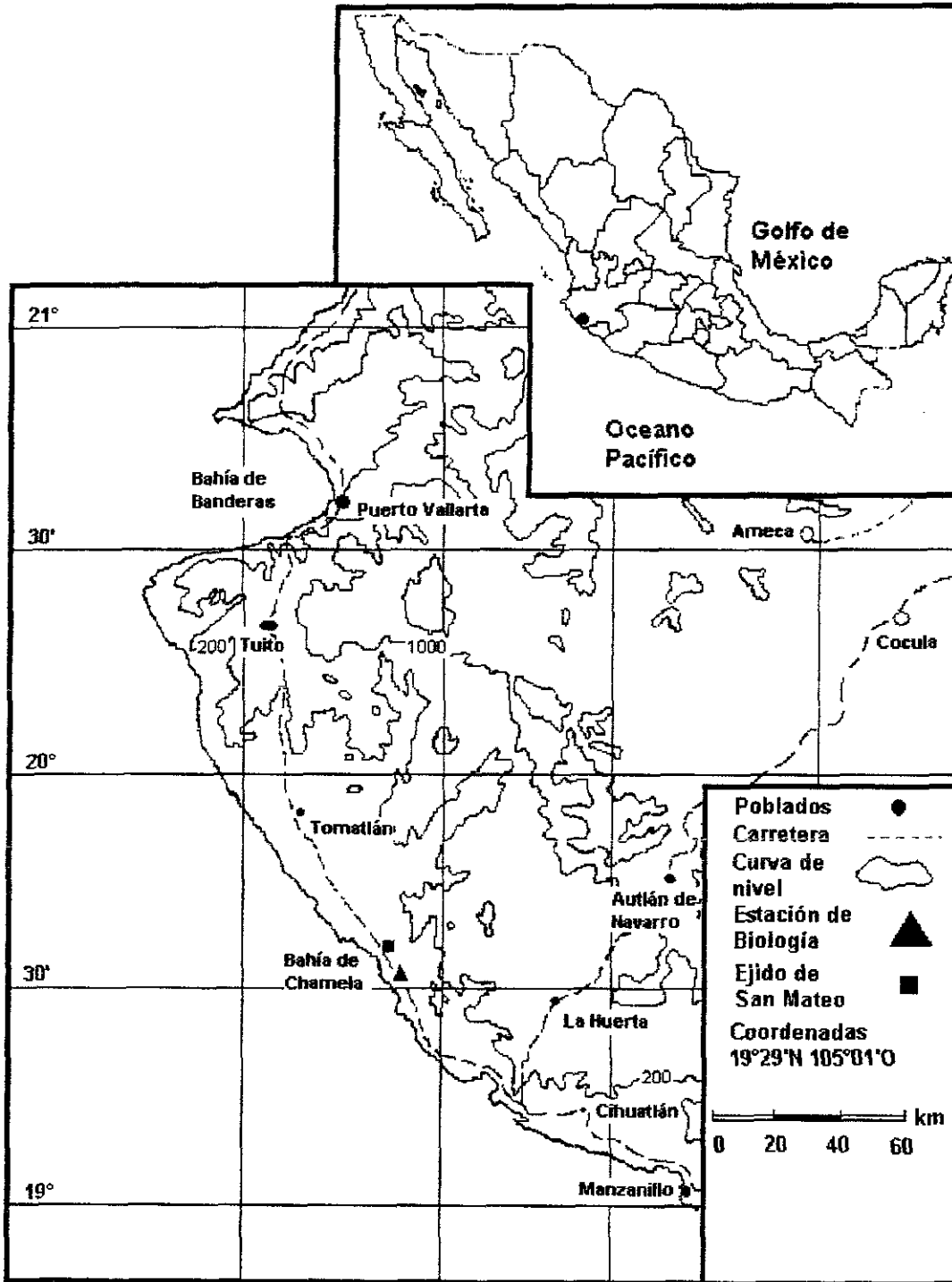


Figura 1. Localización del sitio de estudio.

2. MÉTODOS

2.1. Muestreo de suelo

Las muestras de suelo se tomaron de dos sitios con diferente cobertura vegetal: a) selva, en tres parcelas que tenían una superficie de 200 m², dando un área total de 600 m²; y b) pradera, en una parcela que tenía una superficie de 5 hectáreas, con 10 años de uso agropecuario continuo y contaba con dos unidades de ladera y sus respectivas crestas. Las fechas de muestreo fueron cuatro: diciembre de 1992 (inicio de la estación seca), mayo de 1993 (seca), septiembre de 1993 (lluvias) y diciembre de 1993 (inicio de la estación seca). En cada una de las fechas se tomaron tres muestras al azar dentro de las laderas y tres muestras al azar en las crestas (tabla 1). Las muestras se tomaron con una pala de jardinería de los primeros 20 cm de profundidad. Este diseño experimental está pseudo-replicado, por lo que el efecto de uso del suelo puede confundirse con el factor de parcela (Hurlbert, 1984). Este problema es común en trabajos a esta escala, por la dificultad de encontrar suficientes réplicas reales, con características similares.

2.2. Fraccionamiento de fósforo

El método utilizado fue la extracción secuencial propuesto por Hedley et al. (1982). Mediante este método se obtienen distintas formas de fósforo que van desde las rápidamente disponibles (como las solubles en agua), hasta aquéllas menos accesibles para las plantas (como las extraídas con HCl). El fraccionamiento de fósforo se llevó a cabo sólo con las muestras de mayo (seca) y de septiembre (lluvias).

2.2.1. Fósforo soluble en agua (P-resina)

Primero se obtienen las formas solubles en agua. Para ello se pesó 1 g de suelo seco en un tubo de centrífuga de 50 ml. Las muestras del mes de septiembre se encontraban húmedas, por lo cual se secaron a 60° C durante cinco horas en horno. En cambio, las muestras de mayo no fue necesario secarlas. A cada tubo de centrífuga con suelo se le añadió 30 ml de agua desionizada y una resina de intercambio aniónico de 50 x 15 mm. Se agitaron durante 16 horas a baja velocidad. Se sacaron las resinas y se colocaron individualmente en una botella Nalgene de 60 ml con 30 ml de una solución 1 M de HCl y se agitó durante una hora a baja velocidad. Se decantaron de cada tubo aproximadamente 20 ml de la solución de HCl en frascos viales para su análisis posterior.

2.2.2. Fósforo soluble en bicarbonato de sodio (NaHCO₃) (P-lábil)

A las muestras de los tubos con agua desionizada se centrifugaron a 10,000 rpm durante 10 minutos y el sobrenadante se decantó y desechó. A la muestra de suelo se le añadieron 30 ml de una solución 0.5 M de bicarbonato de sodio (NaHCO_3) ajustado a pH 8.5 con una solución 5 M de hidróxido de sodio (NaOH) y se agitó a baja velocidad por 16 h. Después se centrifugaron los tubos a 10,000 rpm durante 10 minutos. Para el análisis de fósforo total (Pt) y fósforo inorgánico (Pi) se decantó aproximadamente 20 ml del sobrenadante dentro de viales. El fósforo orgánico (Po) se obtiene de la diferencia del Pt y Pi. El análisis de Pt se realizó por digestión ácida persulfatada (Methods for Chemical Analysis of Water and Wastes, 1983). Para el extracto de bicarbonato se agregaron 3 ml en matraces volumétricos de 25 ml y se llevaron a un volumen aproximado de 10 ml, a los cuales se les añadió 0.113 ml de una solución 11 N de ácido sulfúrico (H_2SO_4) para neutralizarlas. Después se les agregó 1 ml de una solución 11 N de ácido sulfúrico seguido de 0.7 ml de persulfato de amonio $(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$. Luego se pusieron en un autoclave a 121° C (15-20 psi de presión) durante 45 minutos. Junto con las muestras también se pusieron en el autoclave estándares con distintas concentraciones conocidas de fósforo y blancos de referencia para ver si se modificaba la concentración debido a la

temperatura, la presión o al manejo mismo. Una vez enfriados los matraces, las muestras se neutralizaron usando p-nitrofenol como indicador. Esto es, se añadió una gota del indicador y lentamente se le añadió una solución de NaOH 5 M para virarlo a amarillo (aproximadamente 5 ml). Después se goteó una solución 5 M HCl a virarlo a una solución transparente. Luego se aforó al volumen del matraz (25 ml). Los restos de los extractos de bicarbonato de sodio se refrigeraron durante la noche para después precipitar la materia orgánica añadiéndoles gota a gota una solución 11 N de H_2SO_4 hasta ver que se forma un precipitado. Se tomó 1 ml del sobrenadante para después leerse.

2.2.3. Fósforo soluble en hidróxido de sodio (NaOH) (P-adsorbido)

A las muestras de suelo en los tubos sin la solución de bicarbonato de sodio se les añadieron 30 ml de una solución 0.1 M de hidróxido de sodio (NaOH) y se agitaron a baja velocidad por 16 h. Una vez agitadas, se centrifugaron a 10 000 rpm durante 10 minutos. Del sobrenadante se decantaron aproximadamente 20 ml dentro de viales para el análisis de fósforo Pt y Pi y el resto se desechó. Del extracto de NaOH se colocó 1 ml en matraces volumétricos de 25 ml y se llevaron a un volumen aproximado de 10 ml. Después se les añadió 1 ml de una

solución 11 N de H_2SO_4 seguido de 0.7 ml de persulfato de amonio $(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$. Luego se pusieron en un autoclave a 121°C (a 15-20 psi de presión) durante 45 minutos. Junto con las muestras también se pusieron en el autoclave estándares y blancos como con los extractos anteriores y al igual que los extractos de bicarbonato se neutralizaron con p-nitrofenol. La materia orgánica se precipitó al igual que en los extractos de bicarbonato.

2.2.4. Fósforo soluble en ácido clorhídrico (HCl)

La muestra de suelo que se conservó en los tubos se les añadieron 30 ml de una solución 1.0 M de HCl. Éstos también se agitaron durante 16 h a baja velocidad. Después los tubos se centrifugaron a 10 000 rpm durante 10 minutos y se conservaron aproximadamente 20 ml del sobrenadante en frascos viales para su lectura posterior.

2.2.5. Lectura por colorimetría

Todos los extractos se neutralizaron con p-nitrofenol antes de leerse en un analizador automático de iones de LACHAT Instruments (1991) modelo Quikchem AE. El fósforo soluble se leyó por el método de ortofosfato en agua. Los extractos de

bicarbonato de sodio, hidróxido de sodio y ácido clorhídrico se leyeron por el método de ortofosfato en extractos de suelo.

2.3. Determinación de especies de hongos MA

2.3.1. Cuantificación de esporas e identificación de las especies de hongos MA.

Para obtener el número de esporas se pesaron 25 g de cada muestra y se separaron por medio del método de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann & Nicolson, 1963) y se centrifugaron en un gradiente de sacarosa (Daniels & Skipper, 1982). Las esporas se lavaron abundantemente con agua destilada hasta eliminar la sacarosa. Posteriormente se colocaron en una caja petri. Con las esporas se hicieron preparaciones semipermanentes montadas con alcohol polivinílico con y sin reactivo de Melzer para su identificación y cuantificación en el microscopio óptico. Para la identificación de las morfoespecies de hongos MA, primero se observó y se registró color y tipo de spora (glomoide, gigasporoide o acaulosporoide), después a cada una de las esporas se les midieron diámetro y grosor de las paredes y se determinó el tipo y número de paredes. Las características registradas se compararon con las descripciones de las especies descritas en el manual de identificación de hongos micorrízicos VA (Schenck y Pérez, 1990) y una vez llegada a una descripción

aproximada se comparó con la descripción original. Se siguió el sistema de clasificación sugerido por Schüßler y colaboradores (2001) hasta el nivel de familia. Para nivel de género aún se siguió la clasificación sugerida por Morton y Benny (1990).

No se realizaron cultivos puros, por que la descripción de las especies no fue un objetivo del presente trabajo. Sin embargo se realizaron macetas de propagación para identificar adecuadamente las especies especialmente aquéllas de las que se poseía poco material, pero no fue posible su propagación. Por lo que sólo se consideraron las especies cuyas esporas se encontraban en buen estado y aparentemente vivas. Algunas especies son muy fáciles de identificar y se identificó con una sólo espora, en cambio las especies que no son fáciles de clasificar, pero que eran abundantes se trabajó hasta con 10 esporas para poder identificarlas correctamente. Aquellas especies cuyas esporas estaban en mal estado, ya sea muertas o muy rotas no se identificaron y no se tomaron en cuenta en este estudio.

2.3.2 Análisis de las especies de hongos MA

La riqueza de especies de los hongos MA se midió como la suma total de las especies encontradas en todas las fechas de muestreo y en todas las muestras por sitio (selva y pradera).

Posteriormente la riqueza de especies de ambos sitios se compararon con el índice de similitud de Simpson (Begon et al., 1986):

$$S = 100 (s)/N \quad [1]$$

donde, S es el índice de similitud, s es el número de especies compartidas y N es el número de especies del sitio que tiene el valor menor (en este trabajo correspondió a la pradera).

Para analizar la importancia relativa de cada una de las especies de hongos MA en función a la abundancia de esporas, se calculó el índice de diversidad de Simpson (Begon et al., 1986) con la siguiente ecuación:

$$D = 1 / \sum_{i=1} P_i^2 \quad [2]$$

donde, D es igual al índice de diversidad de Simpson, P_i es la proporción de la abundancia de cada una de las especies con respecto a la abundancia total del sitio, que en este caso fue el número de esporas de cada especie entre el número de esporas total de cada sitio. Este índice fue calculado con la sumatoria anual de esporas por sitio.

La equitatividad es un índice de la distribución de la abundancia de los individuos entre todas las especies (Begon et al., 1986). Si este valor es de 1 significa que todas las especies tienen la misma abundancia y si se acerca a cero, es que la abundancia de una especie es mayor dentro de la comunidad. La equitatividad se calculó como:

$$E = D/S \quad [3]$$

donde, E es el índice de equitatividad, D es el índice de diversidad de Simpson calculado con la ecuación [2] y S es el número total de especies de cada sitio. En el presente trabajo el número de esporas se consideró como la abundancia de individuos por especies.

2.3.2. Análisis estadísticos

Para probar la independencia del número de esporas por especie entre sitio (selva y pradera) y posición (cresta y ladera) se utilizó una tabla de contingencia multidimensional (Everitt, 1977). Con este análisis se puso a prueba el efecto de la perturbación. Los esperados son construidos a partir de la suma de las frecuencias observadas para cada uno de los factores considerados (columnas y renglones) y divididas entre el número

total, por lo que las frecuencias al azar están explicadas por la combinación de las frecuencias observadas y no por los factores considerados, lo anterior significa que las frecuencias de esporas diferentes a las esperadas al azar, son el número de esporas que no está sólo explicado por la combinación de las frecuencias observadas, sino por alguno de los factores considerados (i.e. sitio, estación, posición, etc.).

De acuerdo con Lewontin y Felsenstein (1965, citado por Everitt, 1977) la prueba de chi-cuadrada es robusta siempre y cuando, el valor esperado estimado a partir de los marginales sea mayor a 0.5, a pesar de que existan ceros en las frecuencias observadas. En todas las tablas analizadas en el presente trabajo, los esperados fueron mayores a este valor, por lo cual sí se aplicó la prueba de chi-cuadrada.

Con el objetivo de analizar si el efecto de sitio afecta la presencia de las especies de hongos MA debido a su morfología se hizo un análisis de componentes principales. Las características morfológicas que se analizaron fueron: área visual, grosor de paredes, número de capas en la pared y tipo de agrupación de las esporas (solitarias o en esporocarpio). El área visual de la espóra se calculó con su diámetro, asumiendo que su forma es un círculo.

Para ello, de todas las especies presentes en la pradera y en la selva, se seleccionaron de 1 a 10 esporas al azar para determinarles sus características morfológicas. Posteriormente, se realizó una matriz que tenía en las columnas las características morfológicas antes mencionadas y en los renglones cada una de las esporas analizadas. Se realizó un análisis de componentes principales doble centrado y estandarizado. Las variables se estandarizaron para evitar que las diferencias en su magnitud afectaran la varianza total de la matriz y por ende la ordenación. Las esporas se ordenaron en función a los dos primeros componentes. Debido a que se conocía la procedencia de cada una de las esporas, se agruparon las esporas de acuerdo a su sitio de procedencia (selva o pradera) y se probó si los valores del componente 1 y 2 por separado tenían diferencias significativas entre sitios con la prueba de t-Student.

Tabla 1. Diseño del muestreo. Número de muestras para cada una de las variables tomadas en este trabajo.

Fecha	Selva				Pradera			
	Cresta		Ladera		Cresta		Ladera	
Dic. 92	3	3	3	3	3	3	3	3
Mayo 93	3	3	3	3	3	3	3	3
Sept. 93	3	3	3	3	3	3	3	3
Dic. 93	3	3	3	3	3	3	3	3

3. RESULTADOS

3.1. Comportamiento del fósforo

3.1.1. Concentración de las formas de fósforo en la selva

En la Tabla 2 se muestran las concentraciones de fósforo de las distintas fracciones que van desde las disponibles, como es la soluble en agua, hasta las recalcitrantes como la que es extraída con HCl. Se observó que las formas no disponibles (extraídas en NaOH y HCl) fueron las más abundantes, representando hasta el 70% de todas las fracciones de P analizadas, mientras que las formas disponibles (las extraídas en agua y NaCO₃) representaron desde un 22.5% hasta un 27.5%. También se pudo observar que las formas orgánicas concentraron más del 70%, principalmente en la fracción orgánica no disponible (NaOH, tabla 3). El menor porcentaje fue para el fósforo soluble en agua, que varía entre el 5 y el 8%.

3.1.2. Concentración de fósforo en la pradera

En la pradera se observó también que las formas orgánicas y las recalcitrantes fueron las más abundantes. Las formas orgánicas representaron desde 57% a un 66% y las no disponibles entre un 74% a un 77.5% (Tabla 2). Por otro lado, en la pradera sí se observó que las concentraciones de dos de las fracciones no disponibles fueron mayores en lluvias que durante la estación seca. El fósforo

inorgánico extraído con NaOH aumentó casi en un 40%. Los porcentajes del fósforo extraído con HCl fueron mayores en la pradera que en la selva, mientras que otras fracciones como las orgánicas extraídas con NaHCO₃ y con NaOH fueron mayores en la selva (Tabla 3).

3.2. Comportamiento de los hongos MA

3.2.1. Efecto de la transformación

Se encontraron un total de 25 especies (Tabla 4), de las cuales cuatro no se han descrito en la literatura. El género con mayor número de especies fue *Glomus* (con 14 especies, tres de las cuales probablemente son especies no descritas aún), mientras que *Entrophospora* sólo presentó 1 especie (Tabla 5). Sólo se encontraron especies de las familias Glomeraceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae, de las demás familias (según Schüßler y colaboradores, 2001) no se encontraron especies. En la selva se encontró mayor riqueza específica con 23 especies, mientras que en la pradera se encontraron 14, por lo que la transformación de selva a pradera la redujo. Se encontraron 12 especies comunes entre sitios, 11 exclusivas de la selva y 2 de la pradera. El índice de similitud de Simpson (S, Fig. 2) mostró que ambos sitios comparten un 85.7% de las

especies, lo cual indica que la estructura de la comunidad de la selva y la pradera son muy parecidas entre sí.

El efecto de la transformación fue más evidente en el nivel de familia: la familia Gigasporaceae ya no presentó especies en la pradera, mientras que las otras dos familias perdieron el 30% de las especies (Tabla 5).

Al contrario de la riqueza, la esporulación fue mayor en la pradera que en la selva (en selva se encontraron 32 esporas por especie y en la pradera 155 esporas por especie). En la pradera se produjo un mayor número de esporas (2,181), que representó el 75% del total (Tabla 4), debido principalmente a la esporulación de 3 especies.

La mayoría de las especies producen pocas esporas (Figura 2), esto es, el 60% de las especies produjo menos de 10 esporas en un año considerando ambos sitios. El promedio del número de esporas para los dos sitios fue de 1.2 esporas $g^{-1} a^{-1}$, para la selva fue de 0.6 esporas $g^{-1} a^{-1}$ y para la pradera fue de 1.8 esporas $g^{-1} a^{-1}$. De las 12 especies que se compartieron entre los 2 sitios, 9 fueron de las más abundantes, por lo que el efecto de la perturbación afectó negativamente a las especies "raras" o que esporulan menos (i.e. familia Gigasporaceae, Tabla 5a). De las especies compartidas y más abundantes (9), más de la mitad (5) esporularon más en la pradera que en la selva. Por ejemplo, la

especie que esporuló más fue *Glomus claroides* (1,296) que representó más del 44% del total de esporas, la cual esporuló 300 veces más en la pradera que en la selva, por lo que en la pradera es más evidente la dominancia de las especies abundantes. El porcentaje de especies que produjeron menos esporas que lo esperado al azar fueron 24% para la selva y 44% para la pradera. En cambio, solamente el 8% de las especies en ambos sitios esporularon más de lo esperado al azar (tabla 4). Esto confirma que la producción de esporas se concentra en pocas especies siendo más marcado en la pradera.

Aplicando el índice de equitatividad, ambos sitios son poco equitativos en la producción de esporas, pero la selva tuvo un valor mayor ($E= 0.217$) que la pradera ($E= 0.18$, Figura 2).

El análisis de las tablas de contingencia demostró dependencia entre sitio y especie (Tabla 5), esto es, que hubo especies que esporularon más o menos de lo esperado al azar, debido a un efecto de sitio. Por ejemplo, *Glomus* sp. (especie 2) y *Scutellospora auriglobosa* esporularon más en la selva, mientras que, *Entrophospora infrequens* y *Glomus geosporum* esporularon más en la pradera.

3.2.2. Efecto relieve

En la selva no hubo diferencia en la riqueza específica entre unidades de relieve (Tabla 4). En contraste, este efecto se presentó en la pradera: la cresta sólo tuvo el 60% de las especies de la ladera (Tabla 4). Esto sugiere que el efecto de la transformación afectó más a las crestas que a las laderas.

El efecto relieve fue evidente en la esporulación. En las laderas las especies esporularon casi el doble que aquéllas en las crestas de ambos sitios, por lo que en la ladera hubo mayor cantidad de esporas.

3.2.3. Efecto de estacionalidad

Existió un efecto de estacionalidad en la esporulación, el cual fue diferente entre sitios. En el período de lluvias se presentó el mayor número de esporas en la selva, mientras que en la pradera se produjeron más esporas en estación seca (Tabla 6). Esto sugiere que la transformación afectó la fenología de los hongos, pero no se presentó en todas las especies, ya que sólo en dos especies comunes se invirtió el período de esporulación. En la selva, la fenología de la producción de esporas no se vio afectada por los elementos del relieve: la mayor producción se presentó en los meses de lluvias. En contraste, el relieve sí afectó la fenología de la producción de esporas en la pradera: la

cresta presentó el mismo patrón que el de la selva y la ladera presentó mayor producción de esporas en la estación seca del año (Tabla 6). Como ya se había mencionado, la Familia Gigasporaceae fue la más susceptible a la transformación y también presentó un efecto estacional esporulando más en lluvias, por lo cual esta familia fue sensible a los cambios estacionales y de manejo (Tabla 7). En las otras familias, los cambios afectaron de forma diferente a cada una de las especies.

3.2.4. Análisis de componentes principales

En la figura 3 se observa la ordenación de las especies de hongos micorrizógenos encontrados en función de sus características morfológicas, donde los dos primeros componentes explicaron el 84 % de la varianza total. En el primer componente, el 50% de la varianza fue explicada por la estrategia de esporulación, separando a las especies que son esporocárpicas de las que no lo son. Así, por ejemplo, en el sentido positivo de este componente, se encontraron especies esporocárpicas del género *Glomus* (i.e. *G. sinuosa*). Mientras que en el otro sentido de este componente se encontraron especies del género *Scutellospora* (i.e. *S. auriglobosa*) que no presentan esporocarpos.

El área visual explicó el 40% restante de la varianza del primer componente, separando a las esporas grandes de las pequeñas. En el

sentido negativo de este componente se encuentran las especies con esporas grandes (entre 16,291 y 121,647 μm^2), que pertenecen a los géneros *Scutellospora* (i.e. *S. auriglobosa*), *Gigaspora* (i.e. *G. decipiens*), *Glomus* (i.e. *G. geosporum*) y *Acaulospora* (i.e. *A. delicata*). Mientras que en el sentido positivo de este componente se encuentran las especies con esporas chicas (entre 3,225 y 15,857 μm^2), que pertenecen al género *Glomus* (i.e. *G. claroides* y *G. sinuosa*).

En el segundo componente, el grosor de las paredes explicó el 48% de su varianza, lo cual indica que en el sentido positivo de este componente están las especies con esporas de pared gruesa; por ejemplo, *Gigaspora decipiens* con 29.4 μm . En contraste, en el sentido negativo de este componentes se encontraron especies con paredes delgadas, como *Entrophospora infrequens* y *Acaulospora sp.* (2.01 y 5.24 μm , respectivamente). El número de capas en la pared explicó el 47% de la varianza restante del segundo componente. Por lo que en el sentido positivo de este componente encontramos especies con una capa en la pared, mientras que en el lado negativo estuvieron las especies con más de una capa en la pared. En la figura 4 se muestra el mismo ordenamiento de especies, pero las especies fueron etiquetadas con su sitio de procedencia (selva o pradera). Aquí se observó que aquellas especies con esporas

grandes, con una capa en la pared y solitarias se encontraron principalmente en la selva, como las especies pertenecientes a los géneros *Scutellospora*, *Gigaspora*. Por otro lado, las especies con esporas pequeñas, con más de una capa en la pared y esporocárpicas se hallaron principalmente en la pradera, como las especies pertenecientes al género *Glomus*. Se encontraron diferencias significativas de los valores del primer componente ($p=0.0015$) y del segundo componente ($p=0.0004$) entre ambos sitios (praderas y selva), lo que sugiere que el tipo de agrupación de las esporas y la morfología (como el tamaño y el grosor de la pared) de las esporas estuvo asociada con cada uno de los sitios.

Tabla 2. Concentraciones de las fracciones de fósforo ($\mu\text{g P g}^{-1}$) en el suelo (0-20 cm) en la selva y en la pradera en un ecosistema tropical estacional. Entre paréntesis se encuentra el error estándar ($n=6$). Pi significa fósforo inorgánico y Po es la forma orgánica.

Fracción de Fósforo	Selva		Pradera	
	Seca	Lluvias	Seca	Lluvias
Soluble	20 (2)	35 (5)	31 (9)	34 (8)
NaHCO ₃ Pi	21 (2)	26 (2)	33 (9)	32 (5)
NaHCO ₃ Po	62 (5)	53 (6)	49 (4)	49 (5)
Total de disponibles	103 [25.2 %]	114 [27.5 %]	113 [26 %]	115 [22.5 %]
NaOH Pi	36 (5)	33 (5)	29 (5)	47 (6)
NaOH Po	233 (52)	232 (21)	236 (23)	240 (34)
HCl	36 (8)	39 (5)	54 (21)	105 (17)
Total de no disponibles	305 [74.8 %]	304 [72.5 %]	319 [74 %]	392 [77.5 %]
Suma	441 (42)	438 (36)	400 (51)	519 (55)

Tabla 3. Porcentajes con respecto a la sumatoria de las fracciones de fósforo analizadas. Entre paréntesis se encuentra el error estándar (n=6). Pi significa fósforo inorgánico y Po es la forma orgánica.

	Selva		Pradera	
	Seca	Lluvias	Seca	Lluvias
Soluble	4.6 (0.4)	8.2 (1.1)	7.3 (1.3)	6.1 (0.8)
NaHCO₃ Po	14.5 (1.8)	12.0 (1.0)	12.5 (1.1)	9.5 (0.5)
NaHCO₃ Pi	4.9 (0.2)	6.1 (0.4)	7.9 (1.2)	6.0 (0.4)
NaOH Po	60.0 (1.1)	57.4 (2.8)	52.1 (2.8)	49.0 (2.8)
NaOH Pi	8.2 (0.5)	7.5 (0.9)	8.4 (1.8)	9.1 (0.7)
HCl	7.8 (1.2)	8.9 (0.8)	11.8 (3.6)	20.3 (2.8)

Tabla 4. Número de especies y esporas de hongos MA por sitio y por unidad de relieve.

	Selva		Pradera		Total
	Cresta	Ladera	Cresta	Ladera	
# de especies	17	18	8	12	25
# de esporas	209	536	800	1381	2926

Tabla 5a. Listado de especies de hongos MA encontradas por sitio y el número total de esporas. El signo + significa mayor número de esporas que las esperadas al azar ($p < 0.0001$), mientras que el signo - es un número menor de esporas que lo esperado al azar y la ausencia de signo indica que no hubo diferencias significativas con lo esperado al azar, con la prueba de análisis de residuales. Las iniciales de las especies son las sugeridas por Schenck y Pérez (1990).

Familia Acaulosporaceae	Selva	Pradera
<i>Acaulospora delicata</i> (Walker, Pfeiffer & Bloss) ADLC	1	0
<i>Acaulospora dilatata</i> (Morton) ADLT	4	0
<i>Acaulospora scrobiculata</i> (Trappe) ASCB	61(-)	34(-)
<i>Acaulospora</i> sp (sp. nov) Asp1	250(-)	207(-)
<i>Acaulospora spinosa</i> (Walker & Trappe) ASPN	0	1
<i>Entrophospora infrequens</i> (Hall, Ames & Schneider) EIFQ	1	2(+)
Familia Gigasporaceae	Selva	Pradera
<i>Gigaspora decipiens</i> (Hall & Abbot) GDCP	3	0
<i>Gigaspora ramisporophora</i> (Spain, Sieverding & Schenck) GRMS	2	0
<i>Scutellospora auriglobosa</i> (Hall, Walker & Sanders) CARG	23(+)	0(-)
<i>Scutellospora savannicola</i> (Ferrer & Herrera, Walker & Sanders) CSVN	1	0
<i>Scutellospora verrucosa</i> (Koske & Walker, Walker & Sanders) SVRC	9	0

Tabla 5b. Listado de especies de hongos MA encontradas por sitio y el número total de esporas. El signo + significa mayor número de esporas que las esperadas al azar ($p < 0.0001$), mientras que el signo - es un número menor de esporas que lo esperado al azar y la ausencia de signo indica que no hubo diferencias significativas con lo esperado al azar, con la prueba de análisis de residuales. Las iniciales de las especies son las sugeridas por Schenck y Pérez (1990).

Familia Glomeraceae	Selva	Pradera
<i>Glomus aggregatum</i> (Schenk & Smith emend. Koske) LAGR	0	3(-)
<i>Glomus claroides</i> (Schenk & Smith)	4(-)	1292(-)
LCRD		
<i>Glomus deserticola</i> (Trappe, Bloss & Menge) LDST	11	1
<i>Glomus geosporum</i> (Nicolson & Gerdemann; Walker) LGSP	167(-)	2(+)
<i>Glomus glommerulatum</i> (Sieverding)	5	0
LGML		
<i>Glomus macrocarpum</i> (Tulasne & Tulasne) LMCC	116	107(-)
<i>Glomus monosporum</i> (Gerdemann & Trappe) LMNS	1	0
<i>Glomus nanolumen</i> (Koske & Gemma)	1	0
LNNL		
<i>Glomus pallidum</i> (Hall) LPLD	3	5(-)
<i>Glomus</i> sp1 Lsp1	4(-)	157(-)
<i>Glomus</i> sp2 Lsp2	2(+)	0(-)
<i>Glomus</i> sp3 Lsp3	43	1
<i>Glomus rubiformis</i> (Gerdemann & Trappe) LRBF	1	1(-)
<i>Glomus sinuosa</i> (Gerdemann & Bakshi)	32(-)	368(-)
LSNS		

Tabla 6. Número total de esporas y de especies según sitio, posición y época del año. El signo + significa mayor número de esporas que las esperadas al azar ($p=0.05$), mientras que el signo - es un menor número de esporas que lo esperado al azar y la ausencia de signo indica que no hubo diferencias significativas con lo esperado al azar, con la prueba de análisis de residuales.

	Selva				Pradera			
	Cresta		Ladera		Cresta		Ladera	
	Esporas	spp	Esporas	spp	Esporas	spp	Esporas	spp
Dic. 92	14	6	51(+)	13	3(-)	1	156(+)	4
Seca (mayo)	36(-)	9	59(-)	6	257(-)	4	851(+)	7
Lluvias (octubre)	110(+)	7	264(+)	13	407(+)	5	264(-)	11
Dic. 93	49(+)	7	162(+)	6	133(+)	5	110(-)	9

Tabla 7. Número de esporas por especie (la clave de cada especie se muestra en las tablas 5a y 5b) por sitio para cada una de las fechas de muestreo. El signo + significa mayor número de esporas que las esperadas al azar ($p=0.05$), mientras que el signo - es un menor número de esporas que lo esperado al azar. La ausencia de signo indica que no hubo diferencias significativas con lo esperado al azar, con la prueba de análisis de residuales.

spp	Dic. 92		Mayo		Septiembre		Dic. 93	
	Selva	Pradera	Selva	Pradera	Selva	Pradera	Selva	Pradera
ADLC	1(+)	0	0	0	0	0	0	0
ADLT	1(+)	0	3(+)	0(-)	0	0(-)	0	0
ASCB	6(+)	2(-)	21(+)	5(-)	34(+)	26	0(-)	1(-)
ASP1	0(-)	0(-)	29	160(+)	78(+)	33(-)	143(+)	14(-)
ASPN	0	0	0	0	0	1(+)	0	0
EIFQ	0	0	1	0(-)	0	2(+)	0	0
GDCP	0	0	0	0(-)	2(+)	0(-)	1(+)	0
GRMS	0	0	1(+)	0(-)	1(+)	0	0	0
CARG	0	0(-)	0	0(-)	1	0(-)	22(+)	0(-)
CSVN	1(+)	0	0	0	0	0	0	0
CVRC	1(+)	0	0	0(-)	5(+)	0(-)	3(+)	0(-)
LAGR	0	0	0	1	0	1	0	1(+)
LCRD	2(-)	131(+)	0	744(+)	2	368(+)	0(-)	49(-)
LDST	9(+)	0	1	0(-)	0	1(-)	1	0(-)
LGSP	4	1(-)	0(-)	0(-)	163(+)	0(-)	0(-)	1(-)
LGML	3(+)	0	0	0(-)	1	0(-)	1(+)	0
LMCC	28(+)	0(-)	33(+)	69	24	9(-)	31(+)	29
LMNS	0	0	1(+)	0	0	0	0	0
LNNL	1(+)	0	0	0	0	0	0	0
LPLD	2(+)	0	1	0(-)	0	4(+)	0	1
LSP1	0(-)	0(-)	0(-)	10(-)	3(-)	106(+)	1(-)	41(+)
LSP2	0	0	2(+)	0(-)	0	0	0	0
LSP3	2	0(-)	1(-)	0(-)	40(+)	0(-)	0	1(-)
LRBF	0	0	0	0(-)	1(+)	1	0	0
LSNS	4	25	1(-)	119	19(-)	119(+)	8(-)	105(+)

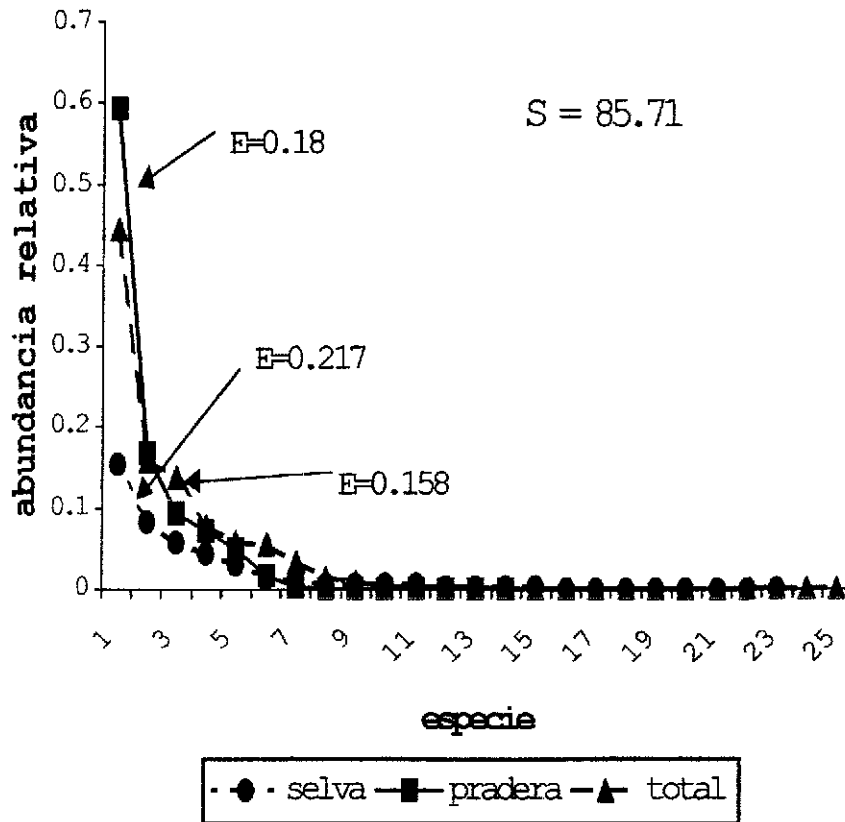


Figura 2. Producción de esporas por sitio (selva y pradera) y total. S es el índice de similitud de Simpson y E la equitatividad.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

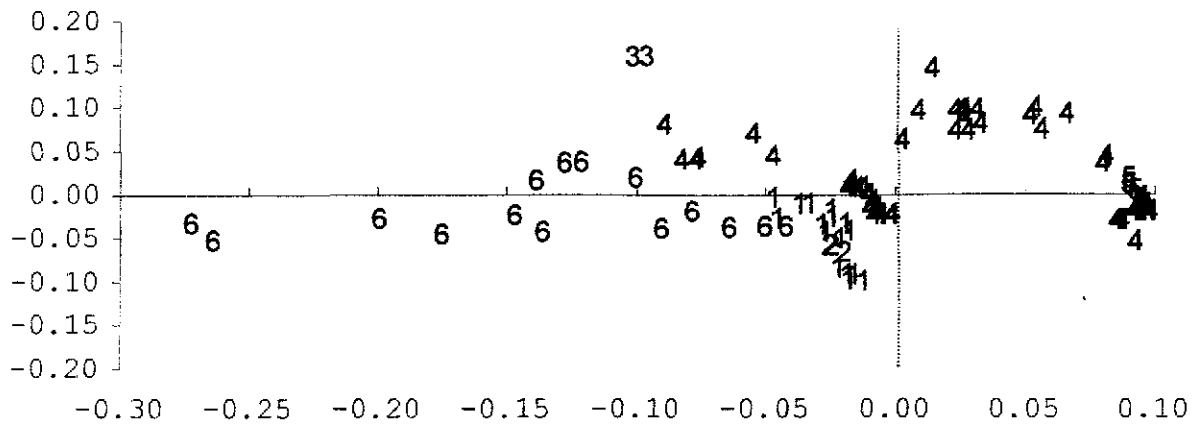


Figura 3. Ordenación de las especies por componentes principales. Los números corresponden a los géneros de hongos MA (1 *Acaulospora*, 2 *Entrophospora*, 3 *Gigaspora*, 4 *Glomus*, 5 *Glomus*, 6 *Scutellospora*).

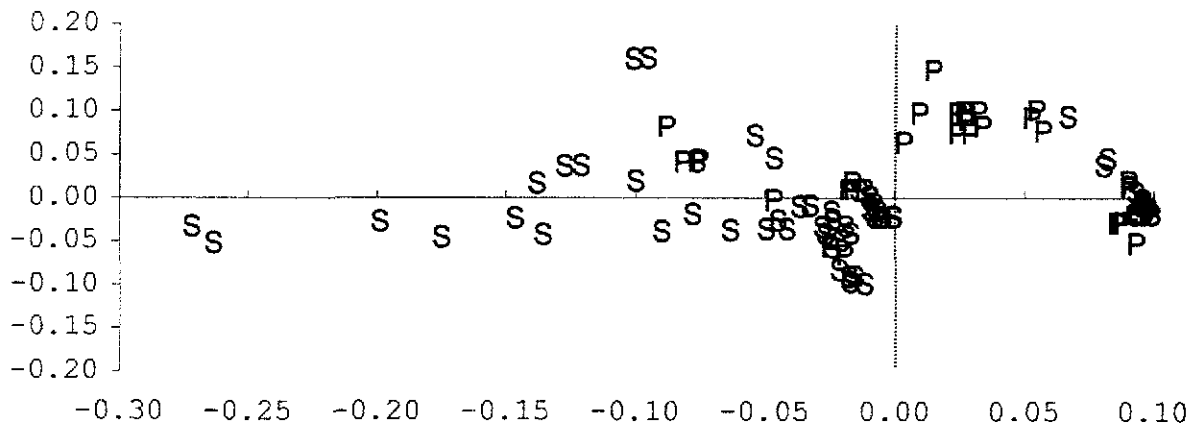


Figura 4. Ordenación de las especies por componentes principales. Las letras corresponden a los sitios (S: selva, P: pradera).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

4. DISCUSIÓN

4.1 Efecto del manejo sobre el fósforo del suelo

Las concentraciones totales de fósforo no fueron afectadas por el manejo, lo cual coincide con los resultados de Johnson y Wedin (1997) en un ecosistema tropical estacional (ETE) en Costa Rica. Sin embargo, en el presente estudio se observó una redistribución de algunas de las distintas fracciones de fósforo, principalmente durante la estación de lluvias. Esto es, los porcentajes de las formas orgánicas disminuyeron en la pradera del 69% al 58% (Po-NaCO₃ + Po-NaOH); mientras que la forma extraída con HCl aumentó del 9% en selva a 20% en la pradera (tabla 3). La reducción de las formas orgánicas es importante, ya que estas formas son la fuente principal del P disponible en estos suelos (Campo et al., 1998).

La redistribución de las formas de los nutrientes debido al manejo, ya ha sido reportada para el C (Gupta & Germida, 1988; Elliott, 1986; Beare et al., 1994) y para el fósforo (Giardina et al., 2000), sugiriendo que la transformación no afecta las cantidades totales de estos nutrientes, sino que afecta los mecanismos que controlan su dinámica.

En el sitio de trabajo, Giardina *et al.* (2000)

encontraron que después de la roza, tumba y quema existe un incremento de las formas disponibles de fósforo a partir de formas orgánicas e inorgánicas ocluidas (extraídas con NaOH). Sin embargo, este incremento no se mantiene a lo largo del tiempo: Giardina *et al.* (2000) encontraron que las formas disponibles inorgánicas (resinas + Bicarbonato Pi) representaban el 27% del total después de la primera quema, mientras que en los datos que aquí se reportan esta fracción se redujo al 13% en una pradera con 11 años de uso intensivo. La reducción de las formas disponibles con el tiempo de uso de las praderas ya ha sido reportada para este mismo sitio, ya que se ha documentado un incremento del cociente P total: P lábil de 11 a 17 después de 7 años de uso continuo (García-Oliva & Maass, 1998). Esta reducción se puede deber a que el manejo afecta a los mecanismos de protección de nutrientes, por lo que el fósforo en la solución del suelo es rápidamente ocluido por las formas menos disponibles (Neufeldt *et al.*, 2000). En nuestro sitio de estudio, la materia orgánica del suelo (MOS) debe jugar un papel importante en la protección de los nutrientes del suelo (García-Oliva *et al.*, 1999) y particularmente del fósforo (Campo *et al.*, 1998), ya que más del 60% del fósforo está en formas orgánicas. García-Oliva *et*

al. (1999) reportaron que la roza, tumba y quema en este sitio degrada los mecanismos que protegen a la MOS y por lo tanto, reducen la disponibilidad de los nutrientes asociada con ella. Entre estos mecanismos se encuentra la capacidad amortiguadora o buffer del pH del suelo, reduciéndose drásticamente bajo la pradera (Nava-Mendoza *et al.*, 2000), lo cual favorecería las reacciones que ocluyen al fósforo. Esto sugiere una posible alteración de los mecanismos que controlan la disponibilidad del fósforo en la pradera, por lo que las micorrizas pueden jugar un papel importante en la adquisición de fósforo por parte de las plantas.

4.2. Efecto del manejo sobre la diversidad de hongos MA

En el presente trabajo se encontraron un total de 25 especies, correspondiendo 23 especies a la selva y 14 a la pradera. En el mismo sitio de estudio se han estimado menos especies: Allen *et al.* (1998) identificaron 15 especies y Aguilar (2000) menciona 19 especies. En contraste, Johnson y Wedin (1997) reportaron 28 especies en un ecosistema tropical estacional en Costa Rica. De estos trabajos se puede concluir que el número de especies de hongos MA en este tipo de ecosistemas oscila entre 20 y 30 especies, que es superior al reportado en otros ecosistemas (Tabla 7).

El manejo afectó la diversidad de los hongos

micorrizógenos arbusculares: negativamente a la riqueza específica y positivamente a la esporulación. Así mismo, la equitabilidad en la pradera fue 20% menor que en la selva (0.18 y 0.22, respectivamente), pero aún así, pocas especies produjeron el mayor número de esporas en ambos sitios; cerca del 60% de las especies encontradas produjeron alrededor de 4.2 esporas $\text{kg}^{-1} \text{a}^{-1}$. Allen (1991) menciona que la asociación micorrízica puede incluso desaparecer cuando existe una perturbación, especialmente cuando es provocada por el hombre. Por ejemplo, en ecosistemas semiáridos, Reeves et al. (1979) y Moorman y Reeves (1979) reportan una reducción del 98% de la colonización micorrízica en suelos degradados.

Entre los principales factores que pueden reducir la riqueza específica de estos hongos está la erosión del suelo, ya que la mayoría de las esporas se encuentran en los primeros 10 cm del suelo (Allen, 1991). En nuestro sitio de estudio, la erosión hídrica es uno de los principales agentes de degradación del suelo (Maass et al., 1988; García-Oliva et al., 1995b) y además podría jugar un papel importante en la reducción a largo plazo de la riqueza específica en la pradera. En contraste, a pesar que se ha reportado que la quema reduce la viabilidad de las esporas (Vilariño & Arines,

1991), Aguilar (2000) no encontró cambios en el número de especies y número de esporas en el suelo después de un año de la roza, tumba y quema en el sitio de estudio del presente trabajo. Estos resultados sugieren que la quema no es un factor importante en la reducción de la riqueza de las especies de hongos MA.

Por el contrario, el manejo favoreció la producción de esporas. Dicho efecto no afectó por igual a todas las familias de hongos micorrizógenos, ya que sólo algunas especies aumentaron su abundancia de esporas en la pradera. Por ejemplo, algunas especies de la familia Glomeraceae (Fotos 7-12, Apéndice), fueron favorecidas en la pradera como *Glomus claroides* (Fotos 11 y 12, Apéndice). Mientras que, la familia Gigasporaceae fue la más afectada: de 5 especies en la selva, no se encontró ninguna en la pradera. El incremento de las estructuras de almacén (como esporas y vesículas) como consecuencia del manejo ya ha sido reportado en otros trabajos (Vilarriño & Arines, 1993; Wallace, 1987).

Esta diferencia en la esporulación (negativa para unas especies y positiva para otras) puede estar relacionada con la morfología de las esporas (Figura 3 y 4), ya que las esporas que se encontraron en el suelo de la pradera poseen más de 1 capa en la pared o esporocarpos (i.e. algunas

especies de la familia Glomeraceae); en tanto que en el suelo de la selva sí se encontraron especies con esporas con pocas capas en las paredes, solitarias y grandes (i.e. familia Gigasporaceae; Fotos 1 y 2, Apéndice). Desgraciadamente no existen trabajos que hayan estudiado si existe una relación entre la morfología de las esporas y la tolerancia a condiciones ambientales ya sea que afecten su viabilidad o latencia. Morton y Bertivenga (1994) mencionan que las variaciones en las capas de la pared de las esporas (tales como color, espesor, ornamentaciones y tamaño) no pueden asociarse con propiedades funcionales (como sobrevivencia, dispersión), ya que no han encontrado un tipo de morfología de las esporas asociadas con ciertos ecosistemas. Sin embargo, el patrón que se encontró de la morfología de las esporas de los diferentes sitios fue similar al reportado por Johnson y Wedin (1997) en un ETE en Costa Rica: esporas pequeñas (como *G. microcarpum*) en la pradera y esporas grandes en la selva (especies de la familia Gigasporaceae). Las probables explicaciones de este patrón son que las especies con esporas grandes tienen mayor susceptibilidad a las condiciones más estresantes en la pradera (deseccación, compactación del suelo, etc.) y estas esporas pueden representar un mayor costo energético para la planta, por lo que los pastos ya no

invierten energía en su producción (ver más adelante). Para probar ambas hipótesis es necesario realizar más estudios.

4.3. Modelo hipotético de los mecanismos que controlan la reducción de la riqueza de los hongos MA.

A manera de hipótesis, a continuación se discuten los mecanismos que pueden estar involucrados en la reducción de la riqueza específica de los hongos MA (fig. 4). En las condiciones del suelo de la selva, este mutualismo es común, ya que se encontró una colonización en campo del 37% (Aguilar, 2000) y la riqueza específica de los hongos MA es de las más altas comparada con otros sitios (Tabla 8). La quema no afecta a la riqueza, ni a la producción de esporas, ni a la colonización viable de estos hongos (Aguilar, 2000). Sin embargo, sí favorece el incremento de las formas disponibles de fósforo a corto plazo en el suelo (Giardina et al., 2000).

El incremento de las formas disponibles de fósforo en el suelo, tiene probablemente un efecto negativo en este tipo de simbiosis, ya que altas concentraciones de fósforo y nitrógeno pueden nulificar la colonización de los hongos micorrizógenos (Hayman, 1987; Wilson et al., 1987). Anderson y Liberta (1987) sugieren que las plantas son capaces de regular la asociación

micorrízica, ya que se ha encontrado que una misma planta presenta cambios estacionales de la producción de esporas y en la colonización de especies de hongos MA. Por otro lado, Sutton y Barron (1972) encontraron que existe una relación muy estrecha entre la edad de las raíces y la producción de esporas. De igual manera, Graham et al. (1991) en un trabajo experimental con cohortes de raíces de diferentes géneros de cítricos, demostraron que las plantas pueden facilitar la colonización en raíces jóvenes cuando éstas demandan mayor cantidad de fósforo (i.e. durante la floración) pero inhiben la colonización cuando no existe demanda de fósforo. Sin embargo, las plantas deben invertir para futuras necesidades, tales como la fructificación o la tolerancia a la sequía, limitando los niveles de colonización durante períodos de no beneficio.

De lo anterior, podemos concluir que las plantas son capaces de regular la inoculación del hongo por mecanismos fisiológicos o tal vez genéticos. Esto es debido a que si el balance energético de la planta no le permite mantener la interacción con los hongos, ésta puede reducirse o eliminarse. En esta situación pueden encontrarse los pastos de la pradera en los primeros años después de la transformación, ya que no requieren asignar energía a la

simbiosis debido al incremento de nutrientes disponibles del suelo después de la quema (García-Oliva & Maass, 1998; Dockersmith *et al.*, 1999; Giardina *et al.*, 2000). Aunado a lo anterior, los pastos requieren asignar energía para enfrentar el incremento del estrés hídrico y el pastoreo. Como consecuencia de esto, las plantas reducen la energía asignada a mantener la interacción micorrízica y por lo tanto, las especies de hongos MA se pueden encontrar en un proceso de selección por condiciones estresantes en la pradera (i.e. desecación, remoción por erosión, etc.). Esto concuerda con que los pastos en la pradera tuvieron significativamente una mayor colonización no viable que las plantas de la selva durante los primeros dos años después de la quema y además que la producción de esporas se redujo significativamente en la pradera al segundo año de su establecimiento (Aguilar, 2000).

Los nutrientes disponibles del suelo se reducen con el tiempo de uso, particularmente el fósforo (García-Oliva & Maass 1998, sección de fósforo). En estas condiciones, la asociación se puede volver importante para la planta, pero ha existido una reducción de propágulos disponibles, por lo que se verán favorecidas aquellas especies que se han mantenido en la pradera. Esto podría explicar el incremento de la

producción de esporas y el tipo de morfología dominante en la pradera. Existen trabajos que demuestran que la ausencia de la interacción micorrízica en suelos degradados se debe a la ausencia de propágulos viables (Varela, 2000). Así mismo, el aumento de las esporas se puede deber a un aumento de las estructuras de almacén y de propagación de los hongos. Este aumento coincide con lo hallado en otros sitios con quema experimental (Vilariño & Arines, 1993) y en zonas con manejo (Fisher et al., 1994).

De lo anterior se puede concluir a manera de hipótesis, que el incremento de los nutrientes disponibles en el suelo reduce la energía asignada por las plantas para mantener la asociación micorrízica, por lo que los propágulos viables de las especies de hongos MA disminuyen. Posteriormente, cuando los nutrientes disponibles del suelo en la pradera se han reducido, las plantas vuelven asignar energía a la asociación, la cual se va a dar con las especies de hongos MA que han logrado mantenerse durante los primeros años después de la roza, tumba y quema (fig. 4).

La reducción de la riqueza específica de los hongos MA puede ser un factor limitante en programas de restauración de estos suelos, por lo que es importante conocer los mecanismos

involucrados en esta reducción, para diseñar proyectos
alternativos de manejo.

Tabla 8. Diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en diferentes ecosistemas.

Cobertura	Número de especies	Referencias
Templado		
Cultivos	6-19	Johnson <i>et al.</i> , 1992; Talukdar & Germida, 1993; Kurle & Pflieger, 1996.
Natural	6,7-13	Hamel <i>et al.</i> , 1994; Muthukumar & Udaiyan, 2000.
Natural (Polonia)	46	Blaszkowsky, 1994.
Trópico		
Húmedo	14-16	Wu & Chen, 1986; Guadarrama & Alvarez-Sánchez, 1999.
Seco	15-28	Allen <i>et al.</i> , 1998; Muthukumar & Udaiyan, 2000; Johnson & Wedin, 1997; Aguilar, 2000.
Matorral	16-22	Muthukumar & Udaiyan, 2000; Sieverding, 1990.
Matorral secundario	10	Varela, 2000.
Sabana	5-10	Cuenca & Lovera, 1992; Muthukumar & Udaiyan, 2000.
Cultivos	8	Muthukumar & Udaiyan, 2000; Cuenca & Meneses, 1996.
Zonas Áridas		
Matorral	16-22	Muthukumar & Udaiyan, 2000; Sieverding, 1990.
	6-9	Stutz & Morton, 1996; Bethlenfalvay <i>et al.</i> , 1984.

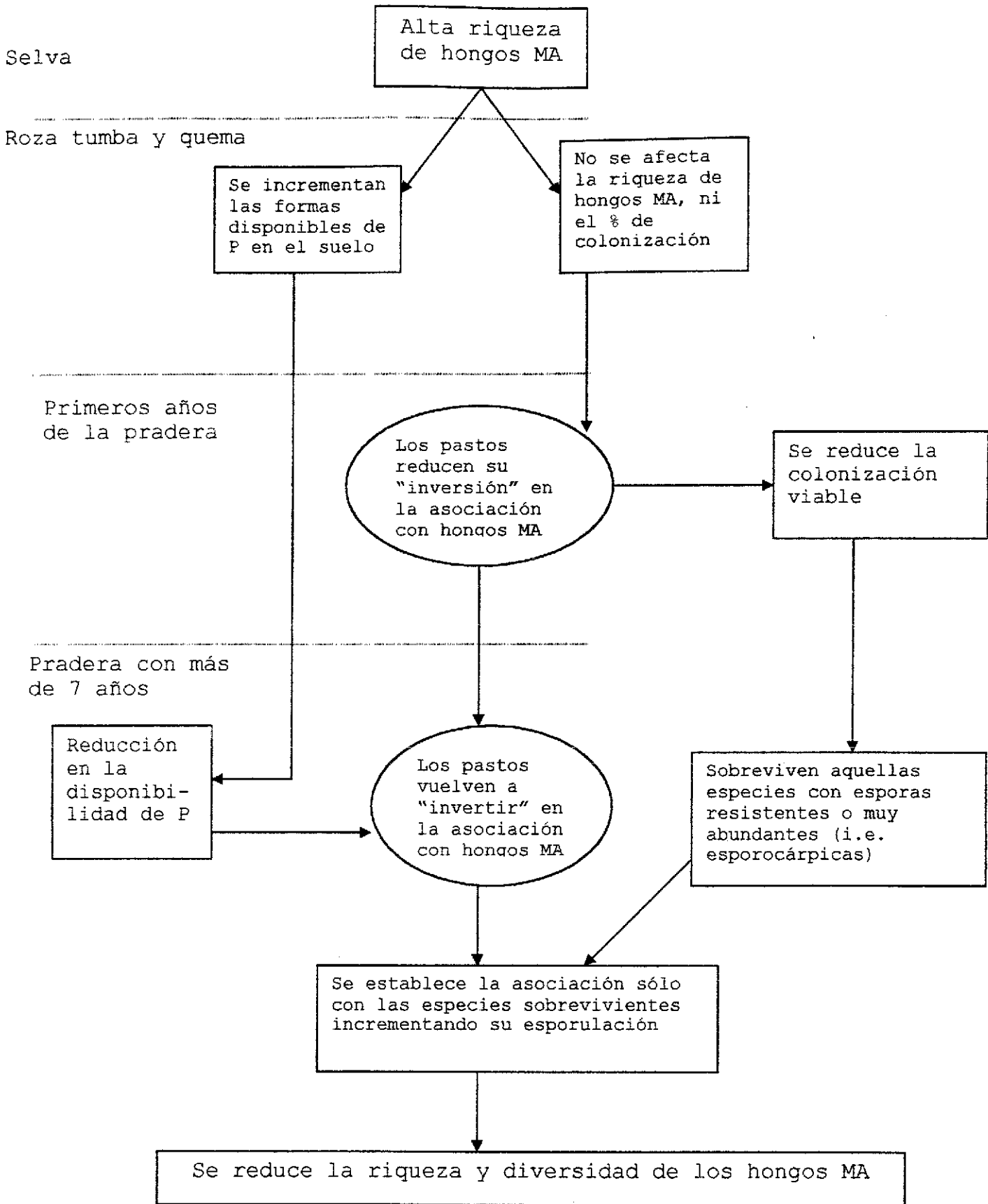


Figura 4. Modelo hipotético del efecto del uso continuo de la pradera en la riqueza de los hongos MA en Chamela, Jalisco.

5. CONCLUSIONES

- El fósforo orgánico es la principal forma de las distintas fracciones encontradas en el suelo.
- En la época de lluvias aumenta la forma menos accesible de P (el extraído con HCl) en la pradera con respecto a la selva.
- En la selva se encontró mayor riqueza específica con 23 especies, mientras que en la pradera se encontraron sólo 14.
- En la pradera fue mayor la esporulación que en la selva, siendo casi 3 veces mayor.
- Ambos sitios son poco equitativos en la producción de esporas teniendo un valor menor en la pradera.
- La familia Gigasporaceae fue la más afectada negativamente por la transformación en el número de especies. Mientras que algunas especies de la familia Glomeraceae en la pradera vieron favorecida la producción de esporas.
- Las diferentes efectos sobre la producción de esporas puede estar relacionada con la morfología de las esporas: especies esporocárpicas con esporas pequeñas (Familia Glomeraceae) tienen mayor probabilidad de esporular en la pradera que las esporas grandes y solitarias (Familia Gigasporaceae).

6. LITERATURA CITADA

- Abbott, L.K., A.D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Agric. Ecosys. Environ. 35**: 121-150.
- Adams, M.A., P.M. Attiwill, P.J. Polglase. 1989. Availability of nitrogen and phosphorus in forest soils in north-eastern Tasmania. **Biol. Fertil. Soils 8**: 212-218.
- Aguilar, M. 2000. Impacto de la roza-tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrízicos arbusculares de una selva baja caducifolia. Tesis Maestría, UNAM, México, D.F. 92 pp.
- Allen, M.F. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press. Cambridge. 184 pp.
- Allen, E.B., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jimenez, P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica 30(2)**: 261-274.
- Allen, M.F., S.D. Clouse, B. Sweinbaum, S. Jeakins, C.F. Friese, E.B. Allen. 1992. Mycorrhizae and the integration of scales: from molecules to ecosystems. In: Mycorrhizal functioning. M.F. Allen (ed.). Chapman & Hall, Inc. New York. Pp 488-515.
- Anderson, R.C., A.E. Liberta. 1987. Variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal relationships of two sand prairie species. **The American Midland Naturalist. 118**: 56-63.
- Aweto, A.O. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. II. Soil fertility restoration. **J. Ecology 69**: 609-614.

- Beare, M.H., P.F. Hendrix, D.C. Coleman. 1994. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional- and no-tillage soils . **Soil Sci. Soc. Am. J.** **58**: 777-786.
- Begon, M., J.L. Harper, C.R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Ed. Sinauer. EUA. 876 pp.
- Bethlenfalvay, G.J., S. Dakessian, R.S. Pacovsky. 1984. Mycorrhizae in a southern California desert: ecological implications. **Can. J. Bot.** **62**: 519-524.
- Blazkowsky, J. 1994. Arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) of the Hel Peninsula, Poland. **Mycorrhiza** **5**: 71-88.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. **Arch. Meteor. Geophy. Bioclim.** **36**: 297-316.
- Buschbacher, R., C. Uhl, E.A.S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. **J. Ecology** **76**: 682-699.
- Campo, J., V.J. Jaramillo, J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonally and level of wetting. **Oecologia** **115**: 167-172.
- Castellanos, J., J.M. Maass, J. Kummerow. 1991. Roots biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. **Plant and soil** **131**: 225-228.
- Cole, C.V., R.L. Sanford Jr. 1989. Biological aspects of the phosphorus cycle. In: Phosphorus cycling in terrestrial and aquatic ecosystems. H. Tiessen (ed.). University of Saskatchewan, Saskatoon. Pp. 10-16.

- Cuenca, G., M. Lovera. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from la Gran Sabana, Venezuela. **Can. J. Bot.** **70**: 73-79.
- Cuenca, G., E. Meneses. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao in Venezuela. **Plant and Soil** **183**: 315-322.
- Daniels, B.A., H.D. Skipper. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: Methods and principles of mycorrhizal research. N.C. Schenck (Ed.). American Phytopathological Society, St. Paul. Pp. 29-35.
- Dávila, P., E. Manrique 1990. Glosario de términos agrostológicos. UNAM, México, D.F.
- de Ita-Martinez, C. 1983. Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Dockersmith, I.C., C.P. Giardina, R.L. Sanford Jr. 1999. Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics. **Plant and Soil** **209**: 137-156.
- Elliott, E.T. 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils. **Soil Sci. Soc. Am. J.** **50**: 627-633.
- Elliott, E.T., K. Horton, J. Moore, D.C. Coleman, C.V. Cole. 1984. Mineralization dynamics in fallow dryland wheat plots, Colorado. **Plant and Soil** **76**: 149-155.
- Everitt, B.S. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman & Hall, Ltd. Publishers. NY. 128 pp.

- Fisher, C.R., D.P. Janos, D.A. Perry, R.G. Linderman, P. Sollins. 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in Tropical secondary succession. **Biotropica** **26(4)**: 369-377.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra, L. Galicia. 1991. Pattern of Rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. **Geogr. Ann.** **73A(3-4)**: 179-186.
- García-Oliva, F., I. Casar, P. Morales, J.M. Maass. 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a Tropical Deciduous Forest. **Oecologia** **99**: 392-396.
- García-Oliva, F., J.M. Maass, L. Galicia. 1995a. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. **J. Appl. Meteor.** **34**: 2491-2498.
- García-Oliva, F., R. Martínez, J.M. Maass. 1995b. Long-term net soil erosion as determined by ^{137}Cs redistribution in an undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. **Geoderma** **68**: 135-147.
- García-Oliva, F., J.M. Maass. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. **Bol. Soc. Bot. México** **62**: 39-48.
- García-Oliva, F., R.L. Sanford Jr., E. Kelly. 1999. Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. **Geoderma**. **88**: 1-12.
- Gavito, M.E., L. Varela. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize field under low input agriculture. **Agric. Ecosys. Environ.** **45**: 275-282.

- Gerdemann, J.W., T.H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet and decanting. **Trans. Br. Mycol. Soc.** **46**: 235-244.
- Giardina, C., R.L. Sanford Jr., I.C. Døckersmith. 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. **Soil Sci. Soc. Am. J.** **64**: 399-405.
- González, P.C. 1992. El manejo del fuego en un sistema de roza, tumba y quema en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Graham, J.H., D.M. Eissenstat, D.L. Drouillard. 1991. On the relationship between a plant's mycorrhizal dependency and rate of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization. **Func. Ecol.** **5**: 773-779.
- Guadarrama, P., F.J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. **Mycorrhiza** **8**: 267-270.
- Gupta V.V.S.R, J.J. Germida. 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. **Soil Biol. Biochem.** **20**: 777-786.
- Gutiérrez-Alcalá, A.R. 1993. La ganadería extensiva en el trópico seco mexicano: causas, consecuencias y manifestaciones en su medio social. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F. 125 pp.
- Hamel, C., Y. Dalpé, C. Lapierre, R.R. Simard, D.L Smith. 1994. Composition of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus

- population in an old meadow as affected by pH, phosphorus and soil disturbance. **Agric. Ecosys. Environ.** **49**: 223-231.
- Hayman, D.S. 1987. VA mycorrhizas in field crop systems. In: Ecophysiology of VA mycorrhizal plants (ed. G.R. Safir). CRC Press. Boca Ratón, Flo. Pp. 171-192.
- Hedley, M.J., J.W.B. Stewart, B.S. Chauhan. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. **Soil Sci. Soc. Am. J.** **46**: 970-976.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. **Ecol. Mono.** **54(2)**: 187-211.
- Janos, D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: Tropical rain forest: ecology and management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds). Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 107-134.
- Janzen, D.H. 1986. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In: Biodiversity. E.O. Wilson (ed.). National Academic Press. Pp. 130-137.
- Jaramillo, V.J., R.L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Seasonally dry tropical forests. Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 346-361.
- Jasper, D.A., L.K. Abbott, A.D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. **New Phytol.** **115**: 471-476.
- Johnson, N.C., D. Tilman, D. Wedin. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. **Ecology** **73(6)**: 2034-2042.

- Johnson, N.C., D.A. Wedin. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecol. Appl.** **7(1)**: 171-182.
- Kauffman, J.B., R.L. Sanford Jr., D.L. Cummings, I.H. Salcedo, E.V.S.B. Sampaio 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fire in neotropical dry forest. **Ecology** **74**: 140-151.
- Kummerow, J., J. Castellanos, J.M. Maass, A. Larigauderie. 1990. Production and seasonally of fine-roots growth in a Mexican deciduous dry forest. **Vegetatio** **90**:73-80.
- Kurle, J.E., F.L. Pflieger. 1996. Management influences on arbuscular mycorrhizal fungal species composition in a corn-soybean rotation. **Agron. J.** **88**: 155-161.
- LACHAT Instruments. 1991. Quikchem method 10-115-01-1-A, Orthophosphate in waters. Manual for the Quikchem Automated Ion Analyzer methods. Milwaukee. USA.
- Lal, R. 1987. Tropical ecology and physical edaphology. John Wiley and Sons, New York.
- Lambert, D.H., D.E. Baker, H. Cole. 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. **Soil Sci. Soc. Am. J.** **43**: 976-980.
- Lanly, J.P. 1982. Tropical forest resources. FAO Forestry paper 30. FAO, Rome. 160 pp.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay Region, Jalisco, Mexico. **Occasional paper of the California Academy of Science.** **148**: 1-60.
- Lott, E. J., S.H. Bullock, A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. **Biotropica** **19(3)**: 228-235.

- Lugo, A.E., P.G. Murphy. 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. **J. Tropical Ecol.** **2**: 55-77.
- Maass J.M., C. Jordan, J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in a seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. **J. Applied Ecology** **25**: 595-607.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. **J. Tropical Ecol.** **6**: 433-444.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L.A. Pérez-Jiménez, J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. **J. Tropical Ecol.** **12**: 169-175.
- McGill, W.B., V. Cole. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. **Geoderma** **26**: 267-286.
- Methods for Chemical Analysis of Water and Wastes. 1983. Modification of EPA Method No. 365.1.
- Moorman, T., F.B. Reeves. 1979. The role of endomycorrhizae in vegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. **Amer. J. Bot.** **66**: 14-18.
- Morton, J.B., G.L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. **Mycotaxon** **37**: 471-491.
- Morton, J.B., S. P. Bertivenga. 1994. Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role

- in defining taxonomic and non-taxonomic groups. **Plant and Soil. 159:** 47-59.
- Mosse, B. 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhizae. **Ann. Rev. Phytol. 11:** 171-196.
- Muthukumar, T., K. Udaiyan. 2000. Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. **Mycorrhiza 9:** 297-313.
- Nava-Mendoza, M., L. Galicia, F. García-Oliva. 2000. Efecto de dos especies de árboles remanentes y de un pasto en la capacidad amortiguadora del pH del suelo en un ecosistema tropical estacional. **Bol. Soc. Bot. México 67:** 17-24.
- Neufeldt, H., J.E. da Silva, M.A. Ayarza, W. Zech. 2000. Land-use effects on phosphorus fraction in Cerrado oxisols. **Biol. Fertil. Soils 31:** 30-37.
- Newman, E.I., P. Reddell. 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. **New Phytol. 106:** 745-751.
- Palacio-Prieto, J.L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo, F. González. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. **Investigaciones Geográficas 43:** 183-203.
- Pankow, W., T. Boller, A. Wiemken. 1991. The significance of mycorrhizas for protective ecosystems. **Experientia 47:** 391-394.
- Raison, R.J., P.J. Khanna, P.V. Woods. 1985. Mechanisms of elements transfer to the atmosphere during vegetation. **Can. J. For. Res. 15:** 132-140.

- Ramakrishnan, P.S., O.P. Toky. 1981. Soil nutrients status of hill agro-systems and recovery pattern after slash and burn agriculture (Jhum) in north-eastern India. **Plant and Soil**. **60**: 41-64.
- Reeves, F.B., D. Wagner, T. Moorman, J. Kiel. 1979. The role of endomycorrhizae in vegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in several disturbed vs. natural environments. **Am. J. Bot.** **66**: 6-13.
- Rodríguez, R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Rzedowski, J., 1990. Vegetación potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza, Hoja IV.8.2. Vol. II. Mapa escala 1:4 000 000. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- Salcedo, I.H., E.T. Elliot, E.V.S.B. Sampaio. 1991. Mechanisms controlling phosphorus retention in the litter mat of Atlantic coastal forest. In: Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems regional workshops: South and Central America. H. Tiessen, D. Lopez-Hernandez, I.H. Salcedo (eds.). SCOPE Proceedings. Saskatchewan Institute of Pedology, Univ. Saskatchewan, Saskatoon. Pp. 109-120.
- Sánchez, P.A. 1976. Properties and management of soils in the tropics. New York, Wiley.
- Schenck, N.C., Y. Pérez. 1990. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. Synergistic Publications. Gainesville, USA. Pp. 284.
- Schüßler, A., D. Schwarzott, C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. **Mycol. Res.** **108 (12)**: 1413-1421.

- Serrao, E.A., I.C. Falesi, J.B. da Veiga, J.F.T. Neto. 1979.
Productivity of cultivated pastures on low fertility soils of the Amazon Basin of Brazil. In: Pasture and production in acid soils of the tropics. P. Sanchez, L. Tergas (Eds.). CIAT, Cali, Colombia. Pp. 195-227.
- Sieverding, E. 1990. Ecology of VAM fungi in tropical agroecosystems. **Agric. Ecosys. Environ.** **29**: 369-390.
- Singh, K.P. 1989. Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savannah ecosystem in India. In: Mineral nutrients in tropical forest and savannah ecosystems. Proctor (Ed.). Blackwell Scientific Publications. New York. Pp. 153-167.
- Solís, E. 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un Ecosistema Tropical Estacional. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Srivastava, S.C. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. **Soil Biol. Biogeochem.** **24**: 711-714.
- Srivastava, S.C., J.S. Singh. 1989. Effect of cultivation on microbial carbon and nitrogen in dry tropical forest soil. **Biol. Fertil. Soils.** **8**: 343-348.
- Stewart, J.W.B., M.J. Hedley, B.S. Chauhan. 1980. The immobilization, mineralization and redistribution of phosphorus in soils. In: Proceedings, Western Canadian Phosphate Symposium. Alberta Soil Science Society. Calgary, Alberta.
- Stribley, D.P. 1987. Mineral nutrition. In: VA Mycorrhiza. C. Bagyaraj (Ed.). CRC Press, Boca Raton, Flo. Pp. 59-70.

- Stutz, J.C., J.B. Morton. 1996. Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in arid soils. **Can. J. Bot.** **74**: 1883-1889.
- Sutton, J.C., G.L. Barron. 1972. Population dynamics of *Endogone* spore in soil. **Can. J. Bot.** **50**: 1909-1914.
- Talukdar, N.C., J.J. Germida. 1993. Occurrence and isolation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in cropped field soils of Sask., Canada. **Can. J. Microbiol.** **39**: 567-575.
- Tiessen H., J.W.B. Stewart, C.V. Cole. 1984. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing pedogenesis. **Soil Sci. Soc. Am. J.** **48**: 853-858.
- Trejo I., R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. **Biological Conservation** **94**: 133-142.
- Van der Heijden, M.G.A., T. Boller, A. Wiemken, I.R. Sanders. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. **Ecology** **76(6)**: 2082-2091.
- Varela, L. 2000. Estudio de la micorriza y hongos micorrizógenos en un matorral secundario establecido en el cerro Tepeticepac, Tlaxcala, México. Tesis de doctorado. IPN. México, D.F.
- Vilariño, A., J. Arines. 1991. Numbers and viability of vesicular-arbuscular fungal propagules in field soil samples after wildfire. **Soil Biol. Biochem.** **23(11)**: 1083-1087.
- Vilariño, A., J. Arines 1993. Changes on the development of *Acaulospora scrobiculata* in *Trifolium pratense* (red clover) roots and bulk substrate after plant burning. **Plant and Soil** **148**: 7-10.

- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. **Ecology** **65**: 285-298.
- Wallace, L.L. 1987. Effects of clipping and soil compaction on growth, morphology and mycorrhizal colonization of *Schizachyrium scoparium*, a C₄ bunch grass. **Oecologia**. **72**: 423-428.
- Wilson, G.W.T., B.A. Daniels-Hetrick, D. Gerschefske Kitt. 1987. Suppression of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus spore germination by nonsterile soil. **Can. J. Bot.** **67**: 18-23.
- Wu, C.G., Chen, Z.C. 1986. The Endogonaceae of Taiwan 1. A preliminary investigation on Endogonaceae of bamboo vegetation in Chi-tou areas, central Taiwan. **Taiwania** **31**: 65-88.

APÉNDICE

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY
130 St. George Street, 2nd Floor
Toronto, Ontario M5S 1A5



Foto 1. *Scutellospora verrucosa* (10x)

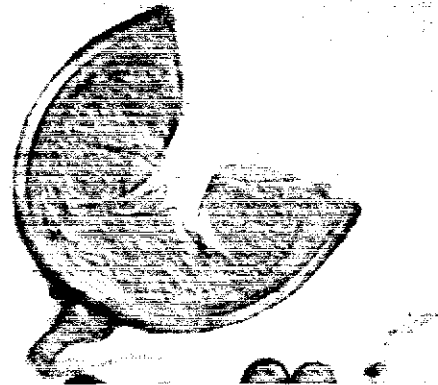


Foto 2 *Scutellospora verrucosa* (10x)

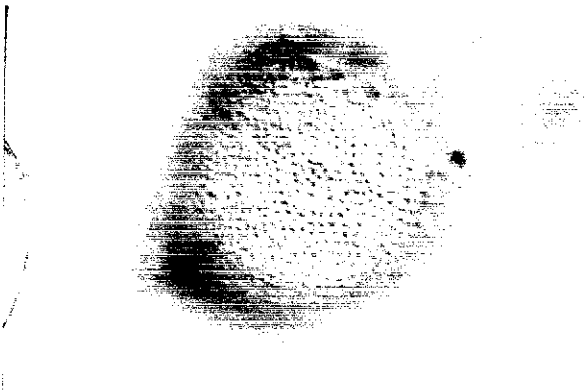


Foto 3. *Acaulospora scrobiculata* (40x)

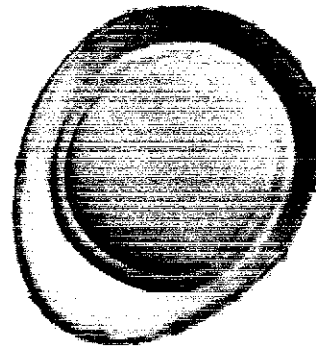


Foto 4. *Acaulospora sp. nov.* (40x)

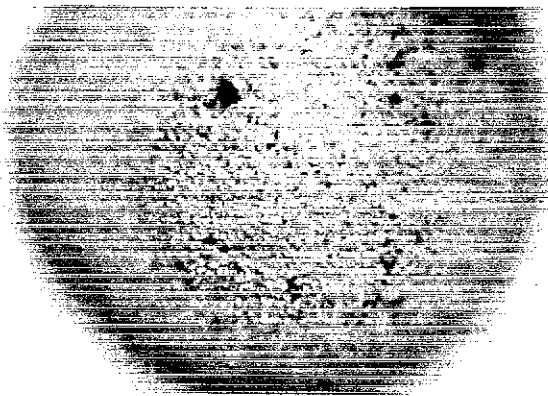


Foto 5. *Entrophospora infrequens* (40x)



Foto 6. *Acaulospora delicata* (10x)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

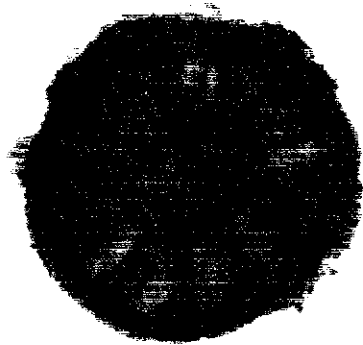


Foto 7. *Sclerocystis sinuosa* (10x)

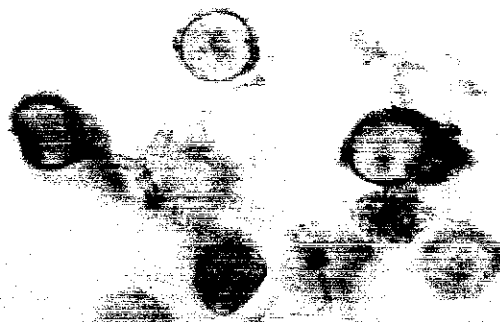


Foto 8. *Glomus pallidum*



Foto 9. *Glomus macrocarpum* (10x)



Foto 10. *Glomus macrocarpum* (10x)

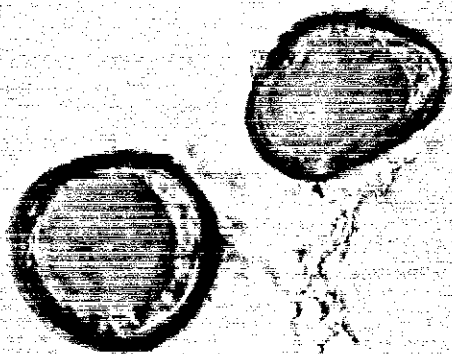


Foto 11. *Glomus claroides* (40x)



Foto 12. *Glomus claroides* (40x)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN