



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Las comunidades de hongos micorrízicos
arbusculares del bosque tropical seco primario y de
zonas perturbadas de Chamela y su efecto sobre el
desarrollo de plántulas**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

César Fernando González Monterrubio

DIRECTORA DE TESIS: Dra. Mayra Elena Gavito Pardo

MORELIA, MICHOACÁN

NOVIEMBRE, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.




Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de junio del 2009, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **González Monterrubio César Fernando** con número de cuenta **95200387** con la tesis titulada: **"Las comunidades de hongos micorrizicos arbusculares del bosque tropical seco primario y de zonas perturbadas de Chamela y su efecto sobre el desarrollo de plántulas"** bajo la dirección de la **Dra. Mayra Elena Gavito Pardo**.

Presidente:	Dra. María del Rocío Cruz Ortega
Vocal:	Dra. Silvia Castillo Argüero
Secretario:	Dra. Mayra Elena Gavito Pardo
Suplente:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 13 de octubre del 2009


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

Esta tesis se realizó gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Con el financiamiento del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación Científica e Innovación Tecnológica, Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT-IN222005) y fue realizada en el laboratorio de interacción Planta-Microbio-Ambiente del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Campus Morelia. Con la tutoría de la Dra. Mayra Elena Gavito Pardo (CIEco UNAM) como directora de tesis, y de los Doctores Víctor Joaquín Jaramillo Luque (CIEco UNAM) y María del Rocío Cruz Ortega (Instituto de Ecología UNAM) como miembros del comité tutorial.

:

"Nunca andes por el camino trazado..
pues él te conduce únicamente
hacia donde los otros fueron."
(Alexander Graham Bell)

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento la Doctora Mayra Elena Gavito Pardo, directora de esta tesis. Gracias Mayra por brindarme tu apoyo incondicional desde el principio, cuando necesitaba urgentemente un nuevo tutor y ya tenía el tiempo muy limitado, pero sobre todo por mantener tu apoyo después de la candidatura, a pesar de las difíciles condiciones y de que las probabilidades no estaban a nuestro favor. Tu paciencia, disposición, dedicación, experiencia, pero sobre todo tu confianza en mi, fueron determinantes para que esta tesis pudiera ser concluida.

También quiero extender este agradecimiento a los Doctores: Víctor Joaquín Jaramillo Luque y María del Rocío Cruz Ortega, miembros de mi comité tutorial y excelentes maestros cuyas enseñanzas me hicieron sentir afortunado por mi estancia en el posgrado. Gracias por brindarme su apoyo moral y académico. Sus comentarios y correcciones encaminaron este trabajo y su apoyo y amistad me dieron el ánimo para concluirlo. Gracias Víctor por tu honestidad, franqueza y objetividad, tus comentarios siempre son certeros y enormemente enriquecedores. Gracias Dra. Rocío por su interminable optimismo y aliento, nuestras pláticas siempre mantuvieron mi ánimo y mi convicción para continuar.

A los Doctores: María del Rocío Cruz Ortega, Silvia Castillo Argüero, Julieta Benítez Malvido y Horacio Armando Paz Hernández por su participación como sinodales en mi examen de Maestría, su contribución fue fundamental para mejorar esta tesis.

A los Doctores: Mauricio Quezada, Julieta Benítez y Arcadio Monroy por su apoyo y confianza para continuar en el posgrado. Sin su ayuda esta tesis no existiría.

A mis cuates y amigos, quienes hicieron de mi estancia en el CIEco toda una experiencia, desde los gratos momentos en el cubículo, las fiestas, asados, festejos y salidas que no hubieran sido iguales sin la sinceridad humorística de Sandriux Quijas, la ecuanimidad de Noé, el humor sarcástico de Luzpi Romero, la sencillez de Beto Rendón y el apoyo constante y compañía de Alejandra González, Jorge Ayala, Aurora

Saucedo, Ana Lidia Sandoval, Jenny Trilleras y Erick Monterrosa, María José Martínez, Iván Chirino, América Plata, Fabi Parra, Lupita Burgos, Arturo Jiménez (Orjus), Pablo Piña, Teresa Vieyra, Daniel Pérez, etc. Gracias a todos por el tiempo compartido, los buenos momentos, las salidas de campo, las horas en carretera, las discusiones existenciales y en general todos los buenos momentos que compartí con ustedes.

A Abel Verduzco, por su apoyo en el trabajo de campo y en el desarrollo de los experimentos realizados en la estación de Chamela. A Gustavo Verduzco por su ayuda en la colecta de semillas y al Ing. Salvador Araiza por su apoyo en el trabajo de campo y en el laboratorio de cuencas de la estación de biología de Chamela.

Un agradecimiento muy especial a las cocineras de la estación de biología de Chamela de la UNAM: Doña Evangelina Robles Jiménez y Doña María Elena Santana Mariscal, quienes hacen que la estancia en la estación se convierta en un verdadero lujo y a Doña Lucia López Figueroa, que no deja lugar para el aburrimiento durante los fines de semana. Al personal de la Estación de Biología Chamela de la UNAM: Norma Barocio, Ignacia Rubio, Losé Landín, Luis Conrado Vidrio, Juan Manuel Robles, Francisco Flores, Margarita Cárdenas, Marcelino Sánchez, Delia Verduzco, Rafael Orozco y María de la Paz Rivas por el apoyo logístico durante el tiempo de trabajo de campo

Al Ing. Heberto Ferreira, al Ing. Alberto Valencia y al Biól. Raúl Ahedo, por el soporte técnico y su asesoría para el manejo de cómputo. A la M. en C. Maribel Nava-Mendoza y Al Sr. Enrique Tapia por el apoyo en el trabajo del laboratorio de Cuencas del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco)

Al Sr. Ramiro Peña, del Ejido de San Mateo, y a la familia Araiza, de Quemaro, Municipio de La Huerta, Jalisco, por las facilidades para emplear sus tierras como sitios de estudio.

DEDICATORIAS

A mi Abuelo, uno de mis primeros maestros y guías, gracias a ti nunca me hizo falta una figura paterna. †

A mi Madre y mi Hermana: Martha y Mairy, por se mi fuente de inspiración y crecimiento en muchos sentidos.

A Sandy mi compañera por más de diez años, tu compañía ha sido determinante para mi desarrollo y tu amor es un pilar de mi fortaleza. Seguiremos mejorando juntos.

A Miguel, Fabi, Octavio, Edgar, Alex, Lety, Bernardo y Leonardo, no hay nada mejor que contar con algunos de mis mejores amigos dentro de mi familia.

A toda la Family: mi Abuela Esperanza, mis padrinos Esperanza y Carlos, todos los tíos: Pepe, Edith, Elida, Sandra y Erica, y todos sus hijos (mis primos): David Ángel, Carla, Tania, Paola, Raúl, José Antonio, David, Daniel, Enrique, Alejandra, Adrian, Jimena, Miguel, Elida, Erick, Demian, José Carlo, José Luis, J. Antonio, Diana, Samara, Josue, Abigail, Alexis, Jesús y Gala. Siempre que pienso en ustedes sólo vienen a mi mente los buenos recuerdos que hemos pasado juntos, ya son muchos y espero se sigan acumulando.

A mis amigos: Christian Adrián, Fabricio Pérez, Sandra Quijas, Noe Montaña, Luzpi Romero y aquellos con los que no he tenido mucho contacto pero que fueron muy importantes en su momento, por su amistad y paciencia (sobre todo por aguantarme jeje) gracias.

ÍNDICE

Agradecimientos	1
Dedicatorias	3
Índice	4
Lista de Figuras y Tablas	6
Resumen	9
Abstract	11

CAPITULO 1

Introducción general

Los Hongos Micorrízicos Arbusculares	13
Efectos de la perturbación sobre la interacción micorrízica arbuscular	14
Los modelos de sucesión vegetal	16
La sucesión en los bosques tropicales secos	17
La transformación y regeneración de los bosques tropicales secos	21
Objetivos e Hipótesis	26

CAPITULO 2

Evaluación de propágulos micorrízicos en el suelo del bosque primario, del bosque secundario y del potrero

Introducción	28
Objetivo e Hipótesis	30
Métodos	31
Sitio de Estudio	31
Resultados	37
Discusión	41

CAPITULO 3

Efecto de las comunidades de HMA de tres sitios con distinta historia de uso de suelo sobre el crecimiento de algunas especies vegetales de los bosques tropicales secos

Introducción	43
Métodos	47
Resultados	51
Discusión	59
Conclusiones	63

CAPITULO 4.

Aportaciones conceptuales del trabajo.

¿Cómo se insertan los resultados de este trabajo en el conocimiento actual sobre las asociaciones micorrízicas en zonas tropicales?	65
Literatura citada	73

ANEXO.

High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem.	92
---	----

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1.- Ubicación geográfica de los sitios de estudio, tomado de Google Earth 5.1.3509.4636 (beta) octubre 2009. -----32

Figura 2.- Número de esporas por cien gramos de suelo en bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y potreros (Pr). Las barras indican el error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio (BP, BS y Pr) ($p < 0.05$). Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre la temporada seca y la temporada lluviosa ($p < 0.05$, $F = 18.34$). ----- 37

Figura 3.- Porcentajes de colonización micorrízica total y por estructura (hifas, vesículas y arbusculos) en temporada seca y de lluvias de los tres sistemas (bosque primario, bosque secundario y potreros). Las barras indican el error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio ($p < 0.05$). ----- 40

Figura 4. Biomasa de raíces finas de los tres sistemas en temporada seca y de lluvias. Las barras indican error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio ($p < 0.05$). ----- 40

Figura 5.- Diseño experimental. MBP = inóculo del bosque primario, MBS = inóculo del bosque secundario, MPr = inóculo de los potreros, M- = sin inóculo. Sp1-8 = especies vegetales. -----48

Figura 6. Porcentajes de colonización micorrízica total y por tipo de estructura de las ocho especies vegetales. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potrero, MBS: Con inóculo de bosque secundario y MBP: Con inóculo del bosque primario. Diferentes letras indican diferencias entre tratamientos de inoculación (Tukey DSH, $p < 0.05$). -----54

Figura 7.- Biomasa total de las ocho especies vegetales en cada uno de los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$). - 55

Figura 8.- Área foliar de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos micorrízicos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$). - 55

Figura 9. Respuesta a la asociación micorrízica de las ocho especies vegetales. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario (Tukey DSH, $p > 0.05$). ----- 56

Figura 10.- Cociente raíz/tallo de las ocho especies vegetales en los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos de inoculación (Tukey DSH, $p < 0.05$). -----57

Figura 11. Área foliar específica de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras distintas indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$). -----58

Figura 12. Potencial hídrico de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos a los cuatro meses de crecimiento. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras distintas indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$). -----58

Figura 13.- Correlación entre la tasa relativa de crecimiento (RGR) y la respuesta a la asociación micorrízica de las ocho especies vegetales. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphyterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*. ($p = 0.8607$, $F = 0.0341$). -----67

Figura 14.- Correlación entre la biomasa de las semillas y la respuesta a la asociación micorrízica de las ocho especies vegetales. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphyterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*. $p = 0.9132$ $F = 0.0131$. -----68

Figura 15. Correlación entre la tasa relativa de crecimiento (RGR) y el logaritmo de la biomasa de las semillas de las ocho especies. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphyterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*. -----69

Tablas

Tabla 1. Características generales de especies sucesionales tempranas y tardías resumidas por Zangaro *et al.* (2003). -----17

Tabla 2.- Descripción y ubicación de los sitios de muestreo. G = Ganadería. RTQ = Roza, Tumba y Quema. -----33

Tabla 3. Morfoespecies de Glomeromycota encontradas en los tres sitios con historia de uso distinta, a partir de las muestras de campo colectadas y de las encontradas en las macetas de propagación. Las cruces indican que la especie se encontró en determinado sitio. BP1=bosque primario Tejón, BP2=bosque primario Búho, BS1=bosque secundario Abuela, BS2=bosque secundario Guayabiloso, P1= potrero Cerrito y P2=potrero Estanque. -----38

Tabla 4. Indices de similitud entre los sitios de estudio, entre los sitios con historia de uso distinta y dentro de cada tipo de uso, calculado a partir de los numeros de morfotipos de esporas identificadas en dos bosques primarios (BP1, BP2) dos bosques secundarios (BS1, BS2) y dos potreros (Pr1, Pr2) (Gavito *et al.* 2008). ----- 39

Tabla 5.- Especies vegetales seleccionadas para el experimento. BP = Presente en bosque primario, BS = Abundante en bosque secundario, bs = presente en bosque secundario aunque poco abundante, Pr = Se establece pronto en los potreros si no es removida por los propietarios. ----- 49

Tabla 6- Porcentajes de sobrevivencia de las ocho especies en los cuatro tratamientos. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. ----- 51

Tabla 7: Valores de “F” para todas las variables del ANDEVA realizado con los cuatro tratamientos de inoculación. ns = no significativo, asterisco (*) = significativo ($p < 0.05$). ----- 53

Tabla 8: Valores de “F” para todas las variables del ANDEVA realizado sin el tratamiento M-. ns = no significativo, asterisco (*) = significativo ($p < 0.05$). ----- 53

RESUMEN

Las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) se ven afectadas por la perturbación antropogénica, que provoca cambios en su densidad, diversidad y composición y esto puede tener consecuencias sobre los ecosistemas, ya que dichos microorganismos afectan la diversidad, composición y productividad vegetal. Uno de los ecosistemas más amenazados es el bosque tropical seco, que es el tipo de bosque tropical más abundante en México. Estos ecosistemas están sufriendo una rápida conversión a tierras de pastoreo para el ganado, o bien para cultivos, que después se degradan y abandonan lo que genera un aumento en la vegetación secundaria. Ante este escenario, se conoce poco sobre el efecto que tienen los cambios en las comunidades de hongos micorrízicos de las zonas perturbadas en el proceso de regeneración natural de las especies vegetales.. Dadas estas circunstancias la presente investigación, realizada en el bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco, se planteó para resolver las siguientes preguntas: 1) ¿Existen diferencias entre las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares de bosques primarios, de bosques secundarios y de potreros que puedan expresarse en cambios en su compatibilidad funcional con distintas especies vegetales? y, si es así 2) ¿Los inóculos provenientes de sitios perturbados (potreros y bosques secundarios) benefician más a especies vegetales abundantes en estos sitios que a las que se encuentran principalmente en el bosque primario? Para contestar estas preguntas, se comparó el efecto de inóculos micorrízicos provenientes de bosque tropical seco primario con el de bosques secundarios de 26 años de regeneración y de potreros con uso continuo durante 26 años. Se realizó un experimento en un invernadero de la Estación de Biología de Chamela, en donde se pusieron a prueba cuatro tratamientos de inoculación micorrízica: 1) con inóculo de bosque primario, 2) con inóculo de bosque secundario de 26 años de regeneración, 3) con inóculo de potrero de 26 años de uso y 4) un inóculo esterilizado, sobre el crecimiento y potencial hídrico de plántulas de ocho especies vegetales con distinto patrón de distribución en bosques primarios, en bosques secundarios y en potreros. Las plántulas crecieron en suelo nativo desinfectado del bosque primario y reinoculado con los cuatro tipos de inóculo, con riego regular a capacidad de campo, durante cuatro meses. Las especies

Cochlospermum vitifolium, *Mimosa arenosa*, *Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Hintonia latiflora*, *Tabebuia roseae* y *Amphyterigium adstringens* establecieron la asociación micorrízica con todas las comunidades inoculadas , mientras que *Ruprechtia fusca* no la formó con ningún tipo de inóculo por lo que se consideró como no micorrízica. Ninguna de las ocho especies mostró diferencias en sus respuestas a los tres tipos de inóculo micorrízico en ninguna de las variables, pero todas las que formaron la asociación micorrízica tuvieron un incremento en biomasa mayor al 40% en comparación con las que recibieron el inóculo estéril. La única evidencia de posibles diferencias entre las tres comunidades de hongos micorrízicos arbusculares fueron las diferencias en la sobrevivencia de las plantas de *C. vitifolium*, *M. arenosa* y *H. latiflora*. Estos resultados sugieren que bajo las condiciones en las que se realizó el experimento los tres tipos de inóculo tienen, a pesar de sus diferencias en la composición de especies de HMA, suficiente diversidad para proporcionarles a sus especies vegetales hospederas un amplio espectro de posibilidades que les permite formar una asociación simbiótica compatible funcionalmente, y por lo tanto crecer mejor cuando establecen la asociación micorrízica.

ABSTRACT

Communities of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are affected by anthropogenic disturbance, causing changes in density, diversity and species composition and these changes may have consequences on the ecosystem, since they may affect plant diversity, composition and productivity. One of the most threatened ecosystems is the tropical dry forest, which is the most abundant tropical forest in Mexico. These ecosystems are undergoing rapid conversion to grazing land for livestock, or crop fields that are later impoverished and abandoned, leading to an increase in secondary vegetation.. Given this scenario, little is known about the effect of the changes in mycorrhizal fungal communities in disturbed areas on natural regeneration of plant communities. Given these circumstances, the present research conducted in the tropical dry forest of the Chamela region in Jalisco, was aimed to address the following questions: 1) Are there differences between the communities of arbuscular mycorrhizal fungi in primary forest, secondary forest and pasture that can be expressed in changes in their functional compatibility with various plant species? and, if so 2) Do inocula from disturbed sites (pasture and secondary forest) are more beneficial to plant species that are abundant in secondary forests than to species that are mainly found in the primary forest? To answer these questions, this study compared the effect of mycorrhizal inoculum from primary tropical dry forest, secondary forest with 26 years of natural regeneration and pastures under continuous use for 26 years. An experiment was conducted in a greenhouse at Chamela Biological Station, where four treatments of mycorrhizal inoculation were tested: 1) primary forest inoculum, 2) 26-years regeneration secondary forest inoculum, 3) inoculum from 26-years old pastures and 4) sterilized inoculum, on growth and water potential of seedlings of eight plant species with different distribution pattern in primary forests, secondary forests and pastures. Seedlings were planted in disinfected native soil,,reinoculated with these four types of inoculum.and grown for four months with regular watering to field capacity. *Cochlospermum vitifolium*, *Mimosa arenosa*, *Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Hintonia latiflora*, *Tabebuia roseae* y *Amphyterigium adstringens* species established mycorrhizal associations with all AMF communities inoculated, whereas

Ruprechtia fusca did not establish the association with any inoculum type so it was considered as non mycorrhizal. None of the seven mycorrhizal species showed differences in their responses to the three kinds of mycorrhizal inoculum in any of the variables measured, but all showed an increase in biomass above 40% compared to the plants receiving sterile inoculum. Non mycorrhizal *Ruprechtia fusca* plants, on the other hand, were similar in all treatments. The only evidence of possible differences between the three communities of arbuscular mycorrhizal fungi were the differences in the survival of plants of *C. vitifolium*, *M. arenosa* y *H. latiflor*. These results suggest that, under the conditions tested, the three types of inoculum have sufficient diversity to provide their plant hosts a wide range of possibilities that established functionally compatible associations and grew better when they formed the symbiosis in all cases despite the differences in AMF species composition of the three inocula.

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN

Los Hongos Micorrízicos Arbusculares

El funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas terrestres están determinados por la composición vegetal y la biodiversidad (Schulze y Mooney 1993; Tilman *et al.* 1996; Hooper y Vitousek 1997). A su vez, las comunidades vegetales interactúan con los microorganismos del suelo de múltiples maneras, entre las que destacan sus efectos sobre su crecimiento, nutrición, desarrollo, susceptibilidad a enfermedades, resistencia a metales pesados y degradación de xenobióticos (Morgan *et al.* 2005). Dentro de los microorganismos del suelo uno de los grupos más importantes para las comunidades vegetales es el de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (Varma 1998).

Los hongos micorrízicos arbusculares son simbioses obligados de las plantas que pertenecen al phylum Glomeromycota (SchüBler *et al.* 2001). Estos hongos pueden mejorar la nutrición mineral de la planta debido a que las delgadas hifas tienen una mayor capacidad para explorar el suelo que las raíces (Varma 1998). Entre los nutrimentos que ayudan a obtener (P, N, K, S, Mn, Zn, Fe) el principal es el fósforo, un elemento clave en la fotosíntesis (Marschner 1990), el cual generalmente es limitante para el desarrollo vegetal, debido a su baja solubilidad y movilidad en el suelo (Brady y Weil 2002)

Estos hongos también son capaces de producir sustancias reguladoras del crecimiento vegetal (Allen y Allen 1980; Barea y Azcón-Aguilar 1982; Danneberg *et al.* 1992; Jentschel *et al.* 2007), de proveer protección contra diversos tipos de estrés (Harley y Smith 1983; Smith y Read 1997; Varma 1998; Mukerji y Chamola 2000; Augé 2001) y contra patógenos (Azcón y Barea 1996). Como consecuencia la asociación micorrízica suele producir notables mejoras en la fijación de carbono (Thomson *et al.* 1990; Vierheilig *et al.* 2002), y en el balance hídrico de la planta (Augé 2001), aumentando la obtención de agua, el grado de hidratación en tejidos, la eficiencia en el

uso de agua, la producción de biomasa, la sobrevivencia y la habilidad competitiva de las plantas (Janos 1980; Allen y Allen 1990; Hartnett *et al.* 1993). De esta manera, las comunidades de HMA intervienen sobre la estructura (diversidad y composición vegetal), la productividad vegetal, el ciclaje de nutrientes (van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b; Klironomos 2000) y en la sucesión vegetal (Gange *et al.* 1990). Sin embargo, como en toda simbiosis mutualista, el hongo también resulta beneficiado y recibe a cambio entre el 4% y el 20% del carbono total fijado por la planta hospedera (Bago *et al.* 2000; Douds *et al.* 2000), lo cual generalmente no representa una desventaja para la planta (Thomson *et al.* 1990; Vierheilig *et al.* 2002) dadas las otras ventajas que reciben la plantas micorrizadas frente a las no micorrizadas.

Efectos de la perturbación sobre la interacción micorrízica arbuscular

En los sistemas naturales, tanto las comunidades vegetales como las comunidades de HMA tienen múltiples opciones para establecer una simbiosis exitosa entre aquellas especies plantas y de HMA que sean más compatibles. La compatibilidad funcional (functional complementarity) es el establecimiento de una asociación que produce un beneficio tanto para la planta como para el hongo, ya que no todas las combinaciones son igualmente exitosas y se han documentado asociaciones que incluso son parasíticas, es decir que no son complementarias funcionalmente porque el balance de la interacción es negativo para uno de los simbioses (Ravnskov y Jakobsen, 1995; Koide 2000). Generalmente la compatibilidad funcional se mide por la biomasa o por la nutrición y una especie vegetal puede complementar funcionalmente con muchas especies de HMA o con pocas (Ravnskov y Jakobsen, 1995). No obstante, si el sistema es perturbado y cambia la diversidad o la composición de la comunidad de cualquiera de los dos simbioses estas posibilidades se reducen. Dado que ambas comunidades se influyen recíprocamente (Sanders 2004), la comunidad de HMA puede verse afectada de manera indirecta al disminuir el número de especies de plantas o por el cambio en la composición de las mismas, ya que los nuevos hospederos pueden interactuar de manera distinta con la comunidad de HMA y favorecer más a algunas especies que a otras, cambiando la diversidad y

composición de estos hongos (Burrows y Pflieger 2002; Johnson *et al.* 2004). A su vez, en estados sucesionales secundarios, la nueva comunidad de HMA puede tener diferencias en la compatibilidad funcional con la vegetación original e influir sobre la productividad, diversidad y composición vegetal (van der Heijden *et al.* 1998b) afectando la sucesión secundaria. Este aparente efecto de retroalimentación positiva y negativa puede presentarse a gran escala en los sitios que experimentan perturbaciones severas y frecuentes, ya que las actividades humanas continuamente provocan alteraciones en las comunidades de ambos simbioses. Algunos ejemplos de esto son el cambio de uso de suelo, que implica la sustitución o remoción de los hospederos vegetales originales (Harvey *et al.* 1980b; Harvey *et al.* 1980a; Dhillion *et al.* 1988; Miller y Kauffman 1998; Allen *et al.* 2003), algunas prácticas agrícolas, como los monocultivos y el uso de pesticidas y fertilizantes (Smith 1980; Sieverding y Leihner 1984; Jasper *et al.* 1989; McGonigle y Miller 1996) y los cambios en las condiciones edáficas como la humedad, la temperatura, el pH, la capacidad de intercambio catiónico, la compactación del suelo, la presencia de metales pesados, etc. (Anderson *et al.* 1984; Wang *et al.* 1985; Koske 1987; Stahl *et al.* 1988; Jasper *et al.* 1989; Johnson *et al.* 1992; Clark 1997; Lambers *et al.* 1998; Miller y Bever 1999; Entry *et al.* 2002). Algunas alteraciones provocan disminuciones en la diversidad de morfoespecies de HMA y cambios en su composición, en la densidad de micelio, en los porcentajes de colonización de las raíces y en la cantidad de propágulos (Xavier y Germida 1999).

Existe poca información sobre el papel de los HMA cuando los sitios perturbados son abandonados, lo cual da lugar a que inicie la sucesión secundaria en estos sistemas. Sin embargo la dependencia de las plantas a la asociación micorrízica suele aumentar ante situaciones de estrés, como las que ocurren producto de la perturbación antropogénica (Harley y Smith 1983; Smith y Read 1997; Varma 1998; Mukerji y Chamola 2000; Guadarrama 2008).

Los modelos de sucesión vegetal

En la historia sucesional de un ecosistema los organismos que se establecen en etapas tempranas alteran su entorno y lo modifican propiciando la llegada de las especies características de las etapas sucesionales más avanzadas. De este modo, las especies vegetales nativas en los ecosistemas terrestres tradicionalmente han sido catalogadas como 1) pioneras, cuando colonizan al inicio de la sucesión, 2) secundarias tempranas, que colonizan en las primeras etapas cuando las pioneras ya han preparado el terreno para su establecimiento, 3) secundarias tardías, que se encuentran en sitios con una historia sucesional avanzada y finalmente 4) especies clímax o de sitios maduros que son las que dominan una vez que el ecosistema ha alcanzado el equilibrio (Zangaro *et al.* 2003).

Dichas especies tienen una serie de características estructurales y funcionales que permiten su establecimiento en una determinada etapa sucesional, características que han sido definidas en distintos trabajos (Budowski 1965; Denslow 1980; Bazzaz 1991). No obstante, en términos generales es difícil diferenciar claramente las características de las especies que se encuentran en etapas sucesionales adyacentes, por lo que los criterios para clasificar las especies arbóreas nativas en grupos ecológicos no están estandarizadas entre los distintos autores (Zangaro *et al.* 2003). Por esta razón, para fines prácticos se han definido más claramente los extremos de esta clasificación, detallando los atributos de las especies tempranas, que se establecen después de una perturbación y de las tardías que se encuentran en los sistemas maduros. Zangaro *et al.* (2003) resumieron estas características basándose en los criterios de clasificación de varios autores (Budowski 1965; Denslow 1980; Swaine y Whitmore 1988; Kageyama y Viana 1989; Bazzaz 1991; Whitmore 1991; Ferretti *et al.* 1995; Barbosa 1997; Chagas e Silva y Soares-Silva 2000) (Tabla 1). No obstante, estos atributos no contemplan la capacidad que tienen las especies vegetales para formar asociaciones simbióticas, las cuales pueden influir fuertemente en el desarrollo de la sucesión.

Tabla 1. Características generales de especies sucesionales tempranas y tardías resumidas por Zangaro *et al.* (2003).

Parámetro	Especies tempranas	Especies tardías
Sombra	Intolerante	Tolerante
Demanda de Luz	Alto	Bajo
Tasa fotosintética	Alto	Bajo
Tasa de crecimiento	Alto	Bajo
Demanda nutricional	Alto	Bajo
Densidad de la madera	Baja	Alta
Tiempo de floración	Temprana y larga	Tardía y corta
Periodo de vida	Corto	Largo
Recambio de hojas	Rápido	Lento
Tamaño de la semilla	Pequeño	Grandes
Cotiledón	Fotosintético	No fotosintético
Cociente raíz/tallo	Bajo	Alto
Regeneración	Banco de semillas	Bancos de plántulas
Reclutamiento	Grandes huecos y margenes	Pequeños huecos y sombra
Rango geográfico	Amplio	Restringida
Plasticidad	Alta	Baja

La sucesión en los bosques tropicales secos

Además de los huecos de información que existen en general en los modelos sucesionales de los bosques tropicales húmedos (BTH). Los estudios sobre la sucesión de los bosques tropicales se han centrado en este tipo de bosques tropicales, mientras que los estudios en bosques tropicales secos (BTS) representan solamente entre el 20 y el 25% de los trabajos de regeneración natural de bosques tropicales y sólo el 3% del total de estudios en restauración de estos sistemas (Meli 2003). Sin embargo los BTS tienen atributos naturales particulares que si no son entendidos y tomados en cuenta se corre el riesgo de utilizar estrategias de estudio y de manejo inadecuadas basadas en los estudios de los BTH (Meli 2003; Vieyra y Scariot 2006).

A pesar de que en los bosques tropicales secos se ha usado la terminología tradicional de especies sucesionales tempranas y tardías (ej. Huante *et al.* 1995; Huante *et al.* 1998; Allen *et al.* 2003; Allen *et al.* 2005), la dinámica natural en estos ecosistemas tiene diferencias importantes con respecto a los BTH. En los BTS el

principal recurso limitante para la sobrevivencia y el crecimiento vegetal es la disponibilidad de agua, ya que al ser sitios fuertemente estacionales, con precipitaciones relativamente bajas de entre 250-2000 mm (Murphy y Lugo 1986) distribuidas principalmente en cuatro o cinco meses al año, las plantas se enfrentan a un prolongado periodo seco e incluso a frecuentes periodos secos en la temporada lluviosa (Blain y Kellman 1991; Murphy y Lugo 1995; Sampaio 1995). Estas condiciones influyen sobre el desempeño individual, la distribución de especies vegetales (Borchert 1994) y su fenología (Bullock y Solis-Magallanes 1990; Olivares y Medina 1992; Borchert 1994). La diferencia en la disponibilidad de agua de los BTS y BTH genera diferencias en las estrategias de supervivencia de las comunidades vegetales, en distintos atributos del ecosistema y en la dinámica sucesional de los mismos. En los BTH no es la competencia por agua sino por la luz y los nutrimentos la que establece la dinámica de la sucesión, por lo que los claros provocados por la caída de los árboles son los sitios focales en la regeneración de estos sistemas. Los BTS, por el contrario, no suelen tener problemas de luz o de fertilidad (Mooney *et al.* 1995; Pennington *et al.* 2000) y en ellos no se forman claros con frecuencia. Los árboles no caen y se descomponen en el suelo sino que sus ramas y troncos se van cayendo en partes conforme se van secando de modo que no se abren grandes espacios y los que se abren se van cerrando rápidamente con las ramas de los árboles vecinos.

A pesar de que en los BTS se ha encontrado que algunas especies con tasas de crecimiento altas son más responsivas a la disponibilidad de luz (Huante y Rincón 1998), la apertura de claros en estos sistemas puede disminuir la sobrevivencia de las plántulas, incluso en especies demandantes de luz, debido al aumento en la insolación potencial que genera altas temperaturas y un aumento en la evapotranspiración y por lo tanto una disminución en la humedad del suelo (Gerhardt 1996; McLaren y McDonald 2003b; McLaren y McDonald 2003a). Otra diferencia es que en los BTS se ha reportado que la sucesión es florísticamente más simple y con menos estados sucesionales que en los BTH (Ewel 1980). No obstante su diversidad estructural y fisiológica en formas de vida es mayor (Mooney *et al.* 1995), debido en parte a la respuesta fenológica común de la mayoría de la especies leñosas, que suelen ser deciduas (con tiempo variable de caída de hojas) para sobrevivir a la temporada seca

(Frankie *et al.* 1974; Bullock y Solis-Magallanes 1990; Lobo *et al.* 2003), y que al mezclarse con la baja proporción de especies siempre verdes dan a los BTS una complejidad fenológica no encontrada en los bosques húmedos (Burnham 1997). Asimismo, los BTS suelen ser sistemas más resilientes a perturbaciones moderadas debido que pueden recobrar el estado maduro más rápidamente que el BTH (Ewel 1980; Murphy y Lugo 1995; Kennard *et al.* 2002). Aunque en BTS muy secos, como en el caso de los BTS de Nizanda, Oaxaca, reportados por Lebrija-Trejo *et al.* (2008), la resiliencia puede ser menor que en los BTH.

Otras diferencias entre los bosques tropicales secos y los bosques tropicales húmedos son la mayor proporción de especies con la capacidad de rebrotar de los primeros y la proporción de especies vegetales con características clasificadas como de especies pioneras o tardías (Gentry 1995). Mientras que en el BTH la proporción de especies dispersadas por viento, clasificadas como pioneras por desarrollar frutos secos y tener poca biomasa y baja humedad de la semilla, es menor al 16% (Frankie *et al.* 1974; Howe y Smallwood 1982; Morellato *et al.* 2000), en los BTS estas son las especies características (Bullock 1995; Griz y Machado 2001). Por ejemplo en BTS de Bolivia cerca del 63% de las especies tienen semillas dispersadas por el viento (Justiniano y Fredericksen 2000), 45% y 33% en dos regiones de Brasil (Griz y Machado 2001; Figueiredo 2002, citado en Vieyra y Scariot 2006) y 30% en Costa Rica (Frankie *et al.* 1974). Estas diferencias en la dinámica natural de estos sistemas hacen evidente que la dinámica sucesional de los BTS es distinta a la de los BTH.

En la práctica las evidencias de algunos trabajos realizados en los bosques tropicales secos indican que las especies pioneras o tardías de los BTS no necesariamente cumplen con los criterios establecidos para las especies de bosques húmedos. Entre especies indicadoras de perturbación típicas de etapas sucesionales tempranas se han reconocido *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus pallidus*, *Ipomoea wolcotiana* y leguminosas del género *Mimosa* y *Acacia* (Lott 1993; Miller y Kauffman 1998). No obstante dentro de este grupo las especies con tasa de crecimiento mayor o biomasa de las semillas menor no suelen ser las dominantes en los BTS. En Chamela, Jalisco, *Acacia farnesiana* se ha reportado como una de las especies dominantes en las primeras etapas sucesionales, junto con

Mimosa arenosa, sin embargo su tasa de crecimiento está por debajo de la de especies como *C. vitifolium*, *C. alliodora*, *H. pallidus*, *I. wolcotiana* o incluso por debajo de la tasa de crecimiento de especies características de bosques primarios o de etapas sucesionales más avanzadas como *Crescentia alata* y *Lysiloma microphyllum* (Lott 1993; Huante *et al.* 1995). A su vez, la especie *Mimosa arenosa* se ha reconocido como dominante en distintos sitios desde el inicio de la sucesión hasta etapas sucesionales más avanzadas (Miller y Kauffman 1998; Ortiz 2001; Romero-Duque *et al.* 2007), y es una especie que no se ha reportado en los BTS primarios de Chamela, Jalisco (Lott 1993).

En un estudio realizado en Bolivia se encontró que a lo largo de una cronosecuencia de alrededor de 50 años de regeneración de bosques tropicales secos secundarios, las especies pioneras de larga vida, clasificadas según los criterios de Pinard *et al.* (1999), dominaron en todas las etapas sucesionales. Las especies tolerantes a la sombra fueron más dominantes en los sitios más viejos pero no dominaron sobre los pioneros de larga vida, mientras que las pioneras de corta vida y las especies parcialmente tolerantes a la sombra no dominaron los estados sucesionales en ningún punto de la cronosecuencia (Kennard *et al.* 2002). En otro estudio realizado en un gradiente sucesional de 65 años en BTS de Nizanda, Oaxaca, Lebrija-Trejos encontró dos diferentes fases dominadas por especies de árboles de distinto estado sucesional, uno dominado por especies pioneras y el otro dominado por especies maduras. A su vez, en Costa Rica, Kalacska *et al.* (2004) encontraron que la dominancia individual de especies cambió a lo largo de un gradiente sucesional de sitios con sucesión temprana, intermedia y tardía. Por ejemplo, algunas especies como *Tabebuia rosea*, *Calycophyllum candidissimum* y *Hymenaea courbaril* fueron sólo dominantes en el último estado mientras otras como *Cochlospermum vitifolium* y *Semialiarium mexicanum* estuvieron presentes en todos los estados, pero con variaciones en su dominancia.

La transformación y regeneración de los bosques tropicales secos

Después de una perturbación comienza la sucesión, que puede ser primaria cuando ocurre en aquellos sitios sin una comunidad previa, por ejemplo después de una erupción volcánica, o bien, secundaria cuando ya había una comunidad preexistente antes de la perturbación, por ejemplo después de una deforestación (Ewel 1980; Guariguata y Ostertag 2001). Algunos autores han identificado distintos mecanismos que determinan el desarrollo de la sucesión secundaria, como la existencia de un banco de semillas, el banco de plántulas, el rebrote, la dispersión de semillas de fuentes cercanas (Miller y Kauffman 1998; Kennard *et al.* 2002) y procesos como las interacciones competitivas, la facilitación, la herbivoría, la variación estocástica del ambiente (Chapin *et al.* 2002), el régimen de disturbio (severidad, intensidad, frecuencia, tipo y tamaño) y la disponibilidad de microhábitats y de nutrimentos para el establecimiento vegetal (Uhl 1987).

En la actualidad gran parte de los ecosistemas naturales han sido transformados por la acción del hombre, provocando la desaparición de una gran extensión de los ecosistemas originales y el continuo aumento en la extensión de la vegetación secundaria (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1976), por lo que este tipo de vegetación será el más manejado en el futuro (Ewel 1980; Brown y Lugo 1990). Si bien la desaparición de los bosques tropicales en el mundo es una situación crítica, el caso de los bosques tropicales secos (BTS) (Gentry 1982) es de particular atención, ya que han sido catalogados como el tipo de bosques tropicales con mayor riesgo (Janzen 1988; Miles *et al.* 2006).

Este sistema, también conocido como selva baja caducifolia en México (Miranda y Henández-X 1963; Flores *et al.* 1971), bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978) o bosque tropical seco estacional (Bullock *et al.* 1995), se caracteriza por distribuirse en zonas libres de congelamiento, con temperaturas promedio anuales mayores a 17°C, con precipitación anual promedio de entre 250-2000 mm, distribuida principalmente entre 4-9 meses al año y en donde el cociente anual de evapotranspiración potencial / precipitación excede la unidad (Holdridge 1971; Murphy y Lugo 1987). Como

consecuencia de estos patrones de disponibilidad de agua, este tipo de ecosistemas también se caracteriza por poseer una alta proporción de especies caducifolias (Miranda y Hernandez-X 1963; Rzedowski 1978). Dado que los distintos sistemas de clasificación se han realizado tomando en cuenta la escala geográfica a la que se han realizado los trabajos de vegetación, las asociaciones vegetales que poseen y las características climáticas y topográficas en las que se desarrollan, en el presente trabajo se utilizará la denominación de bosque tropical seco (Gentry 1982), ya que los criterios climáticos y topográficos utilizados por este autor concuerdan mejor con los objetivos del presente estudio.

En México el BTS es el tipo de bosque tropical más abundante, con cerca del 60% del área total de la vegetación tropical (Trejo y Dirzo 2000), que debido a su alta diversidad vegetal alberga cerca del 20% del total de las especies vegetales del país (Lott 1987; Rzedowski 1991; Trejo 1998) de las cuales cerca del 60% son exclusivas de México (Rzedowski 1991). Sin embargo estos ecosistemas han sido convertidos durante mucho tiempo a tierras de cultivo o potreros para ganadería mediante la roza, tumba y quema de la vegetación original (Maass 1995). Esta transformación ha provocado la desaparición del 73% del área total original para 1990, que en algunas zonas continúa a una tasa anual de 1.4% (Trejo y Dirzo 2000). Aunado a esto, la perturbación de los BTS puede provocar un aumento en la insolación potencial, la pérdida de la biodiversidad (Uhl *et al.* 1982) y la liberación de los almacenes de nutrientes inmovilizados en la biomasa (Houghton *et al.* 1999), los cuales se pierden del ecosistema por la deforestación, la combustión, la lixiviación y la erosión (Maass 1995; Hughes *et al.* 2000; Jaramillo *et al.* 2003). Esto ocasiona una disminución en la disponibilidad de agua, la pérdida de la fertilidad del suelo, y un cambio en la estructura del suelo y en la actividad microbiana del mismo (Maass *et al.* 1988; Tiessen *et al.* 1992; Garcia-Oliva *et al.* 1999a; Giardina *et al.* 2000; Nava-Mendoza *et al.* 2000). Estas condiciones provocan que los bosques secundarios que se establecen en los sitios perturbados abandonados mantengan una estructura, diversidad o productividad vegetal muy distinta a la original durante mucho tiempo (Murphy y Lugo 1986), situación que dificulta su recuperación y aumenta el peligro de que se pierda gran parte de la biodiversidad que albergan.

Un ejemplo de esto es lo ocurrido en los bosques tropicales secos de Chamela, los cuales han sido transformados mediante la roza, tumba y quema a praderas para uso ganadero extensivo durante las últimas tres décadas (De Ita-Martínez 1983). Esto genera cambios en la dinámica de nutrientes (Jaramillo 1992; Garcia-Oliva *et al.* 1999b), reducción de la estabilidad de los macroagregados del suelo, cambios en el pH (Garcia-Oliva *et al.* 1999b) la pérdida de grupos funcionales microbianos (Garcia-Oliva *et al.* 1999a), la compactación del suelo, reduciendo la tasa de infiltración del agua y aumentando la susceptibilidad a la erosión hídrica (Maass *et al.* 2002), además de una mayor insolación potencial y un aumento en la rigurosidad en el ambiente térmico, derivados de la reducción de la cobertura vegetal (Burgos 2004). Por esta razón existe una relación inversa entre la edad de la parcela y su producción, por lo que las tierras pueden llegar a ser abandonadas cuando dejan de ser productivas (Maass *et al.* 2002). Esto mismo da lugar a la transformación de más áreas de bosque para mantener la misma producción agrícola o cantidad de ganado (Maass *et al.* 2002), o bien al abandono y posterior al establecimiento de vegetación secundaria en los sitios abandonados (Trejo y Dirzo 2000). El aumento constante de la vegetación secundaria hace evidente la necesidad de contar con toda la información posible para el futuro manejo de este tipo de ecosistemas.

En la región de Chamela se ha estudiado poco la vegetación secundaria, sin embargo se conoce que su diversidad vegetal es mucho menor que la de los bosques primarios aún en sitios con décadas de regeneración natural (Lott 1993; Romero-Duque *et al.* 2007). La familia *Leguminosae* es la más abundante en bosques secundarios de más de 25 años, y algunos de estos bosques son dominados por *Mimosa arenosa*, la cual no se ha reportado entre las especies pertenecientes al bosque primario (Romero-Duque *et al.* 2007). Considerando la gran riqueza florística del BTS, su elevada tasa de transformación pone en riesgo una gran cantidad de especies y su relación con otros organismos menos estudiados. Burgos (2004) observó que el establecimiento de plántulas en sitios perturbados está muy limitado por las condiciones ambientales y encontró que la sobrevivencia de plántulas introducidas era mínima bajo esas condiciones. Esto podría explicar, al menos parcialmente, por qué los sitios más viejos,

con 40 años de regeneración natural, se siguen manteniendo como vegetación secundaria (Burgos y Maass 2004).

Uno de los múltiples factores que pueden estar desempeñando un papel importante en el desarrollo de la sucesión de los BTS, son las comunidades de HMA. Existe información que sugiere que la roza, tumba y quema de BTS, aunado al manejo prolongado de estas tierras podría provocar cambios en la estructura y actividad de las comunidades de HMA. Por ejemplo, en el BTS de Chamela, Jalisco, Aguilar-Fernández *et al.* (2009) encontraron que la roza, tumba y quema no afectan la densidad y diversidad de esporas de los HMA en el corto plazo. No obstante, se ha encontrado una disminución en la riqueza y un cambio en la composición de esporas de estos hongos en potreros con más de siete años de uso (Álvarez-Santiago 2002) y con más de 26 años (Gavito *et al.* 2008). Asimismo en bosques secos de Chamela (Allen *et al.* 1998) y de El Edén, Quintana Roo (Allen *et al.* 2003), encontraron un cambio en la composición de especies de hongos micorrízicos en sitios perturbados. De la misma forma, la transformación de BTS a praderas en Guanacaste, Costa Rica, no provocó cambios en el número de especies y en la densidad de propágulos de HMA pero sí en el recambio de especies entre sitios (diversidad beta) (Johnson y Wedin 1997). Estos cambios en la diversidad y composición de las comunidades de HMA podrían estar provocando cambios funcionales, o bien, en la compatibilidad funcional con las comunidades vegetales originales (van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b), lo cual favorecería el desarrollo de un proceso sucesional distinto al desarrollado si las comunidades de HMA originales estuvieran presentes. Si esta situación está ocurriendo, dada la alta tasa de transformación de estos ecosistemas y la relativamente baja diversidad observada en los bosques secundarios, que podría ser en parte consecuencia del cambio en las comunidades de HMA, una gran cantidad de especies vegetales nativas de estos ecosistemas estaría en riesgo de desaparecer. Sin embargo, se cuenta con muy poca evidencia al respecto, por lo que resulta trascendental entender el papel de las comunidades de HMA, de sitios perturbados y en proceso de regeneración, sobre las comunidades vegetales que en ellos se desarrollan.

Con estas bases, la presente investigación se planteó resolver las siguientes preguntas en relación al funcionamiento de las asociaciones micorrízicas en los escenarios más comunes de uso de suelo en la región de Chamela, Jalisco.

1) ¿Existen diferencias entre las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares de bosques primarios, de bosques secundarios y de potreros en su compatibilidad funcional con distintas especies vegetales?

2) ¿Los inóculos provenientes de sitios perturbados (potreros y bosques secundarios) benefician más a especies vegetales abundantes en potreros y bosques secundarios que a las del bosque primario?

OBJETIVO GENERAL

Determinar si existe variación en la compatibilidad funcional de distintas plantas hospederas y las comunidades de HMA de tres tipos comunes de uso de suelo: bosque primario, potrero y bosque secundario.

Objetivos particulares

- 1) Comparar los componentes que conforman los inóculos micorrizicos provenientes de potreros, de bosques secundarios y de bosques primarios
- 2) Comparar el efecto de los inóculos micorrizicos arbusculares de bosque primario, de bosque secundario y de potrero, sobre el crecimiento y potencial hídrico de ocho especies vegetales (*Mimosa arenosa*, *Ruprechtia fusca*, *Tabebuia roseae*, *Caesalpinia platyloba*, *Caesalpinia eriostachys*, *Hintonia latiflora* y *Cochlospermum vitifolium*)
- 3) Determinar si las plántulas de las especies vegetales estudiadas muestran mayor compatibilidad funcional con el inóculo micorrízico de los sitios en los que se distribuyen.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Debido a que las comunidades de hongos micorrizicos arbusculares de potreros y de bosques secundarios han sido sometidas a un cambio en la cubierta vegetal y en las condiciones edáficas y microclimáticas encontradas en el bosque primario, se espera que exista un cambio en su compatibilidad funcional con las especies vegetales, el cual se verá reflejado en sus efectos sobre el crecimiento y las relaciones hídricas de las plántulas. A su vez, se espera que la compatibilidad funcional se acentúe entre las especies vegetales de distribución más restringida a un ambiente en específico y las comunidades de HMA de ese ambiente. Por el contrario se espera que las especies vegetales de distribución más amplia muestren buena compatibilidad con las comunidades de HMA de todos los ambientes en los que se distribuyen. Es decir, que se espera una interacción significativa entre las especies vegetales (cuyo rango de

distribución en potreros, vegetación secundaria y vegetación primaria es variable), y las comunidades de HMA de estos sitios (cuya composición de HMA también es diferente), ya que las diferencias en la distribución de las especies vegetales pueden reflejar la falta de HMA funcionalmente compatibles en las comunidades de HMA de los sitios en los que la especie no se encuentra. Por ejemplo, se espera que el inóculo micorrízico del bosque primario favorezca más el crecimiento de las especies que solo se encuentran en estos sitios que el de las especies vegetales que se encuentran en bosques secundarios o potreros.

El capítulo dos aborda el objetivo particular uno:

- 1) Comparar los componentes que conforman de los inóculos micorrizicos provenientes de potreros, de bosques secundarios y de bosques primarios.

El capítulo tres aborda los objetivos dos y tres:

- 2) Comparar el efecto de los inóculos micorrízicos arbusculares de bosque primario, de bosque secundario y de potrero, sobre el crecimiento y potencial hídrico de ocho especies vegetales (*Mimosa arenosa*, *Ruprechtia fusca*, *Tabebuia roseae*, *Caesalpinea platyloba*, *Caesalpinia eriostachys*, *Hintonia latiflora* y *Cochlospermum vitifolium*)
- 3) Determinar si las plántulas de las especies vegetales estudiadas muestran mayor compatibilidad funcional con el inóculo micorrízico de los sitios en los que se distribuyen.

En el capítulo cuatro se presenta una discusión sobre cómo se insertan y qué aportan los resultados de este trabajo al conocimiento actual sobre el papel de las asociaciones micorrízicas en la sucesión y la regeneración vegetales en ecosistemas tropicales. Al final se anexa una publicación que resume los resultados de este trabajo y algunos estudios complementarios que se realizaron para entender la dinámica funcional de las asociaciones micorrizicas en varios usos de suelo en la region de bosque tropical seco de Chamela.

CAPITULO II.

Evaluación de los propágulos micorrízicos en el suelo de bosques primarios, bosques secundarios y potreros

INTRODUCCIÓN

El suelo es uno de los factores más importantes para el reclutamiento de plantas e incrementar la diversidad de especies vegetales (Grime *et al.* 1987; Tilman y Pacala 1993). Su calidad y heterogeneidad depende de sus propiedades físicas y químicas y de la actividad y diversidad de su biota (Doran y Linn 1994). El suelo y su biota interactúan en la interfase raíz-suelo, en la zona conocida como rizósfera, que es un microcosmos dinámico con un ambiente químico y biológico claramente distinto al resto del suelo (Lynch 1990; Azcón-Aguilar y Barea 1992; Kennedy y Smith 1995; Bowen y Rovira 1999).

En la dinámica de la rizósfera uno de los grupos de organismos más importantes es el de los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA), ya que además de afectar el ciclaje de nutrientes, la nutrición vegetal y la disponibilidad de carbono en el suelo (Grime *et al.* 1987; Allen y Allen 1990; Gange *et al.* 1990; Hartnett *et al.* 1993; van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b; Klironomos 2000), desempeñan un papel central en la formación de agregados del suelo estables en agua (Andrade *et al.* 1995; Andrade *et al.* 1998; Bethlenfalvay *et al.* 1999). Consecuentemente la simbiosis micorrízica, al cambiar también la composición química de los exudados de las raíces, así como algunos parámetros morfológicos en los sistemas radicales en desarrollo (Berta *et al.* 1995), afectan cuantitativa y cualitativamente las poblaciones microbianas de la rizosfera de las plantas micorrizadas (Barea *et al.* 2002), también llamada micorrizosfera (Azcón-Aguilar y Barea 1992)

En los suelos naturales de casi todos los ecosistemas terrestres hay propágulos de hongos micorrízicos. Esta fuente de inóculo micorrizico en el suelo típicamente no es limitante para la regeneración natural hasta que ha sido perturbado, si la perturbación produce una reducción de la densidad del inóculo y un cambio en la composición de especies de HMA (Janos 1980). No obstante pueden existir distintos

indicadores del estado de las comunidades de hongos micorrízicos. Uno de ellos es el estado de los propágulos que conforman al inóculo micorrízico.

Estos componentes son tanto las esporas viables como las hifas extraradicales (Friese y Allen 1991) y las estructuras intraradicales (vesículas e hifas), por lo que, además del suelo, las raíces vivas y en descomposición también pueden contener propágulos (Tommerup 1984; Klironomos y Hart 2002). No obstante no todos los tipos de propágulos son igual de efectivos al momento de colonizar nuevas plantas. En los suelos no perturbados podría esperarse que las hifas extraradicales fueran más efectivas que las esporas, ya que la colonización a partir de estas últimas requiere de una inversión de energía hasta que el micelio extraradical se desarrolle y comience a beneficiar a la planta, además de que es más probable que la raíz haga contacto primero con una red hifal ya desarrollada que con una espora que tiene que germinar primero y luego hacer contacto con una raíz (Klironomos y Hart 2002). Por el contrario, un suelo perturbado puede tener hifas dañadas que no sean infectivas, por lo que las esporas que son más resistentes podrían volverse más importantes (Jasper *et al.* 1989).

Las raíces finas colonizadas también podrían tomar importancia en zonas perturbadas ya que estas pueden servir como fuente de inóculo incluso seis meses después de haber muerto (Tommerup y Abbott 1981). La calidad del inóculo micorrízico típicamente se determina mediante el potencial de inóculo, cuya estimación se realiza mediante la extracción y conteo de esporas en un microscopio (Daniels y Skipper 1982) y mediante la técnica del número más probable (Porter 1979). Sin embargo, otros parámetros pueden ser usados como indicadores complementarios de la actividad de estos microorganismos.

En el BTS de Chamela, Jalisco, existen algunas evidencias de diferencias en la diversidad y composición de las comunidades de HMA de sitios perturbados y de sitios sin perturbar. Allen, *et al.* (1998), encontraron una mayor densidad de propágulos en los pastizales que en el bosque maduro y cambios en la diversidad y composición después de la perturbación. Aguilar-Fernández, *et al.* (2009) no encontraron cambios en la densidad, diversidad o composición de las morfoespecies de esporas en los primeros meses después de la roza, tumba y quema, pero Álvarez-Santiago (2002)

reporta diferencias en potreros de diez años de uso. Más aún, en este último trabajo se encontró una reducción del número de morfoespecies en los potreros pero también una mayor esporulación con dominancia de algunas morfoespecies. Gavito, *et al.* (2008) reportan una reducción en el número de morfoespecies de esporas de HMA en bosques secundarios y potreros y un cambio en la composición de especies. Todas estas observaciones sugieren que hay cambios importantes en la dinámica de los propágulos de HMA con el tiempo y con la historia de uso de los sitios.

Aún cuando se observó una reducción y cambios de composición de especies de HMA, todos los sitios tuvieron más de 10 especies de HMA y se observó un potencial infectivo similar en varias especies vegetales (Gavito *et al.* 2008). Esto parecería indicar que no existe una deficiencia de propágulos de HMA en los sitios perturbados que limite el establecimiento de las plantas.

Con base en estos antecedentes, el propósito del trabajo reportado en esta unidad fue comparar los inóculos micorrízicos provenientes de tres sitios con historia de uso distinta: 1) de potreros, 2) de bosques secundarios y 3) de bosques primarios mediante la determinación de la biomasa de raíces finas colonizadas, de los porcentajes de colonización micorrízica de raíces, el contenido de esporas y la riqueza de especies de hongos micorrízicos arbusculares.

Hipótesis

Dadas las diferencias en la diversidad y composición de las comunidades vegetales y en las diferencias en la historia de uso de potreros, de bosques secundarios y de bosques primarios se espera que sus comunidades de hongos micorrízicos arbusculares tuvieran diferencias en la abundancia de los propágulos determinados y en la riqueza de especies de HMA.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la región de Chamela, ubicada en la costa de Jalisco (19°30´ latitud Norte y 105°30´ longitud Oeste), dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y en zonas aledañas (Figura 1). La región tiene una marcada estacionalidad con una precipitación media anual de 746 mm distribuida principalmente entre Junio y Octubre, siendo Septiembre el mes más húmedo en promedio. La precipitación anual también es muy variable debido a los ciclones tropicales (García-Oliva *et al.* 2002). La temperatura media se encuentra entre 24 °C (Bullock 1986) y 25 °C, con menos de 5 °C de diferencia entre los meses cálidos y fríos (Solís 1993). En el paisaje predominan las colinas bajas (50-160 m) con pendientes pronunciadas (> 20° de inclinación) y de forma convexa.

Los suelos son franco arenosos, someros, poco desarrollados (0,5 – 1 m de profundidad), derivados de riolitas cretácicas y granito (Solís 1993; Galicia *et al.* 1999), clasificados en el sistema USDA como Orthents (Solís 1993), los cuales tienen un pH promedio de 6.8 (García-Oliva y Maass 1998). La vegetación dominante es el bosque tropical seco (*sensu* Holdridge 1967); usado por (Murphy y Lugo 1986) cuya vegetación pierde sus hojas durante la temporada seca (Murphy y Lugo 1986). Su flora comprende cerca de 1120 especies, de las cuales cerca del 10% son endémicas de los estados de Jalisco y Colima (Lott 1993).

El estudio se realizó en dos sitios con bosque primario, ubicados dentro de la Estación de Biología de Chamela, que forma parte de la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, municipio de La Huerta, Jalisco, en dos potreros de más de 26 años de uso y en dos bosques secundarios de más de 26 años de regeneración que originalmente fueron bosques tropicales secos (BTS) y que fueron transformados mediante la roza-tumba y quema a potreros para uso ganadero. Con el objetivo de disminuir los efectos de la heterogeneidad ambiental los sitios se ubicaron en zonas con material parental similar, en laderas con orientación sur, que reciben una mayor incidencia de radiación solar, la cuál controla el 90 % del nivel de humedad de suelo

(Galicia *et al.* 1999), y con pendiente pronunciada (31% en bosque primario, 21% en bosque secundario, y 17% en potreros, Sandoval-Perez 2007).

En el caso de los potreros y bosques secundarios se buscó además que tuvieran una historia de transformación similar (roza y tumba a mano con quemas continuas durante el tiempo de uso). Los potreros, ubicados en el ejido de San Mateo a 10 km al norte de la estación de Biología de Chamela, se mantuvieron en uso durante más de 26 años (1979 hasta el momento del experimento). Los bosques secundarios, ubicados en el Ejido de Quémamaro a 20 y 24 km al norte de la estación, se abandonaron entre 1979 y 1980 después de seis años de uso continuo, permitiendo su regeneración por un tiempo similar al de la edad del potrero (Tabla 2).



Figura 1.- Ubicación geográfica de los sitios de estudio, tomado de Google Earth 5.1.3509.4636 (beta) octubre 2009

Tabla 2.- Descripción y ubicación de los sitios de muestreo. G = Ganadería. RTQ = Roza, Tumba y Quema

	Bosque primario		Bosque secundario		Potrero	
Sitio	Tejón	Búho	Abuela	Guayabiloso	Estanque	Cerrito
Clave	(BP1)	(BP2)	(BS1)	(BS2)	(Pr1)	(Pr2)
Ubicación	Estación Chamela	Estación Chamela	Quémaro	Quémaro	San Mateo	San Mateo
Año de disturbio	ninguno	Ninguno	1973	1973	1979	1979
Tipo de disturbio	ninguno	ninguno	RTQ	RTQ	RTQ	RTQ
Años en uso	ninguno	ninguno	6 años	6 años	25	25
Tipo de uso	ninguno	ninguno	G	G	G	G
Abandono	ninguno	ninguno	26 años	26 años	X	X
Regeneración	ninguno	ninguno	26 años	26 años	X	X

En cada uno de los seis sitios se establecieron tres parcelas de 15 x 10 metros, orientando el largo del rectángulo en dirección de la pendiente de la ladera. En cada una de estas parcelas la toma de muestras de suelo y raíces se realizó en quince puntos al azar con un nucleador de 7 cm de diámetro a dos profundidades: de 0 a 10 cm. y de 10 a 20 cm. Las muestras de los 15 puntos de cada profundidad se mezclaron en una muestra compuesta, se etiquetaron y se llevaron al laboratorio en donde se separaron las raíces del suelo y se conservaron refrigeradas (para conteo de esporas) o congeladas (para tinción de raíces) hasta su análisis. Las muestras fueron tomadas en la temporada seca, entre los meses de febrero y mayo, y en la temporada lluviosa

entre julio y noviembre del año 2005, el cuál se destacó por presentar una de las precipitaciones más bajas de los últimos años (340 mm), que está muy por debajo de la precipitación media anual (746 mm) (García-Oliva *et al.* 2002). Una parte de la muestra compuesta sobrante se usó para propagar esporas. Se mezcló con arena estéril y se distribuyó en macetas a las que se les sembró pasto, maíz, *Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba* o *Lasciasis ruscifolia*. Las macetas se mantuvieron en los invernaderos rústicos de la Estación de Biología Chamela y en los invernaderos del CIEco por 6 meses.

Colonización micorrízica en campo y conteo de esporas

Una vez separadas las tres muestras por sitio (18 en total) en el laboratorio se seleccionaron las raíces con diámetro menor a un milímetro, se lavaron con agua, se colocaron en hidróxido de sodio al 10% durante 24 horas, se enjuagaron con agua de la llave y se colocaron en peróxido de hidrógeno al 3% hasta que adquirieron un color claro (40 min – 1 hora). Nuevamente se enjuagaron para eliminar el peróxido y se colocaron en una solución de ácido clorhídrico al 10%. Finalmente se eliminó el ácido y sin enjuagar se tiñeron con una solución de azul de tripano al 0.5% en lactoglicerol, técnica modificada a partir de (Philips y Hayman 1970). Las raíces teñidas se colocaron en portaobjetos de forma horizontal y consecutiva dejando aproximadamente un milímetro de espacio entre cada línea de raíces y abarcando cerca del 80% del largo del portaobjetos. Se colocó el cubreobjetos y las raíces se aplastaron lo más posible para visualizar mejor las estructuras. De la muestra de cada parcela se elaboraron diez laminillas que sumaron 30 por sitio y 180 en total.

Las laminillas se observaron con un microscopio óptico (40x) y se registró la presencia o ausencia de estructuras micorrízicas (hifas, vesículas o arbuscúlos) encontradas por intersección. Con estos datos se determinó el porcentaje total de micorrización y el porcentaje por estructura (McGonigle *et al.* 1990). Se extrajeron las esporas micorrízicas del suelo por medio de la técnica de tamizado en húmedo y decantación (Gerdemann y Nicholson 1963) seguido por centrifugación en gradientes

de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) y posteriormente se contaron las esporas turgentes y que no tenían daños evidentes (Schenk y Perez 1988).

Identificación de las morfoespecies de HMA

Las esporas se extrajeron de la misma forma que para los conteos, mediante tamizado húmedo y decantación y centrifugación en sacarosa. Las esporas en mejor estado se separaron y montaron en portaobjetos con alcohol polivinílico-ácido láctico-glicerol, con y sin reactivo de Melzer (Brundrett *et al.* 1994). Se identificaron siguiendo las descripciones originales resumidas en el manual de Schenck y Pérez (1990) y presentadas en línea en las páginas de Internet:

http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/amphylo/amphylo_species.html

<http://invam.caf.wvu.edu/index.html>

La mayor parte de las morfoespecies se identificaron con material de campo ya que las macetas de propagación con varias especies de plantas prácticamente no produjeron esporas. Muchas esporas estaban muy dañadas para poder distinguir la estructura de sus paredes, por lo que en muchos casos se tuvieron que asignar a nivel de género (*Glomus*, *Acaulospora*, o *Gigaspora*) sin poder asegurar la especie. Se estableció asignar una morfoespecie cuando se encontraron al menos diez esporas del mismo tipo en las muestras.

Biomasa de raíces finas en campo

En cada una de las parcelas se tomaron muestras de suelo con un nucleador de siete centímetros de diámetro en 15 puntos al azar de los 20 cm superiores del suelo. Se colocaron en bolsas de plástico, se etiquetaron y se llevaron al laboratorio para ser procesadas. En el laboratorio, el suelo se tamizó para separar las raíces del suelo, posteriormente se seleccionaron las raíces que no mostraban signos de descomposición separándolas en dos categorías: las raíces finas, con diámetro menor o igual a un milímetro, y las raíces con diámetro mayor a un milímetro. Ambos tipos de

raíces se lavaron con agua de la llave para eliminar los rastros de suelo, se pesaron y se colocaron en un horno a 60°C durante 48 horas para su deshidratación. Posteriormente se pesaron nuevamente para determinar la biomasa radical por metro cuadrado en cada sitio.

Análisis estadístico

Los resultados de número de esporas, de colonización micorrízica en raíces y de la biomasa de raíces finas se analizaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas en el tiempo, en donde se compararon los datos de los tres usos de suelo (bosque primario, bosque secundario y potreros) en temporada seca y lluviosa. Para cumplir con los supuestos del ANDEVA, cuando fue requerido, a los datos se les realizó una transformación logarítmica (Sokal y Rohlf 1995) pero fueron reportados en su escala de medición original. En los casos que se encontraron diferencias significativas se realizó una prueba de Tukey (DSH) para separar las diferencias entre tratamientos.

RESULTADOS

La cantidad de esporas fue similar en el bosque primario y el bosque secundario, mientras que en los potreros fue cerca de un 80% mayor que en los otros dos sistemas ($p < 0.05$, $F = 18.34$, Figura 2). El sitio con mayor número de morfoespecies fue el bosque primario Tejón, con 25 morfoespecies, mientras que los otros sitios tuvieron entre 11 y 15 morfoespecies (Tabla 3). Muchas especies se compartieron entre los sitios, incluso con diferente uso de suelo, pero también se observaron especies únicas. Los índices de similitud entre los sitios con diferente uso de suelo tuvieron el valor más alto (0.48). La mayor similitud entre los sitios con el mismo tipo de uso de suelo se encontró en los potreros (0.67) y la más baja en los sitios con bosque primario (0.51), mientras que en los potreros se encontró un valor intermedio (0.53) (Tabla 4) (Gavito *et al.* 2008). No obstante en la colonización micorrízica de las raíces y en la biomasa de raíces finas (< 1 mm), no se encontraron diferencias significativas entre bosque primario, bosque secundario y potrero (Figuras 3 y 4).

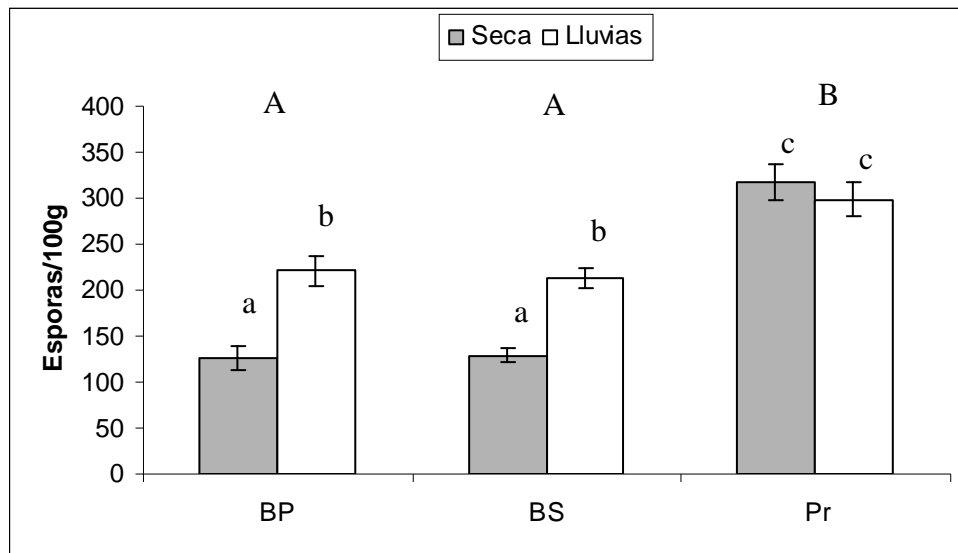


Figura 2.- Número de esporas por cien gramos de suelo en bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y potreros (Pr). Las barras indican el error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio (BP, BS y Pr) ($p < 0.05$). Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre la temporada seca y la temporada lluviosa ($p < 0.05$, $F = 18.34$).

Tabla 3. Morfoespecies de Glomeromycota encontradas en los tres sitios con historia de uso distinta, a partir de las muestras de campo colectadas y de las encontradas en las macetas de propagación. Las cruces indican que la especie se encontró en determinado sitio. BP1=bosque primario Tejón, BP2=bosque primario Búho, BS1=bosque secundario Abuela, BS2=bosque secundario Guayabilloso, P1= potrero Cerrito y P2=potrero Estanque.

		Sitio					
		BP1	BP2	BS1	BS2	P1	P2
ARCHAEOSPORALES							
Ambisporaceae							
1	<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. & N.C. Schenck) C. Walker	X		X		X	X
DIVERSISPORALES							
Acaulosporaceae							
2	<i>Acaulospora aff. tuberculata</i> Janos & Trappe	X	X	X	X	X	X
3	<i>Acaulospora delicata</i> C.Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	X					
4	<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. & S. Toro	X	X				
5	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	X		X		X	
6	<i>Acaulospora</i> sp. 1	X					
7	<i>Acaulospora</i> sp. 2			X	X		
8	<i>Acaulospora</i> sp. 3	X		X	X		X
9	<i>Acaulospora</i> sp. 4					X	
10	<i>Acaulospora</i> sp. 5	X					
Diversisporaceae							
11	<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeiff., C.Walker & Bloss) C. Walker & A. Schüßler	X				X	X
Gigasporaceae							
12	<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall & L.K. Abbott	X					
13	<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe	X	X	X	X		
14	<i>Gigaspora ramisporophora</i> Spain, Sieverd. & N.C. Schenck	X	X	X	X	X	X
15	<i>Gigaspora</i> sp. 1	X					
GLOMERALES							
Glomeraceae							
16	<i>Glomus aff. diaphanum</i> J.B. Morton & C. Walker				X	X	
17	<i>Glomus aff. fasciculatum</i> (Thaxt.) Gerd. & Trappe, emend. C. Walker & R. Koske	X			X	X	X
18	<i>Glomus aff. intraradices</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.						X
19	<i>Glomus clarum</i> T.H. Nicolson & N.C. Schenck		X				
20	<i>Glomus geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker	X	X	X	X	X	X
21	<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverd.					X	X
22	<i>Glomus microaggregatum</i> Koske, Gemma & P.D. Olexia	X	X			X	X
23	<i>Glomus monosporum</i> Gerd. & Trappe	X	X				
24	<i>Glomus sinuosum</i> R.T. Almeida & N.C. Schenck	X	X		X		
25	<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G. S. Sm.	X	X	X			
26	<i>Glomus</i> sp. 1			X	X		
27	<i>Glomus</i> sp. 2	X					
28	<i>Glomus</i> sp. 3	X					
29	<i>Glomus</i> sp. 4		X				
30	<i>Glomus</i> sp. 5					X	
31	<i>Glomus</i> sp. 6				X	X	

Tabla 3. Continuación

32	<i>Glomus</i> sp. 7	X					
33	<i>Glomus</i> sp. 8					X	X
34	<i>Glomus</i> sp. 9						X
35	<i>Glomus</i> sp. 10		X				
36	<i>Glomus</i> sp. 11	X					
37	<i>Glomus</i> sp. 12	X	X		X		
38	<i>Glomus</i> sp. 13		X	X			
39	<i>Glomus</i> sp. 14	X				X	
	Morfoespecies por sitio	25	14	11	12	15	12
	Morfoespecies por uso de suelo		29		16		18

Tabla 4. Índices de similitud entre los sitios de estudio, entre los sitios con historia de uso distinta y dentro de cada tipo de uso, calculado a partir de los números de morfotipos de esporas identificadas en dos bosques primarios (BP1, BP2) dos bosques secundarios (BS1, BS2) y dos potreros (Pr1, Pr2) (Gavito *et al.* 2008)

Entre sitios	Entre tipos de uso		Dentro de tipos de uso		
	I.S.		I.S.	I.S.	
BP1-BS1	0.44	BP-BS	0.53	BP1-BP2	0.51
BP1-BS2	0.43	BP-P	0.42	BS1-BS2	0.61
BP2-BS1	0.48	BS-P	0.53	Pr1-Pr2	0.67
BP2-BS2	0.46				
BP1-Pr1	0.45				
BP1-Pr2	0.43				
BP2-Pr1	0.28				
BP2-Pr2	0.31				
BS1-Pr1	0.38				
BS1-Pr2	0.43				
BS2-Pr1	0.44				
BS2-Pr2	0.42				

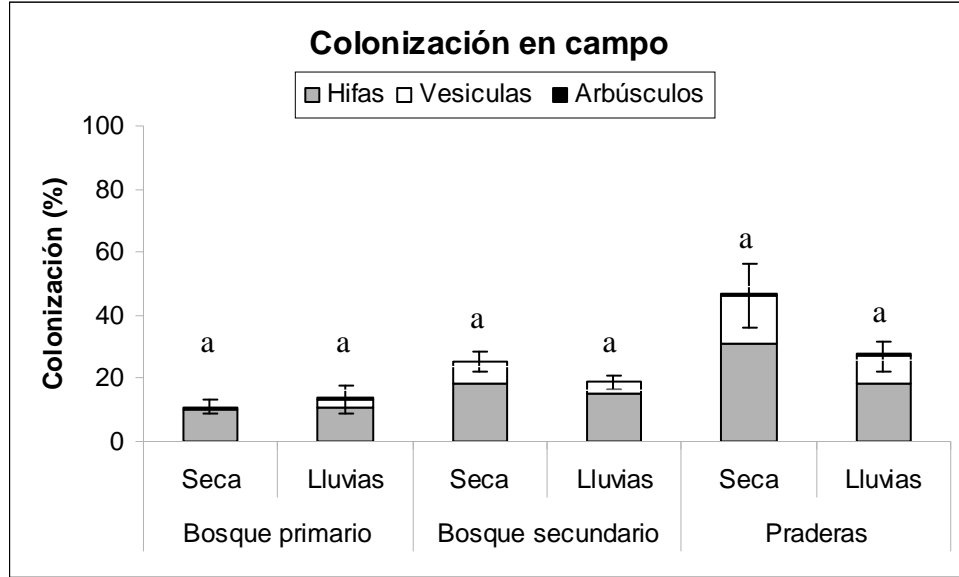


Figura 3.- Porcentajes de colonización micorrízica total y por estructura (hifas, vesículas y arbusculos) en temporada seca y de lluvias de los tres sistemas (bosque primario, bosque secundario y potreros). Las barras indican el error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio ($p < 0.05$).

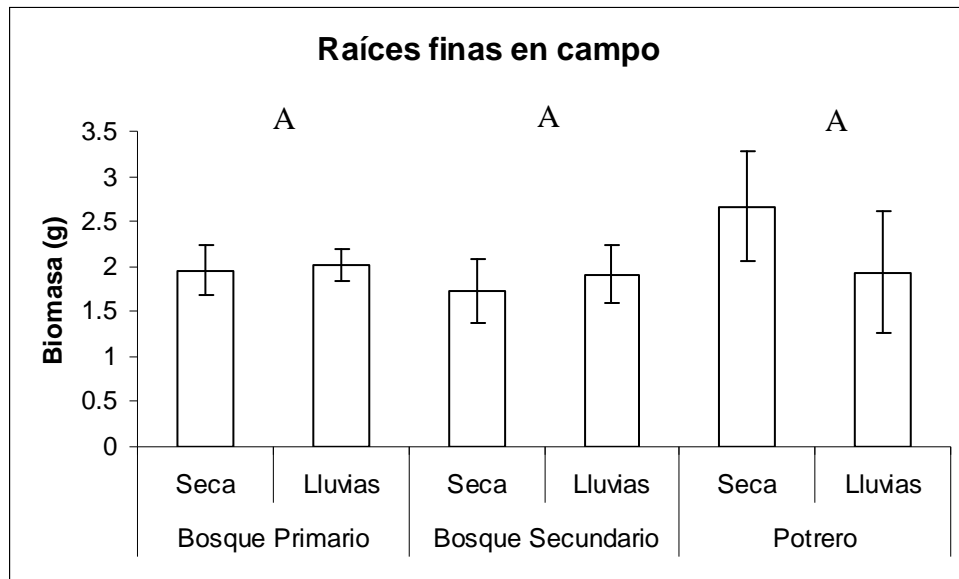


Figura 4. Biomasa de raíces finas de los tres sistemas en temporada seca y de lluvias. Las barras indican error estándar (± 1). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias entre los sitios de estudio ($p < 0.05$).

DISCUSIÓN

En los BTS de Chamela, Jalisco se han encontrado densidades de esporas similares entre bosque primario y sitios recién transformados mediante la roza, tumba y quema (Aguilar-Fernández *et al* 2009). No obstante no es inusual encontrar un número mayor de esporas en los potreros que en los sitios maduros, como ocurrió en este trabajo. En pastizales ya establecidos de esta misma región Allen *et al* (1998) encontraron una densidad de esporas mayor que en bosque maduro. Esta situación también se ha encontrado en bosques tropicales húmedos de Costa Rica (Fisher *et al* 1994) y de Nicaragua y Costa Rica (Picone 2000).

La alta diversidad de morfoespecies de HMA encontrada en todos los sitios sugiere que existen muchas opciones potenciales para que las plantas establezcan la simbiosis. Los potreros con 26 años de uso mostraron una riqueza de especies similar a la de los bosques secundarios con 26 años de edad. Esto sugiere que la riqueza de especies se recupera paulatinamente con el tiempo, independientemente del tipo de uso en estos dos casos, aunque se haya observado una disminución en la riqueza en algunos casos como el de los potreros de diez años de uso (Alvarez-Santiago, 2002). Lo más evidente parece ser el cambio en la composición de especies, que efectivamente indica que las comunidades de HMA se han modificado con las diferentes historias de uso y son más similares entre los sitios con el mismo tipo de uso de suelo (Gavito *et al.*, 2008).

A pesar de las diferencias en riqueza y composición de especies, hay evidencia que indica que el potencial infectivo de los tres tipos de uso de suelo es similar. En primer lugar los tres sistemas tienen una biomasa de raíces finas equivalente, que junto con los porcentajes de colonización encontrados en estas raíces son indicadores de semejanzas en la disponibilidad de raíces colonizadas como inóculo micorrízico del suelo. Por otra parte, en los potreros el forrajeo, el fuego y la sequía provocan que los hospederos de las pasturas mueran más que otro tipo de hospederos, lo que permite inducir la esporulación de los HMA (Janos 1992), que sumado a la disponibilidad y el recambio de raíces finas que tienen los HMA para establecer la simbiosis micorrízica en los tres sistemas (Picone 2000) podrían estar provocando el aumento en la

esporulación en los potreros con respecto al bosque primario y secundario. Esta situación, más que una ventaja en la disponibilidad de inóculo de los potreros frente a la encontrada en bosque primario y secundario, podría estar equilibrando la situación. En las zonas no perturbadas la red hifal puede ser la fuente principal del inóculo (Picone 2000), ya que las hifas pueden colonizar más rápido a una planta que una espora. Como es de esperarse que la red hifal de los bosques primarios y secundarios esté más desarrollada, debido a que sus comunidades están menos impactadas por la perturbación (Janos 1992), el aumento en la cantidad de esporas en los potreros podría compensar la falta de una red hifal desarrollada como fuente de inóculo micorrízico. La suposición de que el potencial infectivo de los tres sistemas es similar también tiene soporte en los resultados encontrados por Gavito *et al.* (2008), quienes encontraron porcentajes de colonización mayores al 50% en 6 especies arbóreas que crecieron en el suelo de los sitios de estudio (bosque primario, de bosque secundario y de potreros) en un experimento de invernadero

Estos resultados sugieren que si existen diferencias entre el efecto de los inóculos micorrízicos del bosque primario, del bosque secundario o de los potreros sobre sus hospederos vegetales, es poco probable que éstas se deban a diferencias en la densidad de propágulos o la infectividad de los inóculos de cada uno de los tres sistemas. Esta evaluación preliminar indica que las diferencias muy probablemente se puedan atribuir a los cambios en la composición de las comunidades de HMA. Esta situación es de gran importancia para este tipo de ecosistemas ya que una alta proporción de las especies vegetales tropicales forman la asociación micorrízica y el tener inóculo micorrízico disponible, abundante y diverso puede representar un factor limitante menos para el establecimiento vegetal.

CAPITULO III.

Efecto de las comunidades de HMA de tres sitios con distinta historia de uso sobre el crecimiento de algunas especies vegetales de los bosques tropicales secos

INTRODUCCIÓN

A diferencia de otros tipos de simbiosis, en la simbiosis micorrízica arbuscular se considera que casi no se presenta especificidad entre especies de hongos y de plantas (Klironomos 2000), ya que una especie de hongo micorrízico potencialmente puede establecer simbiosis con cerca de 200 000 especies vegetales (Smith y Read 1997; Helgason *et al.* 2002), y algunos hospederos vegetales pueden establecer simbiosis con todas las especies de HMA que han sido identificadas (alrededor de 200 spp.) (Tommerup 1988). Este hecho, asociado con la potencialidad que tienen todas las especies de HMA para mejorar la nutrición mineral de la planta (Harley y Smith 1983; Smith y Read 1997; Varma 1998; Mukerji y Chamola 2000), ha provocado que se considere a las especies de HMA como generalistas y como redundantes funcionalmente (Allen *et al.* 1995).

Sin embargo existe evidencia que contradice esta afirmación. Se ha demostrado que el efecto que puede tener una sola especie de HMA puede variar entre los distintos hospederos vegetales que coloniza (van der Heijden *et al.* 1998b). Esta compatibilidad funcional generalmente se define en términos del crecimiento de la planta hospedera, el cual puede variar desde un gran incremento hasta ninguno, e incluso llegar a ser negativo, es decir que se establece una relación parasítica (Johnson *et al.* 1997). El grado de compatibilidad funcional puede deberse a factores químicos, físicos, bióticos o por compatibilidad variable entre los simbiosistas debido a su genotipo (Johnson 1992; Sanders y Fitter 1992; Francis y Read 1994; Ravnskov y Jakobsen 1995; Bever *et al.* 1996; Johnson *et al.* 1997; Smith y Read 1997; Klironomos 2000; Burleigh *et al.* 2002; Helgason *et al.* 2002). El hecho de que se pueda establecer la asociación no garantiza que habrá buena compatibilidad funcional.

Otras evidencias de la compatibilidad funcional entre especies de HMA y

especies vegetales son el hecho de que muchas morfoespecies de esporas de HMA no se pueden propagar en el laboratorio, probablemente debido a que son específicas y no se utiliza su planta hospedera para establecer la simbiosis, y el hecho de que cuando diferentes especies de HMA y de plantas crecen juntos, suele haber especificidad entre especies de ambos simbiosistas (Bever *et al.* 1996; Douds y Millner 1999).

También existen evidencias que sugieren que distintas especies de HMA podrían estar desempeñando papeles únicos dentro de la comunidad (Newsham *et al.* 1995; Daniell *et al.* 1999; Smith *et al.* 2004), es decir, que no existe una redundancia funcional. Algunas de estas evidencias son:

1) Las comunidades vegetales generalmente se asocian con una diversidad de especies de HMA muy alta como para que compitan por los mismos recursos. En un sistema puede haber entre 5 y 30 especies que representan entre el 2 y el 15% del total de especies descritas (Douds y Millner 1999), e incluso se han encontrado hasta 8 especies de HMA colonizando un segmento de raíz 5 cm (Tommerup 1988),

2) Las comunidades vegetales que se han asociado experimentalmente con un número mayor de especies de HMA son las que han obtenido mayores beneficios comparadas con las que se asocian con una sola especie de HMA (van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b),

3) El establecimiento de las plántulas y el crecimiento inicial también pueden depender del tipo de inóculo, lo que sugiere que no todos los inóculos funcionan igual (Kiers *et al.* 2000),

4) Los números de esporas de varias especies de HMA no disminuyen con el aumento en otras especies de estos hongos (falta de correlaciones negativas entre especies), lo que sugiere que más que competir directamente por nichos, estas especies ocupan nichos únicos (Burrows y Pflieger 2002), y

5) El hecho de que las hifas de especies diferentes de HMA, que colonizan la misma planta hospedera, pueden absorber fósforo desde diferentes regiones en el suelo (Smith *et al.* 2000). Dicha especialización en el crecimiento hifal y la eficiencia en el transporte de fósforo puede ayudar a explicar por qué las plantas inoculadas con

diferentes especies de HMA muestran incrementos en el crecimiento comparadas con aquellas inoculadas con una sola especie (Burrows y Pflieger 2002).

Como resultado de esto, los ecólogos comienzan a reconocer la importancia de la diversidad y composición de los HMA en los ecosistemas (Bever *et al.* 2001), ya que la adición de los efectos benéficos de cada especie de hongo así como el cambio en la diversidad y composición de los mismos puede modificar la composición, la diversidad y la productividad primaria de la comunidad vegetal (Grime *et al.* 1987; van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b; Hartnett y Wilson 1999). Asimismo se ha demostrado que la comunidad de HMA también puede ser influida por la composición vegetal a través de efectos diferenciales en el crecimiento de las hifas, el número de especies y la esporulación (Johnson 1992; Bever *et al.* 1996; Burrows y Pflieger 2002; Johnson *et al.* 2004).

Dado que los incrementos en la diversidad vegetal son frecuentemente acompañados por incrementos en la biomasa vegetal (Tilman *et al.* 1996; Hector *et al.* 1999), comunidades más diversas pueden incrementar el número de simbiontes posibles para los hongos, la fijación de carbono y la disponibilidad de superficie radical para sostener el crecimiento y la esporulación de HMA (Burrows y Pflieger 2002). Además los exudados de la raíz de distintas especies pueden diferir, influyendo en la germinación y el crecimiento de HMA específicos (Douds y Millner 1999). Las comunidades de plantas más diversas pueden dar como resultado un rango más diverso de fenologías o de crecimiento de la raíz o de picos en la producción de fotosintatos, soportando el crecimiento de los HMA por periodos más allá de la temporada de crecimiento de la mayoría de las plantas (Allen *et al.* 1984). Esto puede conducir a un incremento de especies de HMA que se encuentran funcionalmente activas en diferentes momentos durante todo del año.

Diversos estudios sobre el efecto de las comunidades de HMA de sitios perturbados en sus especies vegetales hospederas han tenido conclusiones contrastantes. En especies de árboles tropicales la inoculación con HMA mostró respuestas en crecimiento asociadas al tipo de hospedero y al tipo de inóculo (Kiers *et al.* 2000). En otro estudio el inóculo de una pastura fue más efectivo al promover el crecimiento

vegetal que el inóculo del bosque no perturbado (Fischer *et al.* 1994). Este resultado es similar al encontrado al probar inóculo de un pastizal con el de un sitio sucesionalmente tardío en BTS de Quintana Roo (Allen *et al.* 2003) pero contrasta con el encontrado por Allen *et al.* (2005) en esa misma zona, en donde el inóculo del bosque maduro promovió un mayor crecimiento. Por otro lado Asbjornsen y Montagnini (1994), en Costa Rica, encontraron que los árboles de la especie *Stryphenodendron microstachyum* crecieron igual con inóculo del bosque y de un pastizal.

Estos estudios tuvieron diferencias en sus conclusiones, las cuales se centraron en la diversidad de especies de esporas, la densidad y efectividad del inóculo, los cambios en la composición y el papel de los distintos grupos de HMA al promover el crecimiento vegetal. No obstante estas comparaciones en la mayoría de los casos se realizaron en sitios con una corta historia de uso y se ha encontrado que la diversidad y composición de las comunidades de HMA de los BTS no cambian mucho en el corto plazo después de una perturbación mediante roza-tumba y quema (Aguilar-Fernández 2000; Aguilar-Fernández *et al.* 2009) pero sí después de varios años de uso (Álvarez-Santiago 2002).

Dado que la mayoría de los sitios transformados a pastizales para el ganado o a tierras de cultivo mantienen una larga historia de uso hasta que dejan de ser productivos (Maass *et al.* 2002) y que los bosques secundarios mantienen características muy distintas a las de los bosques primarios durante muchos años después del abandono e inicio de la sucesión (Murphy y Lugo 1986), es necesario comprender el papel de los HMA sobre el crecimiento de las especies vegetales en potreros y en sitios con vegetación secundaria como parte de la información necesaria para entender el papel de estos microorganismos en la regeneración de estos ecosistemas.

El objetivo principal del trabajo que se describe en este capítulo fue determinar si existe compatibilidad funcional entre las plantas hospederas y las comunidades de HMA de bosques primarios, de potreros y de bosques secundarios, evaluando sus efectos sobre el crecimiento y las relaciones hídricas de distintas especies de plántulas. Esta información es necesaria como primer paso para definir si la diferencia en la composición de las comunidades de HMA es un factor que puede llegar a limitar el

establecimiento de estas especies vegetales.

MÉTODOS

El experimento se realizó en un vivero en la Estación de Biología de Chamela. Se probaron cuatro tratamientos de inoculación en plántulas de ocho especies vegetales que crecen en la región: 1) inóculo de bosque primario, 2) inóculo de un potrero con más de 26 años de uso continuo, 3) inóculo de un bosque secundario usado 6 años como potrero y que actualmente tiene más de 26 años de edad y 4) inóculo estéril. Se eligió un sitio de cada uno de los tres tipos de uso de suelo, para reducir el número de tratamientos y simplificar las comparaciones. El diseño experimental fue un factorial completo al azar con dos factores (tipos de inóculos y especies vegetales) y 32 tratamientos resultantes de la combinación de los cuatro tipos de inóculo y las ocho especies de plantas (Figura 5). Se prepararon 6 repeticiones de cada tratamiento. Las unidades experimentales (macetas) se prepararon con bolsas de plástico negro de 5 litros de capacidad conteniendo tres kilogramos de sustrato desinfectado de HMA y 100 g de inóculo. Para disminuir los factores de variación se utilizó como sustrato el suelo de uno de los bosques primarios, por su accesibilidad al invernadero. El suelo se colectó de los 20 cm superiores del suelo, en las zonas aledañas a las parcelas de muestreo de suelo y raíces del capítulo anterior. El suelo se desinfectó de hongos micorrízicos arbusculares con un esterilizador eléctrico de suelo (PRO-GROW SS-15) colocándolo húmedo durante 24 horas, dejándolo enfriar y secar y calentándolo seco nuevamente por 24 horas. La disposición de las unidades experimentales fue al azar en las mesas parcialmente sombreadas del invernadero, para evitar el exceso de calor y temperatura, y se cambiaron continuamente de lugar a lo largo del experimento, que duró una temporada de crecimiento (4 meses). Las condiciones de crecimiento en el invernadero fueron de una temperatura mínima promedio de 25° C y máxima de 42° C, con fotoperiodo natural de 12 h de luz y hasta 1200 microeinsteins m⁻² s⁻¹ de radiación fotosintéticamente activa.

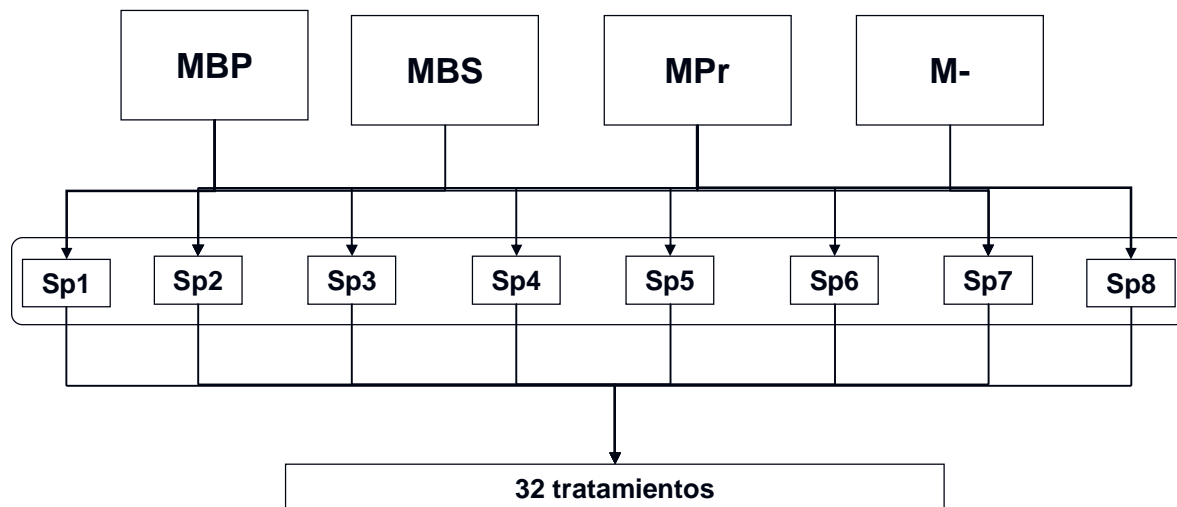


Figura 5.- Diseño experimental. MBP = inóculo del bosque primario, MBS = inóculo del bosque secundario, MPr = inóculo de los potreros, M- = sin inóculo. Sp1-8 = especies vegetales

Selección de especies vegetales

La selección de especies vegetales se realizó con base en los siguientes criterios, 1) la disponibilidad de semillas, 2) que tuvieran espectros contrastantes de distribución en los BTS primarios, en bosques secundarios y en potreros, desde muy amplios hasta muy restringidos (Lott 1993; Romero-Duque *et al.* 2007) y 3) que preferentemente pertenecieran a familias taxonómicas distintas. De esta manera se eligieron las siguientes especies: *Tabebuia roseae* (Bertol.) DC., *Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock, *Caesalpinia platyloba* S. Wats., *Ruprechtia fusca* Fern. (R. standleyana Cocucci), *Caesalpinia eriostachys* Benth., *Amphyterigium adstringens* (Schlecht.) Schiede, *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. y *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (DC.) Barneby (Tabla 5). Las semillas fueron colectadas en la Estación de Biología de Chamela y en bosques secundarios de la región entre febrero del 2005 y mayo del 2006 en por lo menos diez individuos por especie. La germinación de las plántulas se realizó en arena sílica estéril en donde se mantuvieron hasta un día después de la emergencia de la radícula. Pasado este tiempo se realizó el trasplante a las unidades experimentales (tres plántulas por cada una). Una vez asegurado el establecimiento de las plántulas (tiempo variable por especie) se eliminaron las plántulas sobrantes para dejar una por cada unidad experimental y se

mantuvieron con riego regular (aproximadamente a capacidad de campo) durante los cuatro meses de duración del experimento.

Tabla 5.- Especies vegetales seleccionadas para el experimento. BP = Presente en bosque primario, BS = Abundante en bosque secundario, bs = presente en bosque secundario aunque poco abundante, Pr = Se establece pronto en los potreros si no es removida por los propietarios.

Especie	Familia	Biomasa de semillas (mg)	Presencia en los sitios de estudio
<i>Mimosa arenosa</i>	<i>Leguminosae</i>	8.3	BS/Pr
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Leguminosae</i>	230.3	BP/BS/Pr
<i>Amphypterigium adstringens</i>	<i>Julianaceae</i>	131.5	BP/BSPr
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	<i>Cochlospermaceae</i>	30.8	BP/BS
<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Poligonaceae</i>	19.5	BP/bs
<i>Caesalpinia platyloba</i>	<i>Leguminosae</i>	225	BP/bs
<i>Hintonia latiflora</i>	<i>Rubiaceae</i>	1.2	BP/bs
<i>Tabebuia roseae</i>	<i>Bignoniaceae</i>	31.3	BP

Obtención del inóculo micorrízico

El inóculo de potrero fue tomado del sitio Estanque, el de bosque secundario del sitio Guayabiloso y el de bosque primario del sitio Búho, que fueron descritos con detalle en el capítulo dos. Se obtuvieron muestras de suelo y raíces de los 20 cm superiores del suelo en 15 puntos al azar de cada parcela (45 en total) y se mezclaron para obtener una muestra compuesta por cada uno. Las muestras de suelo, que contenían esporas, hifas y raíces colonizadas por HMA de cada sistema, fueron llevadas al vivero de la estación en donde cada una se homogeneizó y una parte se utilizó como inóculo micorrízico.

Variables de respuesta

El experimento terminó a las 16 semanas. Se registró inicialmente la sobrevivencia de las plántulas en los tratamientos. Posteriormente el potencial hídrico caulinar se determinó regando las plantas en la noche anterior y midiendo antes del amanecer con una cámara de Scholander (PMS instrument co. 670). La medición se

realizó en una hoja de cada plántula durante tres días consecutivos y cuidando de medir un bloque con los cuatro tratamientos a la vez para disminuir los efectos de la variación producidos por la hora de la determinación. Después de la medición del tercer día las plántulas se cosecharon. Se separó la parte aérea y se tomaron fotos a las hojas en una superficie plana, cuidando de mantenerlas extendidas con un acetato de plástico transparente para posteriormente calcular el área foliar. Para la obtención del peso fresco y seco, las hojas y tallos se pesaron inicialmente y se colocaron en un horno a 60°C durante 48 horas para su secado y después se pesaron nuevamente. Las raíces fueron retiradas del suelo y lavadas, se pesaron en fresco y se separaron en dos submuestras, se pesaron nuevamente y una de las muestras de cada unidad se colocó en el congelador para su posterior tinción (Philips y Hayman 1970) y determinación de los porcentajes de colonización micorrízica (McGonigle *et al.* 1990). El cálculo de la biomasa radical total se realizó con el peso fresco de la muestra completa y el peso de la submuestra antes y después de la deshidratación. Las fotos de las hojas se examinaron con un analizador de imágenes (ΔT -Devices Burwell Cambridge UK) para calcular el área foliar. La respuesta a la inoculación micorrízica (Janos 2007) se calculó de acuerdo a la fórmula de Plenchette *et al.* (1983):

(Biomasa seca de la planta micorrizada – Biomasa seca de la planta no micorrizada)

Biomasa seca de la planta micorrizada.

La tasa relativa de crecimiento (RGR) se calculó con base a la fórmula

$$RGR = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

en donde W es la biomasa seca total en gramos y t es el tiempo en días (Hunt 1982).

Análisis estadístico

Para determinar si había diferencias en los tratamientos de inoculación sobre las especies vegetales o interacción entre las especies vegetales y los tipos de inóculos micorrízicos, los datos de cada variable se analizaron con un ANDEVA de dos vías (tipo de inóculo y especie vegetal). Las variables se transformaron en algunos casos a

logaritmos, y a ángulos en el caso del porcentaje de colonización micorrízica, para cumplir con las suposiciones del ANDEVA. Posteriormente, cuando hubo diferencias significativas, se realizó una prueba de Tukey (DSH) para separar las diferencias entre los tratamientos de inoculación y entre las interacciones. Los análisis fueron realizados con los programas JMP (5.1) y Statistica (5.5)

RESULTADOS

Sobrevivencia

En el transcurso del experimento murieron más del 20% de plántulas de *C. vitifolium* de los tratamientos sin micorriza (M-) y en los tratamientos con inóculo de los sitios perturbados, bosque secundario (MBS) y potreros (MPr). Al igual que en los tratamientos M- y MBS de *M. arenosa* y del tratamiento MPr de *H. latiflora* (Tabla 6). En las tres especies el tratamiento con inóculo micorrízico del bosque primario (MBP) se mantuvo con 100% de sobrevivencia.

Tabla 6- Porcentajes de sobrevivencia de las ocho especies en los cuatro tratamientos. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario.

	M-	MPr	MBS	MBP
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	100	100	100	100
<i>Amphyterigium adstringens</i>	100	100	100	100
<i>Tabebuia roseae</i>	100	100	100	100
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	87.5	87.5	75	100
<i>Mimosa arenosa</i>	87.5	100	87.5	100
<i>Caesalpinia platyloba</i>	100	100	100	100
<i>Hintonia latiflora</i>	100	85.7	100	100
<i>Ruprechtia fusca</i>	100	100	100	100

Variables de respuesta

El análisis de varianza mostró que el factor con distintos tipos de inóculos tuvo diferencias significativas ($p < 0.05$) en la biomasa, el cociente raíz/tallo, el área foliar y la colonización micorrízica y el factor especie vegetal tuvo diferencias significativas en todas las variables de respuesta. A su vez hubo una interacción de factores en la biomasa, el cociente raíz/tallo y el área foliar (Tabla 7). No obstante, al realizar la prueba de Tukey se observó que las diferencias entre los inóculos ocurrían únicamente entre el tratamiento sin micorrizas (M-) y los tres tratamientos con inóculo micorrízico de sitios con historia de uso distinta.

Como el objetivo era determinar si existían diferencias entre los efectos de los tres tipos de inóculos micorrízicos sobre las especies vegetales y establecer si había una compatibilidad funcional entre los inóculos micorrízicos y las especies vegetales (es decir una interacción estadística entre el origen del inóculo y las especies vegetales), fue pertinente repetir el análisis eliminando al tratamiento M- (sin micorriza), que fue usado como testigo, para verificar si habían diferencias entre los tipos de inóculo o interacciones en la respuesta a los inóculos en las diferentes especies de plantas, que eran las diferencias asociadas a los objetivos e hipótesis principales de este estudio. Al realizar este análisis se encontró que desaparecieron las diferencias entre los inóculos de bosque primario, de bosque secundario y de potreros y la interacción de factores en todas las variables (Tabla 8) al quitar al tratamiento sin micorriza. Es decir que las diferencias intrínsecas de crecimiento y fisiología de cada especie se mantuvieron significativas como efecto principal, como era de esperarse al comparar especies tan diversas, pero que en todas las especies los tres inóculos tuvieron efectos similares.

Dado que no era un objetivo de este estudio investigar las diferencias entre las especies vegetales, que pueden ser muy complejas, sino el efecto de los inóculos micorrízicos y su posible interacción con las especies vegetales, en las figuras solo se marcan las diferencias entre el tratamiento M- y los tratamientos con inóculo de bosque primario, bosque secundario y potreros. Para simplificar la interpretación, las diferencias entre las especies vegetales solo se mencionan si tienen relevancia para la

discusión de los efectos de los inóculos.

Tabla 7: Valores de “F” para todas las variables del ANDEVA realizado con los cuatro tratamientos de inoculación. ns = no significativo, asterisco (*) = significativo ($p < 0.05$)

	Inóculo	Especie	I x P
Biomasa	*224	22*	14*
Raiz/Tallo	48*	74*	5.4*
Area Foliar	346*	57*	24*
Area Foliar Especifica	^{ns} 0.77	*282.37	*1.68
Potencial hídrico	7.7*	228*	4.5*
Colonización	178*	53*	6.7*

Tabla 8: Valores de “F” para todas las variables del ANDEVA realizado sin el tratamiento M-. ns = no significativo, asterisco (*) = significativo ($p < 0.05$)

	Inóculo	Especie	I x P
Biomasa	^{ns} 0.79	*14.11	^{ns} 1.61
Raiz/Tallo	^{ns} 0.79	*61.49	^{ns} 1.35
Area Foliar	^{ns} 0.23	*82.95	^{ns} 1.65
Area Foliar Especifica	^{ns} 0.25	*127.77	^{ns} 1.92
Potencial hídrico	^{ns} 0.44	*69.83	^{ns} 0.23
Colonización	^{ns} 2.19	*32.98	^{ns} 1.19

Colonización micorrízica

Siete de las ocho especies vegetales (*M. arenosa*, *C. vitifolium*, *C. eriostachys*, *A. adstringens*, *C. platiloba*, *H. latiflora* y *T. roseae*) formaron asociación micorrízica (Figura 6). En la especie *R. fusca* no se encontraron estructuras micorrízicas en las raíces. Los tres tratamientos con inóculo proveniente de los 3 sitios con distinto estado sucesional (bosque primario, bosque secundario y potreros) no tuvieron diferencias significativas entre sí ($P > 0.05$) pero sí tuvieron con el tratamiento sin inóculo micorrízico

(M-), en el que no se formó la asociación micorrízica o su presencia fue muy reducida. Los porcentajes de colonización total de las raíces y por tipo de estructura micorrízica (hifas, vesículas y arbusculos) sólo variaron entre las especies vegetales y no entre los tres tipos de inóculo. Su variación fue del 10% de colonización total (*H. latiflora*) hasta más del 60% (*C. platyloba*).

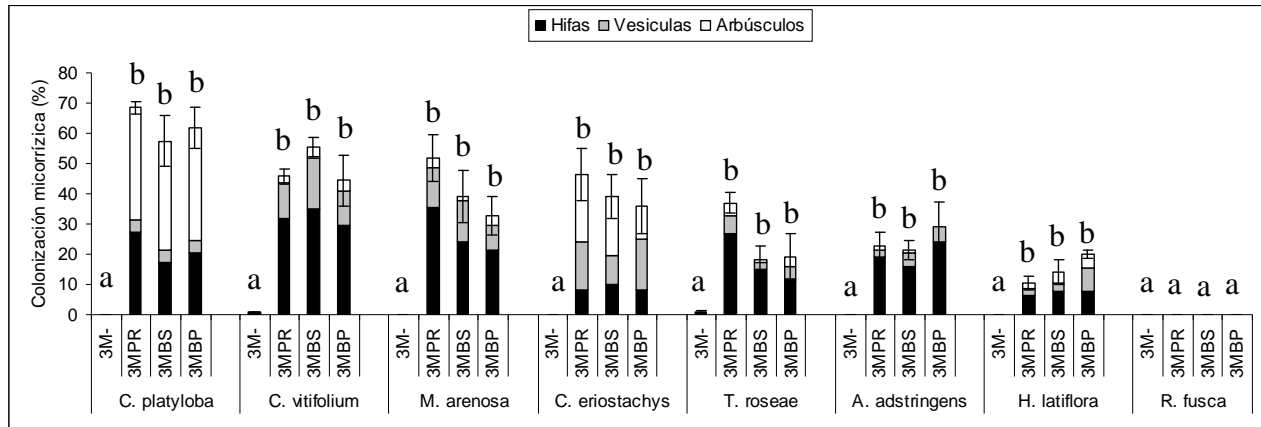


Figura 6. Porcentajes de colonización micorrízica total y por tipo de estructura de las ocho especies vegetales. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potrero, MBS: Con inóculo de bosque secundario y MBP: Con inóculo del bosque primario. Diferentes letras indican diferencias entre tratamientos de inoculación (Tukey DSH, $p < 0.05$).

Biomasa y área foliar

La biomasa de las ocho especies vegetales tampoco tuvo variación significativa entre los tratamientos con inóculo de los sitios con historia de uso distinta (MBP, MBS y MPr) ($p < 0.05$) (Figura 7). No obstante, en las especies que formaron la asociación es importante señalar la diferencia entre el tratamiento sin HMA (M-) y los tratamientos inoculados con estos hongos, ya que los incrementos en la biomasa fueron desde el 190% (*T. roseae*) hasta alrededor del 765% en *M. arenosa*. *Ruprechtia fusca*, que no formó asociación micorrízica con ningún tipo de inóculo, no presentó diferencias de biomasa entre los cuatro tratamientos de inoculación.

En el caso del área foliar (Figura 8) las diferencias entre los tratamientos M- y

con inóculo micorrízico fueron muy similares a las de la biomasa ($p < 0.05$). Solamente en *Cochlospermum vitifolium* se encontraron diferencias entre el inóculo de los potreros y del bosque mientras que en las otras siete especies, al igual que en la biomasa, la procedencia del inóculo no tuvo un efecto sobre este parámetro.

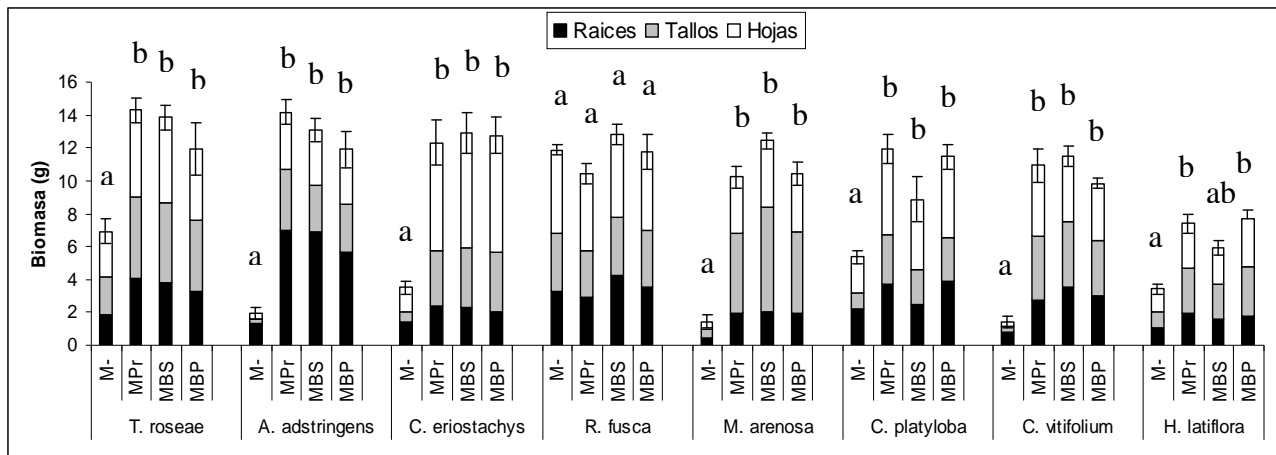


Figura 7.- Biomasa total de las ocho especies vegetales en cada uno de los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$).

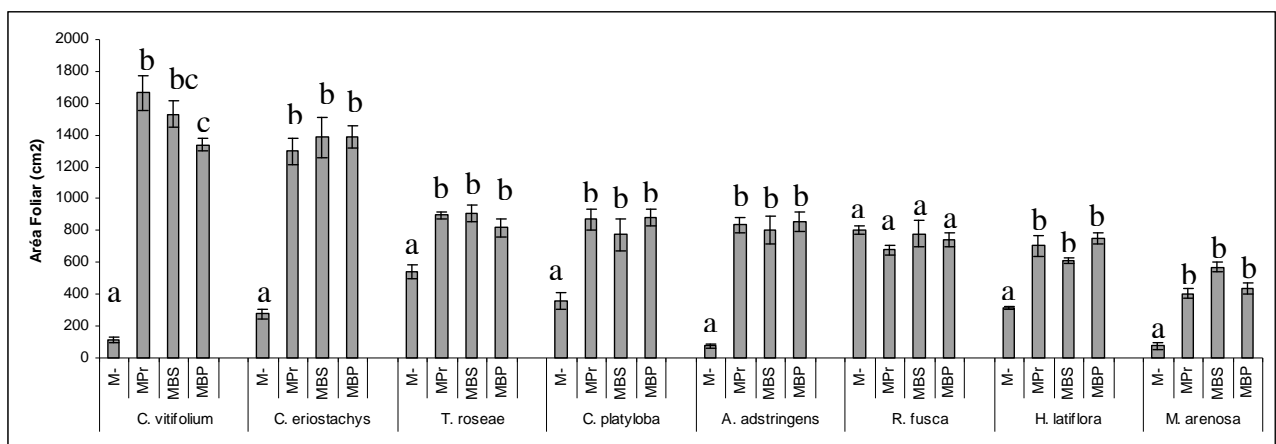


Figura 8.- Área foliar de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos micorrízicos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$).

Respuesta hacia la asociación micorrízica

Las siete especies que formaron asociación micorrízica tuvieron una respuesta a la inoculación mayor al 50% (Figura 9). No obstante las cuatro especies con mayor presencia en los bosques secundarios y potreros (*M. arenosa*, *C. vitifolium*, *C. eriostachys* y *A. adstringens*) fueron las que mostraron una mayor respuesta (72-87%). La especie que no formó asociación micorrízica no tuvo, como se esperaba, ninguna respuesta a los tres tipos de inóculo.

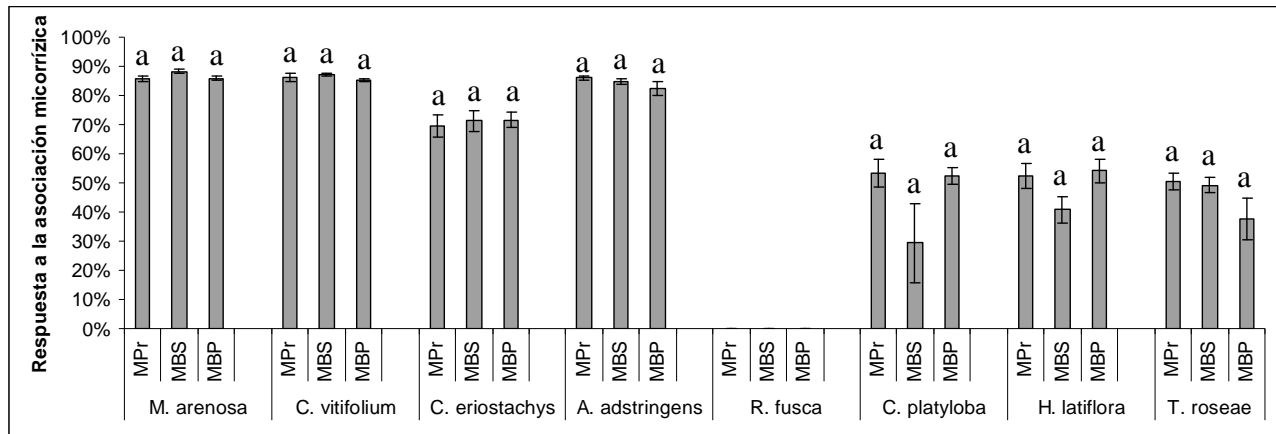


Figura 9. Respuesta a la asociación micorrízica de las ocho especies vegetales. M-: Sin micorriza, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario (Tukey DSH, $p > 0.05$).

Cociente raíz-tallo, área foliar específica y potencial hídrico

En el cociente raíz/tallo (Figura 10) únicamente dos especies (*A. adstringens* y *C. vitifolium*) cambiaron la asignación de sus recursos favoreciendo más a la raíz en ausencia de la micorriza. En el resto de las especies no se observaron diferencias entre los cuatro tratamientos.

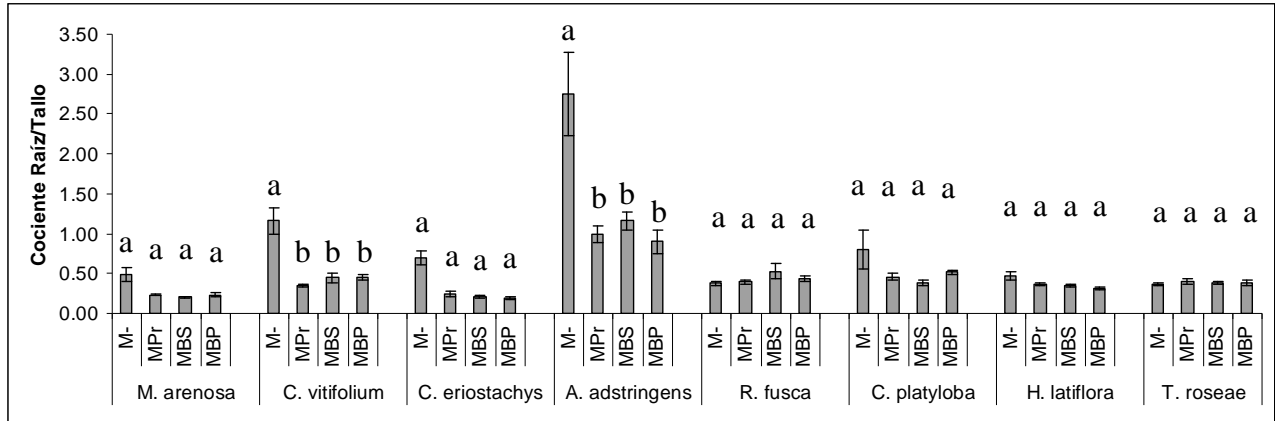


Figura 10.- Cociente raíz/tallo de las ocho especies vegetales en los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras minúsculas diferentes indican diferencias entre tratamientos de inoculación (Tukey DSH, $p < 0.05$).

A pesar de las diferencias en la biomasa y el área foliar entre el tratamiento sin micorriza (M-) y los tratamientos con inóculo micorrízico, el área foliar específica de seis especies (*C. eriostachys*, *H. latiflora*, *C. platyloba*, *T. roseae*, *R. fusca* y *M. arenosa*) (Figura 11) y el potencial hídrico de las ocho especies (Figura 12) fueron influidos principalmente por la estrategia de cada especie vegetal y no por el lugar de procedencia del inóculo o por la presencia de la asociación micorrízica ($p < 0.05$). Las dos especies cuya área foliar específica fue modificada por los HMA fueron *A. adstringens*, con diferencias entre el tratamiento M- y el MBP, y *C. vitifolium*, con diferencias entre el tratamiento M- y los tratamientos con inóculos del bosque primario y de los potreros (Figura 11). *A. adstringens* y *C. vitifolium* fueron también las especies que mantuvieron los potenciales hídricos más altos, mientras que las tres especies de leguminosas mostraron potenciales bajos y muy parecidos en todos los tratamientos.

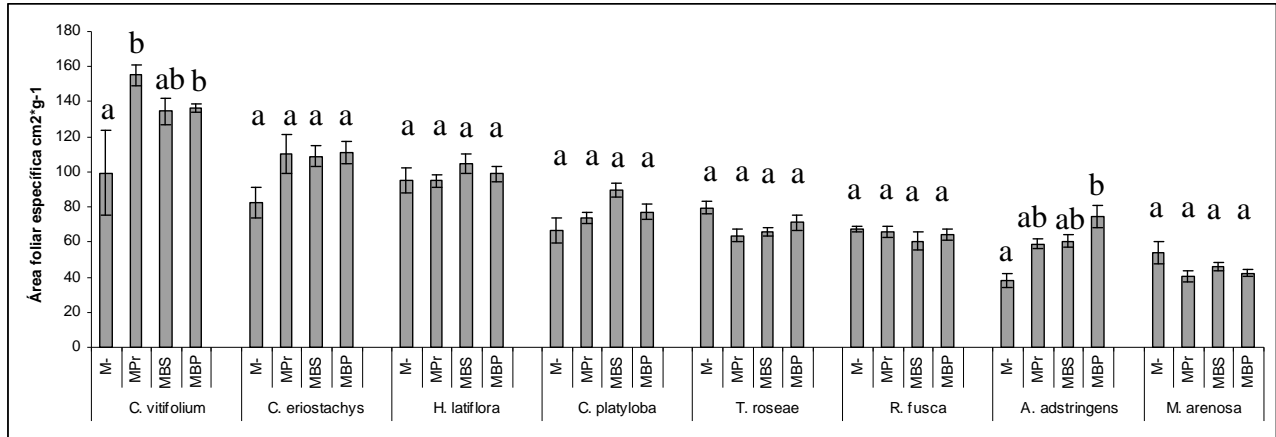


Figura 11. Área foliar específica de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras distintas indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$).

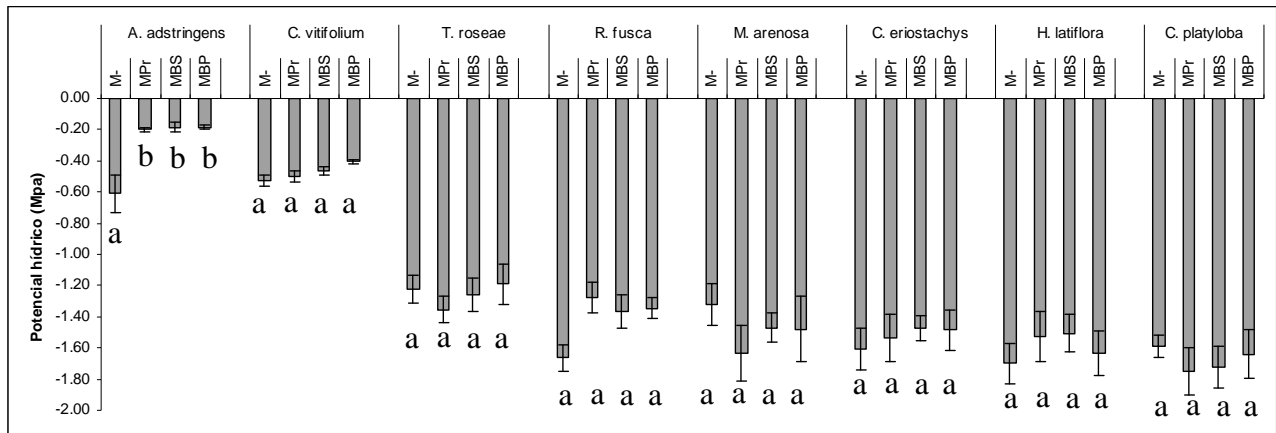


Figura 12. Potencial hídrico de las ocho especies vegetales para los cuatro tratamientos a los cuatro meses de crecimiento. M-: Sin micorrizas, MPr: Con inóculo micorrízico de potreros, MBS: Con inóculo de bosques secundarios y MBP: Con inóculo del bosque primario. Letras distintas indican diferencias entre tratamientos (Tukey DSH, $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Se ha reportado que, dada la compatibilidad funcional que puede haber entre las especies de HMA y las especies vegetales hospederas, los cambios en la diversidad y en la composición de las comunidades de HMA pueden provocar cambios en la diversidad, composición y productividad de la comunidad vegetal hospedera (van der Heijden *et al.* 1998b). Con base en las evidencias de este y otros trabajos nuestra hipótesis era que las comunidades de HMA de potreros y de bosques secundarios, al haber sido transformadas y sometidas a uso durante varios años, tuvieran diferencias de compatibilidad funcional con respecto a las comunidades del bosque primario en el crecimiento y fisiología de las especies vegetales. Por ejemplo, se esperaba que las comunidades de HMA de los sitios perturbados mostraran mayor compatibilidad con las especies vegetales abundantes en los potreros y bosques secundarios, mientras que el inóculo micorrízico del bosque primario tendría mayor compatibilidad funcional con las plántulas de especies más restringidas a bosque primario. Si esto resultaba cierto entonces estas diferencias podrían expresarse en sus efectos sobre el crecimiento, asignación de recursos y el potencial hídrico de las especies vegetales. No obstante en la mayoría de las variables los resultados no mostraron diferencias en el efecto que tienen las comunidades de HMA de bosque primario (MBP), de bosque secundario (MBS) o de potreros (MPr) con las ocho especies vegetales. Por lo tanto, no hubo una relación entre el origen del inóculo y el tipo de distribución de las especies vegetales en bosque primario o en bosque secundario. Únicamente se hizo evidente la diferencia entre el tratamiento sin micorrizas (M-) y los tres tratamientos con inóculo micorrízico (MBP, MBS y MPr) en la colonización micorrízica (Figura 4), en la biomasa (Figura 5) y en el área foliar (Figura 6) de las siete especies que formaron la asociación micorrízica.

Estos resultados contrastan con los encontrados por Allen *et al.* (2003) en donde especies de bosques tropicales secos de Quintana Roo presentaron mayor crecimiento con el inóculo de sitios perturbados (pastizales), los cuales se encontraban dominados por HMA del género *Glomus*, que con inóculo de BTS maduros, con mayor presencia de especies de la familia Gigasporaceae. Tampoco concuerdan con los resultados encontrados posteriormente por Allen *et al.* (2005) en esa misma región, en donde el

inóculo del BTS maduro proporcionó mayores beneficios que el del sitio sucesionalmente temprano. De forma similar estudios realizados en otros sistemas han tenido resultados contrastantes. En bosques tropicales húmedos de Costa Rica, el inóculo del bosque proporcionó mejores resultados que el inóculo de pasturas (Fischer *et al.* 1994) pero en otro estudio, también realizado en bosque tropical húmedo de Costa Rica, los dos tipos de inóculos (de bosque y de pasturas) produjeron resultados similares (Asbjornsen y Montagnini 1994).

Los resultados contrastantes entre los estudios mencionados y los encontrados en el presente trabajo, se pueden explicar considerando los siguientes factores. En primer lugar se ha observado que la perturbación causa una disminución en la densidad de propágulos, además de un cambio en la diversidad y composición, siendo estos cambios dependientes del grado de la perturbación del suelo (Janos 1980; Allen *et al.* 1998; Allen *et al.* 2003). Los modelos sucesionales sugieren que a medida que la sucesión avanza la densidad del inóculo se incrementa y las especies de HMA sucesionalmente tardías colonizan los sitios perturbados (Janos 1980; Allen 1991; Hart *et al.* 2001). En los BTS de Chamela se ha visto que la perturbación comienza a generar cambios pequeños en la densidad y composición de esporas desde el primer año (Aguilar-Fernández 2000; Aguilar-Fernández *et al.* 2009) y se hace más evidente en sitios con diez años de uso (Álvarez-Santiago 2002). No obstante en los sitios de estudio, los cuales tienen una historia de uso mucho más larga en el caso de los potreros y un largo tiempo de sucesión en el caso de los bosques secundarios, no se encontró evidencia de diferencias en la densidad de propágulos de HMA o en la capacidad de los tres tipos de inóculos para formar la simbiosis micorrízica (Gavito *et al.* 2008). Esta situación fue corroborada con los porcentajes de colonización encontrados, que no difirieron entre los tratamientos con inóculo micorrízico de distinto origen para cada especie vegetal. Otro factor es el asociado a la riqueza y composición de HMA, ya que el cambio en cualquiera de estos dos parámetros puede afectar a la comunidad vegetal hospedera (van der Heijden *et al.* 1998b). En nuestros sitios los resultados sobre la diferencia en la composición de las comunidades de HMA fueron descritos en el capítulo II. A pesar de encontrarse una riqueza mayor en bosque primario con respecto a bosque secundario y potreros, también se encontró una gran

variabilidad entre los bosques primarios y además, el sitio de donde obtuvimos el inóculo para este experimento (Búho) tenía una riqueza de especies de HMA similar a la de los bosques secundarios y potreros (Gavito *et al.*, 2008). Por lo tanto, las tres comunidades de HMA comparadas diferían principalmente en la composición y no en el número de sus especies. En los sitios de estudio hay comunidades de alrededor de 15 morfoespecies (Tabla 3) y hay varias especies compartidas, lo cual proporciona un amplio espectro de posibilidades para formar la asociación.

Aún cuando no se encontraron diferencias entre los efectos de los tres tipos de inóculo es notable la diferencia entre el tratamiento sin micorrizas y los tratamientos micorrízicos. Los resultados que se presentan en este trabajo no nos indican qué tan dependientes son estas especies vegetales a la asociación micorrízica, ya que la dependencia micorrízica es la capacidad para crecer sin micorrizas a diferentes niveles de fertilidad, mientras que lo que se midió aquí fue la respuesta a la asociación micorrízica la cual está representada por diferencias entre el crecimiento de plantas con y sin micorrizas (Janos 2007). Se puede concluir que las siete especies vegetales micorrízicas mostraron una respuesta micorrízica muy alta.

Aunque el comportamiento de las especies fue muy variable, en *M. arenosa*, *C. vitifolium*, *C. eriostachys* y *A. adstringens*, su respuesta concuerda con la discutida por Janos (2007) para las especies secundarias, las cuales usualmente tienen una alta respuesta y poca dependencia en comparación con las especies de vegetación primaria. Es decir, son especies que muestran grandes incrementos de biomasa al formar micorriza, pero en suelos fértiles pueden prescindir de la asociación. Las especies tardías o de bosque maduro, por el contrario, suelen tener respuestas muy pequeñas (usualmente también son de crecimiento lento) pero no pueden prescindir de la asociación micorrízica aunque los suelos sean fértiles. Si bien *C. eriostachys* y *A. adstringens* pueden encontrarse en potreros y bosques secundarios, también son especies representativas del bosque primario (Lott *et al* 1995). Las tres especies micorrízicas restantes (*C. platyloba*, *H. latiflora* y *T. roseae*) también presentaron una respuesta muy alta a la micorriza (> 50%), no obstante sólo *T. roseae* es una especie restringida al bosque primario.

Estos resultados contrastan con los encontrados previamente por Borrego-Kim (1999), quien en un estudio sobre el efecto de la asociación micorrízica en 34 especies vegetales de los bosques tropicales secos de Chamela, no encontró una respuesta a la asociación en la mayoría de las especies de plántulas, incluidas algunas de las que se manejaron en este estudio: *C. eriostachys*, *C. platyloba*, *C. vitifolium* y *T rosea*, o incluso tuvieron un efecto contrario al encontrado en este estudio, como con la especie *A. adstringens* que creció mejor en el tratamiento sin micorrizas que en el micorrizado. Estas diferencias pueden deberse al tiempo de crecimiento en los experimentos, ya que los 60 días de duración del experimento de Borrego-Kim (1999) pudieron no haber sido suficientes como para que la inversión energética de la planta para el desarrollo del micelio diera resultados observables en el crecimiento y demás parámetros determinados, mientras que el presente experimento duró alrededor de 112 días, tiempo que aparentemente fue suficiente para observar las diferencias entre los tratamientos con y sin micorrizas.

En el resto de las variables (cociente raíz-tallo, potencial hídrico y área foliar específica) en la mayoría de los casos las diferencias obedecen a las características propias de cada especie. La única evidencia de diferencias entre las tres comunidades de hongos micorrízicos arbusculares fueron las encontradas en la sobrevivencia de *C. vitifolium*, *M. arenosa* y *H. latiflora*, las cuales podrían estar ligadas a la protección contra patógenos como ocurrió el en trabajo de Allen et al 2005 quienes encontraron que el hongo patógeno de las raíces *Fusarium semitectum*, causó una alta mortalidad en plántulas de *Cochlospermum vitifolium* y de *Guazuma ulmifolia*. Existe la posibilidad de que el inóculo de los potreros y bosques secundarios tuviera una mayor cantidad de patógenos que el del bosque primario, como se ha sugerido en sitios transformados con poca diversidad vegetal en los que se promueve la dispersión de patógenos. No obstante es necesaria más información para sacar conclusiones definitivas.

A pesar de la mayor sobrevivencia de las plantas con el inóculo de bosque primario, la sobrevivencia en general fue buena y no se presentaron diferencias en todas las otras variables, lo cual sugiere que no hay diferencias importantes entre los tres tipos de inóculos. No obstante este trabajo se diseñó para explorar posibles efectos sobre las comunidades de HMA de los tres sistemas cuando crecen sin limitantes en la

disponibilidad de agua, o cuando crecen en condiciones de suelo adversas como son una alta compactación o poca retención de agua.

El comportamiento de las comunidades de HMA también es dependiente de las condiciones ambientales (Johnson *et al.* 1992; Sanders y Fitter 1992), por lo que es necesario comparar el efecto de las comunidades de HMA de potreros y bosques secundarios con las del bosque primario, cuando crecen en condiciones más estresantes, como la alta compactación del suelo, una baja fertilidad, la disminución en la disponibilidad de agua y un aumento en la insolación y en la rigurosidad del ambiente térmico. En un experimento corto con especies vegetales que crecieron en unidades experimentales con suelo de los potreros, los bosques secundarios y el bosque primario y un tratamiento con baja disponibilidad de agua, se observó que el agua fue muy limitante para el crecimiento de las plántulas y para el desarrollo de la simbiosis en algunas plantas (Gavito *et al.* 2008). Además, en un trabajo posterior se ha observado que las respuestas de crecimiento de plántulas de *C. eriostachys* y *C. platyloba* a los tres tipos de inóculo sí cambian al bajar la disponibilidad de agua (Gutiérrez-Cruz, com. personal). Sin embargo, aún faltan por elucidarse los mecanismos que inducen esas diferencias y los experimentos de campo que validen estas observaciones experimentales controladas. Esta información será necesaria para comprender el papel de las comunidades de HMA en la sucesión de los BTS y por lo tanto en su manejo para la restauración y conservación de estos sistemas.

CONCLUSIONES

Las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares de bosques tropicales secos primarios, de potreros con más de 27 años de uso y de bosques secundarios con más de 27 años de regeneración, no afectaron diferencialmente el crecimiento, área foliar, asignación de recursos o potencial hídrico de las ocho especies de plántulas con distinto patrón de distribución en bosques primarios, bosques secundarios y potreros. Por lo tanto, no hay evidencia de especificidad funcional entre las tres comunidades de hongos micorrízicos arbusculares y las ocho especies vegetales en las condiciones en las que se evaluaron. Siete de las ocho especies (*T. roseae*, *H. latiflora*, *C. eriostachys*, *C. vitifolium*, *C. platyloba*, *A. adstringens* y *M. arenosa*) establecieron la asociación con

los tres tipos de inóculo y tuvieron una alta respuesta a la asociación micorrízica. La octava especie (*R. fusca*) no formó asociación micorrízica en ningún caso y no presentó diferencias entre los cuatro tratamientos de inoculación. Los resultados sugieren que para llevar a cabo una reintroducción de especies vegetales nativas en los sitios perturbados no sería necesaria una transferencia de inóculo de los BTS no perturbados, ya que los sitios perturbados parecen contar con suficientes especies de HMA para ser funcionalmente compatibles con las especies vegetales que se intenta restablecer.

Esto significa que en condiciones de buena disponibilidad de agua los tres tipos de inóculo tienen suficiente diversidad de HMA para producir un crecimiento similar en sus hospederos vegetales. Sin embargo, dado que esas condiciones son inusuales en los sitios perturbados, es evidente que la siguiente pregunta a resolver es ¿cómo se desempeñan los tres tipos de inóculo bajo condiciones más estresantes para la planta?, como en el caso de la sequía y ¿cómo se desempeñan en condiciones naturales?. La alta respuesta a la asociación micorrízica de la mayor parte de las especies vegetales también hace evidente la importancia de la presencia de estos microorganismos en los BTS y la importancia de considerarlos para promover la regeneración natural o inducida de especies vegetales nativas en los sitios que han sido convertidos a otros tipos de usos.

Capítulo 4. Aportaciones conceptuales del trabajo.

¿Cómo se insertan los resultados de este trabajo en el conocimiento actual sobre las asociaciones micorrízicas en zonas tropicales?

En el desarrollo de la sucesión vegetal en los ecosistemas terrestres intervienen múltiples factores y uno de los más importantes es la comunidad de hongos micorrízicos, los cuales al influir sobre el ciclaje de nutrientes, mejorar la absorción de los mismos por parte de las plantas y mejorar la habilidad competitiva de las comunidades vegetales, influyen sobre la productividad, la diversidad y la composición vegetal, y por lo tanto, sobre el desarrollo de la sucesión (Grime *et al.* 1987; Allen y Allen 1990; Gange *et al.* 1990; Hartnett *et al.* 1993; van der Heijden *et al.* 1998a; van der Heijden *et al.* 1998b; Klironomos 2000).

Dado que las especies vegetales difieren en su habilidad para crecer sin HMA a diferentes niveles de disponibilidad de nutrientes (Janos 2007), en los ecosistemas podemos encontrar especies muy dependientes de la asociación, facultativas y no micorrízicas. Las dependientes necesitan formar la asociación aún en presencia de altas concentraciones de nutrientes, las facultativas pueden prescindir de la asociación cuando la disponibilidad de nutrientes es alta, y las no micorrízicas no forman la simbiosis bajo ninguna circunstancia (Janos 1980). Dentro de las que forman la asociación micorrízica, sean dependientes o facultativas, pueden encontrarse algunas con una alta respuesta a la asociación y otras con poca respuesta (Janos 2007). Dos ejemplos de la diferencia entre dependencia y respuesta son los siguientes:

- 1) Una especie puede ser muy dependiente de la asociación (no se desarrolla bien sin ella aún en suelos fértiles) pero puede tener baja respuesta (su incremento de biomasa es muy pequeño al formar la asociación), como muchas especies de crecimiento lento de bosques maduros.
- 2) Una especie puede ser poco dependiente de la asociación (se puede desarrollar bien o mejor sin ella en suelos fértiles) y aún así mostrar mucha respuesta al establecer la asociación (su incremento en biomasa es grande), como muchas especies facultativas de estadíos intermedios de sucesión.

El modelo propuesto por Janos (1980) es el único que considera la sucesión micorrízica en zonas tropicales, y está enfocado al trópico húmedo. No existe ningún modelo conceptual para el trópico seco. El modelo propuesto por Janos para el trópico húmedo sugiere que las plantas pioneras obtienen poco beneficio de las asociaciones micorrízicas debido a su rápido crecimiento, la poca inversión en tejidos de construcción de madera, eficiente intercambio gaseoso, altas tasas de fijación de carbono, una alta inversión de energía en la reproducción (Vazquez-Yanes 1980), así como su gran habilidad para la absorción de P (Koide y Schreiner 1992). Esto permite que los hábitat en sucesión temprana, a menudo carentes o deficientes de hongos micorrízicos, sean colonizados por especies no micorrízicas o micorrízicas facultativas poco dependientes de la asociación, mientras que las especies micorrízicas obligadas y muy dependientes de la asociación solo pueden establecerse después de que las poblaciones de HMA se han establecido en el suelo y las condiciones son favorables para su establecimiento.

No obstante en la práctica las evidencias al respecto han sido controversiales. Algunos estudios han encontrado soporte para este modelo (Nicolson 1960; Miller 1979; Reeves *et al.* 1979), mientras que en otros estudios se encontró que en las etapas tempranas de la sucesión los sitios pueden ser colonizados por especies micorrízicas y no micorrízicas (Pendleton y Smith 1983; Allen *et al.* 1984; Schmidt y Scow 1986; Allen 1987; Allen 1988; Corkidi y Rincón 1997). En algunos casos, las especies sucesionalmente tempranas tuvieron una respuesta mayor al inóculo de los HMA que las tardías (Siqueira *et al.* 1998; Kiers *et al.* 2000; Zangaro *et al.* 2003). En otros estudios incluso se ha encontrado una rápida colonización de los HMA y sus hospederos después de que han ocurrido erupciones volcánicas, como es el caso reportado para el monte Santa Elena (Allen *et al.* 1984; Allen 1987) y en el monte Fuji (Wu *et al.* 2004), que demuestran que un ambiente al inicio de la sucesión, incluso después de perturbaciones fuertes, no necesariamente carece de la presencia de hongos micorrízicos.

Para la región de Chamela u otros BTS no existe ningún estudio que haya evaluado la proporción de especies micorrízicas versus especies no micorrízicas en los

diferentes estadios de la sucesión, por lo que no existe la información básica para ver si el modelo tiene congruencia con este tipo de sistemas.

El modelo de Janos (1980) menciona que las especies pioneras (de tasas de crecimiento altas y de semillas pequeñas) no son micorrizicas o son micorrizicas facultativas, mientras que las especies climax (de crecimiento lento y semillas grandes) son micorrizicas obligadas y dependientes. Esto sugiere que debe existir una correlación entre estas variables utilizadas para clasificar especies pioneras o tardías (tamaño de la semilla, tasa de crecimiento vegetal, etc) y el efecto de la asociación micorrizica sobre sus hospederos. Sin embargo al evaluar la relación existente entre la tasa de crecimiento y la respuesta a la asociación micorrizica (Figura 13), y entre la biomasa de la semillas y la respuesta (Figura 14), no se encontró correlación. Esta falta de relación entre la respuesta hacia la asociación micorrizica y la tasa de crecimiento de las especies vegetales es un resultado que muestra una de las diferencias con las especies de los BTH, ya que en estos bosques sí se ha reportado una relación inversa entre estas variables (Guadarrama *et al.* 2004).

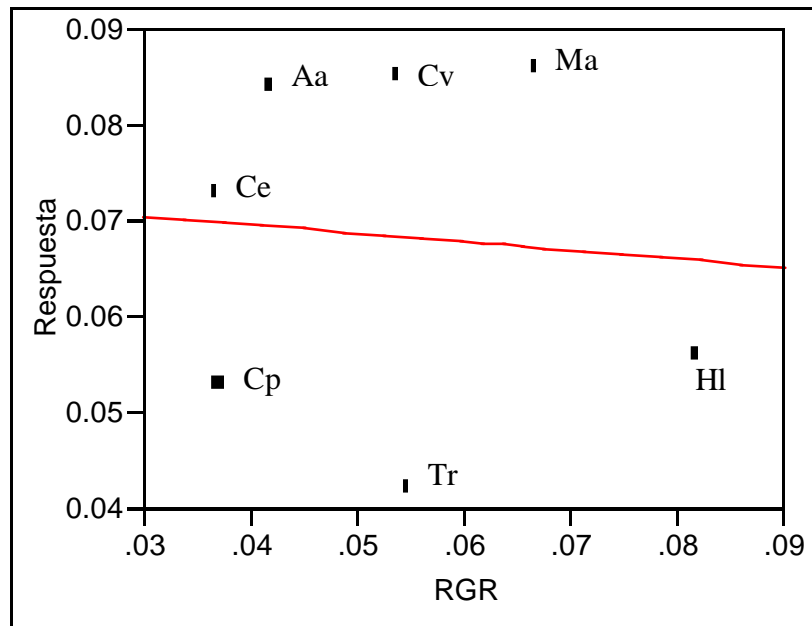


Figura 13.- Correlación entre la tasa relativa de crecimiento (RGR) y la respuesta a la asociación micorrizica de las ocho especies vegetales. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphyterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*. ($p = 0.8607$, $F = 0.0341$)

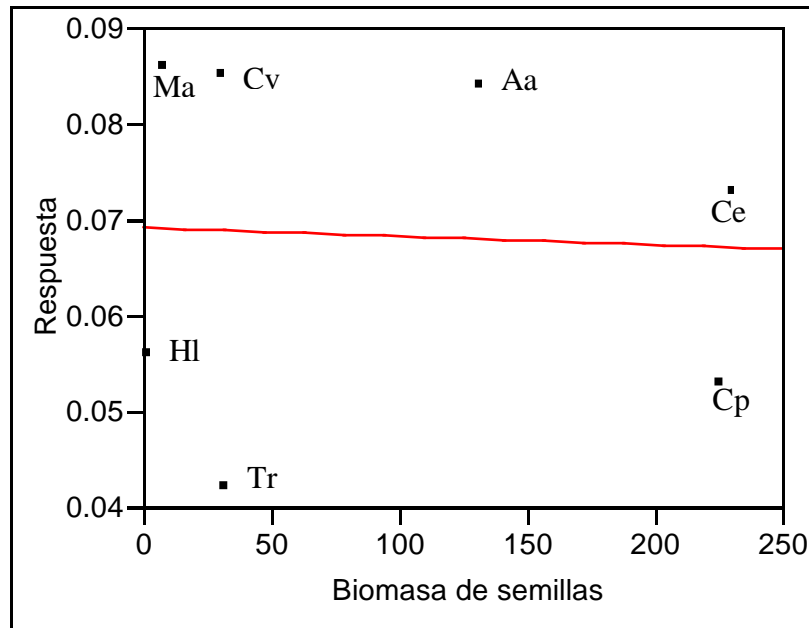


Figura 14.- Correlación entre la biomasa de las semillas y la respuesta a la asociación micorrízica de las ocho especies vegetales. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphyterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*. $p = 0.9132$ $F = 0.0131$

Al analizar la relación entre la tasa relativa de crecimiento (RGR) y el logaritmo natural de la biomasa de las semillas de las ocho especies utilizadas en el presente trabajo se encontró una correlación ($R^2 = 0.9974$) (Figura 15). Es decir, como lo prevé el modelo de especies pioneras y tardías de los BTH las especies de semillas pequeñas tuvieron un crecimiento relativo mayor al de las especies de semillas grandes. No obstante, se observa que la biomasa de las semillas o la tasa de crecimiento no necesariamente esta relacionada con la etapa sucesional en la que son más dominantes. La especie *H. latiflora* con la menor biomasa de semilla y la mayor tasa de crecimiento no ha sido reportada como dominante o representativa de etapas sucesionales tempranas o intermedias (Lott 1993; Ortiz 2001; Romero-Duque *et al.* 2007); *Cochlospermum vitifolium* considerada como representativa de estadios sucesionales tempranos y *Tabebuia roseae* como representativa de estadios avanzados, presentaron semillas y tasas de crecimiento similares. Por su parte *Caesalpinia eriostachys* y *C. platyloba* pueden ser bastante representativas en algunos bosques tropicales secos secundarios en las primeras etapas de la sucesión (Ortiz

2001), y las dos son especies con semillas grandes y son de tasas de crecimiento lentas.

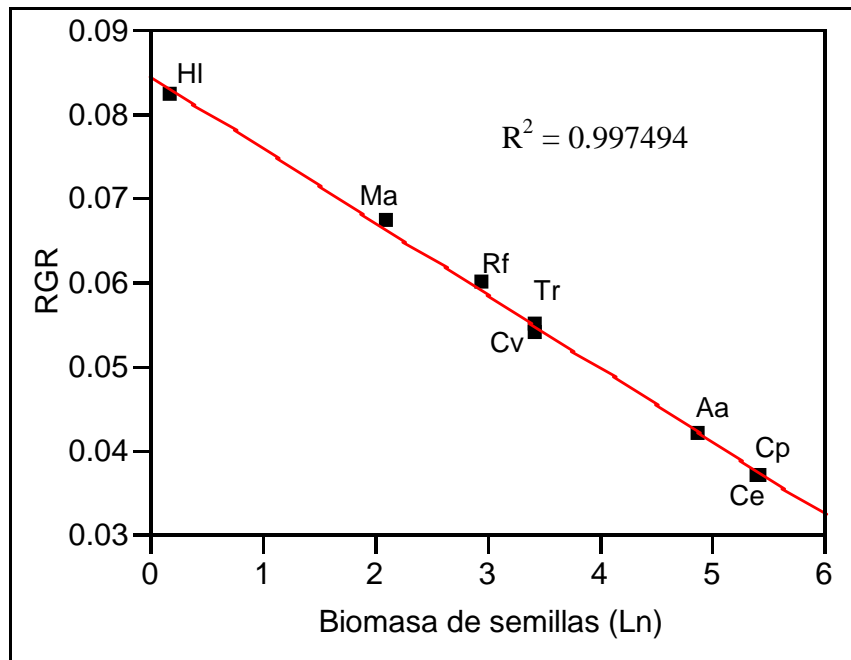


Figura 15. Correlación entre la tasa relativa de crecimiento (RGR) y el logaritmo de la biomasa de las semillas de las ocho especies. HI = *Hintonia latiflora*, Ma = *Mimosa arenosa*, Rf = *Ruprechtia fusca*, Tr = *Tabebuia rosea*, Cv = *Cochlospermum vitifolium*, Aa = *Amphypterigium adstringens*, Cp = *Caesalpinia platyloba*, Ce = *Caesalpinia eriostachys*.

Entonces ¿cuál es la dinámica sucesional o estructural de los BTS que ha permitido que ciertas especies colonicen bajo las difíciles condiciones de sitios que han sufrido perturbaciones antropogénicas? y por lo tanto ¿qué atributos definen a las especies sucesionalmente tempranas o tardías en los BTS? ¿hay alguna relación con el establecimiento de las asociaciones micorrízicas?

La dinámica sucesional de la vegetación secundaria podría estar relacionada con los cambios en la comunidad vegetal asociados a los patrones de disponibilidad de agua y nutrientes del suelo, los cuales pueden variar significativamente con el complejo micro-topográfico del terreno formado por colinas o zonas montañosas (Lott 1993; Borchert 1994; Roy y Singh 1994; Oliveira-Filho *et al.* 1998; Daws *et al.* 2002). Este complejo micro-topográfico forma gradientes de disponibilidad de agua y nutrientes

debidos al ángulo de la pendiente, la profundidad del suelo, a la orientación de la ladera y a la presencia de cuencas. En estos gradientes de disponibilidad de agua se han observado cambios en la composición de especies y en la estructura del dosel (Lott 1987; Borchert 1994; Galicia *et al.* 1995; Martínez-Yrizar *et al.* 1996; Oliveira-Filho *et al.* 1998). En un estudio realizado en una cuenca de Chamela, Segura *et al.* (2003) evaluaron distintos parámetros a lo largo de un gradiente de disponibilidad de agua, desde la parte alta de la cuenca hasta la parte baja. Ellos encontraron que los patrones espaciales en la diversidad, dominancia y composición de especies vegetales tuvieron una variación a lo largo del gradiente similar a la variación encontrada a escalas biogeográficas y regionales. Sus resultados mostraron que a medida que la disponibilidad de agua disminuye en el gradiente la diversidad de especies también disminuye, la composición de especies cambia y la dominancia de especies individuales aumenta. Especies como *Thouinidium decandrum* fueron solamente encontradas en las partes bajas. Otras como *Guapira macrocarpa* y *Plumeria rubra* fueron encontradas en más sitios pero variaron en su importancia relativa. Otras como *Cochlospermum vitifolium* y *Gliricidia sepium* fueron sólo dominantes en las crestas altas de la cuenca.

Las condiciones de los bosques tropicales secos que más se asemejan a las condiciones existentes en los sitios perturbados o transformados son las que prevalecen en los sitios con menor disponibilidad de agua, mayor insolación potencial y menor fertilidad. Por tanto es de esperarse que algunas de las especies pioneras en estos sistemas sean aquellas adaptadas para vivir en estas condiciones, como son las que dominan en las crestas de los cerros, en laderas pronunciadas y/o orientadas hacia el sur, en zonas rocosas o con suelos poco profundos. Sin embargo, existen aún muy pocos estudios sobre la vegetación secundaria en la región de Chamela que nos permitan evaluar si esta predicción se sostiene. El único estudio disponible sobre vegetación secundaria se limita a sitios con 25 años de regeneración natural (Romero-Duque *et al.* 2007) y de allí se concluye que la historia que tuvo el sitio, con o sin pastoreo por ejemplo, tiene mucha importancia en la vegetación resultante.

Considerando las diferencias de los bosques tropicales secos, un modelo alternativo podría ser el siguiente. Una especie tiene más posibilidades de establecerse al inicio de la sucesión si:

- 1) tolera altas temperaturas,
- 2) tiene semillas menos susceptibles a la desecación y capaces de soportar las altas temperaturas de los sitios abiertos,
- 3) tiene la capacidad de retrasar su germinación después de las primeras lluvias, debido a que frecuentemente hay pequeños periodos secos al inicio de la temporada lluviosa que provocan una alta mortalidad de plántulas,
- 4) es tolerante a la sequía o la baja disponibilidad de agua producto de la mayor evapotranspiración y de la baja capacidad de retención de agua del suelo,
- 5) establecen relaciones simbióticas que mejoren la disponibilidad de nutrientes, y
- 6) es capaz de sobrevivir en condiciones de fertilidad baja.

Una gran proporción de especies de los BTS, de distintas etapas sucesionales, cumple con varias de estas características, aunque los trabajos publicados al respecto son muy pocos. Al menos en cuanto a relaciones simbióticas se sabe que muchas de las especies más abundantes durante la sucesión son capaces de desarrollar la asociación micorrízica y además pueden asociarse con bacterias fijadoras de nitrógeno, como en el caso de algunas especies de leguminosas (Murphy y Lugo 1986; Lott 1987; Lott 1993; Allen *et al.* 1998; Allen *et al.* 2003; Allen *et al.* 2005; Gavito *et al.* 2008). Sin embargo, estas son solamente hipótesis y el generar un modelo para las asociaciones micorrízicas en la sucesión en el trópico seco es aún un gran reto.

La sucesión en los potreros y vegetación secundaria derivada de la transformación del BTS podría estar ocurriendo de acuerdo al siguiente modelo, integrando los resultados de la tesis y la información revisada anteriormente:

Con la roza-tumba y quema, sube momentáneamente la fertilidad por la incorporación de una parte de las cenizas. Se siembran pastos exóticos (*Panicum*

maximum Jacq. (pasto guinea) y *Cenchrus ciliaris* L. (pasto buffel) Después de un uso prolongado el suelo se erosiona y se compacta por el pisoteo del ganado, la fertilidad disminuye por la reducción de la materia orgánica del suelo, la riqueza de especies de HMA disminuye y cambia la composición de especies. Después del abandono se establecen aquellas especies de HMA capaces de resistir las duras condiciones junto con los hospederos micorrízicos más compatibles y eficientes para resistir la baja disponibilidad de agua y la adversidad de las condiciones ambientales. Las especies pioneras preparan el camino para las especies sucesionalmente más tardías al actuar como nodrizas que mejoran el microambiente al disminuir la insolación potencial y las altas temperaturas, y proporcionar un mantillo incipiente. Con el tiempo las condiciones mejoran permitiendo la entrada a otras especies sucesionalmente más tardías; sin embargo, la dominancia de algunas especies sigue siendo alta y la diversidad baja hasta que gradualmente la fertilidad, estructura, capacidad de retención de agua y demás propiedades del suelo se recuperan poco a poco. Las especies sucesionalmente tardías se van estableciendo y la composición de especies de HMA va cambiando también de acuerdo a las nuevas condiciones hasta que se alcanza el estado maduro.

Estas reflexiones ponen en evidencia que, aún cuando faltan muchos estudios para complementar la información, es poco probable que los modelos de sucesión vegetal y de asociaciones micorrízicas que se han desarrollado para el trópico húmedo se puedan aplicar en el trópico seco. Todavía hace falta generar mucha información para entender el papel de las asociaciones micorrízicas en la sucesión de los bosques tropicales secos y para generar modelos que ayuden al manejo y restauración de estos ecosistemas.

LITERATURA CITADA

Aguilar-Fernández, M. (2000). Impacto de la roza-tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrízicos arbusculares de una selva baja caducifolia. Facultad de Ciencias. Mexico D. F., UNAM. Maestría en Ciencias.

Aguilar-Fernández, M., V. J. Jaramillo, L. Varela-Fregoso y M. E. Gavito (2009). "Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest." *Mycorrhiza* 19(3): 179-186.

Alexander, I. J., Norani Ahmad y S. S. Lee (1992). "The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 335: 379-388.

Álvarez-Santiago, S. A. (2002). Efecto de la perturbación en la interacción micorrízica vesículo-arbuscular en un ecosistema tropical estacional. Facultad de Ciencias. México, UNAM. Maestría en Ciencias.

Allen, E. B. y M. F. Allen (1980). "Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following strip mine reclamation in Wyoming." *Journal of Applied Ecology* 17: 139-147.

Allen, E. B., E. Rincón, M. F. Allen, A. Pérez-Jimenez y P. Huante (1998). "Disturbance and Seasonal Dynamics of Mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in México." *Biotropica* 30(2): 261-274.

Allen, E. B., M. F. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi y A. Gómez-Pompa (2003). "Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico." *Ecological Applications* 13(6): 1701-1717.

Allen, E. B., M. F. Allen, D. J. Helm, J. M. Trappe, R. Molina y E. Rincón (1995). "Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity." *Plant and Soil* 170: 47-62.

Allen, M. F. (1987). "Re-establishment of mycorrhizas on Mount-St Helens: migration vectors." *Transactions of the British Mycological Society* 88 413-417.

Allen, M. F. (1988). "Re-establishment of VA mycorrhizae following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano." *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 94 63-71.

Allen, M. F. (1991). *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge UK, Cambridge University Press. 184 pp

Allen, M. F. y E. B. Allen (1990). The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: *Perspectives on plant competition*. J. B. Grace y D. Tilman. New York, Academic Press: 367-390

Allen, M. F., J. A. MacMahon y D. C. Andersen (1984a). "Re-establishment of endogonaceae on Mount St. Helens: survival of residuals." *Mycologia* 76: 1031-1038.

Allen, M. F., E. B. Allen y P. Stahl (1984b). "Differential niche response of *Bouteloua gracilis* and *Pascopyrum smithii* to VA mycorrhizae." *Bull. Torrey Bot. Club.* 111: 361-365.

Allen, M. F., E. B. Allen y A. Gómez-Pompa (2005). "Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment." *Restoration Ecology* 13(2): 325-333.

Anderson, R. C., A. E. Liberta y L. A. Dickman (1984). "Interaction of vascular plants and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture nutrient gradient." *Oecologia* 64: 111-117.

Andrade, G., R. Azcón y G. J. Bethlenfalvay (1995). "A rhizobacterium modifies plant and soil responses to the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*." *Applied Soil Ecology* 2: 195-202.

Andrade, G., K. L. Mihara, R. G. Linderman y G. J. Bethlenfalvay (1998). "Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere." *Plant and Soil* 202: 89-96.

Asbjornsen, H. y F. Montagnini (1994). "Vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculum potential affects the growth of *Stryphenodendron microstachyum* seedlings in a Costa Rican humid tropical lowland." *Mycorrhiza* 5: 45-51.

Augé, R. M. (2001). "Water Relations, Drought and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis." *Mycorrhiza* 11: 3-42.

Azcón-Aguilar, C. y J. M. Barea (1992). Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. En: *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-fungal Process.* M. J. Allen. New York, Routledge, Chapman & Hall Inc: 163-198.

Azcón, C. A. y J. M. Barea (1996). "Arbuscular Mycorrhizas as Biological Control of Soil-Borne Plant Pathogens: an Overview of the Mechanisms Involved." *Mycorrhiza* 6: 457-464.

Bago, B., P. E. Pfeffer y Y. Shachar-Hill (2000). "Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas." *Plant Physiology* 124: 949-957.

Barbosa, L. M. (1997). Ecological significance of gallery forests, including biodiversity. En: *International symposium on assessment and monitoring of forest in tropical dry regions.* J. Imaña-Encinas y C. Kleinn. Brasília, CNPq/UNB/GTZ: 157-181.

Barea, J. M. y C. Azcón-Aguilar (1982). "Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *glomus mosseae*." *Applied and Environmental Microbiology* 43(4): 810-813.

Barea, J. M., R. Azcón y C. Azcón-Aguilar (2002). "Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality." *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 343-351.

Bazzaz, F. A. (1991). Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: *Rain forest regeneration and management*. A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley. Carnforth, Parthenon Publishing Group: 91-118.

Berta, G., A. Fusconi y A. Trotta (1993). "VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems." *Environmental and Experimental Botany* 33: 159-173.

Berta, G., A. Trotta, A. Fusconi, J. E. Hooker, M. Munro, D. Atkinson, M. Giovannett, S. Morini, P. Fortuna, B. Tisserant, V. Gianinazzi-Pearson y S. Gianinazzi (1995). "Arbuscular mycorrhizal induced changes to plant growth and root system morphology in *Prunus cerasifera*." *Tree Physiology* 15: 281-293.

Bethlenfalvay, G. J., C. I. C., K. L. Mihara y R. P. Schreiner (1999). "Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition." *Biology and Fertility of Soils* 28: 356-363.

Bever, J. D., J. B. Morton, J. Antonovics y P. A. Schultz (1996). "Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. " *Journal of Ecology* 84: 71-82.

Bever, J. D., P. A. Schultz, A. Pringle y J. B. Morton (2001). "Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye and the ecological tale of why." *Bioscience* 51: 923-931.

Blain, D. y M. Kellman (1991). "The effect of water-supply on tree seedgermination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico." *Journal of Tropical Ecology* 7: 69-83.

Borchert, R. (1994). "Soil stem water storage determines phenology and distribution of tropical dry forest trees." *Ecology*: 1437-1449.

Borrego-Kim, S. (1999). Efecto de las micorrizas arbusculares en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas en una selva baja caducifolia. Facultad de Ciencias. México, UNAM. Licenciatura.

Bowen, G. D. y A. D. Rovira (1999). "The rhizosphere and its management to improve plant growth." *Advances in Agronomy* 66: 1-102.

Brady, N. C. y R. R. Weil (2002). *The nature and properties of soils*. New Jersey, Prentice Hall.

Brown, S. y A. E. Lugo (1990). "Tropical secondary forests." *Journal of tropical ecology* 6: 1-36.

Budowski, A. (1965). "Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession progress." *Turrialba* 15: 40-42.

Bullock, S., H. Mooney y E. Medina (1995). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.

Bullock, S. H. (1986). "Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico." *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36: 297-316.

Bullock, S. H. (1995). Plant reproduction in neotropical dry forests. En: *Seasonally dry tropical forests*. S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina. New York, Cambridge University Press: 277-303.

Bullock, S. H. y J. A. Solis-Magallanes (1990). "Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico." *Biotropica* 22: 22-35.

Burgos, A. L. (2004). *Estrategia para el abordaje ecosistémico de una investigación en restauración ecológica, aplicada al caso del bosque tropical seco de la región de Chamela*. México, Universidad Nacional Autónoma de México. Doctorado en Ciencias Biológicas.

Burgos, A. L. y J. M. Maass (2004). "Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104(3): 475-481.

Burleigh, H. S., T. Cavagnaro y I. Jakobsen (2002). "Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition." *Journal of Experimental Botany* 53: 1593-1601.

Burnham, R. J. (1997). "Stand characteristics and leaf litter composition of a dry forest hectare in Santa Rosa National Park, Costa Rica." *Biotropica* 29: 387-395.

Burrows, R. L. y F. L. Pfleger (2002). "Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity." *Canadian Journal of Botany* 80: 120-130.

Clark, R. B. (1997). "Arbuscular mycorrhizal adaptations, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH." *Plant and Soil* 192: 15-22.

Corkidi, L. y E. Rincón (1997). "Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stages." *Mycorrhiza* 7: 17-23.

Chagas e Silva, F. y L. H. Soares-Silva (2000). "Arboreal flora of the Godoy Forest State Park, Londrina, PR. Brazil." *Edinburgh Journal of Botany* 57: 107-120.

Chapin, F. S., P. Matson y H. Mooney (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York, Springer-Verlag. 436 pp.

Daniels, B. A. y H. D. Skipper (1982). *Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil*. En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. N. C. Schenck. St. Paul, Phytopathological Society: 29-33.

Daniell, T. J., A. Hodge, J. P. W. Young y A. Fitter (1999). "How many fungi does it take to change a plant community?" *Trends in plant science* 4(3): 81-82.

Danneberg, G., C. Latus, W. Zimmer, B. Hundeshagen, H. Schneider-Poetsch y H. Bothe (1992). " Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.)." *Journal of Plant Physiology* 141 33-39.

Daws, M. I., C. E. Mullins, D. F. R. P. Burslem, S. R. Paton y J. W. Dalling (2002). "Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama." *Plant and Soil* 238: 79-90.

De Ita-Martínez, C. (1983). *Patrones de Producción Agrícola en un Ecosistema Tropical Estacional en la Costa de Jalisco México*. Facultad de Ciencias. México, UNAM. Licenciatura.

Denslow, J. S. (1980). "Gap partitioning among tropical rainforest trees." *Biotropica* 12: 45-55.

Dhillon, S. S., R. C. Anderson y A. E. Liberta (1988). "Effect of fire on the mycorrhizal ecology of little bluestem (*Schizachyrium scoparium*)." *Canadian Journal of Botany* 66(706-713).

Doran, J. W. y D. M. Linn (1994). *Microbial ecology of conservation management systems*. En: *Advances in Soil Science, Soil biology: effects on soil quality*. J. L. Hatfield y B. A. Stewart. Boca Raton, Florida, Lewis publishers/CRC Press: 1-27.

Douds, D. D. y P. D. Millner (1999). "Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems." *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 77-93.

Douds, D. D., V. Gadkar y A. Adholeya (2000). *Mass production of VAM fungus biofertilizer*. En: *Mycorrhizal Biology*. K. G. Mukerji, B. P. Chamola y J. Singh. New York, Kluwer Academic Press: 197-215.

Elliott, E. T. (1986). "Aggregate structure and Carbon, Nitrogen, and Phosphorus in native and cultivated soils." *Soil Science Society of America Journal* 50: 627-633.

Elliott, E. T., C. A. Palm, D. E. Reuss y C. A. Monz (1991). "Organic matter contained in soil aggregates from a tropical chronosequence: correction for sand and light fraction." *Agriculture Ecosystems & Environment* 34: 443-451.

Entry, A. J., T. P. Rygielwicz, L. S. Watrud y K. P. Donnelly (2002). "Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas." *Advances in Environmental Research* 7: 123-138.

Ewel, J. J. (1980). "Tropical succession: manifold routes to maturity." *Biotropica* 12: 2-9.

Ferretti, A. R., P. Kageyama, G. F. Arbocz, J. D. Santos, M. I. A. Barros, R. F. Lorza y C. Oliveira (1995). "Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos para revegetação com nativas no estado de São Paulo." *Floresta Estatístico* 3: 73-77.

Figueiredo, I. B. (2002). Padrões de polinização e dispersão de sementes de espécies arbóreas de floresta estacional decidual, Brasil Central. Rio Claro, Brazil, Bachelor Monograph, UNESP, Instituto de Biociências

Fischer, C. R., D. P. Janos, D. A. Perry y R. G. Linderman (1994). "Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession." *Biotropica* 26: 369-377.

Fisher, C. R., D. P. Janos, D. A. Perry y R. G. Linderman (1994). "Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession." *Biotropica* 26(4): 369-377.

Flores, M., L. L. Jimenez, S. X. Madrigal, R. F. Moncayo y T. F. Takaki (1971). Mapa y descripción de los tipos de vegetación de la Republica Mexicana. México, SRH, Dirección de Agrología.

Francis, R. y D. J. Read (1994). "The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure." *Plant and Soil* 159: 11-25.

Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler (1974). "Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa-Rica." *Journal of Ecology* 62: 881-919.

Friese, C. F. y M. F. Allen (1991). "The spread of VA mycorrhizal fungi hyphae in the soil: inoculum type and external hyphal architecture." *Mycologia* 83: 409-418.

Galicia, L., F. García-Oliva y J. López-Blanco (1995). "Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana." *Investigaciones Geográficas, Boletín No. esp* 3: 53-74.

Galicia, L., J. López-Blanco, A. E. Zarco-Arista, V. Filips y F. García-Oliva (1999). "The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico." *Catena* 36: 153-164.

Gange, A. C., B. K. Brown y L. M. Farmer (1990). "A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community." *New Phytologist* 115: 85-91.

García-Oliva, F. y 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 Mexico." *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62: 39-48.

García-Oliva, F., J. R. L. Sanford y E. Kelly (1999a). "Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest." *Geoderma* 88: 1-12.

García-Oliva, F., J. R. L. Sanford y E. Kelly (1999b). "Effect of Burning of Tropical Deciduous Forest Soil in Mexico on the Microbial Degradation of Organic Matter." *Plant and Soil* 206: 29-36.

García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass (2002). El clima de la Región Central de la costa del Pacífico Mexicano. En: *Historia Natural de Chamela*. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada. Mexico, Instituto de Biología UNAM: 3-10.

García-Oliva, F., J. F. Gallardo, N. M. Montaña y P. Islas (2006). "Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-topasture conversion in western Mexico." *Agroforestry Systems* 66: 93-100.

Gavito, M. E., D. Pérez-Castillo, C. F. González-Monterrubio, T. Vieyra-Hernández y M. Martínez-Trujillo (2008). "High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem." *Mycorrhiza* 19(1): 47-60.

Gentry, A. H. (1982). "Patterns of neotropical plant species diversity." *Evolutionary Biology* 15: 1-84.

Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: *Seasonally Tropical Forests*. H. A. Mooney, S. H. Bullock y E. Medina. Cambridge, University of Cambridge Press: 146-194.

Gerdemann, J. H. y T. H. Nicholson (1963). "Spores of mycorrhizal endogene species extracted from soil by wet-sieving and decanting." *Transactions of the British Mycological Society* 46: 235-244.

Gerhardt, K. (1996). "Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest." *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.

Giardina, C. P., J. R. L. Sanford y I. C. Døckersmith (2000). "Changes in Soil Phosphorus and Nitrogen During Slash-And-Burn Clearing of a Dry Tropical Forest." *Soil Science Society of America Journal* 64: 399-405.

Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes (1976). Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. En: *Regeneración de Selvas*. A. Gómez-Pompa, Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S.R., Butanda, C.A. . Mexico, Compañía Editorial Continental: 579-593.

Grime, J. P., J. M. L. Mackey, S. H. Hillier y D. J. Read (1987). "Floristic diversity in a model system using a experimental microcosms." *Nature* 329: 420-422.

Griz, L. M. S. y I. C. S. Machado (2001). " Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the Northeast of Brazil." *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.

Guariguata, M. R. y R. Ostertag (2001). "Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics." *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.

Harley, J. L. y S. E. Smith (1983). *Mycorrhizal Symbiosis*. London, Academic Press.

Hart, M. M., R. J. Reader y N. J. Klironomos (2001). "Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics." *Mycologia* 93: 1183-1194.

Hartnett, C. D. y W. T. G. Wilson (1999). "Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie." *Ecology* 80(4): 1187-1195.

Hartnett, D. C., B. A. D. Hetrick, G. W. T. Wilson y D. J. Gibson (1993). "Mycorrhizal influence on intra- and inter-specific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses." *Journal of Ecology* 81: 787-795.

Harvey, A. E., M. F. Jurgensen y M. J. Larsen (1980a). "Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana." *Canadian Journal of Forest Research* 10(300-303).

Harvey, A. E., M. J. Larsen y M. F. Jurgensen (1980b). "Early effects of partial cutting on the number and distribution of active ectomycorrhizae in steep, rocky soils of Douglasfir/ larch forests in western Montana." *Canadian Journal of Forest Research* 10: 393-398.

Hector, A., B. Schmid, C. Beierkehrlein, M. C. Caldeira y *et al* (1999). "Plant diversity and productivity experiments in European grassland " *Science* 286: 1123-1127.

Helgason, T., J. W. Merryweather, J. Denison, P. Wilson, J. P. W. Young y A. H. Fitter (2002). "Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland." *Journal of Ecology* 90 (2): 371-384.

Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San Jose. CA, Tropical Science Center.

Hooper, D. U. y P. M. Vitousek (1997). "The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes." *Science* 277: 1302-1305.

Houghton, R. A., J. L. Hacker y K. T. Lawrence (1999). "The U.S. carbon budget: contributions from land use change." *Science* 285: 574-578.

Howe, H. F. y J. Smallwood (1982). "Ecology of seed dispersal." *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Huante, P. y E. Rincón (1998). "Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates." *Oecología* 113: 53-66.

Huante, P., E. Rincon y I. Acosta (1995). "Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico." *Functional Ecology* 9(6): 849-858.

Hughes, R. F., J. B. Kauffman y V. J. Jaramillo (2000). "Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in humid tropical region of Mexico." *Ecological Applications* 10: 515-527.

Hunt, R. (1982). *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. London Edward Arnold. 248 pp.

Janos, D. P. (1980). "Mycorrhizae Influence Tropical Succession." *Biotropica* 12: 56-64.

Janos, D. P. (1992). Heterogeneity and scale in tropical vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. En: *Mycorrhizas in ecosystems*. D. H. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander. Wallingford, England, CAB International: 276-282.

Janos, D. P. (1996). Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of the deforested lands in the humid tropics En: *Fungi and environmental change*. J. C. Frankland, N. Magan y G. M. Gadd. New York, Cambridge Press: 129-162.

Janos, D. P. (2007). "Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas." *Mycorrhiza* 17: 75-91.

Janzen, D. (1988). "Management of tropical fragments in a tropical dry forest." *Growth. Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.

Jaramillo, V. (1992). "El fuego y la biogeoquímica en un ecosistema tropical estacional." *Ciencias* 43: 41-43.

Jaramillo, V. J., J. B. Kauffman, L. Y. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings y L. J. Ellingson (2003). "Biomass, carbon and nitrogen pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes." *Ecosystems* 6: 609-629.

Jasper, D. A., L. K. Abbott y A. D. Robson (1989). "Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi." *New Phytologist* 112: 93-99.

Jasper, D. A., L. K. Abbott y A. D. Robson (1991). "The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types." *New Phytologist* 118(3): 471-476.

Jentschel, K., D. Thiel, F. Rehn y J. Ludwig-Mueller (2007). "Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization." *Physiologia Plantarum* 129 320-333.

Johnson, C. N., D. Tilman y D. Wedin (1992). "Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities." *Ecology* 73(6): 2034-2042.

Johnson, D., P. J. Vandenkoornhuyse, J. R. Leake, L. Gilbert, R. E. Booth, J. P. Grime, J. P. W. Young y D. J. Read (2004). "Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms." *New Phytologist* 161: 503-515.

Johnson, D. W. (1992). "Effects of forest management on soil carbon storage." *Water Air Soil Pollution* 64: 83-120.

Johnson, N. C. y D. A. Wedin (1997). "Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland." *Ecological Applications* 7: 171-182.

Johnson, N. C., J. H. Graham y F. A. Smith (1997). "Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum." *New Phytologist* 135(4): 575-586.

Justiniano, M. J. y T. S. Fredericksen (2000). "Phenology of tree species in Bolivian dry forests." *Biotropica* 32: 276-281.

Kageyama, P. Y. y V. M. Viana (1989). *Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies tropicais. Simpósio Brasileiro sobre tecnologia de sementes florestais.* São Paulo.

Kalacska, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard y D. H. Janzen (2004). "Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest" *Forest Ecology and Management* 200: 227-247.

Kemper, W. D. R., R.C. (1986). Aggregate stability and size distribution. En: *Methods of soil analysis*. A. Klute. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy. 48: 425-444.

Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen y F. Morales (2002). "Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest." *Forest Ecology and Management* 162: 197-208.

Kennedy, A. C. y K. L. Smith (1995). "Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils." *Plant and Soil* 170: 75-86.

Kiers, E. T., C. E. Lovelock, E. L. Krueger y E. A. Herre (2000). "Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity." *Ecology Letters* 3: 106-113.

Klironomos, J. (2000). Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. 8th International Symposium on Microbial Ecology, Halifax, Canada, Atlantic Canada Society for Microbial Ecology.

Klironomos, N. J. y M. M. Hart (2002). "Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum." *Mycorrhiza* 12: 181-184.

Koide, R. T. y P. Schreiner (1992). "Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis." *Plant Molecular Biology* 43: 557-581.

Koske, R. E. (1987). "Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient." *Mycologia* 79(55-68).

Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons (1998). *Plant Physiological Ecology*, Springer.

Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave (2008) "Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture" *Biotropica* 40(4):422-431

Lebrija-Trejos E. (2009) *Tropical dry forest recovery: processes and causes of change*. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. Tesis de Doctorado

Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerias-Diego, J. Rojas-Sandoval y G. Saborio-Rodriguez (2003). "Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico." *American Journal of Botany* 90: 1054-1063.

Lott, E. J. (1987). "Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forest of Coastal Jalisco." *Biotropica* 19(3): 228-235.

Lott, E. J. (1993). Annotated Checklist of the Vascular Flora of the Chamela Bay Region, Jalisco México. *Ocasional Papers of the California Academy of Sciences*. 148: 60.

Lynch, J. M. (1990). *The Rhizosphere*. New York, John Wiley.

Maass, J. M. (1995). Conversión of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: *Seasonally dry tropical forest*. S. Bullock, H. Mooney y E. Medina. Cambridge, Cambridge University Press: 399-422.

Maass, J. M., C. Jordan y J. Sarukhán (1988). "Soil Erosion and Nutrient Losses in Seasonal Tropical Agroecosystems Under Various Management Techniques " *Journal of Applied Ecology* 25(2): 595-607.

Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán (2002). Aspectos Funcionales del Ecosistema de Selva Baja Caducifolia en Chamela, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela*. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada. México, Instituto de Biología, UNAM.

Marschner, H. (1990). *Mineral nutrition of higher plants*. London, Academic Press. 889 pp.

Martínez-Yrizar, A., J. M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán (1996). "Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico." *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.

Mason, P. A., M. O. Musoko y F. T. Last (1992). Short-term change in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in a *Terminalia* plantation in Cameroon. En: *Mycorrhizas in ecosystems*. D. J. Read, D. H. Lewis, H. A. Fitter y I. J. Alexander, CAB, Cambridge: 261-267.

McGonigle, T. P. y M. H. Miller (1996). "Mycorrhizae, phosphorus absorption, and yield of maize in response to tillage." *Soil Science Society of America Journal* 60: 1856-1861.

McGonigle, T. P., M. H. Miller, D. G. Evans, G. L. Fairchild y J. A. Swan (1990). "A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi." *New Phytologist* 115(3): 495-501.

McLaren, K. P. y M. A. McDonald (2003a). "Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica." *Journal of Tropical Ecology* 19: 567-578.

McLaren, K. P. y M. A. McDonald (2003b). "The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica." *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.

Meli, P. (2003). "Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica." *Interciencia* 28: 581-589.

Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blith, V. Kapos y J. E. Gordon (2006). "A global overview of the conservation status of tropical dry forest." *Journal of Biogeography* 33: 491-505.

Miller, P. M. y J. B. Kauffman (1998). "Effects of Slash and Burn Agriculture on Species Abundance and Composition of a Tropical Deciduous Forest." *Forest Ecology and Management* 103: 191-201.

Miller, R. M. (1979). "Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhizae in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert." *Canadian Journal of Botany* 57: 619-623.

Miller, S. P. y J. D. Bever (1999). "Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient." *Oecologia* 119(586-592).

Miranda, F. y E. Hernández-X (1963). "Los tipos de vegetación de México y su clasificación." *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.

Mooney, H. A., E. Medina y S. H. Bullock (1995). Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests*. S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina. Cambridge, Cambridge University Press: 1-8.

Morellato, L. P. C., D. C. Talora, A. Takahasi, C. C. Bencke, E. C. Romera y V. B. Zipparro (2000). "Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study." *Biotropica* 32: 811-823.

Morgan, J. A. W., G. D. Bending y P. J. White (2005). "Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere." *Journal of Experimental Botany* 56: 1729-1739.

Mukerji, K. G. y B. P. Chamola (2000). *Mycorrhizal Biology*. United States Kluwer Academic/Plenum Publishers. 340 pp.

Murphy, P. G. y A. E. Lugo (1986). "Ecology of Tropical Dry Forests." *Annual Review Of Ecology And Systematics* 17: 67-88.

Murphy, P. G. y A. E. Lugo (1995). *Dry forests of Central America and the Caribbean islands*. En: *Seasonally dry tropical forests*. S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina. Cambridge, Cambridge University Press.

Nava-Mendoza, M., L. Galicia y F. Garcia-Oliva (2000). "Efecto de dos especies de arboles remanentes y de un pasto en la capacidad amortiguadora del pH del suelo en un ecosistema tropical Estacional." *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 17-24.

Newsham, K. K., A. H. Fitter y A. R. Watkinson (1995). "Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas." *Trends in Ecology and Evolution* 10(10): 407-411.

Nicolson, T. H. (1960). "Mycorrhizae in the Gramineae. II. Development in different habitats particularly sand dunes." *Transactions of the British Mycological Society* 43: 132-145.

Olivares, E. y E. Medina (1992). "Water and nutrient relations of woody perennial from tropical dry forests." *Journal of Vegetable Science* 3: 382-392.

Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela y D. A. Carvalho (1998). "Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest." *Biotropica* 30: 362-375.

Ortiz, T. E. (2001). Estructura arbórea en sitios perturbados y caracterizados por la presencia de *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir. var *leiocarpa* (D.C.) Barneby, en el bosque tropical seco de la cosa de Jalisco, México. México, UNAM. Licenciatura.

Pendleton, R. L. y B. N. Smith (1983). "Vesicular-arbuscular mycorrhizae of weedy and colonizer plant species at disturbed sites in Utah." *Oecologia* 59: 296-301.

Pennington, R. T., D. E. Prado y C. A. Pendry (2000). "Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes." *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

Philips, J. M. y D. S. Hayman (1970). "Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection." *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161.

Picone, C. (2000). "Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture." *Biotropica* 32(4a): 734-750.

Pinard, M. A., F. E. Putz, D. Rumiz, R. Guzman y A. Jardim (1999). "Ecological characterization of tree species for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerio, Bolivia." *Forest Ecology and Management* 113: 201-213.

Plenchette, C., J. A. Fortin y V. Furlan (1983). "Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhiza dependency under field conditions." *Plant and Soil* 70: 199-209.

Porter, W. M. (1979). "The most probable number' method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil." *Australian Journal of Soil Research* 17(3): 515 - 519.

Ravnskov, S. y I. Jakobsen (1995). "Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant." *New Phytologist* 129(4): 611-618.

Reeves, F. B., D. W. Wagner, T. Moorman y J. Kiel (1979). "The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed versus natural environments." *American Journal of Botany* 66 1-13.

Rillig, C. M. (2004). "Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes." *Ecology Letters* 7: 740-754.

Romero-Duque, L. P., V. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez (2007). "Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history." *Forest Ecology and Management* 253: 38-47.

Roy, S. y J. Singh (1994). "Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest." *Journal of Ecology* 82: 503-509.

Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México, Limusa. 504 pp.

Rzedowski, J. (1991). "Diversidad y Orígenes de la Flora Fanerogámica de México." *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.

Sampaio, E. (1995). Overview of the Brazilian caatinga. En: *Seasonally dry tropical forests*. S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina. New York, Cambridge University Press: 35-63.

Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar y J. P. Rodríguez (2005). "Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests." *Conservation Biology* 19: 285-286.

Sanders, I. R. (2004). "Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity- are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques?" *New Phytologist* 164: 415-418.

Sanders, I. R. y A. Fitter (1992). "Evidence for differential responses between host-fungus combinations of vesicular-arbuscular mycorrhizas from a grassland." *Mycological Research* 96: 415-419.

Sandoval-Pérez, A. L. (2007). *Dinámica enzimática estacional asociada a carbono, nitrógeno y fósforo del suelo en un ecosistema tropical seco transformado*. Escuela de Químico Farmacobiología. Morelia, Michoacán, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Licenciatura.

Schenk, N. C. y Y. Perez (1988). Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. Gainesville, FLA, INVAM, University of Florida.

Schmidt, S. K. y K. M. Scow (1986). "Mycorrhizal fungi on the Galapagos Islands." *Biotropica* 18: 236-240.

Schübler, A., D. Schwarzott y C. Walker (2001). "A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution." *Mycological Research* 105: 1413-1421.

Schulze, E. D. y H. A. Mooney (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin, Springer.

Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez (2003). "Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest." *Plant Ecology* 169: 259-271.

Sieverding, E. y D. E. Leihner (1984). "Influence of crop rotation and intercropping of cassava with legumes on VA mycorrhizal symbiosis of cassava." *Plant and Soil* 80: 143-146.

Siqueira, J. D., M. A. Carbine, N. Curi, d. S. S. C. y A. C. Davide (1998). "Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil." *Forest Ecology and Management* 107: 241-252.

Smith, F. A., I. Jakobsen y S. E. Smith (2000). "Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with medicago truncatula." *New Phytologist* 147(2): 357-366.

Smith, J., C. Sabogal, De Jong, W. y D. Kaimowitz (1997). "Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina." *Center for International Forestry Research (CIFOR) Occasional Paper* 13.

Smith, S. E. y D. J. Read (1997). *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press. 605 pp

Smith, S. E., F. A. Smith y I. Jakobsen (2004). "Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake." *New Phytologist* 162: 511-524.

Smith, T. F. (1980). "The effect of season and crop rotation on the abundance of spores of vesicular-arbuscular (V-A) mycorrhizal endophytes." *Plant and Soil* 57: 475-479.

Sokal, R. R. y F. J. Rohlf (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3ª ed. Freeman and Company, San Francisco, Calif. 887 pp.

Solís, V. E. (1993). Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Facultad de Ciencias. México, UNAM. Licenciatura.

Stahl, P. D., S. E. Williams y M. Christensen (1988). "Efficacy of native vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after severe soil disturbance." *New Phytologist* 110: 347-354.

Swaine, M. D. y T. C. Whitmore (1988). "On the definition of ecological species groups in tropical rain forest." *Vegetatio* 75: 81-86.

Thomson, B. D., A. D. Robson y L. K. Abbott (1990). "Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots." *New Phytologist* 114: 217-225.

Tiessen, H., I. H. Salcedo y E. V. S. B. Sampaio (1992). "Nutrient and soil organic matter dynamics under shifting cultivation in semi-arid northeastern Brazil." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 38: 139-151.

Tilman, D. y S. Pacala (1993). The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. R. E. Ricklefs y D. Schluter. Chicago, University of Chicago Press: 13-25.

Tilman, D., D. Wedin y J. Knopps (1996). "Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems." *Nature* 379: 718-720.

Tommerup, I. C. (1984). "Persistence of infectivity by germinated spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil." *Transactions of the British Mycological Society* 82: 275-282.

Tommerup, I. C. (1988). "The vesicular-arbuscular mycorrhizas." *Advanced Plant Pathology* 6: 81-91.

Tommerup, I. C. y L. K. Abbott (1981). "Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death." *Soil Biology & Biochemistry* 13: 431-433.

Trejo, I. (1998). *Distribución y Diversidad de Selvas Bajas de México: Relaciones con el Clima y el Suelo*. Facultad de Ciencias. México D. F., UNAM. Doctorado.

Trejo, I. y R. Dirzo (2000). "Deforestation of Seasonally Dry Tropical Forest: A National and Local Analysis in México." *Biological Conservation* 94: 133-142.

Uhl, C. (1987). "Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia." *Journal of Ecology* 75: 337-407.

Uhl, C., C. Jordan, K. Clark, H. Clark y R. Herrera (1982). "Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments." *Oikos* 38: 313-320.

van der Heijden, M. G. A., T. Boller, A. Wiemken y I. R. Sanders (1998a). "Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure." *Ecology* 79: 2082-2091.

van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken y I. R. Sanders (1998b). "Mycorrhizal Fungal Diversity Determines Plant Biodiversity, Ecosystem Variability And Productivity." *Nature* 396: 69-72.

Varma, A. (1998). *Mycorrhiza Manual*. Germany, Springer-Verlag. 552

Vazquez-Yanes, C. (1980). "Notas sobre la autoecología de los arboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical lluviosa." *Tropical Ecology* 21: 103-112.

Vierheilig, H., B. Bago, S. Lerat y Y. Piché (2002). "Shoot-produced, lightdependent factors are partly involved in the expression of the arbuscular mycorrhizal (AM) status of AM host and non-host plants." *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165: 21-25.

Vieyra, D. y A. Scariot (2006). "Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration." *Restoration Ecology* 14(1): 11-20.

Violi, H. A., A. F. Barrientos-Priego, S. F. Wright, E. Escamilla-Prado, J. B. Morton, J. A. Menge y C. J. Lovatt (2008). "Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico." *Forest Ecology and Management* 254: 276-290.

Wang, G., D. G. Stribley, P. B. Tinker y C. Walker (1985). Soil pH and vesicular-arbuscular mycorrhizas. En: *Ecological interactions in soil, plants, microbes and animals*. A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read y M. B. Usher. London, Blackwell Scientific Publishers. pp 219-224

Whitmore, T. C. (1991). Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: *Rain forest regeneration and management*. A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley. Carnforth, Parthenon Publishing Group: 67-89.

Wilson, J., K. Ingleby, P. A. Mason, K. Ibrahim y G. J. Lawson (1992). Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in *Terminallia* plantations in Cote d'Ivoire. En: *Mycorrhizas in ecosystems*. D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter y J. Alexander. Wallingford, U. K., CAB International: 268-275.

Wright, S. F. y A. Upadhyaya (1996). "Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi." *Soil Science* 161(9): 575-586.

Wright, S. F. y A. Upadhyaya (1998). "A Survey of Soils for Aggregate Stability and Glomalin, A Glycoprotein Produced by Hyphae of Arbuscular Mycorrhizal Fungi." *Plant and Soil* 198: 97-107.

Wright, S. F., M. Franke-Snyder, J. B. Morton y A. Upadhyaya (1996). "Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots." *Plant and Soil* 181: 193-203.

Wu, B., K. Isobe y R. Ishii (2004). "Arbuscular mycorrhizal colonization of the dominant plant species in primary successional volcanic deserts on the Southeast slope of Mount Fuji." *Mycorrhiza* 14: 391-395.

Xavier, L. J. C. y J. J. Germida (1999). Impact of human activities on mycorrhizae. 8th International Symposium on Microbial Ecology, Halifax, Canada, Atlantic Canada Society for Microbial Ecology.

Zangaro, W., S. M. A. Nisizaki, J. C. B. Domingos y E. M. Nakano (2003). "Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil." *Journal of Tropical Ecology* 19: 315-324.

High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem

Mayra E. Gavito · Daniel Pérez-Castillo ·
César F. González-Monterrubio ·
Teresa Vieyra-Hernández · Miguel Martínez-Trujillo

Received: 24 March 2008 / Accepted: 11 September 2008 / Published online: 26 September 2008
© Springer-Verlag 2008

Abstract We conducted this study to explore limitations for the establishment of mycorrhizal associations in disturbed areas of the tropical dry ecosystem in the Chamela region of Jalisco, Mexico. Specifically, we: (1) assessed the diversity and composition of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities through spore morphospecies identification in three common land uses (primary forest, secondary forest, and pasture), (2) tested the inoculum potential of the AMF communities and the effect of water stress on the establishment of mycorrhizal associations in seedlings of various plant species, and (3) explored the importance of AMF community composition on early seedling development. Soil and root samples were taken from 15 random points in each of three plots established in two primary forests, two 26-year-old secondary forests, and two 26-year-old pastures. We expected that because of soil degradation and management, pastures would have the lowest and primary forests the highest AMF

species richness. We found evidence for changes in AMF species composition due to land use and for higher morphospecies richness in primary forests than in secondary forests and pastures. We expected also that water stress limited plant and mycorrhizal development and that plants and AMF communities from secondary forests and pastures would be less affected by (better adapted to) water stress than those from the primary forest. We found that although all plant species showed biomass reductions under water stress, only some of the plant species had lower mycorrhizal development under water stress, and this was regardless of the AMF community inoculated. The third hypothesis was that plant species common to all land use types would respond similarly to all AMF communities, whereas plant species found mainly in one land use type would grow better when inoculated with the AMF community of that specific land use type. All plant species were however equally responsive to the three AMF communities inoculated, indicating that all plants established functionally compatible AMF in each community, with no preferences. The results suggest that early seedling growth and mycorrhizal development in secondary forests and pastures is not likely limited by diversity, quantity, or quality of mycorrhizal propagules but by the high temperature and water stress conditions prevailing at those sites.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00572-008-0203-4) contains supplementary material, which is available to authorized users.

M. E. Gavito (✉) · D. Pérez-Castillo ·

C. F. González-Monterrubio

Centro de Investigaciones en Ecosistemas,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado postal 27-3, Santa María de Guido,
58090 Morelia, Michoacán, Mexico
e-mail: mgavito@oikos.unam.mx

T. Vieyra-Hernández · M. Martínez-Trujillo
Facultad de Biología,
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,
58066 Morelia, Michoacán, Mexico

Keywords Arbuscular · Land use · Mycorrhiza · Pasture ·
Tropical dry forest · Secondary forest · Water

Introduction

Tropical dry forests along the Pacific Coast of Mexico are being continuously converted by slash-and-burn into

cultivated land (Trejo and Dirzo 2000). Soil degradation after conversion results in low productivity and abandonment after some years of use, thereby allowing natural regeneration and establishment of secondary vegetation in abandoned plots (Burgos and Maass 2004). Vegetation, soils, and microclimates are therefore under continuous change, sometimes moving towards degradation and sometimes towards rehabilitation, in this highly disturbed ecosystem. Dry forest regeneration is slow, mainly due to the severe water limitation resulting from the loss of water retention mechanisms after the removal of forest cover (Maass 1995). Low-canopy secondary vegetation dominated by leguminous shrubs establishes in abandoned land, either immediately after opening or after some years of pasture management (Romero-Duque et al. 2007). Plant diversity is much lower in secondary forests (less than 100 tree species, Romero-Duque et al. 2007) than in primary forests (over 1,000 tree species, Lott 2002), despite the large chances for re-sprouting and propagule migration resulting from the unorganized arrangement of primary and secondary vegetation and agricultural fields (Kennard et al. 2002). The reasons for the low plant diversity and the predominance of leguminous bushes and trees in secondary forests even after decades of natural regeneration are unknown, but the few attempts to introduce seeds or seedlings to pasture plots in restoration efforts have shown that water stress and high temperatures strongly limit plant survival (Burgos 2004).

Besides water availability, soil quality, which is well documented to be reduced in cleared and disturbed sites (Maass et al. 2002), is likely an important factor for plant establishment. Mycorrhizal associations may also be crucial for seedling establishment in managed and abandoned sites. Mycorrhizal associations generally alleviate various kinds of stress in plants (Smith and Read 1997) and improve plant–water relations, especially under severe water limitation conditions (Augé 2001). Mycorrhizal associations established between native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) communities and plant species of the tropical dry ecosystem in the Chamela region of Jalisco (Mexico) have been studied in greenhouse experiments (Huante et al. 1993; Borrego-Kim 1999) and in undisturbed and disturbed field sites (Allen et al. 1998; Aguilar-Fernández 2000; Alvarez-Santiago 2002). The latter field studies have documented a loss of AMF species during the first years after slash-burn and up to 10 years after land conversion in various pasture plots of the same region. However, the significance of AMF species loss or of changes in AMF species composition on the functionality of mycorrhizal associations in managed or abandoned sites where harsh conditions limit plant establishment and growth remains unclear.

Guadarrama-Chávez et al. (2008) found highly diverse AMF communities, with similar infective potential, in plots

0–27 years after abandonment of agricultural practices in a tropical dry ecosystem in Oaxaca, Mexico. Allen et al. (2003) showed in another dry forest region in the Yucatan peninsula, Mexico that despite the reduction in AMF species after conversion of primary forest, the new fungal communities established had a good inoculum potential and contained species with higher plant-growth-promoting effects than the AMF communities of the primary forest. Similar results showing at least temporary high functional compatibility of AMF communities from disturbed sites with plant species from primary forest were reported also by Asbjornsen and Montagnini (1994) and Fischer et al. (1994) in other tropical forests. This evidence suggested that lack of functionally compatible AMF symbionts is not likely a factor hampering the recovery of vegetation in cleared areas as long as the loss of diversity is not severe. However, other local factors like plant species, soil quality, water, light, temperature, pathogens, etc. may play an important role in the establishment of functional mycorrhizal associations under field conditions (Allen et al. 2005). The interaction between water stress and the establishment of functional mycorrhizal associations, for example, which is highly relevant in this context, has not been explored. In addition, no work has been conducted in older pastures and secondary forests where soils have been severely degraded and dry and hot microclimate conditions have prevailed for a long time.

We conducted this study to understand potential limitations for plant establishment by natural regeneration or by restoration practices in disturbed areas of the tropical dry ecosystem region of Chamela, Jalisco, Mexico. Specifically, we: (1) described the AMF communities of three common land uses (primary forest, secondary forest, and pasture); (2) tested the inoculum potential of the AMF communities and the effect of water stress on the establishment of mycorrhizal associations in seedlings of various plant species; and (3) explored the importance of AMF community composition on early seedling development. We tested three hypotheses. The first hypothesis was that because of soil degradation and management, pastures would have the lowest and primary forests the highest AMF species richness. The second hypothesis was that water stress limits plant and mycorrhizal development and that the mycorrhizal associations established by the AMF communities from the primary forest would be more affected by water stress than the AMF communities from the disturbed sites (expected to be better adapted to water stress). The third hypothesis was that plant species common to all land use types would respond similarly to all AMF communities, whereas plant species found in one land use type would grow better when inoculated with the AMF community of the corresponding land use type.

Materials and methods

Study site

The study area is located at the Pacific Coast in the State of Jalisco, Mexico, (19°29' N, 105°01' W) and has a mean annual temperature of 25°C and mean annual rainfall of 746 mm, concentrated between June and October (García-Oliva et al. 2002). Soils are Eutric Regosols with slightly acid pH (Cotler et al. 2002). The primary dry forest located in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve is a highly diverse tropical dry forest where the majority of plant species are leafless half of the year (Lott 1993). It is dominated by deciduous trees 4–15 m in height. Common tree species include *Bursera* spp., *Jatropha simpetalata* Standl. & Blake (J. Standleyi Steyererm.), *Caesalpinia eriostachys* Benth, *Caesalpinia coriaria* (Jacq.) Willd, *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken, and *Lonchocarpus constrictus* Pitt. (Lott 2002). The pastures include the introduced forage grasses *Panicum maximum* Jacq. (Guinea grass) and *Cenchrus ciliaris* L. (Buffel grass), herbaceous weeds, and thorny leguminous shrubs. The secondary forests are dominated by thorny legumes and in our sites specifically by *Mimosa arenosa*, (Willd.) Poir. var. *leio-carpa* (DC.) Barneby, which is a non-native species not found in primary forest (Romero-Duque et al. 2007) and associated with the introduction of cattle to the new pastures. Secondary forests with more than 20 years of natural regeneration in this area may be diverse in plant species (Romero-Duque et al. 2007), but the soil is still largely exposed to erosion, desiccation, and solar radiation due to a scarce litter layer.

Primary forest, secondary forest, and pasture sites with the same management history, landscape position, and soil type were selected within the region. Because of the high variation in management history, we found only two sites of secondary forest and pasture that met the selection criteria. The management history of the study sites is summarized in Table 1. The primary forest sites were located 0.45 km NE (Búho, PF1) and 0.87 km N (Tejón, PF2), respectively, of the main buildings of Chamela Biology Station (ChBS)

within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. The pasture sites were located at the Ejido of San Mateo, 8 km NW (Cerrito, P1) and 9 km N (Estanque, P2) of ChBS. Pastures had been in use for 26 years, with intensive foraging, clearing fires, and herbicide weed control. Secondary forest sites were located in the Ejido of Quémaro, 18 km (Guayabiloso, SF1) and 22 km N (Abuela, SF2) of ChBS. Secondary forests developed after 6 years of use as pastures and 26 years of natural regeneration, with occasional cattle grazing and wood extraction. Three parallel 10-×15-m plots at least 10 m apart were established at each site in south-facing hillsides with the long side of the plot along the slope.

AMF community characterization

Soils were collected in February, July and October 2005, May and October 2006, and May and September 2007 from 15 random points (0–20 cm depth) located along the slope within each plot and mixed to form a composite soil sample per plot. These samples were used for spore extraction and spore propagation. Soil samples for spore extraction and identification were refrigerated until processing. AMF trap cultures for spore propagation were established in 2 kg soil pots and 300 g soil cylindrical containers. Pots and containers were planted with seedlings of the species used for the experiments (selected herbaceous and shrubs species of the tropical forest) and maize as host trap plants. Plants were grown in greenhouses of the Chamela Biological Station and Centro de Investigaciones en Ecosistemas, in Jalisco and Michoacan, Mexico, respectively, for at least 6 months before examining spore propagation.

AMF spores were extracted from 100 g soil by wet sieving and decanting (Gerdemann and Nicolson 1963) and centrifugation in 50% sucrose. Spores were mounted on slides with polyvinyl alcohol-lactic acid-glycerol (PVLG) with and without Melzer's reagent (Brundrett et al. 1994). They were identified using original species descriptions summarized in Schenck and Pérez (1990) and represented on-line at http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/amphylo/amphylo_species.html and isolate descriptions of

Table 1 Management history of the field sites

	Primary forest		Secondary forest		Pasture	
	1	2	1	2	1	2
Conversion	–	–	1973	1973	1979	1979
Disturbance	–	–	Clear-cut	Clear-cut	Slash-burn	Slash-burn
Years in use	–	–	6	6	26	26
Land use	Reserve	Reserve	Cattle	Cattle	Cattle	Cattle
Abandonment	–	–	1979	1979	–	–
Regeneration	–	–	26 years	26 years	0	0

(–) does not apply to the land use in question

reference cultures and vouchers for many species presented on-line at <http://invam.caf.wvu.edu/index.html>. Most of the identifications correspond to spores isolated directly from field samples, as spore reproduction in the trap cultures with soils from several sampling dates and established with several of the plant species of the study area, and maize repeatedly failed in most cases. Field spores were often too damaged to allow proper wall structure evaluations; many spores had to be assigned to *Glomus*-, *Acaulospora*-, or *Gigaspora*-like groups. A new morphospecies was assigned when at least ten spores of the same type, clearly different from the others found, were recovered from the sievings. A final list with the morphospecies found in the entire set of field samples and propagation pots was used to calculate Sørensen's similarity index (Magurran 1988), based on presence/absence criteria: The number of morphospecies shared by sites a and b was multiplied by two and divided by the sum of morphospecies present in site a and site b.

Experiment 1. Inoculum potential and water stress

The experiment was a completely randomized factorial with three factors: soil (six levels), plant species (six levels), and watering regime (three levels) and five replicates of each treatment combination. In February 2005, during the dry season, soil was collected from the area surrounding the three plots marked in each site, at 0–20 cm depth, for the experiment. The soil collected at each site was mixed; stones were removed by passing it through a 1-cm mesh sieve and stored at room temperature. Pots were filled with 500 g soil from each site. The soils from the two sites of each land use type were kept separate, and the six sites were considered independent levels of the site factor. Plant species for the experiments were selected depending on seed availability, seed germination, and main habitat distribution to include species from different families and with both narrow and wide distribution range within the three land use types (Table 2). Seeds were collected from at least ten individuals of each plant species. Plant species used for this experiment were *C. eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Ipomoea wolcottiana*, *Tabebuia rosea*, *Acacia farnesiana*, and *Enterolobium cyclocarpum*. A non-mycorrhizal species, *E. cyclocarpum*, was included as a reference to test for other soil effects on plant growth, which were not attributable to AMF. Seeds were surface-sterilized for 10 min with 5% with sodium hypochlorite, rinsed with water, scarified chemically or mechanically when needed, rinsed with water, and sown on wet sand trays. Two germinated seedlings were planted in each pot and thinned to one after establishment. Extra pots were prepared for all treatments to ensure survival of at least five replicates, as many species

are prone to fungal attack as early seedlings, and to make periodical evaluations without disturbing the experimental pots. Pots were placed in a greenhouse located at Chamela Biology Station inside the Reserve. The plants were placed on partially shaded greenhouse benches to reduce excessive heat and radiation. Average non-controlled growing conditions were minimum temperature, 25°C, maximum temperature 41°C, up to 1,200 microeinsteins per square meter per second photosynthetic photon flux density, and 12 h natural photoperiod. Daily regimes of photoperiod, light intensity, temperature, and relative humidity are almost constant during the dry season in this region, and the growing conditions were therefore uniform during the experiment. Plants were watered by weight to field capacity for 2 weeks to ensure seedling establishment before starting the watering treatments. Watering afterwards was done every second day to either 100%, 80%, or 60% of the measured soil water holding capacity. Plants were maintained under these conditions for four more weeks before evaluating shoot and root development in some of the extra pots. All plant species tested are slow-growing at the early stages and had not developed enough lateral roots to determine mycorrhizal colonization. Plants were allowed to grow three more weeks before being harvested. All pots were watered to 100% of the water holding capacity the night before harvesting. Stem water potential was measured with a Scholander pressure pump PMS-670 (Instrument Co., Oregon, USA), immediately after cutting the shoot at the base. All measurements were carried out before dawn of the harvest day. Leaves were scanned between two transparent acetate sheets, and the images obtained were processed with the software ImageJ version 1.37 to calculate leaf area. It was not possible to measure leaf area for the legume *E. cyclocarpum* because the leaves began to fold immediately after cutting. The shoot was dried and weighed. Roots were washed from the soil, weighed and divided in two subsamples. One sample was dried and weighed, and the other one was stained in trypan blue, mounted on slides, and scored for mycorrhizal colonization as in McGonigle et al. (1990).

Experiment 2. AMF communities and seedling growth

The experiment was a completely randomized factorial with two factors: inoculation (four levels) and plant species (eight levels) and six replicates of each treatment combination. The four inoculation levels were the AMF communities of one of the primary forest sites (Búho, PF1), one of the secondary forest sites (Guayabiloso, SF1), one of the pastures (Estanque, P2), and an autoclaved mixture of the inocula (control).

Soil used as substrate was collected from the area surrounding the three plots marked in one of the primary

Table 2 Scientific names, families, abbreviations used in text and figures, and main habitats of the plant species studied

Species	Family	Abbreviation	Habitat
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Leguminosae	A. far	SF, P
<i>Amphyterigium adstringens</i> (Schlecht.) Schiede	Julianaceae	A. ads	PF, SF
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	Leguminosae	C. eri	PF, SF, P
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Wats.	Leguminosae	C. pla	PF, SF, P
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Cochlospermaceae	C. vit	PF
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Leguminosae	E. cyc	PF
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	Rubiaceae	H. lat	PF, SF
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	Convolvulaceae	I. wol	SF, P
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir. var. <i>leiocarpa</i> (DC.) Barneby	Leguminosae	M. are	SF
<i>Ruprechtia fusca</i> Fern. [R. standleyana Cocucci]	Polygonaceae	R. fus	PF, SF
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	Bignoniaceae	T. ros	PF

The only non-native species is *Mimosa arenosa* (Romero-Duque et al. 2007). Habitats: PF primary forest, SF secondary forest, P pasture

forest sites (Búho, PF1), 0–20 cm depth, for the experiment. The soil was mixed and stones were removed by passing soils through a 1-cm mesh sieve. Mycorrhizal propagules were eliminated from the soil by heating for two 24-h periods in an electric soil heater and allowing aeration between and after the heating periods. Three kilograms disinfected soil were placed in black plastic bags and mixed with 100 g of the corresponding inoculum, which consisted of roots and soil recently collected from the selected sampling plots. The plant species used for this experiment were *T. rosea*, *Hintonia latiflora*, *C. platyloba*, *M. arenosa*, *C. eriostachys*, *Amphyterigium adstringens*, *Cochlospermum vitifolium*, and *Ruprechtia fusca*. *R. fusca* was used as the nonmycorrhizal reference plant species in this experiment. Three germinated seeds were transplanted to each pot and thinned to one after establishment. Pots were placed in the greenhouse at Chamela Biological Station under the same conditions as in experiment 1 and rotated regularly on the greenhouse benches. Plants were maintained well watered for 16 weeks (average duration of the rainy season, therefore also of the growth season in the region) before harvesting. All biomass, water potential, and mycorrhizal colonization measurements were performed as explained in experiment 1. Leaf area measurements were made from photographs, instead of scanned images, with an image analyzer (Δ T-Devices Burwell Cambridge, UK).

Statistical analysis

Data from experiment 1 were analyzed by means of a three-way analysis of variance (ANOVA) with plant species, site of origin for the soil, and watering as main factors. The soils from the six sites were not grouped according to land use. A two-way ANOVA with plant species and inoculation treatment as main factors was used for the results of experiment 2. Tukey post hoc tests were conducted to separate differences among means. Data sets for the

analyses were transformed as required to meet normal distribution and homogeneity of variances assumptions of ANOVA. All variables were log-transformed except for mycorrhizal colonization proportions, which were angle-transformed. Differences were considered significant at $P < 0.05$. Statistical analysis were performed with Statistix 7.0 software.

Results

AMF communities

We found 39 morphospecies of AMF in the study sites (Table 3). Morphospecies not matching a published description are described in the Supplementary Electronic Material (Table S1). The largest morphospecies richness was found in the primary forest, but this was mainly due to one of the primary forest sites as the other five sites had similar richness. The AMF communities of the six sites shared at least three morphospecies: *Acaulospora* aff. *tuberculata*, *Gigaspora ramisporophora*, and *Glomus geosporum*. Besides these morphospecies, the three land use types shared as well *Acaulospora scrobiculata*, *Acaulospora* sp. 3, *Ambispora appendicula*, and *Glomus* aff. *fasciculatum* in one of their sites. Similarity indices between sites under different land use had the highest value of 0.48. The highest similarity between sites under the same land use was found in the pasture sites (0.67) and the lowest in the primary forest sites (0.51, Table 4). Secondary forest was in an intermediate state having the same similarity index (0.53) with primary forest and pasture, whose AMF communities were the least similar (0.42). AMF communities of the three land use types were therefore diverse but quite distinct, as they shared less than 30% of their morphospecies.

Table 3 List of the AMF spore morphospecies found in field samples and propagation pots from two primary forests (PF), two secondary forests (SF), and two pastures (P) of the tropical dry ecosystem in the Chamela region of Jalisco, Mexico

	Site					
	PF1	PF2	SF1	SF2	P1	P2
Archaeosporales						
Ambisporaceae						
1	<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. & N.C. Schenck) C. Walker	X		X		X
Diversisporales						
Acaulosporaceae						
2	<i>Acaulospora</i> aff. <i>tuberculata</i> Janos & Trappe	X	X	X	X	X
3	<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	X				
4	<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. & S. Toro	X	X			
5	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	X		X		X
6	<i>Acaulospora</i> sp. 1	X				
7	<i>Acaulospora</i> sp. 2			X	X	
8	<i>Acaulospora</i> sp. 3	X		X	X	
9	<i>Acaulospora</i> sp. 4					X
10	<i>Acaulospora</i> sp. 5	X				
Diversisporaceae						
11	<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeiff., C.Walker & Bloss) C. Walker & A. Schüßler	X				X
Gigasporaceae						
12	<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall & L.K. Abbott	X				
13	<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe	X	X	X	X	
14	<i>Gigaspora ramisporophora</i> Spain, Sieverd. & N.C. Schenck	X	X	X	X	X
15	<i>Gigaspora</i> sp. 1	X				
Glomerales						
Glomeraceae						
16	<i>Glomus</i> aff. <i>diaphanum</i> J.B. Morton & C. Walker				X	
17	<i>Glomus</i> aff. <i>fasciculatum</i> (Thaxt.) Gerd. & Trappe, emend. C. Walker & R. Koske	X			X	X
18	<i>Glomus</i> aff. <i>intraradices</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.					X
19	<i>Glomus clarum</i> T.H. Nicolson & N.C. Schenck		X			
20	<i>Glomus geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker	X	X	X	X	X
21	<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverd.					X
22	<i>Glomus microaggregatum</i> Koske, Gemma & P.D. Olexia	X	X			X
23	<i>Glomus monosporum</i> Gerd. & Trappe	X	X			
24	<i>Glomus sinuosum</i> R.T. Almeida & N.C. Schenck	X	X		X	
25	<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G. S. Sm.	X	X	X		
26	<i>Glomus</i> sp. 1			X	X	
27	<i>Glomus</i> sp. 2	X				
28	<i>Glomus</i> sp. 3	X				
29	<i>Glomus</i> sp. 4		X			
30	<i>Glomus</i> sp. 5					X
31	<i>Glomus</i> sp. 6				X	
32	<i>Glomus</i> sp. 7	X				
33	<i>Glomus</i> sp. 8					X
34	<i>Glomus</i> sp. 9					X
35	<i>Glomus</i> sp. 10		X			
36	<i>Glomus</i> sp. 11	X				
37	<i>Glomus</i> sp. 12	X	X		X	
38	<i>Glomus</i> sp. 13		X	X		
39	<i>Glomus</i> sp. 14	X				X
	Total morphotypes per site	25	14	11	12	15
	Total morphotypes per land use	29		16		18

Table 4 Similarity index between sites with different land use, between land use types, and within each land use, calculated from the number of spore morphotypes identified from two primary forests (PF1, PF2), two secondary forests (SF1, SF2), and two pastures (P1, P2)

Between sites	S. I.	Between land uses	S. I.	Within land use	S. I.
PF1-SF1	0.44	PF-SF	0.53	PF1-PF2	0.51
PF1-SF2	0.43	PF-P	0.42	SF1-SF2	0.61
PF2-SF1	0.48	SF-P	0.53	P1-P2	0.67
PF2-SF2	0.46				
PF1-P1	0.45				
PF1-P2	0.43				
PF2-P1	0.28				
PF2-P2	0.31				
SF1-P1	0.38				
SF1-P2	0.43				
SF2-P1	0.44				
SF2-P2	0.42				

Experiment 1. Inoculum potential and water stress

There were significant main effects and two-factor interactions, but no three-factor interactions, in the variables measured (Table 5). The plant species×water interaction was the most significant of the two-factor interactions in all cases. There were also a few site×plant species or site×water interactions, but given their low significance and lack of interpretable patterns, only site main effects and plant species×water interactions, which showed consistent trends, will be presented and discussed in this paper.

Total plant biomass was significantly higher (5–10% on average) in seedlings grown in soils from the two secondary forest soils than in soils from primary forests or pastures ($F=36.3$, $P<0.0001$). Mycorrhizal colonization percentage was above 60% of root length on average in all sites, and the significant differences in colonization between some sites ($F=8.51$, $P<0.0001$) did not indicate limitations in inoculum potential or lack of compatible AMF species with the plant species studied in any site. Data are not shown for site main effects.

Total biomass and leaf area decreased in all plant species as water availability decreased (Fig. 1a,b). The biomass decrease was less pronounced in *C. platyloba* and *E. cyclocarpum* than in the other four species, which showed significant reductions already with watering at 80% water holding capacity (Fig. 1a). Leaf area was markedly reduced in all plant species with 80% and 60% watering (Fig. 1b). Plant species differed in their water potentials at full watering, but most of them were able to maintain their water potential in the reduced watering treatments (Fig. 1c). The four leguminous species had more negative water potentials than the two non-leguminous species *I. wolcottiana* and *T. rosea*. Mycorrhizal colonization decreased with reduced watering in all mycorrhizal species except for *I. wolcottiana* (Fig. 1d). Colonization was significantly reduced in *A. farnesiana*, *C. platyloba*, and *T. rosea* when watering was reduced to 60% of the full watering value and in *C. eriostachys* already when watering was reduced to 80%.

Experiment 2. AMF communities and seedling growth

There was a significant inoculation×plant species interaction in all variables measured (Table 6). Total biomass was higher in plants inoculated with the three AMF communities than in nonmycorrhizal controls in all plant species but the nonmycorrhizal species *R. fusca* (Fig. 2a). There were no differences in plant-growth responsiveness to the three AMF communities. Leaf area followed the same pattern as total biomass (Fig. 2b). Shoot/root ratio was higher in the three mycorrhizal treatments than in the nonmycorrhizal treatment in *C. eriostachys*, *C. vitifolium*, and *M. arenosa* (Fig. 2c). There were no differences in shoot/root ratio among inoculation treatments for the other five plant species. The only plant species in which mycorrhizal plants had a higher water potential than nonmycorrhizal plants was *A. adstringens* (Fig. 2d). This species and *C. vitifolium* had also higher stem water potentials than the other six species. Inoculation with the three AMF communities resulted in similar mycorrhizal colonization percentages within each plant species (Fig. 2e).

Table 5 F values and probabilities of significance from the three-way ANOVA performed on variables measured at harvest in experiment 1

Variable	Plant	Site	Water	P×S	S×W	P×W	P×S×W
Total biomass	149***	36***	714***	1.5 ns	3.0**	20***	1.2 ns
Leaf area	159***	42***	809***	3.1***	5.8***	27***	1.2 ns
Water potential	213***	3.0*	16***	1.4 ns	0.9 ns	4.1***	0.7ns
Colonization	161***	8.5***	143***	1.2 ns	2.6**	18***	1.4 ns

Plant species, site, and watering regime as main effects, two- and three-factor interactions

ns not significant

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

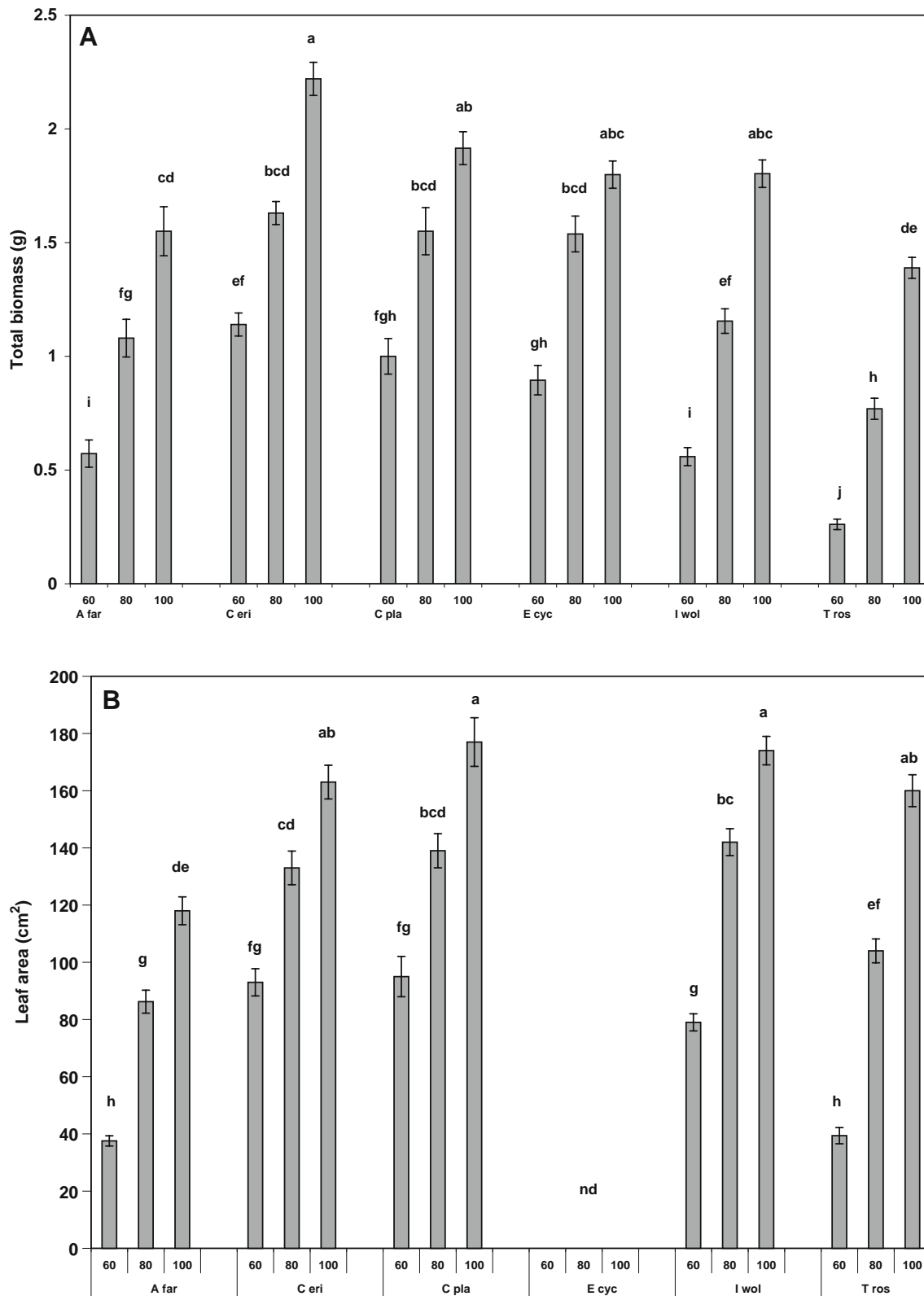


Fig. 1 Experiment 1. Total biomass (a), leaf area (b), water potential (c), and mycorrhizal colonization (d) at harvest in seedlings of several plant species from the Chamela dry ecosystem (Mexico). Plant species \times watering regime interaction is depicted as the most signifi-

cant factor interaction after ANOVA. Means (\pm SE, $n=30$ pooling values for the six sites) accompanied by the same letter do not differ significantly at $P<0.05$. nd not determined

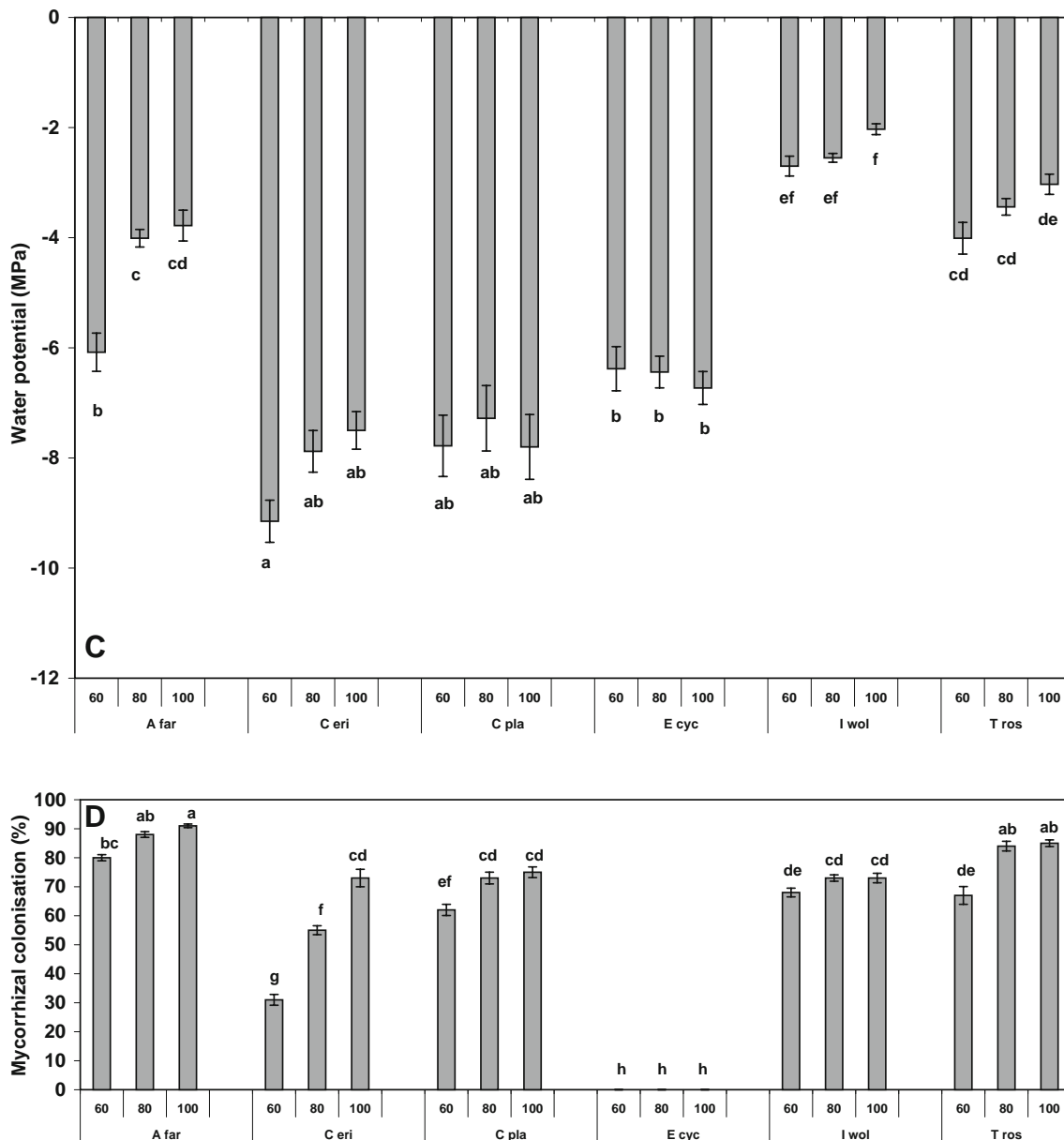


Fig. 1 (continued)

Discussion

This was the first survey examining long-term effects of pasture management or natural regeneration in abandoned plots with secondary vegetation in the tropical dry region of Chamela. Our results suggested that the study sites had quite distinct AMF communities as a result of the long time under different land use. The first hypothesis expecting the highest AMF morphospecies richness in primary forest and the lowest in pastures was only partially supported because of the large variation from site to site. Despite having, as predicted, the highest averaged morphospecies richness, the two primary forest sites were very different, and richness in one of them was as low as in secondary forest and pasture

sites. Therefore, no clear separation due to land use could be made based on the number of morphospecies found, but there was an indication for higher diversity in primary forest, which possibly could be demonstrated by increasing sampling efforts and number of sites. Such a thorough characterization of AMF communities was beyond the objectives of this study, but our results suggested that highly degraded 26-year-old pastures and 26-year-old secondary vegetation have similar morphospecies richness. Therefore, the natural regeneration time in secondary vegetation seems not to help increase AMF diversity. However, changes in species composition suggested that AMF communities from the three land uses placed them in the hypothesized order: primary forest and pasture as

Table 6 *F* values and probabilities of significance from the two-way ANOVA performed on variables measured at harvest in experiment 2

	Inoculation	Plant species	I x P
Total biomass	224*	22*	14*
Leaf area	346*	57*	24*
Shoot:root ratio	48*	74*	5.4*
Water potential	7.7*	228*	4.5*
Root colonization	178*	53*	6.7*

ns not significant

* $P < 0.001$

opposite extremes. The similarity of the AMF communities from secondary forests with those from primary forests and pastures indicated that AMF communities in secondary forests were in an intermediate transition state. Therefore, although morphospecies richness measurements were not clear enough to separate land uses, changes in morphospecies composition confirmed land use groups and documented the differences in the AMF communities of the six sites compared. Allen et al. (1998) and Alvarez-Santiago (2002) reported a reduction in species richness after forest conversion in young pastures of the Chamela region. Cuenca et al. (1998) have also observed a reduction in AMF diversity in highly disturbed and revegetated sites, when compared to natural communities in Venezuela. Our results support nevertheless the observations of Guadarrama-Chávez et al. (2007) in Oaxaca, Mexico, Johnson and Wedin (1997) in tropical dry forest converted to grassland in Costa Rica, and Picone (2000) in tropical rain forests and old pastures in Nicaragua and Costa Rica where, despite the observed changes in species richness and composition, the AMF communities of forests and pastures were still highly diverse and shared many species. A remarkable finding of our AMF community characterization study was the absence of *Scutellospora* morphospecies in all our samples, given that several species were reported in previous studies (Allen et al. 1998); Aguilar-Fernández 2000; Alvarez-Santiago 2002) in primary forests and pastures of the Chamela region and by Guadarrama-Chávez et al. (2007) in Oaxaca.

The inoculum potential of the different AMF communities was high and similar in all plant species tested, so it seems that in terms of root colonization, the changes in species richness or composition were not important. Water stress limited, as expected, plant development in all plant species tested and mycorrhizal development in some of them as well. There was, however, no indication for adaptation to water stress in any of the plant species or AMF communities. All plants grown in all soils were equally susceptible to the reduction in water availability. Uninoculated plants may have experienced lower water

stress, as they were smaller and had lower leaf area. This could mean that although pastures and secondary forests had shown adequate soil quality (in terms of capacity to support plant growth), good inoculum potential, and diverse AMF communities to establish functional mycorrhizal associations, harsh and dry field conditions might be hampering the development and function of mycorrhizal associations in disturbed sites. Plants in this region may experience weeks without rain and with high temperatures that burn newly established seedlings under field conditions in pastures (Burgos 2004). These conditions prevail also in secondary forests despite the presence of bushes and small trees because of the large areas with no plant cover and no litter layer where the soil is exposed. We reduced water availability in two of our treatments, but we watered regularly to maintain the treatments. It is therefore likely that plants and mycorrhizal fungi experience much stronger water stress when they grow in pastures and secondary forests and that the effects we observed are more pronounced under field conditions with the large variations of natural rain. Such a reduction in mycorrhizal colonization by water stress has been observed by Ryan and Ash (1996) and Al-Karaki et al. (2004) in field-grown wheat. We found no reports of AMF development under water stress conditions for other native plants presumably possessing adaptations to grow in water limiting environments. The mechanism behind the reduction in plant and mycorrhizal colonization development in water-stressed plants is unknown but may be associated to a reduction in photosynthesis as a consequence of stomatal closure to reduce water loss (Ryan and Ash 1996). A reduction in photosynthesis might explain the biomass reductions observed in all plant species but does not explain why mycorrhizal colonization was reduced in some, not all, plant species. The extent and relevance of mycorrhizal development reductions under water stress remains to be explored further and under field conditions.

The protection conferred by mycorrhizal associations against water stress has been widely documented in numerous plant species, most of them crops or ornamentals (Augé 2001) with commercial value. Native plants inoculated with native AMF communities had the same stem water potential as nonmycorrhizal controls in experiment 2 and were equally water stressed when growing with the AMF communities from the six sites in experiment 1. There was therefore no indication for mycorrhizal plants being more hydrated than nonmycorrhizal plants or for plants inoculated with a specific AMF community being more tolerant to water stress.

In the third hypothesis, we predicted that plant species common to all land use types would respond similarly to all AMF communities, whereas plant species found mainly in one land use type would grow better when inoculated with

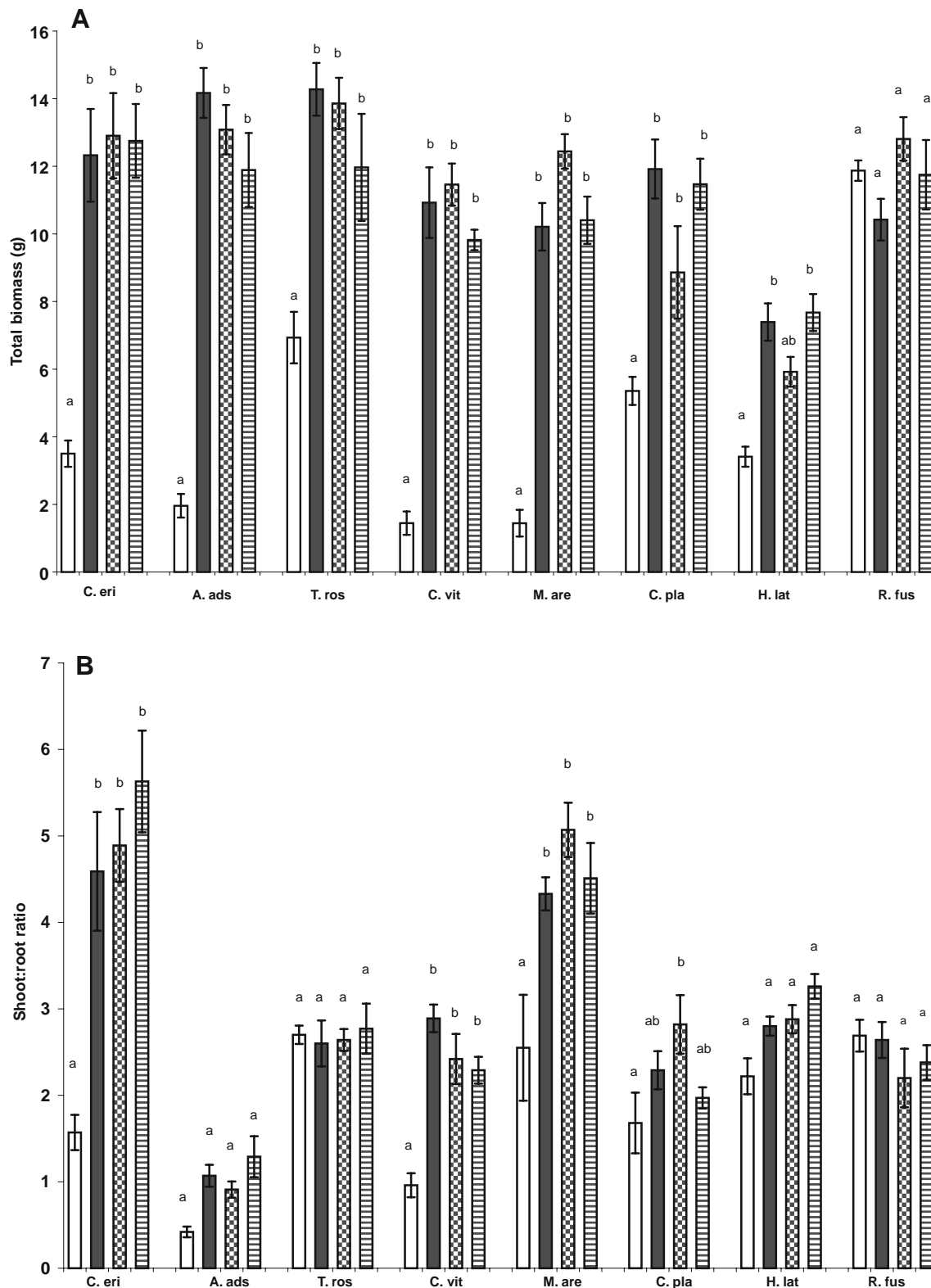


Fig. 2 Experiment 2. Total biomass (a), shoot/root ratio (b), leaf area (c), water potential (d), and mycorrhizal colonization (e), at harvest in seedlings of several plant species from the Chamela dry ecosystem (Mexico). Means (\pm SE, $n=6$) accompanied by the same letter do not differ significantly at $P<0.05$. White bars Nonmycorrhizal treatment, dark bars mycorrhizal with pasture AMF community, horizontal line

bars mycorrhizal with primary forest AMF community. Letters indicate differences among means only within each plant species and not among plant species, to avoid saturation of the figures showing the plant species \times inoculation interaction. Relevant differences among plant species are explained in text

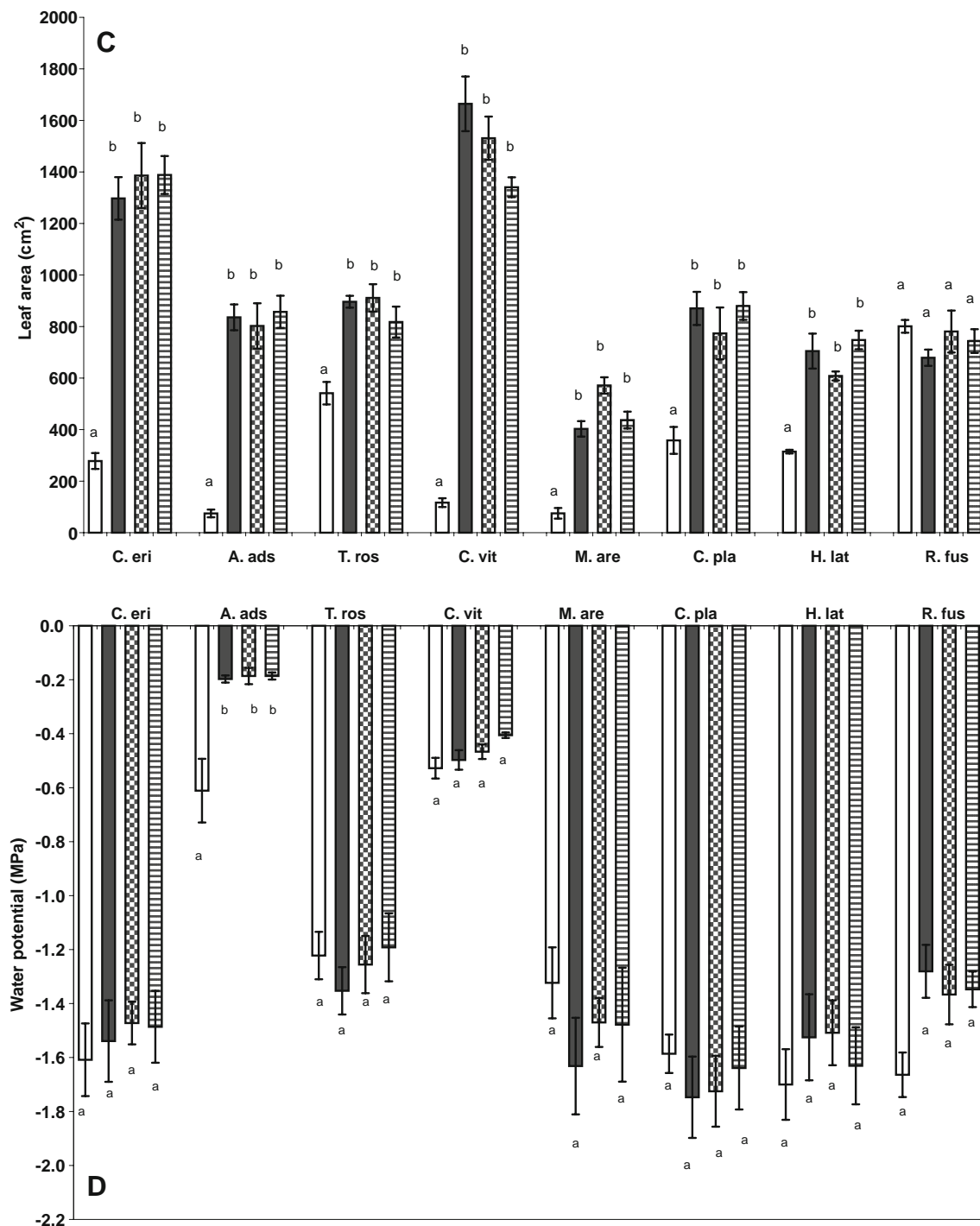


Fig. 2 (continued)

the AMF community of that specific land use type. The results showed though almost identical growth responses with the three AMF communities, indicating that all plant species found functionally compatible AMF species in each inoculum type and the three inocula were equally good at least at the seedling stage. The soil from the secondary forest sites seemed to be a better substrate for plant growth

than primary forest and pasture soils because all plant species, including the nonmycorrhizal species, grew better in secondary forest soils in experiment 1. There were no differences when all plants grew on the same soil and received only a small portion of roots and soil with the three inocula in experiment 2. The fact that in both experiments the nonmycorrhizal species included did not

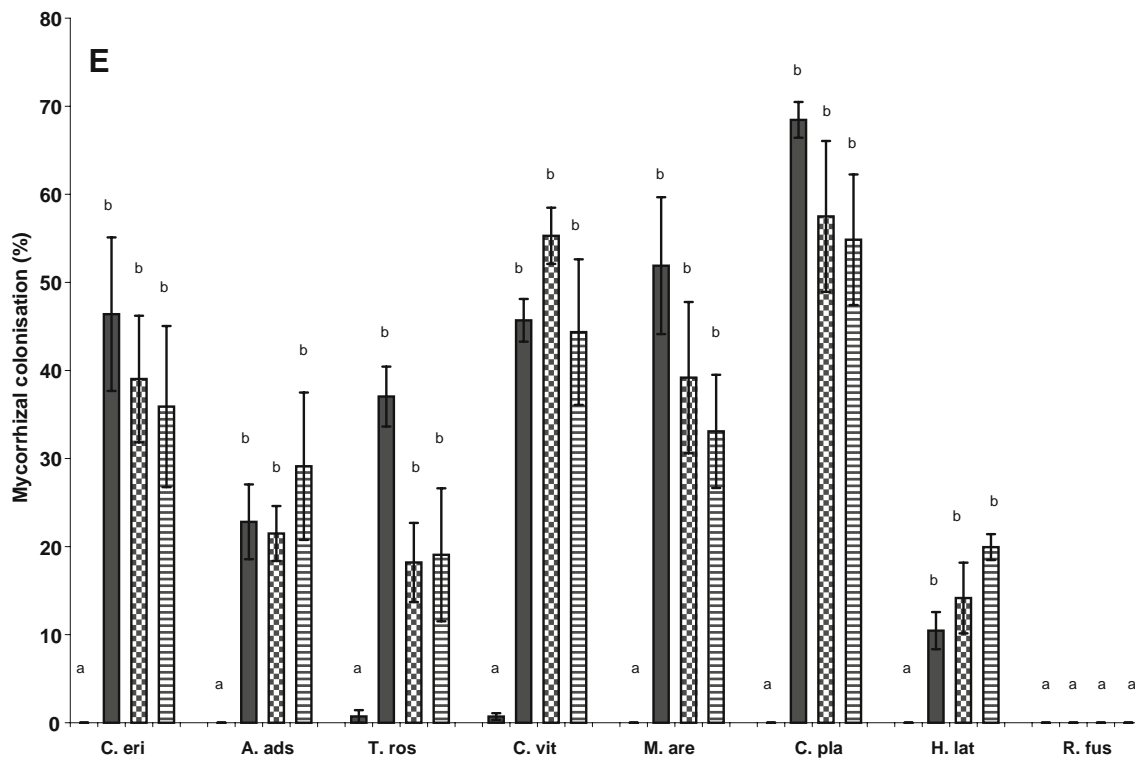


Fig. 2 (continued)

show distinct patterns from the mycorrhizal species in either growth or water relations suggested therefore no confounding effects from the microflora associated to each inoculum.

Asbjornsen and Montagnini (1994), Fischer et al. (1994), Allen et al. (2003), and Allen et al. (2005) have reported preference of certain plant species for inoculation with a specific AMF community in other tropical forests. It was sometimes a preference for the AMF communities from primary forest and sometimes for those from disturbed plots, but indicating some degree of specificity between the plant and fungal combinations tested. It seems that in our context, at least in these early growth stages, the main determinants of early plant and mycorrhizal development were the plant species in question and the availability of water, not the AMF communities. It is more likely that what limits seedling establishment in secondary forests and pastures are the microclimatic conditions that worsen drought and high temperature stress due to the absence of full plant cover and water retention mechanisms in those sites. This was nevertheless a first attempt to explore plant and AMF community compatibility at the seedling stage, and much more work is needed to finally understand how complex mycorrhizal associations evolve under secondary succession in the tropical dry ecosystem. Theoretical models have been proposed for secondary succession in the humid tropics (Janos 1980) where other limitations

prevail and more information is available. Water is clearly a critical factor to explore further before similar models can be suggested for the dry tropics.

Acknowledgments We are grateful to Arturo Jiménez Martínez, Salvador Araiza, Eloy Araiza, Abel Verduzco, Gustavo Verduzco, and Ana Lidia Sandoval Pérez for valuable technical and field assistance. Mr. Ramiro Peña and Araiza family kindly allowed us to work in their pastures and secondary forests. This research was supported by Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación Científica e Innovación Tecnológica, Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT- IN222005).

References

- Aguilar-Fernández M (2000) Impacto de la roza-tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrízicos arbusculares de una selva baja caducifolia. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México
- Al-Karaki G, McMichael B, Zak J (2004) Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* 14:263–269 doi:10.1007/s00572-003-0265-2
- Allen EB, Rincón E, Allen MF, Pérez-Jimenez A, Huante P (1998) Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30:261–274 doi:10.1111/j.1744-7429.1998.tb00060.x
- Allen EB, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest. *Ecol Appl* 13:1701–1717 doi:10.1890/02-5309

- Allen MF, Allen EB, Gómez-Pompa A (2005) Effects of mycorrhizal and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restor Ecol* 13:325–333 doi:10.1111/j.1526-100X.2005.00041.x
- Alvarez-Santiago SA (2002) Efecto de la perturbación en la interacción micorrizica vesículo-arbuscular en un ecosistema tropical estacional. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México
- Asbjornsen H, Montagnini F (1994) Vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculum potential affects the growth of *Stryphenodendron microstachyum* seedlings in a Costa Rican humid tropical lowland. *Mycorrhiza* 5:45–51 doi:10.1007/BF00204019
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42 doi:10.1007/s005720100097
- Borrego-Kim S (1999) Efecto de las micorrizas arbusculares en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas en una selva baja caducifolia. Bachelor Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México
- Brundrett M, Melville L, Peterson L (eds) (1994) *Methods in mycorrhizal research*. Mycologue Publications, Univ. of Guelph, Ontario, Canada
- Burgos A (2004) Estrategia para el abordaje ecosistémico de una investigación en restauración ecológica, aplicada al caso del bosque tropical seco de la región de Chamela. Ph. D. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México
- Burgos A, Maass JM (2004) Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agric Ecosyst Environ* 104:475–481 doi:10.1016/j.agee.2004.01.038
- Cotler H, Durán E, Siebe C (2002) Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In: Noguera F, Vega J, García-Aldrete A, Quesada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, DF Mexico, pp 17–79
- Cuenca G, Andrade Z, Escalante G (1998) Diversity of glomalean spores from natural, disturbed, and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biol Biochem* 30:711–719 doi:10.1016/S0038-0717(97)00191-0
- Fischer CR, Janos DP, Perry DA, Linderman RG, Sollins P (1994) Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica* 26:369–377 doi:10.2307/2389230
- García-Oliva F, Camou A, Maass JM (2002) El clima de la Región Central de la costa del Pacífico Mexicano. In: Noguera F, Vega J, García-Aldrete A, Quesada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, DF Mexico, pp 3–10
- Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet-sieving and decanting. *Trans Br Mycol Soc* 46:235–244
- Guadarrama-Chávez P, Camargo-Ricalde SL, Hernández-Cuevas L, Castillo-Argüero S (2007) Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Bol Soc Bot Mex* 81:133–139
- Guadarrama-Chávez P, Castillo-Argüero S, Ramos-Zapata JA, Camargo-Ricalde SL, Alvarez-Sánchez FJ (2008) Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca Mexico. *Int J Trop Biol* 56:269–277
- Huante P, Rincón E, Allen EB (1993) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* 2:141–145 doi:10.1007/BF00203860
- Janos DP (1980) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12:56–64 doi:10.2307/2388157
- Johnson NC, Wedin DA (1997) Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecol Appl* 7:171–182 doi:10.1890/1051-0761(1997)007[0171:SCNAMD]2.0.CO;2
- Kennard DK, Gould K, Putz FE, Fredericksen TS, Morales F (2002) Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *For Ecol Manag* 162:197–208
- Lott EJ (1993) Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay Region, Jalisco, Mexico. *Occas Pap Calif Acad Sci* 148:1–60
- Lott EJ (2002) Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. In: Noguera F, Vega J, García-Aldrete A, Quesada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, DF Mexico, pp 99–136
- Maass JM (1995) Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, p 468
- Maass JM, Jaramillo V, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera F, Vega J, García-Aldrete A, Quesada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, DF Mexico, pp 525–542
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 115:495–501 doi:10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x
- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32:734–750 doi:10.1646/0006-3606(2000)032[0734:DAOAM]2.0.CO;2
- Romero-Duque LP, Jaramillo VJ, Pérez-Jiménez A (2007) Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *For Ecol Manag* 253:38–47
- Ryan MH, Ash JE (1996) Colonization of wheat in southern New South Wales by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi is significantly reduced by drought. *Aust J Exp Agric* 36:563–569 doi:10.1071/EA9960563
- Schenck NC, Pérez Y (1990) *Manual for the identification of VA Mycorrhizal fungi*. Synergistic Publications, USA
- Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic, UK
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol Conserv* 94:133–142 doi:10.1016/S0006-3207(99)00188-3