



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**LA IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES  
PARA LAS PLANTAS DE HUMEDAL. RESPUESTA DE *LAGUNCULARIA  
RACEMOSA* A LA INOCULACIÓN CON HONGOS MICORRIZÓGENOS  
ARBUSCULARES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**THAI KHAN RAMÍREZ VIGA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MÉRIDA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
**DR. JOSÉ ALBERTO RAMOS ZAPATA**  
CAMPUS DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS, UADY

**TUTORA INVITADA: DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**LA IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES  
PARA LAS PLANTAS DE HUMEDAL. RESPUESTA DE *LAGUNCULARIA  
RACEMOSA* A LA INOCULACIÓN CON HONGOS MICORRIZÓGENOS  
ARBUSCULARES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**THAI KHAN RAMÍREZ VIGA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MÉRIDA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
**DR. JOSÉ ALBERTO RAMOS ZAPATA**  
CAMPUS DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS, UADY

**TUTORA INVITADA: DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO  
OFICIO FCIE/DAIP/122/2022  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **17 de enero de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **RAMÍREZ VIGA THAI KHAN** con número de cuenta **513014521** con la tesis titulada: “La importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares para las plantas de humedal. Respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares.”, realizada bajo la dirección del (la) **DR.FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA:**

Presidente: **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ**  
Vocal: **DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN**  
Vocal: **DR. NOÉ MANUEL MONTAÑO ARIAS**  
Vocal: **DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO**  
Secretario: **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
“**POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU**”  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 04 de mayo de 2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante los estudios de posgrado en la institución antes nombrada. Por el financiamiento brindado, a los proyectos: Enseñanza de las metodologías para establecer las bases ecológicas de la restauración y conservación de humedales costeros PAPIME-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la enseñanza), PE204012; Diversidad vegetal y fúngica del sistema lagunar de la Carbonera, Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la costa norte de Yucatán CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad), JF078; Bases metodológicas para la restauración ecológica de ecosistemas costeros: de las dunas a los humedales PAPIME-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la enseñanza), PE207216; Consideraciones bioecológicas para establecer zonas prioritarias para la conservación de la biodiversidad costera de Yucatán PAPIIT-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica), IN219515; Diversidad funcional y diversidad taxonómica de la comunidad de peces que habita en el sistema de humedales de la costa norte de Yucatán PAPIIT-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica), IN220318.

A mi tutor principal Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara, y a los miembros de mi comité tutor la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez, a la Dra. Silvia Castillo Argüero y al Dr. José Alberto Ramos Zapata, por brindarme espacios de laboratorio, vivero y oficina para el desarrollo de la investigación y por su guía durante el mismo.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mis jueces del examen de candidatura Al Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán, la Dra. Silvia Castillo Argüero, la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, el Dr. Guillermo Pedro Ángeles Álvarez y el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, cuyas sugerencias enriquecieron esta investigación.

Al Dr. Ramiro Aguilar por su colaboración en el desarrollo del meta-análisis. Al Dr. Héctor Estrada Medina y la maestra Mariana López del laboratorio de análisis de suelos, plantas y agua LASPA del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán UADY, por el espacio y apoyo para el procesamiento de muestras. Al Dr. Santiago Capella Vizcaíno y la M. en C. Korynthia López Aguiar del laboratorio de Isótopos Estables de la Unidad de Química (Facultad de Química, UNAM) en la Unidad Académica de la UNAM en Yucatán, por el espacio y apoyo para el procesamiento de muestras. Al Dr. René Garruña Hernández por su apoyo en la toma de parámetros fotosintéticos. Al M. en C. Ignacio Gorostegui por su apoyo con la técnica de desinfección de propágulos y sustrato experimental. A la M. en C. Maribel Badillo Alemán por su apoyo técnico y administrativo en la UMDI-Sisal UNAM. Al M. en C. David Salinas Torres por su apoyo técnico en el uso de la sala audiovisual de la Facultad de Ciencias UNAM.

A mis tutores, por acompañarme con apoyo, conocimiento, espacios, materiales, recursos y paciencia en el desarrollo de este proyecto. Al Dr. Estrada por abrirme las puertas de su laboratorio y de sus clases, por su invaluable apoyo en el procesamiento de muestras y por su trato siempre amable. A Korynthia por todo su apoyo con la ardua labor de procesamiento de muestras. Gracias por su amistad.

A los miembros del comité sinodal, pues sus sugerencias contribuyeron enormemente a la calidad de esta investigación: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, Dr. Juan Servando Núñez Farfán, Dr. Noé Manuel Montaña Arias, Dra. Mayra Elena Gavito Pardo, Dra. Silvia Castillo Argüero.

A Ana Laura por todo su apoyo en campo y laboratorio, compañía y aventuras, te quiero y te extraño siempre. A Nico, por ser incondicional y un gran amigo, por acompañarme al campo, al vivero, al laboratorio, a vivir a Sisal, a pasear, a comer chicharra y por tantas risas. A Yeni, Rosario y Diego por toda su ayuda en campo y vivero. A Esperanza, Katia, Manuel, Bélica y Tomás por todo su apoyo en las extenuantes jornadas de trabajo, son increíbles. Al Dr. Luis Salinas por todo su apoyo en campo. A Carmen y a todos los técnicos, tesisistas e investigadores del cuerpo de Ecología Tropical de CCBA UADY por hacer amenas las estancias y el trabajo. A los tesisistas de la UMDI-Sisal UNAM por hacer ameno el día a día en Sisal. A la M. en C. Maribel por llevarme a Sisal tantas veces, los ánimos y las charlas tan gratificantes. Gracias a todos por su amistad.

A mi madre por ser incondicional, por amarme y apoyarme en espíritu y cuerpo, abrazarme, darme ánimos, cuidar los experimentos y ser mi sostén.

A Quetzalcóatl por ser mi compañero de vida y de aventuras, por todo su apoyo, amor y paciencia. Te amo.

A mis tíos Dolores y Rodrigo por todo su cariño y apoyo.

A Jahzeel por estar siempre, por escucharme y leerme atenta y darme aliento en los momentos difíciles y acompañamiento en los momentos felices. A Carolina y Antonio, por hacer hermosa la estancia lejos de casa, no lo hubiera logrado sin ustedes. A Penélope por las tardes de charla. A May, a José y a Oli por todo su apoyo, por los ánimos y las charlas de tesis de docentes.

Les llevo en el corazón, siempre.



## **DEDICATORIA**

Para Aketzalli. Con esfuerzo y perseverancia ningún sueño es demasiado grande. Te amo.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
1. INTRODUCCIÓN .....	3
2. OBJETIVOS .....	7
<b>CAPÍTULO I. Capacidad de respuesta y respuesta de <i>Laguncularia racemosa</i> a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos .....</b>	<b>8</b>
Resumen .....	8
I.1. Antecedentes .....	9
I.2. Objetivos.....	22
I.3. Hipótesis .....	22
I.4. Materiales y métodos .....	22
I.5. Resultados .....	35
I.6. Discusión .....	51
I.7. Conclusiones .....	58
I.8. Referencias bibliográficas.....	59
<b>CAPÍTULO II. Respuesta de <i>Laguncularia racemosa</i> a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares autóctonos .....</b>	<b>71</b>
Resumen .....	71
II.1. Antecedentes .....	72
II.2. Objetivos.....	75
II.3. Hipótesis .....	75
II.4. Materiales y métodos .....	76
II.5. Resultados .....	79
II.6. Discusión .....	83
II.7. Conclusiones .....	84
II.8. Referencias bibliográficas .....	85
3. DISCUSIÓN GENERAL .....	91
4. CONCLUSIÓN GENERAL .....	94
5. PERSPECTIVAS .....	94
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	95
7. ANEXOS .....	100

## RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) se encuentran ampliamente distribuidos en los humedales. Los humedales son ecosistemas de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres, en los que el agua se puede hallar estacionada o fluyendo sobre la superficie del suelo. La presencia de los HMA en los humedales sugiere que son importantes en términos ecológicos, pero su función aún no se comprende con claridad. Con el objetivo de determinar de manera cuantitativa la importancia de la asociación micorrizica arbuscular para las plantas de humedal en condiciones controladas y en particular para el mangle verdadero *Laguncularia racemosa*, este trabajo se dividió en fases, la primera, presentada en la sección de anexos, consiste en un meta-análisis que explora en efecto de los HMA sobre las plantas de humedal con las que se asocian en condiciones experimentales; la segunda fase, presentada como el capítulo I de este documento, consistió en dos experimentos cuyo objetivo fue determinar la capacidad de respuesta y la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA alóctonos, bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua, salinidad y adición de fósforo; la tercera fase, presentada como el capítulo II de este documento, consistió un experimento cuyo objetivo fue evaluar la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. El meta-análisis tuvo, como resultado principal, que las plantas de humedal obtienen beneficios significativos de asociarse con hongos micorrizógenos arbusculares y en qué atributo vegetal se reflejen los mismos, así como su magnitud, depende de la identidad del hospedero, la adición de fósforo y la disponibilidad de agua en el sustrato. En los tres experimentos desarrollados, bajo algunas condiciones experimentales, se observó beneficio en concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales, pero en otras se observó una reducción, que con probabilidad fue promovida por las condiciones de escasa fertilidad bajo las cuales fueron desarrollados dichos experimentos. También se registró un incremento en biomasa en algunas condiciones experimentales para las plantas inoculadas. En condiciones de inundación intermitente se registró una concentración de 21% más fósforo inorgánico en los tejidos de las plantas (acompañada de un incremento del 20% en longitud de raíz y una disminución de 3% en la concentración de nitrógeno) inoculadas con HMA de origen autóctono; en las mismas condiciones de riego, pero con HMA alóctonos, se registró una concentración de 5% más nitrógeno. En condiciones no inundadas se registró que las plantas inoculadas con HMA alóctonos, generaron un 60% más altura que las plantas no inoculadas del mismo tratamiento. La condición “micorriza:inundación:sal” resultó en una concentración casi del 400% más fósforo inorgánico que la condición “no micorriza:no inundación:no sal”, con una resultante altura 46% mayor en las plantas (pero una reducción del 48% en la concentración de nitrógeno). En todos los experimentos (pero no en todos los tratamientos) se registró un incremento en la eficiencia de uso de agua de las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas, de una magnitud variable según las condiciones experimentales. Se concluye que los hongos micorrizógenos arbusculares son simbioses eficaces de las plantas que se desarrollan en los humedales, siendo la especie de mangle *Laguncularia racemosa* responsiva a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares, tanto de origen alóctono, como de origen autóctono. La respuesta que *L. racemosa* a la asociación con los HMA, fluctuó dependiendo de la propia variación de las condiciones en el sustrato donde se desarrollaron los simbioses, expresando una respuesta más favorable en unas condiciones que en otras.

## ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are widely distributed in wetlands. Wetlands are transition ecosystems between aquatic and terrestrial systems, in which the water can be found static or flowing on the soil surface. The AMF presence in wetlands suggest that they are important in ecological terms, but their function is not yet clearly understood. With the objective of determining quantitatively the arbuscular mycorrhizal association importance for wetland plants in controlled conditions, and in particular for the true mangrove *Laguncularia racemosa*, this thesis was divided in three stages, the first consisted in a meta-analysis that explores the AMF effect on wetland plants which they associate with on experimental conditions; the second stage, presented as Chapter I in this document, consisted in two experiments, whose objective were to determine *L. racemosa* responsiveness and response to allochthonous AMF inoculation under distinct water availability, salinity, and phosphorus addition conditions; the third stage, presented as Chapter II, consisted in one experiment, which objective was to determine *L. racemosa* response to autochthonous AMF inoculation. The meta-analysis showed as main result that wetland plants obtain significative benefits as result of associating with the AMF; in which vegetal attribute be those observed, as well as their magnitude, depends on the host identity, the phosphorous addition and substrate water availability. In the three developed experiments it was observed, under some experimental conditions, a tissue nutrient concentration benefit, but under others it was observed a reduction, which likely was promoted by the scarce soil fertility under which the experiments were developed. Also, in inoculated plants, it was observed biomass increase in some experimental conditions. Under non-permanent flooding, allochthonous AMF inoculated plants showed a 21% increase in inorganic phosphorus (Pi) concentration (accompanied with a 20% increase on root length, and a reduction of 3% in N concentration); under the same water availability conditions, it was observed a 5% less N concentration. In non-flooded conditions, in plants inoculated with autochthonous AMF, it was observed a 60% heigh increase and 30% root length increase, in comparison with non-inoculated plants. The condition “mycorrhizal:flooded:saline” resulted on almost a 400% increase on Pi uptake in comparison with the condition “non-mycorrhizal:non-flooded:non-saline”, along with a 46% of plant heigh increase (but a 48% reduction in N concentration). In all the experiments (but not on all treatments) water use efficiency increased for the mycorrhiza inoculated plants was registered, in comparison with the non-inoculated, with a variable magnitude depending on the experimental conditions. It is concluded that the AMF are effective symbionts for wetland plants, being the true mangrove *Laguncularia racemosa* responsive to inoculation with AMF, both from allochthonous and from autochthonous origin. The response expressed by *L. racemosa* to the association with AMF fluctuated depending on the own substrate conditions in which both symbionts developed, expressing a more favorable response in some than in other conditions.

# **La importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares para las plantas de humedal. Respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares**

## **1. INTRODUCCIÓN**

La micorriza arbuscular es una asociación simbiótica que se forma entre la mayoría de las plantas vasculares y hongos del phylum Glomeromycota, siendo estos últimos, simbiontes obligados. De esta asociación, los hongos se benefician con la obtención de carbohidratos producto de la fotosíntesis y las plantas se benefician en más de un sentido (Smith y Read 2008). Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) ejercen una profunda influencia sobre la fisiología de la planta, mejorando su estatus nutricional (principalmente por la toma incrementada de P, N, S, K<sup>+</sup>, Zn, Cu, Fe, Mn), su resistencia a estresores bióticos y abióticos tales como patógenos, metales pesados, sequía y salinidad, lo cual se refleja favorablemente en su crecimiento y adecuación (Smith y Read 2008; Augé 2004; Pozo y Azcón-Aguilar 2007; Azcón-Aguilar et al. 2009; Porcel y Ruiz-Lozano 2012; Berruti et al. 2016). Los mecanismos a través de los cuales los HMA incrementan la tolerancia al estrés en sus hospederos aún están siendo elucidados (Berruti et al 2016), pero es reconocido que parte de los beneficios que las plantas obtienen de la asociación se derivan del incremento en la toma de fósforo (Mullen y Schmidt 1993; Smith et al 2011; Lopez de Andrade et al. 2015). Por ello una manera de identificar qué tan responsiva es una especie a la asociación bajo distintos niveles de disponibilidad de fósforo es evaluar el crecimiento de individuos inoculados con HMA, en comparación con individuos no inoculados (Janos 2007). Asimismo, se puede conocer qué tan dependiente es de la asociación micorrizica evaluando a qué nivel de fósforo en el suelo ésta genera un crecimiento y producción máximos (Menge et al 1978; Habte y Byappanahalli 1994; Siqueira y Saggin-Júnior 2001).

Además del crecimiento y la producción de estructuras reproductivas, el beneficio que las plantas reciben al estar asociadas con los HMA se puede observar en otros atributos vegetales y se ha cuantificado y contrastado bajo distintas condiciones ambientales (Wang et al 2010; Tapia-Goné et al 2010; López de Andrade et al 2015) y para distintas especies vegetales (González y Cuenca 2008; Xie et al 2014; Sarkar et al 2015). Para evaluar dicho beneficio se establecen experimentos bajo condiciones controladas que miden el contenido de nutrientes en los tejidos (Sarkar et al 2016), el desempeño fotosintético y de intercambio de gases (Hajiboland et al 2015) y el crecimiento (Porcel et al 2015) de las plantas inoculadas con HMA, en comparación con plantas no inoculadas. Estos ensayos se denominan experimentos de efectividad de la inoculación con HMA o experimentos de respuesta de la planta de interés a la inoculación.

Aunque esta simbiosis micorrizica arbuscular es citada en los libros de texto como un claro ejemplo de mutualismo y las plantas a menudo sí obtienen beneficio de esta asociación, la interacción puede verse, desde la perspectiva de la estequiometría de C:P:N, como un continuo de respuestas posibles. De los estudios de efectividad y de las observaciones de comportamiento en los distintos sistemas naturales, ha derivado la hipótesis de que el beneficio que obtienen las distintas especies de HMA y las distintas especies de plantas que se asocian, no es siempre óptimo, si no que se benefician en diferentes grados (Johnson 2010; Hoeksema et al. 2010).

Las plantas y los HMA, al encontrarse asociados, ejercen fuerzas recíprocas selectivas a través del intercambio de recursos. De acuerdo con Johnson (2010), el balance de la

asociación de intercambio que es la micorriza es definido por el grado de beneficio que cada simbionte recibe y el costo que le representa estar asociado. Dependiendo de esto, la asociación micorrízica puede hallarse en distintos puntos de interacción que van desde el mutualismo (punto óptimo, en el que los costos no exceden los beneficios) hasta el parasitismo (donde uno de los simbiontes recibe desproporcionadamente más beneficios de los que entrega). Estos costos y beneficios están relacionados con los requerimientos de cada simbionte y su habilidad de adquirir recursos, características que a su vez varían dependiendo de dos aspectos (Johnson 2010): la identidad de los simbiontes implicados (y como parte de dicha identidad, su dependencia micorrízica) y el ambiente.

Hoeksema et al. (2010) señala que el comportamiento parasitario de los HMA puede ser inducido ambiental o genotípicamente durante alguna etapa del desarrollo y que las características morfológicas, fenológicas y fisiológicas de los simbiontes influyen sobre el funcionamiento de las micorrizas a escala individual. También resultan mediadores de dicho funcionamiento elementos externos a la micorriza tales como los factores bióticos y abióticos en la rizósfera, la comunidad y el ecosistema. Desarrollar y probar modelos cuantitativos del funcionamiento de la micorriza, requiere manipulaciones experimentales y mediciones creativas. Una mayor comprensión de cómo funcionan las micorrizas en los sistemas naturales complejos es un pre-requisito para manejarlas en agricultura, silvicultura y restauración (Hoeksema et al 2010).

La interacción micorrízica arbuscular se encuentra ampliamente distribuida en los ecosistemas terrestres (Golubski 2002) y se ha encontrado que también en los humedales (Hoefnagels et al. 1993; Miller 2000; Sengupta y Chaudhuri 2002; D'Souza y Rodrigues 2013a). Los humedales son ecosistemas de transición entre el medio terrestre y el acuático, en los cuales el agua subterránea se halla a menudo a nivel de la superficie o el suelo está cubierto por aguas someras (Kent 2001). La inundación es el factor que tienen en común todos los humedales, pero algunos presentan otras características ambientales que contribuyen a hacerlos un ambiente extremo (Pezeshki 2016). Entre dichos factores se pueden encontrar la sequía temporal, la salinidad y las temperaturas extremas. Los manglares, por ejemplo, por lo general presentan las cuatro características (Pezeshki 2016).

La disponibilidad de nutrientes en los humedales suele ser limitada debido a la inundación y las condiciones anóxicas derivadas de ésta (Pezeshki 2016) y a pesar de las adaptaciones con las que cuentan las especies de los humedales, muchas pueden experimentar numerosas toxicidades y deficiencias (e.g. para las plantas, las condiciones en los suelos inundados pueden conducir a la inhibición de la absorción de nutrimentos y el transporte debido a disfunción o incluso muerte de la raíz) (Armstrong et al. 1996; Pezeshki 2001; Pezeshki and DeLaune 2012; Pezeshki 2016). Aún cuando el ambiente de los humedales puede aparentemente llegar a ser hostil para los HMA debido a su sustato inundable (Sharma y Johri 2002), se ha registrado que éstos son capaces de entregar beneficios a sus hospederos de humedal (Eberl 2011; Liu et al 2014), así que, a pesar del ambiente estresante que representan los humedales, los HMA son un aliado potencial para lidiar con la escasez de nutrimentos. Por otro lado, ya se ha registrado que los HMA son capaces de entregar beneficios bajo condiciones de salinidad (Xie et al 2014) y aliviar el estrés salino a sus hospederos de humedal (Porcel et al 2015).

Globalmente, los humedales se hallan en todos los climas, desde los tropicales hasta la tundra, cubriendo alrededor del 6% de la superficie de la tierra, e incluyen esosistemas como los pantanos, las marismas (saladas y de agua dulce), los humedales riverinos y estuarios y los manglares (Kent 2001; Moore 2006; Reddy y DeLaune 2008). Los humedales son muy

importantes porque: (1) juegan un papel único en la regulación de los ciclos biogeoquímicos, (2) representan algunos de los ecosistemas más productivos de la tierra (pudiendo superar a los ecosistemas terrestres y acuáticos), (3) mantienen biota en diversas formas y (4) sirven como filtros que procesan los contaminantes de la escorrentía terrestre y la deposición atmosférica (Keddy 2000; Kent DM 2001; Reddy y DeLaune 2008).

Los humedales son ecosistemas complejos, pues las funciones en estos sistemas (e.g. biodegradación de los compuestos orgánicos, ciclaje de elementos, intercambio atmosférico, capacidad de procesamiento e incluso la respuesta de las plantas) están dirigidas por muchos procesos físicos, químicos y biológicos. A su vez, se caracterizan porque en sus suelos o sedimentos puede hallarse un amplio intervalo de condiciones, desde fuertemente reductoras (anaeróbicas) hasta oxidantes (aeróbicas), a diferentes escalas tanto espaciales como temporales (Reddy y DeLaune 2008).

El presente estudio se aborda con la perspectiva de que en los ecosistemas fluctuantes que son los humedales, el beneficio que las plantas reciben de los HMA con los que se asocian también es variable y dependiente de las condiciones de inundación, fertilidad y salinidad en el sustrato, así como de la identidad de los simbiontes. En búsqueda de patrones generales de la respuesta de las plantas de humedal a la asociación micorrízica arbuscular y de cómo pueden variar los resultados de tales estudios dependiendo de la manipulación de los factores físicos y químicos del sustrato, se realizó un meta-análisis de los estudios de efectividad micorrízica realizados en laboratorio bajo condiciones controladas (experimentos de maceta) con plantas de humedal. Por otro lado, se seleccionó al mangle verdadero *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn y se estableció una serie de experimentos con condiciones edáficas variables. para determinar su capacidad de respuesta y su respuesta a la inoculación con HMA. Las condiciones de los experimentos mismas que pretendieron aproximarse a algunas de las condiciones en las que naturalmente se puede hallar a esta especie. *L. racemosa* fue seleccionada para llevar a cabo el estudio debido a su amplia distribución en las regiones del Caribe, América y África occidental (Spalding et al. 2010) y su capacidad para albergar HMA en condiciones naturales (Martínez-Hernández et al. 2021).

Los humedales y en particular los manglares, se hallan fuertemente impactados en el mundo y en México, debido principalmente al cambio de uso de suelo, la contaminación y la sobreexplotación de sus recursos (Ramsar 2006, Gardner et al 2015; Valderrama-Landeros et al 2017). Existen distintas estrategias de restauración para los ecosistemas de manglar: a) tomar propágulos ya establecidos de otras zonas y reubicarlos en el área afectada, b) rehabilitar elementos del ecosistema que impiden su regeneración natural y luego dejar que los propágulos lleguen solos y c) establecer viveros para la producción de propágulos (Reese s. f.). La rehabilitación de los bosques tropicales degradados seguida de la inoculación con HMA tiene el potencial de restaurar funciones ecosistémicas importantes (agregación del suelo, transporte de agua y nutrientes entre individuos vegetales a través de la red fúngica subterránea, mantenimiento de la diversidad vegetal y microbiana, sumidero de carbono, amortiguamiento de perturbaciones) (Gafur 2014).

La producción de plántulas en vivero ha sido la actividad dominante para la restauración de los manglares (Reese s. f.). La rápida producción en viveros de plántulas de buena calidad, destinadas a tales actividades es importante, de modo que el uso de plántulas vigorosas para reforestar vastas áreas de bosques tropicales es la clave del éxito en la reforestación y aforestación (Tawaraya y Turjaman 2014). Las tasas de supervivencia de las plántulas inoculadas con HMA, pueden ser mayores que las de aquellas que no son inoculadas (Tawaraya y Turjaman 2014), convirtiendo al manejo de la asociación micorrízica arbuscular

en una estrategia para la optimización de los programas de reforestación. Este potencial existe también para las áreas de manglar.

Dada la escasez de información acerca del funcionamiento de los HMA en los sistemas acuáticos y semiacuáticos, este trabajo intenta responder la siguiente pregunta: ¿cuál es el impacto potencial que los HMA pueden tener en las plantas de humedal? Por lo que el trabajo de investigación se dividió en tres etapas, mismas que se describen a continuación.

La primera fase, presentada por requisitos de empaque en la sección de anexos (ANEXO 1), consiste en un meta-análisis que explora en efecto de los HMA sobre las plantas de humedal con las que se asocian en condiciones experimentales. En este artículo se ahonda en la relevancia de los humedales y de los HMA como parte de estos ecosistemas, además, se detallan las diferentes condiciones edáficas que dominan este tipo de ecosistemas y cómo responden las plantas y los HMA a tales condiciones. Finalmente, de acuerdo a los resultados del estudio, se discuten los distintos atributos vegetales a través de los cuáles se puede evaluar el efecto de los HMA sobre sus hospederos en condiciones experimentales y cuál es la respuesta general de las plantas de humedal que se han evaluado en tales condiciones, a la fecha.

La segunda fase de la investigación, que se presenta en este documento como primer capítulo, profundiza en los ecosistemas de manglar y la fluctuación de su ambiente edáfico, así como la potencial respuesta de los HMA y por tanto de la asociación micorrízica a distintas condiciones en el mismo. En este capítulo se presentan dos experimentos cuyo objetivo fue determinar la capacidad de respuesta y la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA alóctonos, bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua, salinidad y adición de fósforo.

En la tercera fase de la investigación, que se presenta en este documento como segundo capítulo, se aborda el conocimiento hasta la fecha del papel de los HMA en los manglares y la relevancia de los HMA de origen autóctono, y se presenta un experimento cuyo objetivo fue evaluar la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. Los resultados son discutidos al final del capítulo con perspectiva de potencial de uso de esta simbiosis en los esfuerzos de restauración. Al final del presente trabajo se presenta una discusión general de los resultados, así como la conclusión global.



## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

Determinar de manera cuantitativa la importancia de la asociación micorrízica arbuscular para las plantas de humedal en condiciones controladas y en particular para el mangle *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.

### **2.2. Objetivos particulares**

- Determinar a través de un meta-análisis el efecto de la micorriza arbuscular sobre las plantas de humedal en experimentos de maceta.
- Determinar la capacidad de respuesta de *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn a la inoculación de hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos, bajo tres niveles de adición de fósforo.
- Determinar la respuesta de *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn a la inoculación con HMA alóctonos y autóctonos bajo distintas condiciones de adición de fósforo, salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato, en términos de adquisición de nutrimentos, parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases e incremento de biomasa.

## **CAPÍTULO I. Capacidad de respuesta y respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos**

### **RESUMEN**

La micorriza arbuscular, prevalece en los ecosistemas de manglar y es de gran importancia para las plantas que se establecen en estos sistemas. En los diferentes ensayos que se han realizado en plantas de humedal, se ha encontrado que hay condiciones en las que los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) entregan mayor cantidad de beneficios que en otras. Se sabe que el beneficio que las plantas reciben de la asociación micorrízica arbuscular varía de acuerdo con las condiciones abióticas del ecosistema y la identidad de los simbioses. Dado que los manglares se hallan sometidos a condiciones de inundación y generalmente reciben influencia de la marea, son sistemas muy dinámicos. El presente trabajo se aborda desde la perspectiva de que, así como el ambiente de los manglares fluctúa, el balance de la asociación micorrízica arbuscular fluctuará también, siendo de mayor beneficio en algunas condiciones ambientales que en otras, según la disponibilidad de elementos de intercambio mutualista (agua y nutrientes del hongo a la planta y carbono de la planta al hongo) y de la capacidad que tengan ambos simbioses para proporcionar estos elementos (de acuerdo a los estresores ambientales y a la identidad del simbiote). Para probar la hipótesis de que *L. racemosa* sería responsiva a la inoculación y presentaría un beneficio de ser inoculada con HMA observable en la concentración de nutrientes en sus tejidos, en parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases, y en su biomasa, se establecieron dos experimentos de efectividad con los que a su vez se pretendió dar respuesta a las siguientes interrogantes: ¿cuál es la respuesta del mangle *Laguncularia racemosa* a la asociación con HMA bajo distintas condiciones de humedad, salinidad y fósforo en el sustrato? ¿cuál es la capacidad de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo tres escenarios de adición de fósforo? y ¿cuál es el porcentaje de colonización radical y la densidad de esporas de los HMA asociados a *L. racemosa* en condiciones experimentales y bajo distintos niveles de saturación de agua, salinidad y fósforo en el sustrato? Los experimentos establecidos fueron los siguientes: un experimento con condiciones contrastantes de saturación de agua y salinidad en el sustrato y un experimento con adición diferencial de fósforo, en ambos el tratamiento de inoculación estuvo conformado por HMA de origen alóctono. Los HMA se asociaron con *L. racemosa* en todas las condiciones probadas: inundación y no inundación, con y sin adición de NaCl. *L. racemosa* resultó una especie responsiva a la inoculación con HMA de origen alóctono en las condiciones de adición de fósforo probadas. El desempeño de las plantas dependió de una compleja interacción del nivel de disponibilidad de agua en el sustrato, la salinidad y la inoculación con HMA. *L. racemosa* expresó una respuesta favorable a la inoculación a través del incremento en la eficiencia de uso de agua en condiciones de inundación intermitente, y en la concentración de nitrógeno en sus tejidos en condiciones “no inundadas y sin salinidad”. En las últimas condiciones se registró un incremento en altura en las plantas inoculadas. Por otro lado, se registró una mayor concentración de fósforo inorgánico en los tejidos y longitud de raíz en la condición “inundación:sal:micorriza”, en comparación con la de “no inundación:no sal:no micorriza”. Los resultados de esta investigación indican que, la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA en condiciones edáficas diferenciales, como lo son los dinámicos suelos de los manglares, fluctúa, siendo de mayor beneficio en algunas condiciones que en otras, siendo de relevancia las condiciones de fertilidad, la disponibilidad de agua y la salinidad en el sustrato.

## I.1. ANTECEDENTES

### I.1.1. El ecosistema de manglar

Los manglares se encuentran en la transición tierra-agua en las costas tropicales y subtropicales (Moreno-Casasola et al. 2006; Spalding et al. 2010), por lo que el sustrato en el cual se establecen las plantas se encuentra temporal o permanentemente inundado (Tomlinson 1986) y típicamente con influencia de salinidad. La inundación agota el oxígeno de los suelos a través del desplazamiento del aire y ralentiza su difusión de la atmósfera hacia el suelo (Jackson y Armstrong 1999), esto representa un factor de estrés para la biota que se establece en estos hábitats (Evans 2003). En las especies vegetales adaptadas a la inundación, entre ellos los mangles verdaderos, el riesgo de asfixia es minimizado por vías internas de transporte de bajo impedimento, conformado por un tejido vegetal continuo que contiene espacios de gas agrandados, este tejido se denomina aerénquima (Evans 2003). Este permite que las partes de la planta mejor aireadas sean usadas como ventilas remotas para el beneficio de los órganos inundados (Jackson y Armstrong 1999).

Las concentraciones elevadas de salinidad, son dañinas para la mayoría de las plantas (Aggarwal et al. 2012) debido a: (a) estrés osmótico, (b) toxicidad de los iones y (c) desbalance nutrimental (Tomlinson 1986; Asghari 2004; Shi et al. 2005; Evelin et al 2009; Hammer et al. 2011; Aggarwal et al. 2012; Garg y Pandey 2015). La salinidad es definida como la concentración de sales minerales disueltas, presentes en suelos y aguas, que consisten en electrolitos de cationes y aniones, siendo los principales cationes  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{K}^+$  y los principales aniones  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$  y  $\text{NO}_3^-$  (Aggarwal et al. 2012). El agua del mar comprende aproximadamente 35 g/l de sal (Hogarth 2010).

Al estar restringidos a los hábitats intersticiales, los mangles se ven sometidos a un ambiente donde el agua en el sustrato suele poseer una salinidad de 17.0–36.4 ppm (partes por mil, equivalentes a una concentración de 17.0–36.4 g/l de sal) (Wu et al. 2008) y hasta más del doble de la salinidad típica del agua marina (Hogarth 2010). Los mecanismos principales de los que se valen los mangles para hacer frente a la salinidad son: (a) exclusión de sales por parte de las raíces (Tomlinson 1986; Hogarth 2010); (b) eliminación del exceso de sal por secreción (Tomlinson 1986; Osborne y Berjak 1997); y (c) tolerancia a altas concentraciones de sal en los tejidos. (Hogarth 2010; Parida y Jha 2010). De acuerdo con los diferentes mecanismos de los que los mangles se valen para tolerar la salinidad, son clasificados como: excluidores, excretores o acumuladores de sal (Parida y Jha 2010).

Los ecosistemas de manglar son ambientes complejos, pues en ellos coexisten elementos de ecosistemas marinos y terrestres, variables topográficas, edáficas y climáticas cambiantes o fluctuantes, así como ciclos recurrentes y eventos infrecuentes (cataclismos) (Tomlinson 1986). Por un lado, al hallarse en las zonas costeras, los recursos bióticos y abióticos son altamente variables en respuesta de los dinámicos procesos costeros; y por otro lado, el agua dulce de tierra adentro forma sistemas de ríos que fluyen hasta el bosque de manglar, contribuyendo a la deposición de cantidades substanciales de materia suspendida, nutrimentos, metales pesados y otros compuestos (Shak et al. 2013). En los manglares se mezclan el agua dulce de tierra adentro (ríos superficiales y subterráneos) con el agua salada del océano (Shak et al. 2013).

Los suelos en los bosques de manglar se caracterizan por una combinación de varios factores físicos, químicos y biológicos que varían considerablemente entre los diferentes sitios de manglar (Hossain y Nuruddin 2016). La elevación del terreno y el clima juegan un papel

importante en la dinámica de estos ecosistemas: la salinidad y la hidrología del sitio, el pH, la concentración de nutrientes, etc., pueden variar espacialmente a lo largo de la zona intersticial y de manera estacional (Yates et al. 2002; Vázquez-Piqué et al. 2008). La estacionalidad ambiental afecta la temperatura, el contenido de agua en el suelo y la disponibilidad de los recursos (Jaramillo 2002; García y Cabrera-Reyes 2008). Estos factores a su vez afectan a otras variables edáficas, de modo que éstas cambian también de acuerdo con la estación del año (López 2005; D'Souza y Rodrigues, 2013b). Estos factores a su vez se correlacionan con la fenología de las plantas, su crecimiento, la reproducción sexual y otros patrones de actividad (López 2005). Se ha registrado que la gran mayoría de las condiciones edáficas del ambiente de manglar, se modifican de acuerdo a la temporada (Ramírez-Viga et al. 2015), e.g. en las temporadas de lluvia el nivel de inundación se incrementa y con ello disminuye la salinidad en el sustrato y por el contrario en las temporadas de sequía disminuye el nivel de inundación en el sustrato, pero la salinidad en los sitios con influencia del agua marina suele concentrarse.

### **I.1.2. Los nutrientes en el suelo de los manglares**

Los nutrientes ingresan a los manglares a través del flujo o infiltración de agua intersticial rica en nutrientes proveniente de los márgenes de los ríos, de la caída de hojas, ramas y corteza de los árboles, por los materiales suspendidos en la escorrentía de la superficie del suelo, los mecanismos de descomposición de los microorganismos, la actividad de la fauna (Sofawi et al. 1983; Singh et al. 2005; Hogarth 2010) y la regeneración bentónica en las aguas someras (Singh et al. 2005). Los requerimientos de nutrientes y elementos traza para mantener la producción, crecimiento y el mantenimiento fisiológico de los bosques de manglar, se traducen en una veloz adsorción de nutrientes que son transformados por arqueas, bacterias, hongos, protistas y microalgas, existiendo de este modo una estrecha relación entre la fijación de carbono y el ciclo de los nutrientes (Alongi 2018).

El carbono orgánico y los contenidos de materia orgánica en los suelos de los manglares son ampliamente variables, registrándose en algunos arriba del 10 % de carbono orgánico (Rambok et al. 2010; Moreno y Calderon 2011) y otros hasta menos del 1 % (Sah et al. 1989; Hossain et al. 2012), indicando las pobres condiciones nutricias de los suelos de algunos manglares (Hossain y Nuruddin 2016). En la península de Yucatán, en un estudio previo se encontraron valores desde 1.91 hasta 13 % de materia orgánica en los sedimentos de manglar (Ramírez-Viga 2015). Singh et al. (2005) señalan que los manglares son fuente de materia orgánica de baja calidad nutricia.

Los manglares son ecosistemas de alta productividad, pero muchos de ellos poseen una disponibilidad extremadamente baja de nutrientes (Kathiresan y Bingham 2001; Feller et al. 2003), lo que ha sido parcialmente explicado por: (1) la presencia de un eficiente sistema de reciclaje de nutrientes, efectuado a través de la actividad microbiana (Holguin et al. 2011), (2) la elevada capacidad de los mangles para minimizar las pérdidas de nutrientes y de recuperarlos de las raíces en descomposición y (3) la actividad de la fauna, que contribuye al enterramiento y el procesamiento de hojas en el sedimento (Hogarth 2010). El N y el P son dos de los nutrientes más importantes para las plantas (Richardson y Vepraskas 2001; Moore 2006; Brady y Weil 2008), y al ser deficientes, también se vuelven limitantes en los ecosistemas de manglar (Carr y Chambers 1998; Klironomos 2003; Hogarth 2010; Holguin et al. 2011; Ramírez-Viga et al. 2020b). La disponibilidad de los nutrientes en los sedimentos de los manglares, tanto para los microbios como para las plantas, se complica por

los procesos biogeoquímicos, tales como el involucramiento de algunos nutrientes en las reacciones de adsorción a minerales de arcilla. (Singh et al. 2005). La mayor parte del nitrógeno y del fósforo se encuentra unida a ácidos húmicos y fúlvicos y a complejos de arcillas, minerales y metales (Alongi 1998; Hogarth 2010).

#### **I.1.2.1. El nitrógeno en los manglares**

En los ecosistemas de manglar, donde el nitrógeno es a menudo limitante, la biota nativa presenta una variedad de mecanismos para conservar dicho elemento. Estos mecanismos incluyen, pero no se restringen, a: (1) una absorción de solutos altamente eficiente; (2) elevada eficiencia en el uso de N y elevadas tasas de reabsorción foliar; (3) bajas tasas de pérdida de N, tales como exportación de N disuelto y emisiones de N<sub>2</sub>O, en relación a las entradas de N; (4) exportación de N elevadamente refractario en la forma de ácidos húmicos y fulvicos (taninos); (5) veloces tasas de fijación de N en la superficie del suelo y en varios componentes del bosque (corteza, madera caída, raíces de soporte, neumatóforos, tapetes de cianobacterias; y (6) gran reserva de raíces muertas bajo tierra (Alongi 2020). De acuerdo con estudios a nivel mundial, los valores de nitrógeno total en el sustrato de los manglares oscilan entre 0.09-0.97 % (Hossain y Nuruddin 2016). En la península de Yucatán, en estudios previos se han registrado valores entre 0.05 y 0.46 (promedio  $\pm$  error estándar de  $0.18 \pm 0.07$  %) (Ramírez-Viga 2015) y entre 0.09 y 2.3 % (promedio  $\pm$  error estándar  $1.06 \pm 0.13$  %) (Herrera 2014).

El ciclo del nitrógeno en el suelo está compuesto por complejos procesos de transformación, casi todos conducidos por grupos de bacterias y arqueas, tales como los oxidadores de amonio, cianobacterias, reductores de nitrato y oxidadores de nitrito (Alongi 2020). Al vivir en ambientes escasos en N, los manglares dependen en gran manera de la eficacia de la maquinaria microbiana existente en sus suelos y aguas de marea para procesar y conservar N en sus varias formas. Hogarth (2010) indica que, ante tal limitación de N, cualquier contribución a la disponibilidad de dicho elemento es muy valiosa. La abundancia, diversidad y productividad de las comunidades bacterianas planctónicas y del suelo son elevadas, resultando en una veloz absorción, transformación y liberación de N disuelto orgánico e inorgánico; las reservas de N disuelto se transforman rápidamente, usualmente en cuestión de minutos o días (Alongi 2020). Aunque la absorción y utilización de los nutrientes por parte de los árboles son veloces, a menudo resultan complejos patrones debido a varios factores interactivos, tales como las diferencias entre los bosques en cuanto a composición de especies (incluyendo a la microbiota), tipo de suelo, posición intersticial, fertilidad del suelo, salinidad, edad del bosque y etapa de desarrollo del bosque (Hogarth; 2010; Alongi 2020).

La concentración de nitrógeno orgánico disuelto (DON) es baja en el agua de manglares tropicales y se ha observado que disminuye conforme incrementa la salinidad y en temporadas de lluvia debido a la dilución. Las concentraciones más elevadas se observan durante la marea alta y disminuyen durante la marea menguante (Singh et al. 2005).

Se han encontrado indicios de actividad de fijación de nitrógeno atmosférico asociada a las raíces de algunas especies de mangle y también se ha sugerido que algunas otras cuentan con nódulos foliares con bacterias fijadoras de nitrógeno. Entre las especies en las que se han registrado ambas características se encuentra *L. racemosa* (Hogarth 2010).

La actividad bacteriana regula la mayoría de la reserva de amonio (casi siempre la forma dominante de nitrógeno inorgánico disuelto en los manglares, seguida por nitrito y nitrato)

(Alongi 1998; Hogarth 2010), particularmente en sedimentos más profundos (anóxicos), desprovistos de otra biota (Singh et al. 2005). El amonio se produce, ya sea por fijación de nitrógeno o por la descomposición de materia orgánica (Hogarth 2010). La inmovilización y asimilación de amonio por microbios, plantas, etc. siempre acompaña y contraresta el proceso de mineralización. El balance mutuo de estos procesos depende del radio C:N de la materia orgánica en descomposición. Substancia rica en N favorece la mineralización neta y aquella pobre en N favorece la inmovilización neta. La concentración de amonio es relativamente alta y es influenciada por el ciclo de mareas, la absorción de las plantas, cambio estacional, descomposición microbiana, temperatura, lluvia, etc. Los sedimentos de los manglares además reciben amonio por la excreción por parte de la fauna (Singh et al. 2005).

El amonio generado en la zona anóxica del sustrato se difunde hacia arriba, a la delgada zona aeróbica de la superficie (con una pequeña pérdida a la atmósfera). En esta zona el amonio es oxidado por acción de bacterias aeróbicas, primero hacia iones de nitrito y después hacia iones de nitrato (nitrificación) (Singh et al. 2005; Hogarth 2010). Los procesos de nitrificación también ocurren en la línea oxidada de las madrigueras de los animales y dentro de la región oxidada alrededor de las raíces de los mangles (Singh et al. 2005). El nitrato entonces se difunde hacia abajo hacia el sustrato anóxico, donde puede ser: (a) reducido por actividad bacteriana a nitrógeno gaseoso u óxido nitroso, (b) asimilado por las bacterias e inmovilizado o (3) absorbido por las raíces de los mangles (Hogarth 2010). La absorción asimilatoria de N compensa los procesos de oxidación (Singh et al. 2005).

Nitrógeno inorgánico disuelto reciclado (NID) es liberado de los sedimentos hacia el agua superficial a través de procesos de intercambio agua-sedimento y puede ser absorbido por fitoplancton. Por tanto, las algas bentónicas en los ecosistemas intersitiales pueden controlar el flujo de DIN en la interfase sedimento-agua. La desnitrificación es un reservorio significativo en los ecosistemas costeros por la formación de nitrógeno gaseoso. La tasa de desnitrificación sedimentaria es afectada por los procesos asociados con el ciclaje de DIN en estuarios marinos en dos maneras: (1) la oxidación del amonio por nitrificación en el sedimento está fuertemente acoplada con la desnitrificación y por tanto la nitrificación por sí misma indirectamente remueve el N a través de estos procesos acoplados, y (2) La reducción desasimilatoria de nitrato a amonio compite con la denitrificación por nitrato como el aceptor terminal de electrones para el transporte respiratorio de electrones. La competencia entre los denitrificadores y los amonificadores bajo condiciones anaeróbicas consecuentemente afecta la remoción de nitrógeno por denitrificación sedimentaria (Singh et al. 2005).

### **I.1.2.2. El fósforo en los manglares**

De acuerdo con la revisión de Hossain y Nuruddin (2016), las concentraciones de fósforo en los suelos de los manglares se reportan en cifras desde 5.2 hasta 26.34 mg/kg. En los manglares de la península de Yucatán se han encontrado valores desde 3.5 hasta 16.75 mg/kg de fósforo disponible (promedio  $\pm$  error estándar de  $8.46 \pm 1.85$ ) (Ramírez-Viga 2015) y entre 50 mg/kg y 700 mg/kg (promedio  $\pm$  error estándar  $300 \pm 41.6$ ) (Herrera -Silveira et al. 2014).

En general, la capacidad del suelo de manglar para inmovilizar el fosfato depende de la cantidad de materia orgánica, su proporción C:P, y el tipo y cantidad de minerales de arcilla presentes. La disolución del fosfato mineral también depende de características fisicoquímicas tales como pH, sulfuros disponibles, la alcalinidad y estatus redox (Boto 1988). Esos factores pueden ser afectados por la actividad de microbios y organismos de

mayor tamaño. En comparación con las tasas de liberación de fósforo de fosfatos minerales y de materiales orgánicos refractarios, el tiempo de transformación para la absorción de P, utilización y excreción por parte de los organismos vivos, es muy corto. Los ciclos locales de P pueden ser muy eficientes en los manglares tropicales, en los que se ha estimado que arriba del 88% de la reserva de P del bosque se retiene dentro del sistema (Singh et al. 2005).

Los árboles de manglar y los microbios se hallan a menudo limitados por el P en los trópicos. Las concentraciones de P en el agua marina y el agua intersticial son bajas, y la afinidad de los suelos por P usualmente es muy alta. Junto con el crecimiento de algas, las dinámicas del mantillo de hojas han sido vistas tan importantes como para el ciclo del nitrógeno en los sedimentos de manglar. Las dinámicas de P en los sedimentos de los manglares se hallan cercanamente acopladas a la actividad de  $Fe^+$  y de las bacterias reductoras de sulfato, los descomponedores microbianos primarios en los sedimentos normalmente reducidos (Singh et al. 2005; Hogarth 2010).

Las variaciones en las concentraciones de P disuelto pueden reflejar cambios observados en el N disuelto. En los estuarios de manglar de los trópicos húmedos, las concentraciones de P disuelto y total disminuyen conforme se incrementa la salinidad. Las concentraciones de P disuelto y particulado en el sedimento del manglar son generalmente  $< 40mM$  para el fósforo inorgánico disuelto y  $< 4mM$  para el fósforo orgánico disuelto. Las concentraciones varían a lo largo del tiempo y la posición intersticial, reflejando efectos estacionales de absorción vegetal y crecimiento microbiano, temperatura, lluvia, disponibilidad de oxígeno y tipo de sedimento. El fósforo inorgánico disuelto (fosfato soluble reactivo) existe principalmente como una sal nutriente ( $HPO_4^{2-}$ ) al pH del agua marina (Singh et al. 2005).

La concentración de fósforo inorgánico es generalmente baja en los ambientes inundados, sin embargo, si los sedimentos son de grano fino, como ocurre en ecosistemas de manglar, el fosfato es absorbido de manera eficiente y esa es la razón probable por la que los mangles son capaces de crecer de manera exuberante en ambientes lodosos (Kathiresan, 2004). El fosfato soluble reactivo es fácilmente asimilado por bacterias, algas y plantas, incluyendo a los mangles. La mayor parte del P disuelto en los sistemas acuáticos consiste en varios fosfatos orgánicos, que son a menudo resistentes a la hidrólisis y por tanto de limitada disponibilidad. Boto (1988) ha señalado que mucho del P orgánico en los sedimentos de los manglares se encuentra en la forma de fitato y unido a compuestos húmicos, y es probablemente no fácilmente disponible para la nutrición de los microbios y las plantas de manglar (Singh et al. 2005).

Aunque el P orgánico es la mayor fracción, los fosfatos inorgánicos probablemente representan la más grande fuente potencial de fósforo soluble reactivo disponible para las plantas (Boto 1988). La mayor parte del P inorgánico en los sedimentos de los mangles está, ya sea unido en la forma de fosfatos de Ca, Fe y Al o como fósforo soluble reactivo adsorbido en sesquioxidos de Fe y Al, esto limita severamente su disponibilidad para las plantas (Alongi 1998; Singh et al. 2005; Hogarth 2010). Las concentraciones totales de P orgánico, proporcionalmente mayores en los sedimentos superficiales (0-25 cm), reflejan la influencia de las raíces, mientras que las fracciones inorgánicas, principalmente el fosfato ferroso, se incrementan gradualmente con la profundidad, reflejando la influencia del incremento de la anoxia, particularmente debajo de la capa de raíces (Boto 1988). Las menores concentraciones de P se observan en los periodos secos (Singh et al. 2005; Hogarth 2010).

Las raíces de las plantas absorben P, ya sea como  $H_2PO_4$  o como  $HPO_4$ . Debido a que las concentraciones de tales iones en los suelos se encuentran en un rango micromolar, se requieren sistemas de transporte activo de alta afinidad para la absorción de fósforo inorgánico (Pi) en contra de un abrupto gradiente de potencial químico a través de la membrana plasmática de las células de la epidermis de la raíz. Este proceso es mediado por un simportador de alta afinidad Pi/H<sup>+</sup> que pertenece a la familia de genes PHT1. Algunos miembros de esta familia son expresados específicamente y/o son regulados positivamente en las raíces colonizadas por hongos micorrizógenos, indicando su función en el transporte de Pi vía la ruta micorrízica (Bucher 2007).

La toma de P en la interface suelo-hifa es mediada por transportadores fúngicos de alta afinidad (GvPT; Harrison y van Buuren 1995). Después de la captación de fosfato (en forma inorgánica, Pi) éste se incorpora al conjunto de Pi citosólico y la concentración se mantiene constante, garantizando las funciones celulares. Si el hongo transporta más Pi del requerido, el exceso se transporta (a través de la corriente protoplásmica) hacia gránulos de polifosfato (Poli-P) (que residen en vacuolas móviles), los cuales utilizan como vehículos para transportar el fosfato (Smith y Gianinazzi-Pearson 1988; Solaiman et al. 2014; Cuenca 2015). En la interfase hifa-planta, la degradación de los polifosfatos puede ocurrir vía polifosfatasas o por el reverso de la polifosfato quinasa (Smith y Gianinazzi-Pearson 1988). Consecuente de la degradación de los Poli-P, el fosfato es liberado al apoplasto interfacial (transporte pasivo), de donde los transportadores de membrana (miembros de la familia PHT1) de la planta, guían el fosfato a través de la membrana periarbuscular (transporte activo) para su distribución dentro de la planta (Solaiman et al. 2014; Cuenca 2015). La mayor parte del Pi absorbido es cargado al xilema y subsecuentemente translocado hacia los tallos de la planta (Shen et al. 2015).

### **I.1.3. La simbiosis micorrízica arbuscular en los manglares**

Los HMA se encuentran de manera natural en los ecosistemas de manglar asociados a numerosas especies, bajo distintas condiciones de salinidad e inundación (Mohankumar y Mahadevan 1986; Chaudhuri y Sengupta 1990; Lingan et al 1999; Sengupta y Chaudhuri 2002; Kothamasi et al 2006; Kumar et al. 2007; Kumar et al. 2008; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2011; D'Souza y Felinov 2013a; D'Souza y Felinov 2013b; Wang et al. 2015; Gupta et al 2016; Deepika y Kothamasi 2021).

En cuanto a la información existente en México, cuatro investigaciones han abordado el tema (Echeverría 2006; Ramírez-Viga et al. 2020 a y b; Martínez-Hernández et al. 2021) y se ha registrado colonización micorrízica intraradical en las distintas especies vegetales que se establecen en los manglares de la costa de Yucatán, incluyendo a *Laguncularia racemosa* (Martínez-Hernández et al. 2021). La presencia de colonización micorrízica en las raíces de tales especies, sugiere que la asociación cumple un papel importante en los manglares, sin embargo, no se han llevado a cabo estudios que evalúen la respuesta de los mangles a la inoculación con HMA para ninguna de las especies de mangle que se distribuyen en México. A la fecha, existen pocos estudios publicados que hayan explorado la asociación micorrízica arbuscular de los manglares de manera experimental (Kumar et al. 2007; Wang et al. 2010; Xie et al. 2014; DSousa y Rodrigues 2017).

#### **I.1.3.1. La prevalencia de los HMA en el ambiente de manglar**

Así como los mangles se encuentran adaptados para prosperar bajo las condiciones extremas



de las zonas intermareales, se esperaría que los HMA, dado que se hallan de manera natural en tales ecosistemas, fueran capaces de lidiar con la inundación y la salinidad, y además generar beneficios para sus hospederos. Tales aspectos se desarrollan a continuación.

#### ***1.1.3.1.1. Soportar la salinidad***

La salinidad es reportada como una variable perjudicial para los hongos micorrizógenos arbusculares (Kim y Weber 1985; Juniper y Abbott 1993; Krishna 2005; Juniper y Abbott 2006). Antes de que la colonización ocurra, las esporas necesitan hidratarse para poder germinar, lo cual es difícil en el suelo salino. En cierto grado, la salinidad perjudica a los HMA en etapas tempranas de la simbiosis, la cual es retardada más que inhibida (Juniper y Abbott 2006). De manera contrastante, se sabe que estos hongos alivian el estrés salino a sus hospederos, entonces, deben contar con mecanismos que les permitan reducir el estrés salino para ellos mismos. Uno de los mecanismos de adaptación de los hongos a elevadas concentraciones de salinidad es el ajuste osmótico a través de la síntesis de solutos compatibles tales como polioles, glicerol, manitol y la acumulación de prolina y betaína (Solaiman et al. 2014). Adicionalmente, los HMA actúan como exclusores (previenen la toma excesiva de iones) de  $\text{Na}^+$  y como inclusores (toman los iones y los almacenan en el citosol o los excretan) para  $\text{Cl}^-$ . De este modo, los HMA son capaces de reducir la entrada del  $\text{Na}^+$  a sus células y por otro lado podrían estar utilizando al  $\text{Cl}^-$  como equivalente osmótico (Hammer et al. 2011). De particular importancia es que, no sólo las hifas, sino también las esporas de los HMA, poseen menor concentración de salinidad que el ambiente circundante salino (Hammer et al. 2011), de modo que, los HMA protegen sus estructuras de resistencia y propagación.

#### ***1.1.3.1.2. Soportar la inundación.***

Las diferencias interespecíficas en la capacidad de tolerar o evitar las condiciones asociadas con los suelos saturados o inundados, son un determinante principal de la estructura de la comunidad de plantas de los humedales (Stevens et al. 2011) y de manera análoga se esperaría que lo fuera para la comunidad de HMA en los manglares.

Stevens et al. (2011), evaluaron la respuesta de dos especies de humedal a la inoculación con HMA en un experimento con tres niveles de disponibilidad de agua. Estos autores encontraron que, aunque la colonización fue mayor en los tratamientos secos, las asociaciones micorrízicas se formaron en todos los niveles de disponibilidad de agua y concluyen que, la inundación del suelo puede inhibir la formación de HMA en algunas especies emergentes de humedal bajo ciertas condiciones, pero este no es siempre el caso y las asociaciones micorrízicas arbusculares sí pueden establecerse en suelos inundados. Es posible que los HMA que colonizan a las plantas en los humedales se encuentren ganando, no sólo carbono de sus hospederos, si no también oxígeno.

Por otro lado, es posible que, durante cortos periodos de hipoxia, los hongos se adapten a sobrevivir y recobrase. De acuerdo con Helgason y Fitter (2009), las respuestas adaptativas a la anoxia transitoria podrían ser las siguientes: (a) para que el micelio extrarradical sea resistente, podría volverse dormante, resumiendo el crecimiento activo conforme el suelo se secase de nuevo; o (b) si el micelio no es capaz de sobrevivir, para recolonizar el hábitat, los hongos podrían concentrarse cerca de la raíz de la planta, obteniendo oxígeno ya fuese directamente desde la raíz (estructuras intrarradicales) o como el oxígeno que se filtra de ésta hacia el suelo (estructuras extrarradicales). Adicionalmente, ciertos HMA pudieran requerir menos oxígeno de lo que se pensaba con anterioridad.

La germinación y el crecimiento hifal son afectados por la inundación, pero estos efectos pueden ser reversibles. Le Tacon y colaboradores (1983) encontraron que, esporas que habían sido incubadas inicialmente en aire, eran capaces de recobrar el crecimiento hifal después de un periodo de inundación que lo había inhibido; estos autores sugieren que, dado que dentro de las raíces de las plantas existe una tensión de oxígeno menor que en la atmósfera, existe la posibilidad de que los HMA sean capaces de sobrevivir en condiciones similares promovidas por la inundación. Los autores de tal estudio no reportan haber sometido a inundación durante su propagación al inóculo usado, por lo cual se asume que no estaría particularmente adaptado a tal condición.

La fluctuación de marea en los manglares podría también ser clave para la supervivencia de los HMA en tales ambientes. De acuerdo con este planteamiento, las esporas con mayor probabilidad de germinar serían aquellas generadas en las estaciones de marea baja y las esporas que con mayor probabilidad generarán hifas que alcanzaran a colonizar las plantas, serían aquellas que germinaran en temporada de marea baja también, cuando el oxígeno en el sustrato es mayor.

#### ***1.1.3.1.3. Entrega de beneficios en el ambiente inundado y salino.***

El éxito de los HMA en los ecosistemas de manglar, se encontraría determinado por su capacidad para lidiar con el estrés (como se plantea en los puntos anteriores), pero más allá de eso, estaría determinado por su capacidad de entregar beneficios a sus hospederos, siendo la asociación útil para las plantas en estos ecosistemas. Estudios realizados en ecosistemas salinos reportan que los HMA son capaces de mejorar la absorción de nutrimentos en las plantas asociadas (además de otros beneficios) (Sokri y Maadi 2009) e igualmente bajo condiciones de inundación (Solaiman y Hirata 1996). Muok e Ishii (2006) reportaron que, la colonización radical de plantas tolerantes a la inundación, incrementaba la absorción de nutrimentos, al igual que la tolerancia al estrés salino (pero no probaron tratamientos de salinidad + inundación). Los HMA les brindan beneficios a las plantas de manglar (Wang et al. 2010; Xie et al. 2014; Dsouza y Rodrigues 2017), pero los beneficios de los HMA sobre plantas de manglar no han sido examinados en experimentos que incluyan diferentes niveles de salinidad e inundación, según las condiciones prevalescentes en el manglar de interés. El experimento de Dsouza y Rodrigues (2017) es el único que integra el elemento de salinidad, habiendo regado a todas las plantas con agua del manglar y registrando una respuesta favorable de las plantas a la inoculación con HMA ante tal condición.

Los HMA disminuyen el estrés salino de las plantas con las que se asocian (Sinclair et al. 2014; Xie et al. 2014) y los efectos positivos se han probado, con HMA no nativos de suelos salinos en tratamientos con hasta 300 mM NaCl (Borde et al 2011). Entre otros factores, la disminución del estrés salino depende de las especies de HMA involucradas (Aggarwal et al. 2012; Porcel et al. 2012) y el grado de dependencia micorrízica de la planta (Chandrasekaran et al. 2014). El alivio del estrés salino por parte de los HMA resulta de una combinación de efectos nutricionales, bioquímicos y fisiológicos. La inoculación con HMA disminuye los efectos perjudiciales de la salinidad sobre las plantas principalmente al: (a) mejorar la nutrición mineral de las mismas, (b) incrementar la actividad de las enzimas antioxidantes, (c) promover la producción y acumulación de solutos compatibles por parte de la planta, (d) promover una absorción preferencial de  $K^+$  sobre  $Na^+$  hacia el xilema de las plantas micorrizadas y (e) promover cambios fisiológicos como el incremento de la eficiencia fotosintética, permeabilidad relativa, la alteración del balance hídrico de la planta y una menor acumulación de ácido abscísico (Aggarwal et al. 2012; Evelin et al. 2009; Porcel et

al. 2012; Chandrasekaran et al. 2014; Solaiman et al. 2014).

Además de los mecanismos nombrados, existe otro que ha sido a penas explorado: la toma selectiva de iones por parte de los HMA, que les puede conducir a funcionar como filtro de sales extra para los mangles con los que se asocian. La reducción del influjo de  $\text{Na}^+$  hacia la raíz puede ser una estrategia clave en el control de la acumulación de este ion en las plantas y, por tanto, una mejora en su tolerancia a la salinidad (Zhang et al. 2010). De acuerdo con Hammer y colaboradores (Hammer et al. 2011), si una proporción significativa de la toma de elementos en las plantas ocurre vía los HMA, esto pudiera explicar las proporciones K:Na más altas en las plantas micorrizadas, y sugiere que el micelio fúngico pudiera pre-seleccionar los nutrientes para las plantas. Ya que los HMA son también excluidores de sal, al asociarse con ellos, los mangles contarían con un modo para hacer aún más eficiente su primera barrera contra el  $\text{Na}^+$  y esto representaría una disminución del estrés salino.

En experimentos de maceta en los cuales se han establecido tratamientos con algún nivel de inundación, en general se observa un efecto detrimental en la abundancia de estructuras fúngicas en sustrato y raíces y sus beneficios para el hospedero ante tal condición (Keeley 1980; Wolfe et al. 2006; Ipsilantis y Sylvia 2007), sin embargo tal como se reportó en el artículo del ANEXO 1 de esta investigación, en algunos estudios se ha reportado que los HMA son capaces de entregar beneficios a sus hospederos, aún en condiciones experimentales de saturación de agua en el sustrato (Miler y Sharitz 2000; Neto et al. 2006).

#### **I.1.4. La evaluación experimental de la respuesta de las plantas a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares**

Al brindarnos información acerca de los beneficios que obtiene la planta de la simbiosis, la evaluación de la dependencia micorrízica, la capacidad de respuesta y la respuesta de las plantas a la inoculación con HMA, representan un punto de partida para explorar el balance y el funcionamiento de la micorriza en los ecosistemas. El establecer estos experimentos permite probar el efecto de la micorriza bajo distintos escenarios ambientales y de interacciones bióticas, lo cual facilita aproximarnos a las condiciones en las que la asociación se desarrolla en la naturaleza y nos permite realizar interpretaciones con respecto a procesos que ocurren realmente en los ecosistemas que tratamos de comprender.

##### **I.1.4.1. Efectividad de los hongos micorrizógenos arbusculares**

La eficiencia o efectividad (effectiveness en inglés) es la capacidad que tienen los HMA para influir favorablemente en la adecuación de una especie vegetal con la que están asociados, en comparación con otra que crece en ausencia de ellos (Herrera y Ferrer 1984). La efectividad de los HMA se evalúa a través de experimentos en los que se mide la respuesta de las plantas a la inoculación con estos hongos, en comparación con el desempeño de plantas no inoculadas. Dicha respuesta, tal como se detalló en el artículo del ANEXO 1 de esta investigación, se puede estimar a través de la concentración de nutrientes en los tejidos vegetales (como aproximación a la absorción de los mismos), el desempeño de diferentes parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases y a través del crecimiento (medido como el incremento en tamaño -longitud o área-, número o peso de las diferentes estructuras vegetales).

La magnitud de los beneficios que conlleva esta asociación depende de la compatibilidad o complementariedad fisiológica de la planta con la(s) especie(s) de hongo que la coloniza(n), de la historia de vida de la planta, de la fertilidad del suelo, la radiación solar, la concentración

de agua, la competencia o herbivoría, entre otros; por lo que, si se desea tener un mayor acercamiento a las condiciones en las que se desarrollan las especies vegetales, es importante tratar de evaluar estas variables en experimentos multifactoriales (Guadarrama-Chávez et al. 2008). Entre los factores abióticos estresantes que comúnmente se encuentran en los sitios costeros, tenemos a los niveles elevados de salinidad (0-96 ppt) y los niveles variables de agua (0-60 cm) (Alleman y Hester 2011). Además, aunque la disponibilidad de nutrientes puede variar entre diferentes bosques de manglar, muchas veces los suelos de manglar poseen una disponibilidad de nutrientes extremadamente baja (Reef et al. 2010). Estos son factores que conviene evaluar en los experimentos de micorrización si se pretende aproximar las interpretaciones a lo que sucede en el ambiente natural de las plantas y los HMA de los manglares.

Dadas las particularidades del ambiente de manglar, en el presente capítulo se probó la respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con HMA alóctonos bajo distintas condiciones de salinidad y disponibilidad de agua, tratando de aproximarse a las variaciones estacionales a las que se encuentran sometidos los organismos en el manglar y también bajo distintas condiciones de adición de fósforo.

#### ***1.1.4.2. Capacidad de respuesta***

Tal como se señaló en apartados anteriores, el fósforo (P), elemento esencial para todos los organismos vivos (Moore 2006), suele ser escaso en los sustratos de los manglares, y aunque en condiciones de inundación es eficientemente absorbido por las raíces de las plantas, en condiciones no inundadas se comportaría como en los sistemas terrestres. En tales sistemas posee una baja movilidad y por tanto, conforme es absorbido por las raíces, se genera una zona de agotamiento con extremadamente baja concentración en la vecindad de éstas (Sharma y Johri 2002). El componente hifal externo de la colonización micorrízica arbuscular (MA) constituye un medio importante para el transporte de P a través del suelo, ya que va más allá de las zonas de agotamiento de P alrededor de las raíces y gana acceso al P que de otro modo es translocado solamente a través de un lento proceso de difusión (Tinker 1975; Clarkson 1985). Esto es a cuenta del diámetro de las hifas, que es de 2-15  $\mu\text{m}$  (Friesse y Allen 1991; Jakobsen y Rosendahl 1990; O'Keefe y Sylvia 1992). Las finas hifas pueden acceder a más P dentro de los poros más pequeños del suelo, P que normalmente se encuentra inaccesible para las raíces o pelos radicales (diámetro  $>10 \mu\text{m}$ ) (Sharma y Johri 2002).

La absorción de P es uno de los principales aportes de los HMA como simbiontes, teniendo las plantas una ruta propia y una simbiótica para la toma de P (Berruti et al 2016). En las plantas inoculadas con HMA, por lo general, se observa un incremento en la concentración de P en los tejidos; esta mayor concentración se debe a uno o varios mecanismos: (1) incremento de la exploración física del suelo, (2) incremento en el movimiento de P hacia las hifas MA, (3) modificaciones del ambiente radical, (4) incremento en el almacenamiento del P absorbido, (5) transferencia eficiente de P a las raíces de la planta y (6) uso eficiente del P dentro de la planta (Sharma y Johri 2002).

Se calcula que del 80 al 90% de las plantas terrestres son capaces de formar la asociación micorrízica arbuscular, el resto de las cuales se han considerado no micotróficas (Smith y Read, 2008). Actualmente se ha observado colonización micorrízica en especies de plantas supuestamente no micotróficas, por lo que ha resultado más adecuado agruparlas en términos de dependencia micorrízica. La dependencia micorrízica es definida por Gerdemann (1975) como el grado al cual una planta es dependiente de la condición micorrízica para producir su

crecimiento máximo o producción a determinado nivel de fertilidad de fósforo en el suelo (Menge et al. 1978). Por otro lado, Janos (2007) señala que la definición más precisa es el nivel más bajo de fósforo al cual las plantas pueden sobrevivir sin micorrizas, lo que implica una evaluación de varios niveles de adición de fósforo para la elaboración de curvas de dependencia, que permitan identificar tal nivel de fósforo. El mismo autor indica que la capacidad de respuesta (responsiveness en inglés) se refiere a la diferencia en crecimiento entre plantas con y sin inoculación de HMA a algún nivel designado de disponibilidad de fósforo.

La capacidad de respuesta se refiere a la magnitud vertical de los efectos de las micorrizas en el crecimiento de la planta, con referencia a disponibilidades particulares de fósforo. Puede ser positiva, nula o negativa, y puede ser interpretada como “ventaja de la micorriza” o “desventaja de la micorriza” cuando es positiva o negativa, respectivamente. La responsividad no es completamente inherente a la especie vegetal (como lo es la dependencia micorrízica), sino que varía según las especies de hongos, la duración del experimento (aspecto que incluye los efectos del estadio de desarrollo del hospedero), y posiblemente según el potencial infectivo del inóculo. Cuando el cálculo se realiza en función del crecimiento de las plantas sin micorrizas ( $PST_m - PST_{nc} / PST_{nc}$ ; ver sección de métodos), refleja el incremento en el crecimiento proporcional que es atribuible a las micorrizas. Cuando la capacidad de respuesta es nula, los beneficios de las micorrizas balancean con exactitud el costo. Esto puede ocurrir cuando la disponibilidad de fósforo es tan baja que después de suplir sus propias necesidades metabólicas de fósforo, los HMA entregan justo lo suficiente al hospedero para compensar lo que podría ser un costo de carbono desproporcionalmente elevado (Janos 2007).

El único estudio que hasta la fecha se ha aproximado a estos aspectos en una especie de manglar es el de Xie et al. (2014); estos autores reportaron que el mayor grado de capacidad de respuesta de *Kandelia obovata* se presenta entre concentraciones de 30 y 60 mg Kg<sup>-1</sup> de fósforo. En esta investigación se evaluó la capacidad de respuesta de *L. racemosa* en tres niveles de adición de fósforo: 0 ppm, 2 ppm y 20 ppm.

Tanto la capacidad de respuesta, como la respuesta de las especies vegetales a la inoculación con HMA, puede ser evaluada con inoculantes (que pueden contener uno o varios tipos de propágulos: esporas, micelio o raíces colonizadas) nativos del ecosistema en el que naturalmente se desarrolla el hospedero de interés, cuyos HMA son entonces de origen autóctono, o con inoculantes que no han sido producidos bajo las condiciones específicas del ecosistema de interés, siendo los HMA de origen alóctono.

Existe poca o incluso nula especificidad entre las especies de plantas y las especies de hongos involucradas en la micorriza arbuscular (Smith y Read 2008) y muchas de las especies de HMA son cosmopolitas, aunque generalmente se observa que existen algunas combinaciones de HMA que resultan en beneficios más grandes para cada especie de planta hospedera (Öpik et al. 2006; Helgason y Fitter 2009; Horton y van derHeijden 2012). Dada esta premisa, aunque se encuentra bien establecido que los HMA nativos se hallan adaptados a las condiciones del ecosistema en el cual se desarrollan, numerosos experimentos exploratorios utilizan inoculantes con HMA de origen alóctono por fines prácticos (falicidad de adquisición y viabilidad y pureza del inoculante vigiladas por el productor), incluidos los experimentos con especies de humedal (Hajiboland et al. 2015; Wu et al. 2015; Sarkar et al. 2016; Dong et al. 2017). El meta-análisis presentado en el ANEXO 1 de esta tesis arrojó que en experimentos de maceta no existe un impacto significativo del origen de los HMA (autóctono o alóctono) en la respuesta (magnitud y dirección) de las plantas de humedal

asociadas a estos hongos. Dados los aspectos anteriores, aún con las limitaciones que conlleva la extrapolación de los resultados, se decidió explorar si en el caso de *L. racemosa*, con las condiciones que se establecieron para emular algunas características del ambiente de manglar, se registraba una respuesta positiva a la inoculación con HMA alóctonos.

### **I.1.5. El balance de la asociación micorrízica arbuscular**

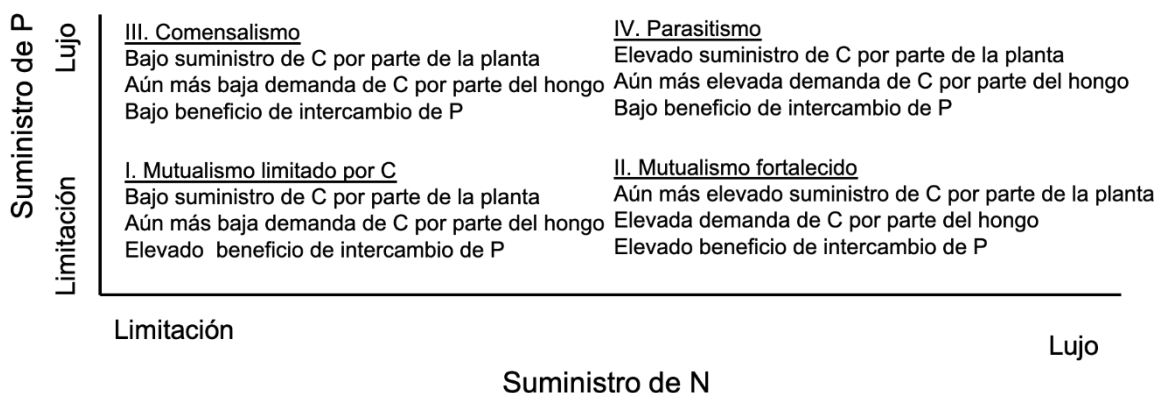
Las plantas y los HMA intercambian el producto que pueden procurar con mayor facilidad: las plantas intercambian carbohidratos y los hongos iones minerales (Johnson 2010). Las plantas y los HMA, al encontrarse asociados, ejercen fuerzas recíprocas selectivas a través del intercambio de recursos. Esto implica que el balance de la asociación de intercambio que es la micorriza, está dado por el grado de beneficio que cada simbiote recibe y el costo que le representa estar asociado. Dependiendo de esto, la asociación micorrízica puede hallarse en distintos puntos de interacción que van desde el mutualismo (punto óptimo, en el que los costos no exceden los beneficios) hasta el parasitismo (donde uno de los simbioses recibe desproporcionadamente menos beneficios de los que entrega). Estos costos y beneficios están relacionados con los requerimientos de cada simbiote y su habilidad de adquirir recursos, características que a su vez varían dependiendo de su contexto biótico y abiótico (Hoeksema et al. 2010; Johnson 2010). De manera sintética, el balance de la asociación depende de dos aspectos principales:

(a) La identidad de los simbioses implicados. Un gran número de combinaciones planta-hongo se forman en la naturaleza (o experimentalmente), pero no todas las combinaciones planta-hongo se comportan de manera similar. En estudios experimentales usualmente existe una o más combinaciones óptimas (medidas a través del desempeño de la planta), implicando, ya sea que algunos hongos entregan más beneficios a sus hospederos que otros o que algunos pueden imponer costos más pequeños que otros (Helgason y Fitter 2009; Horton y van der Heijden 2012). Además, la identidad de los simbioses modifica el balance de la asociación dependiendo de su fenología, p. ej. se ha encontrado que hay etapas del ciclo de vida del hospedero en la que los beneficios o costos de la simbiosis pueden ser mayores o menores (Horton y van der Heijden 2012).

(b) El ambiente. Los factores físicos, químicos o bióticos externos a la micorriza (p. ej. la inundación, la salinidad, la disponibilidad de luz, temperatura y nutrimentos), al ejercer efectos favorables o perjudiciales sobre cada simbiote, modifican sus requerimientos y la habilidad de adquirir recursos. De acuerdo con la revisión de Johnson et al. (1997), el estatus nutrimental del suelo es el mejor estudiado de estos factores y posiblemente el más relevante mediador ambiental de las respuestas vegetales a las asociaciones micorrízicas. De modo que, la limitación de los recursos es un componente clave del análisis costo:beneficio de la micorriza: el carbono que es destinado a un hongo representará un costo solamente si de otro modo hubiera podido ser destinado para incrementar la adecuación de la planta; y los recursos ganados a través de las actividades de un mutualista fúngico serán benéficos solamente si tales recursos se hallan en disponibilidad limitada.

Los factores que controlan la función micorrízica son más complejos que simplemente los costos de carbono (C) y los beneficios de fósforo (P), sin embargo, de acuerdo con Johnson (2010), el intercambio de C por P es el factor clave para predecir el resultado de la simbiosis micorrízica arbuscular. Añadiendo un elemento más a este análisis, el nitrógeno (N), se puede

observar el modelo de balance de intercambio (Fig. 1.1) como ejemplo de lo anterior: este modelo predice que la función de las simbiosis micorrízica arbuscular depende de la estequiometría del N y el P disponibles. De acuerdo a este modelo, se predice que los beneficios mutualistas son los mayores ante elevada disponibilidad de N y baja disponibilidad de P, porque el aumento en el suministro de N, incrementa la tasa fotosintética de la planta hospedera (Johnson 2010).



**Figura 1.1.** Modelo de balance de intercambio. Tomado y traducido de Johnson (2010).

A la fecha no se ha esclarecido qué tan dependientes pueden llegar a ser las especies de manglar a la asociación micorrízica arbuscular y cuál es el papel que ésta juega en la eficiencia de los mangles en la toma de nutrimentos. Sin embargo, ya se ha reportado que algunas especies de manglar, al asociarse con los HMA, se benefician de una absorción más eficiente de fósforo, nitrógeno y potasio, mayor vitalidad de sus raíces (habilidad de absorción, síntesis, oxidación y reducción de la raíz) e incremento de biomasa (Wang et al. 2011; Xie et al. 2014; Dsouza y Rodrigues 2017).

Se ha sugerido que, en los hábitats inundables, la funcionalidad de la asociación micorrízica varía conforme a la fluctuación estacional o anual de las condiciones, favoreciendo o dificultando la formación de las asociaciones micorrízicas arbusculares (Anderson et al. 1984). De manera más compleja, en los fluctuantes ecosistemas de manglar, no simplemente la formación, sino el balance de la asociación podría ser igualmente fluctuante conforme a las condiciones ambientales y las etapas de desarrollo de los hospederos.

## I.2. OBJETIVOS

- Determinar la respuesta de *Laguncularia racemosa* a la asociación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos en términos de concentración de nutrimentos en sus tejidos, parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases, e incremento de biomasa, bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua, salinidad y fósforo en el sustrato.
- Determinar la capacidad de respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos en tres condiciones de adición de fósforo: 0 ppm, 2ppm y 20 ppm.
- Registrar la colonización radical y la densidad de esporas de los HMA asociados a *Laguncularia racemosa* en condiciones experimentales y compararlas entre distintos niveles de saturación de agua, salinidad y fósforo en el sustrato.

## I.3. HIPÓTESIS

Los mangles inoculados con HMA presentarán mayor contenido de N y P en sus tejidos, un incremento en los valores de parámetros fotosintéticos tales como la tasa fotosintética y mayor generación de biomasa, en comparación con aquellos que no se hallen inoculados, siendo esta respuesta menor en condiciones de inundación dada la facilidad de absorción de fósforo por parte de las raíces y la dificultad de establecimiento de la asociación. Dado que esta especie se desarrolla en ecosistemas típicamente limitados en cuanto a la disponibilidad de nutrimentos, se espera que *L. racemosa* sea responsiva a la micorriza arbuscular en los niveles de adición de fósforo probados.

## I.4. MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir nuestros objetivos, se estableció un experimento de capacidad de respuesta, del cual también se obtuvieron también datos de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de adición de fósforo. Se estableció un segundo experimento de de respuesta a la inoculación bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua y salinidad en el sustrato.

### I.4.1. Objeto de estudio

En México se encuentran cinco especies de mangle: *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo), *Avicennia germinans* (L.) L. (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (mangle blanco), *Conocarpus erectus* L. (mangle botoncillo) y una especie de mangle rojo que sólo ha sido registrada en las costas de Chiapas *Rhizophora x harrissoni* Leechm. En la Península de Yucatán se encuentra una variedad de mangle botoncillo *Conocarpus erectus* var. *sericeus* (Agraz-Hernández 2006). En el estado de Yucatán se hallan todas las especies mencionadas, a excepción de *R. harrissoni* (Zaldívar-Jiménez et al. 2010). En el presente trabajo se estudia la asociación micorrízica arbuscular de *Laguncularia racemosa*.

*Laguncularia racemosa* (Figuras 1.2 y 1.3) es una especie de mangle verdadero, perteneciente a la familia Combretaceae. Esta especie está catalogada como amenazada de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF 2010). De acuerdo con la base de datos



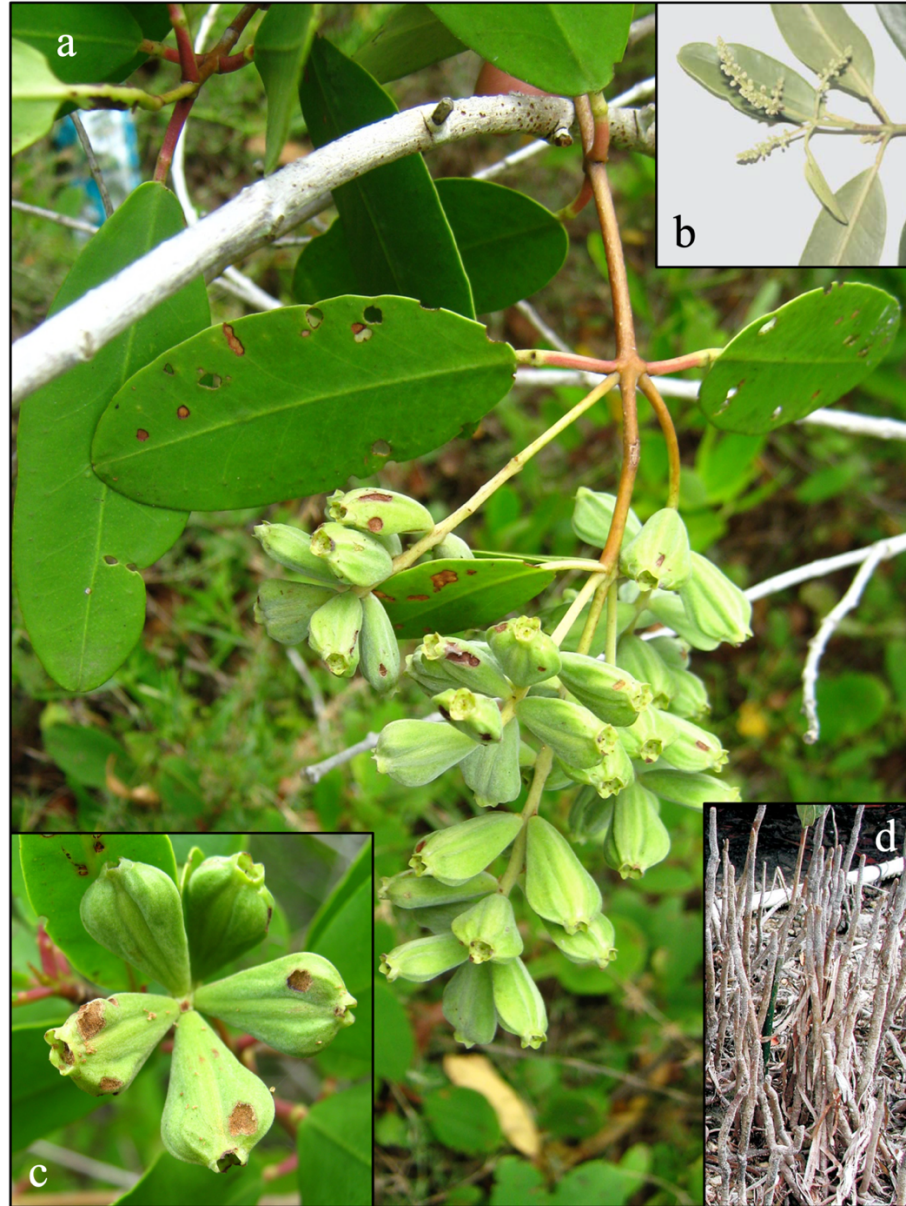
de plantas (PLANTS Database) del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en su Servicio de Conservación de Recursos Naturales (<https://plants.sc.egov.usda.gov/java/>), *L. racemosa* es una especie que ha sido catalogada como obligada (OBL = casi siempre se halla en los humedales. 99% de ocurrencia en ellos) para el caribe y en las planicies del Atlántico y del Golfo y como facultativa de humedal (FACW = usualmente se halla en los humedales, pero puede hallarse fuera de ellos. 67–99% de ocurrencia en humedales) para las Grandes Planicies al este de las Montañas Rocosas del continente americano.

*L. racemosa* se puede encontrar como árboles dióicos o hermafroditas y crece en una amplia variedad de tipos de suelo, incluyendo aquellos en cuya composición predominan arcilla, limo, arena, turba o marga (Agraz et al. 2006). De las especies que se distribuyen en México, es la que se encuentra en las condiciones de mayor inmersión del suelo, tiempo de residencia del agua y de menor salinidad (0 a 42 ups, con tolerancia hasta 80 ups). Esta especie presenta un mecanismo de excreción de sales a través de glándulas, así como lenticelas en sus neumatóforos para captar el oxígeno atmosférico (Tomlinson 1986; Agraz et al. 2006).

Los propágulos (sin endospermo y de germinación epígea) se producen abundantemente en plantas funcionalmente ovulantes durante los meses de verano. Las hojas poseen tres tipos de glándulas excretoras, de las cuales las más conspicuas son las que se encuentran en los peciolos de cada hoja, éstas funcionan como nectarios extraflorales (secretan una solución dulce); también poseen grandes glándulas submarginales a lo largo de la hoja que en hojas jóvenes pueden secretar agua o mucílago; y finalmente, las glándulas más pequeñas son microscópicas y funcionan como glándulas de sal (Tomlinson 1986).

Esta especie se encuentra típicamente restringida al margen hacia tierra adentro de la comunidad de manglar, pero también funge como pionera hacia sitios perturbados donde puede establecer formaciones monoespecíficas (Fig. 1.3). Posee tejido aerenquimatoso para lidiar con la inundación y los neumatóforos son desarrollados de manera facultativa; en algunas situaciones son desarrollados abundantemente y en otras pueden estar ausentes, pero se desconoce el estímulo preciso para su desarrollo (Tomlinson 1986).

*L. racemosa* se ha manipulado experimentalmente en otros estudios, con fin de evaluar su desempeño en condiciones de vivero bajo diferentes condiciones de manejo del mismo (Rosales 2013; Santiago 2016). En los diferentes experimentos se ha registrado el crecimiento en altura y en algunos otros el diámetro a la base del tallo, longitud y peso radicular, y el número de hojas como indicadores de desempeño de las plántulas, con fines de generar perspectivas de manejo de la especie; también se ha registrado que el tamaño del vástago, como en otras especies vegetales, es dependiente del espacio con el cual cuenta la raíz para desarrollarse (Rosales 2013). En condiciones de vivero, Rosales (2013) registró que en 134 días de vida, las plántulas pueden llegar a alcanzar una altura promedio ( $\pm$  error estándar) de  $16.97 \pm 0.74$  cm, un diámetro a la base del tallo de 2.7836 mm, un peso radicular de 0.124 gr, una longitud radicular de 10.34 cm y a producir  $7.5 \pm 1.5$  hojas. Santiago (2016) registró, en trampas “semilleras”, con una edad de once meses a partir de que las plántulas contaban con 5-6 hojas, una altura de  $16.02 \pm 0.85$  cm, un diámetro a la base del tallo de  $0.60 \pm 0.04$  cm y un número de hojas de  $6.28 \pm 0.52$ .



**Figura 1.3** a) Rama de *Laguncularia racemosa* con peciolas de tonalidad rojiza, hojas simples, decusadas, lámina foliar elíptica a oblonga de 5 a 8 cm de largo, 3 a 5 cm de ancho, ápice redondeado o a veces algo emarginado, base truncada, glabra a ligeramente redondeado; peciolas de 10 a 20 mm de largo, con un par de glándulas en la parte superior; b) inflorescencias espigadas, arregladas en panículas terminales; c) detalle de frutos; d) neumatóforos. Descripción de la especie y fotografías b y d tomadas de Agraz-Hernández et al. (2006).

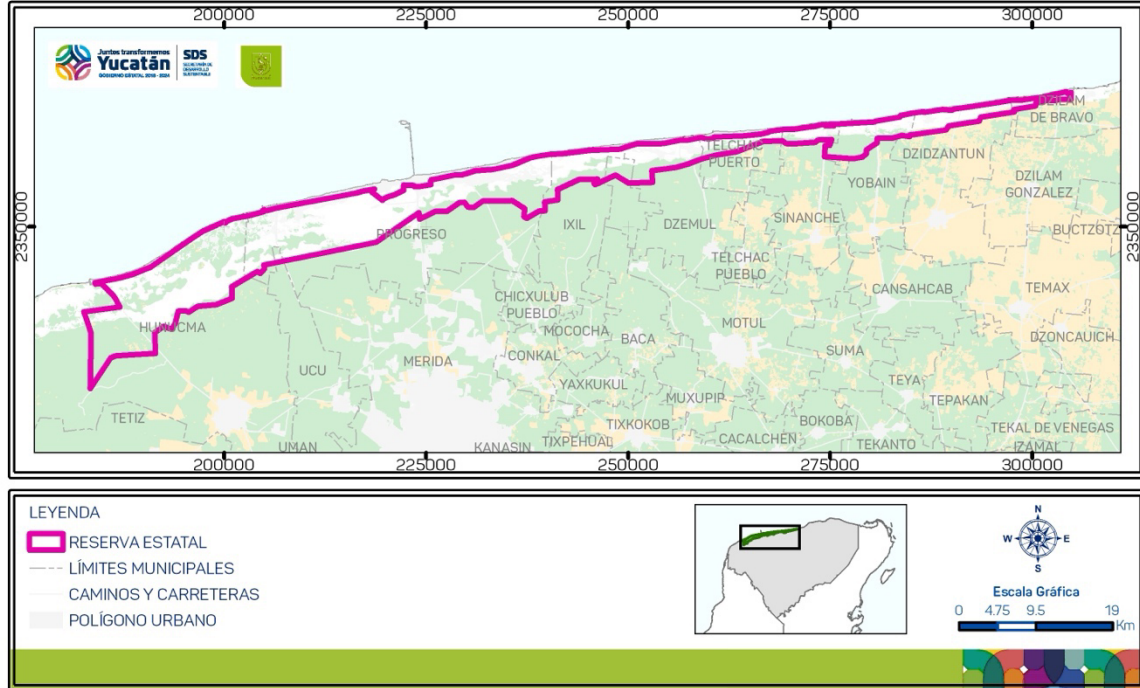


**Figura 1.3** Bosque de manglar dominado por *Laguncularia racemosa* en la Península de Yucatán.

#### **I.4.2. Área de estudio**

Los propágulos de mangle y el suelo fueron colectados en la Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán, en manglares ubicados en las costas del municipio de Hunucmá (Fig. 1.4). El tipo de suelo hallado en los manglares de dicha región corresponde a Solonchak, Histosol y Leptosol (IUSS Grupo de Trabajo WRB 2007; Krasilnikov et al. 2011). Los experimentos se llevaron a cabo en un invernadero ubicado en las instalaciones del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México, bajo una temperatura mínima promedio ( $\pm$  error estándar) de  $25.8 \pm 8.4$  °C y máxima de  $49.1 \pm 2.5$  °C, así como humedad relativa mínima promedio de  $26.5 \pm 5.3$  % y máxima de  $69.3 \pm 21.1$  %.

LOCALIZACIÓN DE LA RESERVA ESTATAL  
CIÉNAGAS Y MANGLARES DE LA COSTA NORTE DE YUCATÁN



**Figura 1.4** Área de colecta de propágulos. Localización de la Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. Tomado de Secretaría de Desarrollo Sustentable del Gobierno del Estado de Yucatán (2022).

### 1.4.3. Colecta y propagación de plantas

Los periodos de fructificación y floración de *L. racemosa* se ajustan a un ciclo reproductivo anual (Rodríguez-Ramírez et al. 2004) y la fructificación es más abundante durante la estación de lluvias (Rodríguez-Ramírez et al. 2004; Agraz et al. 2006), principalmente durante los meses de agosto a diciembre (López-Portillo y Ezcurra 1985; Suárez et al. 1998; Rodríguez-Ramírez et al. 2004; Suárez y Medina 2005). Dado lo anterior, la recolecta de propágulos se llevó a cabo en diciembre de 2016 para un experimento exploratorio en el cual se probó el método de germinación e inoculación y se corroboró que la especie era susceptible de colonizarse con HMA (al ser un experimento exploratorio, no se presentan más datos en esta investigación) y en agosto de 2017 para los experimentos de efectividad y de dependencia micorrízica. Se colectaron los propágulos de *L. racemosa* más grandes, de color verde opaco o verde-amarillento bajo el criterio de madurez de “la caída al toque ligero del colector” de acuerdo con (Cavalcanti et al. 2007).

Los propágulos colectados fueron desinfectados con una solución del fungicida CAPTAN E durante 15-30 minutos. Transcurrido el tiempo de desinfección, los propágulos fueron enjuagados con agua corriente para retirar el exceso de desinfectante y fueron sumergidos en agua corriente durante 24 horas, después de lo cual fueron mantenidos bajo inundación en charolas de aluminio (45.5 cm de ancho por 33.5 cm de largo y 6.4 cm de altura) con sustrato arenoso estéril, hasta que el pericarpo se degradó por sí solo y se inició la germinación; una vez abiertos los cotiledones, las plántulas fueron transplantadas a bolsas negras con 2.5 kg de suelo estéril y fueron mantenidas bajo inundación durante su periodo de establecimiento

(dos meses desde la siembra de semillas hasta el brote del primer par de hojas verdaderas), de acuerdo con lo propuesto por Argüello (2010).

#### I.4.4. Sustrato experimental

El sustrato en el que se establecieron las plantas estuvo conformado por arena:suelo de manglar (colectado de áreas donde se establece *L. racemosa*) (3:1). Este sustrato fue esterilizado con arrastre de vapor durante 1 hora, tres días consecutivos y luego dejado secar antes de ser usado. Se realizó una muestra compuesta de 6 submuestras del sustrato experimental tomadas al azar al momento del primer trasplante de las plantulas y se destinó para análisis físico y químico. Esta muestra fue secada en horno (24 h a 60 °C y 24 h a 105 °C) y tamizada (2 mm de apertura de malla). Se analizaron: la textura del suelo (procedimiento de Bouyoucos; Gee y Bauder 1986), el contenido de materia orgánica (porcentaje de C) (método de Walkley y Black; Nelson and Sommers 1987), el pH en agua relación 1:2 (potenciométrico; Thomas 1996), la conductividad eléctrica relación 1:5 (potenciométrico; Rhoades 1996), los contenidos de nitrógeno total (N) (Método Kjeldahl; Bremner 1996), de potasio disponible (K), sodio (Na) y calcio (Ca) (flamometría; Sparks 1996) y de fósforo disponible (P) (método Olsen; Kuo 1996). Los datos resultantes se presentan en la tabla 1.1

Tabla 1.1. Características físicas y químicas del sustrato utilizado en los experimentos de dependencia micorrízica de *Laguncularia racemosa* y efectividad de hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos para la misma especie. Clase textural arenosa

N total (%)	Na (cmol(+)/Kg)	K (cmol(+)/Kg)	Ca (cmol(+)/Kg)	pH (en agua)	Conductividad eléctrica (μS/cm)	P disponible (mg/Kg)	C (%)	Materia orgánica (%)
0.06 ± 0.01	1.00 ± 0.29	0.10 ± 0.01	12.59 ± 0.94	8.64 ± 0.06	182.47 ± 20.96	13.41 ± 2.00	0.94 ± 0.09	2.10 ± 0.21

#### I.4.5. Inóculo de HMA

Para la inoculación de las plantas con HMA se utilizó inóculo micorrízico de la marca Biofert, cuyas especies, han sido registradas en ecosistemas de manglar por los siguientes autores: *Septoglomus constrictum* (Lingan et al. 1999; D'Souza y Rodrigues 2013 a y b; Ramírez-Viga et al. 2020b), *Glomus tortuosum* (Lingan et al. 1999), *Funneliformis geosporus* (Lingan et al. 1999; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; D'Souza y Rodrigues 2013 a y b; Xie et al. 2014; Ramírez-Viga et al. 2020 a y b), *Acaulospora scrobiculata* (Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; D'Souza y Rodrigues 2013 a y b; Ramírez-Viga et al. 2020 a y b), *Gigaspora margarita* (Lingan et al. 1999; Sengupta y Chaudhuri 2002; Kumar y Ghose 2008). El fabricante (Corporación agroecológica mexicana CAMEX) indica que se encuentran aproximadamente 20 esporas de HMA por gramo de fertilizante. El inóculo presentó una densidad total (viables y no viables) de esporas promedio (± E.E.) de 70 ± 12 esporas en 50 g de suelo y una densidad de esporas con contenido celular promedio (± E.E.) de 10 ± 4 esporas en 50 g de suelo.

## **I.4.6. Diseño de los experimentos**

De acuerdo con experimentos llevados a cabo con plantas de crecimiento arbóreo que se desarrollan obligada o facultativamente en humedales (Lamar y Davey 1988; Borges y Chaney 1993; Wheeler et al. 2000; Hegazy et al. 2008; Turjaman et al. 2008; Wang et al. 2010; Xie et al. 2014), se puede observar la respuesta de las plantas a la asociación con los HMA entre los dos y ocho meses. Dado lo anterior y de acuerdo con Argüero (2010) y con Alleman y Hester (2011), quienes reportan que las plántulas de manglar para fines de reforestación pueden ser introducidas al campo entre las 18 semanas y los diez meses de edad, los experimentos presentados en este capítulo, tuvieron una duración total de siete meses una vez realizada la cosecha inicial (cronogramas de los experimentos se presentan en el Anexo 2).

De acuerdo con Favela et al. (2006), las soluciones nutritivas aplicadas en suelo deben aplicarse en concentraciones máximas del 50%, dado lo anterior y buscando simular un suelo con baja concentración de nutrientes como del caso de los manglares, a todos los experimentos se les aplicó solución de Hoagland al 25% de concentración (ver Anexo 2). La adición de fósforo se realizó de manera diferente para cada experimento y se especifica en los apartados correspondientes.

### **I.4.6.1. Experimento de capacidad de respuesta micorrízica y de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de fósforo**

En octubre de 2017 se transplantaron un total de 30 plántulas para llevar a cabo el experimento capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos bajo distintos niveles de fósforo. El trasplante se realizó a bolsas negras con 2.5 kg de sustrato estéril (arena:suelo de manglar 3:1 v:v). El diseño del experimento involucró dos tratamientos: inoculación con HMA (con dos niveles: plantas inoculadas, plantas no inoculadas) y adición de fósforo al sustrato (con 3 niveles: 20  $\text{gl}^{-1}$ , 2  $\text{gl}^{-1}$  y 0  $\text{gl}^{-1}$  de P suministrado en forma de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). Los niveles de P adicionado fueron definidos de acuerdo con los métodos de Guadarrama-Chávez et al. (2008), tomando como referencia los niveles de adición de Xie et al. (2014) e Ipsantis y Sylva (2007), pero buscando manejar niveles bajos de fósforo disponible, dado que en los análisis del suelo utilizado en los experimentos mostró baja concentración de dicho elemento ( $13.41 \pm 2.00 \text{ mg/kg}$ ) y en un estudio anterior en ecosistemas de manglar de la península de Yucatán se registró esa misma condición ( $8.46 \pm 1.57 \text{ mg/kg}$ ) (Ramírez-Viga et al. 2020b).

*Tratamiento de inoculación con HMA.* Una vez realizada la cosecha inicial, a la par del trasplante, la mitad de las plantas fueron inoculadas añadiendo sobre las raíces 10 g de inóculo micorrízico de origen comercial de la marca Biofert, estas plantas correspondieron al nivel de “plantas inoculadas”, el resto de las plantas fueron transplantadas sin adición de inóculo micorrízico y correspondieron al nivel de “plantas no inoculadas”.

*Tratamiento de adición de fósforo.* Las plantas fueron divididas al azar en tres grupos de 10 individuos (5 micorrizados y 5 no-micorrizados) y a cada grupo se le aplicó un nivel distinto de fósforo. Para cada grupo se preparó solución nutritiva Hoagland con el nivel de fósforo correspondiente. (1) 0  $\text{gl}^{-1}$ : a cada planta se le aplicaron 50 ml de solución Hoagland sin fósforo, (2) 2  $\text{gl}^{-1}$ : a cada planta se le aplicaron 50 ml de solución Hoagland con 2 ppm de fósforo ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ) y (3) 20  $\text{gl}^{-1}$ : a cada planta se le aplicaron 50 ml de solución Hoagland

con 20 ppm de fósforo ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). La fertilización se realizó cada segundo mes durante todo el experimento (octubre 2017, diciembre 2017, febrero 2018, abril 2018).

El experimento tuvo una duración total de siete meses, con una cosecha inicial (resultados en Anexo 3) y una final para determinar capacidad de respuesta de acuerdo con la metodología de Guadarrama-Chávez et al. (2008). En ambas cosechas se evaluaron parámetros de biomasa y en la final, adicionalmente parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases y de concentración de nutrientes en los tejidos vegetales, para evaluar la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintas concentraciones de fósforo en el sustrato. A lo largo del experimento también se llevó a cabo un monitoreo mensual de crecimiento a través de la altura, diámetro a la base del tallo (DBT) y número de hojas. El riego se realizó, un día sí y un día no, hasta saturación del sustrato (observándose una película de agua sobre el sustrato) con agua potable, de manera que las plantas estarían sometidas a una inundación intermitente, pues en el transcurso del día sin riego la inundación disminuía, permaneciendo el suelo húmedo; las hojas no se observaban con reducción de turgencia. Las macetas no contaban con drenaje. Una vez al mes se dejaban dos días sin riego para que el sustrato se secase.

Para el cálculo de la capacidad de respuesta se evaluaron los siguientes parámetros:

1. Peso seco total (PST)
2. Capacidad de respuesta para cada nivel de fósforo, siendo  $R_{[P]} = [(PSTm - PSTnc) / PSTnc] * [100]$

\* Donde: PSTm = peso seco total de la plántula inoculada o micorrizada; PSTnc = peso seco total de la plántula no inoculada o no colonizada por HMA.

#### **I.4.6.2. Experimento de efectividad bajo condiciones contrastantes de salinidad y saturación de agua en el sustrato**

En octubre de 2017 se transplantó un total de 64 plántulas de *L. racemosa* a bolsas negras con 2.5 kg de sustrato estéril (arena:suelo de manglar 3:1 v:v). Al momento del transplante se llevó a cabo una cosecha inicial (5 plántulas con 4 semanas de desarrollo), en la que se registraron parámetros de biomasa (resultados en Anexo 3). El diseño del experimento de efectividad involucró tres tratamientos: Inoculación con HMA (dos niveles: plantas inoculadas con HMA, plantas no inoculadas), salinidad (dos niveles: NaCl añadido y NaCl no añadido) y disponibilidad de agua en el sustrato (dos niveles: sustrato inundado y sustrato no inundado).

*Tratamiento de inoculación.* Una vez realizada la cosecha inicial y a la par del transplante, la mitad de las plantas fueron inoculadas añadiendo sobre las raíces 10 g de inóculo micorrízico de origen comercial de la marca Biofert, estas plantas correspondieron al nivel de “plantas inoculadas”, el resto de las plantas fueron transplantadas sin adición de inóculo micorrízico y correspondieron al nivel de “plantas no inoculadas”.

*Tratamiento de salinidad.* De acuerdo con Odum (1985), los mangles son halofitas facultativas, lo que quiere decir que el agua salada no es un requerimiento físico. *L. racemosa* se distribuye en sitios con salinidades entre 0 y 42 ppm, y presenta tolerancia hasta 80 ppm (Jiménez, 1984 citado por Agraz et al. 2006). De acuerdo con la revisión de Kumar et al. (2015), se han reportado que los HMA brindan beneficios a las plantas hospederas en salinidades de hasta 300mM (aprox 36 ppm si se diluyeran en 1 lt de agua), por ello (y dado que se halla entre los intervalos de tolerancia de salinidad de *L. racemosa*) se estableció un tratamiento de salinidad con dos niveles: 0 mM de NaCl añadidos y 137mM de NaCl añadidos (en noviembre de 2017 y de nuevo en febrero de 2018, siendo un total de 274 mM

de NaCl añadidos a lo largo del experimento). La adición de NaCl se llevó a cabo del siguiente modo para ambas ocasiones: para cada planta en el nivel de adición de sal se pesaron 8 g de NaCl y se diluyeron en un litro de agua potable (teniendo de ese modo el agua una salinidad de 8ppm) y cada día se le añadieron a las macetas 62.5 ml de la solución, esto durante 14 días para evitar el shock osmótico, de acuerdo con Hajiboland et al. (2015). A las plantas en el nivel sin adición de sal se les añadieron los mismos mililitros de agua potable durante los 14 días, pero sin NaCl.

*Tratamiento de disponibilidad de agua.* Una vez que se aplicó todo el tratamiento de salinidad, en diciembre de 2017 se dio comienzo al tratamiento de disponibilidad de agua en el sustrato con dos niveles: sustrato inundado (saturación de agua en el sustrato del 100%) y sustrato no inundado (buscando aproximar saturación debajo de la capacidad de campo). Los tratamientos se controlaron de la siguiente manera: las plantas en el nivel de inundación se regaban un día sí y un día no, dejando una capa de inundación de 2-3cm sobre la superficie del sustrato, de este modo las plantas siempre tenían agua sobre el sustrato (aproximadamente cada dos meses se dejaba secar el sustrato para promover la oxigenación del sustrato a la que las plantas se ven sometidas en su entorno natural); las plantas en el nivel de sustrato no inundado se regaban un día sí y dos no, dejando el sustrato saturado al momento del riego (se observaba una película de agua sobre el sustrato), pero en el lapso de los dos días entre riego el sustrato se encontraba seco y las hojas de las plántulas se observaban con una reducción de turgencia. El tratamiento de saturación de agua se matuvo a lo largo de todo el experimento.

Todas las plantas fueron fertilizadas con 50 ml de solución nutritiva de Hoagland al 25% con 0.2 ppm de fósforo cada dos meses (noviembre de 2017 y febrero de 2018). El experimento se mantuvo durante siete meses, durante los cuales se llevó a cabo un monitoreo mensual de crecimiento a través de la altura, diámetro a la base del tallo (DBT) y número de hojas. Al finalizar el experimento se llevó a cabo la cosecha final, en la que se evaluaron parámetros fotosintéticos, de biomasa y de concentración de nutrientes en sus tejidos.

#### **I.4.7. Variables de respuesta vegetal**

##### **I.4.7.1 Parámetros de biomasa**

*Monitoreo de crecimiento (altura a nivel de sustrato, diámetro a la base del tallo y número de hojas).* Crecimiento, en el contexto de la planta individual, significa un cambio irreversible a través del tiempo, siendo tales cambios principalmente en tamaño (como sea que sea medido), a menudo en forma y ocasionalmente en número (Hunt 2003). De manera mensual se evaluó el crecimiento de las plantas en los tres ensayos a través de su altura a nivel del sustrato (cm) (correspondiente a la longitud del tallo al nivel que surge del sustrato), diámetro a la base del tallo DBT (cm) y el número de hojas extendidas. Estos tres parámetros también se registraron en las plantas extraídas en las cosechas inicial y final, además de la altura a nivel de raíz (cm) (correspondiente a la longitud desde el surgimiento de la raíz) y la longitud de la raíz (cm).

*Peso seco.* Las plántulas de las cosechas inicial y final fueron divididas en sus diferentes componentes (sistema radical, tallo y hojas), que posteriormente fueron lavados para retirar sustrato y pesados (peso húmedo en gramos; resultados en Anexo). Se midió el área foliar por planta y posteriormente, de acuerdo con González y Cuenca (2008), los diferentes componentes fueron secados por separado en un horno (de elaboración casera, con sistema



de convección para homogeneizar la temperatura y termostato) a 60°C hasta peso constante. Una vez secos, se registró el peso seco aéreo (tallos, ramas y hojas) y el peso de la raíz de las plantas, en gramos.

*Área foliar.* El área foliar total de cada planta fue determinada con un medidor de área foliar Li-Cor Modelo LI-3000A Portable Area Meter, Estados Unidos.

La biomasa a menudo es utilizada para estimar la adecuación de los individuos, pero la ausencia de un efecto significativo en tal parámetro no implica ausencia de contribución de tal variable a la adecuación (Stevens et al. 2011), por ello se registraron parámetros adicionales a la biomasa en los tres ensayos, los cuales se describen a continuación.

#### **I.4.7.2 Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases**

Al momento de la cosecha final se evaluaron los siguientes parámetros fotosintéticos con un equipo medidor portátil de fotosíntesis LI-6200 (Portable Photosynthesis System LI-COR, inc.): tasa fotosintética a saturación de luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), contenido intercelular de  $\text{CO}_2$  o carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y eficiencia de uso de agua ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ ). Las mediciones se efectuaron en las horas de máxima iluminación (de 8:30 a 11:00 hrs, de acuerdo con Yang et al 2014), en una hoja (completamente desarrollada y abierta) por planta (5 mediciones por hoja), tomando cinco plantas por tratamiento a  $400 \text{ mmol mol}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  y  $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de PPF. La eficiencia instantánea de uso de agua (EUA) fue calculada de acuerdo con Pineda (2013), como la proporción entre la tasa neta de asimilación de  $\text{CO}_2$  y la tasa de transpiración.

*Contenido de clorofila.* Las metodologías para la extracción de clorofila de material vegetal se basan casi siempre en métodos destructivos. El medidor de clorofila (o medidor SPAD Konica Minolta) es una herramienta portátil simple de diagnóstico que mide el “verdor” o concentración de relativa de clorofila en las hojas (Kariya et al., 1982) a través de lecturas instantáneas no destructivas en una planta basadas en la intensidad de luz absorbida por la muestra de tejido (Minolta Camera Co. Ltd., 1989) (Torres et al. 2005). Adicionalmente a los parámetros medidos con el IRGA, se llevó a cabo una extracción de pigmentos fotosintéticos de acuerdo con la metodología de Rodés y Collazo (2006) con hojas de distintas plantas de *L. racemosa* que se transplantaron al mismo tiempo que las de los experimentos, pero que se mantuvieron a parte; de las mismas hojas donde se realizó la extracción se tomaron previamente lecturas con un medidor de clorofila SPAD (de 8:30 a 11:00 hrs). Con los resultados se elaboró una curva de calibración y posteriormente se tomaron tres lecturas con el SPAD a distintas hojas de todas las plantas de los dos experimentos para estimar a través de una regresión lineal la concentración de clorofilas a y b. Esto se realizó de acuerdo con la metodología de Schaper y Chacko (1991) y Torres et al. (2005).

#### **I.4.7.3 Concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales**

*Concentración de Pi, N y C en los tejidos.* De acuerdo con Gonzáles y Cuenca (2008), del material vegetal que fue secado para obtener la biomasa, se seleccionaron 3 individuos por tratamiento, cuyos tejidos fueron molidos (Nutribullet 600W, México y mortero de porcelana) y tamizados (tamiz de 250 micras). Una porción de estas muestras fue destinada para el análisis de concentración de fósforo inorgánico (Pi) en los tejidos vegetales, el cual fue llevado a cabo en el laboratorio de análisis de suelos, plantas y agua LASPA del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán UADY con

el método Olsen (Kuo 1996). Con la fracción restante de las muestras se llevó a cabo el análisis elemental de concentración de nitrógeno total (N) y de carbono (C) en los tejidos, en el laboratorio de Isótopos Estables de la Unidad de Química (Facultad de Química, UNAM) en la Unidad Académica de la UNAM en Yucatán. Para el análisis elemental se pesaron entre 3.5 - 4.5 mg de cada muestra (n =3), se colocaron en capsulas de estaño y se analizaron en un analizador elemental COTECH ECS 4010.

#### **I.4.8. Parámetros fúngicos**

Utilizando sustrato y raíces de tres individuos en la cosecha final, se evaluaron distintos parámetros de la comunidad de HMA asociados a las plantas de los distintos experimentos.

##### **I.4.8.1. Porcentaje de colonización micorrízica arbuscular**

*Tinción de raíces.* Se tomó aproximadamente 1 g de raíces frescas de tres plantas de cada tratamiento después de registrar el peso fresco y se tiñó con azul de tripano de acuerdo con la técnica de Phillips y Hayman (1970), modificada por Hernández-Cuevas et al. (2008), para posteriormente cuantificar el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular (ver Anexo). Especificaciones del uso de la técnica:

- a) El baño maría fue sustituido por el uso del microondas tal como especifica la técnica.
- b) Cuando las raíces se observaban aún rígidas luego de calentarlas 5 minutos en microondas con KOH al 10%, se colocaban otros 2 minutos y medio, una y máximo dos veces más para que las raíces se ablandaran. Para evitar que el tejido de las raíces se degradase con el calor extra impuesto en KOH, éstas no fueron calentadas con el azul de tripano, en cambio permanecieron sumergidas en la tinción 24 horas y posteriormente fueron enjuagadas.

*Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular.* Esta medida estima el crecimiento de un hongo o de una comunidad fúngica dentro de la corteza de la raíz (Bagyaraj y Stürmer 2012). Para cuantificar el porcentaje de colonización en las raíces se siguió el procedimiento de McGonigle et al. (1990), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008) (ver Anexo). El porcentaje de colonización se estimó aplicando la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de colonización} = \frac{\text{número de campos colonizados}}{\text{número total de campos observados}} \times 100$$

El conteo del porcentaje de colonización se llevó a cabo por estructura fúngica dentro de la raíz (hifas, vesículas, esporas, arbusculos y ovillos) y se contabilizó también el porcentaje total de colonización (se cuentan todas las estructuras fúngicas dentro de la raíz).

##### **I.4.8.2. Densidad de esporas**

Además del porcentaje de colonización, una variable fúngica ampliamente reportada en estudios de campo, incluyendo a los estudios con plantas de humedal, es la densidad de esporas de HMA. La mayoría de los HMA producen sus esporas en el suelo y su cuantificación permite estimar parte del potencial infectivo de estos hongos (Hernández-Cuevas et al. 2008). Las perturbaciones en los ecosistemas reducen, de manera general, la cantidad de propágulos de HMA, entre ellos las esporas, mismas que también pueden verse afectadas por las condiciones climáticas (Ramos-Zapata et al. 2008), incluidos en este patrón los ecosistemas de manglar (Ramírez-Viga et al. 2020a), ya sea debido a que la cantidad de agua en el suelo tiene un efecto directo sobre la germinación de las esporas, estimulándola

en condiciones de humedad adecuada o estimulando la esporulación en condiciones de déficit (Ramos-Zapata et al. 2008). A este respecto, en estudios previos en manglares de la península de Yucatán se ha registrado que la densidad de esporas también puede responder al acarreo por el agua de lluvia desde ecosistemas aledaños en estaciones lluviosas, encontrando mayor densidad de esporas en dichas épocas (Ramírez-Viga et al. 2020 a y b). La capacidad de los propágulos fúngicos para sobrevivir en un determinado rango de tipos de suelo y condiciones ambientales (la plasticidad que posean para sobrevivir en un ambiente hasta cierto grado cambiante) impacta de manera directa la supervivencia de las plantas, pues en mayor o menor grado ellas pueden depender de la simbiosis (en la toma de nutrimentos, de agua y protección contra patógenos) para ser exitosas (Smith y Read, 2008). De este modo, en el ámbito experimental la densidad de esporas se convierte en un estimador, aunque rudimentario, de cómo las condiciones en el sustrato pueden influir en una fracción de los propágulos infectivos. Considerando que se cuenta con información acerca de la variación de la densidad de esporas en ecosistemas de manglar de la península de Yucatán, se decidió incluir tal parámetro fúngico en esta investigación para explorar su respuesta a las condiciones experimentales establecidas.

La extracción de esporas se llevó a cabo de acuerdo con la técnica de Gerdemann y Nicolson (1963) y centrifugación con gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) modificadas por Hernández-Cuevas et al. (2008) (ver Anexo). Especificaciones del uso de la técnica:

a) Se tomó suelo de tres individuos en cada tratamiento. Una vez seco fue almacenado a temperatura ambiente hasta el momento de la extracción. Para la extracción se tomaron 50 g de muestra.

b) El suelo de cada muestra fue vaciado en un vaso de precipitado de 1000 ml, se adicionó agua corriente hasta 3 cm por debajo del borde.

c) Se agregó jabón líquido sin fosfatos TWEEN a la muestra y se revolvió con una espátula. Se dejó reposar hasta que la tierra se hubiese precipitado en el fondo del vaso.

d) Se decantó el sobrenadante sobre una serie de tamices. Se trasladaron los restos en los tamices de 45, 61, 120 y 190  $\mu$  a tubos de centrifuga con ayuda de una pipeta y se equilibraron con agua corriente. Las muestras se centrifugaron a 2000 rpm durante 5 minutos.

e) El sobrenadante de los tubos fue vertido en una bomba de vacío (Air Cadet® Mod. 7059-42), en la cual fue colocada previamente una membrana millipore de 0.45 $\mu$  para retener en ella las esporas. El agua fue extraída y con la ayuda de una pinza de punta fina la membrana fue colocada en una caja de petri debidamente etiquetada, la cual se almacenó en refrigeración de 1 a 3 días hasta su revisión. Una vez montadas las esporas en portaobjetos, se cuantificó el número de esporas totales en cada placa y se dividió entre los gramos de suelo utilizados en la extracción (50 g).

#### **I.4.9. Análisis estadísticos**

Para los análisis estadísticos se estableció un nivel de significancia de 0.05. Éstos se llevaron a cabo usando el software RStudio Version 1.0.143 (R Core Team 2021). El supuesto de normalidad fue probado con una prueba de Shapiro-Wilk (experimento de capacidad de respuesta) o Kolmogorov-Smirnov Lilliefors (segundo experimento de respuesta) usando el paquete nortest (Gross y Ligges 2015) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene usando el paquete car (Fox y Weisberg 2019). Los datos fueron analizados en búsqueda de diferencias entre los distintos niveles de los tratamientos a los cuales fueron

sometidas las plantas (inoculación, inundación, salinidad, fósforo) y la relación de éstos con las variables de respuesta, usando el paquete stats (R Core Team 2021). Los datos de monitoreo mensual fueron analizados con Análisis de varianza de medidas repetidas o la prueba Friedman (si los datos eran no paramétricos) para determinar si hubo diferencias en crecimiento a lo largo del monitoreo de acuerdo con la altura, el diámetro a la base del tallo y el número de hojas. Se realizaron pruebas de t de student (experimento de capacidad de respuesta) y Análisis de varianza (en el segundo experimento de respuesta a la inoculación) para determinar la relación de los tratamientos con las variables de respuesta (tanto en el monitoreo mensual como en los datos obtenidos en la cosecha final) o para los datos no paramétricos la prueba de Mann-Whitney (para dos muestras independientes) o el ANOVA por rangos Kruskal-Wallis (para más de dos muestras independientes). Al encontrarse diferencias entre los tratamientos con el Análisis de varianza, se llevaron a cabo pruebas post-hoc de comparación múltiple de Tukey.

## **I.5. RESULTADOS**

### **I.5.1. Capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de adición de fósforo**

#### **I.5.1.1. Monitoreo mensual de crecimiento**

Las plantas en todos los tratamientos presentaron crecimiento en términos de altura a nivel del sustrato ( $\chi^2 = 126.00$ , g.l. = 7,  $p < 0.001$ ), diámetro a la base del tallo (DBT) ( $\chi^2 = 94.45$ , g.l. = 6,  $< 0.001$ ) y número de hojas ( $\chi^2 = 124.47$ , g.l. = 7,  $p < 0.001$ ), de acuerdo con el incremento promedio a lo largo del monitoreo mensual (Tabla 1.2) y la prueba de Friedman. De acuerdo con los análisis de varianza, según el tratamiento de fósforo, las plantas únicamente difirieron en el diámetro a la base del tallo (DBT) de la medición número cinco ( $F = 4.17$ , g.l. = 2,  $p = 0.0279$ ), siendo los valores registrados: 0ppm  $0.62 \pm 0.02$  cm; 2ppm  $0.59 \pm 0.02$  cm; 20 ppm  $0.66 \pm 0.14$  cm. Según el tratamiento de inoculación, las plantas únicamente difirieron en cuanto al número de hojas en la medición número cinco ( $F = 4.67$ , g.l. = 1,  $p = 0.0409$ ), siendo los valores registrados para las plantas inoculadas  $23 \pm 1.80$  hojas y para las plantas no inoculadas  $18.47 \pm 1.44$  hojas (ver Anexo 3).

#### **I.5.1.2. Biomasa**

Para la cosecha final, las plantas no difirieron en sus parámetros de biomasa en cuanto a los tratamientos aplicados (tabla 1.2; valores en cada tratamiento en Anexo 3).

**Tabla 1.2** Valores promedio de parámetros de biomasa (n = 30) y contenido de carbono (n = 18) en los tejidos de las plantas de *L. racemosa*, en siete meses de crecimiento, en la cosecha final del experimento de capacidad de respuesta y respuesta bajo distintos niveles de fósforo. Promedio  $\pm$  error estándar.

Altura a nivel de raíz (cm)	DBT (mm)	Número de hojas	Longitud de raíz (cm)	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	PS		Contenido de C (%)	
					PS aéreo (g)	subterráneo (g)		
71.13 $\pm$ 1.55	9.68 $\pm$ 0.15	49.33 $\pm$ 2.68	52.64 $\pm$ 1.92	371.19 $\pm$ 16.14	9.22 $\pm$ 0.50	8.60 $\pm$ 0.55	17.82 $\pm$ 1.02	42.13 $\pm$ 0.08

### 1.5.1.3. Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases

No se registraron diferencias significativas en la tasa fotosintética de acuerdo a los factores evaluados. El contenido intercelular de CO<sub>2</sub> difirió en las plantas no inoculadas con respecto a las inoculadas, siendo mayores los valores en las primeras (275.18  $\pm$  1.53 -M y 262.53  $\pm$  1.55 +M); en este parámetro no se registraron diferencias de acuerdo al nivel de fósforo adicionado. Para el resto de los parámetros fotosintéticos evaluados (excepto para el contenido de clorofila a 2.05  $\pm$  0.03% y b 0.76  $\pm$  0.01 %) se hallaron diferencias significativas de acuerdo al nivel de inoculación y al nivel de fósforo adicionado. En los parámetros de CE y de EUA, se registró interacción entre los factores (Tabla 1.3).

**Tabla 1.3.** Parámetros fotosintéticos estimados en las plantas de *L. racemosa* del experimento de capacidad de respuesta a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo. CE = conductancia estomática, EUA = eficiencia de uso de agua. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna.

Tratamiento	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	CE ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ )
-M 0P	11.5 $\pm$ 0.48 <sup>a</sup>	281 $\pm$ 2.6 <sup>a</sup>	0.23 $\pm$ 0.01 <sup>acd</sup>	5.49 $\pm$ 0.25 <sup>bcd</sup>	2.12 $\pm$ 0.04 <sup>bcd</sup>
+M 0P	11.9 $\pm$ 0.31 <sup>a</sup>	253 $\pm$ 2.6 <sup>b</sup>	0.17 $\pm$ 0.01 <sup>d</sup>	4.73 $\pm$ 0.16 <sup>d</sup>	2.54 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>
-M 2P	14.5 $\pm$ 0.50 <sup>a</sup>	273 $\pm$ 2.5 <sup>a</sup>	0.28 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	6.65 $\pm$ 0.30 <sup>abc</sup>	2.21 $\pm$ 0.03 <sup>bcd</sup>
+M 2P	14.5 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>	265 $\pm$ 2.4 <sup>b</sup>	0.25 $\pm$ 0.01 <sup>ab</sup>	6.37 $\pm$ 0.22 <sup>abc</sup>	2.31 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>
-M 20P	14.3 $\pm$ 0.37 <sup>a</sup>	270 $\pm$ 2.3 <sup>a</sup>	0.27 $\pm$ 0.01 <sup>ac</sup>	6.83 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>	2.11 $\pm$ 0.03 <sup>cd</sup>
+M 20P	11.7 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	268 $\pm$ 2.0 <sup>b</sup>	0.20 $\pm$ 0.01 <sup>bd</sup>	5.86 $\pm$ 0.14 <sup>ab</sup>	2.02 $\pm$ 0.03 <sup>d</sup>
P	n.s.	n.s.	$\chi^2 = 16.265$ , df = 2, $p < 0.001$	$\chi^2 = 32.754$ , df = 2, $p < 0.001$	$\chi^2 = 28.95$ , df = 2, $p < 0.001$
M	n.s.	U = 1356, $p < 0.001$	U = 1815, $p < 0.001$	U = 1922, $p < 0.001$	U = 3780, $p < 0.001$
P:M	n.s.	n.s.	t = 25.94, $p < 0.001$	n.s.	t = 5.68, $p < 0.001$

n = 5; n.s. =  $p > 0.05$

#### I.5.1.4. Concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales

Se hallaron diferencias significativas entre las plantas inoculadas y las no inoculadas en cuanto la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos, de acuerdo con la prueba de Mann-Whitney ( $U = 8$ ,  $p = 0.002756$ ) y en cuanto al contenido de nitrógeno, de acuerdo con la prueba de t de Student ( $t = 4.89$ , g.l. = 15.078,  $p < 0.001$ ) (Tabla 1.4).

**Tabla 1.4.** Concentración promedio de nitrógeno (N) y de fósforo inorgánico (Pi) en los tejidos de las plantas de *L. racemosa* del experimento de dependencia micorrízica y efectividad bajo distintos niveles de fósforo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las plantas inoculadas y no inoculadas. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA.

Tratamiento	Concentración de N (%)	Concentración de Pi (mg/Kg)	Concentración de Pi (%)
-M	0.620 ± 0.00 <sup>b</sup>	414.86 ± 19.38 <sup>a</sup>	0.0415 ± 0.002 <sup>a</sup>
+M	0.655 ± 0.00 <sup>a</sup>	294.86 ± 24.23 <sup>b</sup>	0.0295 ± 0.002 <sup>b</sup>

n = 9

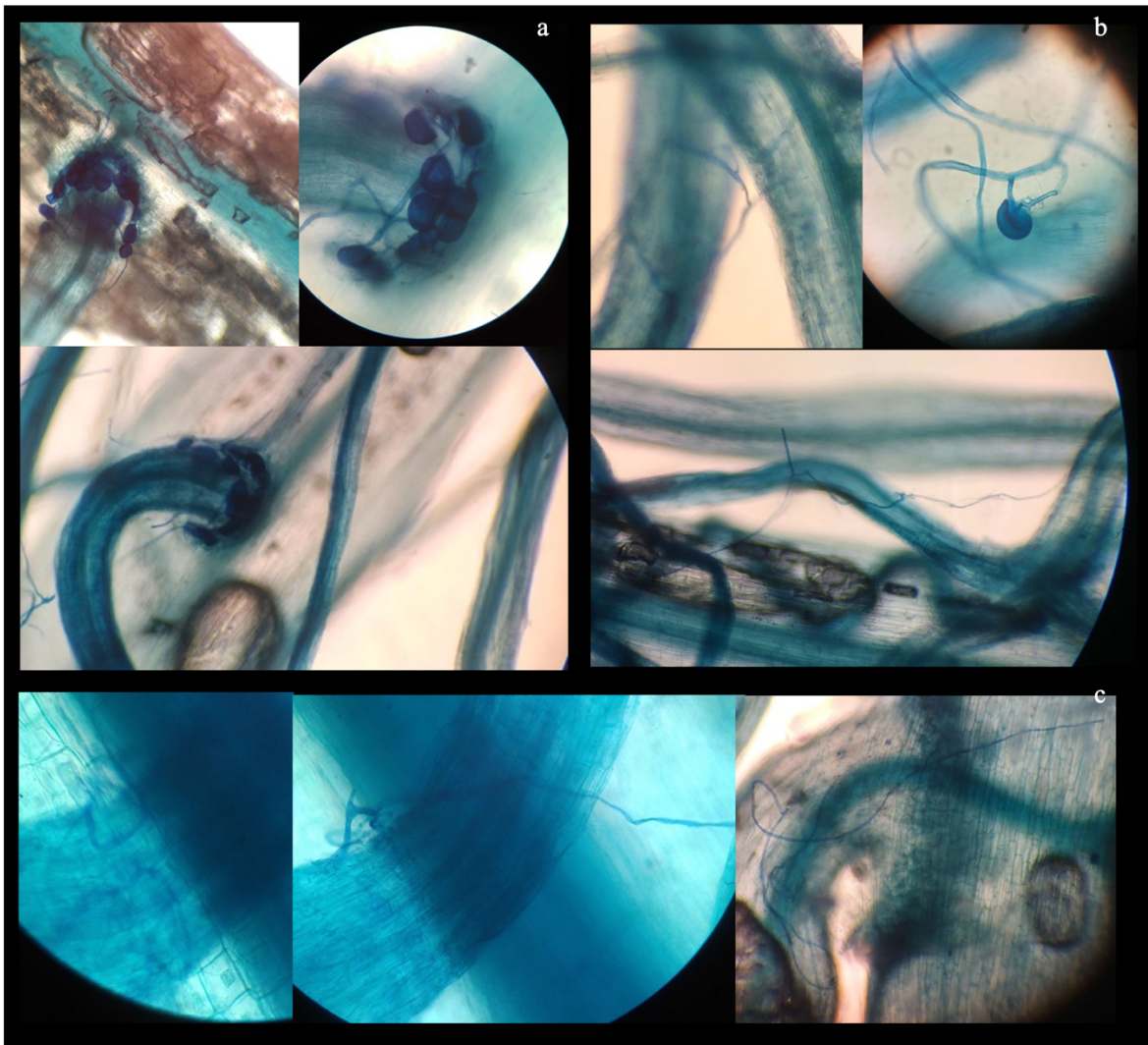
#### I.5.1.5. Parámetros fúngicos

Se registró colonización de estructuras fúngicas en las raíces de las plantas inoculadas (Tabla 1.5), atribuibles a HMA, sin embargo, no se registraron arbusculos. En las plantas no inoculadas no se registró porcentaje de colonización micorrízica. El análisis de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas en el porcentaje de colonización total ( $\chi^2 = 6.25$ , g.l. = 2,  $p = 0.04389$ ), por hifas ( $\chi^2 = 6.25$ , g.l. = 2,  $p = 0.04389$ ) y por vesículas ( $\chi^2 = 7.62$ , g.l. = 2,  $p = 0.02211$ ) de acuerdo al nivel de fósforo. Las estructuras fúngicas se encontraron colonizando las raíces en distintos puntos, con una agregación particular de hifas y vesículas en las áreas de surgimiento de las raíces secundarias (Fig. 1.5). No se encontraron diferencias significativas entre la densidad de esporas con contenido celular de los diferentes tratamientos de fósforo. Los valores promedio ( $\pm$  error estándar) de densidad de esporas (en 50 g de suelo) registrados fueron  $2.89 \pm 0.63$  (n = 9).

**Tabla 1.5** Porcentaje de colonización (total y por estructura fúngica) en las raíces de *L. racemosa* inoculadas (promedio  $\pm$  error estándar). Experimento de capacidad de respuesta y respuesta a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de fósforo. 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna.

Tratamiento	Total (%)	Hifas (%)	Vesículas (%)	Esporas (%)	Ovillos (%)
0 P	20.41 ± 3.94 <sup>a</sup>	20.41 ± 3.94 <sup>a</sup>	11.08 ± 2.88 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.28 <sup>a</sup>	1 ± 1 <sup>a</sup>
2 P	7.89 ± 0.62 <sup>b</sup>	6.53 ± 1.88 <sup>b</sup>	0 <sup>b</sup>	1.08 ± 0.26 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>
20 P	13.49 ± 2.02 <sup>b</sup>	13.49 ± 2.02 <sup>b</sup>	0 <sup>b</sup>	0.33 ± 0.33 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>

n = 3



**Figura 1.5** Raíces de *L. racemosa* del tratamiento de inoculación, colonizadas por hifas y vesículas fúngicas, en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de fósforo. a: 0 ppm de adición, b: 2 ppm de adición y c: 20 ppm de adición de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . Fotografías tomadas en microscopio óptico a aumento 10X y 40X.

#### **1.5.1.6. Capacidad de respuesta**

La capacidad de respuesta en el nivel de 0 fósforo añadido fue -5.96 %, en el nivel de adición de 2 ppm fue de 3.24 % y en el de adición de 20 ppm fue de 14.42 %. Estos resultados indican que conforme se incrementa la concentración de fósforo en el sustrato, se incrementa la capacidad de respuesta de *L. racemosa* a la asociación con los HMA, representando el porcentaje en 0ppm de adición una desventaja para las plantas de mantener la y de manera contraria, una ventaja creciente conforme el incremento en la adición de P.



## **I.5.2. Respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato**

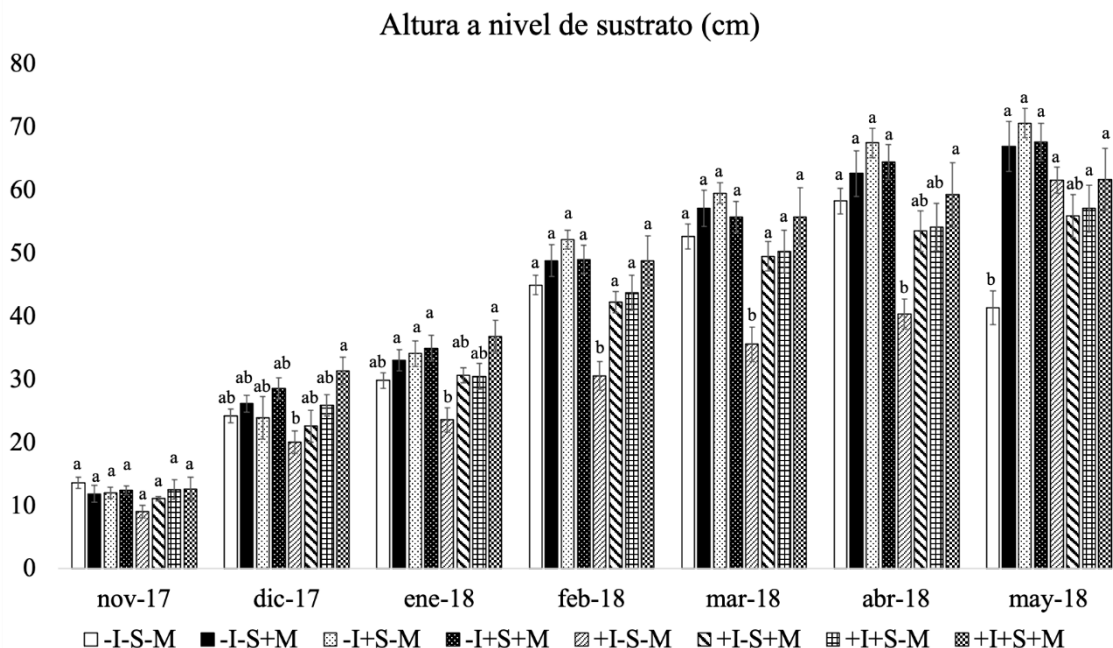
### **I.5.2.1. Monitoreo de crecimiento**

De acuerdo con el incremento en los valores promedio a lo largo del monitoreo mensual (Figuras 1.3, 1.4 y 1.5) y la prueba de Friedman, las plantas de *L. racemosa* en todos los tratamientos presentaron crecimiento en altura a nivel del sustrato ( $\chi^2 = 360.33, p < 0.001$ ), DBT ( $\chi^2 = 339.58, p < 0.001$ ) y número de hojas ( $\chi^2 = 364.43, p < 0.001$ ).

En cuanto a la altura, se registraron diferencias entre los tratamientos a partir de la segunda medición (diciembre 2017). En dicha medición se registró la mayor altura (promedio  $\pm$  error estándar) en el tratamiento de NaCl añadido ( $27.42 \pm 1.21$  cm) en comparación de aquel en el que no se añadió ( $23.22 \pm 0.93$  cm) ( $F = 8.18, \text{g.l.} = 1, p = 0.0058$ ) y en las plantas inoculadas ( $27.16 \pm 1.10$  cm) en comparación con las no inoculadas ( $23.48 \pm 1.09$  cm) ( $F = 6.24, \text{g.l.} = 1, p = 0.0152$ ), pero no se encontró interacción entre los factores (Fig. 1.6). Esta tendencia se mantuvo a lo largo de todo el monitoreo de crecimiento.

A partir de la cuarta medición (febrero 2018) se comenzaron, además, a registrar diferencias significativas en altura entre los niveles de disponibilidad de agua, siendo los valores más altos en las plantas en condiciones no inundadas ( $48.71 \pm 1.06$  cm) en comparación con las inundadas ( $41.33 \pm 1.79$  cm). En la cuarta medición se registró interacción de este tratamiento con el de inoculación ( $F = 5.42, \text{g.l.} = 1, p = 0.023515$ ) (Fig. 2.6). Particularmente en esta medición y en la siguiente se hallaron diferencias entre las plantas inoculadas y las no inoculadas en las condiciones de inundación y sin NaCl añadido ( $p = 0.025; 0.0252$ ) (Fig 1.6).

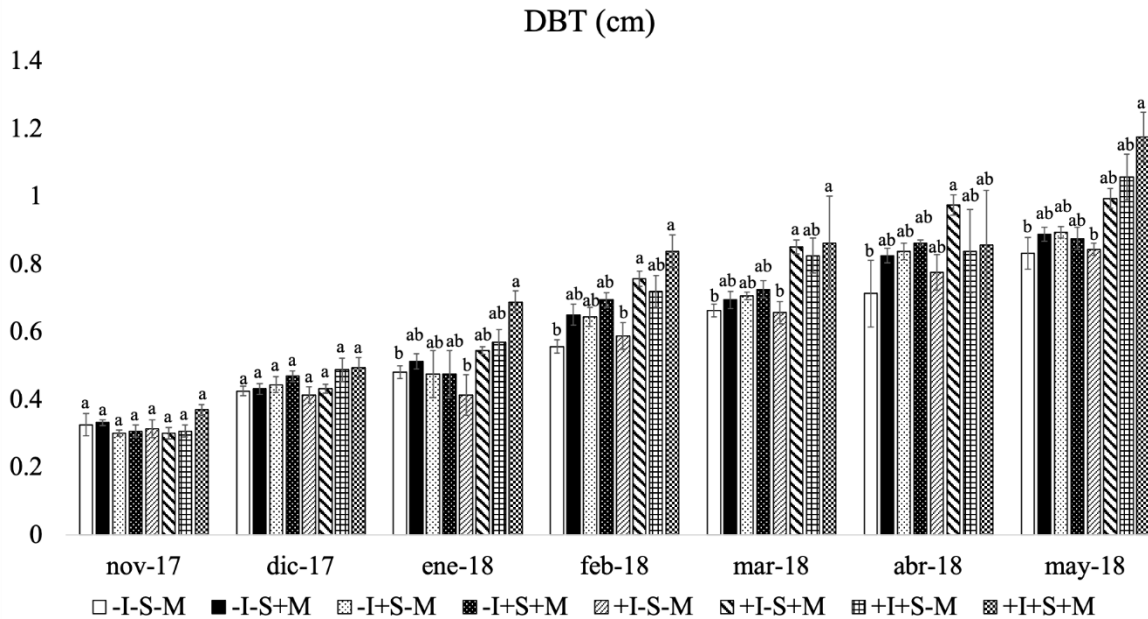
Las diferencias en altura entre las plantas en cada factor evaluado se mantuvieron desde su primer registro y en todo lo largo del monitoreo. En la última medición (mayo 2018) se registró, además, interacción entre los tres factores ( $F = 16.55, \text{g.l.} = 1, p < 0.001$ ). De manera particular, se registraron diferencias entre las plantas inoculadas y las no inoculadas en las condiciones no inundadas y sin NaCl añadido ( $p < 0.001$ ) (Fig 1.6).



**Figura 1.6** Promedio ( $\pm$  error estándar) de la altura de las plantas de *L. racemosa* en el experimento de respuesta a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada con HMA, -M = no inoculada. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tratamientos dentro de la misma fecha del monitoreo. n = 8

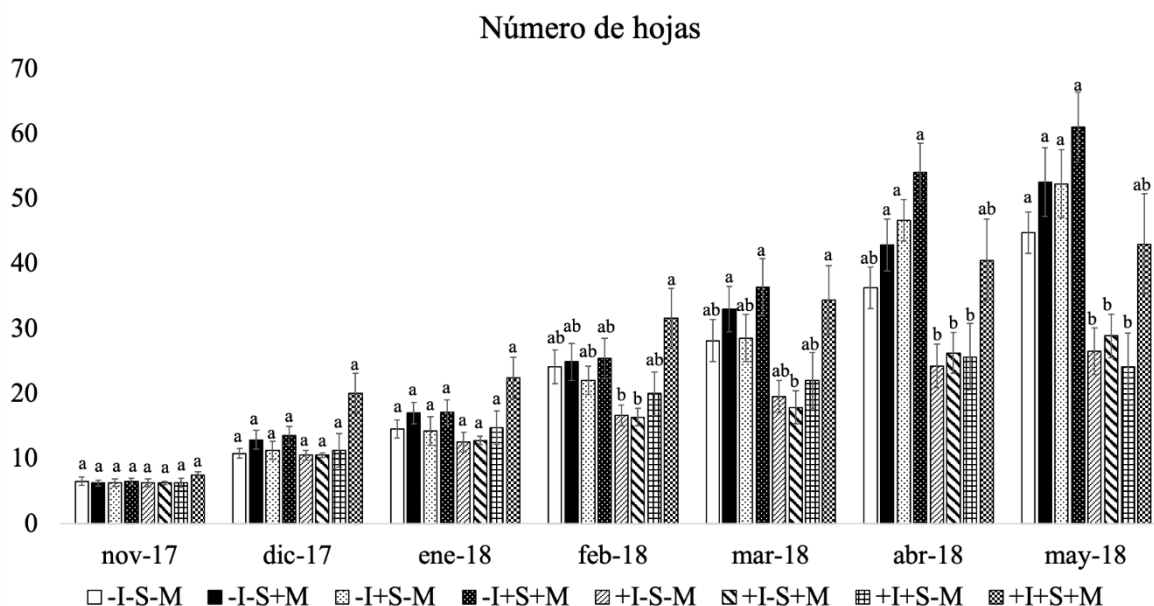
En cuanto al diámetro a la base del tallo (DBT) (Fig 1.7) igualmente se registraron diferencias entre los tratamientos a partir de la segunda medición (diciembre 2017). En dicha medición se registró el mayor diámetro (promedio  $\pm$  error estándar) en el tratamiento de NaCl añadido ( $0.47 \pm 0.01$  cm) en comparación de aquel en el que no se añadió ( $0.42 \pm 0.01$  cm) ( $U = 320, p = 0.00723$ ).

A partir de la tercera medición de registraron en el DBT, además de las diferencias entre niveles de salinidad, diferencias entre las plantas inoculadas y las no inoculadas ( $U = 724, p = 0.002803$ ), siendo los valores mayores en las primeras ( $0.58 \pm 0.02$  cm) en comparación con las segundas ( $0.48 \pm 0.03$  cm). A partir de la cuarta medición se registraron, adicionalmente, diferencias entre los niveles de disponibilidad de agua en el sustrato ( $U = 315.5, p = 0.007544$ ), siendo más altos los valores en las plantas en condiciones de inundación ( $0.72 \pm 0.02$  cm), en comparación con aquellas no inundadas ( $0.63 \pm 0.01$  cm). Esta tendencia se mantuvo a lo largo de todas las mediciones (a excepción de la medición 5, en la que no se registró diferencia entre los niveles de salinidad). Únicamente en la medición cinco se registraron diferencias entre las plantas inoculadas y no inoculadas dentro de un mismo tratamiento. En la última medición, además de registrarse diferencias en DBT entre las plantas de acuerdo a los tres factores analizados, se registró interacción entre ellos ( $F = 16.55, g.l. = 1, p < 0.001$ ).



**Figura 1.7** Promedio ( $\pm$  error estándar) del diámetro a la base del tallo (DBT) de las plantas de *L. racemosa* en el experimento de respuesta a la inoculación bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada, -M = no inoculada. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tratamientos dentro de la misma fecha del monitoreo. n = 8

En cuanto al número de hojas (Fig 1.8), se registraron diferencias entre el tratamiento de inoculación a partir de la segunda medición (diciembre 2017). En dicha medición se registró el mayor número de hojas (promedio  $\pm$  error estándar) en las plantas inoculadas ( $14.22 \pm 1.08$ ) en comparación con las no inoculadas ( $10.94 \pm 0.74$ ) ( $U = 686$ ,  $p = 0.01664$ ). En la cuarta medición, únicamente se registró interacción entre la salinidad y la saturación de agua en el sustrato ( $F = 5.26$ , g.l. = 1,  $p = 0.0256$ ). En la quinta medición únicamente se observaron diferencias entre los distintos niveles de disponibilidad de agua en el sustrato ( $F = 12.835$ , g.l. = 1,  $p < 0.001$ ), siendo las plantas con mayor número de hojas aquellas bajo el condiciones no inundadas ( $31.3 \pm 1.87$ ) en comparación con aquellas bajo condiciones de inundación ( $23.44 \pm 2.16$ ). En la sexta medición se registraron diferencias de acuerdo a la inoculación ( $F = 6.60$ , g.l. = 1,  $p = 0.01288$ ), la salinidad ( $F = 9.54$ , g.l. = 1,  $p = 0.00312$ ) y la disponibilidad de agua en el sustrato ( $F = 27.59$ , g.l. = 1,  $p < 0.001$ ), siendo mayores los valores en las plantas inoculadas ( $40.91 \pm 2.83$ ) en comparación con las no inoculadas ( $33.19 \pm 2.43$ ), en las plantas bajo el tratamiento de adición de NaCl ( $41.68 \pm 3.00$ ) en comparación con aquellas sin NaCl añadido ( $32.41 \pm 2.12$ ) y en las plantas bajo condiciones no inundadas ( $44.94 \pm 2.13$ ) en comparación con aquellas bajo condiciones de inundación ( $29.16 \pm 2.52$ ). En la última medición únicamente se mantuvieron las diferencias de acuerdo a los niveles de disponibilidad de agua en el sustrato ( $F = 37.37$ , g.l. = 1,  $p < 0.001$ ) y de inoculación ( $U = 661.5$ ,  $p = 0.04535$ ), sin interacción entre factores, presentándose el mayor número de hojas en las plantas inoculadas ( $46.34 \pm 3.43$ ) en comparación con las no inoculadas ( $36.91 \pm 2.99$ ) y en las plantas bajo condiciones no inundadas ( $52.62 \pm 2.53$ ) en comparación con aquellas bajo condiciones de inundación ( $30.62 \pm 2.82$ ).



**Figura 1.8** Promedio ( $\pm$  error estándar) del número de hojas de las plantas de *L. racemosa* en el experimento de respuesta a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada, -M = no inoculada. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tratamientos dentro de la misma fecha del monitoreo. n = 8.

### I.5.2.2. Biomasa

Todas las variables de biomasa difirieron de acuerdo al tratamiento de disponibilidad de agua en el sustrato, a excepción de la altura a nivel de raíz, aunque sí se registró interacción de este factor con la salinidad y la inoculación (Tablas 1.7 y 1.8). La adición de NaCl afectó todas las variables de biomasa, a excepción de la longitud de raíz y la concentración de carbono en tejidos, aunque para esta variable sí se registró interacción de este factor con el nivel de disponibilidad de agua en el sustrato. La inoculación afectó únicamente la altura final, hallándose interacción con la disponibilidad de agua en el sustrato y la salinidad, tanto en altura y como en longitud de raíz. En cuanto a la disponibilidad de agua en el sustrato, todas las variables (excepto DBT) presentaron valores más altos en la condición no inundada. En cuanto a la adición de NaCl, todas las variables que mostraron diferencias entre grupos presentaron valores más elevados en la condición de NaCl añadido. Finalmente, en cuanto a la inoculación, las plantas inoculadas presentaron mayor altura y mayor longitud de raíz que las no inoculadas. De manera particular, en condiciones no inundadas y sin adición de NaCl, se registraron diferencias de acuerdo al nivel de inoculación para las mismas variables (Tablas 1.7 y 1.8).

**Tabla 1.7** Parámetros de biomasa registrados en la cosecha final de plantas de *L. racemosa* del experimento de respuesta a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Promedio  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna. PS = peso seco, +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada, -M = no inoculada.

Tratamiento	Altura a nivel de raíz (cm)	Longitud de raíz (cm)	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	PS aéreo (g)	PS subterráneo (g)	PS total (g)	Concentración de C (%)
-I -S-M	42.62 $\pm$ 2.72 <sup>c</sup>	41.87 $\pm$ 1.04 <sup>bc</sup>	358.79 $\pm$ 15.82 <sup>abc</sup>	8.98 $\pm$ 0.26 <sup>abc</sup>	9.02 $\pm$ 0.48 <sup>a</sup>	18.00 $\pm$ 0.66 <sup>a</sup>	42.03 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>
-I -S+M	68.31 $\pm$ 3.93 <sup>ab</sup>	55.00 $\pm$ 5.14 <sup>bc</sup>	376.03 $\pm$ 6.93 <sup>ab</sup>	9.31 $\pm$ 0.40 <sup>a</sup>	9.27 $\pm$ 0.47 <sup>a</sup>	18.59 $\pm$ 0.77 <sup>a</sup>	42.28 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>
-I +S-M	72.12 $\pm$ 2.27 <sup>a</sup>	55.00 $\pm$ 4.08 <sup>ab</sup>	412.14 $\pm$ 16.79 <sup>a</sup>	11.21 $\pm$ 0.46 <sup>a</sup>	8.57 $\pm$ 0.55 <sup>ab</sup>	19.79 $\pm$ 0.99 <sup>a</sup>	41.56 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>
-I +S+M	69.00 $\pm$ 3.07 <sup>ab</sup>	55.37 $\pm$ 2.29 <sup>bc</sup>	432.11 $\pm$ 18.60 <sup>a</sup>	10.75 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	8.37 $\pm$ 0.36 <sup>ab</sup>	19.12 $\pm$ 0.79 <sup>a</sup>	41.56 $\pm$ 0.31 <sup>a</sup>
+I -S-M	63.12 $\pm$ 2.15 <sup>ab</sup>	55.62 $\pm$ 4.76 <sup>ab</sup>	141.07 $\pm$ 15.64 <sup>c</sup>	3.68 $\pm$ 0.50 <sup>c</sup>	4.64 $\pm$ 0.80 <sup>b</sup>	8.31 $\pm$ 1.30 <sup>b</sup>	41.19 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>
+I -S+M	56.75 $\pm$ 3.4b <sup>bc</sup>	46.87 $\pm$ 3.50 <sup>bc</sup>	200.53 $\pm$ 18.23 <sup>bc</sup>	6.05 $\pm$ 0.61 <sup>bc</sup>	7.10 $\pm$ 0.70 <sup>ab</sup>	13.15 $\pm$ 1.30 <sup>ab</sup>	41.17 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>
+I +S-M	58.19 $\pm$ 3.80 <sup>ab</sup>	40.12 $\pm$ 3.34 <sup>c</sup>	183.98 $\pm$ 28.24 <sup>bc</sup>	6.05 $\pm$ 1.10 <sup>bc</sup>	6.72 $\pm$ 1.51 <sup>ab</sup>	12.77 $\pm$ 2.56 <sup>ab</sup>	41.16 $\pm$ 0.28 <sup>a</sup>
+I +S+M	62.31 $\pm$ 4.94 <sup>ab</sup>	44.56 $\pm$ 2.99 <sup>bc</sup>	296.83 $\pm$ 54.90 <sup>abc</sup>	9.33 $\pm$ 1.78 <sup>ab</sup>	9.10 $\pm$ 1.64 <sup>ab</sup>	18.43 $\pm$ 3.39 <sup>ab</sup>	41.96 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>

n = 8

**Tabla 1.8** Resultados de los análisis estadísticos en cuanto a los efectos de cada factor, por sí solo y en interacción con los otros factores en los parámetros de biomasa evaluados en la cosecha final del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato.

Variable	Factor	Estadístico de prueba	Valor de p	Interacción entre factores		
				Estadístico de prueba	Valor de p	
Altura a nivel de raíz	Saturación de agua en sustrato (A)	F= 1.470	0.230406	A:S	F = 9.406	0.003328**
	Adición de NaCl (S)	F= 10.218	0.002287**	A:M	F = 6.626	0.012721*
	Micorrización (M)	F= 4.441	0.039581*	S:M	F = 3.609	0.062610 .
				A:S:M	F = 16.634	0.000145***
Longitud de raíz	Saturación de agua en sustrato (A)	F= 4.695	0.03453*	A:S	F = 10.661	0.00187**
	Adición de NaCl (S)	F= 0.232	0.63214	A:M	F = 2.288	0.13600

Área Foliar	Micorrización (M)	F = 1.185	0.28102	S:M	F = 0.082	0.77590
				A:S:M	F = 6.324	0.01481*
	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 934	4.507e-10***	A:S	t = 0.780	0.439
	Adición de NaCl (S)	U = 346	0.02556*	A:M	t = - 0.819	0.416
Peso seco aéreo	Micorrización (M)	U = 655	0.05531 .	S:M	t = - 0.053	0.958
				A:S:M	t = - 0.695	0.490
	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 854.5	4.359e-06***	A:S	t = 1.095	0.27834
	Adición de NaCl (S)	U = 287.5	0.002624***	A:M	t = -1.212	0.23056
Peso seco subterráneo	Micorrización (M)	U = 637	0.09449 .	S:M	t = 0.476	0.63599
				A:S:M	t = - 0.716	0.47683
	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 774.5	0.0004327***	A:S	t = 1.548	0.127
	Adición de NaCl (S)	F = 0.890	0.3491	A:M	t = - 1.181	0.243
Peso seco total	Micorrización (M)	F = 2.839	0.0972 .	S:M	F = 0.034	0.8536
				A:S:M	t = - 0.137	0.892
	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 825	2.712e-05***	A:S	t = 1.366	0.1773
	Adición de NaCl (S)	F = 4.280	0.0429*	A:M	t = - 1.225	0.2257
Contenido de carbono en tejidos	Micorrización (M)	F = 3.190	0.0792 .	S:M	F = 0.006	0.9408
				A:S:M	t = -421	0.6754
	Saturación de agua en sustrato (A)	F = 7.411	0.0119*	A:S	F = 7.449	0.0117*
	Adición de NaCl (S)	F = 0.373	0.5469	A:M	F = 0.552	0.4647
	Micorrización (M)	F = 2.047	0.1654	S:M	F = 0.616	0.4403
			A:S:M	F = 2.209	0.1503	

g.l. = 1. Códigos de significancia: 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

### I.5.2.3. Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases

Todos los parámetros fotosintéticos (excepto el contenido de clorofila a y b) mostraron diferir significativamente de acuerdo al nivel de adición de NaCl. Adicionalmente, la tasa fotosintética, el carbono intercelular, la eficiencia de uso de agua y el contenido de clorofila a y b mostraron diferir de acuerdo a la disponibilidad de agua en el sustrato. De acuerdo a la inoculación se registraron diferencias significativas en la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la tasa de transpiración y la eficiencia de uso de agua. De manera particular, se registraron diferencias entre las plantas inoculadas y las no inoculadas en la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la tasa de transpiración en el tratamiento inundado y sin adición de sal, siendo más altos los valores en las plantas no inoculadas (Tablas 1.9 y 1.10).

**Tabla 1.9** Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases evaluados en las plantas de *L. racemosa* en el experimento de respuesta a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Promedio  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna. CE = conductancia estomática, EUA = eficiencia en el uso de agua. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada, -M = no inoculada.

Tratamiento	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	CE ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	Transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	EUA ( $\mu\text{mol}$ $\text{CO}_2/\text{mmol}$ $\text{H}_2\text{O}$ )	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>
-I -S-M	10.72 $\pm$ 0.28 <sup>ac</sup>	0.14 $\pm$ 0.008 <sup>bc</sup>	238 $\pm$ 3.7 <sup>d</sup>	3.76 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>	2.91 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	2.11 $\pm$ 0.12 <sup>ab</sup>	0.79 $\pm$ 0.04 <sup>ab</sup>
-I -S+M	11.25 $\pm$ 0.39 <sup>ab</sup>	0.15 $\pm$ 0.009 <sup>b</sup>	245 $\pm$ 2.8 <sup>cd</sup>	3.87 $\pm$ 0.18 <sup>b</sup>	2.94 $\pm$ 0.04 <sup>bc</sup>	1.92 $\pm$ 0.11 <sup>abc</sup>	0.72 $\pm$ 0.04 <sup>abc</sup>
-I +S-M	10.30 $\pm$ 0.15 <sup>abc</sup>	0.12 $\pm$ 0.004 <sup>bc</sup>	234 $\pm$ 2.4 <sup>d</sup>	3.13 $\pm$ 0.08 <sup>bc</sup>	3.33 $\pm$ 0.04 <sup>ac</sup>	2.11 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	0.79 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>
-I +S+M	9.28 $\pm$ 0.25 <sup>bcd</sup>	0.10 $\pm$ 0.003 <sup>c</sup>	232 $\pm$ 1.6 <sup>d</sup>	2.62 $\pm$ 0.07 <sup>c</sup>	3.53 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	2.01 $\pm$ 0.08 <sup>abc</sup>	0.75 $\pm$ 0.03 <sup>abc</sup>
+I -S-M	12.23 $\pm$ 0.25 <sup>a</sup>	0.35 $\pm$ 0.011 <sup>a</sup>	306 $\pm$ 3.2 <sup>a</sup>	7.13 $\pm$ 0.14 <sup>a</sup>	1.74 $\pm$ 0.06 <sup>e</sup>	1.75 $\pm$ 0.05 <sup>ac</sup>	0.65 $\pm$ 0.02 <sup>abc</sup>
+I -S+M	8.73 $\pm$ 0.75 <sup>bcd</sup>	0.16 $\pm$ 0.020 <sup>bc</sup>	276 $\pm$ 2.4 <sup>ab</sup>	3.69 $\pm$ 0.36 <sup>bc</sup>	2.41 $\pm$ 0.04 <sup>de</sup>	1.63 $\pm$ 0.08 <sup>bc</sup>	0.61 $\pm$ 0.03 <sup>bc</sup>
+I +S-M	8.51 $\pm$ 0.39 <sup>cd</sup>	0.14 $\pm$ 0.011 <sup>bc</sup>	264 $\pm$ 4.2 <sup>bc</sup>	3.24 $\pm$ 0.21 <sup>bc</sup>	2.73 $\pm$ 0.07 <sup>bd</sup>	1.56 $\pm$ 0.05 <sup>c</sup>	0.58 $\pm$ 0.02 <sup>c</sup>
+I +S+M	7.11 $\pm$ 0.35 <sup>d</sup>	0.10 $\pm$ 0.006 <sup>c</sup>	263 $\pm$ 2.0 <sup>bc</sup>	2.45 $\pm$ 0.13 <sup>c</sup>	2.92 $\pm$ 0.04 <sup>bc</sup>	1.58 $\pm$ 0.05 <sup>c</sup>	0.59 $\pm$ 0.02 <sup>c</sup>

n = 8

**Tabla 1.10** Resultados de los análisis estadísticos en cuanto a los efectos de cada factor, por sí solo y en interacción con los otros factores en los parámetros fotosintéticos evaluados en la cosecha final del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. ND = el análisis de interacción de factores no se pudo llevar a cabo debido a que la distribución de los datos no era normal.

Variable	Factor	Estadístico de prueba	Valor de <i>p</i>	Interacción entre		
				factores	Estadístico de prueba	Valor de <i>p</i>
Fotosíntesis	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 6190	0.003656**	A:S	t = 0.452	0.651869
	Adición de NaCl (S)	U = 7375	6.559e-09***	A:M	t = 5.102	8.04e-07***
	Micorrización (M)	U = 3536	0.000349***	S:M	t = 2.042	0.042530*
				A:S:M	t = -3.332	0.001034**
Conductancia estomática	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 4208	0.05312 .	A:S	ND	ND
	Adición de NaCl (S)	U = 7462	1.805e-09***	A:M	ND	ND
	Micorrización (M)	U = 3311	3.697e-05***	S:M	ND	ND
				A:S:M	ND	ND
Carbono intercelular	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 821	<2.2e-16***	A:S	ND	ND
	Adición de NaCl (S)	U = 6716	2.769e-05***	A:M	ND	ND
	Micorrización (M)	U = 4736	0.5197	S:M	ND	ND
				A:S:M	ND	ND
Transpiración	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 4346	0.1103	A:S	ND	ND
	Adición de NaCl (S)	U = 7919	9.961e-13***	A:M	ND	ND
	Micorrización (M)	U = 3019	1.304e-06***	S:M	ND	ND
				A:S:M	ND	ND
EUA	Saturación de agua en sustrato (A)	U = 8713	<2.2e-16***	A:S	t = 0.732	0.465
	Adición de NaCl (S)	U = 1834	1.038e-14***	A:M	t = 5.835	2.25e-08***
	Micorrización (M)	U = 6013	0.01336*	S:M	t = 1.540	0.125
				A:S:M	t = 4.223	3.72e-05***



Clorofila a	Saturación de agua en sustrato (A)	F = 54.139	6.12e-10***	A:S	t = - 0.887	0.3789
	Adición de NaCl (S)	F = 0.392	0.534	A:M	t = - 0.435	0.6653
	Micorrización (M)	U = 408	0.1646	S:M	t = - 0.533	0.5964
				A:S:M	t = - 0.228	0.8204
Clorofila b	Saturación de agua en sustrato (A)	F = 54.139	6.12e-10***	A:S	t = - 0.887	0.3789
	Adición de NaCl (S)	F = 0.392	0.534	A:M	t = - 0.435	0.6653
	Micorrización (M)	U = 408	0.1646	S:M	t = - 0.533	0.5964
				A:S:M	t = - 0.228	0.8204

g.l. = 1. Códigos de significancia: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

#### I.5.2.4. Concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales

Las plantas difirieron en cuanto a la concentración de nitrógeno en sus tejidos según la disponibilidad de agua ( $F = 38.05$ , g.l. = 1,  $p < 0.001$ ) y la inoculación ( $F = 7.76$ , g.l. = 1,  $p = 0.0103$ ). Se registró interacción entre la salinidad, la disponibilidad de agua y la inoculación ( $F = 5.61$ , g.l. = 1,  $p = 0.0262$ ). En cuanto a la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos de las plantas, éste únicamente mostró variación de acuerdo al nivel de disponibilidad de agua en el sustrato ( $U = 10$ , g.l. = 1,  $p < 0.001$ ), siendo mayor en el nivel inundado (Tabla 1.11).

**Tabla 1.11** Concentración de nitrógeno (N) y de fósforo inorgánico (Pi) (promedio  $\pm$  error estándar) en los tejidos de las plantas de *L. racemosa* del experimento de efectividad bajo condiciones contrastantes de salinidad y saturación de agua en el sustrato. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = inoculada, -M = no inoculada.

Tratamiento	Concentración de N (%)	Concentración de Pi (mg/kg)	Concentración de Pi (%)
-I -S-M	0.70 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>	164.39 $\pm$ 16.01 <sup>c</sup>	0.0164 $\pm$ 0.002 <sup>c</sup>
-I -S+M	0.61 $\pm$ 0.04 <sup>ab</sup>	400.40 $\pm$ 156.86 <sup>ac</sup>	0.0400 $\pm$ 0.015 <sup>ac</sup>
-I +S-M	0.64 $\pm$ 0.01 <sup>ab</sup>	289.37 $\pm$ 45.31 <sup>bc</sup>	0.0289 $\pm$ 0.004 <sup>bc</sup>
-I +S+M	0.65 $\pm$ 0.02 <sup>ab</sup>	305.18 $\pm$ 47.61 <sup>bc</sup>	0.0305 $\pm$ 0.005 <sup>bc</sup>
+I -S-M	0.58 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	527.78 $\pm$ 33.84 <sup>ab</sup>	0.0528 $\pm$ 0.003 <sup>ab</sup>
+I -S+M	0.55 $\pm$ 0.02 <sup>ab</sup>	581.21 $\pm$ 15.85 <sup>ab</sup>	0.0581 $\pm$ 0.001 <sup>ab</sup>
+I +S-M	0.56 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	602.13 $\pm$ 84.06 <sup>ab</sup>	0.0602 $\pm$ 0.008 <sup>ab</sup>
+I +S+M	0.47 $\pm$ 0.01 <sup>b</sup>	646.76 $\pm$ 37.26 <sup>a</sup>	0.0647 $\pm$ 0.004 <sup>a</sup>

N n = 4, P n = 3

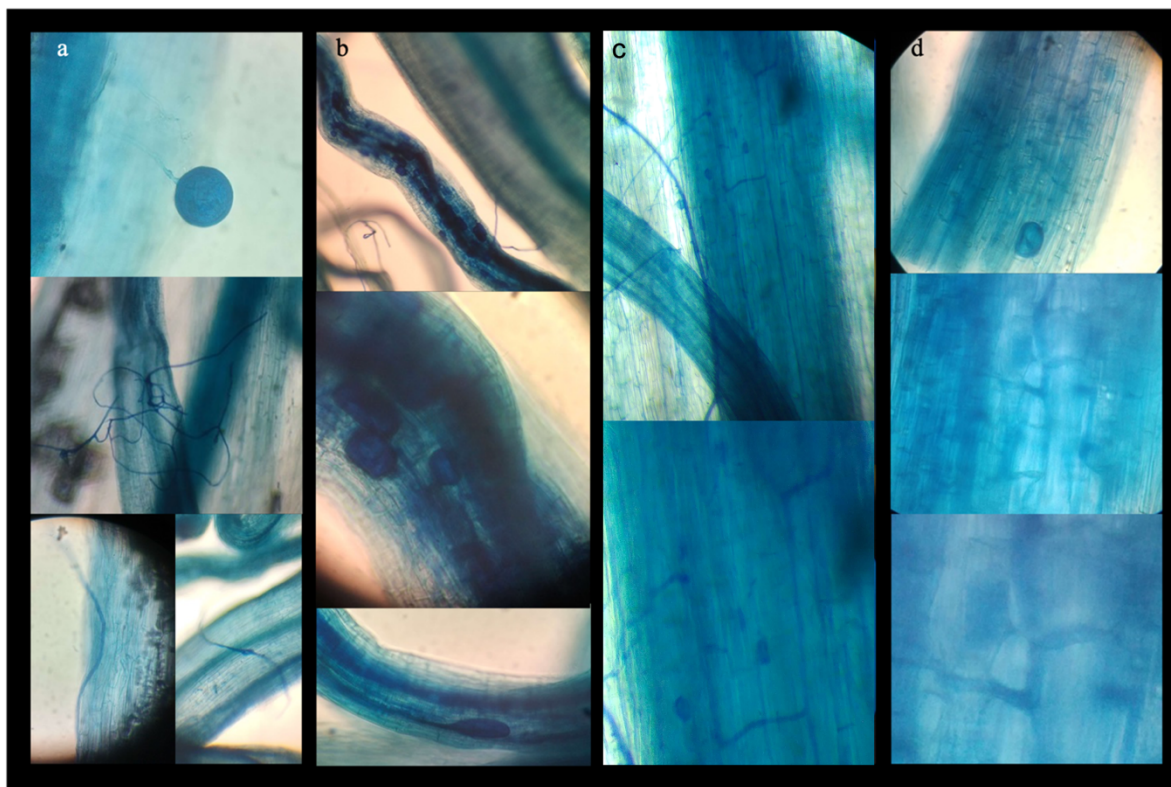
#### I.5.2.5. Parámetros fúngicos

Se registró colonización fúngica en las raíces de las plantas inoculadas (Tabla 1.12, Figura 1.9), atribuible a HMA, registrando ovidios y arbusculos en algunos de los tratamientos. En las plantas de los tratamientos no inoculados no se presentó colonización micorrízica. El porcentaje total de colonización ( $t = 3.92$ , g.l. = 8.1682,  $p = 0.01067$ ) y por hifas ( $t = 3.32$ , g.l. = 8.1304,  $p = 0.01023$ ) difirieron entre los niveles de disponibilidad de agua probados, siendo mayor en el nivel de inundación. La densidad de esporas con contenido celular en 50 g de suelo, registrada en cada tratamiento, se presenta en la tabla 1.13. Se registraron diferencias significativas en la densidad de esporas de acuerdo al tratamiento de disponibilidad de agua probado ( $t = -3.251$ , g.l. = 9.8802,  $p = 0.008841$ ), siendo mayor en condiciones no inundadas.

**Tabla 1.12** Porcentaje de colonización micorrizica arbuscular (total y por estructura fúngica) en las raíces de *L. racemosa* inoculadas (promedio  $\pm$  error estándar) en el experimento de respuesta a la inoculación con HMA bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido. T = tratamiento

T	Total (%)	Hifas (%)	Vesículas (%)	Esporas (%)	Ovillos (%)	Arbúsculos (%)
-I -S	8.16 $\pm$ 1.22 <sup>b</sup>	7.98 $\pm$ 1.20 <sup>b</sup>	0.60 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>	0.83 $\pm$ 0.13 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>
-I +S	22.86 $\pm$ 5.84 <sup>b</sup>	22.62 $\pm$ 5.65 <sup>b</sup>	12.28 $\pm$ 5.40 <sup>a</sup>	3.55 $\pm$ 1.74 <sup>a</sup>	2.57 $\pm$ 2.22 <sup>a</sup>	2.56 $\pm$ 2.23 <sup>a</sup>
+I -S	41.64 $\pm$ 7.66 <sup>a</sup>	41.42 $\pm$ 7.48 <sup>a</sup>	14.43 $\pm$ 7.95 <sup>a</sup>	0.29 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>	0.22 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>
+I +S	43.74 $\pm$ 13.83 <sup>a</sup>	43.55 $\pm$ 13.79 <sup>a</sup>	9.22 $\pm$ 2.80 <sup>a</sup>	4.16 $\pm$ 3.59 <sup>a</sup>	0.29 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>	0.29 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>

n = 3



**Figura 1.9** Raíces de *L. racemosa* colonizadas por hifas (a-d), vesículas (a-d), esporas (a) y arbúsculos (d) de hongos micorrizógenos arbusculares en el experimento de efectividad bajo condiciones contrastantes de salinidad y saturación de agua en el sustrato. a: no inundado, sin adición de NaCl (-I-S); b: no inundado, con adición de NaCl (-I+S); c: inundado, sin adición de NaCl (+I-S), d: inundado, con adición de NaCl (+I+S). Fotografías tomadas en microscopio óptico a aumento 10X y 40X.

**Tabla 1.13** Densidad de esporas con contenido celular registrada en el sustrato de *L. racemosa* del tratamiento inoculado (promedio  $\pm$  error estándar) en el experimento de respuesta a la inoculación bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido.

<b>Tratamiento</b>	<b>Densidad de esporas (número de esporas en 50 g de suelo)</b>
-I -S	13.67 $\pm$ 2.67 <sup>a</sup>
-I +S	14 $\pm$ 2.52 <sup>a</sup>
+I -S	9 $\pm$ 2.52 <sup>ab</sup>
+I +S	2.67 $\pm$ 0.67 <sup>b</sup>

n = 3

## I.6. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada en la presente investigación se cumplió en cuanto al incremento en el número de hojas, diámetro a la base del tallo, altura, longitud de raíz, concentración de nitrógeno y de fósforo inorgánico en los tejidos y eficiencia de uso de agua de las plantas inoculadas, dependiendo tal incremento de las condiciones de disponibilidad de agua y salinidad presentes en el sustrato y estando la dinámica de los tres factores aparentemente asociada a las condiciones de escasa fertilidad promovidas en los experimentos. Las condiciones en las que los tratamientos de inoculación mostraron mayor beneficio en biomasa para las plantas fueron aquellas no inundadas y sin salinidad, mismas en las que los HMA presentarían menor estrés.

La ausencia de impacto de los niveles de P adicionados sobre la biomasa de los mangles del experimento de capacidad de respuesta, sugieren que la cantidad y la frecuencia de adición de dicho elemento fue insuficiente para evaluar con claridad distintos escenarios de fertilidad. Los valores de capacidad de respuesta sugieren igualmente que la fertilidad en el sustrato fue escasa, pues indican que tal capacidad se incrementó conforme se incrementaba la cantidad de P añadido.

Las concentraciones de fósforo inorgánico (Pi) en los tejidos de las plantas de los dos experimentos en este capítulo sugieren un nulo beneficio en la absorción e incluso competencia entre los simbioses por dicho elemento, excepto en condiciones inundadas, con salinidad e inoculación, que resultaron en una concentración significativamente mayor en comparación con un escenario no inundado, sin salinidad y sin inoculación. Si los simbioses se encontraban compitiendo por el P en el sustrato (y siendo los mangles altamente eficientes en la absorción, uso y conservación de ese elemento; Hogarth 2010; Alongi 2020), los HMA sólo podrían dejar de competir por él cuando se encuentra en mayor disponibilidad en el sustrato inundado (Kathiresan, 2004) y cuando los mangles invierten energía en lidiar con otro estrés como es la salinidad (Hogarth 2010), esto sugiere que *Laguncularia racemosa* y HMA son capaces de asociarse, pero, al menos bajo un escenario de severa limitación de nutrientes, los beneficios en cuanto a la absorción de este elemento podrían poseer menor impacto de lo esperado. Por otro lado, en estudios con el género de mangle *Rizophora* se ha encontrado que pueden presentar respuesta en crecimiento ante un incremento en el aporte de nitrógeno en cualquier nivel de inundación, pero de fósforo sólo en condiciones de elevada saturación de agua en el sustrato (Alongi 1998).

Los resultados de esta investigación sugieren que la asociación podría jugar un papel importante en la absorción de nitrógeno, que aunque también es limitante en los suelos de manglar, su disponibilidad en diferentes formas (y la capacidad de los HMA de adquirirlo en forma de amonio, nitrato y algunas formas solubles de nitrógeno orgánico como aminoácidos (Jin et al. 2005; Leigh et al., 2008), permitiría a los HMA hacer una contribución de relevancia. De acuerdo con Hogarth (2010), en los ecosistemas de manglar cualquier contribución a la absorción de tal elemento es valiosa.

Las respuestas a la inoculación, tal como se esperaba, dependen de la combinación de factores edáficos, tales como la disponibilidad de nutrientes, la salinidad y el nivel de agua en el sustrato. La inundación y la salinidad interactúan entre ellos en cuanto a sus efectos sobre la biota de manera directa y también de manera indirecta, favoreciendo o limitando la disponibilidad de los nutrientes (Kathiresan 2004; Singh et al. 2005; Hogarth 2010) en el sustrato. Esta dinámica afecta potencialmente tanto al mangle hospedero como a los HMA

de manera separada y por tanto impacta el establecimiento y el funcionamiento de la asociación.

### **I.6.1. Capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* en distintos niveles de adición de fósforo**

En este experimento, bajo condiciones de inundación intermitente, las plantas en el tratamiento de inoculación se colonizaron por hongos micorrizógenos arbusculares, sin embargo no se registraron diferencias significativas en cuanto a la biomasa de acuerdo a los tratamientos. Se ha registrado en numerosos estudios que el beneficio de los HMA puede no reflejarse en la biomasa, pero sí en otros parámetros vegetales (Dhillion 1992; Solaiman y Hirata 1996), esto pudiendo depender de particularidades relacionadas con la identidad del hospedero, la disponibilidad de fósforo analizada o la saturación de agua en el sustrato, tal como se concluye en el artículo del ANEXO 1 de la presente tesis. Se observó que los tratamientos de distinta adición de P tuvieron escaso impacto en el crecimiento de *L. racemosa* y ésta no presentó señales de limitación en crecimiento, pues los parámetros estimados resultan mayores que los registrados en otros experimentos (Rosales 2013; Santiago 2016) para el tiempo de vida de las plántulas, lo cual se debería a la eficacia en absorción, uso y conservación de nutrimentos, característica de las especies de mangle (Hogarth 2010; Alongi 2020).

Los HMA consumen el carbono de la planta e impactan la fotosíntesis de la planta hospedera, pero los efectos de estos hongos en el intercambio de gases de la planta son transitorios y difíciles de predecir, debido a que el contenido de nutrientes y agua en las plantas (que pueden a su vez ser influenciados por los HMA) se integran a nivel fotosintético con las condiciones atmosféricas, tales como la luz, la humedad, la temperatura del aire y de las hojas (Ruiz-Lozano y Aroca 2010; Bitterlich et al. 2019). En los parámetros fotosintéticos del experimento de capacidad de respuesta sí se hallaron diferencias de acuerdo a la inoculación (excepto en tasa fotosintética y contenido de clorofila), registrándose los valores más altos en las plantas no inoculadas, excepto para la eficiencia de uso de agua (EUA), que fue mayor para las inoculadas. Así mismo, se registraron valores más altos de transpiración y conductancia estomática en los niveles más bajos de fósforo y en los niveles más altos para la eficiencia de uso de agua, tal como se ha registrado en otros estudios (Nagarathna et al. 2007).

El incremento en la EUA (cantidad de agua utilizada para la generación de determinada cantidad de biomasa) en las plantas inoculadas, pudo estar relacionado con la reducción en la transpiración y la conductancia estomática (en concordancia con los hallazgos de Birhane et al. 2012), en asociación a temperaturas elevadas en el vivero, mismas que podían oscilar alrededor de los 40°C por las mañanas. De acuerdo con Ruiz-Lozano y Aroca (2010), una regulación adecuada de los estomas puede permitir mantener la tasa de evaporación al mínimo, regulando a su vez la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, lo cual como resultado, incrementa la EUA (es decir, las plantas con tal incremento estarían utilizando menor cantidad de agua para producir la misma biomasa que sus contrapartes, en este caso, no inoculadas), tendencia que podría estarse observando en el experimento analizado. Por otro lado, la observación en este estudio de una menor concentración intercelular de CO<sub>2</sub> (CI) en las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas, coincide con el registro de Zhu et al. (2011) ante temperaturas ambientales elevadas. Estos autores indican que la temperatura es un factor que impacta el resultado de la simbiosis micorrízica al potencialmente impactar la morfología,

fisiología y bioquímica de las plantas (como las relaciones hídricas y la fotosíntesis) y el desarrollo de los HMA; sin embargo, la asociación con HMA puede frenar el impacto negativo de la temperatura elevada, bajo determinadas condiciones, y esto se refleja en valores menores de CI, en comparación con los registrados en plantas no micorrizadas crecidas en las mismas condiciones, pues valores altos de este parámetro pueden indicar deterioro del rendimiento fotosintético, resultantes precisamente de las temperaturas elevadas (Sheng et al. 2008; Zhu et al. 2011).

En teoría, la tasa fotosintética podría ser y mantenerse contantemente más alta en las plantas micorrizadas, mientras que los HMA asociados a ellas facilitarían la acumulación de nutrientes en los tejidos, aliviarían el estrés hídrico/osmótico o estimularían el metabolismo de reservas (y siempre que las condiciones atmosféricas no impusieran restricciones en las tasas fotosintéticas, que no pudieran ser vencidas por los efectos de los HMA o las propiedades de las plantas; Bitterlich et al 2019). Se ha registrado que existe una respuesta diferencial en la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos de plantas inoculadas y no inoculadas con HMA, siendo la concentración de éste mayor en las primeras (Gao et al. 2020). En el experimento de capacidad de respuesta el contenido de nutrimentos en los tejidos difirió entre las plantas inoculadas y las no inoculadas, siendo, contraposición con lo esperado, un 41% menor el de fósforo inorgánico en las primeras en comparación con las segundas, pero un 10% mayor el contenido de nitrógeno en las inoculadas. De acuerdo con Bukovska et al. (2021), a la fecha la evidencia del papel que juegan los HMA en la nutrición de nitrógeno en las plantas hospederas y el ciclo de dicho elemento aún no está tan claro como en el caso del fósforo, pero la simbiosis sí parece contribuir directamente a la absorción de N de manera significativa a partir de fuentes de difusión limitada, como la reserva de amonio del suelo (particularmente en suelos alcalinos) y se ha registrado que los HMA pueden entregar hasta el 25% de N de la planta (Marschner y Dell 1994). Además, se ha reportado que la asociación reduce las pérdidas, tanto gaseosas como líquidas del suelo (Fang et al. 2020; Bender et al. 2015). Xie et al. (2014), en sus experimentos con el mangle *Kandelia obovata*, registraron un incremento en la absorción de nitrógeno (en hojas, tallo y raíces) de las plantas inoculadas en comparación con las no inoculadas.

Más allá del beneficio que pudieron proporcionar los HMA en cuanto a la absorción de nitrógeno en el experimento de capacidad de respuesta, es de resaltar que el contenido de fósforo inorgánico en las plantas no inoculadas fuese mayor que en las inoculadas, un escenario cercano al parasitismo (Klironomos 2003). En dicho escenario se esperaría que la absorción disminuída de fósforo por parte de las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas, impactara negativamente a los parámetros fotosintéticos y de biomasa; esto no fue así, estando quizá compensado por la toma incrementada de nitrógeno; lo anterior podría estar conduciendo a valores en la tasa fotosintética y por tanto generación de biomasa indistintos entre las plantas inoculadas y las no inoculadas (Nouri et al. 2014). Dicho patrón ha sido reportado en más de un estudio en especies de humedal (Lopez de Andrade et al. 2015; Porcel et al. 2015) y podría estar igualmente relacionado con una compensación del incremento en EUA por parte de las plantas inoculadas o con otros componentes no evaluados en la presente investigación. De acuerdo con Smith et al. (2003), la absorción de otros nutrimentos (generalmente considerados poco importantes porque la colonización tiene poco o ningún efecto en la adquisición total de la planta), además del fósforo, puede ser significativa. Las plantas en estas condiciones podrían recibir aportes nutrimentales por parte sus HMA asociados que equilibrarían la asociación, de manera que la planta puede mantener a los micobiontes, sin que esto represente una pérdida significativa en biomasa e incluso

aparentemente se benefician aunque de un modo muy discreto; lo anterior también se encuentra apoyado por Nouri et al. (2014).

La asociación micorrízica puede hallarse en distintos puntos de interacción, desde la perspectiva de los beneficios comúnmente observables, que van desde el punto óptimo, en el que los costos no exceden los beneficios, hasta un punto donde uno de los simbiontes reciba desproporcionadamente más beneficios de los que entrega (Hoeksema et al. 2010; Johnson 2010). En nuestro experimento de capacidad de respuesta, la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos de las plantas podría interpretarse como un estado con tendencia al parasitismo dada la entrega desproporcionada de beneficio en cuanto a la toma de fósforo por parte de los HMA (Johnson 2010), pero la falta de un impacto negativo en la tasa fotosintética y biomasa de plantas micorrízicas sugiere que el estado de la asociación en las condiciones probadas en este experimento, no se podría catalogar como completamente parasítica, lo cual se corrobora ante el registro del incremento en la toma de nitrógeno en las plantas inoculadas y de la EUA y la disminución de la transpiración y del CI.

### **1.6.2. Efectividad bajo condiciones contrastantes de salinidad y saturación de agua**

En el monitoreo de biomasa vegetal se pudo observar, por un lado, que el efecto de los tratamientos de saturación de agua y NaCl puede verse tan pronto como un mes después de su aplicación y la micorrización puede reflejarse en algunos parámetros de manera igualmente pronta o retardarse hasta tres meses después de la inoculación para reflejarse en algún parámetro de biomasa. Dado lo anterior, es recomendable extender los experimentos, al menos en especies arbóreas, como lo es *L. racemosa*.

En el monitoreo de biomasa se pudo observar fluctuación en algunos parámetros en cuanto al beneficio de los HMA entre tratamientos de salinidad y saturación de agua a lo largo del tiempo, que bien podría deberse a acumulación de sales o efectos ambientales relacionados a la temperatura por la estacionalidad. Lo anterior es reflejo del dinamismo que la asociación micorrízica arbuscular puede exhibir ante condiciones contrastantes de disponibilidad de agua y salinidad en el sustrato, e incluso del cambio en la fenología de la propia especie (Horton y van der Heijden 2012), ya que *L. racemosa* es una especie con desarrollo estacional, con actividad de crecimiento en los meses de verano e inactividad en invierno (Tomlinson 1986).

La variación de los parámetros vegetales y fúngicos de acuerdo con la disponibilidad de agua en el sustrato, resaltan la influencia de ésta como elemento determinante para los organismos de humedales, tal como se concluyó en un trabajo de campo realizado con anterioridad para especies de manglar (Ramírez-Viga et al. 2020b). Aún cuando *L. racemosa* es una especie que posee la capacidad de excluir sales, así como hojas suculentas, tricomas y glándulas excretoras de sal (Tomlinson 1986; Hogarth 2010; Pelozo et al. 2016; Lonard et al. 2021), en la naturaleza ésta se ve afectada por condiciones hipersalinas y por los cambios en el nivel de la inundación (Ewers et al. 2004; Pelozo et al. 2016). Esto se observa particularmente en las etapas iniciales de desarrollo, siendo más vulnerables a factores ambientales (Pelozo et al. 2016). Se ha observado, además, que bajas tensiones de oxígeno en la etapa de plántula interfieren con la aereación de la raíz, lo cual en cambio induce cambios en patrones fisiológicos y de crecimiento, lo que a su vez podría afectar su habilidad de absorber nutrientes (McKee 1996). Dado lo anterior, se anticipaba algún efecto de los tratamientos en los parámetros vegetales analizados.



En las variables vegetales que mostraron una respuesta diferencial ante el nivel de disponibilidad de agua en el sustrato, se observó un mejor desempeño en las condiciones no inundadas. Igualmente, tal como se esperaría siendo los HMA organismos aeróbicos y de acuerdo con la revisión de Xu et al. (2016), el beneficio significativo de los HMA en la biomasa de las plántulas se registró en las condiciones no inundadas. En cuanto a la salinidad, en general se pudo observar, en concordancia con otros estudios (Sobrado 2000; Sobrado 2005; Falqueto et al. 2008), una elevada eficiencia de uso de agua y un mantenimiento de las tasas fotosintéticas por parte de las plántulas, de modo que no se reflejó afectación importante bajo condiciones salinas, y más allá, algunos parámetros de biomasa reflejaron mejor desempeño en condiciones salinas. Por su parte, tal como se concluye en el artículo del ANEXO 1 de esta tesis y en trabajos de campo en ecosistemas de manglar (Wang et al. 2011; Hu et al. 2015; Gupta et al. 2016; Ramírez-Viga et al. 2020b), los HMA, y por tanto potencialmente su capacidad de entregar beneficios simbióticos, se ven influenciados no solo por la inundación, sino también por la salinidad, en mayor o menor grado de acuerdo a la combinación y nivel de ambos factores, así como a características inherentes a la identidad de los simbioses. Los parámetros fúngicos evaluados no mostraron responder a la salinidad, pero el reflejo significativo en la biomasa de las plántulas se registró en las condiciones no salinas.

Las plantas inoculadas del tratamiento sin inundación y sin sal presentaron valores más altos de altura en comparación con las no inoculadas del mismo tratamiento, patrón que coincide con lo reportado por Miller y Sharitz (2000) en cuanto a la saturación de agua en el sustrato y, coincidiendo igualmente con la observación de los autores citados, dicho incremento de biomasa en nuestro experimento no se registró en los parámetros fotosintéticos. Por otro lado, las plantas inoculadas del tratamiento inundado y sin sal, mostraron una tasa fotosintética, CE y transpiración significativamente menores a los registrados en las plantas no inoculadas, pero esto tampoco se reflejó en los parámetros de biomasa de dicho tratamiento. El efecto de los HMA en la biomasa de las plantas es dependiente de la identidad del hospedero, así lo muestran los resultados de Wolfe et al. (2006), quienes analizaron la respuesta en generación de biomasa aérea a la inoculación por HMA en seis especies de plantas de humedal en dos disponibilidades distintas de saturación de agua en el sustrato, encontrando que en algunas especies no había efecto de los HMA, en otras el crecimiento de las plantas inoculadas fue menor que el de las no inoculadas en una u otra de las condiciones de saturación de agua y, en concordancia con nuestros resultados, para el caso de dos de las especies estudiadas por los autores, que el crecimiento fue estimulado en las condiciones de baja disponibilidad de agua en el sustrato.

Los mangles son especies plásticas con múltiples respuestas a la salinidad para excluir la sal del xilema, mantener la conductancia hidráulica de las hojas, evitar la cavitación y regular la pérdida de agua (por ejemplo, la suberización de las raíces y la alteración en el tamaño, succulencia, ángulo, anatomía hidráulica y distribución de biomasa de las hojas), pero aún quedan aspectos por entender acerca de los procesos que les permiten lidiar con la salinidad (Reef y Lovelock 2015), incluido el papel de los HMA en ello. Las especies de mangle poseen una elevada EUA bajo condiciones salinas, pues tienen la habilidad de mantener la toma de agua y limitar su pérdida hacia el suelo y hacia la atmósfera bajo condiciones salinas. Esto es debido a: (1) la filtración eficiente del agua entrante para excluir la sal; (2) el mantenimiento de los potenciales osmóticos internos más bajos que aquellos en la rizósfera; (3) propiedades ahorradoras de agua; y (4) explotación eficiente de fuentes de agua menos salinas cuando éstas se vuelven disponibles (Reef y Lovelock 2015). En concordancia con

tales adaptaciones, los valores más altos de EUA en el segundo experimento de efectividad se registraron en el tratamiento sin inundación y con NaCl añadido.

Por otro lado, la inoculación con HMA puede disminuir los efectos perjudiciales de la salinidad sobre las plantas a través de distintos mecanismos (Evelin et al. 2009; Aggarwal et al. 2012; Porcel et al. 2012; Chandrasekaran et al. 2014; Solaiman et al. 2014) y también se ha registrado que ayudan a disminuir el estrés hídrico en sus hospederos (Wu y Zou 2017). Aunque no se reflejaron diferencias significativas entre las plantas inoculadas y las no inoculadas dentro del tratamiento sin inundación y con sal, los valores de EUA en el mismo resultaron significativamente más altos que los registrados en las plantas no inoculadas de los otros tres tratamiendos de inundación y salinidad, lo que parece indicar que las plantas inoculadas estarían recibiendo un beneficio en reducción de la pérdida de agua (asociada con la reducción en la transpiración, tal como se ha reportado en otros estudios; Birhane et al. 2012), ésta inducida ya fuera por los tratamientos de salinidad o por las elevadas temperaturas en el vivero. Dado que las plantas presentaron parámetros de biomasa más favorables en las condiciones no inundadas, parece poco probable que los HMA hayan actuado particularmente en una reducción de estrés hídrico.

Los resultados de este experimento indican que la absorción de nutrientes (tanto nitrógeno como fósforo inorgánico) en las plantas de *L. racemosa* es dependiente de la combinación de factores agua:salinidad:micorriza. Se pudo observar que la condición “inoculación:inundación:sal” resultó en una concentración casi del 400% más fósforo inorgánico, incrementando en un 46% la altura de las plantas, y en contraste, un 48% menos nitrógeno que la condición “no inoculación:no inundación:no sal”. En cuanto al fósforo inorgánico, esto pudo relacionarse en algún grado con la mayor disponibilidad de los nutrimentos que se observa en condiciones de inundación de los sustratos (Wang y Qiu 2006). En cuanto al nitrógeno, Bukovska et al. (2021) señalan que no siempre se logra registrar una toma de nitrógeno mediada por la simbiosis igualmente eficiente, debido a diferentes aspectos de los sistemas experimentales, tales como propiedades del sustrato, contexto estequiometrico de los recursos, formas de N presentes e identidad de los simbioses. Por otro lado se registró que la condición “no inoculación:no inundación:no sal” resultaron más favorables para la absorción de nitrógeno por parte de las plantas que la “inoculación:inundación:sal”. Huang et al. (2018) encontraron en sus experimentos de inundación y fertilización, que una elevada disponibilidad de agua disminuye el contenido de N, y Chen et al. (2010) registraron que la absorción de nitrógeno en las plantas es afectada por la salinidad. Es posible que las condiciones combinadas de inundación y salinidad en la concentración examinada resultasen más estresantes para ambos simbioses, lo cual dificultara la absorción de N. Apoyando esta observación, aunque no se registró diferencia significativa entre la absorción de nitrógeno en el tratamiento “no inundación:no sal”, sí se registraron en ese mismo, mayor altura y longitud de raíz por parte de las plantas inoculadas. Estos patrones nos hablan de que el beneficio de la asociación (1) no resulta simplemente la suma de los efectos individuales de la disponibilidad de agua y la salinidad en los simbioses, si no que depende de la compleja relación micorriza:sal:agua, lo cual implica que la combinación de los niveles de agua y de salinidad afectan de manera particular a ambos simbioses y eso tiene un impacto en el funcionamiento de la asociación; (2) no es estático, si no que fluctuará con el cambio de escenarios agua:sal:estatus micorrízico, siendo la micorriza un factor de relevancia en el desempeño de *L. racemosa*.

En cuanto a los parámetros fúngicos examinados, se encontró, contrario a lo registrado en estudios de campo para otras especies de mangle en México (Ramírez-Viga et al. 2020a;

Ramírez-Viga et al. 2020b) y a experimentos en maceta para plantas de humedal (Miller y Sharitz 2000; Ipsilantis y Sylvia 2007), un mayor porcentaje de colonización micorrízica en las raíces de las plantas sometidas a inundación (sin efecto de la salinidad), en comparación con aquellas crecidas en condiciones no inundadas. Siendo los HMA organismos aeróbios, esta observación parece contraintuitiva, pero ya se ha registrado en otros estudios de campo (Brown y Bledsoe 1996), atribuyendo esta observación a los mecanismos de flujo de aire interno en los mangles bajo condiciones de inundación (Geißler et al. 2002), mismos que brindarían una vía de acceso a oxígeno para los HMA dentro en el propio córtex (Brown y Bledsoe 1996; Miller 2000; Kothamasi et al 2006). El registro de arbuscúlos en las plantas de *L. racemosa* sometidas a inundación y salinidad en este estudio coincide con el registro de Brown y Bledsoe (1996), quienes sugieren que las condiciones de inundación pueden amortiguar los cambios bruscos en las condiciones del suelo; estos autores registraron presencia de arbuscúlos en el tejido aerenquimatoso de las raíces. Del mismo modo, Miller (2000) registró mayor abundancia de arbuscúlos en las parcelas con mayor saturación de agua. La densidad de esporas potencialmente coincide con lo observado en otros estudios desde dos perspectivas distintas, ya sea que el déficit de agua estimule la producción de esporas de los HMA (Ramos-Zapata et al. 2008), siendo esto una estrategia que permite la supervivencia de los HMA en periodos de escasez de agua (Furrazola et al. 2015), o que la inundación ejerza un efecto negativo en la esporulación (Le Tacon et al. 1983; Aziz et al. 1995). Brown y Bledsoe (1996), en su estudio de campo en marismas, también registraron la menor densidad de esporas en los sitios con mayor saturación de agua en el sustrato.

La escasez de arbuscúlos en las raíces de *L. racemosa* estaría sugiriendo una colonización tipo Arum (Peterson et al., 2004; Smith y Read, 2008). Por otro lado, la escasez de arbuscúlos podría sugerir un pobre intercambio entre los simbiosistas al momento de la cosecha final (o incluso la posibilidad de infección por otros taxones de hongos no micorrízicos que forman hifas y vesículas similares a las de los HMA, lo cual merecería un análisis más a detalle en futuros estudios). La observación anterior podría estar relacionada igualmente a las condiciones estresantes y dinámicas prevalescentes en los experimentos y requeriría una mayor exploración. La falta de impacto de la inoculación en los parámetros fotosintéticos podría sugerir que el beneficio de los HMA en sistemas con variaciones de salinidad y disponibilidad de agua es inconstante y altamente dependiente de los flujos de nutrientes. El haber aplicado las fertilizaciones de manera tan espaciada en los experimentos posiblemente dificulta la vinculación de algunos parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases con la evidencia en el incremento de biomasa que obtuvieron las plantas inoculadas.

## I.7. CONCLUSIONES

En esta investigación se encontró que el mangle *Laguncularia racemosa* fue responsivo a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares. El desempeño de esta especie en los experimentos llevados a cabo, dependió de una compleja asociación de los factores agua:sal:inoculación. Los beneficios de dicha asociación se reflejaron de manera tan dinámica como dinámico puede ser el ambiente de los manglares.

Los resultados de este estudio sugieren que *Laguncularia racemosa* puede asociarse con hongos micorrizógenos arbusculares, pero, al menos bajo un escenario de escasa fertilidad en el sustrato, y siendo los hongos de origen alóctono, los beneficios en cuanto a la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos, no se reflejaron en la generación de biomasa. La asociación podría ser más reelevante en la absorción de nitrógeno, dada la capacidad de los HMA de explotar más fuentes del mismo en el sustrato. El beneficio en biomasa para *L. racemosa*, derivado de la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos, se registró en condiciones sin inundación y sin sal, siendo éstas las menos estresantes para los simbioses fúngicos.

## I.8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agraz-Hernández CM, Noriega-Trejo R, López-Portillo J, Flores-Verdugo F, Jiménez-Zacarías J (2006) Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.
- Alleman LK, Hester MW (2011) Reproductive Ecology of Black Mangrove (*Avicennia germinans*) Along the Louisiana Coast: Propagule Production Cycles, Dispersal Limitations, and Establishment Elevations Estuaries and Coasts 34:1068-1077.
- Alongi, DM (1998). Coastal Ecosystem Processes. CRC Press. Boca Ratón, Florida.
- Alongi DM (2018) Impact of Global Change on Nutrient Dynamics in Mangrove Forests. Forests 9:596.
- Alongi DM (2020) Nitrogen Cycling and Mass Balance in the World's Mangrove Forests. Nitrogen 1:167–189.
- Anderson RC, Liberta AE, Dickman LA (1984) Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. Oecologia. 64:111-117.
- Argüello D (2010) Comparación de la Acción de Diferentes Dosis de Biofertilizantes Líquidos (biol) sobre el Crecimiento de Mangle en Condiciones de Vivero. Tesis de Ingeniería agropecuaria. Escuela superior Politecnica Del Litoral.
- Aggarwal A, Kadian N, Neetu K, Tanwar A, Gupta KK (2012) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of salinity stress. Journal of Applied and Natural Science 4(1):144-155.
- Asghari HR (2004) Effects of arbuscular-mycorrhizal fungal colonization on management of saline lands. PhD Thesis. School of Earth and Environmental Sciences, The University of Adelaide South Australia. 198 pp.
- Aziz T, Sylvia DM, Doren RF (1995) Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. Ecological Applications 5:775–784
- Bagyaraj JD, Stürmer SL (2012) Capítulo 7: Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Moreira, F., E. J. Huising y D. E. Bignell. Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. Instituto Nacional de Ecología. México, 337 pp.
- Bender SF, Conen F, Van der Heijden MGA (2015) Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N<sub>2</sub>O production in experimental grassland. Soil Biology & Biochemistry 80:283e292.
- Berruti A, Lumini E, Balestrini R, Bianciotto V (2016) Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Natural Biofertilizers: Let's Benefit from Past Successes. Front Microbiol. 19(6):1559.
- Birhane E, Sterck FJ, Fetene M, Bongers F, Kuyper TW (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. Oecologia 169:895–904
- Bitterlich M, Franken P, Graefe J (2019) Atmospheric drought and low light impede mycorrhizal effects on leaf photosynthesis a glasshouse study on tomato under naturally fluctuating environmental conditions. Mycorrhiza 29:13–28.
- Borde M, Dudhane M, Jite P (2011) Growth photosynthetic activity and antioxidant responses of mycorrhizal and non-mycorrhizal bajra (*Pennisetum glaucum*) crop under salinity stress condition. Crop Protection 30: 265-271.
- Borges RG, Chaney WR (1993) Solar irradiance and the development of endomycorrhizal green ash seedlings. Tree Physiology. 13:227-238.

## Referencias

- Boto KG (1988) The phosphorus cycle. En: Agate AD, Subramanian CV y Vannucci M (Eds.) Mangrove Microbiology. UNEP/UNESCO Regional Project (RAS/86/1988), Nueva Deli.
- Brady N, Weil R (2008) Nature and properties of soils. Prentice Hall. USA. 975pp.
- Bremner JM (1996) Nitrogen-total. In: Sparks DL (ed) methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 1085–1121.
- Brown AM, Bledsoe C (1996) Spatial and Temporal Dynamics of Mycorrhizas in *Jaumea Carnosa*, A Tidal Saltmarsh Halophyte. *Journal of Ecology* 84(5):703-715.
- Bucher M (2007) Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist* 173:11–26.
- Bukovská P, Rozmoš M, Kotianová M, Gancarcíková K, Dudáš M, Hřselová H, Jansa J (2021) Arbuscular Mycorrhiza Mediates Efficient Recycling from Soil to Plants of Nitrogen Bound in Chitin. *Frontiers in Microbiology* 12: 574060
- Carr GM, Chambers PA (1998) Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in Canadian Prairie River. *Freshwater Biol* 39:525–536.
- Cavalcanti VF, de Andrade AC, Soares ML (2007) Germination of *Avicennia schaueriana* and *Laguncularia racemosa* from two physiographic types of mangrove forest. *Aquatic Botany* 86:285–290.
- Chandrasekaran M, Boughattas S, Hu S, Oh SH, Sa T (2014) A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress. *Mycorrhiza* 24:611-625.
- Chaudhuri S, Sengupta A (1990) Mycorrhizal relations of sucesional stages of mangrove vegetation at the Ganges river estuary in India. En: Jalali, B.L. y Chand, H. (Eds.). Current trends in mycorrhizal research. Haryan Agricultural University, Hisar. India. 7-9.
- Chen W, Hou Z, Wu L, Liang T, Wei C (2010) Effects of salinity and nitrogen on cotton growth in arid environment. *Plant and Soil* 326:61–73.
- Clarkson DT (1985) Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology* 36:77–115.
- Cuenca G (2015) Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).
- Daniels BA, Skipper HD (1982) Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: Schenk NC (ed) Methods and principles of mycorrhizal research. American Phytopathological Society. St. Paul, pp 29–35
- Deepika S, Kothamasi D (2021) Plant hosts may influence arbuscular mycorrhizal fungal community composition in mangrove estuaries. *Mycorrhiza*. <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01049-y>
- Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en su Servicio de Conservación de Recursos Naturales United States Department of Agriculture. S/F. Base de datos de plantas (PLANTS Database). Disponible en <https://plants.sc.egov.usda.gov/java/>.
- Dhillon SS (1992) Host-Endophyte Specificity of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Colonization of *Oryza Sativa* L. at the Pre-Transplant Stage in Low or High Phosphorus Soil. *Soil Biology and Biochemistry* 24(5):405-411.
- Dong J, Wang L, Ma F, Yang J, Zhang X, Zhao T, Qi S (2017) Effects of *Funnelliformis mosseae* inoculation on alleviating atrazine damage in *Canna indica* L. var. *flava* Roxb., *International Journal of Phytoremediation*, 19(1):46-55.
- D'Souza J, Rodrigues B (2013a) Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research* 24:515–523.

## Referencias

- D'Souza J, Rodrigues B (2013b) Seasonal diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity* 2013:1–7
- D'Souza J, Rodrigues BF (2017) Enhancement of growth in mangrove plant (*Ceriops tagal*) by *Rhizophagus clarus*. *Journal of Plant Nutrition* 40:365–371.
- Echeverría RI (2006) Asociación micorrízica arbuscular de las plantas arbóreas terrestres de un petén en Celestún, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. p. 55
- Evans DE (2003) Aerenchyma formation. *New Phytologist* 161:35–49.
- Evelin H, Kapoor R, Giri B (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany* 104(7):1263–1280.
- Ewers FW, Lopez-Portillo J, Angeles G, Fisher JB (2004) Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree Physiology* 24:1057–1062.
- Falqueto AR, Moura D, Venturim R (2008) Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under field conditions *Revista Árvore* 32(3):577–582.
- Fang F, Wang C, Wu F, Tang M, Doughty R (2020) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Mitigate Nitrogen Leaching under Poplar Seedlings. *Forests* 11:325.
- Favela E, Preciado P, Benavides A (2006) Manual para la preparación de soluciones nutritivas. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 146 pp.
- Feller I, Whigham D, McKee K, Lovelock C (2003) Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia*. 134:405–414.
- Fox J y Weisberg S (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Friese CF, Allen MF (1991) The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* 83:409–418.
- Furrazola E, Covacevich F, Torres-Arias Y, Rodríguez-Rodríguez RM, Ley-Rivas JF, Izquierdo K, Fernández-Valle R, Louro RL (2015) Functionality of arbuscular mycorrhizal fungi in three plant communities in the Managed Floristic Reserve San Ubaldo-Sabanalamar, Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 63(2):341–356.
- Gao X, Guo H, Zhang Q, Guo H, Zhang L, Zhang C, Gou Z, Liu Y, Wei J, Chen A, Chu Z, Zeng F (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhanced the growth, yield, fiber quality and phosphorus regulation in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Scientific Reports* 10:2084.
- García A, Cabrera-Reyes A (2008) Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 24(2):91–115.
- Garg N, Pandey R (2015) Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt-stressed *Cajanus cajan* L. (Millsp.) genotypes. *Mycorrhiza*. 25:165–180.
- Gee GW, Bauder JW (1986) Particle-size analysis. In: Klute A (ed) *Methods of soil analysis: part 1. Physical and mineralogical methods*, agronomy monograph 9. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 363–375.

## Referencias

- Geißler N, Schnetter R, Schnetter ML (2002) The Pneumathodes of *Laguncularia racemosa*: Little Known Rootlets of Surprising Structure, and Notes on a New Fluorescent Dye for Lipophilic Substances. *Plant Biology* 4:729-739.
- Gerdemann JW (1975). Vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: The development and function of roots (Ed. by J. G. Torrey and D. T. Clarkson), pp. 575-591. Academic Press, London.
- Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal Endogonespecies extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46:234-244.
- González M, Cuenca G (2008) Respuesta de plantas de plátano (*Musa AAB* cv. Hartón) a la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares nativos e introducidos, bajo condiciones de campo. *Revista de la Facultad de Agronomía* 25:470-495.
- Gross J y Ligges U (2015). nortest: Tests for Normality. R package version 1.0-4. <https://CRAN.R-project.org/package=nortest>.
- Guadarrama-Chávez M, Sánchez-Gallén I, Ramos-Zapata J, Hernández-Cuevas L (2008) Inefectividad, efectividad y dependencia micorrízica. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (eds.). Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 1-15.
- Gupta N, Bihari KM, Sengupta I (2016) Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Different Salinity of Mangrove Ecosystem of Odisha, India. *Advances in Plants & Agriculture Research* 3(1):00085.
- Hajibolani R, Dashtebani F, Aliasgharzad N (2015) Physiological responses of halophytic C4 grass *Aeluropus litoralis* to salinity and arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Photosynthetica* 53(4):572-584.
- Hammer EC, Nasr H, Pallon J, Olsson PA, Wallander H (2011) Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. *Mycorrhiza* 21:117-129.
- Harrison MJ y van Buuren ML (1995) A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378:626-629.
- Hegazy SS, Aref IM, Al-mefarrej H, El-juhany LI (2008) Effect of spacing on the biomass production and allocation in *Conocarpus erectus* L. trees grown in Riyadh, Saudi Arabia. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 15(2):315-322.
- Helgason T, Fitter AH (2009) Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany* 60(9): 2465-2480. doi:10.1093/jxb/erp144.
- Herrera R, Ferrer R (1984) Glosario de términos en español relativos al estudio de las micorrizas vesículo-arbusculares. *Acta Botánica Cubana*. 2(Especial).
- Herrera-Silveira JA, Teutli-Hernández C, Zaldívar-Jiménez A, PérezCeballos R, Cortés-Balán O, Osorio-Moreno I, Ramírez-Ramírez J, Caamal-Sosa J, Andueza-Briceño MT, Torres R y Hernández-Aranda H (2014) Programa regional para la caracterización y el monitoreo de ecosistemas de manglar del Golfo de México y Caribe Mexicano: Península de Yucatán. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. FN009. México D. F.
- Hernández-Cuevas L, Guadarrama-Chávez P, Sánchez-Gallen I, Ramos-Zapata J (2008) Micorriza arbuscular, colonización intrarradical y extracción de esporas del suelo. En: Álvarez-Sánchez J, Monroy A (eds.). Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 1-15.
- Hoeksema JD, Chaudhary VB, Gehring CA, Johnson N, Karst J, Koide RT, Pringle A, Zabinski C, Bever JD, Moore JC, Wilson GWT, Klironomos JN, Umbanhowar J (2010)



## Referencias

- A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13:394–407.
- Hogarth PJ (2010) *The Biology of Mangrove and Seagrasses*, Oxford University Press.
- Holguin G, Vazquez P, Sánchez J., López Y, Flores-Mireles AL, Melgarejo LM, Vanegas J, Galindo T., Dávila-Lule A, Polanía J y Ruiz Manuel (2011) Capítulo 5: Microbiología del manglar. En: Félix EF, Serviere E, Riosmena R y León JL. *Los manglares de la Península de Baja California*
- Horton TR, van der Heijden MGA (2012) The role of symbioses in seedling establishment and survival. In: Leck MA, Parker VT (eds) *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press.
- Hossain MZ, Aziz CB, Saha ML (2012) Relationships between soil physico-chemical properties and total viable bacterial counts in Sunderban mangrove forests, Bangladesh. *The official Journal of the Faculty of Biological Sciences, Dhaka University* 21: 169-175
- Hossain MD y Nuruddin AA (2016) Soil and Mangrove: A Review. *Journal of Environmental Science and Technology* 9:198-207.
- Hu W, Wu Y, Xin G, Wang Y, Guo J, Peng X (2015) Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Influencing Factors for *Aegiceras corniculatum* and *Acanthus Ilicifolius* in Southern China. *Pakistan Journal of Botany* 47(4): 1581-1586.
- Huang J, Wang P, Niu Y, Yu H, Ma F, Xiao G, Xu X (2018) Changes in C:N:P stoichiometry modify N and P conservation strategies of a desert steppe species *Glycyrrhiza uralensis*. *Scientific Reports* 8:12668.
- Hunt R (2003) Growth analysis, Individual Plants. En: Thomas, B, Murphy, D. J. y Murray, D. (eds.). 2003. *Encyclopaedia of applied plant sciences*. Academic Press. London. 588-596.
- Ipsilantis I, Sylvia DM (2007) Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Applied Soil Ecology* 35:261-271.
- IUSS Grupo de Trabajo WRB (2007) *Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103*. FAO, Roma.
- Jackson MB, Armstrong W (1999) Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology* 1:274–287.
- Jakobsen I, Rosendahl L (1990) Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist* 115:77-83.
- Janos D (2007) Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17:75-91.
- Jaramillo J (2002) *Introducción a la ciencia del suelo*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de ciencias. Colombia 613pp.
- Jin H, Pfeffer PE, Douds DD, Piotrowski E, Lammers PJ, Shachar-Hill Y (2005) The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 168:687–696.
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185:631–647.
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575-585.
- Juniper S, Abbott L (1993) Review Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza* 4:45-57.

## Referencias

- Juniper S, Abbott L (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16:371-379.
- Kariya K, Matsuzaki A, Machida H (1982) Distribution of chlorophyll content in leaf blade of rice plant. *Japanese Journal of Crop Science* 51:134-135.
- Kathiresan K, Bingham B (2001) *Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems*. *Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems*. 40:81-251.
- Kathiresan K (2004) *Ecology and Environment of Mangrove Ecosystems*. [Citado en enero de 2014]. Disponible en: [http://ocw.unu.edu/international-network-on-water-environment-and-health/unu-inweh-course-1-mangroves/Ecology\\_\\_Environment\\_of\\_Mangrove\\_Ecosystems.pdf](http://ocw.unu.edu/international-network-on-water-environment-and-health/unu-inweh-course-1-mangroves/Ecology__Environment_of_Mangrove_Ecosystems.pdf).
- Keeley E (1980) Endomycorrhizae Influence Growth of Blackgum Seedlings in Flooded Soils. *American Journal of Botany* 67(1):6-9.
- Kim CK, Weber DJ (1985) Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant and Soil* 83, 207-214.
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292–2301
- Kothamasi D, Kothamasi S, Bhattacharyya A, Ramesh Chander K, Babu CR (2006) Arbuscular mycorrhizae and phosphate solubilising bacteria of the rhizosphere of the mangrove ecosystem of Great Nicobar island, India. *Biology and Fertility of Soils*. 42:358-361.
- Krasilnikov P, Jiménez-Nava FJ, Reyna-Trujillo T, García-Calderón NE (Eds). *Geografía de suelos de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Krishna, K. R. (2005) *Mycorrhizas A molecular análisis*. Science Publishers, Inc.
- Kumar T, Ghose M, Brahmachary RL (2007) Effects of Root Exudates of two mangrove species on in vitro spore germination and hyphal growth of *Glomus mosseae*. *Research Journal of Botany*. 2(1):48-53.
- Kumar T, Ghose M (2008) Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.
- Kumar T, Majumdar A, Das P, Sarafis V, Ghose M (2008) Trypan blue as a fluorochrome for confocal laser scanning microscopy of arbuscular mycorrhizae in three mangroves. *Biotechnic & Histochemistry*. 83(3-4): 153-159.
- Kumar A, Dames JF, Gupta A, Sharma S, Gilbert JA, Ahmad P (2015) Current developments in arbuscular mycorrhizal fungi research and its role in salinity stress alleviation: a biotechnological perspective, *Critical Reviews in Biotechnology*. 35(4):461-474.
- Kuo S (1996) Phosphorous. In: Sparks DL (ed) *Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 363–375*
- Lamar RT, Davey CB (1988) Comparative effectivity of three *Fraxinus pennsylvanica* Marsh, vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a high-phosphorus nursery soil. *New Phytologist*. 109:171-181.
- Leigh J, Hodge A, Fitter AH (2008) Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist* 181: 199–207.
- LeTacon F, Skinner FA, Mosse B (1983) Spore germination and hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae* (Gerdemann and Trappe),

## Referencias

- under decreased oxygen and increased carbon dioxide concentrations. *Canadian Journal of Microbiology* 29:1280-1285.
- Lingan VK, Tholkappian P, Sundaram M (1999) D.VA-mycorrhizal fungi occurring in the mangrove vegetation of Pichavaram forest. *Mycorrhiza News* 11(2):6-7.
- Lonard RI, Judd FW, DeYoe HR, Stalter R (2021). Biology and Ecology of the Halophyte *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f.: A Review. In: Grigore MN. (eds) *Handbook of Halophytes*. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-17854-3\\_71-2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-17854-3_71-2)
- López G (2005) *Ecofisiología de árboles*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 485pp.
- Lopez de Andrade SA, Domingues Jr, AP, Mazzafera P (2015) Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress. *Chemosphere* 134:141–149.
- Lopez-Portillo J, Ezcurra E (1985) Litter fall of *Avicennia germinans* L. in a one-year cycle in a mudflat at the Laguna de Mecoacán, Tabasco, Mexico. *Biotropica*. 17(3):186-190.
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159:89-102.
- Martínez-Hernández IA, Rivera-Cruz MDC, Carballar-Hernández S, Trujillo-Narcía A, Ortiz-García CF, Hernández-Galvez G, Alarcón A (2021) Arbuscular Mycorrhizal Colonization in a Mangrove Forest Exposed to Weathering Oil for Half a Century. *Water Air Soil Pollut* 232, 34. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-04986-8>.
- McGonigle 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 Phytologist* 115 (3):495–501
- McKee KL (1996). Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology* 16:883—889.
- Menge JA, Johnson ELV, Platt RG (1978) Mycorrhizal Dependency of Several Citrus Cultivars Under Three Nutrient Regimes. *New Phytologist*. 81:553-559.
- Miller S (2000) Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist* 145:145-155.
- Miller SP, Sharitz RR (2000) Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semi- aquatic grass species. *Funct Ecol* 14:738–748.
- Mohankumar V, Mahadevan A (1986) Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in mangrove vegetation. *Current Science* 55(18):396.
- Moore P (2006) *Biomes of the Earth Wetlands*. Chelsea House. Hong Kong. 220pp.
- Moreno-Casasola PE, Peresbarbosa R, Travieso-Bello AC (eds) (2006) *Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal*. Instituto de Ecología, A.C., CONANP and Gobierno del Estado de Veracruz-Llave, Xalapa.
- Moreno ANM, Calderon JHM (2011) Quantification of organic matter and physical-chemical characterization of mangrove soil at Hooker Bay, San Andres Island-Colombia. *Proceedings of the Global Conference on Global Warming, July 11-14, 2011, Lisbon, Portugal*, pp: 1-7.
- Nagarathna TK, Prasad TG, Bagyaraj DJ, Shadakshari YG (2007) Effect of arbuscular mycorrhiza and phosphorus levels on growth and water use efficiency in Sunflower at different soil moisture status. *Journal of Agricultural Technology* 3(2): 221-229

## Referencias

- Nelson DW, Sommers LE (1987) Organic matter. In: Sparks DL (ed) Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 961–1010.
- Neto D, Carvalho LM, Cruz C, Martins-Loução MA (2006) How do mycorrhizas affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants?. Plant and Soil 79:51–63.
- Nouri E, Breuillin-Sessoms F, Feller U, Reinhardt D (2014) Phosphorus and Nitrogen Regulate Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in *Petunia hybrida*. PLoS ONE 9(3):e90841.
- Muok BO, Ishii T (2006) Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Tree Growth and Nutrient Uptake of *Sclerocarya birrea* under Water Stress, Salt Stress and Flooding. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science 75(1):26-31.
- Odum WE, McIvor CC, Smith TJ III (1985) The Ecology of the mangroves of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C. 144 pp.
- O'Keefe DM, Sylvia DM (1992) Chronology and mechanisms of P uptake by mycorrhizal sweet potato plants. New Phytologist 122: 651-659.
- Öpik M, Saks Ü, Kennedy J, Daniel T (2008). Global Diversity Patterns of Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Community Composition and Links with Functionality, En: Varma, A (ed.). Mycorrhiza, State of the art, genetics and molecular Biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics. Springer. India. 797 p
- Osborne DJ, Berjak P (1997) The making of mangroves: the remarkable pioneering role played by seeds of *Avicennia marina*. Endeavour 21:143-7.
- Parida AK, Jha B (2010) Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. Trees 24:199–217.
- Pelozo A, Boeger MRT, Sereneski-de-Lima C, Soffiatti P (2016) Leaf morphological strategies of seedlings and saplings of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) and *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae) from Southern Brazil. Rev. International Journal of Tropical Biology 64(1):305-317.
- Peterson R, Massicotte H, Melville L (2004) MYCORRHIZAS Anatomy and Cell Biology. NRC Research Press. Canadá. 173 p
- Phillips JM, Hayman DS (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 (1):158–IN18
- Pineda FG (2013) Mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles de la selva seca. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Porcel R, Aroca R, Ruiz-Lozano JM (2012) Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. Agronomy for Sustainable Development 32:181–200
- Porcel R, Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Aroca R, Garcia R, Ruiz-Lozano JM (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. Journal of Plant Physiology 185:75-83.
- Rambok E, Gandaseca S, Ahmed OH, Majid NMA (2010). Comparison of selected soil chemical properties of two different mangrove forests in Sarawak. American Journal of Environmental Sciences 6: 438-441.
- Ramírez-Viga T (2015) Influencia de las variables abióticas del suelo en la distribución y asociación micorrízica de dos especies de mangle en la laguna costera “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

## Referencias

- Ramírez-Viga TK, Ramos-Zapata JA, Cáceres C, Hernández-Cuevas L, Guadarrama-Chávez P (2020a) Arbuscular mycorrhizal association in *Conocarpus erectus* (Combretaceae) in mangroves from Yucatán, Mexico. *Botanical Sciences* 98(1): 66-75.
- Ramírez-Viga T, Guadarrama P, Castillo-Argüero S, Estrada-Medina H, García-Sánchez R, Hernández-Cuevas L, Sánchez-Gallén I, Ramos-Zapata J (2020b) Relationship between Arbuscular Mycorrhizal Association and Edaphic Variables in Mangroves of the Coast of Yucatán, Mexico. *Wetlands* 40:539–549.
- Ramos-Zapata J, Guadarrama P, Navarro J (2008) Estimación del Número de propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Álvarez-Sánchez J, Monroy A. comp. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp 17-27.
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reef R, Feller I, Lovelock C (2010) Nutrition Of Mangroves. *Tree Physiology*. 30:1148–1160.
- Reef R, Lovelock CE (2015) Regulation of water balance in mangroves. *Annals of Botany* 115:385–395.
- Richardson JL, Vepraskas MJ (2001) Wetland soils genesis, hydrology, landscapes and clasification. Lewis Publishers. Estados Unidos de América. 417pp.
- Rhoades JD (1996) Salinity: electrical conductivity and Total dissolved solids. In: Sparks DL (ed) *Methods of soil analysis: part 3, chemical methods*, soil science Society of America Book Series 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 417–436
- Rodés R, Collazo M (2006) Manual de prácticas de fotosíntesis. Las prensas de Ciencias. México. 160 pp
- Rodríguez-Ramírez A, Nivia J, Garzón J (2004) Características estructurales y funcionales del manglar de *Avicennia germinans* en la bahía de Chuengue (Caribe Colombiano). *El Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 33:223-244.
- Rosales MA (2013) Evaluación del desarrollo de las especies de mangle *Laguncularia racemosa* (L.) y *Avicennia germinans* (L.) en la etapa de vivero en la finca Manglares, La Gomera, Escuintla. Diagnóstico y Servicios en el Programa de Investigación de Ecosistemas del Instituto Privado de Investigación sobre Cambio Climático, Santa Lucía Cotzumalguapa, Escuintla, Guatemala, C.A. Tesis de Licenciatura. Facultad De Agronomía. Universidad De San Carlos De Guatemala.
- Ruiz-Lozano JM, Aroca R (2010) Host Response to Osmotic Stresses: Stomatal Behaviour and Water Use Efficiency of Arbuscular Mycorrhizal Plants. In: Koltai H, Kapulnik Y (eds) *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6\\_11](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6_11).
- Sah KD, Sahoo AK, Gupta SK, Banerjee SK (1989) Mangrove vegetations of sunderbans and their effect on the physicochemical and nutrient status of the soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences* 55: 125-132.
- Santiago M (2016) repoblación con propágulos de mangle mediante el uso de trampas “semilleras” en un área de restauración del sitio Ramsar “Manglares y Humedales de Tuxpan”. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Veracruzana.

## Referencias

- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH (2016) Arbuscular Mycorrhizal Association for Growth and Nutrients Assimilation of *Phragmites japonica* and *Polygonum cuspidatum* Plants Growing on River Bank Soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 47(1):87-100.
- Schaper H, Chacko EK (1991) Relation between Extractable Chlorophyll and Portable Chlorophyll Meter Readings in Leaves of Eight Tropical and Subtropical Fruit-Tree Species. *Journal of Plant Physiology* 138. pp. 674-677.
- Secretaría de Desarrollo Sustentable del Gobierno del Estado de Yucatán (2022). Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. [Citado el 26 de febrero de 2022]. Disponible en: [https://sds.yucatan.gob.mx/areas-naturales/fichas/CMCNY\\_Localiz.jpg](https://sds.yucatan.gob.mx/areas-naturales/fichas/CMCNY_Localiz.jpg).
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (2010) NOM-059- SEMARNAT-2010. 2010. [Citado el lunes 10 de febrero de 2014]. Disponible en: [http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM\\_059\\_SEMARNAT\\_2010.Pdf](http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.Pdf).
- Sengupta A, Chaudhuri S (2002) Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169–174.
- Shak MD, Rahaman B, Sarder L, Rahaman MDS, Ghosh AK, Biswas SK, Siraj SMS, Huq KA, Hasanuzzaman AFM, Islam SS (2013) Nutrient dynamics in the Sundarbans mangrove estuarine system of Bangladesh under different weather and tidal cycles. *Ecological Processes* 2013, 2:29.
- Sharma AK, Johri BN (2002) *Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils*. Science Publishers, Inc. India. 311 pp.
- Shen J, Yuan L, Zhang J, Li H, Bai Z, Chen X, Zhang W, Zhang F (2011) Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant. *Plant Physiology* 156:997–1005
- Sheng M, Tang M, Chen H, Yang B, Zhang F, Huang Y (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza* 18:287–296.
- Shi S, Huang Y, Zeng K, Tan F, He H, Huang J, Fu Y (2005) Molecular phylogenetic analysis of mangroves: independent evolutionary origins of vivipary and salt secretion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:159–166.
- Sinclair G, Charest C, Dalpé Y, Khanizadeh S (2014) Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. *Agricultural and Food Science* 23:146–158.
- Singh G, Ramanathan AL y Bala M (2005). Nutrient Cycling in Mangrove Ecosystem: A Brief Overview. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 31(3):231-244.
- Smith S y Gianinazzi-Pearson V (1988) Physiological Interactions Between Symbionts in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39:221-244.
- Smith SE, Smith A, Jakobsen I (2003) Mycorrhizal Fungi Can Dominate Phosphate Supply to Plants Irrespective of Growth Responses. *Plant Physiology* 133:16–20.
- Smith SE, Read DJ 2008 *Mycorrhizal Symbiosis*. Tercera edición. Elsevier Ltd. Estados Unidos de América. 804 pp.
- Sobrado MA (2000) Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species. *Trees* 14:258–262.

## Referencias

- Sobrado MA (2005) Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica* 43:217–221.
- Sofawi AB, Nazri MN, Rozainah MZ (1983) Nutrient variability in mangrove soil: anthropogenic, seasonal and depth variation factors. *APPLIED ECOLOGY AND ENVIRONMENTAL RESEARCH* 15(4):1983-1998.
- Sokri S, Maadi B (2009) Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungus on the Mineral Nutrition and Yield of *Trifolium alexandrinum* Plants under Salinity Stress. *Journal of Agronomy* 8(2):79-83.
- Solaiman M, Hirata H (1996) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal colonization at nursery-stage on growth and nutrition in wetland rice (*Oryza sativa* L.) after transplanting under different soil fertility and water regimes. *Soil Science and Plant Nutrition*. 42(3):561-571.
- Solaiman ZK, Abbott LK, Varma A (2014) Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration. Springer. ISSN 2196-4831 (electronic). pp: 357-374.
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) World Atlas of Mangroves. Earthscan. E.UA. 319pp.
- Sparks DL (ed) (1996) Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods. Soil Science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison
- Stevens KJ, Wall CB, Janssen JA (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L., and *Eclipta prostrata* (L.) L., grown under three levels of water availability. *Mycorrhiza*. DOI 10.1007/s00572-010-0334-2.
- Suárez N, Sobrado M, Medina E (1998) Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. *Oecologia*. 114:299-304.
- Suárez N, Medina E (2005) Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans* L. *Trees*. 19:721-727.
- Thomas GW (1996) Soil pH and soil acidity. In: Sparks DL (ed) Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 475–490
- Tinker PB (1975) Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB. eds. *Endomycorrhizas*. London: Academic Press, 353–371.
- Tomlinson PB (1986) The botany of mangroves. Cambridge University Press, London.
- Torres A, Campostrini E, Gonçalves J, Bressan-Smith RE (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae* 104:199–209
- Vázquez-Piqué J, Pereira Naranjo F, Tapias Martín R, GonzálezPérez A, Andivia Muñoz E, Martín-Pérez D (2008) Análisis de la influencia de parámetros edáficos y climáticos en el crecimiento del alcornoque en una dehesa de Huelva (España). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 25:431-437.
- Turjaman M, Tamai Y, Sitepu IR, Santoso E, Osaki M, Tawaraya K (2008) Improvement of early growth of two tropical peat-swamp forest tree species *Ploiarium alternifolium* and *Calophyllum hosei* by two arbuscular mycorrhizal fungi under greenhouse conditions. *New Forests*. 36:1–12.

## Referencias

- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16:299–363.
- Wang Y, Qiu Q, Yang Z, Hu Z, Fung-Yee N, Xin G (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.
- Wang Y, Huang Y, Qiu Q, Xin G, Yang Z, Shi S (2011) Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE* 6(9):e24512.
- Wang Y, Li T, Li Y, Qiu Q, Li S, Xin G (2015) Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in four semi-mangrove plant communities. *Annals of Microbiology* 65:603-610.
- Wheeler CT, Tilak M, Scrimgeour CM, Hooker JE, Handley LL (2000) Effects of symbiosis with *Frankia* and arbuscular mycorrhizal fungus on the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in four species of *Casuarina*. *Journal of Experimental Botany* 51(343):287–297.
- Wolfe BE, Weishampel PA, Klironomos JH (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology* 94:905-914
- Wu J, Xiao Q, Xu J, Li MY, Pan JY, Yang MH (2008) Natural products from true mangrove flora: chemistry and bioactivities. *Natural Product Reports* 25:955–981.
- Wu QS, Zou YN (2017) Chapter 2 Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Tolerance of Drought Stress in Plants. En: Wu, Q. S. (ed.), *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*, DOI 10.1007/978-981-10-4115-0\_2
- Xie X, Weng B, Cai B, Dong Y, Yan C (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology* 75:162– 171.
- Xu Z, Ban Y, Jiang Y, Zhang X, Liu X (2016) Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Wetland Habitats and Their Application in Constructed Wetland: A Review. *Pedosphere* 26(5): 592–617.
- Yates E, Ashwath N, Midmore D (2002) Responses to nitrogen, phosphorus, potassium and sodium chloride by three mangrove species in pot culture. *Trees*.16:120– 125.
- Zaldívar-Jiménez A, Herrera-Silveira JH, Teutli-Hernandez C, HernandezSaavedra R, Caamal-Sosa J (2010) Manglares. p. 138-139. En: Duran R, Mendez M (eds.). *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.
- Zhang JL, Flowers TJ, Wang SM (2010) Mechanisms of sodium uptake by roots of higher plants. *Plant Soil* 326:45–60.
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant Soil* 346, 189–199.



## **CAPÍTULO II. Respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares autóctonos**

### **RESUMEN**

La micorriza arbuscular es un elemento prevaleciente en los ecosistemas de manglar, pero su funcionamiento en ellos es aún escasamente comprendido. Su manejo podría ser útil en programas de restauración para las especies que en estos ecosistemas se establecen, sin embargo, a la fecha no se cuenta con información con respecto a la respuesta de las especies de mangle que se distribuyen en México, a la inoculación con HMA. Los microorganismos, en general, se hallan adaptados genética y fisiológicamente al ambiente en el que se desarrollan (Jeffries et al. 2003), por lo que los inoculantes autóctonos suelen ser eficaces en la entrega de beneficios a sus hospederos bajo condiciones que emulan a aquellas en las que se han desarrollado. Con el objetivo de probar la respuesta del mangle *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) de origen autóctono, se estableció un experimento con duración de seis meses en el que se inocularon 10 plántulas y 10 permanecieron sin inocular. Las plantas fueron mantenidas bajo condiciones de inundación intermitente y escasa fertilidad en el sustrato, tratando de emular condiciones en las que se puede hallar a *L. racemosa* en su ambiente natural. Para evaluar el efecto de la inoculación, al finalizar el experimento se evaluó el contenido de nitrógeno y fósforo inorgánico en los tejidos de las plantas, parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases, y biomasa. Las plántulas inoculadas de *L. racemosa* presentaron 21% mayor concentración de fósforo inorgánico en sus tejidos, así como un incremento de longitud de raíz del 20% y eficiencia de uso de agua, pero una concentración de nitrógeno en sus tejidos 3% menor, en comparación con las plantas no inoculadas. La inoculación con HMA de origen autóctono otorgó beneficios a *L. racemosa* bajo las constantes condiciones del experimento, pero evaluaciones con diferentes condiciones de disponibilidad de agua y salinidad en el sustrato, así como condiciones diferentes de fertilidad, incrementarían nuestro entendimiento de la asociación en los manglares.

## II.1. ANTECEDENTES

La micorriza arbuscular es una simbiosis que se establece entre la mayoría de las plantas vasculares y hongos del phylum Glomeromycota, en la cual el hongo obtiene carbono derivado de los fotosintetatos de la planta y la planta se beneficia de la mejora en la obtención de agua y nutrimentos, así como la protección contra patógenos y resistencia a numerosos estreses como la salinidad, la sequía y los metales pesados (Marschner y Dell 1994; Jeffries et al. 2003; Andersen y Andersen 2006; Carrenho et al. 2007; Sheng et al. 2008; Campos-Soriano et al. 2012; Sinclair et al. 2014; Xie et al. 2014; Li et al. 2019).

La micorriza arbuscular, asociación ampliamente distribuida en los ecosistemas terrestres, se encuentra también en ecosistemas de transición agua-tierra como lo son los manglares. Los manglares son humedales que se encuentran en las costas tropicales y subtropicales (Tomlinson 1986; Hogarth 2010; Spalding 2010). Los organismos que en ellos se establecen se encuentran adaptados a condiciones de inmersión permanente o intermitente (y por lo tanto a condiciones de hipoxia o anoxia) y a condiciones de salinidad en el sustrato en distinto grado, dependiendo de si se hallan expuestos a la marea o si se hallan en lagunas costeras o en deltas donde el agua dulce que viene de tierra adentro se mezcla con el agua salada del océano (Tomlinson 1986; Alongi 2008; Hogarth 2010; Spalding 2010).

Los HMA se encuentran de manera natural en los ecosistemas de manglar asociados a numerosas especies, bajo distintas condiciones de salinidad e inundación (Mohankumar y Mahadevan 1986; Chaudhuri y Sengupta 1990; Lingan et al 1999; Sengupta y Chaudhuri 2002; Kothamasi et al 2006; Kumar et al. 2007; Kumar et al. 2008; Kumar y Ghose 2008; D'Souza y Felinov 2013a; D'Souza y Felinov 2013b; Gupta et al 2016). Analizando las cifras reportadas a nivel mundial, se puede observar que, del total de plantas revisadas en manglares, el  $88.95\% \pm 25.78$  se han encontrado colonizadas por HMA y en su sustrato se han registrado de 5 a 45 especies distintas de HMA (este valor aparentemente relacionado con la extensión del muestreo). La prevalencia de estos hongos en los manglares indica que son capaces de persistir en los ambientes salinos e inundables y de asociarse de manera efectiva con las plantas que en ellos se establecen, sin embargo, se conoce muy poco acerca de la dinámica de la asociación bajo las condiciones ambientales de los manglares y por tanto acerca del impacto que ésta tiene en el ecosistema.

Hasta el día de hoy, se han publicado una revisión concerniente a la micorriza arbuscular en ecosistemas de manglar (D'Souza 2016) y 24 estudios de campo o laboratorio (Mohankumar y Mahadevan 1986; Chaudhuri y Sengupta 1990; Lingan et al 1999; Sengupta y Chaudhuri 2002; Kothamasi et al 2006; Kumar et al. 2007; Kumar et al. 2008; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; Wang et al. 2011; D'Souza y Felinov 2013a; D'Souza y Felinov 2013b; Wang et al. 2015; Xie et al. 2014; Hu et al. 2015; Gupta et al 2016; DSousa y Rodrigues 2017; da Silva et al 2017; Gopinathan et al 2017; Gaonkar y Rodrigues 2020; Ramírez-Viga et al. 2020 a y b; Deepika y Kothamasi 2021; Martínez-Hernández et al. 2021). La mayoría de estos estudios son trabajos de campo que exploran el estatus micorrízico de distintas especies de manglar y unos pocos son de tipo experimental (Kumar et al. 2007; Wang et al. 2010; Xie et al. 2014; DSousa y Rodrigues 2017).

En cuanto a la información existente en México, cuatro investigaciones han abordado el tema (Echeverría 2006; Ramírez-Viga et al. 2020 a y b; Martínez-Hernández et al. 2021) y se ha registrado colonización micorrízica en las distintas especies vegetales que se establecen en los manglares de la costa de Yucatán: *Avicennia germinans* 15.6%, *Batis marítima* 5.3% *Conocarpus erectus* var. *sericeus* 80% *Disticlis spicata* 63.7%, *Laguncularia racemosa*

50.5%, *Rhizophora mangle* 4.2%, *Salicornia Bigelovii* 3.7%, *Sesuvium portulacastrum* 8.9% (Guadarrama en prensa). A la fecha no se han publicado estudios a nivel experimental para ninguna de las especies de mangle que se distribuyen en México.

La asociación es un sistema complejo y finamente balanceado que debe ser considerado como consistente de tres componentes: la planta, el endófito fúngico y el sustrato, involucrando una interacción de tres vías entre ellos (Hayman 1983; Rúa et al. 2016). Utilizando el concepto anterior, el beneficio de la asociación micorrízica arbuscular para las plantas se balancea en una serie de escenarios según qué tantos recursos se hallen en el medio para el intercambio simbiótico y qué tan eficientes sean ambos simbiosistas para entregarlos (Johnson 2010; Hoeksema et al. 2010). La fertilidad del suelo es uno de los moderadores más estudiados del balance de la asociación, por lo que el modelo de balance de intercambio propuesto por Johnson (2010), se enfoca en la disponibilidad de nitrógeno y fósforo en el suelo, de manera tal que, ante la limitación de N y P podríamos encontrar un estado de mutualismo limitado, ante escases de N y suficiencia de P se puede hallar un estado de comensalismo, ante suficiencia de N y escases de P se podría observar un estado de mutualismo fortalecido, y finalmente, ante una disponibilidad suficiente de N y P se observaría un estado de parasitismo en la asociación.

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) poseen un bajo grado de endemismo, encontrándose a menudo a las mismas especies en múltiples continentes (Rúa et al. 2016), presentando, además, un nivel bajo de especificidad a sus hospederos. Sin embargo, se ha sugerido que distintas especies de plantas son capaces de asociarse específicamente con hongos que complementen la función de sus propias raíces, en lugar de aquellos que sean funcionalmente redundantes a ellas (Koide 2000). Los microorganismos, en general, se hallan adaptados genética y fisiológicamente al ambiente en el que se desarrollan (Jeffries et al. 2003), por lo que los inoculantes autóctonos (también llamados nativos) suelen ser eficaces en la entrega de beneficios a sus hospederos bajo condiciones que emulan a aquellas en las que se han desarrollado. Rúa et al. (2016) encontraron, a través de un meta-análisis, que las combinaciones simpátricas de planta:suelo:HMA resultan en mayor biomasa vegetal que aquellas en las que alguno de los componentes es alopátrico. Bajo la premisa de que los HMA, al igual que el resto de los organismos que se establecen en los manglares, se hallan adaptados a los estresores de esos ambientes, se esperaría que los HMA de origen autóctono tuvieran una elevada efectividad para hospederos adaptados al mismo ecosistema. Es decir, que les otorguen beneficios a sus hospederos que se reflejen de manera significativa en el desempeño de estos. La efectividad de los HMA se evalúa a través de la respuesta de las plantas a la inoculación con estos hongos y, tal como se desarrolla en el artículo del ANEXO 1 de esta investigación y el primer capítulo de esta tesis, dicha respuesta puede ser registrada en numerosos atributos vegetales.

De los estudios publicados que exploran a la asociación micorrízica arbuscular de los manglares a través de experimentos de efectividad, ninguno se ha llevado a cabo para las especies de mangle que se distribuyen en México. Wang et al. (2010) llevaron a cabo una evaluación de la respuesta de *Sonneratia apetala* a la inoculación con HMA de origen autóctono, encontrando que las plantas inoculadas presentaron mayor altura, diámetro a la base del tallo y biomasa, así como un incremento en la absorción de N, P y K. Xie et al. (2014) evaluaron la respuesta de *Kandelia obovata* a la inoculación con HMA de origen autóctono bajo distintos niveles de adición de fósforo, encontrando un incremento en biomasa, vitalidad de la raíz y absorción de P y N. DSousa y Rodrigues (2017) evaluaron la respuesta de *Ceriops tagal* a la inoculación de HMA de origen autóctono, encontrando un

incremento en altura y biomasa. Los estudios de respuesta de especies de mangle a la inoculación con HMA de origen autóctono publicados a la fecha sugirieron que los HMA podrían jugar un papel importante en los ecosistemas de manglar y que el estudio de su comportamiento merece ser atendido.

Los ecosistemas de manglar son de gran importancia ecológica debido a la elevada producción primaria y secundaria que generan en las costas tropicales y a los servicios ambientales que ofrecen. Sirven como sistemas naturales de control y barrera contra inundaciones e intrusión salina, control de la erosión, protección a la costa de huracanes, mantenimiento de los procesos de acreción, sedimentación y formación de turba, además de fungir como filtro biológico (por remoción de nutrientes y toxinas) (Agraz-Hernández et al. 2006) y sostener una compleja cadena alimenticia (Botello et al. 2010). A pesar de poseer gran importancia ecológica, los manglares han sido subvalorados a gran escala y por tanto se encuentran enormemente impactados. Se encuentran gravemente amenazados a causa de la continua desecación, conversión, contaminación y sobreexplotación de sus recursos (Secretaría de la Convención de Ramsar, 2006). El estudio de las interacciones biológicas de estos ecosistemas puede brindar conocimientos necesarios para detener su degradación y restaurar de manera eficaz aquellos sitios en los que los manglares ya han sido devastados.

La producción de plántulas en vivero ha sido la actividad dominante para la restauración de los manglares (Reese s. f.). La rápida producción en viveros de plántulas de buena calidad, destinadas a la restauración es importante, de modo que el uso de plántulas vigorosas para reforestar vastas áreas de bosques tropicales es la clave del éxito en la reforestación y aforestación (Tawaraya y Turjaman 2014). Las tasas de supervivencia de las plántulas inoculadas con HMA, pueden ser mayores que las de aquellas que no son inoculadas (Tawaraya y Turjaman 2014), convirtiendo al manejo de la asociación micorrízica arbuscular en una estrategia para la optimización de los programas de reforestación. Este potencial existe también para las áreas de manglar y es por ello por lo que resulta relevante probar inoculantes autóctonos que potencialmente serán simbioses eficaces en las condiciones prevalescentes en estos ecosistemas.

La adaptación local es un proceso importante detrás de la variación en las respuestas de las plantas inoculadas con HMA, el suelo mediando su interacción (Rúa et al. 2016). De acuerdo con Lamar y Davey (1988), el uso más eficiente de la micorriza arbuscular sería la inoculación de plántulas con HMA que sean efectivos bajo condiciones naturales y de vivero. Los HMA que se hallan adaptados a concentraciones bajas de nutrientes (como lo son muchos suelos de manglares en estado natural y manglares perturbados) pueden mostrar una escasa tolerancia a la fertilidad elevada en el suelo o a la adición de nutrientes, específicamente de fósforo (Hayman 1981). La efectividad o habilidad de promover el crecimiento del hospedero de los HMA adaptados a las condiciones de estrés de nutrientes, puede ser reducida en los suelos de vivero en los que se mantiene una elevada fertilidad. Sin embargo, se han identificado HMA que son capaces de facilitar el crecimiento bajo ambas condiciones (Davis et al. 1984). Ya que los HMA nativos se hallan adaptados a las condiciones edáficas bajo las cuales las plantas hospederas crecerán finalmente, proveen una reserva de la cual los hongos que pueden ser efectivos en ambas condiciones. Estas especies pueden ser seleccionadas de manera eficiente para su uso en la inoculación y reintroducción de plantas crecidas en vivero.

*Laguncularia racemosa* es una especie de mangle verdadero, perteneciente a la familia Combretaceae. Esta especie está catalogada como amenazada de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF 2010). De acuerdo con la base de datos de plantas (PLANTS

Database) el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en su Servicio de Conservación de Recursos Naturales (<https://plants.sc.egov.usda.gov/java/>), *L. racemosa* es una especie que ha sido catalogada como obligada (OBL = casi siempre se halla en los humedales. 99% de ocurrencia en ellos) para el caribe y en las planicies del Atlántico y del Golfo y como facultativa de humedal (FACW = usualmente se halla en los humedales, pero puede hallarse fuera de ellos. 67–99% de ocurrencia en humedales) para las Grandes Planicies al este de las Montañas Rocosas del continente americano.

De las especies que se distribuyen en México, es la que se encuentra en las condiciones de mayor inmersión del suelo, tiempo de residencia del agua y de menor salinidad (0 a 42 ups, con tolerancia hasta 80 ups. Esta especie presenta un mecanismo de excreción de sales a través de glándulas, así como lenticelas en sus neumatóforos para captar el oxígeno atmosférico. (Tomlinson 1986; Agraz et al 2006). Posee tejido aerenquimatoso para lidiar con la inundación y los neumatóforos son desarrollados de manera facultativa (Tomlinson 1986). En cuanto a los HMA, se sabe que la germinación y el crecimiento hifal son afectados por la inundación, pero estos efectos pueden ser reversibles (Le Tacon et al. 1983), de modo que la inundación del suelo puede inhibir la formación de HMA en algunas especies emergentes de humedal bajo ciertas condiciones, pero, de acuerdo con Stevens et al. (2011) este no es siempre el caso y las asociaciones micorrízicas arbusculares sí pueden establecerse en suelos inundados. A través del meta-análisis, presentado en el primer en el artículo del ANEXO 1 de esta investigación, se encontró que los HMA entregan beneficios a sus hospederos de humedal en experimentos de maceta, aún bajo condiciones de inundación.

Dada la escasez de información acerca del funcionamiento de los HMA en los sistemas acuáticos y semiacuáticos en especies arbóreas (Ramírez-Viga et al. 2018), el impacto potencial que los HMA pueden tener en este tipo de plantas de humedal y su potencial de uso en la restauración, este estudio se ha diseñado para determinar la respuesta del mangle *Laguncularia racemosa*, bajo condiciones de elevada disponibilidad de agua en el sustrato, a la inoculación con HMA de origen autóctono; mismos que potencialmente se hallarán adaptados a condiciones de hipoxia que prevalecen en los manglares. *L. racemosa* fue seleccionada para llevar a cabo el estudio, debido a su amplia distribución en las regiones del Caribe, América y África occidental (Spalding et al 2010) su capacidad para albergar HMA en condiciones naturales (Martínez-Hernández et al. 2021).

## II.2. OBJETIVOS

- Determinar la respuesta de *Laguncularia racemosa* a la asociación con hongos micorrizógenos arbusculares autóctonos en términos de concentración de nutrientes en sus tejidos, parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases, e incremento de biomasa, bajo condiciones de inundación intermitente.
- Registrar la colonización radical y la densidad de esporas de los HMA autóctonos asociados a *Laguncularia racemosa* en condiciones experimentales, bajo condiciones de inundación intermitente.

## II.3. HIPÓTESIS

Los mangles inoculados con HMA, presentarán mayor contenido de N y P en sus tejidos, un incremento en los valores de parámetros fotosintéticos tales como la tasa fotosintética y mayor generación de biomasa, en comparación con aquellos que no se hallen inoculados.

## II.4. MATERIALES Y MÉTODOS

### II.4.1. Propágulos vegetales y sustrato experimental

Para cumplir con los objetivos de este estudio, se estableció un experimento para evaluar la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. Para ello, se colectaron propágulos maduros de *L. racemosa* (de acuerdo con Cavalcanti et al. 2007) en la Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán en septiembre de 2017, debido a que coincide con su periodo más abundante de fructificación (López-Portillo y Ezcurra 1985; Suárez et al. 1998; Rodríguez-Ramírez et al. 2004; Suárez y Medina 2005). Los experimentos fueron llevados a cabo en un invernadero ubicado en las instalaciones del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México, bajo una temperatura mínima promedio de  $25.8 \pm 8.4$  °C y máxima de  $49.1 \pm 2.5$  °C, así como humedad relativa mínima promedio de  $26.5 \pm 5.3$  % y máxima de  $69.3 \pm 21.1$  %.

Los propágulos colectados fueron desinfectados con una solución de CAPTAN E durante 15-30 minutos. Transcurrido el tiempo de desinfección, los propágulos fueron enjuagados con agua corriente para retirar el exceso de desinfectante y fueron sumergidos en agua corriente durante 24 horas, después de lo cual fueron mantenidos bajo inundación en charolas de aluminio (45.5 cm de ancho por 33.5 cm de largo y 6.4 cm de altura) con sustrato arenoso estéril, hasta que el pericarpo se degradó por sí solo y se inició la germinación. Una vez abiertos los cotiledones, las plántulas fueron transplantadas a bolsas negras con 2.5 kg de suelo estéril (sin drenaje) y fueron mantenidas bajo inundación durante su periodo de establecimiento, de acuerdo con lo propuesto por Argüello (2010). Las plántulas (con 4 semanas de desarrollo) fueron transplantadas a las bolsas en diciembre de 2018 una vez que se observaron las hojas verdaderas.

El sustrato en el que se establecieron las plantas estuvo conformado por arena:suelo de manglar (colectado de áreas donde se establece *L. racemosa*) (3:1). Este sustrato fue esterilizado con arrastre de vapor durante 1 hora, tres días consecutivos y luego dejado secar antes de ser usado. Se analizaron: la textura del suelo (procedimiento de Bouyoucos; Gee y Bauder 1986), el contenido de materia orgánica (porcentaje de C) (método de Walkley y Black; Nelson and Sommers 1987), el pH en agua relación 1:2 (potenciométrico; Thomas 1996), la conductividad eléctrica relación 1:5 (potenciométrico; Rhoades 1996), los contenidos de nitrógeno total (N) (Método Kjeldahl; Bremner 1996), de potasio disponible (K), sodio (Na) y calcio (Ca) (flamometría; Sparks 1996) y de fósforo disponible (P) (método Olsen; Kuo 1996). El sustrato contaba con las siguientes características físicas y químicas: pH 8.75, conductividad eléctrica 177.5  $\mu\text{s}/\text{cm}$ , Sodio 1.02 mg/g, potasio 0.13 mg/g, Ca 11.58 mg/g, fósforo disponible 15.588 mg/kg, nitrógeno total 0.06%, clase textural arenosa y 2.38% de contenido materia orgánica.

### II.4.2. Diseño experimental

El experimento, que fue llevado a cabo con 20 individuos de *L. racemosa*, constó de un solo tratamiento de inoculación con dos niveles: plantas inoculadas y plantas no inoculadas (n = 10). El experimento tuvo una duración total de 6 meses, durante los cuales las plantas se

regaron hasta saturación del sustrato (observándose una película de agua sobre el sustrato), un día sí y uno no, con agua potable, de manera que las plantas estarían sometidas a una inundación intermitente, pues en el transcurso del día sin riego la inundación disminuía, permaneciendo el suelo húmedo y las hojas no se observaban con reducción de turgencia. Una vez al mes se permitía que el sustrato se secase y se reanudaba el régimen de riego. Las plantas fueron fertilizadas con 50 ml de solución Hoagland al 25% con 0.2 ppm de P (KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>) en los meses de enero y marzo de 2018.

### **II.4.3. Inóculo micorrízico**

Ya que los microorganismos, en general, se hallan adaptados genética y fisiológicamente al ambiente en el que se desarrollan, resulta relevante evaluar el efecto de inoculantes locales sobre las plantas (Jeffries et al. 2003). Se generó un inóculo micorrízico autóctono a partir de suelo de manglar de la Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. La propagación de inóculo se llevó a cabo por medio de cultivos multiespecíficos, de acuerdo con la metodología de Hernández-Cuevas y García (2008). Especificaciones de la técnica:

1. Se mezcló arena sin propágulos de HMA con el suelo de manglar colectado en la Reserva Estatal. Se colocó la mezcla en una bolsa de plástico de 2 L de capacidad y se agregó una capa delgada de arena esterilizada encima.

2. Se sembraron semillas de pasto (mezcla de semillas de pasto para sol y sombra marca Scotts). Las plantas fueron regadas a capacidad de campo cada 3 días.

3. Aproximadamente a los nueve meses, el riego del pasto fue suspendido para que las plantas se secaran y cuando esto sucedió, se cortaron a nivel del suelo para inducir la formación de esporas.

4. Posteriormente se colocaron semillas de frijol *Phaseolus vulgaris* germinadas (previamente desinfectadas con hipoclorito de sodio al 5% durante 5 minutos y dejadas de tres a cinco días a germinación), se dejaron aproximadamente dos meses, se colocó pasto nuevamente y finalmente sorgo *Sorghum bicolor*.

5. Terminado el tiempo de experimento (duración total de 15 meses), el suelo de las macetas fue extraído junto con las raíces restantes en las mismas, se colocó en bolsas de polietileno etiquetada y se almacenó a temperatura ambiente hasta su revisión y uso. En el inóculo se registró una densidad de esporas con contenido celular promedio ( $\pm$  E.E.) de 7.00  $\pm$  2.64 esporas en 50 g de suelo.

Al momento del trasplante se seleccionaron al azar 10 plantas y se les añadió un volumen de 100 ml del inóculo generado, a las 10 plantas restantes se les añadió un volumen de 100 ml del mismo inóculo, pero previamente esterilizado por calor húmedo en autoclave a una presión de 15 libras (1 hr durante tres días seguidos).

### **II.4.4. Variables de respuesta vegetal**

#### **II.4.4.1. Biomasa y monitoreo de crecimiento**

Al momento del trasplante, se extrajeron tres plántulas que conformaron la cosecha inicial, de las cuales se registró: altura a nivel de raíz, diámetro a la base del tallo (DBT) y número de hojas, área foliar (medidor de área foliar Li-Cor Modelo LI-3000A Portable Area

Meter) y peso fresco (raíz, tallo y hojas). Posteriormente, de acuerdo con González y Cuenca (2008) las plantas fueron secadas en un horno (de elaboración casera, con sistema de convección para homogeneizar la temperatura y termostato) a 60°C hasta peso constante y una vez secas, se registró el peso seco de cada uno de sus componentes (ver Anexo 3). A lo largo del experimento se monitoreó mensualmente el crecimiento de las plántulas a través de la altura a nivel del sustrato, diámetro a la base del tallo (DBT) y el número de hojas. Al finalizar el experimento se llevó a cabo la cosecha final, en la cual se registraron los mismos parámetros de crecimiento evaluados en la cosecha inicial y adicionalmente se registraron parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases y de concentración de nutrientes.

#### **II.4.4.2. Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases**

Al momento de la cosecha final se evaluaron los siguientes parámetros fotosintéticos con un equipo medidor portátil de fotosíntesis LI-6200 (Portable Photosynthesis System LI-COR, inc.): tasa fotosintética a saturación de luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), contenido intercelular de  $\text{CO}_2$  o carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y eficiencia de uso de agua ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ ). Las mediciones se efectuaron en las horas de máxima iluminación (de 8:30 a 11:00 hrs, de acuerdo con Yang et al 2014), en una hoja (completamente desarrollada y abierta) por planta (5 mediciones por hoja), tomando cinco plantas por tratamiento a  $400 \text{ mmol mol}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  y  $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de PPF. La eficiencia instantánea de uso de agua (EUA) fue calculada de acuerdo con Pineda (2013), como la proporción entre la tasa neta de asimilación de  $\text{CO}_2$  y la tasa de transpiración. Adicionalmente a los parámetros medidos con el IRGA, se llevó a cabo una extracción de pigmentos fotosintéticos de acuerdo con la metodología de Rodés y Collazo (2006) con hojas de distintas plantas de *L. racemosa* que se transplantaron al mismo tiempo que las de los experimentos pero que se mantuvieron a parte. De las mismas hojas donde se realizó la extracción se tomaron previamente lecturas con un medidor de clorofila SPAD (Konica Minolta) (de 8:30 a 11:00 hrs). Con los resultados se elaboró una curva de calibración y posteriormente se tomaron tres lecturas con el SPAD a distintas hojas de todas las plantas de los tres ensayos para estimar con ello la concentración de clorofilas a y b. Esto se realizó de acuerdo con las metodologías de Schaper y Chacko (1991) y Torres et al. (2005).

#### **II.4.4.3. Concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales**

De acuerdo con González y Cuenca (2008), del material vegetal que fue secado para obtener la biomasa, se seleccionaron tres individuos por tratamiento, cuyos tejidos fueron molidos (Nutribullet 600W, México y mortero de porcelana) y tamizados (tamiz de 250 micras). Una porción de estas muestras fue destinada para el análisis de concentración de fósforo inorgánico ( $\text{P}_i$ ), el cual fue llevado a cabo en el laboratorio de análisis de suelos, plantas y agua LASPA del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán UADY con el método Olsen (Kuo 1996). Con la fracción restante de las muestras se llevó a cabo el análisis elemental para obtener la concentración de nitrógeno total y carbono en los tejidos de las plantas; esto se realizó en el laboratorio de Isótopos Estables de la Unidad de Química (Facultad de Química, UNAM) en la Unidad Académica de la UNAM en Yucatán. Para el análisis elemental se pesaron entre 3.5 - 4.5 mg de cada muestra ( $n = 3$ ) y se colocaron en capsulas de estaño y se analizaron en un analizador elemental COTECH ECS 4010.



#### **II.4.5. Parámetros fúngicos**

Para cuantificar la colonización de HMA en las raíces del experimento, al momento de la cosecha final se extrajo aproximadamente 1 g de raíces de tres individuos seleccionados al azar. Estas raíces fueron teñidas siguiendo el procedimiento de Phillips y Hayman (1970), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008) para posteriormente llevar a cabo el conteo del porcentaje de colonización de acuerdo con McGonigle et al. (1990), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008) (Anexo 2).

Adicionalmente se extrajeron esporas del sustrato de tres individuos seleccionados al azar. Para la extracción de esporas se utilizó la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson 1963) y centrifugación con gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) modificadas por Hernández-Cuevas et al. (2008) (Anexo 2). Con las esporas extraídas se estimó la densidad de esporas de HMA en los distintos ensayos.

#### **II.4.6. Análisis estadísticos**

Para los análisis estadísticos se estableció un nivel de significancia de 0.05. Éstos se llevaron a cabo usando el software RStudio Version 1.0.143 (R Core Team 2021). El supuesto de normalidad fue probado con una prueba de Shapiro-Wilk usando el paquete nortest (Gross y Ligges 2015) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene usando el paquete car (Fox y Weisberg 2019). Los datos fueron analizados en búsqueda de diferencias entre los niveles del tratamiento de inoculación (plantas inoculadas, plantas no inoculadas), usando el paquete stats (R Core Team 2021). Los datos de monitoreo mensual fueron analizados con Análisis de varianza de medidas repetidas o la prueba Friedman (si los datos eran no paramétricos) para determinar si hubo diferencias en crecimiento a lo largo del monitoreo de acuerdo con la altura, el diámetro a la base del tallo y el número de hojas. Los datos de biomasa fueron analizados con la prueba *t* de student (tanto en el monitoreo mensual como en los datos obtenidos en la cosecha final) o para los datos no paramétricos la prueba de Mann-Whitney (para dos muestras independientes).

### **II.5. RESULTADOS**

#### **II.5.1. Monitoreo de crecimiento**

De acuerdo con la prueba de Friedman, todas las plantas presentaron crecimiento en altura ( $\chi^2 = 77.72, p < 0.001$ ), diámetro a la base del tallo (DBT) ( $\chi^2 = 78.66, p < 0.001$ ) y número de hojas ( $\chi^2 = 79.24, p = p < 0.001$ ) a lo largo del experimento. No se registraron diferencias significativas de acuerdo con el tratamiento de inoculación en ninguna de las mediciones mensuales del monitoreo de crecimiento (Anexo 3).

## II.5.2. Biomasa

De acuerdo con la prueba t de Student, únicamente se encontraron diferencias significativas en la longitud de raíz de acuerdo con el tratamiento de inoculación, siendo esta mayor en las plantas inoculadas ( $t = -2.34$ , g.l. = 15.027,  $p = 0.03336$ ) (tabla 2.1).

**Tabla 2.1** Parámetros de biomasa (promedio  $\pm$  error estándar) evaluados en las plántulas de *L. racemosa* del experimento de respuesta a la inoculación con HMA autóctonos. DBT = diámetro a la base del tallo, C = carbono. +M = plantas inoculadas con HMA, -M = plantas no inoculadas con HMA. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna.

Tratamiento	Altura a nivel de raíz (cm)	DBT (cm)	Longitud de raíz (cm)	Número de hojas	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Peso seco total (g)	Concentración de C (%)
+M	64.30 $\pm$ 1.49 <sup>a</sup>	0.875 $\pm$ 0.025 <sup>a</sup>	51.20 $\pm$ 2.38 <sup>a</sup>	51.5 $\pm$ 4.46 <sup>a</sup>	386.66 $\pm$ 21.00 <sup>a</sup>	15.60 $\pm$ 0.90 <sup>a</sup>	41.38 $\pm$ 0.11 <sup>a</sup>
-M	64.05 $\pm$ 1.77 <sup>a</sup>	0.885 $\pm$ 0.017 <sup>a</sup>	42.60 $\pm$ 3.37 <sup>b</sup>	43.5 $\pm$ 3.28 <sup>a</sup>	344.20 $\pm$ 24.00 <sup>a</sup>	13.95 $\pm$ 1.06 <sup>a</sup>	41.18 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>

Para todos los parámetros de biomasa = 10, excepto para concentración de C, en el que n = 4.

## II.5.3. Parámetros fotosintéticos y de intercambio de gases

La prueba U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre las plantas inoculadas y las no inoculadas, en cuanto al carbono intercelular ( $U = 95$ ,  $p < 0.001$ ) y la eficiencia de uso de agua ( $U = 486$ ,  $p < 0.001$ ) (Tabla 2.2).

**Tabla 2.2** Parámetros fotosintéticos de las plantas de *L. racemosa* en el experimento de respuesta a la inoculación con HMA autóctonos. Promedio  $\pm$  error estándar. +M = plantas inoculadas con HMA, -M = plantas no inoculadas con HMA. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna.

Tratamiento	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Conductancia Estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	Transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Eficiencia de uso de agua ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ )	Clorofila a (%)	Clorofila b (%)
+M	15.7 $\pm$ 0.26 <sup>a</sup>	0.31 $\pm$ 0.011 <sup>a</sup>	273 $\pm$ 2.11 <sup>b</sup>	8.1 $\pm$ 0.20 <sup>a</sup>	1.94 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>	2.20 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	0.82 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>
-M	15.6 $\pm$ 0.28 <sup>a</sup>	0.34 $\pm$ 0.009 <sup>a</sup>	283 $\pm$ 0.94 <sup>a</sup>	8.5 $\pm$ 0.14 <sup>a</sup>	1.83 $\pm$ 0.01 <sup>b</sup>	2.11 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	0.79 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>

n = 10

#### II.5.4. Concentración de nutrimentos en los tejidos vegetales

De acuerdo con la prueba U de Mann-Whitney, la concentración de nitrógeno ( $U = 0.00$ ,  $p = 0.0247673$ ) y de fósforo inorgánico ( $U = 0.00$ ,  $p = 0.0247673$ ) en las plantas varió de acuerdo al tratamiento de inoculación (Tabla 2.3).

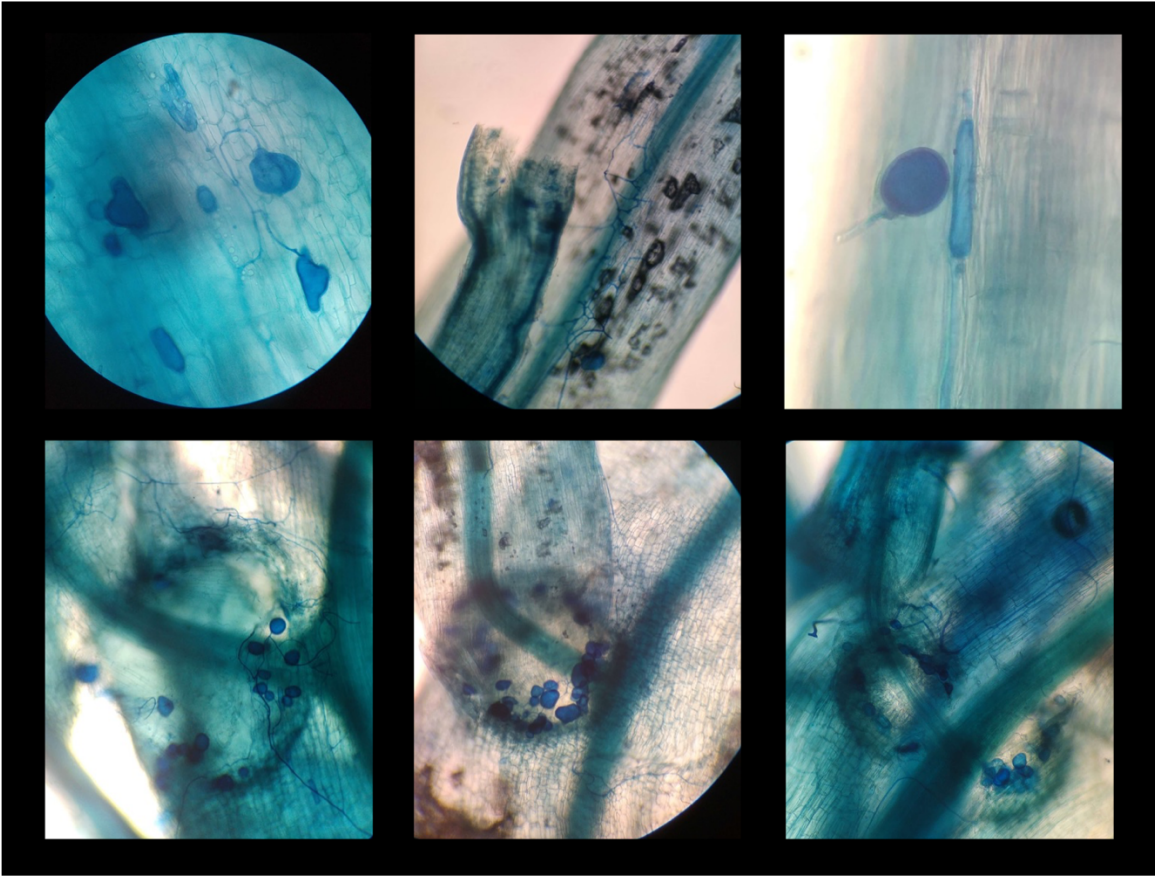
Tabla 2.3 Concentración de nitrógeno (N) y fósforo inorgánico (Pi) en los tejidos de las plantas de *L. racemosa* del experimento de respuesta a la inoculación con HMA autóctonos. +M = plantas inoculadas con HMA, -M = plantas no inoculadas con HMA. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro de cada columna.

Tratamiento	Concentración de N (%)	Concentración de Pi (mg kg <sup>-1</sup> )	Contenido de Pi (%)
+M	0.78 ± 0.00 <sup>b</sup>	370.89 ± 2.98 <sup>a</sup>	0.0370 ± 0.0003 <sup>a</sup>
-M	0.81 ± 0.00 <sup>a</sup>	304.32 ± 1.55 <sup>b</sup>	0.0304 ± 0.0001 <sup>b</sup>

N n = 4; P n = 3

#### II.5.5. Parámetros fúngicos

Se registró colonización de estructuras fúngicas en las raíces de las plantas inoculadas (Figura 2.1), atribuibles a HMA, sin embargo, no se registraron ovidios ni arbusculos. En las plantas no inoculadas no se registró porcentaje de colonización micorrízica. El porcentaje de colonización promedio ( $\pm$  error estándar) por hifas fue 54.057%  $\pm$  6.963, por vesículas 31.833%  $\pm$  12.424, por esporas 9.707%  $\pm$  6.398, siendo el porcentaje de colonización total 55.327%  $\pm$  6.350. Se registró una densidad de esporas con contenido celular promedio ( $\pm$  error estándar) de 10.33  $\pm$  4.48 esporas en 50 g de suelo.



**Figura 2.1** Raíces de *L. racemosa* colonizadas por hifas, vesículas y esporas fúngicas en el experimento de efectividad con inóculo de origen autóctono. Fotografías tomadas en microscopio óptico a aumento 10X y 40X.

## II.6. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada se cumplió en cuanto al incremento en la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos, longitud de raíz y eficiencia de uso de agua en las plantas inoculadas, en comparación con aquellas no inoculadas.

Partiendo del modelo de balance de intercambio de Johnson (2010), de acuerdo con las condiciones de limitación de nutrimentos promovidas en el experimento (dada la poca fertilidad que presentaba el sustrato experimental y dada la concentración del fertilizante y el número de aplicaciones a lo largo del experimento), las plántulas de *L. racemosa* evaluadas podrían encontrarse en un estado de mutualismo limitado por carbono. Se reflejó en las plantas inoculadas un beneficio en cuanto a la concentración de fósforo inorgánico en los tejidos, en concordancia con el estudio de Gao et al. (2020), ya que estas presentaron una concentración 21% mayor, en comparación con las no inoculadas. Por otro lado, los resultados sugieren que los hongos podrían estar compitiendo con las plantas por nitrógeno, ya que las plantas inoculadas presentaron 3% menor contenido de dicho elemento en sus tejidos, en comparación con las no inoculadas. Aún así, les brindan fósforo a sus hospederos, beneficio que no se reflejó en la tasa fotosintética pero sí en mayor longitud de raíz de las plantas inoculadas, en magnitud de un 20% más, en comparación con las plantas no inoculadas.

Ampliando el panorama del balance de la asociación, en la medición de los parámetros fotosintéticos se registró que las plantas inoculadas presentaron una mayor eficiencia de uso de agua (EUA) y menor contenido intercelular de CO<sub>2</sub>. Al igual que en los experimentos realizados con HMA de origen alóctono, presentados en el artículo del ANEXO 1, el incremento en la EUA en las plantas inoculadas pudo estar asociado a temperaturas elevadas en el vivero, mismas que podían oscilar alrededor de los 40°C por las mañanas (aún cuando en este experimento no se registró una reducción significativa en la transpiración, ni en la conductancia estomática). De acuerdo con Ruiz-Lozano y Aroca (2010), una regulación adecuada de los estomas puede permitir mantener la tasa de evaporación al mínimo, manteniendo la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, lo cual como resultado, incrementa la EUA, tendencia que podría estarse observando en el experimento analizado. Por otro lado, nuestra observación de una menor concentración intercelular de CO<sub>2</sub> (CI) en las plantas inoculadas en comparación con las no inoculadas, coincide con el registro de Zhu et al. (2011) ante temperaturas ambientales elevadas. Estos autores indican que la temperatura es un factor que impacta el resultado de la simbiosis micorrízica al potencialmente impactar la morfología, fisiología y bioquímica de las plantas (como las relaciones hídricas y la fotosíntesis) y el desarrollo de los HMA; sin embargo, la asociación con HMA puede frenar el impacto negativo de la temperatura elevada bajo determinadas condiciones y esto se refleja en valores menores de CI, en comparación con las plantas no inoculadas, pues valores altos de este parámetro pueden indicar daño del desempeño fotosintético resultado de las temperaturas elevadas (Sheng et al. 2008; Zhu et al. 2011).

De acuerdo con Lamar y Davey (1988), el uso más eficiente de la micorriza arbuscular sería la inoculación de plántulas con HMA que sean efectivos bajo condiciones naturales y de vivero. El uso de HMA autóctonos en el manejo de los mangles, en este sentido sería más adecuado que el uso de inóculo alóctono, sin embargo, para hablar del potencial de uso de la asociación para tales fines en *L. racemosa*, aún se requiere probar experimentalmente la variación de la asociación en condiciones que emulen la variación del sustrato de manglar en

cuanto a disponibilidad de agua y salinidad y bajo distintos escenarios de fertilidad, así como el desempeño en campo de plántulas inoculadas.

Los estudios de efectividad que se han llevado a cabo hasta la fecha se han realizado con HMA de origen autóctono. Wang et al. (2010), en su experimento con duración de 110 días utilizando un nivel elevado de fertilidad en su experimento, hallaron un impacto positivo en la absorción de nutrimentos de *Sonneratia apetala*. Xie et al. (2014), en su experimento con duración de 6 meses, probaron diferentes niveles de adición en fósforo, encontrando que la asignación de este elemento variaba entre los diferentes componentes de la planta (hojas, tallo y raíz) y que la absorción de P no fue siempre mayor en las plantas micorrizadas en todos los niveles de P probados. D'souza y Rodrigues (2017) inocularon al mangle *Ceriops tagal* con HMA de diferentes especies y además probaron suelo sin esterilizar, hallando una respuesta diferencial entre cada inóculo en los distintos parámetros de biomasa analizados, encontrando, de manera general, que las plantas inoculadas presentaron mejores atributos que las no inoculadas. En el presente experimento únicamente se registró incremento en la concentración de fósforo inorgánico, en la longitud de la raíz y la EUA, así como una posible protección contra temperaturas ambientales elevadas, sugerida por la reducción en CI, efecto que requeriría ser probado experimentalmente para ser confirmado.

El inóculo, aunque de origen autóctono, fue propagado con especies vegetales alóctonas en condiciones de riego regular, lo que podría haber impactado su adaptación en algún grado a las condiciones de inundación. Futuros experimentos que buscaran aproximarse aún más a realidad de la asociación micorrízica arbuscular de los manglares deberían incluir la propagación de propágulos con especies vegetales nativas y con algún grado de salinidad o saturación de agua en el sustrato. En dichas evaluaciones sería de suma relevancia la búsqueda de las estructuras diagnósticas de una asociación funcional, tales como ovillos y arbuscúlos, mismas que sirven para corroborar la identidad de los endófitos hallados en los tratamientos de inoculación.

## II.7. CONCLUSIONES

En el presente experimento se observó que la inoculación con HMA de origen autóctono, en condiciones de inundación intermitente y sin salinidad, promovió en *Laguncularia racemosa* una mayor concentración de fósforo inorgánico en sus tejidos, mayor longitud de raíz y eficiencia de uso de agua incrementada, así como reducción en CI de las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas. La menor concentración de nitrógeno en los tejidos de las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas, sugiere que las condiciones de baja fertilidad promovidas en el experimento estarían conduciendo a una competencia entre los simbiontes por dicho elemento. La inoculación con HMA se asoció con una mejora de algunos atributos en plantas de *L. racemosa* bajo las constantes condiciones del experimento, pero evaluaciones con diferentes condiciones de disponibilidad de agua y salinidad en el sustrato, así como condiciones diferentes de fertilidad, incrementarían nuestro entendimiento de la asociación en los manglares.

## II. 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agraz-Hernández CM, Noriega-Trejo R, López-Portillo J, Flores-Verdugo F, Jiménez-Zacarías J (2006) Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.
- Alongi E (2008) Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76:1-13
- Alongi DM (2020) Nitrogen Cycling and Mass Balance in the World's Mangrove Forests. *Nitrogen* 1:167–189.
- Andersen F, Andersen T (2006) Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant *Littorella uniflora*. *Freshwater Biology* (2006) 51:1623–1633.
- Argüello D (2010) Comparación de la Acción de Diferentes Dosis de Biofertilizantes Líquidos (biol) sobre el Crecimiento de Mangle en Condiciones de Vivero. Tesis de Ingeniería agropecuaria. Escuela superior Politécnica Del Litoral.
- Botello AV, Villanueva S, Gutiérrez J, Rojas JL (2010) Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático. Gobierno del Estado de Tabasco, SEMARNAT-INE, Universidad Autónoma de Campeche. México. 514pp.
- Bremner JM (1996) Nitrogen-total. In: Sparks DL (ed) methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 1085–1121.
- Campos-Soriano L, García-Martínez J, San Segundo B (2012) The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology* 13(6):579–592.
- Carrenho R, Botelho S, Ramos V, Schunk E (2007) The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasílica*. 21(3):723-730.
- Cavalcanti VF, de Andrade AC, Soares ML (2007) Germination of *Avicennia schaueriana* and *Laguncularia racemosa* from two physiographic types of mangrove forest. *Aquatic Botany* 86:285–290.
- Chaudhuri S, Sengupta A (1990) Mycorrhizal relations of sucesional stages of mangrove vegetation at the Ganges river estuary in India. En: Jalali, B.L. y Chand, H. (Eds.). *Current trends in mycorrhizal research*. Haryan Agricultural University, Hisar. India. 7-9.
- Daniels BA, Skipper HD (1982) Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: Schenk NC (ed) *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society. St. Paul, pp 29–35.
- da Silva IR, da Silva DKA, de Souza FA, Oehl F, Maia LC (2017) Changes in arbuscular mycorrhizal fungal communities along a river delta island in northeastern Brazil. *Acta Oecologica* 79 (2017) 8e17.
- Davis LA, Young JL, Rose SL (1984) Detection of high phosphorus tolerant VAM-fungi colonizing hops and peppermint. *Plant and Soil* 81:29 – 36.
- Deepika S, Kothamasi D (2021) Plant hosts may influence arbuscular mycorrhizal fungal community composition in mangrove estuaries. *Mycorrhiza*. <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01049-y>
- Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. s. f. Servicio de Conservación de Recursos Naturales. PLANTS Database Plant List of Accepted Nomenclature, Taxonomy,

## Referencias

- and Symbols. Consultado en diciembre 2021. Disponible en: <https://plants.sc.egov.usda.gov/java>.
- Diario Oficial de la Federación Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. NOM-059- SEMARNAT-2010. 2010. [Citado el lunes 10 de febrero de 2014]. Disponible en: [http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM\\_059\\_SEMARNAT\\_2010.Pdf](http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.Pdf).
- D'Souza J, Rodrigues B (2013a) Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research* 24:515–523.
- D'Souza J, Rodrigues B (2013b) Seasonal diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity* 2013:1–7.
- D'Souza J (2016) Arbuscular mycorrhizal diversity from mangroves: a review. In: Pagano MC (ed) *Recent advances on mycorrhizal fungi*. Springer International Publishing, Switzerland, pp 109–116
- D'Souza J, Rodrigues BF (2017) Enhancement of growth in mangrove plant (*Ceriops tagal*) by *Rhizophagus clarus*. *Journal of Plant Nutrition* 40:365–371.
- Echeverría RI (2006) Asociación micorrízica arbuscular de las plantas arbóreas terrestres de un petén en Celestún, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. p. 55.
- Fox J y Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression, Third Edition*. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Gao X, Guo H, Zhang Q, Guo H, Zhang L, Zhang C, Gou Z, Liu Y, Wei J, Chen A, Chu Z, Zeng F (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhanced the growth, yield, fiber quality and phosphorus regulation in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Scientific Reports* 10:2084.
- Gaonkar S, Rodrigues BF (2020) Diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Chorao Island, Goa, India. *Wetlands Ecol Manage*. <https://doi.org/10.1007/s11273-020-09747-8>.
- Gee GW, Bauder JW (1986) Particle-size analysis. In: Klute A (ed) *Methods of soil analysis: part 1. Physical and mineralogical methods*, agronomy monograph 9. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 363–375.
- Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal Endogonespecies extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46:234–244.
- González M, Cuenca G (2008) Response of plantain plants (*Musa* AAB cv. Horn) to inoculation with indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under field conditions. *Revista De La Facultad De Agronomía De La Universidad Del Zulia (LUZ)*. 25:470-495.
- Gopinathan M, Mahesh V, Durgadevi R (2017) Seasonal Diversity of AM Fungi in Mangroves of South East Coastal Area Of Muthupet, India. *International Journal of Modern Research and Reviews* 5(1):1474-1480.
- Gross J y Ligges U (2015). *nortest: Tests for Normality*. R package version 1.0-4. <https://CRAN.R-project.org/package=nortest>.
- Gupta N, Bihari KM, Sengupta I (2016) Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Different Salinity of Mangrove Ecosystem of Odisha, India. *Advances in Plants & Agriculture Research* 3(1):00085.



## Referencias

- Hayman DS (1981) Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 72:1119-1125.
- Hayman DS 1983 The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Canadian Journal of Botany*. 61:944-963.
- Hernández-Cuevas L, García R (2008) Propagación por esporas: el caso de las micorrizas arbusculares. In: Álvarez-Sánchez J, Monroy A(eds) Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración, Las prensas de Ciencias, UNAM, pp 29–42.
- Hernández-Cuevas L, Guadarrama-Chávez P, Sánchez-Gallen I, Ramos-Zapata J (2008) Micorriza arbuscular, colonización intraradical y extracción de esporas del suelo. En: Álvarez-Sánchez J, Monroy A (eds.). Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 1-15.
- Hoeksema JD, Chaudhary VB, Gehring CA, Johnson N, Karst J, Koide RT, Pringle A, Zabinski C, Bever JD, Moore JC, Wilson GWT, Klironomos JN, Umbanhowar J (2010) A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13:394–407.
- Hogarth PJ (2010) *The Biology of Mangrove and Seagrasses*, Oxford University Press.
- Hu W, Wu Y, Xin G, Wang Y, Guo J, Peng X (2015) Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Influencing Factors for *Aegiceras Corniculatum* and *Acanthus Ilicifolius* in Southern China. *Pakistan Journal of Botany*. 47(4): 1581-1586.
- Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, Turnau K, Barea JM (2003) The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils*. 37:1-6.
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185: 631–647.
- Koide RT (2000) Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol*. 147:233–235.
- Kothamasi D, Kothamasi S, Bhattacharyya A, Ramesh Chander K, Babu CR (2006) Arbuscular mycorrhizae and phosphate solubilising bacteria of the rhizosphere of the mangrove ecosystem of Great Nicobar island, India. *Biology and Fertility of Soils*. 42:358-361.
- Kumar T, Ghose M, Brahmachary RL (2007) Effects of Root Exudates of two mangrove species on in vitro spore germination and hyphal growth of *Glomus mosseae*. *Research Journal of Botany*. 2(1):48-53.
- Kumar T, Ghose M (2008) Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.
- Kumar T, Majumdar A, Das P, Sarafis V, Ghose M (2008) Trypan blue as a fluorochrome for confocal laser scanning microscopy of arbuscular mycorrhizae in three mangroves. *Biotechnic & Histochemistry*. 83(3-4): 153-159.
- Kuo S (1996) Phosphorous. In: Sparks DL (ed) *Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods*, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 363–375.
- Lamar RT, Davey CB (1988) Comparative effectivity of three *Fraxinus pennsylvanica* Marsh, vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a high-phosphorus nursery soil. *New Phytologist*. 109:171-181.

## Referencias

- LeTacon F, Skinner FA, Mosse B (1983) Spore germination and hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae* (Gerdemann and Trappe), under decreased oxygen and increased carbon dioxide concentrations. *Canadian Journal of Microbiology* 29:1280-1285.
- Li J, Meng Bo, Chai H, Yang X, Song W, Li S, Lu A, Zhang T, Sun W (2019) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviate Drought Stress in C3 (*Leymus chinensis*) and C4 (*Hemarthria altissima*) Grasses via Altering Antioxidant Enzyme Activities and Photosynthesis. *Frontiers in Plant Science* 10:499.
- Lingan VK, Tholkappian P, Sundaram M (1999) D.VA-mycorrhizal fungi occurring in the mangrove vegetation of Pichavaram forest. *Mycorrhiza News* 11(2):6-7.
- Lopez-Portillo J, Ezcurra E (1985) Litter fall of *Avicennia germinans* L. in a one-year cycle in a mudflat at the Laguna de Mecoacán, Tabasco, Mexico. *Biotropica*. 17(3):186-190.
- Martínez-Hernández IA, Rivera-Cruz MDC, Carballar-Hernández S, Trujillo-Narcía A, Ortiz-García CF, Hernández-Galvez G, Alarcón A (2021) Arbuscular Mycorrhizal Colonization in a Mangrove Forest Exposed to Weathering Oil for Half a Century. *Water Air Soil Pollut* 232, 34. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-04986-8>.
- McGonigle 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 Phytologist* 115 (3):495–501
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159:89-102.
- Mohankumar V, Mahadevan A (1986) Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in mangrove vegetation. *Current Science* 55(18):396.
- Nelson DW, Sommers LE (1987) Organic matter. In: Sparks DL (ed) *Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods*, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 961–1010.
- Phillips JM, Hayman DS (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 (1):158–IN18
- Pineda FG (2013) Mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles de la selva seca. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ramírez-Viga TK, Aguilar R, Castillo-Argüero S, Chiappa-Carrara X, Guadarrama P, Ramos-Zapata J (2018) Wetland plant species improve performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies. *Mycorrhiza* 28:477-493.
- Ramírez-Viga TK, Ramos-Zapata JA, Cáceres C, Hernández-Cuevas L, Guadarrama-Chávez P (2020a) Arbuscular mycorrhizal association in *Conocarpus erectus* (Combretaceae) in mangroves from Yucatán, Mexico. *Botanical Sciences* 98(1): 66-75.
- Ramírez-Viga T, Guadarrama P, Castillo-Argüero S, Estrada-Medina H, García-Sánchez R, Hernández-Cuevas L, Sánchez-Gallén I, Ramos-Zapata J (2020b) Relationship between Arbuscular Mycorrhizal Association and Edaphic Variables in Mangroves of the Coast of Yucatán, Mexico. *Wetlands* 40:539–549.
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reese RD (s.f.) Restauración Ecológica de los manglares en la Costa del Ecuador. Consultado el 21 de noviembre de 2106. Disponible en:

## Referencias

- [http://www.rncalliance.org/WebRoot/rncalliance/Shops/rncalliance/4C12/F0C5/C677/9324/2525/C0A8/D218/7C8F/Reese\\_Ronald.pdf](http://www.rncalliance.org/WebRoot/rncalliance/Shops/rncalliance/4C12/F0C5/C677/9324/2525/C0A8/D218/7C8F/Reese_Ronald.pdf).
- Rhoades JD (1996) Salinity: electrical conductivity and Total dissolved solids. In: Sparks DL (ed) Methods of soil analysis: part 3, chemical methods, soil science Society of America Book Series 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 417–436.
- Rodés R, Collazo, M. 2006. Manual de prácticas de fotosíntesis. Las prensas de Ciencias. México. 160 pp
- Rodríguez-Ramírez A, Nivia J, Garzón J (2004) Características estructurales y funcionales del manglar de *Avicennia germinans* en la bahía de Chuengue (Caribe Colombiano). Bol. Invest. Mar. Cost. 33:223-244.
- Rúa MA, Antoninka AA, Antunes PM, Chaudhary VB, Gehring C, Lamit LJ, Piculell BJ, Bever JD, Zabinski C, Meadow JF, Lajeunesse MJ, Milligan BG, Karst J, Hoeksema JD (2016) Home-field advantage? Evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through metaanalysis. BMC Ecology and Evolution 16:122.
- Ruiz-Lozano JM, Aroca R (2010) Host Response to Osmotic Stresses: Stomatal Behaviour and Water Use Efficiency of Arbuscular Mycorrhizal Plants. In: Koltai H., Kapulnik Y. (eds) Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6\\_11](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6_11)
- Schaper H, Chacko EK (1991) Relation between Extractable Chlorophyll and Portable Chlorophyll Meter Readings in Leaves of Eight Tropical and Subtropical Fruit-Tree Species. J. Plant Physiol. 138:674-677.
- Secretaría de la Convención de Ramsar (2006) Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 4a. edición. Secretaría de la Convención de Ramsar. Suiza. 121 p.
- Sengupta A, Chaudhuri S (2002) Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. Mycorrhiza, 12: 169–174.
- Sheng M, Tang M, Chen H, Yang B, Zhang F, Huang Y (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. Mycorrhiza 18:287–296.
- Sinclair G, Charest C, Dalpé Y, Khanizadeh S (2014) Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. Agric Food Sci. 23:146–158.
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) World Atlas of Mangroves. Earthscan. E.UA. 319pp.
- Stevens KJ, Wall CB, Janssen JA (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L., and *Eclipta prostrata* (L.) L., grown under three levels of water availability. Mycorrhiza. DOI 10.1007/s00572-010-0334-2.
- Sparks DL (ed) (1996) Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods. Soil Science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison
- Suárez N, Sobrado M, Medina E (1998) Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. Oecologia. 114:299-304.
- Suárez N, Medina E (2005) Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove *Avicennia germinans* L. Trees. 19:721-727.

## Referencias

- Tawaraya K, Turjaman M (2014) Use of Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Reforestation of Degraded Tropical Forests. En: Solaiman ZK, Abbott LK, Varma A. Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration. Springer. ISSN 2196-4831 (electronic). pp: 357-374.
- Thomas GW (1996) Soil pH and soil acidity. In: Sparks DL (ed) Methods of soil analysis: part 3. Chemical methods, soil science Society of America Book Series, vol 5. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, Madison, pp 475–490.
- Tomlinson PB (1986) The botany of mangroves. Cambridge University Press, London.
- Torres A, Campostrini E, Gonçalves J, Bressan-Smith RE (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae* 104:199–209.
- Wang Y, Qiu Q, Yang Z, Hu Z, Fung-Yee N, Xin G (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.
- Wang Y, Huang Y, Qiu Q, Xin G, Yang Z, Shi S (2011) Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE*. 6(9):e24512.
- Wang Y, Li T, Li Y, Qiu Q, Li S, Xin G (2015) Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in four semi-mangrove plant communities. *Annals of Microbiology* 65:603-610.
- Xie X, Weng B, Cai B, Dong Y, Yan C (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology* 75:162– 171.
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant Soil* 346, 189–199.

## La importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares para las plantas de humedal. Respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares

### 3. DISCUSIÓN GENERAL

*Laguncularia racemosa* presentó colonización fúngica considerable, aún cuando se ha registrado que esta especie presenta deposición suberina en las raíces (Geißler et al. 2002) (lo cual impide la difusión de oxígeno hacia fuera de éstas), misma que se ha encontrado que puede limitar el acceso de los HMA a las mismas (Carrenho et al. 2007). La ausencia de estructuras diagnósticas de una asociación funcional, tales como ovillos y arbusculos en los distintos experimentos, podría sugerir un pobre intercambio entre los simbiosomas al momento de la cosecha final (o incluso la posibilidad de infección por otros taxones de hongos no micorrizicos que formasen hifas cenocíticas y vesículas similares a las de los HMA, susceptibles a la tinción con azul de tripano, lo cual merecería un análisis más a detalle en futuros estudios). La observación anterior podría estar relacionada igualmente a las condiciones estresantes prevalecientes en los experimentos y requeriría una mayor exploración.

En concordancia con los resultados del meta-análisis desarrollado en esta tesis, aún cuando la inundación (Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2011) y la salinidad (Kim y Weber 1985; Juniper y Abbott 1993; Krishna 2005) se reportan como perjudiciales para los HMA, se registraron estructuras fúngicas en los tratamientos de inoculación con HMA en todas las condiciones edáficas probadas, observándose también beneficios bajo las distintas condiciones de adición de fósforo, salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato, tanto con un inóculo de origen alóctono como con uno de origen autóctono. Este resultado es congruente con el registro de que *L. racemosa* es una especie responsiva a la inoculación con HMA, incrementándose la capacidad de respuesta conforme se incrementaron los niveles de adición de fósforo. Esto a su vez sugiere que aún podrían evaluarse niveles más elevados de adición para valorar la respuesta a la inoculación. A su vez, es digno de resaltar que, aún en condiciones “hostiles” para los HMA, los beneficios se registraron e incluso se logró observar que plantas inoculadas en condiciones de inundación y salinidad, absorbieron cerca de 400% más fósforo inorgánico que las plantas en condiciones no inundadas, sin sal y sin inoculación.

Los resultados experimentales de esta tesis, en congruencia con las conclusiones del meta-análisis, muestran que la respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA es variable conforme la propia heterogeneidad de las condiciones edáficas. De manera puntual, dicha respuesta responde a la compleja interacción de los factores “disponibilidad de agua:salinidad:inoculación” y esto refuerza la perspectiva inicial de la presente investigación: que la respuesta de las plantas de humedal a la asociación micorrízica arbuscular, es tan dinámica, como dinámico sea su propio ambiente. Los organismos (y sus interacciones con otros) que se establecen en los humedales son fuertemente influenciados por la saturación de agua en el sustrato (Hogarth 2010; Reef et al. 2010; Gaonkar y Rodrigues 2020; Lee et al. 2020), pues ésta a su vez afecta, no sólo la disponibilidad de oxígeno, si no también el nivel de salinidad y la disponibilidad de nutrientes (Ramírez-Viga et al. 2020).

En los tres experimentos desarrollados se observó una respuesta en la concentración de nutrimentos en los tejidos de *L. racemosa* al ser inoculada con HMA. En condiciones de inundación intermitente se registró una concentración de 21% más fósforo inorgánico (acompañado con un incremento del 20% en longitud de raíz y una disminución de 3% en la

concentración de nitrógeno) con HMA de origen autóctono; en las mismas condiciones de riego pero con HMA alóctonos se registró una concentración de 5% menos nitrógeno. En condiciones no inundadas se registró que las plantas inoculadas con HMA alóctonos, generaron un 60% más altura que las plantas no inoculadas del mismo tratamiento. Por otro lado, la condición “inoculación:inundación:sal” resultó en una toma casi del 400% más fósforo inorgánico que la condición “no inoculación:no inundación:no sal”, con una resultante altura 46% mayor en las plantas (pero una reducción del 48% en la concentración de nitrógeno). En todos los experimentos (pero no en todos los tratamientos) se registró un incremento en la eficiencia de uso de agua de las plantas inoculadas, en comparación con las no inoculadas, de una magnitud variable según las condiciones experimentales, siendo del 19% en condiciones de inundación y sin adición de fósforo con HMA alóctonos y del 6% en condiciones de inundación intermitente con HMA autóctonos. Adicionalmente, se registró una reducción en los valores de contenido intercelular de CO<sub>2</sub> de las plantas inoculadas, comparación con las no inoculadas, que, dadas las elevadas temperaturas bajo las cuales se desarrollaron los experimentos (temperatura mínima promedio de 25.8 ± 8.4 °C y máxima de 49.1 ± 2.5 °C), podría relacionarse con los hallazgos de Zhu et al. (2011), quienes reportan que los HMA pueden reducir el impacto negativo de elevadas temperaturas ambientales en el desempeño fotosintético de las plantas, reflejándose este beneficio en la disminución de los valores de contenido intercelular de CO<sub>2</sub> (Sheng et al. 2008; Zhu et al. 2011). Los estudios de efectividad realizados con especies de mangle publicados a la fecha no reportan el impacto de la asociación en parámetros fotosintéticos, pero nuestros resultados concuerdan con sus hallazgos de una respuesta positiva de las plantas en cuanto a la concentración de nutrientes en sus tejidos (Wang et al. 2010; Xie et al. 2014) e incremento de biomasa, registrándose éste en peso seco (Wang et al. 2010; Xie et al. 2014; DSouza y Rodrigues 2017) y altura (Wang et al. 2010; DSouza y Rodrigues 2017). Estos autores, adicionalmente encontraron efectos positivos en la vitalidad de la raíz (Wang et al. 2010), diámetro a la base del tallo (Wang et al. 2010), área foliar (DSouza y Rodrigues 2017) y número de hojas (DSouza y Rodrigues 2017). Con la comparación anterior, puede notarse que no en todos los estudios se ha reflejado el impacto de la asociación micorrízica en los mismos parámetros vegetales, esto, tal como se concluyó en el meta-análisis de los estudios de efectividad en maceta para plantas de humedal, estaría relacionado con la identidad de la planta hospedera y las condiciones experimentales, particularmente el nivel de fertilidad, la salinidad y la disponibilidad de agua en el sustrato donde se desarrollan los simbioses.

Los mangles y sin ser la excepción *L. racemosa*, son especies muy plásticas en cuanto a su capacidad de adaptación a las condiciones de inundación y son muy eficientes en la absorción de los nutrientes, que pueden llegar a ser escasos en los ecosistemas en los que se establecen (Tomlinson 1985; Agraz et al. 2006; Hogarth 2010). Adicionalmente, son eficientes en hacer frente a la salinidad al excluir, compartimentalizar y excretar sales (Tomlinson 1985; Agraz et al. 2006; Hogarth 2010). Ante tales características, la asociación micorrízica arbuscular, siendo *L. racemosa* responsiva a la inoculación, actuaría como una estrategia adicional que, en determinadas condiciones, dentro de la fluctuación de los sustratos en los que se establece, podría mejorar su desempeño.

La revisión del sistema radical de las plántulas de *L. racemosa*, reveló una agrupación de estructuras fúngicas en las zonas donde surgen las raíces laterales, particularmente en los experimentos con inundación intermitente (experimentos de capacidad de respuesta con HMA alóctonos y respuesta a inoculación con HMA autóctonos), mismos que, en

comparación con los tratamientos de inundación permanente del segundo experimento de respuesta a la inoculación, podrían haber recibido una mayor difusión de oxígeno al sustrato al final del periodo sin riego (regadas un día sí y uno no) y que esto favoreciera la agrupación de los hongos en tales zonas de la raíz. A través del aerénquima, las plantas de humedal suplen la demanda de oxígeno de las raíces para el metabolismo aeróbico (Brune et al. 2000), pero la presencia de este tejido también tiene como efecto secundario la liberación de oxígeno desde las raíces hacia el sustrato circundante, proceso denominado pérdida radial de oxígeno (Armstrong et al. 1991; Brune et al. 2000).

La pérdida radial de oxígeno puede llegar a ser la principal fuente de suministro de oxígeno en suelos inundados (Stepniewski y Gliniski 1988). Existen zonas particulares de las raíces donde la liberación de oxígeno es mayor. A pocos milímetros del ápice de las raíces, comienza la formación del aerénquima y a lo largo de esta zona es donde se han observado las tasas de liberación de oxígeno más elevadas (Schnetter 2002). Adicionalmente, en los puntos donde surgen las raíces laterales, la integridad de la superficie radical es perturbada y la liberación de oxígeno es también elevada (Brune et al. 2000). Esto podría estar indicando, por un lado, que de encontrarse las raíces de *L. racemosa* suberizadas por la fricción con el sustrato o para evitar la pérdida de oxígeno, los HMA podrían tener como punto de entrada estas zonas “vulnerables” y, por otro lado, que los hongos asociados con *L. racemosa* en nuestro experimento se agruparan (uniendo en tal punto el micelio externo y el interno) en las áreas con mayor flujo de oxígeno para sobrevivir a las condiciones de inundación. De ser así, en los humedales el oxígeno podría considerarse un elemento más de intercambio simbiótico en la asociación micorrízica arbuscular (de la planta hacia los HMA), lo que coincide con la propuesta de Kothamasi et al. (2006) acerca de que la presencia de colonización de HMA en el cortex aerenquimatoso de las raíces de plantas de manglar, podría precisamente indicar la toma de oxígeno en este tejido para sobrevivir a las condiciones de inundación.

En concordancia con los resultados del meta-análisis, en condiciones experimentales no se halló una evidente ventaja de usar un inóculo autóctono en contra de uno alóctono; sin embargo se mantiene la postura de que los autóctonos tienen potencialmente mejores capacidades para lidiar con los estresores del ambiente en el que se han desarrollado. Además de que un manejo ético de la restauración implica uso de organismos autóctonos sobre alóctonos (Asmelash et al. 2016) ante el desconocimiento de posibles efectos en el resto de los componentes bióticos y abióticos del sistema en al que se introducen. Para vincular de manera más contundente la identidad de los hongos que formaron tales agrupaciones con los HMA, habría que examinar otras condiciones experimentales de crecimiento, buscando registrar de manera consistente ovillos y arbusculos.

*L. racemosa* es una especie plástica y de importancia para el hombre, pues su madera es utilizada para múltiples propósitos (Allen 2002; Yáñez-Espinosa et al. 2004) y ha sido propuesta como sentinela para monitorear estuarios sujetos a contaminación antrópica (Souza et al. 2014). En la presente investigación se agrega un elemento más de información acerca de esta especie, mismo que nos ayuda a ampliar nuestro entendimiento de sus estrategias de supervivencia en los fluctuantes y extremos humedales costeros en los que se desarrolla y ante los resultados de una respuesta positiva a la inoculación con HMA, se abre la perspectiva de uso de los HMA en los esfuerzos de reforestación y restauración con dicha especie.

#### 4. CONCLUSIÓN GENERAL

Los hongos micorrizógenos arbusculares son simbioses funcionales de las plantas que se desarrollan en los humedales. El mangle *Laguncularia racemosa* resultó responsivo a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares, tanto de origen alóctono, como de origen autóctono. Dicha respuesta se registró en la concentración de nitrógeno y fósforo inorgánico y en incremento de altura, longitud de raíz y eficiencia de uso de agua. La respuesta de las plantas de humedal a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares no siempre se refleja en los mismos atributos vegetales, en cuál atributo se refleje y la magnitud de las respuestas, tal como se observó en el meta-análisis de los estudios de maceta publicados a la fecha, y en nuestros estudios experimentales con *L. racemosa*, varía de acuerdo a la identidad de la planta hospedera, la adición de fósforo y la disponibilidad de agua en el sustrato. Finalmente, la respuesta que *L. racemosa* expresó a la inoculación con HMA, fluctuó dependiendo de la propia fluctuación de las condiciones en el sustrato donde los simbioses de esta asociación se desarrollaron, pudiendo expresar una respuesta más favorable en unas condiciones que en otras. Estando esta asociación situada en un humedal costero, la disponibilidad de agua y la salinidad, en combinación con el estatus micorrízico, influenciarían el desempeño de *L. racemosa*.

#### 5. PERSPECTIVAS

El estudio de la asociación micorrízica arbuscular en los manglares mexicanos se encuentra en una etapa inicial, conviene seguir explorando las distintas condiciones bajo las cuales se hallan las distintas especies de manglar para simular experimentos en vivero que nos ayuden a comprender de manera más precisa cómo afectan estas particulares condiciones a ambos simbioses y como fluctúa el balance de la asociación. El objetivo final será precisamente comprender cómo esta asociación prevalece en condiciones aparentemente tan hostiles para los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y cuál es su papel en estos sistemas. Finalmente, dados los resultados registrados en la presente investigación, los HMA son potenciales herramientas para la restauración o reforestación, pero resultaría conveniente realizar experimentos de respuesta a la inoculación en las condiciones en las que crecen las plantas en vivero, así como pruebas de supervivencia y desempeño tras la introducción al hábitat natural, así como revisión de potencial de inóculo en los sitios fuertemente impactados y sujetos a restauración.

En la presente investigación se estimó el aporte de la inoculación con HMA en la absorción de fósforo de las plantas a través de la medición del fósforo inorgánico en los tejidos vegetales, sin embargo, para futuros estudios, se considera de importancia medir el contenido total de fósforo, pues es la medida reportada con mayor frecuencia en las investigaciones de respuesta de las plantas a la inoculación con HMA.

El beneficio en la reducción de estrés por temperaturas en el aire, sugerido por la reducción de CI en las plantas inoculadas, necesita ser probado de manera experimental, con la perspectiva de incrementar nuestro entendimiento acerca del potencial de la asociación en los manglares ante los escenarios de cambio climático actuales.



## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agraz-Hernández CM, Noriega-Trejo R, López-Portillo J, Flores-Verdugo F, Jiménez-Zacarías J (2006) Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.
- Allen JA (2002) *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. In: Vozzo, J., ed. Tropical Tree Seed Manual: Part II, Species Descriptions. Agric.
- Armstrong W, Justin SHFW, Beckett PM, Lythe S (1991) Root adaptation to soil waterlogging. *Aquat Bot* 39:57–73.
- Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM, Halder JE, Lythe S, Holt R, Sinclair A (1996) Pathways of aeration and the mechanisms and beneficial effects of humidity- and venturi-induced convections in *Phragmites australis*. *Aquat Bot*. 54:177–97.
- Asmelash F, Bekele T, Birhane E (2016) The Potential Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Restoration of Degraded Lands. *Front. Microbiol.* 7:1095. doi: 10.3389/fmicb.2016.01095
- Augé, RM (2004) Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* 84:373-381.
- Azcón-Aguilar C, Barea JM, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V (Eds.) (2009) Mycorrhizas - Functional Processes and Ecological Impact. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. DOI: 10.1007/978-3-540-87978-7.
- Berruti A, Lumini E, Balestrini R, Bianciotto V (2016) Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Natural Biofertilizers: Let's Benefit from Past Successes. *Front Microbiol.* 19(6):1559.
- Brune A, Frenzel P, Cypionka, H (2000) Life at the oxic-anoxic interface: microbial activities and adaptations. *FEMS Microbiology Reviews* 24:691-710.
- Carrenho R, Botelho S, Ramos V, Schunk E (2007) The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica* 21(3):723-730.
- da Souza I, Marques M, Morozesk M, Dorsch LD, Drumond I, Furlan LM, Pereira H, Monferrán MV, Matsumoto SV, Rozindo C, Wunderlin DA, Fernandes MN (2014) Adaptive plasticity of *Laguncularia racemosa* in response to different environmental conditions: integrating chemical and biological data by chemometrics. *Ecotoxicology* DOI 10.1007/s10646-014-1191-0.
- D'Souza J, Rodrigues B (2013a) Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research* 24:515–523.
- D'Souza J, Rodrigues BF (2017) Enhancement of growth in mangrove plant (*Ceriops tagal*) by *Rhizophagus clarus*. *Journal of Plant Nutrition* 40:365–371.
- Gafur S (2014) Mycorrhizal Communities to Ecosystem Function. En: Solaiman ZK, Abbott LK, Varma A. *Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration*. Springer. ISSN 2196-4831 (electronic). pp: 33-44.
- Gaonkar S, Rodrigues BF (2020) Diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Chorao Island, Goa, India. *Wetlands Ecol Manage.* <https://doi.org/10.1007/s11273-020-09747-8>.
- Gardner RC, Barchiesi S, Beltrame C, Finlayson CM, Galewski T, Harrison I, Paganini M, Perennou C, Pritchard DE, Rosenqvist A, Walpole M (2015) State of the World's Wetlands and their Services to People: A compilation of recent analyses. Ramsar Briefing Note no. 7. Gland, Switzerland: Ramsar Convention Secretaria. Consultado en abril 2020. Disponible en: <https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/bn7s.pdf>.

## Referencias

- Geißler N, Schnetter R, Schnetter ML (2002) The Pneumathodes of *Laguncularia racemosa*: Little Known Rootlets of Surprising Structure, and Notes on a New Fluorescent Dye for Lipophilic Substances. *Plant Biol.* 4:729-739.
- Golubski AJ (2002) Potential Impacts of Multiple Partners on Mycorrhizal Community Dynamics. *Theoretical Population Biology* 62, 47–62.
- González M, Cuenca G (2008) Respuesta de plantas de plátano (*Musa AAB* cv. Hartón) a la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares nativos e introducidos, bajo condiciones de campo. *Rev. Fac. Agron.* 25:470-495.
- Habte M, Byappanahalli MN (1994) Dependency of cassava (*Manihot esculanta* Crantz) on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 4:241-245.
- Hajiboland R, Dashtebani F, Aliasgharzad N (2015) Physiological responses of halophytic C4 grass *Aeluropus litoralis* to salinity and arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Photosynthetica* 53(4):572-584.
- Hoefnagels M, Broome S, Shafer S (1993) Vesicular-arbuscular Mycorrhizae in Salt Marshes in North Carolina. *Estuaries* 16(4):851-858.
- Hoeksema JD, Chaudhary VB, Gehring CA, Johnson N, Karst J, Koide RT, Pringle A, Zabinski C, Bever JD, Moore JC, Wilson GWT, Klironomos JN, Umbanhowar J (2010) A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13:394–407.
- Hogarth PJ (2010) *The Biology of Mangrove and Seagrasses*, Oxford University Press.
- Janos D (2007) Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17:75-91.
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185: 631–647.
- Juniper S, Abbott L (1993) Review Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza* 4:45-57.
- Keddy PA (2000) *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kent DM (2001) *Applied wetlands science and technology* 2nd ed. CRC Press LLC, Boca Raton.
- Kim CK, Weber DJ (1985) Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant and Soil* 83:207-214.
- Kothamasi D, Kothamasi S, Bhattacharyya A, Ramesh Chander K, Babu CR (2006) Arbuscular mycorrhizae and phosphate solubilising bacteria of the rhizosphere of the mangrove ecosystem of Great Nicobar Island, India. *Biology and Fertility of Soils*. 42:358-361.
- Krishna KR (2005) *Mycorrhizas A molecular analysis*. Science Publishers, Inc.
- Kumar T, Ghose M (2008) Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.
- Lee NLY, Huang D, Quek ZBR, Lee JN, Wainwright BJ (2020) Distinct fungal communities associated with different organs of the mangrove *Sonneratia alba* in the Malay Peninsula. *IMA Fungus* 11:17. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00042-y>.
- Liu Z, Li Y, Wang J, He X, Tian C (2014) Different respiration metabolism between mycorrhizal and non-mycorrhizal rice under low-temperature stress: a cry for help from the host. *Journal of Agricultural Science*. doi:10.1017/S002185961400043

## Referencias

- Lopez de Andrade SA, Domingues Jr AP, Mazzafera P (2015) Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress. *Chemosphere* 134:141–149.
- Martínez-Hernández IA, Rivera-Cruz MC, Carballar-Hernández S, Trujillo-Narcía A, Ortiz-García CF, Hernández-Galvez G, Alarcón A (2021). Arbuscular Mycorrhizal Colonization in a Mangrove Forest Exposed to Weathering Oil for Half a Century. *Water Air Soil Pollut*, 232, 34.
- Menge JA, Johnson ELV, Platt RG (1978) Mycorrhizal Dependency of Several Citrus Cultivars Under Three Nutrient Regimes. *New Phytologist* 81:553-559.
- Miller S (2000) Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist* 145:145-155.
- Moore P (2006) *Biomes of the Earth Wetlands*. Chelsea House. Hong Kong. 220pp.
- Mullen RB, Schmidt SK (1993) Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adoneus*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems. *Oecologia* 94:229-234.
- Pezeshki SR (2001) Wetland plant responses to flooding. *Environ Exp Bot.* 46:299–312.
- Pezeshki SR, Delaune D (2012) Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant. *Biology* 1:196–221.
- Pezeshki SR (2016). Photosynthesis in Wetlands. En: C.M. Finlayson et al. (eds.). *The Wetland Book*. Springer Science+Business Media Dordrecht. DOI 10.1007/978-94-007-6172-8\_64-1Mpp: 2-10.
- Porcel R, Aroca R, Ruiz-Lozano JM (2012) Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32(1):181-200.
- Porcel R, Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Aroca R, Garcia R, Ruiz-Lozano JM (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *Journal of Plant Physiology* 185:75-83.
- Pozo MJ, Azcón-Aguilar C (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Curr Opin Plant Biol.* 10(4):393-8.
- Ramírez-Viga T, Guadarrama P, Castillo-Argüero S, Estrada-Medina H, García-Sánchez R, Hernández-Cuevas L, Sánchez-Gallén I, Ramos-Zapata J (2020) Relationship between Arbuscular Mycorrhizal Association and Edaphic Variables in Mangroves of the Coast of Yucatán, Mexico. *Wetlands* 40, 539–549. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01196-1>.
- Reddy R, DeLaune RD (2008) *Biogeochemistry of wetlands: science and applications*. Taylor & Francis Group, United States of America.
- Reef R, Feller I, Lovelock C (2010) Nutrition Of Mangroves. *Tree Physiology.* 30:1148–1160.
- Reese RD (Sin fecha) Restauración Ecológica de los manglares en la Costa del Ecuador. Consultado el 21 de noviembre de 2106. Disponible en: [http://www.rncalliance.org/WebRoot/rncalliance/Shops/rncalliance/4C12/F0C5/C677/9324/2525/C0A8/D218/7C8F/Reese\\_Ronald.pdf](http://www.rncalliance.org/WebRoot/rncalliance/Shops/rncalliance/4C12/F0C5/C677/9324/2525/C0A8/D218/7C8F/Reese_Ronald.pdf).
- Renate E (2011) Mycorrhizal association with native and invasive cordgrass *Spartina* spp. in San Francisco Bay, California. *AQUATIC BIOLOGY* 14:1–7.
- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH (2015) Arbuscular mycorrhizal influences on growth, nutrient uptake, and use efficiency of *Miscanthus sacchariflorus* growing on nutrient-deficient river bank soil. *Flora* 212:46–54.

## Referencias

- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH (2016) Arbuscular Mycorrhizal Association for Growth and Nutrients Assimilation of *Phragmites japonica* and *Polygonum cuspidatum* Plants Growing on River Bank Soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 47(1):87-100.
- Schnetter ML (2002) El Sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatofitos a condiciones ecológicas adversas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 26(98):111-126.
- Secretaría de la Convención de Ramsar (2006) Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 4a. edición. Secretaría de la Convención de Ramsar. Suiza. 121 p.
- Sengupta A, Chaudhuri S (2002) Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza* 12:169–174.
- Sharma AK, Johri BN (2002) Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. Science Publishers, Inc. India. 311 pp.
- Sheng M, Tang M, Chen H, Yang B, Zhang F, Huang Y (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza* 18:287–296.
- Siqueira JO, Saggin-Júnior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11:245–255.
- Smith SE, Read DJ (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Tercera edición. Elsevier Ltd. Estados Unidos de América. 804 p.
- Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M, Smith FA (2011) Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology* 156:1050–1057.
- Spalding M, Kinuma M, Collins L (2010). *World Atlas of Mangroves*. Earthscan.
- Stepniewski W, Glinski J (1988) Gas exchange and atmospheric properties of flooded soils. In: Hook D et al (eds) *The ecology and management of wetlands*. Springer, United States of America, pp 269–278.
- Tapia-Goné JJ, Ferrera-Cerrato R, Varela-Fregoso L, Rodríguez-Ortiz JC, Soria-Colunga JC, Tiscareño-Iracheta MA, Loredó-Osti C, Alcalá-Jáuregui J, Villar-Morales C (2010) Infectividad y efectividad de hongos micorrízicos arbusculares nativos de suelos salinos en el cultivo de lechuga (*Lactuca sativa*). *Rev. Mex. Mic.* 31:1-4.
- Tawaraya K, Turjaman M. (2014) Use of Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Reforestation of Degraded Tropical Forests. En: Solaiman ZK, Abbott LK, Varma A. *Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration*. Springer. ISSN 2196-4831 (electronic). pp: 357-374.
- Tomlinson PB (1986) *The botany of mangroves*. Cambridge University Press, London.
- Valderrama-Landeros LH, Rodríguez-Zúñiga MT, Troche-Souza C, Velázquez-Salazar S, Villeda-Chávez E, Alcántara-Maya JA, Vázquez-Balderas B, Cruz-López MI, Ressler R (2017) Manglares de México: actualización y exploración de los datos del sistema de monitoreo 1970/1980–2015. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, 128 pp.
- Wang Y, Quiu Q, Yang Z, Hu Z, Fung-Yee N, Xin G (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.

## Referencias

- Wang Y, Huang Y, Qiu Q, Xin G, Yang Z, Shi S (2011) Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. PLoS ONE. 6(9):e24512.
- Xie X, Weng B, Cai B, Dong Y, Yan C (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. Applied Soil Ecology 75:162– 171.
- Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, López-Mata L, Valdéz-Hernández JI (2004) Wood variation in *Laguncularia racemosa* and its effect on fibre quality. Wood Sci Technol 38, 217–226. <https://doi.org/10.1007/s00226-004-0228-6>.
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. Plant Soil 346, 189–199.

## 7. ANEXOS

### ÍNDICE

<b>ANEXO 1. ARTÍCULO REQUISITO .....</b>	<b>101</b>
<b>A1.1. Wetland plant species improve performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies .....</b>	<b>102</b>
<b>A1.2. Online Resource 1 .....</b>	<b>119</b>
<b>A1.3. Online Resource 2 .....</b>	<b>202</b>
<b>A1.4. Online Resource 3 .....</b>	<b>204</b>
<b>ANEXO 2. MATERIAL SUPLEMENTARIO DE METODOLOGÍA .....</b>	<b>206</b>
<b>A2.1. Solución utilizada para fertilización de los experimentos .....</b>	<b>206</b>
<b>A2.2. Tinción de raíces .....</b>	<b>206</b>
<b>A2.3. Extracción y conteo de densidad de esporas .....</b>	<b>207</b>
<b>A2.4. Diseños experimentales del capítulo I .....</b>	<b>208</b>
<b>ANEXO 3. AMPLIACIÓN DE RESULTADOS .....</b>	<b>211</b>
<b>A3.1. Capítulo I. Capacidad de respuesta y respuesta de <i>Laguncularia racemosa</i> a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos .....</b>	<b>211</b>
<b>A3.2. Capítulo II. Respuesta de <i>Laguncularia racemosa</i> a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares autóctonos .....</b>	<b>218</b>

## **ANEXO 1. ARTÍCULO REQUISITO**



# Wetland plant species improve performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies

Thai Khan Ramírez-Viga<sup>1</sup> · Ramiro Aguilar<sup>2,3</sup> · Silvia Castillo-Argüero<sup>1</sup> · Xavier Chiappa-Carrara<sup>4</sup>  · Patricia Guadarrama<sup>5</sup> · José Ramos-Zapata<sup>6</sup>

Received: 6 December 2017 / Accepted: 25 May 2018 / Published online: 4 June 2018  
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

## Abstract

The presence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in wetlands is widespread. Wetlands are transition ecosystems between aquatic and terrestrial systems, where shallow water stands or moves over the land surface. The presence of AMF in wetlands suggests that they are ecologically significant; however, their function is not yet clearly understood. With the aim of determining the overall magnitude and direction of AMF effect on wetland plants associated with them in pot assays, we conducted a meta-analysis of data extracted from 48 published studies. The AMF effect on their wetland hosts was estimated through different plant attributes reported in the studies including nutrient acquisition, photosynthetic activity, biomass production, and saline stress reduction. As the common metric, we calculated the standardized unbiased mean difference (Hedges' *d*) of wetland plant performance attributes in AMF-inoculated plants versus non-AMF-inoculated plants. Also, we examined a series of moderator variables regarding symbiont identity and experimental procedures that could influence the magnitude and direction of an AMF effect. Response patterns indicate that wetland plants significantly benefit from their association with AMF, even under flooded conditions. The beneficial AMF effect differed in magnitude depending on the plant attribute selected to estimate it in the published studies. The nature of these benefits depends on the identity of the host plant, phosphorus addition, and water availability in the soil where both symbionts develop. Our meta-analysis synthesizes the relationship of AMF with wetland plants in pot assays and suggests that AMF may be of comparable importance to wetland plants as to terrestrial plants.

**Keywords** Wetland · Arbuscular mycorrhizal fungi · Pot experiments · Plant responsiveness to arbuscular mycorrhiza

---

**Electronic supplementary material** The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s00572-018-0839-7>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

---

✉ Xavier Chiappa-Carrara  
chiappa@unam.mx

<sup>1</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacán, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico

<sup>2</sup> Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba CONICET, CC 495, 5000 Córdoba, Argentina

<sup>3</sup> Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE), Universidad Nacional Autónoma de México, 58190 Morelia, Mexico

<sup>4</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores Mérida, Ave. Colón 503-F, 97000 Mérida, Yucatán, Mexico

<sup>5</sup> Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de Abrigo s/n, 97356 Sisal, Yucatán, Mexico

<sup>6</sup> Departamento de Ecología Tropical, Universidad Autónoma de Yucatán, Carretera Mérida-Xmatkuil Km 15.5, 97100 Mérida, Yucatán, Mexico



## Introduction

Wetlands are ecosystems of transition between aquatic and terrestrial systems in which the ground water level is usually at the soil surface level or the soil is covered with shallow waters (Kent 2001). These ecosystems include different habitats such as marshland, swamps, and seasonal wetlands with intermittent ponds and streams that last long enough to influence plant development. They may or may not be subjected to tides; may present salt water or fresh water; and may be lotic or lentic systems, permanent or temporary, and consisting of herbaceous or woody species, or there may be no plants at all (Kent 2001). Wetlands are among the most important ecosystems on the planet in terms of biodiversity, productivity, and carbon export to adjacent ecosystems. Wetlands occupy approximately 6% of the earth's land surface and are systems in constant transformation (Moore 2006).

### Arbuscular mycorrhizal fungi in wetlands

The arbuscular mycorrhizal symbiosis is formed by the interaction of fungi from Mucoromycota subphylum Glomeromycotina (as recently proposed by Spatafora et al. 2016) and approximately two thirds of plant species (Helgason and Fitter 2009). Many species of wetland plants associate with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), in both natural (Stenlund and Charvat 1994; Muthukumar et al. 2004; Fraccaro de Marins et al. 2009) and experimental conditions (Wolfe et al. 2006; Stevens et al. 2011; Sarkar et al. 2016). Under natural conditions, AMF have been registered in all major wetland types such as lowland timber forests (Stevens et al. 2010), swamps (Torti et al. 1997; Tawaraya et al. 2003), marshlands and bogs (Bohrer et al. 2004; Radhika and Rodrigues 2007), fens (Turner et al. 2000), freshwater marshes (Cornwell et al. 2001; Šraj-Kržič et al. 2006), saltwater marshes (Brown and Bledsoe 1996; Carvalho et al. 2003), and mangroves (D'Souza 2016; Gupta et al. 2016). According to Xu et al.'s (2016) review, AMF show high occurrence and diversity in wetland habitats and their roles in the composition, succession, and diversity of wetland plant communities have been demonstrated in some assays. Aspects such as the dependence of wetland plants on their AMF companions for phosphorus (P) acquisition, however, as well as the factors influencing that and other mycorrhizal benefits obtained by wetland plants are still poorly understood.

AMF colonize the roots of plants, where they facilitate mineral nutrient uptake from the soil through extra-radical mycelium, in exchange for plant-assimilated carbon (Smith and Read 2008). The enhancement in nutrient (e.g., P, N, and K; Karagiannidis et al. 2007) and water intake (Marschner and Dell 1994; Clark and Zeto 2000; Smith and Read 2008) is in most cases reflected in an improvement of plant growth, stress adaptation, and fitness (i.e., the plant's ability to increase its

numbers proportionately to other species; Pedersen and Sylvia 1996). This improvement can be significant or limited depending on the identity of the symbionts and the environmental factors in which they develop (Johnson et al. 2006; Cuenca 2015; Rúa et al. 2016), moving the association on a continuum from mutualistic to parasitic (Johnson et al. 1997).

### Symbiont identity

Many plant-fungus combinations form in nature (or even can be produced experimentally), but not all combinations behave in the same way (Streitwolf-Engel et al. 1997; van der Heijden et al. 1998a). There is small or no specificity between plant and fungus species involved in arbuscular mycorrhizas (Smith and Read 2008), but usually, there are some AMF combinations that deliver larger benefit than others to different plant species (Öpik et al. 2006; Helgason and Fitter 2009; Horton and van der Heijden 2012). Also, plants preferentially may associate with AMF species that are complementary in function instead of functionally redundant (Koide 2000). In addition, the degree of benefit that a host obtains from the fungi can differ according to its mycorrhizal dependency (Hetrick 1991; Chandrasekaran et al. 2014; van der Heijden et al. 1998a).

Related to AMF identity is the origin of the fungus with which the plant associates. It has been found that indigenous AMF are better adapted to their native environment conditions and function better under the homegrown stressors (e.g., salinity, flooding, drought) in comparison with non-native species (Lambert and Baker 1980; Weinbaum et al. 1996; Rúa et al. 2016). Also, inoculant complexity can be a relevant factor influencing the benefit received by the host plant, because in complex inoculants (larger number of AMF species), there are more chances that the plant finds AMF species that complement its root functions (or finds a very effective isolate) than in a less complex inoculants (smaller number of AMF species) (van der Heijden et al. 1998b).

### Soil nutritional status

Physical and chemical soil factors (e.g., flooding, salinity, nutrient availability) exert beneficial or detrimental effects on each of the mycorrhiza symbionts and modify the ability to accomplish their symbiotic function (acquire and deliver nutrients and carbon). According to Johnson et al. (1997), soil nutritional status is the best studied soil factor that influences the association outcome and likely is the most relevant environmental mediator of growth responses to mycorrhizal associations. Nitrogen (N) is one of the most limiting nutrients that regulates productivity in land and aquatic systems, as well as in wetland ecosystems. Wetlands receive nutrients from the water flowing over and under the surface from inland areas, so we can find wetlands that are very poor in nutrients, particularly in phosphorus (P), while others receive an excessive

discharge of it because of the contaminants generated by anthropogenic activity inland (Reddy and DeLaune 2008).

While P uptake is the primary symbiotic benefit to the plant, it is recognized that as soil P availability increases, the growth of some plant species associated with AMF declines. According to Johnson's (2010) Exchange Balance Model, the function of the mycorrhizal symbiosis in terrestrial systems depends particularly upon available N and P stoichiometry in the soil. Thus, we can predict that the mutualist benefits are greater when N availability is large and P availability is low, because the improved N supply increases the photosynthetic rate of the host plant (Johnson 2010) and low P availability makes the arbuscular mycorrhiza an important strategy to acquire the required P. On the other hand, reduced benefits would be observed under high P availability and poor N availability because N will limit the photosynthetic rate and the plant would have enough P for self-supply. Mutualistic function is more likely in P-limited systems (because AMF can effectively trade surplus P for plant photosynthate), and commensalism or parasitism is more likely in N-limited systems (because AMF are unlikely to have surplus N for trade because they have higher N requirements than their host plants; Johnson et al. 2015). This issue is still poorly understood in wetland habitats.

### Substrate salinity

Coastal wetlands (e.g., mangroves and marshes) are characterized by the influences of both flooding and salinity (up to 70 ppt; Hogarth 2010; Wu et al. 2008) upon their biota. High salinity concentrations in the soil are detrimental for most plants (Aggarwal et al. 2012) because of osmotic stress, ion toxicity, and nutritional imbalance (Tomlinson 1986; Shi et al. 2005; Aggarwal et al. 2012; Asghari 2004; Evelin et al. 2009). Salinity also has been reported to be detrimental for AMF (Kim and Weber 1985; Juniper and Abbott 1993; Krishna 2005), and it can delay symbiosis formation (Juniper and Abbott 2006). Plants that inhabit saline areas, nevertheless, possess adaptations that enable them to deal with salinity (e.g., exclusion, excretion, and tolerance to salts in their tissues) (Tomlinson 1986; Hogarth 2010; Parida and Jha 2010). Another strategy for plants may be the establishment of the mycorrhizal association, because some AMF also possess strategies to deal with salinity (e.g., exclusion and tolerance of salts in their cells) (Hammer et al. 2011; Solaiman et al. 2014; Carvalho et al. 2003), thereby reducing their host's saline stress (Sinclair et al. 2014; Xie et al. 2014). Reduction of saline stress may occur through (a) the improvement of plant mineral nutrition, (b) improvement in antioxidant enzyme activity, (c) promotion of production and accumulation of plant compatible solutes, (d) promotion of preferential absorption of K<sup>+</sup> over Na<sup>+</sup>, and (e) promotion of physiological changes such as an increase in photosynthetic efficiency, relative

membrane permeability, and a minor abscisic acid accumulation (Aggarwal et al. 2012; Evelin et al. 2009; Porcel et al. 2012; Chandrasekaran et al. 2014; Solaiman et al. 2014).

### Flooding

Flooding has been reported as a detrimental environmental factor for AMF (Kumar and Ghose 2008; Wang et al. 2011) because it reduces the quantity of oxygen available in the substrate (Evans 2003; Moore 2006) which affects AMF development (Le Tacon et al. 1983). Oxygen transport in a liquid medium is very slow because it is controlled by molecular diffusion. Consequently, the oxygen in a saturated soil diffuses 10<sup>4</sup> times more slowly than in a non-saturated soil (Stepniewski and Glinski 1988; Brune et al. 2000). This implies that even low levels of oxygen demand are sufficient to deplete oxygen completely in the substrate (except for the surface layers) and diffusion is not fast enough to replenish the oxygen entirely before it is consumed and depleted again by the biota (Jackson and Armstrong 1999; Armstrong et al. 1991; Van Breemen and Buurman 2003). Flooding also reduces the concentrations of phosphate and nitrate by dilution, leaching, and microbial denitrification (Evans 2003).

Flooding has been described as one of the main factors affecting AMF root colonization in wetlands (Ray and Inouye 2006). According to field research, it previously has been proposed that AMF are unlikely to reduce stress of their hosts because of the hypoxia to which they are subjected and that such fungi may behave as parasites when the soil is saturated for prolonged periods of time, although mutualistic function may be reestablished once the sites become seasonally dry (D'Souza 2016). This premise can be assessed through synthesizing pot assay results. If the proposed mechanism is true, we would expect that plants under flooding treatments in pot assays will not show benefits from mycorrhizal associations.

### Assessing AMF effect on host plants in pot experiments

The improvement in nutrient uptake that plants get from their associated AMF can be reflected in an elevated nutrient concentration in plant tissues (Khan 1988; Miller and Sharitz 2000). Also, plants can use water and nutrients to accomplish their photosynthetic process, so a series of photosynthetic attributes improve when a plant is benefited by AMF (e.g., higher photosynthetic pigment concentrations, higher photosynthetic rate; Dunham et al. 2003; Caravaca et al. 2004; Liu et al. 2014). Resulting from the photosynthetic enhancement, mycorrhizal plants usually show increased biomass generation that can be reflected in a large leaf area, weight, height, etc. (Dhillion 1992; Read 2002; Soti et al. 2014; Lingua et al. 2015). Also, the nutritional enhancement

enables the plant to elaborate compounds that reduce stress (e.g., compatible solute accumulations in tissues that reduce saline stress; Augé 2001; Evelin et al. 2009; Liu et al. 2013; Hajiboland et al. 2015). Relief of saline stress due to arbuscular mycorrhiza benefits often is reflected in water relation parameters as heightened water use efficiency (Reuss-Schmidt et al. 2015) and water content in tissues (Hajiboland et al. 2015).

As stated above, the effects of AMF on their host plants can be measured through any of several plant attributes. Nonetheless, not all mycorrhizal plant attributes always show significant improvement in comparison with the same attributes from non-inoculated plants (e.g., dry weight of plants inoculated with non-indigenous inocula [Dhillion 1992], height [Solaiman and Hirata 1996], electron transport rate in some arsenic treatments [de Andrade et al. 2015]), and this could depend on the symbiont species involved, the physico-chemical substrate characteristics, and even the duration of the pot assay. One way of synthesizing such variation of results is through quantitative syntheses or meta-analysis, which allow attaining generalizations based on previous results from different systems and case studies in the global literature (Koricheva et al. 2013; Rúa et al. 2016).

Making use of meta-analysis, the aim of this study was to determine the direction and magnitude of the AMF effect on wetland plants associated with them in pot experiments and to explore whether certain experimental factors may influence the direction and magnitude of those AMF effects. The effect of AMF on wetland plants was estimated based on the four plant attributes most frequently evaluated in pot experiments: mineral nutrient acquisition, photosynthetic activity, saline stress reduction, and biomass generation, all of which are expected to improve when arbuscular mycorrhizal symbiosis is established. As the common metric (or effect size), we calculated the standardized unbiased mean difference (Hedges'  $d$ ), which can be interpreted as the inverse-variance-weighted difference between the mean value of a given plant attribute with versus without AMF colonization in pot experiments, measured in units of standard deviations. Large differences between control (AMF absence) and treatment (AMF presence) effects and low variability generate the largest effect sizes (e.g., Gurevitch and Hedges 2001). Furthermore, to explore whether certain experimental conditions and symbiont characteristics and identities determine the relative magnitude of AMF effects, we included a series of moderator variables, such as plant and fungus identity (including plant wetland preference and growth habit), mycorrhizal inoculum origin and complexity, factors of nutrient addition, water availability and salinity in the soil, and also the time of the final harvest, and if an association establishment time is allowed before the application of other treatments (e.g., salt, fertilization). The assessment of these moderator variables will help us to reach a better understanding of the variation in the results of AMF

inoculation assays with wetland plants and may give us an idea of how the association with AMF can vary in wetlands, according to seasonal changes and the variation of soil nutritional status, water availability, and other physical and chemical soil properties.

Plants evaluated in each pot study that we included in our meta-analysis have been reported to associate with AMF in natural conditions (Driver 1950; Stenlund and Charvat 1994; Johnson-Green et al. 1995; Reddell et al. 1997; Tsang and Maun 1999; Miller 2000; Carvalho et al. 2001; Cornwell et al. 2001; Dunham et al. 2003; Nielsen et al. 2004; Wang et al. 2004; de Battista 2005; Weishampel 2005; Wang and Qiu 2006; Wang et al. 2010; Abdelhalim et al. 2013; Seerangan and Thangavelu 2014; Soti et al. 2014; Xie et al. 2014; Zhang et al. 2014; Xu et al. 2016). Although we did not find such reports for *Phragmites japonica* and *Miscanthus sacchariflorus*, they belong to genera reported as mycotrophic in natural conditions (Öpik et al. 2006; An et al. 2008).

We hypothesized that inoculated plants would show a greater enhancement of all attributes in comparison with those plants that were not inoculated with AMF. Furthermore, we expected that in the presence of nutrient (N and P) and salt addition and elevated water availability in the substrate, the mycorrhiza enhancement of plant attributes would be smaller than in the absence of nutrient and salt addition and with low water availability. We expected that the identity of the symbionts determined the magnitude of the benefits in the different assays. Finally, we expected that a multispecies inoculum would provide larger benefits than a monospecific one and that indigenous inoculum (comprising native AMF species) would provide greater benefits than a non-indigenous one (comprising non-native AMF species). Finally, we expected that a development time promoted before the application of other treatments would yield a stronger association (in comparison with the same time application of inoculation and other treatments), resulting in an elevated response by the plant and that this response would be weakest in short duration assays, in comparison with prolonged assays.

## Materials and methods

### Literature search

An extensive search of literature was performed using Web of Science, SCOPUS, Google, and Google Scholar with the following sequence of key words: (wetland\* OR swamp\* OR marsh\* OR bog\* OR fen\* OR “shallow water” OR “wet meadow” OR mangrove\* OR rice\* OR “aquatic plant” OR river\* OR lake\* OR lacus\* OR lagoon\* OR estuar\* OR delta\*) AND (arbusc\* OR mycorrhiza\* OR “AMF” OR “VAM”) AND (effect\* OR respon\* OR grow\* OR acqui\* OR biomass\* OR production\*). The literature search was made and

updated in May 2016–October 2017. The search included articles published between 1900 and 2017, which is the timespan over which most online multidisciplinary databases have available published studies. This search yielded 1354 articles that were subsequently examined for inclusion in the meta-analysis.

The first condition for meta-analysis inclusion was that the plant species used were from wetland habitats, which affiliation was determined in accordance with the wetland indicator status (WIS) of the USA (Lichvar et al. 2012) or, if no classification was found, by means of a search for records of habitat of the species under analysis (this information also was added to the database as a moderator variable; for a complete list of moderator variables, see Table 2). If the plant species had more than one WIS, the strictest was selected for the moderator variable to emphasize the belonging to wetland ecosystems (e.g., an obligate wetland plant is the strictest of all levels, because it implies that the plant is restricted to wetland habitat). The second inclusion condition was that a study had to present a treatment of AMF-inoculated plants (AMF inoculant added to pots or unsterilized field soil with AMF propagules in it) and a control without inoculation (sterile substrate without AMF addition). The response variables used to assess the effects of AMF on their hosts are shown in Table 1. A total of 48 studies (see Online Resource 1) were included, from which 543 entries were obtained (multiple data were obtained from most studies). From each article, operational variables were recorded and they were classified by the kind of plant's attribute response that they estimated (Table 1).

When provided, we also included information regarding fertility, salinity, and water availability treatments as moderator variables of AMF effects that were assessed within each study. Although ideally these moderators should be treated as continuous variables, information provided by the studies was quite heterogeneous, with either categorical approaches to these treatments or by the use of different scales for the moderator variable. As a result, we were unable to use a meta-regression approach, and instead, we assessed these moderator variables as categorical comparisons of nutrient addition (phosphorus and nitrogen addition vs no addition), salinity (application of salt vs non-application), and water saturation in the soil (different levels of water availability) (Table 2). In addition, from each article, we gathered information about symbiont identity, host plant and inoculant characteristics, and timing of experimental procedures. Because we expected these aspects to influence the overall AMF effect upon wetland hosts, we also included this information as moderator variables in our analysis (Table 2).

## Data analysis

With the numerical outcome of each study, a new standardized common metric was calculated (i.e., effect size). This common metric allowed us to estimate overall effects across all studies and to make comparisons among potential moderator variables. To calculate the effect size Hedges' *d*, each study had to provide, either within the text or in tables or figures: the mean values, sample sizes, and standard deviations of any

**Table 1** Response variables considered for the evaluation of the AMF effect on their hosts and the category to which they were assigned (column titles)

Nutrient acquisition	Photosynthesis	Saline stress reduction	Biomass
Phosphorus content and concentration <sup>T,S,R,s,l,g</sup>	Chlorophyll content <sup>T,a,b</sup>	K:Na <sup>S,R</sup>	Dry weight <sup>T,S,R,s,l</sup>
Nitrogen content and concentration <sup>T,S,R,s,l</sup>	Carotenoid content	Soluble sugars content <sup>S,R,l</sup>	Seed production
Potassium uptake and content <sup>T,S,R,s,l</sup>	CO <sub>2</sub> assimilation rate	Starch content <sup>S,R</sup>	Shoot and leaf number
	Transpiration rate	Proline content <sup>S,R</sup>	Bud number
	Stomatal conductance	Free amino acids content <sup>S,R</sup>	Leaf area
	PSII	Water-use efficiency	Root length, volume and area
	NPQ	Water content <sup>S,R,l</sup>	Height
	ETR		Carbon content or concentration <sup>T,S,R</sup>
	Internal CO <sub>2</sub> concentration		Diameter at ground level
			Relative growth rate

*PSII*, actual quantum yield of photosystem II; *NPQ*, non-photochemical quenching; *ETR*, electron transport rate

<sup>T</sup> Total content

<sup>S</sup> In shoot

<sup>R</sup> In root

<sup>s</sup> In stem

<sup>l</sup> In leaf

<sup>g</sup> In grain

<sup>a</sup> Chlorophyll a

<sup>b</sup> Chlorophyll b

**Table 2** Moderator variables selected for the evaluation of the AMF effect on their hosts. Next to each moderator variable name, in parenthesis, the number of articles supporting that variable is shown

Moderator variable	Definition
Plant identity (48)	Taxonomic identity of the plant at species level. Species nomenclatures were updated according to ITIS ( <a href="https://www.itis.gov/">https://www.itis.gov/</a> )
Plant growth habit (48)	Plant growth habit according to United States Department of Agriculture ( <a href="https://www.plants.usda.gov/">https://www.plants.usda.gov/</a> ): tree, forb, or graminoid
Wetland indicator status (41)	Plant species preference to wetland habitat. OBL (obligate = almost always occur in wetlands, 99% occurrence in wetlands), FACW (facultative wetland = usually occur in wetlands, but may occur in non-wetlands, 67–99% occurrence in wetlands), FAC (facultative = occur in wetlands and non-wetlands, 34–66% occurrence in wetlands), FACU (facultative upland = usually occur in non-wetlands, but may occur in wetlands, 1–33% occurrence in wetlands), UPL (upland = almost never occur in wetlands, 1% occurrence in wetlands). We did not obtain UPL data
Inoculum origin (48)	Native (inocula extracted from the natural habitat where study host plant develops). In this revision, in all analyzed articles, this kind of inocula also corresponded to “home” kind of inocula (inocula extracted from study host plant rhizosphere), non-native (inocula that have not developed in the native ecosystem of the study host plant). This could be extracted from a natural habitat or be a stock inocula produced by research laboratories or also a commercial inocula, produced by specialized companies
Inoculum complexity (48)	Multiple or single AMF species inocula
AMF identity (22)	Taxonomic identity of the AMF at species level. Species nomenclatures were updated according to index fungorum ( <a href="http://www.indexfungorum.org/names/names.asp">http://www.indexfungorum.org/names/names.asp</a> ). Taxonomic levels higher than species were registered as reported in the articles. This moderator variable was only analyzed for the monospecific inocula, but in the Online Resources, complete database is provided and there are listed also AMF species present in the multispecific inoculum
P addition (34)	If P was added to the soil or not
N addition (38)	If N was added to the soil or not
Salinity (47)	If salinity treatments were applied or not: salt applied or no salt applied
Water content in the soil (37)	Refers to how much water is contented in the soil pores (measured as soil saturation percentage): saturated (100%), field capacity (70–90%), below field capacity (< 70%), dry (< 25%), field capacity to dry (change in water regime from field capacity to dry during experiment = watering decrease), dry to field capacity (change in water regime from dry to field capacity during experiment = watering increase)
Mycorrhiza development time extended (48)	If an association establishment period was allowed or not, before other treatments (e.g., fertility, salinity, watering) were applied: development time extended (association establishment period was allowed, before other treatments were applied), no development time extended (mycorrhizal inoculation and other treatments were applied at the same time) or single treatment (mycorrhizal inoculation was the only treatment applied)
Final harvest (46)	Number of days between the planting and the final harvest of the plants

plant performance response variable from each of the two contrasting effect categories: the control (without AMF inoculation) and the treatment (with AMF inoculation) (see Gurevitch and Hedges 2001 for detailed calculations and equations). When values only were provided in figures, we obtained the exact data using the software Datathief II (B. Tummers, <http://www.datathief.org>). Positive Hedges' *d* values imply positive AMF effects on the performance of their host plant, whereas negative Hedges' *d* values imply the opposite, a negative effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on host performance.

We used mixed-effects models with fixed (see moderators in Table 2) and random effects to account for differences across studies, assuming they do not share a common mean effect, but recognizing that there is random variation among studies in addition to within-study sampling variation (Borenstein et al. 2009). Because most studies provided more than one output measure of host response to the presence or

absence of AMF, we performed hierarchical mixed-effects meta-analyses (Rossetti et al. 2017). These models incorporate the hierarchical structure of the data that results from including multiple observations (i.e., effect sizes) from the same study which violates the assumption that effect sizes are independent. Thus, we included a publication-level random effect as a nesting factor to consider this dependency of multiple outcomes within a study (Tuck et al. 2014; Rossetti et al. 2017).

Heterogeneity of effect sizes was assessed with *Q* statistics, which are weighted sums of squares tested against a chi-square distribution (Borenstein et al. 2009). Specifically, we examined the *p* values of  $Q_{\text{Total}}$ , which describe the overall heterogeneity among all effect sizes included in the review, without any categorization, and also the *p* values of  $Q_{\text{M}}$  statistics that describe the variation in effect sizes that can be attributed to differences among categories of each predictor variable (i.e., fixed effects) in the model (Table 2). Effect sizes were considered significantly different from zero if their bias-corrected bootstrap at 95%

confidence intervals (CI) did not include zero (Borenstein et al. 2009). All analyses were conducted in the R environment using the metafor package (Viechtbauer 2010; R Core Team 2015).

An intrinsic problem in any systematic quantitative review is the possibility of publication bias, i.e., studies showing significant results have a higher probability of being published. Evidence of potential publication bias in our dataset was explored with Kendall's rank correlations of effect size and standard error across the studies (Begg 1994). Significant  $p$  values indicate potential publication bias, whereby studies with small sample size (large standard errors) are only published if they show large effect sizes. Also, we calculated Rosenthal's fail-safe number, which estimates the number of non-significant, unpublished studies that need to be added to a meta-analysis to change its overall results from significant to non-significant. If the fail-safe number is larger than  $5n + 10$ , where  $n$  is the original number of effects included in the meta-analysis (Rothstein et al. 2005), then the overall results are robust, regardless of the presence of publication bias.

## Results

### Overview

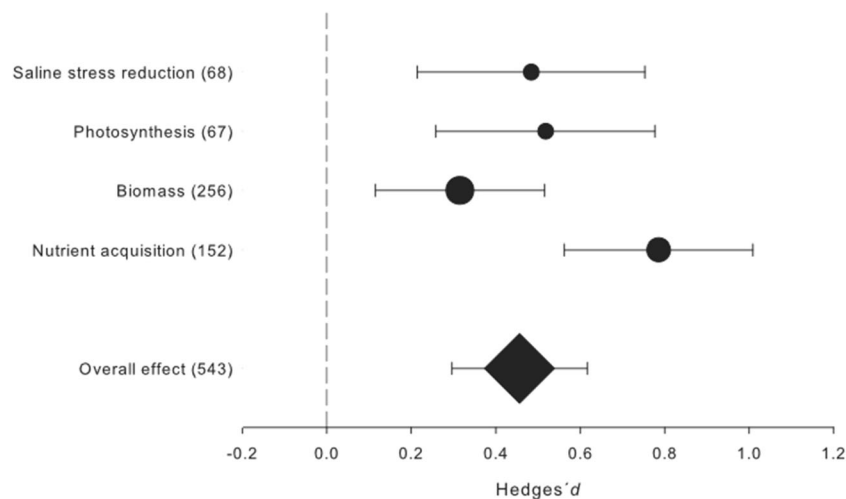
The overall effect of AMF on wetland plants was positive and significantly different from zero in accordance with the 95% CI ( $df = 542$ ; Hedges'  $d = 0.4556$ ; 95% BC CI, 0.2634 to 0.6479; Fig. 1). This result implies that the presence of AMF, on average, increases the overall performance of wetland plants in pot experiments. There was, however, significant heterogeneity among effect sizes across the studies ( $Q_{\text{Total}} = 2220.71$ ;  $df = 542$ ;  $p < 0.0001$ ), implying differential responses of wetland plants to

AMF inoculation. Therefore, we subsequently assessed the relative effects of the kind of plant attribute with which the AMF effect was estimated, on the direction and magnitude of this effect. After that, we assessed the relative effects of certain moderator variables of interest.

The rank correlation test between effect sizes and standard error was significant (Kendall's tau = 0.144;  $p < 0.01$ ), implying the potential of publication bias in our database. That is, the studies we incorporated into our meta-analysis may be a biased sample of the entire research on this subject and might represent only research that had significant results and thereby was likely to be published. Nevertheless, the calculated fail-safe number (74006) was much larger than  $5n + 10$  ( $5 \times 543 + 10 = 2725$ ), which supports that our results are robust and conclusive, despite the presence of publication bias in the dataset (Rothstein et al. 2005).

### The effect of AMF reflected in different kinds of plant attributes

Of the data included in the meta-analysis, 47.2% originates from biomass production attributes, 28% from nutrient acquisition, 12.5% from saline stress reduction, and 12.3% from photosynthetic activity attributes. The effect of the AMF on their hosts differs depending on the kind of plant attribute used to evaluate it. Differences were observed among the different kinds of plant attributes analyzed in the present study ( $Q_M = 40.16$ ;  $df = 3$ ;  $p < 0.0001$ ). The variables that showed the greatest effects of AMF on their hosts were those grouped in nutrient acquisition, followed by the photosynthetic activity, saline stress reduction, and finally biomass production attributes (Fig. 1).



**Fig. 1** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals for the overall effect (black diamond,  $N = 543$ ) and weighted mean effect sizes of the four different plant attributes used to estimate the overall effect of the AMF on their hosts. Sample sizes for each category are shown in parentheses. The size of each dot representing each

mean effect size is proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero. Non-overlapping confidence intervals among plant attributes' effect sizes imply significant differences among them

## Host plant characteristics

A total of 32 plant species are included in this meta-analysis. Of the published data included, 36% originates from experiments with species of agricultural interest (27.6% of rice, *Oryza sativa*, and 8.28% of sorghum, *Sorghum bicolor*) and the remaining from wild species: 5.3% of the data corresponds to tree species, 21.6% to herbaceous plants, and 73.1% to graminoid plants. With respect to the preference of the plant species used in the experiments for the wetland habitat (represented by Wetland Indicator Status), 38.9% were cataloged as obligate, 16.4% as facultative wetland plants, 6.1% as facultative, and 13.8% as facultative upland, and for the remaining percentage, no classification was found, or it did not apply because the plant was identified only at genus level.

Significant differences were observed among the plant response magnitudes to AMF inoculation according to the host taxonomic identity ( $Q_M = 73.0764$ ;  $df = 31$ ;  $p < 0.0001$ ). This means that certain plant species had strong and positive performance responses when inoculated with AMF (e.g., *Leersia hexandra*, *Strophostyles helvola*, *Oryza sativa*), while others did not show significant changes (e.g., *Tripolium*, *Panicum*, *Sonneratia apetala*) (Fig. 2). The complete list of hosts species is given in Online Resource 2. Host preference for wetland habitat also determines the response of the species to inoculation with AMF ( $Q_M = 14.0503$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0028$ ; Fig. 2), with the greatest effect of the fungi being observed in the facultative wetland species, followed by the facultative upland and, to a lesser degree, the obligate species. In contrast, the host plants with facultative status showed no significant effects. Regarding the host growth habit, graminoid plants showed a significant effect of AMF, but there are no significant differences between the three

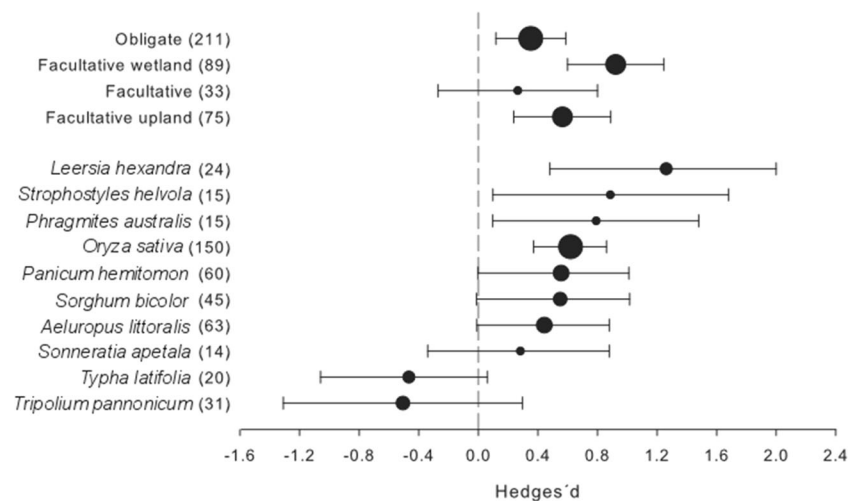
groups ( $Q_M = 5$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.0821$ ; figure provided in Online Resource 3).

## Origin and complexity of AMF inoculant and AMF identity

Of the data included in the meta-analysis, 52.7% originates from experiments in which the inoculation was carried out with a consortium of AMF species and the remaining percentage with only one species (monospecific inoculum). A total of 44% of the data were obtained from native inoculant and the remaining from non-native inoculant. To learn whether the AMF taxonomic identity influences their effect on the plants associated with them, we analyzed the monospecific inoculant. Results indicate that plants did not show different performance responses depending on the identity of their associated fungi ( $Q_M = 12.65$ ;  $df = 7$ ;  $P = 0.0812$ ) (Fig. 3). No differences were observed in the magnitude of the effects with respect to the complexity of the inoculum, i.e., using one species versus a consortium of AMF species to inoculate the plants ( $Q_M = 1.89$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.1628$ ). Regardless of the complexity of the inoculant, the overall effect on hosts was positive and significant (Fig. 4). There were no differences in relation to the origin of the inoculum ( $Q_M = 1.77$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.1828$ ); regardless of the origin of the inoculant, the overall effect on the host is positive and significant (Fig. 4).

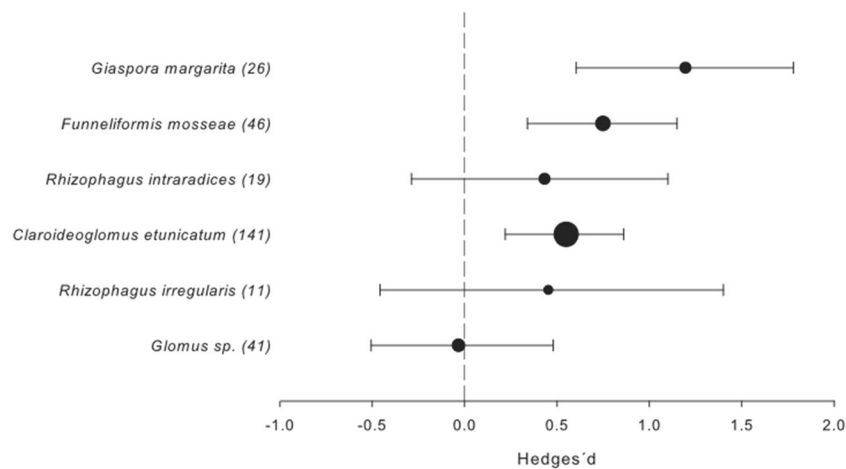
## Nutrient addition

More than a half of the information corresponded to experiments that included nutrient addition to the substrate (61.1% with N and 54.3% with P). Significant differences were observed in the



**Fig. 2** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of the different included hosts and their wetland indicator status (WIS; obligate, facultative wetland, facultative, and facultative upland). Sample sizes for each category are shown in parentheses. Figure only shows host plant species with sample sizes > 10. The size of each dot representing each mean effect size is proportional to its weight or

contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero. Non-overlapping confidence intervals among host plants' and WIS' effect sizes imply significant differences among them



**Fig. 3** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of different AMF species used in monospecific inoculum. Sample sizes for each category are shown in parentheses. Figure only shows AMF species with sample sizes > 10. The size of each dot

representing each mean effect size is proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero

effects of AMF depending on whether P was added or not in the experiments ( $Q_M = 22.24$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.0001$ ). When P was not added, the effect of the AMF on their hosts was much greater than in experiments that added P (Fig. 5), but regardless of the condition (addition or non-addition), the overall effect on the host is positive and significant. A similar situation can be observed for the addition of N: when it is not added, the effects of the AMF on the performance of the plant tend to be greater than with the addition of N, but these differences were not significant ( $Q_M = 0.5186$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.4714$ ; Fig. 5).

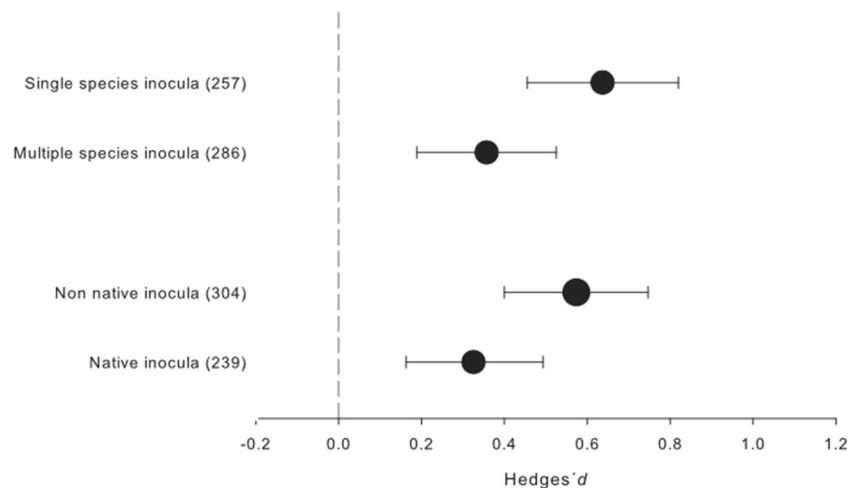
### Water availability and salinity in the substrate

From the analyzed data, 18.9% of the data corresponded to salt addition treatments and 78.5% to absence of salt addition. Regarding water availability in the soil, 11% corresponded to flood treatments, 36.2% to field capacity, 35.7% to irrigation

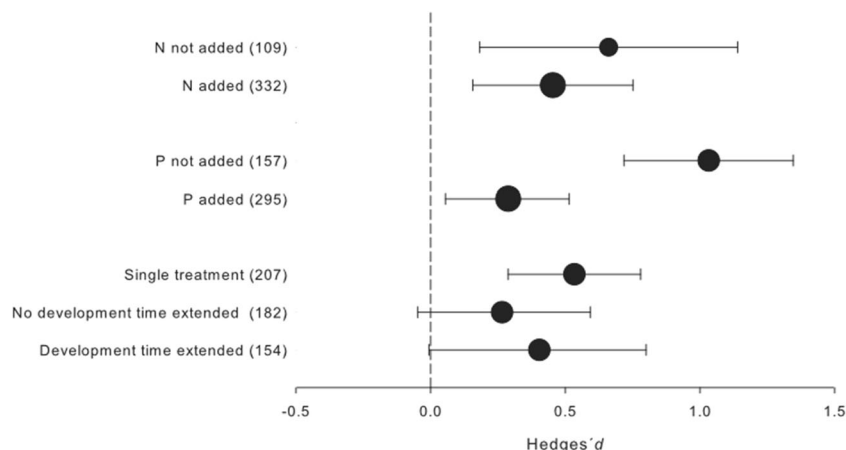
below field capacity, 2.3% to a dry treatment, and a total of 4% to change of field capacity to dry and from dry to field capacity.

Regarding salinity treatments, we found that AMF, either with or without salt application to pots, exert positive and significant effects on their hosts. No significant differences were observed between salt application or non-application conditions ( $Q_M = 0.1428$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.7055$ ; Fig. 6). The levels of water availability in the substrate differentially influenced the effect of AMF on their plant hosts ( $Q_M = 57.35$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0.0001$ ; Fig. 6). The treatments that positively and significantly influenced the effect of AMF on their hosts were flooding (100% saturation), irrigation below field capacity (69–25% saturation), and the change of field capacity to dry (change of 70–90% to <25% saturation). The highest mean AMF effect on their hosts was related to below field capacity water availability, followed by the treatments of “change from field capacity to dry” and finally saturated (Fig. 6).

**Fig. 4** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of different inoculum origins (native and non-native) and complexities (multiple or single species). Sample sizes for each category are shown in parentheses. The size of each dot representing each mean effect size is proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero







**Fig. 5** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of different fertilization treatments (P and N added and not added) and promotion of inoculation period (promoted, not promoted, or single treatment). Sample sizes for each category are shown in parentheses. The size of each dot representing each mean effect size is

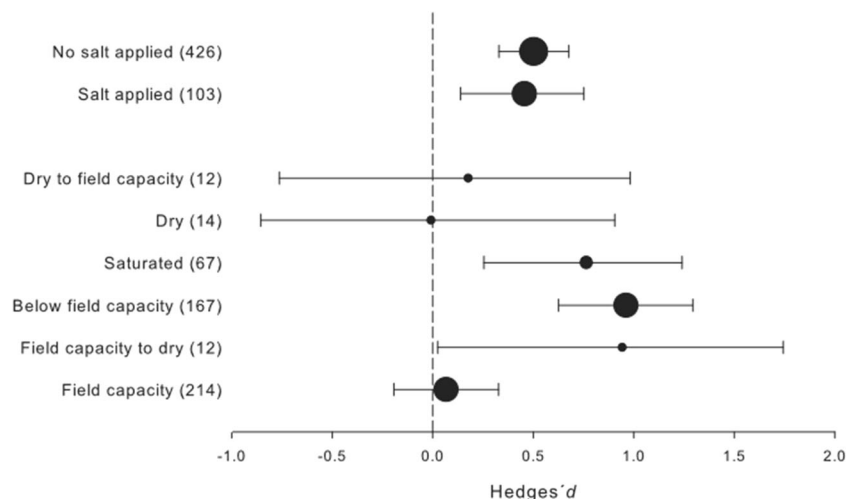
proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d=0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero. Similarly, non-overlapping confidence intervals among pot experiments manipulating P' effect sizes imply significant differences among them

### Mycorrhiza development time extended and time of final harvest

A total of 61.9% of the data originated from studies that included additional treatments besides inoculation with AMF, and the remainder originated from studies where AMF inoculation was the only treatment applied. 28.4% of the data were obtained from experiments in which an inoculation time was provided prior to the application of other treatments and 33.5% from experiments where the inoculation was applied at the same time as the other treatments. Duration of each of the different experiments registered in the literature differed considerably, ranging from 7 to 504 days ( $109.1 \pm 22.43$ ),

with 84 days being the most recurrent experiment duration used in 6 articles of the total 48 analyzed.

Regarding the inclusion of an inoculation period prior to the application of the other treatments (e.g., fertility, flooding, or salinity), significant effects were found only for AMF inoculation as the single treatment applied (Fig. 5), but the effects were not significantly different between the three levels of this category ( $Q_M = 1.29$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.5237$ ) (Fig. 5). The results of the meta-regression with log-transformed time of final harvest as the independent variable indicated that no significant relationship exists between the harvest time and the effect of AMF on their wetland hosts ( $Q_M = 0.0265$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.9706$ ; Online Resource 3).



**Fig. 6** Weighted mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of different salinity treatments (salt added and not added) and water availability in the substrate resulting from irrigation treatments (dry, saturated, field capacity, below field capacity, dry to field capacity, and field capacity to dry). Sample sizes for each category are shown in parentheses. The size of each dot representing each mean effect size is

proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d=0$ . When confidence intervals overlap zero, the effect sizes are not significantly different from zero. Similarly, non-overlapping confidence intervals among pot experiments manipulating salinity's and irrigation treatments' effect sizes imply significant differences among them

## Discussion

Wetland habitat is unlike any land habitat, given that the organisms that develop there are exposed to specific environmental problems deriving from water saturation of the substrate (Moore 2006). This saturation may be permanent or periodic, with the soil full of water in the wet season but dry in the dry season (Tiner 1991). Fluctuation in water levels implies that wetland organisms must be able to deal with both dry and wet conditions (Moore 2006). The presence of spores, extra-radical mycelium, and root colonization by AMF in wetland plants has been reported on numerous occasions (Ipsilantis and Sylvia 2007; Radhika and Rodrigues 2007; Harner et al. 2011; Wang et al. 2015). The results of our meta-analysis of pot assays suggest that AMF are not only capable of surviving in wetland conditions, but they also are functional and beneficial symbionts for the plants that establish in these ecosystems.

According to this meta-analysis, the benefit delivered by AMF to their wetland hosts can be observed in tissue nutrient content, biomass production, photosynthesis, and saline stress relief attributes, and it reflects differentially depending on the kind of attribute selected to evaluate it. According to the analyzed data, nutrient content could be the most reliable attribute for evaluating the response of plants to mycorrhizal inoculation; ultimately, nutrient acquisition is the core benefit that plants receive from associating with AMF (Smith and Read 2008). In experiment chambers, it has been observed that AMF can deliver up to 80% of P and 42% of N in the plant (Marschner and Dell 1994; Cuenca 2015). According to our results, the overall degree of benefit provided by AMF to their wetland hosts in pot assays depends on the identity of the host plant, the P addition, and water availability in the soil where both symbionts develop.

### Identity of the symbionts

As it has been registered for upland plants (Jun and Allen 1991), the identity of the wetland host plant in pot studies determines the degree of benefit that can be observed in the inoculated plants. Different plant and AMF species differ in their capacity to acquire and deliver nutrients and carbon to their symbiotic partner (Johnson 2010). This, along with aspects like root structure (e.g., suberin molecules that impede fungal colonization or root volume occupied by aerenchyma that could reduce cortex spaces for AMF establishment but which on the other hand, under flooding could deliver more oxygen to the rhizosphere) or mycorrhizal dependency, makes plant response to AMF inoculation be host identity dependent. This differential effect apparently is not dependent on plant growth habit but is dependent on their preference for wetland habitat.

Wetland plants are classified according to their frequency of occurrence in wetland conditions, which has been reported to be influenced by soil redox potential and the ability of these species to maintain an oxygenated root environment (Reddy and DeLaune 2008). Regarding the preference of different plant species for the wetland environment, among the indicators influencing the AMF effect, the highest significant effect was registered for the facultative wetland species and the facultative upland, while the lowest was for the obligate species. This could suggest a difference regarding the mycorrhizal dependency or precisely the flood conditions they must withstand and under which they are found with greatest frequency. For example, if facultative species (which receive the greatest positive effect of AMF) tolerate flooding to a lesser degree than a wetland obligate plant, these are found less frequently in permanently flooded soils, which also are more adverse for the AMF than soils flooded with less frequency. These relationships require further examination because it has been noted that the categories of the wetland indicator status fail in their correlation with the taxonomy of the plants (Lichvar et al. 2012). Nevertheless, these categories which are useful for multiple purposes (such as delimitation, evaluation, mitigation, and restoration of habitats), besides helping us to delimit this study, allow us to emphasize that the plant species restricted to the wetland environment (obligate wetland) are benefited consistently by establishing the arbuscular mycorrhizal association. This highlights the potential importance of the mycorrhizal association for plants establishing in the strictest wetlands.

As different plant species differ in their capacity to acquire and deliver their symbiotic fee (Johnson 2010) AMF also differ in that capacity and in their competitive ability for colonizing roots (Jansa et al. 2008). Thus, the effect that plants receive from AMF can be fungus identity dependent. Unexpectedly, AMF identity of the monospecific inoculant did not show a significant influence on the magnitude of the mycorrhiza effect and neither were differences in the effect observed depending on the origin of the inoculant. This also was contrary to what was expected, considering that different species of plants and AMF have adapted to their environment and are thus optimized for working together (Rúa et al. 2016). This lack of taxonomic identity and origin influence in our meta-analysis may indicate the plasticity of the fungi to adapt to different environmental conditions. Nonetheless, we must keep in mind that the AMF identity moderator variable only accounted for 48% of the total data information (monospecific inoculant), so it is possible that this result could change with a greater number of observations or under field conditions.

Regarding functional complementarity, there exists a greater possibility of complementing root functions or having a wider capacity for resource exploitation with a consortium of AMF species, rather than with only one species (Koide 2000). The results of the present meta-analysis, however,

show that there is no difference in the AMF effect, whether it is generated by one species or by a consortium of AMF. It is feasible that plants have not shown the differential benefit of having more than one AMF species (with different survival and nutrient and water acquisition/delivery strategies) in their rhizosphere, because most analyzed pot studies (except water availability levels in Miller and Sharitz 2000) maintained their treatments at relatively constant levels from the beginning to the end of the assay (e.g., salinity or flooding). Thus, there likely were no different niches to occupy in the restricted pot environment. This does not mean that inoculum complexity is not important in natural wetland systems; it probably is the opposite situation because wetlands are very dynamic ecosystems (Moore 2006). Associating with fungi that possess different hypoxia, drought, or salinity tolerance capacities is likely the best strategy to maintain the benefits of the association functioning in seasonally fluctuating soil conditions (Abbott and Gazey 1994; Pringle and Bever 2002), representing a strategy for buffering against change (Jansa et al. 2008). As will be discussed further, AMF are capable of tolerating and delivering benefits to their wetland host under varying stressful soil conditions that are common in wetland ecosystems.

Pot assays that aim to find optimal AMF for wetland reforestation and remediation should take this experimental issue into account. Our results show that in pot assays, the overall effects of AMF on their wetland host do not depend on the identity, origin, or complexity of the inoculant, but that could be because of the controlled conditions of pot experiments that do not necessarily mimic the conditions under which the symbionts develop in nature (Allen 1996) and do not allow us to observe a differential effect regarding the origin or the complexity of the mycorrhizal inoculum.

### Nutrient addition

Growth depression of hosts has been reported as result of high P in the substrate, which may arise from the demand for carbon compounds exceeding nutrient delivery by AMF (Janos 2007). Plants growing in wetlands are considered efficient with respect to their use of nutrients, given that these are not very abundant in a natural form (e.g., Small 1972; Rejmánková 2005). Our results show, however, that even when wetland plants receive P fertilization, they continue receiving significant benefits from their associated AMF. Nevertheless, as with land plants, the benefit is greatest without the addition of P. This result, although requiring detailed examination (e.g., mycorrhizal dependency assays), highlights the relevance of arbuscular mycorrhizas for wetland plants. In the case of N, contrary to expectation, the addition (if sufficient N is available, photosynthesis is not restricted nor is the carbon delivery to AMF; Johnson 2010; Johnson et al. 2015) or non-addition of this element (low N could restrict mycorrhizal benefits; Johnson 2010; Johnson et al. 2015) does

not appear to determine its effect. In other words, the effect is positive, regardless of the addition of N. Nitrogen addition effects could be obscured by the driving force of P, the main benefit of AM symbiosis, because despite added N, P availability would determine if symbiosis tended to be parasitic (high P) or mutualistic (low P), or if N was not added, P availability would determine if the symbiosis tended to be commensal (high P) or a limited mutualism (low P). Our moderator variable addition versus non-addition of N and P is not sensitive enough to determine with certainty if the lack of N influence is a consequence of P and N stoichiometry.

### Water availability and salinity in the substrate

Water saturation of the substrate is the most determinant force for biological communities inhabiting wetlands (Cowardin et al. 1979), and arbuscular mycorrhizal association provides no exception. Regarding the water availability levels examined in the present study, the largest effect of AMF on their hosts was observed in below field capacity water availability. Even for the 100% saturation (equivalent to flooding), however, significant benefits were found. In the same way that plants established in wetlands have adapted to survive under flooded conditions, AMF must possess strategies that allow them to establish and develop in these environments. In plant species, such adaptations include the use of two kind of strategies: (i) anatomical: the risk of suffocation is minimized by internal routes of impediment-free transport consisting of a continuous plant tissue (aerenchyma) which contains enlarged spaces of gas (Evans 2003); (ii) metabolic: under severe conditions of oxygen deficiency, some plants are capable of respiration through anaerobic fermentation (Evans 2003; Reddy and DeLaune 2008).

In the case of AMF, they might be able to use three types of adaptations. First, they may have low oxygen requirements (Helgason and Fitter 2009; Le Tacon et al. 1983). Second, they may have a capacity to remain quiescent in the absence of oxygen and to recover their activity once the environment is oxygenated. Germination and hyphal growth are affected by flooding, but these effects may be reversible (Le Tacon et al. 1983). In this sense, the fluctuation of flooding in some wetlands could also be crucial for the survival of susceptible AMF species in such environments. If so, the spores with greatest probability of germinating and colonizing plants are those that are produced in the low tide seasons when there is the most oxygen in the substrate. Third, AMF may be able to cluster in the oxygenated rhizosphere of their hosts. The presence of aerenchyma in plant tissues has a secondary effect that involves leakage of oxygen from roots into the surrounding substrate, a process called “oxygen radial loss” (Armstrong et al. 1991; Brune et al. 2000). Oxygen radial loss can become the main source of oxygen supply in flooded soils (Stepniowski and Glinski 1988). The leaked oxygen from

the roots of wetland plants allows aerobic organisms to prosper in this particular environment, at least temporarily, by providing them with an oxygenated space in the rhizosphere (Brune et al. 2000; Evans 2003; Lai et al. 2012). It has been proposed that the radial loss of oxygen also favors the development of AMF around roots (Brown and Bledsoe 1996). In addition to the three types of adaptations listed, one aspect that has been poorly explored is the acquisition of oxygen directly from the aerenchyma of hosts. The presence of structures pertaining to AMF has been reported in the aerenchyma of salt marsh plants (Brown and Bledsoe 1996).

Stevens et al. (2011) support that flooding of the soil can inhibit the development of AMF in some emergent wetland species under certain conditions, but this is not always the case and arbuscular mycorrhizal associations can establish in flooded soils. The results of our meta-analysis support to that conclusion and allow us to assert that, in general, AMF deliver benefits to their hosts even under flooded conditions. Thus, although there may be species of AMF that tend to act as parasites during flooding, they generally function as mutualists. The premise that AMF act as parasites in wetlands arises from the inverse relationship between root colonization and spore density in field soils with the level or permanence of flooding (Anderson et al. 1984; D'Souza 2016). It is important to emphasize, however, that a low level of root colonization does not necessarily imply low functionality, and similarly for AMF spore density (Mosse 1981). Most mutualisms are vulnerable to cheating by some of the symbionts, and some symbionts will be ineffective in carrying out their function (Helgason and Fitter 2009) which may lead to parasitism on some occasions, but the experimental tests that have been carried out to date show that the association with AMF is of benefit to wetland plants under different conditions of flooding, P fertility, and salinity.

Coastal wetlands are highly variable systems not only with respect to oxygen availability, but also to salinity. Unfortunately, we were not able to obtain enough suitable quantitative data on substrate salinity to examine its influence on the overall effect of AMF on their hosts. Different studies that applied salt treatments were conducted under dissimilar experimental conditions, making salinity a very heterogeneous variable to analyze without a larger number of observations. Nonetheless, our results show that AMF overall effect is positive and significant, either under non-saline conditions or under saline conditions. On the other hand, we found that AMF do significantly alleviate saline stress in their wetland hosts, as has been found for upland plants (Chandrasekaran et al. 2014). Little is known of the combined effect of this variable with flooding because its relationship is complex, depending on the levels of both variables and on texture and filtration in the substrate (Lugo and Snedaker 1974; Odum et al. 1985; Feller and Sitnik 1996; Pennings et al. 2005; Moreno-Casasola et al. 2006), but it likely is a relevant factor affecting the symbiosis, and it needs further exploration.

## Timing of experimental procedures

Regarding the timing of experimental procedures, contrary to expectations, an extended mycorrhiza development time and extended time of the final harvest did not show significant influences on the overall effect of AMF upon wetland hosts in pot assays. Nevertheless, we did observe that positive effects were consistently obtained when inoculation was the only treatment. This suggests that in the pot assays without further pot environment variability, arbuscular mycorrhizal association is free of impediments to functioning, but when other treatments are applied, the effect that AMF exert on their hosts can vary and even diminish. Our results suggest that in pot studies, it is irrelevant if association already was established or if it must establish under complex environmental conditions. Ultimately, in natural conditions, the mycorrhizal association must establish under many soil conditions, stressful or not for the fungi (Brundrett 1991). This result also suggests that allowing a mycorrhiza development time before application of experimental treatments is unnecessary, which could help to shorten experiments.

## Conclusion

This meta-analysis not only synthesizes the relationship of AMF with plant species found in wetlands in pot assays, but also highlights the importance of arbuscular mycorrhizas for the plants that establish in these ecosystems. AMF are able to benefit their hosts under diverse conditions of water availability, nitrogen and phosphorus fertility, and salinity. They deliver improvements in nutrient acquisition, photosynthetic activity, biomass generation, and saline stress reduction with the magnitude of effects depending upon host identity as well as phosphorus addition and water availability (the defining wetland condition). Previously, it had been established that AMF represent an integral part of wetland ecosystems (Khan 2004), and now, we know by synthesizing the results of the pot studies carried out to date that AMF actually may be of comparable importance to wetland plants as they are to terrestrial plants.

**Funding information** To Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México and to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

R.A. is a researcher of CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) supported by grants PIP 2015-0371 and PICT 2016-0764.

To the projects:

Enseñanza de las metodologías para establecer las bases ecológicas de la restauración y conservación de humedales costeros PAPIME-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la enseñanza), PE204012.

Diversidad vegetal y fúngica del sistema lagunar de la Carbonera, Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la costa norte de Yucatán

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad), JF078.

Bases metodológicas para la restauración ecológica de ecosistemas costeros: de las dunas a los humedales PAPIIME-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la enseñanza), PE207216.

Consideraciones bio-ecológicas para establecer zonas prioritarias para la conservación de la biodiversidad costera de Yucatán PAPIIT-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica), IN219515

Diversidad funcional y diversidad taxonómica de la comunidad de peces que habita en el sistema de humedales de la costa norte de Yucatán PAPIIT-DGAPA (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica), IN220318

## References

- Abbott LK, Gazey C (1994) An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant Soil* 159:69–78
- Abdelhalim TS et al (2013) Species composition and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in White Nile state, Central Sudan. *Arch Agron Soil Sci*. <https://doi.org/10.1080/03650340.2013.793453>
- Aggarwal A et al (2012) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of salinity stress. *J Appl Nat Sci* 4(1):144–155
- Allen MF (1996) The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycol Res* 100(7):769–782
- An GH, Miyakawa S, Kawahara A, Osaki M, Ezawa T (2008) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated with pioneer grass species *Miscanthus sinensis* in acid sulfate soils: habitat segregation along pH gradients. *Soil Sci Plant Nutr* 54(4): 517–528
- Anderson RC, Liberta AE, Dickman LA (1984) Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia* 64:111–117
- Armstrong W, Justin SHFW, Beckett PM, Lythe S (1991) Root adaptation to soil waterlogging. *Aquat Bot* 39:57–73
- Asghari H. R. (2004) Effects of arbuscular-mycorrhizal fungal colonization on management of saline lands. PhD Thesis. School of Earth and Environmental Sciences, The University of Adelaide South Australia. 198 pp.
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42
- Begg CB (1994) Publication bias. In: Cooper H, Hedges LV (eds) *The handbook of research synthesis*. Russell Sage Foundation, New York, NY, pp 399–409
- Bohrer KE, Frese CF, Amon JP (2004) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza* 14:329–337
- Borenstein M et al (2009) *Introduction to meta-analysis*. John Wiley & Sons Ltd., West Sussex, UK
- Brown AM, Bledsoe C (1996) Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte. *J Ecol* 84(5): 703–715
- Brundrett M (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Begon M, Fitter AH, Macfadyen A (eds.) *Advances in ecological research* Vol 21, pp 171–313
- Brune A, Frenzel P, Cypionka H (2000) Life at the oxic-anoxic interface: microbial activities and adaptations. *FEMS Microbiol Rev* 24:691–710
- Caravaca F et al (2004) Effect of mycorrhizal inoculation on nutrient acquisition, gas exchange, and nitrate reductase activity of two Mediterranean-autochthonous shrub species under drought stress. *J Plant Nutr* 27(1):57–74
- Carvalho LM, Caçador I, Martins-Loução MA (2001) Temporal and spatial variation of arbuscular mycorrhizas in salt marsh plants of the Tagus estuary (Portugal). *Mycorrhiza* 11:303–309
- Carvalho LM et al (2003) Effects of salinity and flooding on the infectivity of salt marsh arbuscular mycorrhizal fungi in *Aster tripolium* L. *Biol Fertil Soils* 38:137–143
- Chandrasekaran M et al (2014) A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress. *Mycorrhiza* 24:611–625
- Clark RB, Zeto SK (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *J Plant Nutr* 23(7):867–902
- Cornwell WK, Bedford BL, Chapin CT (2001) Occurrence of arbuscular mycorrhizal Fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *Am J Bot* 88(10):1824–1829
- Cowardin LM et al. (1979). *Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States*. USFWS / OBS-79/31
- Cuenca G (2015) *Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)
- D’Souza J (2016) Arbuscular mycorrhizal diversity from mangroves: a review. In: Pagano MC (ed) *Recent advances on mycorrhizal fungi*. Springer International Publishing, Switzerland, pp 109–116
- de Andrade SAL, Domingues AP Jr, Mazzafera P (2015) Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress. *Chemosphere* 134:141–149
- de Battista J (2005) Neotyphodium research and application: current trends in South America. In: Roberts C, West CP, Spiers D (eds) *Neotyphodium in cool-season grasses*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, pp 65–71
- Dhillon SS (1992) Host-endophyte specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Oryza sativa* L. at the pre-transplant stage in low or high phosphorus soil. *Soil Biol Biochem* 24(5): 405–411
- Driver CH II (1950) A morphological study of the mycorrhizae on certain southern hardwood tree species of the Georgia Piedmont. M.S. thesis. University of Georgia Athens
- Dunham RM, Ray AM, Inouye RS (2003) Growth, physiology, and chemistry of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Typha latifolia* seedlings. *Wetlands* 23(4):890–896
- Evans DE (2003) Aerenchyma formation. *New Phytol* 161:35–49
- Evelin H, Kapoor R, Giri B (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann Bot* 104(7):1263–1280
- Feller I, Sitnik M (1996) *Mangrove ecology: a manual for a field course*. In: A field manual focused on the biocomplexity on mangrove ecosystems. Smithsonian Institution, Washington
- Fraccaro de Marins J, Carrenho R, Thomaz SM (2009) Occurrence and coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate fungi in aquatic macrophytes in a tropical river–floodplain system. *Aquat Bot* 91:13–19
- Gupta N, Bihari KM, Sengupta I (2016) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different salinity of mangrove ecosystem of Odisha. *India Adv Plants Agric Res* 3(1):00085
- Gurevitch J, Hedges LV (2001) Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) *Design and analysis of ecological experiments*, 2nd edn. Oxford University Press, New York, NY, pp 378–398
- Hajiboland R, Dashtebani F, Aliasgharzad N (2015) Physiological responses of halophytic C4 grass *Aeluropus litoralis* to salinity and arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Photosynthetica* 53(4): 572–584
- Hammer EC et al (2011) Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. *Mycorrhiza* 21:117–129

- Harner MJ et al (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi on developing islands within a dynamic river floodplain: an investigation across successional gradients and soil depth. *Aquat Sci* 73:35–42
- Helgason T, Fitter AH (2009) Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (phylum Glomeromycota). *J Exp Bot* 60(9):2465–2480. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp144>
- Hetrick BAD (1991) Mycorrhizas and root architecture. *Experientia* 47: 355–362
- Hogarth PJ (2010) The biology of mangrove and seagrasses. Oxford University Press, Oxford
- Horton TR, van der Heijden MGA (2012) The role of symbioses in seedling establishment and survival. In: Leck MA, Parker VT (eds) *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge
- Ipsilantis I, Sylvia DM (2007) Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Appl Soil Ecol* 35:261–271
- Jackson MB, Armstrong W (1999) Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol* 1:274–287
- Janos D (2007) Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17:75–91
- Jansa J, Smith FA, Smith SE (2008) Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytol* 177:779–789
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185: 631–647
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytol* 135:575–585
- Johnson NC et al (2006) From Lilliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *BioScience* 56(11):889–900
- Johnson NC et al (2015) Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum. *New Phytol* 205:1473–1484
- Johnson-Green PC, Kenkel NC, Booth T (1995) The distribution and phenology of arbuscular mycorrhizae along an inland salinity gradient. *Can J Bot* 73(9):1318–1327
- Jun DJ, Allen E (1991) Physiological responses of 6 wheatgrass cultivars to mycorrhizae. *J Range Manag* 44(4):336–341
- Juniper S, Abbott L (1993) Review vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza* 4:45–57
- Juniper S, Abbott L (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16:371–379
- Karagiannidis N, Nikolaou N, Ipsilantis I, Zioziou E (2007) Effects of different N fertilizers on the activity of *Glomus mosseae* and on grapevine nutrition and berry composition. *Mycorrhiza* 18:43–50
- Kent DM (2001) *Applied wetlands science and technology* 2nd ed. CRC Press LLC, Boca Raton
- Khan AH (1988) Mycorrhizal status of some Bangladesh soils and the effect of indigenous VA-mycorrhizal fungi on the growth of rice plants. *Bangladesh J Bot* 17(1):49–56
- Khan A (2004) Mycotrophy and its significance in wetland ecology and wetland. In: Wong MH. *Wetlands ecosystems in Asia*, pp 95–114
- Kim CK, Weber DJ (1985) Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant Soil* 83:207–214
- Koide RT (2000) Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 147:233–235
- Koricheva J, Gurevitch J, Mengerson K (2013) *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton
- Krishna KR (2005) *Mycorrhizas: a molecular analysis*. Science Publishers, Inc, New York
- Kumar T, Ghose M (2008) Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetl Ecol Manag* 16:471–483
- Lai W et al (2012) Radial oxygen loss, photosynthesis, and nutrient removal of 35 wetland plants. *Ecol Eng* 39:24–30
- Lambert DH, Baker HC (1980) Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. *New Phytol* 85:513–520
- Le Tacon F et al (1983) Spore germination and hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae* (Gerdemann and Trappe), under decreased oxygen and increased carbon dioxide concentrations. *Can J Microbiol* 29:1280–1285
- Lichvar RW, Melvin NC, Butterwick ML, Kirchner N (2012) National wetland plant list indicator rating definitions. <https://www.fws.gov/wetlands/documents/national-wetland-plant-list-indicator-rating-definitions.pdf>. Accessed 15 November 2017
- Lingua G et al (2015) Effect of arbuscular mycorrhizal and bacterial inoculant on nitrate concentration in mesocosms simulating a wastewater treatment system relying on phytodepuration. *Environ Sci Pollut Res* 22:18616–18625
- Liu ZL et al (2013) Differences in the arbuscular mycorrhizal fungi-improved rice resistance to low temperature at two N levels: aspects of N and C metabolism on the plant side. *Plant Physiol Biochem* 71: 87–95
- Liu Z et al (2014) Different respiration metabolism between mycorrhizal and non-mycorrhizal rice under low-temperature stress: a cry for help from the host. *J Agric Sci*. <https://doi.org/10.1017/S0021859614000434>
- Lugo A, Snedaker S (1974) The ecology of mangroves. *Annu Rev Ecol Syst* 5:39–64
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159:89–102
- Miller S (2000) Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytol* 145:145–155
- Miller SP, Sharitz RR (2000) Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semi-aquatic grass species. *Funct Ecol* 14:738–748
- Moore P (2006) *Biomes of the Earth wetlands*. Chelsea House, Hong Kong
- Moreno-Casasola PE, Peresbarbosa R, Travieso-Bello AC (2006) Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal. Instituto de Ecología, A.C., CONANP y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave, México
- Mosse B (1981) Vesicular-arbuscular mycorrhiza research for tropical agriculture. Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, College of Tropical Agriculture and Human Resources, University of Hawaii
- Muthukumar T, Udaiyan K, Shanmughavel P (2004) Mycorrhiza in sedges—an overview. *Mycorrhiza* 14:65–77
- Nielsen KB et al (2004) Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna* in southern Sweden. *Mycol Res* 108(6): 616–625
- Odum WE, McIvor CC, Smith TJ III (1985) The ecology of the mangroves of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C.
- Öpik M, Moora M, Liira M, Liira J, Zobel M (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *J Ecol* 94:778–790
- Parida AK, Jha B (2010) Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. *Trees* 24:199–217
- Pedersen CT, Sylvia DM (1996) Mycorrhiza: ecological implications of plant interactions. In: Mukerji KG (ed) *Concepts in mycorrhizal research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 195–222
- Pennings SC, Grant MB, Bertness MD (2005) Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *J Ecol* 93:159–167

- Porcel R et al (2012) Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron Sustain Dev* 32:181–200
- Pringle A, Bever JD (2002) Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *Am J Bot* 89:1439–1446
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Core Team, Vienna
- Radhika KP, Rodrigues BF (2007) Arbuscular mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa. *India Aquatic Botany* 86:291–294
- Ray AM, Inouye RS (2006) Effects of water-level fluctuations on the arbuscular mycorrhizal colonization of *Typha latifolia* L. *Aquat Bot* 84:210–216
- Read D (2002) The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. In: Scholes MC, Barker MG (eds) *Physiological plant ecology: the 39th symposium of the British ecological society*. Blackwell Science, Oxford, pp 133–152
- Reddell P, Yun Y, Shipton W (1997) Cluster roots and mycorrhizae in *Casuarina cunninghamiana*: their occurrence and formation in relation to phosphorus supply. *Aust J Bot* 45(1):41–51
- Reddy R, DeLaune RD (2008) *Biogeochemistry of wetlands: science and applications*. Taylor & Francis Group, United States of America
- Rejmánková E (2005) Nutrient resorption in wetland macrophytes: comparison across several regions of different nutrient status. *New Phytol* 167:471–482
- Reuss-Schmidt K et al (2015) Effects of sex and mycorrhizal fungi on gas exchange in the dioecious salt marsh grass *Distichlis spicata*. *Int J Plant Sci* 176(2):141–149
- Rossetti M et al (2017) Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecol Lett* 20: 264–272
- Rothstein HR, Sutton AJ, Borenstein M (2005) *Publication bias in meta-analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, UK
- Rúa MA et al (2016) Home-field advantage? Evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through meta-analysis. *BMC Evol Biol* 16:122. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0698-9>
- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH (2016) Arbuscular mycorrhizal association for growth and nutrients assimilation of *Phragmites japonica* and *Polygonum cuspidatum* plants growing on river bank soil. *Commun Soil Sci Plant Anal* 47(1):87–100
- Seerangan K, Thangavelu M (2014) Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungal associations in south Indian aquatic and wetland macrophytes. *J Bot* 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/173125>
- Shi S et al (2005) Molecular phylogenetic analysis of mangroves: independent evolutionary origins of vivipary and salt secretion. *Mol Phylogenet Evol* 34:159–166
- Sinclair G et al (2014) Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. *Agric Food Sci* 23:146–158
- Small E (1972) Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Can J Bot* 50: 2227–2233
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Elsevier Ltd., New York
- Solaiman MZ, Hirata H (1996) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal colonization at nursery-stage on growth and nutrition in wetland rice (*Oryza sativa* L.) after transplanting under different soil fertility and water regimes. *Soil Sci Plant Nutr* 42(3):561–571
- Solaiman ZM et al (2014) Mycorrhizal fungi: use in sustainable agriculture and land restoration. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg
- Soti PG et al (2014) Mycorrhizal symbiosis and *Lygodium microphyllum* invasion in South Florida—a biogeographic comparison. *Symbiosis* 62:81–90
- Spatafora JW et al (2016) A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108(5): 1028–1046
- Šraj-Kržič N et al (2006) Mycorrhizal colonization in plants from intermittent aquatic habitats. *Aquat Bot* 85:331–336
- Stenlund DL, Charvat ID (1994) Vesicular arbuscular mycorrhizae in floating wetland mat communities dominated by *Typha*. *Mycorrhiza* 4:131–137
- Stepniewski W, Glinski J (1988) Gas exchange and atmospheric properties of flooded soils. In: Hook D et al (eds) *The ecology and management of wetlands*. Springer, United States of America, pp 269–278
- Stevens KJ, Wellner MR, Acevedo MF (2010) Dark septate endophyte and arbuscular mycorrhizal status of vegetation colonizing a bottomland hardwood forest after a 100-year flood. *Aquat Bot* 92:105–111
- Stevens KJ, Wall CB, Janssen JA (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L., and *Eclipta prostrata* (L.) L., grown under three levels of water availability. *Mycorrhiza* 21:279–288
- Streitwolf-Engel R, Boller R, Wiemken A, Sanders IR (1997) Clonal growth traits of two *Prunella* species are determined by co-occurring arbuscular mycorrhizal fungi from a calcareous grassland. *J Ecol* 85(2):181–191
- Tawaraya K et al (2003) Arbuscular mycorrhizal colonization of tree species grown in peat swamp forests of Central Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecol Manag* 182:381–386
- Tiner RW (1991) The concept of a hydrophyte for wetland identification. *BioScience* 41(4):236–247
- Tomlinson PB (1986) *The botany of mangroves*. Cambridge University Press, London
- Torti SD, Coley PD, Janos DP (1997) Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant trees. *J Trop Ecol* 13:623–629
- Tsang A, Maun MA (1999) Mycorrhizal fungi increase salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes. *Plant Ecol* 144:159–166
- Tuck SL et al (2014) Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *J Appl Ecol* 51:746–755
- Turner SD, Amon JP, Schneble RM, Friese CF (2000) Mycorrhizal fungi associated with plants in ground-water fed wetlands. *Wetlands* 20(1):200–204
- Van Breemen N, Buurman P (2003) *Soil formation*. Kluwer Academic Publishers, United States of America
- Van der Heijden MGA et al (1998a) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79(6):2082–2091
- Van der Heijden MGA et al (1998b) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396(5):69–72
- Viechtbauer W (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw* 36:1–48
- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16(5):299–362
- Wang FY et al (2004) Arbuscular mycorrhizal status of wild plants in saline-alkaline soils of the Yellow River Delta. *Mycorrhiza* 14: 133–137
- Wang Y et al (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil* 331:181–191
- Wang Y et al (2011) Flooding greatly affects the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi communities in the roots of wetland plants. *PLoS One* 6(9):e24512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024512>
- Wang L et al (2015) Response of arbuscular mycorrhizal fungi to hydrologic gradients in the rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel growing in the Sun Island wetland. *BioMed Res Int* 2005:9. <https://doi.org/10.1155/2015/810124>

- Weinbaum BS, Allen MF, Allen EB (1996) Survival of arbuscular mycorrhizal fungi following reciprocal transplanting across the Great Basin, USA. *Ecol Appl* 6(4):1365–1372
- Weishampel PA (2005) Distribution and function of arbuscular mycorrhizal fungi in calcareous fen plant communities. PhD dissertation. Cornell University, Ithaca, New York
- Wolfe BE, Weishampel PA, Klironomos JH (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *J Ecol* 94:905–914
- Wu J et al (2008) Natural products from true mangrove flora: chemistry and bioactivities. *Nat Prod Rep* 25:955–981
- Xie X et al (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Appl Soil Ecol* 75:162–171
- Xu Z et al (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi in wetland habitats and their application in constructed wetland: a review. *Pedosphere* 26(5): 592–617
- Zhang Q et al (2014) Arbuscular mycorrhizal fungal mediation of plant-plant interactions in a marshland plant community. *Sci World J.* <https://doi.org/10.1155/2014/923610>



## A.1.2. Online Resource 1

Data set from the article: Wetland plant species increase performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies. NA = non-applicable; ND = data were not reported in the article.

Journal: Mycorrhiza

Thai Ramírez-Viga<sup>1</sup>, Ramiro Aguilar<sup>2,3</sup>, Silvia Castillo-Argüero<sup>1</sup>, Xavier Chiappa-Carrara<sup>4</sup>, Patricia Guadarrama<sup>4</sup>, José Ramos-Zapata<sup>5</sup>

1. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Facultad de Ciencias. Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacán, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, Ciudad de México, México.
2. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba CONICET, CC 495, 5000 Córdoba, Argentina.
3. Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE), Universidad Nacional Autónoma de México, 58190 Morelia, México.
4. Universidad Nacional Autónoma de México. Puerto de Abrigo s/n, C.P. 97356, Sisal, Yucatán, México. Corresponding autor XCC: xcc@ciencias.unam.mx, +52(988)931-1000 ext. 7206.
5. Departamento de Ecología Tropical, Universidad Autónoma de Yucatán, México. Carretera Mérida-Xmatkuil Km. 15.5 C.P. 97100 Mérida, Yucatán, México.

Plant attribute	Plant attribute category	Hedge's <i>d</i>	<i>V(d)</i>	P addition	N addition	Water content in the soil (saturation %)	Salinity	Plant identity	Plant growth habit	Wetland Indicator Status	Inocula complexity	AMF identity	Inocula origin	Mycorrhiza development time extended	Final harvest	Source publication
Total dry weight	Biomass	3.4014	0.8023	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>F. caledonium</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Native	No development time extended	45	Dhillion SS (1992) Soil biol. Biochem. 24(5):405-411
Total dry weight	Biomass	3.1051	0.738	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>F. caledonium</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Native	No development time extended	45	Dhillion SS (1992) Soil biol. Biochem. 24(5):405-412
Root length	Biomass	2.3506	0.6008	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>F. caledonium</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Native	No development time extended	45	Dhillion SS (1992) Soil biol. Biochem. 24(5):405-413

Root length	Biomass	1.0321	0.4522	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus microcarpum, Rhizophagus fasciculatus, F. caledonium, Claroideoglomus etunicatum</i>	Native	No development time extended	45	Dhillon SS (1992) Soil Biol. Biochem. 24(5):405-414
Total dry weight	Biomass	0.3828	1.0183	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
Shoot dry weight	Biomass	0.2327	1.0068	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
Root dry weight	Biomass	1	1.125	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
P in shoot	Nutrient acquisition	0.1429	1.0026	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
Height	Biomass	0.073	1.0007	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
N in shoot	Nutrient acquisition	0.4789	1.0287	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571

K in shoot	Nutrient acquisition	-0.2048	1.0052	P non-added	N added	Saturated (100%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Glomus sp.</i>	Native	Development time extended	28	Solaiman & Hirata Soil Science and Plant Nutrition 42(3):561-571
Root dry weight	Biomass	4.8394	0.7855	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
Stem dry weight	Biomass	3.9224	0.5846	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
Leaf dry weight	Biomass	1.9855	0.2986	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
P in root	Nutrient acquisition	1.0294	0.2265	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
P in stem	Nutrient acquisition	-0.8928	0.2199	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
P in leaf	Nutrient acquisition	1.3248	0.2439	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191

N in root	Nutrient acquisition	-1.1782	0.2347	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
N in stem	Nutrient acquisition	-2.3837	0.342	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
N in leaf	Nutrient acquisition	-2.2357	0.325	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
K in root	Nutrient acquisition	-0.6796	0.2115	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
K in stem	Nutrient acquisition	-1.5665	0.2613	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
K in leaf	Nutrient acquisition	0.9297	0.2216	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
Height	Biomass	2.8509	0.4032	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, R. aggregatus, F. geosporum	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191

Diameter at ground level	Biomass	1.2811	0.241	P non-added	N added	Below field capacity (<70%)	ND	<i>Sonneratia apetala</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>R. aggregatus</i> , <i>F. geosporum</i>	Native	Single treatment	110	Wang et al. Plant soil 331:181-191
Shoot dry weight	Biomass	0.2903	0.2021	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	7	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Root dry weight	Biomass	0.2789	0.2019	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	14	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Total chlorophyll	Photosynthesis	2.9876	0.4231	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	21	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
PSII	Photosynthesis	-0.5	1.0313	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	35	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
NPQ	Photosynthesis	-0.1974	1.0049	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	42	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
ETR	Photosynthesis	0.0756	1.0007	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	49	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149

Internal CO2	Photosynthesis	-3.2405	1.5417	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	56	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	0.8231	0.7231	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Stomatal conductance	Photosynthesis	-0.0423	0.6668	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	77	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Transpiration rate	Photosynthesis	-0.1242	0.668	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	84	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.3699	0.823	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	91	Lopez de Andrade et al. Chemosphere 134:141-149
Seed production	Biomass	0.124	0.334	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	42	Li et al. Chemosphere 145:224-230
Shoot dry weight	Biomass	2.4487	0.2333	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83

Shoot dry weight	Biomass	1.8917	0.193	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Shoot dry weight	Biomass	1.8244	0.1888	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water content in shoot	Saline stress reduction	-0.5996	0.1393	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water content in shoot	Saline stress reduction	0.4035	0.136	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water content in shoot	Saline stress reduction	1.0008	0.15	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	1.9395	0.294	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	1.0515	0.2276	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83

CO2 assimilation rate	Photosynthesis	2.7395	0.3876	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Stomatal conductance	Photosynthesis	1.1779	0.2347	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Stomatal conductance	Photosynthesis	0.7551	0.2143	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Stomatal conductance	Photosynthesis	2.1316	0.3136	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water-use efficiency	Saline stress reduction	0.1305	0.2004	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water-use efficiency	Saline stress reduction	-0.0726	0.2001	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Water-use efficiency	Saline stress reduction	0.3607	0.2033	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83



Transpiration rate	Photosynthesis	1.9877	0.2988	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Transpiration rate	Photosynthesis	0.5871	0.2086	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Transpiration rate	Photosynthesis	2.6408	0.3743	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Chlorophyll a	Photosynthesis	0.6665	0.2111	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Chlorophyll a	Photosynthesis	0.1819	0.2008	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Chlorophyll a	Photosynthesis	1.0981	0.2301	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Chlorophyll b	Photosynthesis	0.2015	0.201	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83

Chlorophyll b	Photosynthesis	-0.3486	0.203	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Chlorophyll b	Photosynthesis	0.5733	0.2082	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Carotenoids	Photosynthesis	0.7986	0.2159	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Carotenoids	Photosynthesis	0.1899	0.2009	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Carotenoids	Photosynthesis	0.7886	0.2155	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
PSII	Photosynthesis	-0.0871	0.2002	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
PSII	Photosynthesis	1.0387	0.227	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83

PSII	Photosynthesis	0.9422	0.2222	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
NPQ	Photosynthesis	-0.5722	0.2082	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
NPQ	Photosynthesis	-1.8089	0.2818	P added	N added	Below field capacity (<70%)	50-75 mM NaCl	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
NPQ	Photosynthesis	-2.071	0.3072	P added	N added	Below field capacity (<70%)	150-200 mM	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	63	Porcel et al. Journal of Plant Physiology 185:75-83
Total dry weight	Biomass	3.4394	1.2393	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
Total chlorophyll	Photosynthesis	3.2659	1.1666	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
N in root	Nutrient acquisition	6.244	2.9367	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54

N in stem	Nutrient acquisition	2.3656	0.8497	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
N in leaf	Nutrient acquisition	0.7129	0.5318	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
P in root	Nutrient acquisition	1.5348	0.6472	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
P in stem	Nutrient acquisition	1.2562	0.5986	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
P in leaf	Nutrient acquisition	0.9014	0.5508	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Flora 212:46-54
Height	Biomass	0.1169	0.6678	P non-added	N non-added	Below field capacity (<70%)	17-19 ppt	<i>Kandelia obovata</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Rhizophagus intraradices, Claroideoglossum claroideum, C. etunicatum</i>	Native	No development time extended	42	Xie et al. Applied Soil Ecology 75:162-171
Height	Biomass	-3.9681	1.9788	P added	N non-added	Below field capacity (<70%)	17-19 ppt	<i>Kandelia obovata</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Rhizophagus intraradices, Claroideoglossum claroideum, C. etunicatum</i>	Native	No development time extended	42	Xie et al. Applied Soil Ecology 75:162-171

Height	Biomass	-3.6087	1.7519	P added	N non-added	Below field capacity (<70%)	17-19 ppt	<i>Kandelia obovata</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Rhizophagus intraradices, Claroideoglossum claroideum, C. etunicatum</i>	Native	No development time extended	42	Xie et al. Applied Soil Ecology 75:162-171
Height	Biomass	-2.1572	1.0545	P added	N non-added	Below field capacity (<70%)	17-19 ppt	<i>Kandelia obovata</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Rhizophagus intraradices, Claroideoglossum claroideum, C. etunicatum</i>	Native	No development time extended	42	Xie et al. Applied Soil Ecology 75:162-171
Height	Biomass	-2.701	1.2746	P added	N non-added	Below field capacity (<70%)	17-19 ppt	<i>Kandelia obovata</i>	Tree	ND	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Rhizophagus intraradices, Claroideoglossum claroideum, C. etunicatum</i>	Native	No development time extended	42	Xie et al. Applied Soil Ecology 75:162-171
Root dry weight	Biomass	2.5429	0.9042	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
Stem dry weight	Biomass	2.0488	0.7623	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
Leaf dry weight	Biomass	-1.5691	0.6539	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
P in root	Nutrient acquisition	3.4074	1.2257	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100

P in stem	Nutrient acquisition	2.34	0.8422	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
P in leaf	Nutrient acquisition	0.8358	0.5437	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in root	Nutrient acquisition	2.8324	1.0014	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in stem	Nutrient acquisition	2.3353	0.8408	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in leaf	Nutrient acquisition	2.9617	1.0482	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Phragmites japonica</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
Root dry weight	Biomass	-0.6134	0.5235	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
Stem dry weight	Biomass	0.8382	0.5439	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100

Leaf dry weight	Biomass	-0.4786	0.5143	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
P in root	Nutrient acquisition	-0.0448	0.5001	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
P in stem	Nutrient acquisition	-0.1457	0.5013	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
P in leaf	Nutrient acquisition	1.4533	0.632	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in root	Nutrient acquisition	-1.4192	0.6259	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in stem	Nutrient acquisition	3.2604	1.1644	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100
N in leaf	Nutrient acquisition	0.8694	0.5472	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Forb	FAC U	Single species inocula	<i>Gigaspora margarita</i>	Non-native	Single treatment	110	Sarkar et al. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(1):87-100

Shoot dry weight	Biomass	-1.2277	0.7923	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Lin et al. Ecotoxicology 23:2053-2061
Root dry weight	Biomass	1.0516	0.7588	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Lin et al. Ecotoxicology 23:2053-2062
P in root	Nutrient acquisition	0.2294	0.6711	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Lin et al. Ecotoxicology 23:2053-2063
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.662	0.7032	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Lin et al. Ecotoxicology 23:2053-2064
Shoot dry weight	Biomass	-1.3803	0.6191	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-585
Root dry weight	Biomass	-0.7051	0.5311	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-586
Shoot dry weight	Biomass	0.609	0.5232	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-587



Root dry weight	Biomass	3.7275	1.3684	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-588
Shoot dry weight	Biomass	3.7745	1.3904	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-589
Root dry weight	Biomass	1.3503	0.614	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-590
Chlorophyll a	Photosynthesis	1.7001	0.6806	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-591
Chlorophyll b	Photosynthesis	0	0.5	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-592
Carotenoids	Photosynthesis	1.2046	0.5907	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-593
Chlorophyll a	Photosynthesis	0.521	0.517	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossus etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-594

Chlorophyll b	Photosynthesis	0.0981	0.5006	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-595
Carotenoids	Photosynthesis	0.6834	0.5292	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-596
Chlorophyll a	Photosynthesis	0	0.5	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-597
Chlorophyll b	Photosynthesis	4.6957	1.8781	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-598
Carotenoids	Photosynthesis	0.1488	0.5014	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-599
CO <sub>2</sub> assimilation rate	Photosynthesis	1.9443	0.7363	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-600
Transpiration rate	Photosynthesis	0.1882	0.5022	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-601

Stomatal conductance	Photosynthesis	-1.2912	0.6042	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-602
CO <sub>2</sub> assimilation rate	Photosynthesis	2.6607	0.9425	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-603
Transpiration rate	Photosynthesis	0.2024	0.5026	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-604
Stomatal conductance	Photosynthesis	3.8878	1.4447	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-605
CO <sub>2</sub> assimilation rate	Photosynthesis	3.6445	1.3301	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-606
Transpiration rate	Photosynthesis	0.2305	0.5033	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-607
Stomatal conductance	Photosynthesis	4.9772	2.0483	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-608

Soluble sugars in shoot	Saline stress reduction	1.5927	0.6585	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-609
Starch in shoot	Saline stress reduction	-0.1159	0.5008	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-610
Free amino acids in shoot	Saline stress reduction	1.1586	0.5839	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-611
Proline in shoot	Saline stress reduction	-0.5784	0.5209	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-612
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	-0.2126	0.5028	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-613
Starch in root	Saline stress reduction	-0.1159	0.5008	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-614
Free amino acids in root	Saline stress reduction	1.3366	0.6117	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-615

Proline in root	Saline stress reduction	1.9864	0.7466	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-616
Soluble sugars in shoot	Saline stress reduction	2.1506	0.7891	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-617
Starch in shoot	Saline stress reduction	-0.2998	0.5056	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-618
Starch in root	Saline stress reduction	1.374	0.618	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-619
Proline in shoot	Saline stress reduction	-1.311	0.6074	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-620
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	1.2095	0.5914	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-621
Starch in root	Saline stress reduction	-0.9379	0.555	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-622

Free amino acids in root	Saline stress reduction	-0.2986	0.5056	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-623
Proline in root	Saline stress reduction	0.4889	0.5149	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-624
Soluble sugars in shoot	Saline stress reduction	2.2441	0.8147	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-625
Starch in shoot	Saline stress reduction	1.314	0.6079	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-626
Free amino acids in shoot	Saline stress reduction	4.6989	1.88	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-627
Proline in shoot	Saline stress reduction	-1.4973	0.6401	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-628
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	-0.4444	0.5123	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus littoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-629

Starch in root	Saline stress reduction	-1.8981	0.7252	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-630
Free amino acids in root	Saline stress reduction	-0.2605	0.5042	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-631
Proline in root	Saline stress reduction	-5.9045	2.6789	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-632
K uptake	Nutrient acquisition	-0.0748	0.5004	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-633
K uptake	Nutrient acquisition	1.456	0.6325	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-634
K uptake	Nutrient acquisition	2.7343	0.9673	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-635
Root K:Na	Saline stress reduction	3.6867	1.3495	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-636

Shoot K:Na	Saline stress reduction	-3.239	1.1557	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-637
Root K:Na	Saline stress reduction	0.6701	0.5281	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-638
Shoot K:Na	Saline stress reduction	-1.6501	0.6702	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-639
Root K:Na	Saline stress reduction	0.246	0.5038	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-640
Shoot K:Na	Saline stress reduction	-1.5072	0.642	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-641
Water content in leaf	Saline stress reduction	-0.7209	0.5325	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-642
Water-use efficiency	Saline stress reduction	2.0792	0.7702	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-643



Water content in leaf	Saline stress reduction	-0.802	0.5402	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-644
Water-use efficiency	Saline stress reduction	3.7608	1.384	P added	N added	Field capacity (70-90%)	50-75 mM NaCl	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-645
Water content in leaf	Saline stress reduction	-0.2246	0.5032	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-646
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.7578	0.6931	P added	N added	Field capacity (70-90%)	150-200 mM	<i>Aeluropus litoralis</i>	Graminoid	ND	Single species inocula	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Development time extended	140	Hajiboland et al. Photosynthetica. 53(4):572-647
Shoot dry weight	Biomass	-1.5634	0.8704	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Glomus versiforme, F. moseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926
Root dry weight	Biomass	-0.5028	0.6877	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Glomus versiforme, F. moseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926
Seed production	Biomass	0.377	0.6785	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis geosporum, Glomus versiforme, F. moseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926

P in shoot	Nutrient acquisition	1.238	0.7944	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funnelformis geosporum, Glomus versiforme, F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926
P in root	Nutrient acquisition	0.3206	0.6752	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funnelformis geosporum, Glomus versiforme, F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926
P in grain	Nutrient acquisition	1.8339	0.9469	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funnelformis geosporum, Glomus versiforme, F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	183	Wu et al. Environmental Science and Pollution Research 22:8919-8926
Shoot number	Biomass	0.8644	0.7289	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18625
Bud number	Biomass	1.3084	0.8093	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18626
Height	Biomass	0.6733	0.7044	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18627
Leaf number	Biomass	1.7695	0.9276	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18628

Shoot dry weight	Biomass	1.0627	0.7608	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18629
Root dry weight	Biomass	2.703	1.2755	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	455	Lingua et al. Environmental Science and Pollution Research 22:18616-18630
Total dry weight	Biomass	4.3016	0.8283	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Lygodium microphyllum</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	49	Soti et al. Symbiosis 62:81-92
Relative growth rate	Biomass	2.0091	0.3761	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Lygodium microphyllum</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	49	Soti et al. Symbiosis 62:81-93
Leaf area	Biomass	1.5256	0.3227	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Lygodium microphyllum</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	49	Soti et al. Symbiosis 62:81-94
Total P	Nutrient acquisition	4.2805	0.8226	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Lygodium microphyllum</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	49	Soti et al. Symbiosis 62:81-95
Total dry weight	Biomass	-0.0893	0.0167	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-149

CO <sub>2</sub> assimilation rate	Photosynthesis	-0.2578	0.0168	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-150
Stomatal conductance	Photosynthesis	0	0.0167	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-151
Transpiration rate	Photosynthesis	0.0181	0.0167	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-152
Water-use efficiency	Saline stress reduction	0.1078	0.0167	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-153
Total chlorophyll	Photosynthesis	-0.359	0.0169	P added	N added	ND	0	<i>Distichlis Spicata</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	504	Reuss-Schmidt et al. International Journal of Plant Sciences 176(2):141-154
Total P	Nutrient acquisition	0.8801	0.4387	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Total N	Nutrient acquisition	1.0346	0.4535	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434

Total chlorophyll	Photosynthesis	1.1197	0.4627	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	1.2096	0.4732	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Starch total content	Saline stress reduction	1.7481	0.5528	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Root length	Biomass	0.9169	0.442	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Water content in root	Saline stress reduction	0.226	0.4026	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	97	Liu et al. Journal of Agricultural Science doi:10.1017/S0021859614000434
Height	Biomass	-0.5216	0.5503	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	Funneliformis mosseae, Rhizoglyphus clarus, Claroideoglomus claroideum, C. etunicatum, R. Intraradices	Non-native	Single treatment	120	Zheng et al. International Journal of Phytoremediation 17(3)208-214
Shoot dry weight	Biomass	-0.2571	0.5375	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	Funneliformis mosseae, Rhizoglyphus clarus, Claroideoglomus claroideum, C. etunicatum, R. Intraradices	Non-native	Single treatment	120	Zheng et al. International Journal of Phytoremediation 17(3)208-215

Root dry weight	Biomass	0.307	0.5392	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus clarus</i> , <i>Claroideoglyphus claroideum</i> , <i>C. etunicatum</i> , <i>R. Intraradices</i>	Non-native	Single treatment	120	Zheng et al. International Journal of Phytoremediation 17(3)208-216
Leaf area	Biomass	0.5668	0.6867	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1606
Root dry weight	Biomass	2.259	0.9856	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1607
Shoot dry weight	Biomass	0.3032	0.6724	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1608
Height	Biomass	0.5394	0.6848	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1609
Root length	Biomass	3.2951	1.3453	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1610
Root length	Biomass	1.3806	0.7858	P added	N added	ND	0	<i>Phragmites australis</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Non-native	Single treatment	63	Wu et al. Journal of Applied Microbiology 116:1593-1611

Shoot dry weight	Biomass	1.338	1.0123	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2545
Root dry weight	Biomass	0.7143	0.8844	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2546
Seed production	Biomass	1.1029	0.955	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2547
P in grain	Nutrient acquisition	1.4076	1.0315	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2548
P in shoot	Nutrient acquisition	0.6933	0.8814	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2549
P in root	Nutrient acquisition	1.0751	0.9489	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2550
Shoot dry weight	Biomass	1.8612	1.1797	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2551

Root dry weight	Biomass	-0.0735	0.8339	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2552
Seed production	Biomass	0.5395	0.8624	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2553
P in grain	Nutrient acquisition	-0.033	0.8334	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2554
P in shoot	Nutrient acquisition	2.2795	1.3529	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2555
P in root	Nutrient acquisition	0.8454	0.9048	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis geosporum</i>	Non-native	Single treatment	180	Li et al. Environmental Pollution 159:2537-2556
Root length	Biomass	-0.5226	0.6894	P added	N added	ND	0	<i>Bidens frondosa</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-288
Root volume	Biomass	0.7097	0.7086	P added	N added	ND	0	<i>Bidens frondosa</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-289



Root area	Biomass	0.2174	0.6706	P added	N added	ND	0	<i>Bidens frondosa</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-290
Root length	Biomass	-1.0312	0.7553	P added	N added	ND	0	<i>Eclipta prostrata</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-291
Root volume	Biomass	-0.2865	0.6735	P added	N added	ND	0	<i>Eclipta prostrata</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-292
Root area	Biomass	-0.4762	0.6856	P added	N added	ND	0	<i>Eclipta prostrata</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	50	Stevens et al. Mycorrhiza 21:279-293
Total dry weight	Biomass	0.548	0.1038	ND	ND	ND	0	<i>Spartina spp.</i>	Graminoid	NA	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Rhizophagus aggregatus, Funneliformis mosseae, Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	84	Eberl Aquatic Biology 14:1-7
Shoot dry weight	Biomass	0.7667	0.1073	ND	ND	ND	0	<i>Spartina spp.</i>	Graminoid	NA	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Rhizophagus aggregatus, Funneliformis mosseae, Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	84	Eberl Aquatic Biology 14:1-8
Root dry weight	Biomass	0.2244	0.1006	ND	ND	ND	0	<i>Spartina spp.</i>	Graminoid	NA	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Rhizophagus aggregatus, Funneliformis mosseae, Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	84	Eberl Aquatic Biology 14:1-9

Height	Biomass	0.7207	0.1065	ND	ND	ND	0	<i>Spartina spp.</i>	Graminoid	NA	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Rhizophagus aggregatus, Funneliformis mosseae, Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	84	Eberl Aquatic Biology 14:1-10
Shoot number	Biomass	0.2073	0.1005	ND	ND	ND	0	<i>Spartina spp.</i>	Graminoid	NA	Multiple species inocula	<i>Rhizophagus intraradices, Rhizophagus aggregatus, Funneliformis mosseae, Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	84	Li et al. Information Tech. and Agricultural Eng. 134:935-942
Height	Biomass	3.0304	1.432	ND	ND	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	ND	Li et al. Information Tech. and Agricultural Eng. 134:935-943
Shoot dry weight	Biomass	1.521	0.8595	ND	ND	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	ND	Li et al. Information Tech. and Agricultural Eng. 134:935-944
Root dry weight	Biomass	1.8863	0.9632	ND	ND	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	ND	Li et al. Information Tech. and Agricultural Eng. 134:935-945
Total chlorophyll	Photosynthesis	3.1822	0.9063	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	42	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-166
Shoot dry weight	Biomass	0.1842	0.4017	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	42	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-167

Root dry weight	Biomass	2.3065	0.666	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	42	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-168
Total chlorophyll	Photosynthesis	2.3222	0.6696	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-169
Total chlorophyll	Photosynthesis	0.4911	0.4121	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	10 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-170
Total chlorophyll	Photosynthesis	1.7782	0.5581	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	20 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-171
Total chlorophyll	Photosynthesis	0.7838	0.4307	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	30 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-172
Root dry weight	Biomass	0.479	0.4115	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-173
Root dry weight	Biomass	-1.1634	0.4677	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	10 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-174

Root dry weight	Biomass	-0.9888	0.4489	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	20 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-175
Root dry weight	Biomass	-0.759	0.4288	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	30 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-176
Shoot dry weight	Biomass	2.2193	0.6463	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-177
Shoot dry weight	Biomass	0.3123	0.4049	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	10 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-178
Shoot dry weight	Biomass	0.8243	0.434	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	20 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-179
Shoot dry weight	Biomass	1.4516	0.5054	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	30 ppt	<i>Strophostyles helvola</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	56	Tsang & Maun. Plant Ecology 144:159-180
Shoot dry weight	Biomass	-0.0455	0.6668	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus versiforme</i> , <i>Funneliformis geosporum</i> , <i>Scutellospora</i> spp	Native	Single treatment	120	Tang et al. Acta Oecologica 35:227-235

P in shoot	Nutrient acquisition	-0.7856	0.7181	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus versiforme</i> , <i>Funneliformis geosporum</i> , <i>Scutellospora</i> spp	Native	Single treatment	120	Tang et al. Acta Oecologica 35:227-236
N in shoot	Nutrient acquisition	0.1843	0.6695	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus versiforme</i> , <i>Funneliformis geosporum</i> , <i>Scutellospora</i> spp	Native	Single treatment	120	Tang et al. Acta Oecologica 35:227-237
Root volume	Biomass	-0.6237	0.2622	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-668
Root length	Biomass	-1.2562	0.2993	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-669
Shoot dry weight	Biomass	0.7225	0.2663	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-670
Root dry weight	Biomass	0.9173	0.2763	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-671
N in shoot	Nutrient acquisition	0.5348	0.2589	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-672

P in shoot	Nutrient acquisition	0.2364	0.2517	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-673
K in shoot	Nutrient acquisition	0.2674	0.2522	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Rhizophagus intraradices</i>	Non-native	Single treatment	24	Herdler et al. Soil Biology & Biochemistry 40:660-674
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.0316	0.5001	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Zhang et al. Chemosphere 64:1627-1632
P in root	Nutrient acquisition	-1.4201	0.626	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Zhang et al. Chemosphere 64:1627-1633
Shoot dry weight	Biomass	0.25	0.5039	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Zhang et al. Chemosphere 64:1627-1634
Root dry weight	Biomass	1.2431	0.5966	ND	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	Single treatment	56	Zhang et al. Chemosphere 64:1627-1635
Shoot dry weight	Biomass	1.166	0.78	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium multiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	84	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34

Root dry weight	Biomass	0.841	0.7256	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	84	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
Shoot dry weight	Biomass	-1.5324	0.6468	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
Root dry weight	Biomass	-2.5788	0.9156	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
N in shoot	Nutrient acquisition	0.7476	0.5349	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
N in root	Nutrient acquisition	1.1406	0.5813	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.8134	0.5414	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34
P in root	Nutrient acquisition	2.2671	0.8212	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Lolium mutiflorum</i>	Graminoid	FAC	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus versiforme</i>	Non-native	Single treatment	66	Ye et al. Applied Soil Ecology 90:26-34

P in shoot	Nutrient acquisition	2.037	0.6075	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	0.9694	0.447	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	-1.2378	0.4766	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	0.2379	0.4028	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.9987	0.4499	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.3337	0.4056	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	0.378	0.4071	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271



P in root	Nutrient acquisition	-0.0879	0.4004	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	1.9066	0.5818	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	0.0604	0.4002	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	-0.213	0.4023	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	-1.0604	0.4562	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	3.7646	1.1086	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	-0.1397	0.401	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271

Shoot dry weight	Biomass	-1.5896	0.5263	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	-0.1265	0.4008	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	-0.7185	0.4258	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	1.5274	0.5167	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Root dry weight	Biomass	1.9297	0.5862	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Root dry weight	Biomass	-0.2717	0.4037	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Root dry weight	Biomass	-1.538	0.5183	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271

Root dry weight	Biomass	-0.0377	0.4001	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Root dry weight	Biomass	-0.2994	0.4045	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Root dry weight	Biomass	0.2386	0.4028	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Height	Biomass	3.3695	0.9677	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Height	Biomass	-0.1884	0.4018	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Height	Biomass	-0.3861	0.4075	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Height	Biomass	0.0986	0.4005	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271

Height	Biomass	0.0484	0.4001	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Height	Biomass	0.7237	0.4262	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot number	Biomass	1.8303	0.5675	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot number	Biomass	0.2928	0.4043	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot number	Biomass	-0.6809	0.4232	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot number	Biomass	-0.1545	0.4012	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot number	Biomass	-1.0989	0.4604	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271

Shoot number	Biomass	0.7175	0.4257	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	2.6493	0.7509	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	0.8	0.432	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	2.5649	0.7289	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	0.7535	0.4284	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	0.9181	0.4421	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.2523	0.4032	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271

P in root	Nutrient acquisition	2.6794	0.759	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	0.4062	0.4082	P non-added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	1.3324	0.4888	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	-0.2995	0.4045	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	1.6417	0.5348	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
P in root	Nutrient acquisition	0.112	0.4006	P added	ND	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	70	Ipsilantis & Sylvia. Applied Soil Ecology 35:261-271
Shoot dry weight	Biomass	0.5126	0.193	ND	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora spinosa</i> , <i>Acaulospora scrobiculata</i>	Non-native	Single treatment	120	Ammani & Rao. Microbiological Research 151:235-237

Height	Biomass	0.6962	0.4242	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Height	Biomass	0.0198	0.4	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Root length	Biomass	0.3831	0.4073	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Root length	Biomass	0.2227	0.4025	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Shoot dry weight	Biomass	0.5844	0.4171	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Shoot dry weight	Biomass	0.8632	0.4373	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Root dry weight	Biomass	2.0295	0.6059	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95

Root dry weight	Biomass	0.5125	0.4131	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
N in shoot	Nutrient acquisition	1.6062	0.529	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
N in shoot	Nutrient acquisition	0.6682	0.4223	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
N in root	Nutrient acquisition	1.4774	0.5091	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
N in root	Nutrient acquisition	0.2079	0.4022	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
P in shoot	Nutrient acquisition	0.9246	0.4427	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
P in shoot	Nutrient acquisition	1.5449	0.5193	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95



P in root	Nutrient acquisition	1.6692	0.5393	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
P in root	Nutrient acquisition	1.1979	0.4718	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Soluble sugars in shoot	Saline stress reduction	1.348	0.4909	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Soluble sugars in shoot	Saline stress reduction	1.1091	0.4615	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	1.4133	0.4999	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	0.6386	0.4204	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i>	Non-native	No development time extended	ND	Liu et al. Plant Physiology and Biochemistry 71:87-95
Height	Biomass	-3.8531	0.9519	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-896

Shoot dry weight	Biomass	-1.4875	0.4255	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-897
Root dry weight	Biomass	-2.1124	0.5193	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-898
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	1.4497	0.4209	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-899
P in shoot	Nutrient acquisition	-0.5171	0.3445	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-900
P in root	Nutrient acquisition	-1.6994	0.4537	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-901
N in shoot	Nutrient acquisition	-1.7881	0.4666	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-902
N in root	Nutrient acquisition	-1.4776	0.4243	P non-added	N added	ND	0	<i>Typha latifolia</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	77	Dunham et al. Wetlands 23(4):890-903

Total dry weight	Biomass	0.705	0.7081	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1633
Shoot dry weight	Biomass	1.1737	0.7815	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1634
Root dry weight	Biomass	0.3993	0.68	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1635
P in shoot	Nutrient acquisition	0.8069	0.7209	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1636
P in root	Nutrient acquisition	2.3598	1.1307	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1637
N in shoot	Nutrient acquisition	-0.2289	0.671	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1638
N in root	Nutrient acquisition	-0.7289	0.7109	P added	N added	ND	0	<i>Littorella uniflora</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	60	Andersen & Andersen. Freshwater Biology 51:1623-1639

Root dry weight	Biomass	1.0612	0.5837	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus Macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
Shoot dry weight	Biomass	0.1299	0.556	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus Macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
Height	Biomass	0.0296	0.5556	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus Macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
Shoot number	Biomass	1.9877	0.6543	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus Macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268

P in shoot	Nutrient acquisition	1.2653	0.5956	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i> , <i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i> , <i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
P in root	Nutrient acquisition	1.0908	0.5853	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i> , <i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
Seed production	Biomass	1.2058	0.5919	P added	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Acaulospora</i> sp. <i>A. laevis</i> , <i>Paraglomus albidum</i> , <i>Funneliformis caledonium</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>G. monosporum</i> , <i>F. Mosseae</i> , <i>Gigaspora Margarita</i> , <i>Scutellospora calospora</i>	Non-native	Single treatment	145	Secilia & Bagyaraj Mycorrhiza 4:265-268
Shoot dry weight	Biomass	-3.155	0.374	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-151
Root dry weight	Biomass	2.6583	0.3139	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-152
Total dry weight	Biomass	1.6872	0.226	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Glomus microcarpum</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-153

Root length	Biomass	-2.4358	0.2903	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus microcarpum, Rhizophagus fasciculatus, Gigaspora margarita, Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-154
Root length	Biomass	-3.3164	0.3958	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus microcarpum, Rhizophagus fasciculatus, Gigaspora margarita, Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-155
Total P	Nutrient acquisition	0.519	0.1723	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus microcarpum, Rhizophagus fasciculatus, Gigaspora margarita, Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-156
Total N	Nutrient acquisition	1.3329	0.2037	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funneliformis mosseae, Glomus microcarpum, Rhizophagus fasciculatus, Gigaspora margarita, Acaulospora laevis</i>	Native	Single treatment	45	Dhillion. Biol. Fertl Soils 13:147-157
Shoot dry weight	Biomass	1.7194	0.6848	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237
Shoot dry weight	Biomass	0.3677	0.5084	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237
N in leaf	Nutrient acquisition	1.0581	0.57	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FAC U	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237

N in leaf	Nutrient acquisition	-0.062	0.5002	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FACU	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237
Seed production	Biomass	3.4871	1.26	P non-added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FACU	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237
Seed production	Biomass	0.5865	0.5215	P added	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>Kummerowia striata</i>	Forb	FACU	Multiple species inocula	ND	Native	Development time extended	120	Nakatsubo. Ecological Research 12:231-237
Shoot dry weight	Biomass	-1.327	0.8258	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Single species inocula	<i>F. geosporum</i>	Native	Single treatment	91	Carvalho et al. Plant soil 285:161-169
Root dry weight	Biomass	-2.3242	1.0858	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Single species inocula	<i>F. geosporum</i>	Native	Single treatment	91	Carvalho et al. Plant soil 285:161-170
P in shoot	Nutrient acquisition	1.3159	0.8237	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Single species inocula	<i>F. geosporum</i>	Native	Single treatment	91	Carvalho et al. Plant soil 285:161-171
Shoot dry weight	Biomass	-0.0569	0.6669	P non-added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>F. caledonium</i>	Non-native	Single treatment	80	Li et al. Plant soil 315:285-296

Root dry weight	Biomass	0.5898	0.6957	P non-added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>F. caledonium</i>	Non-native	Single treatment	80	Li et al. Plant soil 315:285-297
N in shoot	Nutrient acquisition	0.2971	0.674	P non-added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>F. caledonium</i>	Non-native	Single treatment	80	Li et al. Plant soil 315:285-298
P in root	Nutrient acquisition	2.7707	1.3064	P non-added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>F. caledonium</i>	Non-native	Single treatment	80	Li et al. Plant soil 315:285-299
Shoot dry weight	Biomass	0.5206	0.4136	P non-added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot dry weight	Biomass	1.282	0.4822	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot dry weight	Biomass	0.3496	0.4061	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot dry weight	Biomass	-0.8058	0.4325	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049



Shoot dry weight	Biomass	-0.1275	0.4008	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot dry weight	Biomass	0.3392	0.4058	P added	N added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Casuarina cunninghamiana</i>	Tree	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Non-native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot dry weight	Biomass	0.6013	0.5226	ND	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Total P	Nutrient acquisition	3.6542	1.3346	ND	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Total N	Nutrient acquisition	1.8433	0.7123	ND	N added	ND	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	Single treatment	70	Reddell et al. Australian Journal of Botany doi: 10.1071/BT96049
Shoot number	Biomass	0.1115	0.1669	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappii</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglonus etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-748
Shoot number	Biomass	1.0598	0.1901	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappii</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglonus etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-749

Shoot number	Biomass	0	0.1667	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-750
Shoot number	Biomass	-0.446	0.1708	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-751
Leaf area	Biomass	1.0751	0.1907	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-752
Leaf area	Biomass	2.2696	0.274	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-753
Leaf area	Biomass	0.7963	0.1799	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-754
Leaf area	Biomass	1.314	0.2026	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomon</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-755



Root length	Biomass	-0.5375	0.1727	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-762
Root length	Biomass	0.5432	0.1728	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-763
Total N	Nutrient acquisition	0.3535	0.1693	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-764
Total N	Nutrient acquisition	3.1916	0.3789	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-765
Total N	Nutrient acquisition	1.2017	0.1968	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-766
Total N	Nutrient acquisition	0.7435	0.1782	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-767

Total P	Nutrient acquisition	2.3682	0.2835	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-768
Total P	Nutrient acquisition	1.8999	0.2419	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-769
Total P	Nutrient acquisition	2.1991	0.2674	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-770
Total P	Nutrient acquisition	3.0468	0.3601	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Panicum hemitomom</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-771
Shoot number	Biomass	1.2617	0.1998	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-772
Shoot number	Biomass	2.4527	0.292	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-773









Total P	Nutrient acquisition	1.9645	0.2471	P non-added	N non-added	Dry (<25%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-792
Total P	Nutrient acquisition	3.0422	0.3595	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%) to dry (<25%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-793
Total P	Nutrient acquisition	0.8472	0.1816	P non-added	N non-added	Dry (<25%) to field capacity (70-90%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i> <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-794
Total P	Nutrient acquisition	3.7886	0.4657	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Leersia hexandra</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Archaeospora trappei</i> , <i>Scutellospora heterogama</i> , <i>Acaulospora laevis</i> , <i>Ambispora leptoticha</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Ambispora gerdemannii</i>	Native	No development time extended	84	Miller & Sharitz. Functional Ecology 14:738-795
Shoot dry weight	Biomass	0.9723	0.2763	ND	N added	Dry (<25%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	60	Gao et al. Plant soil 290:283-291
Root dry weight	Biomass	0.3835	0.2541	ND	N added	Dry (<25%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	<i>Funnelformis mosseae</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Non-native	Single treatment	60	Gao et al. Plant soil 290:283-292

Total dry weight	Biomass	1.2838	0.603	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-158
Total dry weight	Biomass	-0.5153	0.5166	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-159
Total dry weight	Biomass	0.0561	0.5002	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-160
Total dry weight	Biomass	1.414	0.625	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-161
Total dry weight	Biomass	0.8561	0.5458	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-162
Total dry weight	Biomass	-0.0919	0.5005	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-163
Total dry weight	Biomass	1.3151	0.6081	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-164

Total dry weight	Biomass	1.3238	0.6095	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-165
Total dry weight	Biomass	0.9211	0.553	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-166
C in shoot	Biomass	1.9249	0.7316	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-167
C in shoot	Biomass	-0.1808	0.502	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-168
C in shoot	Biomass	0.2894	0.5052	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-169
C in shoot	Biomass	0	0.5	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-170
C in shoot	Biomass	0.5335	0.5178	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-171

C in shoot	Biomass	0	0.5	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-172
C in shoot	Biomass	0.5218	0.517	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-173
C in shoot	Biomass	-0.4956	0.5154	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-174
C in shoot	Biomass	0.7634	0.5364	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-175
N in shoot	Nutrient acquisition	0	0.5	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-176
N in shoot	Nutrient acquisition	0	0.5	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-177
N in shoot	Nutrient acquisition	-1.0135	0.5642	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-178

N in shoot	Nutrient acquisition	-0.8696	0.5473	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-179
N in shoot	Nutrient acquisition	0.5185	0.5168	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-180
N in shoot	Nutrient acquisition	-2.0992	0.7754	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-181
N in shoot	Nutrient acquisition	-0.3411	0.5073	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-182
N in shoot	Nutrient acquisition	1.0232	0.5654	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-183
N in shoot	Nutrient acquisition	0.9152	0.5523	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-184
P in shoot	Nutrient acquisition	1.087	0.5738	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-185

P in shoot	Nutrient acquisition	1.5528	0.6507	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-186
P in shoot	Nutrient acquisition	1.9249	0.7316	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-187
P in shoot	Nutrient acquisition	4.6666	1.8611	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-188
P in shoot	Nutrient acquisition	2.9207	1.0331	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-189
P in shoot	Nutrient acquisition	2.8519	1.0083	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-190
P in shoot	Nutrient acquisition	2.029	0.7573	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-191
P in shoot	Nutrient acquisition	1.0232	0.5654	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-192

P in shoot	Nutrient acquisition	-0.0792	0.5004	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-193
Water-use efficiency	Saline stress reduction	0	0.5	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-194
Water-use efficiency	Saline stress reduction	2.4316	0.8695	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-195
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.3227	0.6093	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-196
Water-use efficiency	Saline stress reduction	-2.6964	0.9544	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-197
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.037	0.5672	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-198
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.0864	0.5738	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-199

Water-use efficiency	Saline stress reduction	-0.9125	0.552	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-200
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.4696	0.635	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-201
Water-use efficiency	Saline stress reduction	1.3635	0.6162	P added	N added	Below field capacity (<70%)	0	<i>Sorghum bicolor</i>	Graminoid	FAC U	Single species inocula	<i>C. etunicatum</i>	Non-native	No development time extended	112	Fonseca et al. Mycorrhiza 11:151-202
Shoot dry weight	Biomass	0.7228	0.2131	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>symphyotrichum puniceum</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	-1.3981	0.2489	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>symphyotrichum puniceum</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	0.7011	0.2123	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>carex hystericina</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	-0.2169	0.2012	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>carex hystericina</i>	Graminoid	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914



Shoot dry weight	Biomass	-0.4984	0.2062	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>lobelia siphilitica</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	-1.0128	0.2256	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>lobelia siphilitica</i>	Forb	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	-1.9778	0.2978	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>muhlenbergia glomerata</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	-0.6018	0.2091	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>muhlenbergia glomerata</i>	Graminoid	FAC W	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	2.0707	0.3072	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>solidago patula</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	0	0.2	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>solidago patula</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Non-native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	0.2506	0.2016	ND	ND	Below field capacity (<70%)	0	<i>chelone glabra</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914

Shoot dry weight	Biomass	-0.5529	0.2076	ND	ND	Saturated (100%)	0	<i>chelone glabra</i>	Forb	OBL	Multiple species inocula	ND	Native	No development time extended	84	Wolfe et al. Journal of Ecology 94:905-914
Shoot dry weight	Biomass	0.7618	0.0913	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Nyssa sylvatica</i>	Tree	FAC	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	365	Keeley. American Journal of Botany 67(1):6-9
Shoot dry weight	Biomass	0.4425	0.0939	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Nyssa sylvatica</i>	Tree	FAC	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	365	Keeley. American Journal of Botany 67(1):6-10
Root dry weight	Biomass	0.5683	0.0886	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Nyssa sylvatica</i>	Tree	FAC	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	365	Keeley. American Journal of Botany 67(1):6-11
Root dry weight	Biomass	0.9926	0.1029	P non-added	N non-added	Saturated (100%)	0	<i>Nyssa sylvatica</i>	Tree	FAC	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Single treatment	365	Keeley. American Journal of Botany 67(1):6-12
Leaf number	Biomass	0.3638	0.6777	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-16
Root length	Biomass	-1.0448	0.7576	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-17

Height	Biomass	1.7008	0.9077	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-18
Root dry weight	Biomass	0.588	0.6955	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-19
Shoot dry weight	Biomass	1.0557	0.7595	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-20
Total dry weight	Biomass	0.2546	0.6721	P non-added	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Centella asiatica</i>	Forb	FAC	Multiple species inocula	<i>Glomus fasciculatum, Acaulospora foveata, Gigaspora margarita</i>	Native	Single treatment	80	Siddur & Garampalli. Asian Journal of Plant Science and Research 6(3):11-21
Total dry weight	Biomass	-1.9153	0.2084	ND	N non-added	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>R. intraradices</i>	Non-native	Single treatment	20	Cosme et al. Mycorrhiza 21:651-658
N in shoot	Nutrient acquisition	2.0093	0.3344	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>R. intraradices</i>	Non-native	Single treatment	20	Cosme et al. Mycorrhiza 21:651-659
P in shoot	Nutrient acquisition	1.3985	0.2765	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>R. intraradices</i>	Non-native	Single treatment	20	Cosme et al. Mycorrhiza 21:651-660

N in root	Nutrient acquisition	0.9338	0.2464	ND	ND	Field capacity (70-90%)	0	<i>Oryza sativa</i>	Graminoid	OBL	Single species inocula	<i>R. intraradices</i>	Non-native	Single treatment	20	Cosme et al. Mycorrhiza 21:651-661
Total dry weight	Biomass	-3.2752	0.3121	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-63
Total dry weight	Biomass	-0.3978	0.136	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-64
Shoot dry weight	Biomass	-3.0546	0.2888	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-65
Shoot dry weight	Biomass	0	0.1333	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-66
Proline in shoot	Saline stress reduction	0.0015	0.4	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-67
Proline in shoot	Saline stress reduction	1.0842	0.4588	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-68

Proline in root	Saline stress reduction	-0.1341	0.4009	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-69
Proline in root	Saline stress reduction	0.3371	0.4057	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-70
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	0.3845	0.4074	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-71
CO2 assimilation rate	Photosynthesis	-0.1191	0.4007	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-72
Total chlorophyll	Photosynthesis	0.0577	0.4002	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-73
Total chlorophyll	Photosynthesis	0.6377	0.4203	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-74
Soluble sugars in leaf	Saline stress reduction	0.0927	0.4004	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-75

Soluble sugars in leaf	Saline stress reduction	0.8792	0.4386	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-76
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	-1.6341	0.5335	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-77
Soluble sugars in root	Saline stress reduction	2.5715	0.7306	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-78
Total N	Nutrient acquisition	-1.793	0.5607	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-79
Total N	Nutrient acquisition	1.8177	0.5652	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-80
N in shoot	Nutrient acquisition	-2.0197	0.604	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-81
N in shoot	Nutrient acquisition	2.4088	0.6901	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-82

N in root	Nutrient acquisition	-0.8251	0.434	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-83
N in root	Nutrient acquisition	0	0.4	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-84
C in shoot	Biomass	-5.1974	1.7506	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-85
C in shoot	Biomass	0.0133	0.4	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-86
Total C	Biomass	-1.6301	0.5329	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-87
Total C	Biomass	-0.6423	0.4206	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-88
C in root	Biomass	-4.3252	1.3354	ND	N added	Field capacity (70-90%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-89

C in root	Biomass	-1.2933	0.4836	ND	N added	Saturated (100%)	17-19 ppt	<i>Tripolium pannonicum</i>	Forb	ND	Multiple species inocula	<i>Glomus</i>	Native	Development time extended	84	Neto et al. Plant and Soil 279:51-90
Height	Biomass	0.4449	0.6832	P added	N added	ND	0	<i>Canna indica</i>	Forb	FAC W	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Development time extended	45	Dong et al. International Journal of Phytoremediation 19(1):46-55
Root length	Biomass	0.6351	0.7003	P added	N added	ND	0	<i>Canna indica</i>	Forb	FAC W	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Development time extended	45	Dong et al. International Journal of Phytoremediation 19(1):46-56
Shoot dry weight	Biomass	2.0956	1.0326	P added	N added	ND	0	<i>Canna indica</i>	Forb	FAC W	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Development time extended	45	Dong et al. International Journal of Phytoremediation 19(1):46-57
Root dry weight	Biomass	0.2931	0.6738	P added	N added	ND	0	<i>Canna indica</i>	Forb	FAC W	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Development time extended	45	Dong et al. International Journal of Phytoremediation 19(1):46-58
Total chlorophyll	Photosynthesis	1.1195	0.7711	P added	N added	ND	0	<i>Canna indica</i>	Forb	FAC W	Single species inocula	<i>F. mosseae</i>	Non-native	Development time extended	45	Dong et al. International Journal of Phytoremediation 19(1):46-59

#### References to table A1

- Ammani K, Rao AS (1996) Effect of two arbuscular mycorrhizal fungi *Acaulospora spinosa* and *A. scrobiculata* on upland rice varieties. *Microbiol. Res.* 151:235-237
- Andersen F, Andersen T (2006) Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant *Littorella uniflora*. *Freshwater Biology* 51:1623-1633



- Carvalho LM et al (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance root cadmium and copper accumulation in the roots of the salt marsh plant *Aster tripolium* L. *Plant Soil* 285:161-169
- Cosme M, Stout MJ, Wurst S (2011) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) on the oviposition of rice water weevil (*Lissorhoptrus oryzophilus*). *Mycorrhiza* 21:651-658
- Dhillon SS (1992) Dual inoculation of pretransplant stage *Oryza sativa* L. plants with indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and fluorescent *Pseudomonas* spp. *Biol Fertil Soils* 13:147-151
- Dhillon SS (1992) Host-endophyte specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *oryza sativa* L. Ant the pre-transplant stage in low or high phosphorus soil. *Soil Biol. Biochem.* 24(5):405-411
- Dong J et al (2017) Effects of *Funnelliformis mosseae* inoculation on alleviating atrazine damage in *Canna indica* L. var. *flava* Roxb. *International Journal of Phytoremediation* 19(1):46-55
- Dunham RM, Ray AM, Inouye RS (2003) Growth, Physiology, and Chemistry of Mycorrhizal and Nonmycorrhizal *Typha Latifolia* Seedlings. *Wetlands* 23(4):890-896
- Eberl R (2011) Mycorrhizal association with native and invasive cordgrass *Spartina* spp. in San Francisco Bay, California. *Aquatic Biology* 14:1-7
- Fonseca HMA et al (2001) Shoot  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of non-host *Brassica rapa* change when exposed to  $\pm$ *Glomus etunicatum* inoculum and three levels of phosphorus and nitrogen. *Mycorrhiza* 11:151-158
- Gao X et al (2007) Mycorrhizal responsiveness of aerobic rice genotypes is negatively correlated with their zinc uptake when nonmycorrhizal. *Plant Soil* 290:283-291
- Hajiboland R, Dashtebani F, Aliasgharzad N (2015) Physiological responses of halophytic C4 grass *Aeluropus litoralis* to salinity and arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *PHOTOSYNTHETICA* 53(4):572-584
- Herdler S, Kreuzer K, Scheu S, Bonkowski M (2008) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*, *Glomeromycota*) and amoebae (*Acanthamoeba castellanii*, *Protozoa*) in the rhizosphere of rice (*Oryza sativa*). *Soil Biology & Biochemistry* 40:660-668
- Ipsilantis I, Sylvia DM (2007) Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Applied Soil Ecology* 35:261-271
- Keeley JE (1980) Endomycorrhizae Influence Growth of Blackgum Seedlings in Flooded Soils. *American Journal of Botany* 67(1):6-9
- Li H et al (2011) Can arbuscular mycorrhizal fungi improve grain yield, As uptake and tolerance of rice grown under aerobic conditions? *Environmental Pollution* 159:2537-2545
- Li H, Chen XW, Wong MH (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi reduced the ratios of inorganic/organic arsenic in rice grains. *Chemosphere* 145:224-230
- Li W, Fang M, Shujuan Z, Xue Z (2012) Effect of *Glomus Mosseae* Inoculation on Growth and Reproduction of Rice. *Information Tech. and Agricultural Eng.* 134:935-942
- Li Y et al (2009) Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. *Plant Soil* 315:285-296
- Lin A, Zhang X, Yang X (2014) *Glomus mosseae* enhances root growth and Cu and Pb acquisition of upland rice (*Oryza sativa* L.) in contaminated soils. *Ecotoxicology* 23:2053-2061

- Lingua G et al (2015) Effect of arbuscular mycorrhizal and bacterial inocula on nitrate concentration in mesocosms simulating a wastewater treatment system relying on phytodepuration. *Environ Sci Pollut Res* 22:18616-18625
- Liu Z et al (2014) Different respiration metabolism between mycorrhizal and non-mycorrhizal rice under low-temperature stress: a cry for help from the host. *Journal of Agricultural Science* doi:10.1017/S0021859614000434
- Liu ZL et al (2013) Differences in the arbuscular mycorrhizal fungi-improved rice resistance to low temperature at two N levels: Aspects of N and C metabolism on the plant side. *Plant Physiology and Biochemistry* 71:87-95
- Lopez de Andrade SA, Pereira A Jr., Mazzafera P (2015) Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress. *Chemosphere* 134:141-149
- Miller SP, Sharitz RR (2000) Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology* 14:738-748
- Nakatsubo T (1997) Effects of arbuscular mycorrhizal infection on the growth and reproduction of the annual legume *Kummerowia striata* growing in a nutrient-poor alluvial soil. *Ecological Research* 12:231-237
- Neto D et al (2006) How do mycorrhizas affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants? *Plant and Soil* 279:51-63
- Porcel R et al (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *Journal of Plant Physiology* 185:75-83
- Reddell P, Yun Y, Shipton WA (1997) Cluster roots and mycorrhizae in *Casuarina cunninghamiana*: their occurrence and formation in relation to phosphorus supply. doi: 10.1071/BT96049
- Reuss-Schmidt K et al (2015) Effects of Sex and Mycorrhizal Fungi on Gas Exchange in the Dioecious Salt Marsh Grass *Distichlis spicata*. *International Journal of Plant Sciences* 176(2):141-149
- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH, (2015) Arbuscular mycorrhizal influences on growth, nutrient uptake, and use efficiency of *Miscanthus sacchariflorus* growing on nutrient-deficient river bank soil. *Flora* 212:46-54
- Sarkar A, Asaeda T, Wang Q, Rashid MH (2016) Arbuscular Mycorrhizal Association for Growth and Nutrients Assimilation of *Phragmites japonica* and *Polygonum cuspidatum* Plants Growing on River Bank Soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47(1):87-100
- Secilia J, Bagyaraj DJ (1994) Selection of efficient vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for wetland rice - a preliminary screen. *Mycorrhiza* 4:265-268
- Siddur SH, Garampalli RH (2016) Efficacy of three arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Centella asiatica* L. (Urban). *Asian Journal of Plant Science and Research* 6(3):11-16
- Solaiman MZ, Hirata H (1996) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal colonization at nursery-stage on growth and nutrition in wetland rice (*Oryza sativa* L.) after transplanting under different soil fertility and water regimes. *Soil*

Science and Plant Nutrition, 42(3):561-571

Soti PG et al (2014) Mycorrhizal symbiosis and *Lygodium microphyllum* Invasion in South Florida—a biogeographic comparison. *Symbiosis* 62:81-90

Stevens KJ, Wall CB, Janssen JA (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L., and *Eclipta prostrata* (L.) L., grown under three levels of water

availability. *Mycorrhiza* 21:279-288

Tang J, Xu L, Chen X, Hub S (2009) Interaction between C4 barnyard grass and C3 upland rice under elevated CO<sub>2</sub>: Impact of mycorrhizae. *Acta Oecologica* 35:227-235

Tsang A, Maun MA (1999) Mycorrhizal fungi increase salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes. *Plant Ecology* 144:159-166

Wang, Y et al (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil* 331:181-191

Wolfe BE, Weishampel PA, Klironomos JN (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology* 94:905-914

Wu F, Hu J, Wu S, Wong MH (2015) Grain yield and arsenic uptake of upland rice inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi in As-spiked soils. *Environ Sci. Pollut. Res.* 22:8919-8926

Wu J et al (2014) Seedling performance of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel in the presence of arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Applied Microbiology* 116:1593-1606

Xie X et al (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology* 75:162-171

Ye S et al (2015) Studies of the Italian ryegrass–rice rotation system in southern China: Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects soil microorganisms and enzyme activities in the *Lolium mutiflorum* L. Rhizosphere. *Applied Soil*

*Ecology* 90:26-34

Zhang XH et al (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi can alleviate the adverse effects of chlorothalonil on *Oryza sativa* L. *Chemosphere* 64:1627-1632

Zheng S et al (2015) Role of Extrinsic Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Heavy Metal-Contaminated Wetlands with Various Soil Moisture Levels. *International Journal of Phytoremediation* 17(3):208-214

### A1.3. Online Resource 2

Complete plant and arbuscular mycorrhizal fungi species list. Sampling size (number of entries in the data set), estimate and confidence intervals and associated are given for each species. \*\*\*  $p < 0.0001$ ; \*\*  $p < 0.001$ ; \*  $p < 0.05$

Journal: Mycorrhiza

Thai Ramírez-Viga<sup>1</sup>, Ramiro Aguilar<sup>2,3</sup>, Silvia Castillo-Argüero<sup>1</sup>, Xavier Chiappa-Carrara<sup>4</sup>, Patricia Guadarrama<sup>4</sup>, José Ramos-Zapata<sup>5</sup>

1. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Facultad de Ciencias. Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacán, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, Ciudad de México, México.

2. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba CONICET, CC 495, 5000 Córdoba, Argentina.

3. Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE), Universidad Nacional Autónoma de México, 58190 Morelia, México.

4. Universidad Nacional Autónoma de México. Puerto de Abrigo s/n, C.P. 97356, Sisal, Yucatán, México. Corresponding autor XCC: xcc@ciencias.unam.mx, +52(988)931-1000 ext. 7206.

5. Departamento de Ecología Tropical, Universidad Autónoma de Yucatán, México. Carretera Mérida-Xmatkuil Km. 15.5 C.P. 97100 Mérida, Yucatán, México

Species	n	estimate	ci.lb	ci.ub	p
<b>Plant species</b>					
<i>Aeluropus littoralis</i>	63	0.4439	-0.5197	1.4076	n.s.
<i>Bidens frondosa</i>	3	0.1304	-1.2006	1.4614	n.s.
<i>Canna indica</i>	5	0.8243	-0.3871	2.0357	n.s.
<i>Carex hystericina</i>	2	0.2298	-0.9042	1.3637	n.s.
<i>Casuarina cunninghamiana</i>	6	0.2413	-0.8353	1.3179	n.s.
<i>Centella asiatica</i>	6	0.4479	-0.7187	1.6145	n.s.
<i>Chelone glabra</i>	2	-0.1453	-1.2775	0.987	n.s.
<i>Distichlis Spicata</i>	6	-0.096	-1.0446	0.8525	n.s.
<i>Eclipta prostrata</i>	3	-0.5824	-1.92	0.7552	n.s.
<i>Kandelia obovata</i>	5	-1.8704	-3.205	-0.5358	**
<i>Kummerowia striata</i>	6	0.8955	-0.2347	2.0257	n.s.
<i>Leersia hexandra</i>	24	1.262	0.2989	2.2251	*
<i>Littorella uniflora</i>	7	0.5278	-0.6127	1.6683	n.s.
<i>Lobelia siphilitica</i>	2	-0.744	-1.8855	0.3974	n.s.

<i>Lolium mutiflorum</i>	8	0.3182	-0.596	1.2324	n.s.
<i>Lygodium microphyllum</i>	4	2.5018	1.3362	3.6674	***
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	8	1.7767	0.6499	2.9035	**
<i>Muhlenbergia glomerata</i>	2	-1.1694	-2.336	-0.0028	*
<i>Nyssa sylvatica</i>	4	0.6834	-0.3062	1.6729	n.s.
<i>Oryza sativa</i>	150	0.6194	0.3716	0.8671	***
<i>Panicum hemitomom</i>	60	0.5633	-0.1186	1.2452	n.s.
<i>Phragmites australis</i>	15	0.7906	0.0914	1.4899	*
<i>Phragmites japonica</i>	9	1.704	0.5901	2.818	**
<i>Polygonum cuspidatum</i>	9	0.2237	-0.8423	1.2897	n.s.
<i>solidago patula</i>	2	0.8165	-0.3474	1.9805	n.s.
<i>Sonneratia apetala</i>	14	0.2825	-0.701	1.266	n.s.
<i>Sorghum bicolor</i>	45	0.5531	-0.4164	1.5226	n.s.
<i>Spartina spp.</i>	5	0.4869	-0.4975	1.4713	n.s.
<i>Strophostyles helvola</i>	15	0.8866	0.0884	1.6847	*
<i>Symphyotrichum puniceum</i>	2	-0.2555	-1.4089	1.6847	n.s.
<i>Tripolium pannonicum</i>	31	-0.5064	-1.3095	0.2968	n.s.
<i>Typha latifolia</i>	20	-0.5428	-1.2743	0.1887	n.s.
<b>AMF species</b>					
<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	141	0.5494	0.0446	1.0543	*
<i>Funneliformis caledonium</i>	4	0.641	-0.5702	1.8522	n.s.
<i>Funneliformis geosporum</i>	3	-0.6425	-2.0116	0.7265	n.s.
<i>Funneliformis mosseae</i>	46	0.7489	0.3406	1.1571	***
<i>Gigaspora margarita</i>	26	1.1949	0.6035	1.7864	***
<i>Glomus sp.</i>	41	-0.0331	-0.6047	0.5385	n.s.
<i>Rhizophagus intraradices</i>	19	0.4325	-0.0878	0.9528	n.s.
<i>Rhizophagus irregularis</i>	11	0.4529	-0.4985	1.4043	n.s.

### A.1.4. Online Resource 3

Journal: Mycorrhiza

Thai Ramírez-Viga<sup>1</sup>, Ramiro Aguilar<sup>2,3</sup>, Silvia Castillo-Argüero<sup>1</sup>, Xavier Chiappa-Carrara<sup>4</sup>, Patricia Guadarrama<sup>4</sup>, José Ramos-Zapata<sup>5</sup>

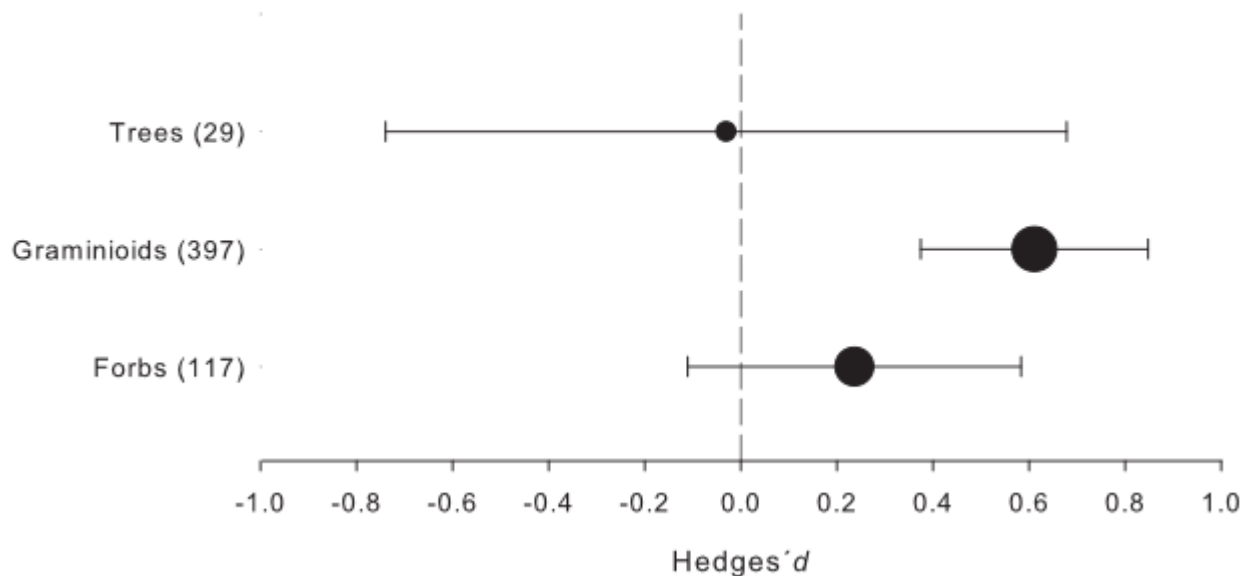
1. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Facultad de Ciencias. Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacán, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, Ciudad de México, México.

2. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba CONICET, CC 495, 5000 Córdoba, Argentina.

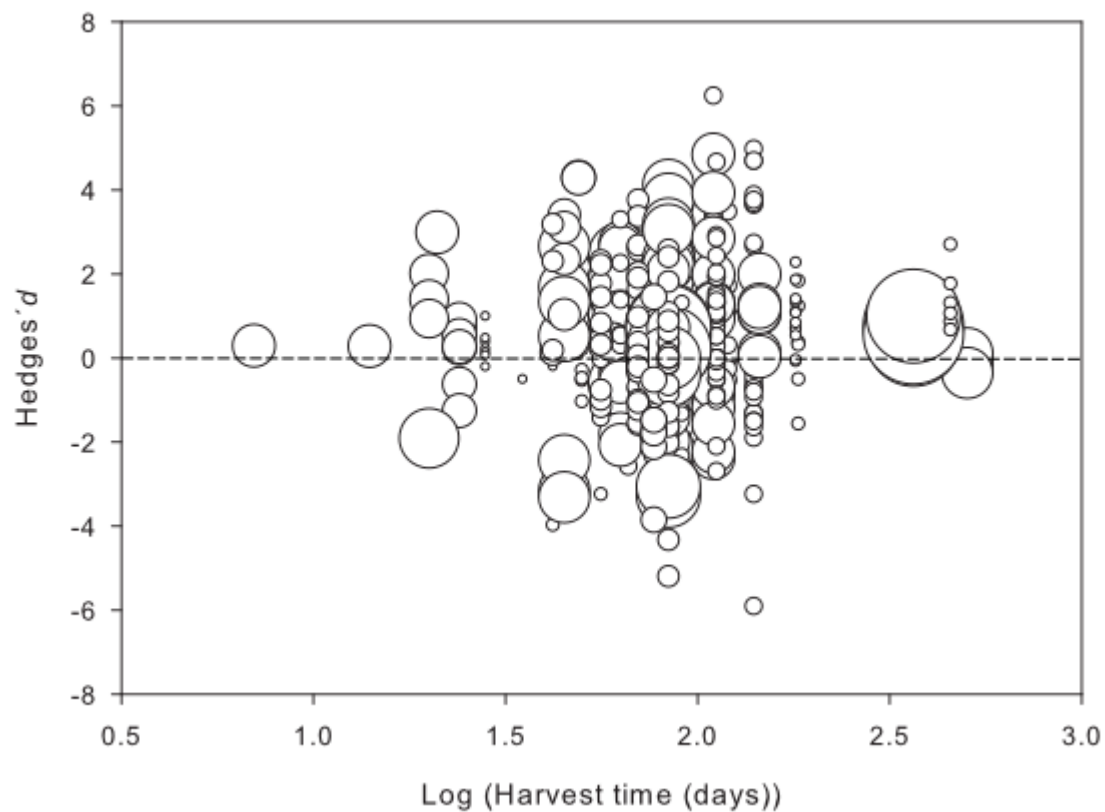
3. Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE), Universidad Nacional Autónoma de México, 58190 Morelia, México.

4. Universidad Nacional Autónoma de México. Puerto de Abrigo s/n, C.P. 97356, Sisal, Yucatán, México. Corresponding autor XCC: xcc@ciencias.unam.mx, +52(988)931-1000 ext. 7206.

5. Departamento de Ecología Tropical, Universidad Autónoma de Yucatán, México. Carretera Mérida-Xmatkuil Km. 15.5 C.P. 97100 Mérida, Yucatán, México



**A1** Weighted-mean effect sizes and 95% bias-corrected confidence intervals of different growth habit of wetland host plants (trees, graminoids, forbs). Sample sizes for each category are shown in parentheses. The size of each dot representing each mean effect size is proportional to its weight or contribution to the overall mean calculation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$ . When confidence intervals overlap zero the effect sizes are not significantly different from zero.



**A2** Relationship between the log-transformed harvest time (days) and the effect size of AMF on plant performance. The slope of the meta-regression is not different from zero ( $\beta = 0.049$ ;  $QM_{(d.f.=1)} = 0.0264$ ;  $P = 0.871$ ). The size of each dot is proportional to its weight (within-study sample size) for parameter estimation. Dotted line shows Hedges'  $d = 0$

## ANEXO 2. MATERIAL SUPLEMENTARIO DE METODOLOGÍA

### A2.1. Solución utilizada para fertilización de los experimentos

Las plantas fueron suplementadas con la solución nutritiva de Hoagland al 25%, de acuerdo con Guadarrama-Chávez et al. (2008), que la presentan modificada y al 50%:

Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	2.5 ml L <sup>-1</sup>
KNO <sub>3</sub>	2.5 ml L <sup>-1</sup>
MgSO <sub>4</sub>	1 ml L <sup>-1</sup>
ZnSO <sub>4</sub>	0.8 ml L <sup>-1</sup>
MnSO <sub>4</sub>	0.5 ml L <sup>-1</sup>
CuSO <sub>4</sub>	0.2 ml L <sup>-1</sup>
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	2.0 ml L <sup>-1</sup>
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub>	0.1 ml L <sup>-1</sup>
FeSO <sub>4</sub> *7H <sub>2</sub> O	2.0 ml L <sup>-1</sup>
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	

Para el experimento de capacidad de respuesta se administraron tres niveles de fósforo (KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>): 20g l<sup>-1</sup>, 2g l<sup>-1</sup> y 0g l<sup>-1</sup>. Para los experimentos de efectividad, el P se suplementará en concentración de 0.02 g l<sup>-1</sup> de KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>. Se administraron 50 ml de la solución nutritiva por maceta con las diferentes concentraciones de P, de acuerdo con Wang et al, (2010).

### A2.2. Tinción de raíces

*Tinción de raíces.* Se tomó aproximadamente 1 g de raíces frescas de tres plantas de cada tratamiento después de registrar el peso fresco y se tiñieron con azul de tripano de acuerdo con la técnica de Phillips y Hayman (1970), modificada por Hernández-Cuevas et al. (2008), para posteriormente cuantificar el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular. Especificaciones del uso de la técnica:

a). El baño maría fue sustituido por el uso del microondas tal como especifica la técnica.



b). Cuando las raíces se observaban aún rígidas (raíces muy lignificadas) luego de calentarlas 5 minutos en microondas con KOH al 10%, se colocaban otros 2 minutos y medio, una y máximo dos veces más para que las raíces terminaran de liberar los taninos y se ablandaran. Para evitar que el tejido de las raíces se degradase con el calor extra impuesto con el KOH, éstas no fueron calentadas con el azul de tripano, en cambio permanecieron sumergidas en la tinción 24 horas y posteriormente fueron enjuagadas.

*Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular.* Esta medida estima el crecimiento de un hongo o de una comunidad fúngica dentro de la corteza de la raíz (Bagyaraj y Stürmer 2012). Para cuantificar el porcentaje de colonización en las raíces se siguió el procedimiento de McGonigle et al. (1990), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008). El porcentaje de colonización se estimó aplicando la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de colonización} = \frac{\text{número de campos colonizados}}{\text{número total de campos observados}} \times 100$$

El conteo del porcentaje de colonización se llevó a cabo por estructura fúngica dentro de la raíz (hifas, vesículas, esporas, arbusculos y ovillos) y se contabilizó también el porcentaje total de colonización (se cuentan todas las estructuras fúngicas dentro de la raíz).

### **A2.3. Extracción y conteo de densidad de esporas**

La extracción de esporas se llevó a cabo de acuerdo con la técnica de Gerdemann y Nicolson (1963) y centrifugación con gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) modificadas por Hernández-Cuevas et al. (2008). Especificaciones del uso de la técnica:

a) Se tomó suelo de tres individuos en cada tratamiento. Una vez seco fue almacenado a temperatura ambiente hasta el momento de la extracción. Para la extracción se usó 50 g de muestra.

b) El suelo de cada muestra fue vaciado en un vaso de precipitado de 1000 ml, se adicionó agua corriente hasta 3 cm por debajo del borde.

c) Se agregó jabón líquido a la muestra y se revolvió con una espátula. Se dejó reposar hasta que la tierra se hubiese precipitado en el fondo del vaso.

d) Se decantó el sobrenadante sobre una serie de tamices. Se trasladaron los restos en los tamices de 45, 61, 120 y 190  $\mu$  a tubos de centrifuga con ayuda de una pipeta y se equilibraron con agua corriente. Las muestras se centrifugaron a 2000 rpm durante 5 minutos.

e) El sobrenadante de los tubos fue vertido en una bomba de vacío (Air Cadet® Mod. 7059-42), en la cual fue colocada previamente una membrana millipore de 0.45 $\mu$  para retener en ella las esporas. El agua fue extraída y con la ayuda de una pinza de punta fina la membrana fue colocada en una caja de petri debidamente etiquetada, la cual se almacenó en refrigeración de 1 a 3 días hasta su revisión.

Los patrones de densidad de esporas de los HMA reflejan la tendencia a esporular bajo cierta variedad de condiciones ambientales (D'Souza y Felinov 2013b). Una vez montadas las esporas en portaobjetos, se cuantificó el número de esporas totales en cada placa y se dividió entre los gramos de suelo utilizados en la extracción (50 g). Adicionalmente se contabilizó el número de esporas con contenido celular de cada placa para evaluar de manera indirecta la viabilidad de estos propágulos (esporas potencialmente viables = número de esporas con contenido celular / número total de esporas en la muestra).

#### A2.4. Diseños experimentales del capítulo I

**Tabla 2.1** Diseño del experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo.

Saturación de agua en el sustrato	NaCl añadido	Micorrización	P (g/L)
80-100%	0 mM NaCl	Con micorriza	0
			2
			20
		Sin micorriza	0
			2
			20

n = 5

**Tabla 2.2** Cronograma del experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. Fertilización aplicada en octubre, diciembre, febrero y abril.

Septiembre 2017	Octubre 2017	Noviembre 2017	Diciembre 2017	...	Mayo 2018
	<i>Comienzo de experimento</i>	Experimento en curso	Experimento en curso		<i>Fin de experimento</i>
Colecta de propágulos	Inicio de tratamientos M y NM	Inicio de tratamiento de P	Monitoreo de crecimiento	...	Medición de parámetros fotosintéticos, adquisición de nutrientes y generación de biomasa (vegetal y fúngica)
	Monitoreo de crecimiento	Monitoreo de crecimiento			
	Cosecha inicial				Cosecha final

**Tabla 2.3** Diseño del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato.

Micorrización	Saturación de agua	NaCl añadido
Con micorriza	Sustrato inundado	0 mM NaCl
	Sustrato no inundado	137 mMNaCl
Sin micorriza	Sustrato inundado	0 mM NaCl
	Sustrato no inundado	137 mMNaCl

n = 8

**Tabla 2.4** Cronograma del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Fertilización aplicada en noviembre de 2017 y febrero de 2018.

Septiembre 2017	Octubre 2017	Noviembre 2017	Diciembre 2017	...	Mayo 2018
-	<i>Comienzo de experimento</i>	Experimento en curso	Experimento en curso	...	<i>Fin de experimento</i>
Colecta de propágulos	Inicio de tratamientos M y NM Monitoreo de crecimiento	Aplicación de NaCl Monitoreo de crecimiento	Tratamientos de saturación de agua Monitoreo de crecimiento	...	Medición de parámetros fotosintéticos, adquisición de nutrientes y generación de biomasa (vegetal y fúngica)
-	Cosecha inicial	-	-	...	Cosecha final

## ANEXO 3. AMPLIACIÓN DE RESULTADOS

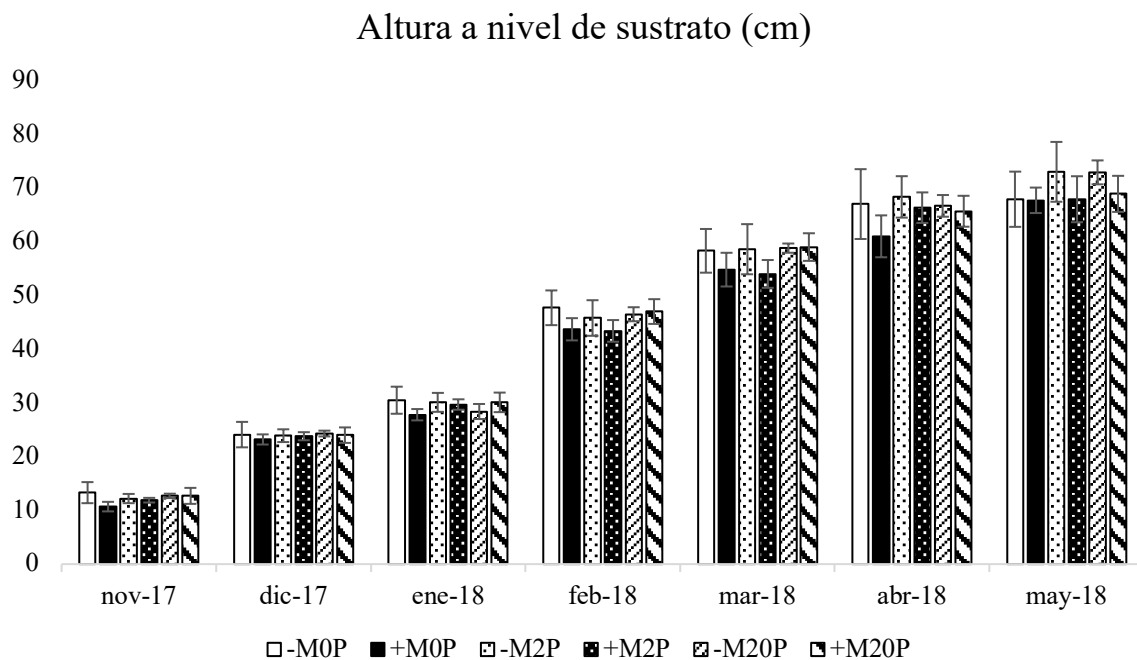
### A3.1. Capítulo I. Capacidad de respuesta y respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares alóctonos

#### A3.1.1 Experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA bajo distintos niveles de fósforo

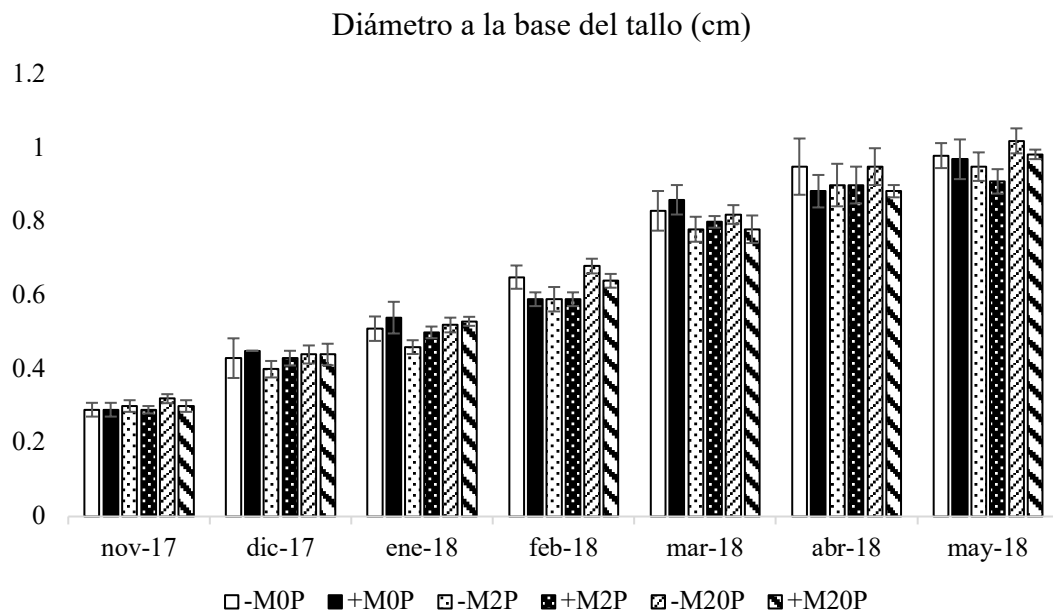
**Tabla 3.1** Biomasa de las plantas de la cosecha inicial en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. Altura = altura a nivel de raíz, DBT = diámetro a la base del tallo, LR = longitud de raíz, PFh = peso fresco de hojas, PFa = peso fresco aéreo, PFs = peso fresco subterráneo, PFt = peso seco total, PSh = peso seco de hojas, PSa = peso seco aéreo, PSs = peso seco subterráneo, PSt = peso seco total.

Altura (cm)	DBT (cm)	LR (cm)	Número de hojas	PFh (g)	PFa (g)
9.07 ± 0.64	0.29 ± 0.01	19.93 ± 2.67	2.86 ± 0.59	0.20 ± 0.04	0.49 ± 0.05
PFs (g)	PFt (g)	PSh (g)	PSa (g)	PSs (g)	PSt (g)
0.35 ± 0.04	0.84 ± 0.09	0.05 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.16 ± 0.02

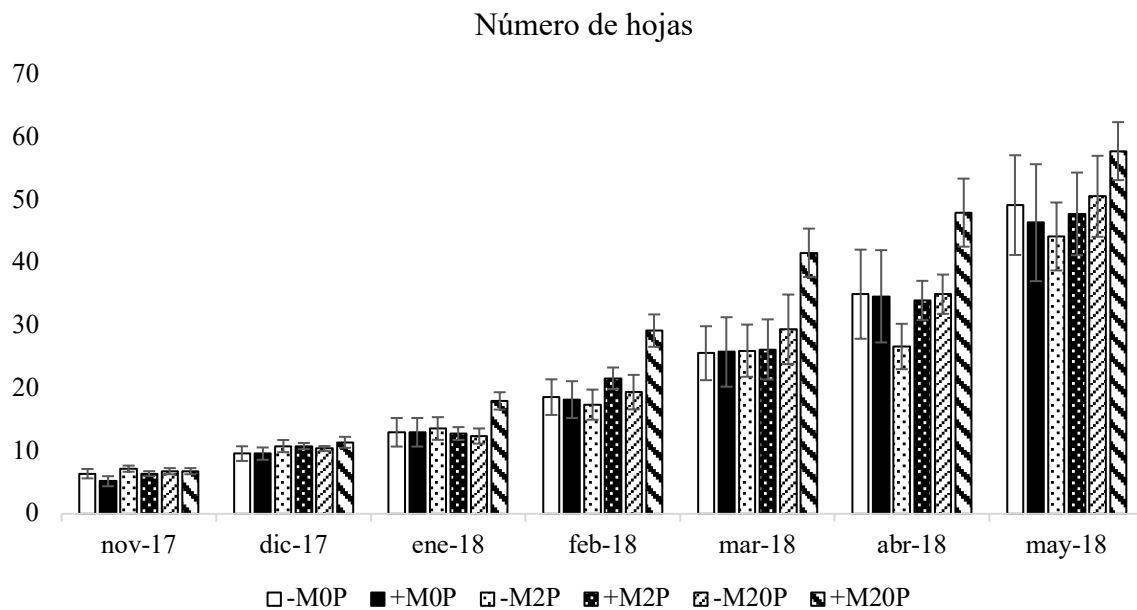
n = 5



**Figura 3.1** Altura a nivel de sustrato (promedio  $\pm$  error estándar) durante el monitoreo mensual de las plantas en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo. n = 5.



**Figura 3.2** Diámetro a la base del tallo (promedio  $\pm$  error estándar) durante el monitoreo mensual de las plantas en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo. n = 5.



**Figura 3.3** Número de hojas (promedio  $\pm$  error estándar) durante el monitoreo mensual de las plantas en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo. n = 5.



**Tabla 3.2** Peso fresco (PF) de las plantas en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. Promedio  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro del mismo nivel de adición de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo.

Tratamiento	PF hojas (g)	PF tallo (g)	PF aéreo (g)	PF subterráneo (g)	PF total (g)
-M 0P	16.05 $\pm$ 1.94 <sup>a</sup>	13.76 $\pm$ 1.99 <sup>a</sup>	29.81 $\pm$ 3.83 <sup>a</sup>	37.62 $\pm$ 3.64 <sup>a</sup>	67.43 $\pm$ 7.21 <sup>a</sup>
+M 0P	16.35 $\pm$ 3.00 <sup>a</sup>	13.10 $\pm$ 1.46 <sup>a</sup>	29.45 $\pm$ 4.40 <sup>a</sup>	36.54 $\pm$ 8.58 <sup>a</sup>	65.99 $\pm$ 12.97 <sup>a</sup>
-M 2P	18.67 $\pm$ 4.14 <sup>a</sup>	14.24 $\pm$ 2.03 <sup>a</sup>	32.91 $\pm$ 5.94 <sup>a</sup>	41.12 $\pm$ 6.56 <sup>a</sup>	74.03 $\pm$ 12.39 <sup>a</sup>
+M 2P	16.98 $\pm$ 1.94 <sup>a</sup>	13.14 $\pm$ 1.47 <sup>a</sup>	30.12 $\pm$ 3.37 <sup>a</sup>	37.96 $\pm$ 4.54 <sup>a</sup>	68.08 $\pm$ 7.73 <sup>a</sup>
-M 20P	17.34 $\pm$ 1.18 <sup>a</sup>	14.12 $\pm$ 0.54 <sup>a</sup>	31.46 $\pm$ 1.70 <sup>a</sup>	38.34 $\pm$ 3.92 <sup>a</sup>	69.80 $\pm$ 4.55 <sup>b</sup>
+M 20P	19.82 $\pm$ 0.85 <sup>a</sup>	14.56 $\pm$ 0.93 <sup>a</sup>	34.38 $\pm$ 1.64 <sup>a</sup>	51.42 $\pm$ 1.78 <sup>a</sup>	85.80 $\pm$ 3.24 <sup>a</sup>

n = 5

**Tabla 3.3** Peso seco (PS) de las plantas en el experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. Promedio  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro del mismo nivel de adición de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo.

Tratamiento	PS hojas (g)	PS tallo (g)	PS aéreo (g)	PS subterráneo (g)	PS total (g)
-M 0P	4.66 $\pm$ 0.71 <sup>a</sup>	4.52 $\pm$ 0.90 <sup>a</sup>	13.78 $\pm$ 2.28 <sup>a</sup>	8.10 $\pm$ 1.26 <sup>a</sup>	21.88 $\pm$ 3.49 <sup>a</sup>
+M 0P	4.46 $\pm$ 0.79 <sup>a</sup>	3.84 $\pm$ 0.59 <sup>a</sup>	12.7 $\pm$ 2.18 <sup>a</sup>	7.56 $\pm$ 1.93 <sup>a</sup>	20.26 $\pm$ 4.10 <sup>a</sup>
-M 2P	4.52 $\pm$ 0.68 <sup>a</sup>	3.88 $\pm$ 1.14 <sup>a</sup>	12.84 $\pm$ 2.46 <sup>a</sup>	7.82 $\pm$ 1.65 <sup>a</sup>	20.66 $\pm$ 4.08 <sup>a</sup>
+M 2P	4.76 $\pm$ 0.58 <sup>a</sup>	4.44 $\pm$ 0.70 <sup>a</sup>	13.90 $\pm$ 1.82 <sup>a</sup>	8.02 $\pm$ 1.14 <sup>a</sup>	21.92 $\pm$ 2.94 <sup>a</sup>
-M 20P	4.92 $\pm$ 0.44 <sup>a</sup>	4.62 $\pm$ 0.33 <sup>a</sup>	14.44 $\pm$ 1.19 <sup>a</sup>	8.58 $\pm$ 0.75 <sup>b</sup>	23.02 $\pm$ 1.66 <sup>a</sup>
+M 20P	5.88 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>	4.80 $\pm$ 0.27 <sup>a</sup>	16.52 $\pm$ 0.72 <sup>a</sup>	11.54 $\pm$ 0.76 <sup>a</sup>	28.06 $\pm$ 1.46 <sup>a</sup>

n = 5

**Tabla 3.4** Parámetros fotosintéticos estimados en las plantas del experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo.

Tratamiento	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Conduc Estom ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Carbono intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	Transpiración ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ )	Clorofila a (%)	Clorofila b (%)
-M 0P	11.5±0.48 <sup>b</sup>	0.23±0.01 <sup>abcd</sup>	<b>281±2.6<sup>a</sup></b>	<b>5.49±0.25<sup>c</sup></b>	2.12±0.04 <sup>bcd</sup>	1.90 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.71 ± 0.04 <sup>a</sup>
+M 0P	11.9±0.31 <sup>b</sup>	0.17±0.01 <sup>d</sup>	253±2.6 <sup>c</sup>	4.73±0.16 <sup>d</sup>	<b>2.54±0.03<sup>a</sup></b>	2.09 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.78 ± 0.02 <sup>a</sup>
-M 2P	14.5±0.50 <sup>a</sup>	0.28±0.02 <sup>a</sup>	273±2.5 <sup>ab</sup>	6.65±0.30 <sup>a</sup>	2.21±0.03 <sup>bcd</sup>	2.01 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.75 ± 0.02 <sup>a</sup>
+M 2P	14.5±0.34 <sup>a</sup>	0.25±0.01 <sup>abc</sup>	265±2.4 <sup>bc</sup>	6.37±0.22 <sup>ab</sup>	2.31±0.03 <sup>ab</sup>	2.13 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.79 ± 0.01 <sup>a</sup>
-M 20P	<b>14.3±0.37<sup>a</sup></b>	<b>0.27±0.01<sup>ab</sup></b>	270±2.3 <sup>ab</sup>	<b>6.83±0.22<sup>a</sup></b>	2.11±0.03 <sup>cd</sup>	2.09 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.78 ± 0.02 <sup>a</sup>
+M 20P	11.7±0.18 <sup>b</sup>	0.20±0.01 <sup>cd</sup>	268±2.0 <sup>b</sup>	5.86±0.14 <sup>bc</sup>	2.02±0.03 <sup>d</sup>	2.06 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.77 ± 0.03 <sup>a</sup>

n = 5

**Tabla 3.5** Contenido de carbono promedio ( $\pm$  error estándar) en las plantas del experimento de capacidad de respuesta y respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo distintos niveles de fósforo. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro del mismo nivel de adición de fósforo. -M = plantas no inoculadas con HMA, +M = plantas inoculadas con HMA, 0P = sin adición de fósforo, 2P = con adición de 2ppm de fósforo, 20P = con adición de 20 ppm de fósforo.

Tratamiento	Contenido de C (%)
-M 0P	42.15 ± 0.19 <sup>a</sup>
+M 0P	41.78 ± 0.08 <sup>b</sup>
-M 2P	42.04 ± 0.06 <sup>b</sup>
+M 2P	42.41 ± 0.09 <sup>a</sup>
-M 20P	42.40 ± 0.27 <sup>a</sup>
+M 20P	42.09 ± 0.12 <sup>a</sup>

n = 4

### A3.1.2. Experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato

**Tabla 3.6** Biomasa de las plantas del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato, en la cosecha inicial. Altura = altura a nivel de raíz, DBT = diámetro a la base del tallo, LR = longitud de raíz, PFh = peso fresco de hojas, PFa = peso fresco aéreo, PFs = peso fresco subterráneo, PFt = peso seco total, PSh = peso seco de hojas, PSa = peso seco aéreo, PSs = peso seco subterráneo, PSt = peso seco total.

Altura (cm)	DBT (cm)	LR (cm)	# de hojas	PFh (g)	PFa (g)
9.07 ± 0.64	0.29 ± 0.01	19.93 ± 2.67	2.86 ± 0.59	0.20 ± 0.04	0.49 ± 0.05
PFs (g)	PFt (g)	PSh (g)	PSa (g)	PSs (g)	PSt (g)
0.35 ± 0.04	0.84 ± 0.09	0.05 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.16 ± 0.02

n = 7

**Tabla 3.7** Peso fresco (PF) de las plantas en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Promedio ± error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = micorrizada, -M = no micorrizada.

Tratamiento	PF hojas (g)	PF tallo (g)	PF aéreo (g)	PF subterráneo (g)	PF total (g)
-I -S-M	17.24 ± 0.69 <sup>ab</sup>	11.57 ± 0.49 <sup>ab</sup>	28.82 ± 0.92 <sup>a</sup>	40.25 ± 2.18 <sup>ab</sup>	69.07 ± 2.86 <sup>ab</sup>
-I -S+M	18.14 ± 0.45 <sup>ab</sup>	13.04 ± 0.60 <sup>ab</sup>	31.17 ± 0.91 <sup>a</sup>	45.79 ± 2.02 <sup>b</sup>	76.96 ± 2.62 <sup>a</sup>
-I +S-M	16.61 ± 1.58 <sup>ab</sup>	14.41 ± 0.56 <sup>ab</sup>	31.02 ± 1.74 <sup>a</sup>	39.37 ± 3.03 <sup>ab</sup>	70.40 ± 3.45 <sup>ab</sup>
-I +S+M	20.29 ± 0.97 <sup>a</sup>	16.17 ± 2.18 <sup>a</sup>	36.46 ± 2.42 <sup>a</sup>	37.69 ± 3.78 <sup>ab</sup>	74.15 ± 5.28 <sup>ab</sup>
+I -S-M	7.01 ± 0.85 <sup>c</sup>	6.37 ± 0.83 <sup>c</sup>	13.05 ± 1.66 <sup>b</sup>	23.79 ± 3.15 <sup>c</sup>	36.84 ± 4.79 <sup>c</sup>
+I -S+M	10.30 ± 0.92 <sup>c</sup>	9.99 ± 1.02 <sup>bc</sup>	20.29 ± 1.88 <sup>b</sup>	37.17 ± 3.21 <sup>ab</sup>	57.46 ± 4.97 <sup>abc</sup>
+I +S-M	9.15 ± 1.83 <sup>c</sup>	10.16 ± 1.80 <sup>bc</sup>	19.25 ± 4.12 <sup>b</sup>	34.27 ± 6.34 <sup>ac</sup>	54.55 ± 12.72 <sup>bc</sup>
+I +S+M	14.51 ± 2.55 <sup>b</sup>	15.45 ± 2.75 <sup>a</sup>	29.96 ± 5.28 <sup>a</sup>	42.71 ± 6.12 <sup>ab</sup>	72.67 ± 11.33 <sup>ab</sup>

n = 8

**Tabla 3.8** Peso seco (PS) de las plantas en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA, bajo condiciones contrastantes de salinidad y disponibilidad de agua en el sustrato. Promedio  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. +I = inundado, -I = no inundado, +S = NaCl añadido, -S = NaCl no añadido, +M = micorrizada, -M = no micorrizada.

Tratamiento	PS hojas (g)	PS tallo (g)	PS aéreo (g)	PS aéreo (g)	PS subterráneo (g)	PS total (g)	PS total (g)
-I -S-M	4.94 $\pm$ 0.15 <sup>ab</sup>	4.04 $\pm$ 0.16 <sup>ab</sup>	8.98 $\pm$ 0.26 <sup>ab</sup>	13.90 $\pm$ 0.40 <sup>abd</sup>	9.02 $\pm$ 0.48 <sup>a</sup>	18.00 $\pm$ 0.66 <sup>a</sup>	22.92 $\pm$ 0.81 <sup>a</sup>
-I -S+M	4.94 $\pm$ 0.15 <sup>ab</sup>	4.37 $\pm$ 0.28 <sup>ab</sup>	9.31 $\pm$ 0.40 <sup>ab</sup>	14.19 $\pm$ 0.54 <sup>abc</sup>	9.27 $\pm$ 0.47 <sup>a</sup>	18.59 $\pm$ 0.77 <sup>a</sup>	23.46 $\pm$ 0.91 <sup>a</sup>
-I +S-M	5.85 $\pm$ 0.24 <sup>a</sup>	5.36 $\pm$ 0.24 <sup>a</sup>	11.21 $\pm$ 0.46 <sup>b</sup>	16.99 $\pm$ 0.69 <sup>a</sup>	8.57 $\pm$ 0.55 <sup>a</sup>	19.79 $\pm$ 0.99 <sup>a</sup>	25.56 $\pm$ 1.20 <sup>a</sup>
-I +S+M	5.65 $\pm$ 0.26 <sup>a</sup>	5.10 $\pm$ 0.28 <sup>a</sup>	10.75 $\pm$ 0.51 <sup>ab</sup>	16.35 $\pm$ 0.77 <sup>ab</sup>	8.37 $\pm$ 0.36 <sup>a</sup>	19.12 $\pm$ 0.79 <sup>a</sup>	24.72 $\pm$ 1.04 <sup>a</sup>
+I -S-M	1.82 $\pm$ 0.24 <sup>c</sup>	1.85 $\pm$ 0.28 <sup>c</sup>	3.68 $\pm$ 0.50 <sup>c</sup>	5.49 $\pm$ 0.74 <sup>d</sup>	4.64 $\pm$ 0.80 <sup>b</sup>	8.31 $\pm$ 1.30 <sup>b</sup>	10.12 $\pm$ 1.53 <sup>b</sup>
+I -S+M	2.81 $\pm$ 0.29 <sup>bc</sup>	3.24 $\pm$ 0.33 <sup>b</sup>	6.05 $\pm$ 0.61 <sup>c</sup>	8.84 $\pm$ 0.88 <sup>bcd</sup>	7.10 $\pm$ 0.70 <sup>ab</sup>	13.15 $\pm$ 1.30 <sup>b</sup>	15.94 $\pm$ 1.58 <sup>b</sup>
+I +S-M	2.64 $\pm$ 0.45 <sup>bc</sup>	3.41 $\pm$ 0.64 <sup>b</sup>	6.05 $\pm$ 1.10 <sup>c</sup>	8.67 $\pm$ 1.54 <sup>cd</sup>	6.72 $\pm$ 1.51 <sup>ab</sup>	12.77 $\pm$ 2.56 <sup>b</sup>	8.47 $\pm$ 3.00 <sup>b</sup>
+I +S+M	3.93 $\pm$ 0.75 <sup>abc</sup>	5.40 $\pm$ 1.02 <sup>a</sup>	9.33 $\pm$ 1.78 <sup>ac</sup>	13.23 $\pm$ 2.51 <sup>abd</sup>	9.10 $\pm$ 1.64 <sup>a</sup>	18.43 $\pm$ 3.39 <sup>a</sup>	22.33 $\pm$ 4.13 <sup>a</sup>

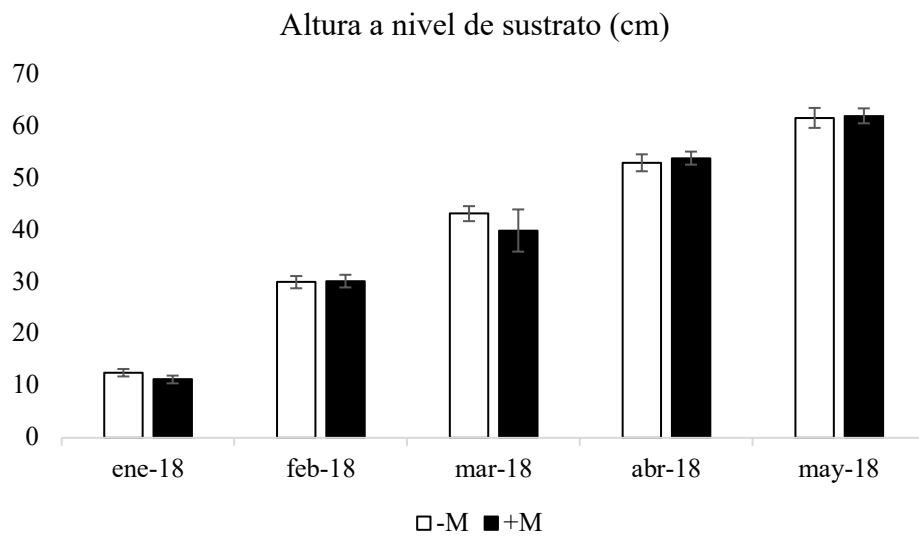
n = 8

### A3.2. Capítulo II. Respuesta de *Laguncularia racemosa* a la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares autóctonos

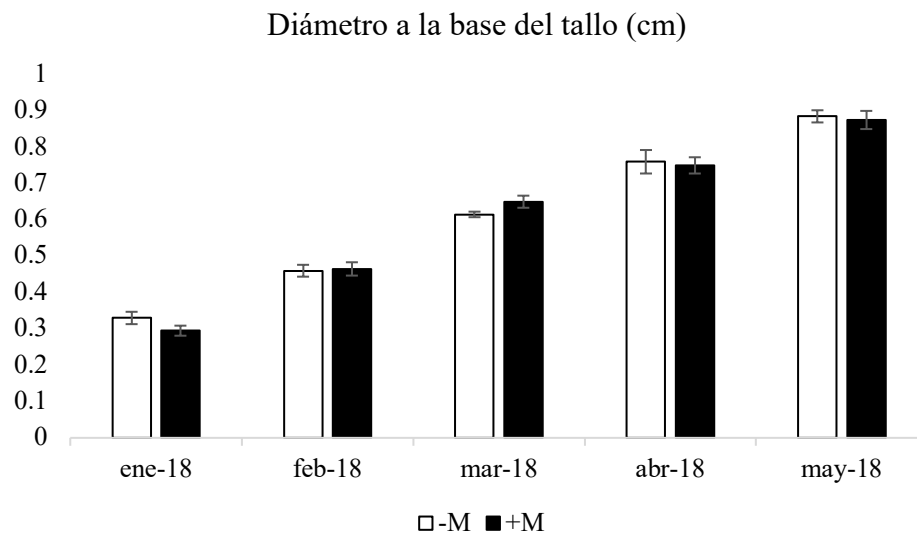
**Tabla 3.9** Biomasa de las plantas del experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos, en la cosecha inicial. Altura = altura a nivel de raíz, DBT = diámetro a la base del tallo, LR = longitud de raíz, PFh = peso fresco de hojas, PFa = peso fresco aéreo, PFs = peso fresco subterráneo, PFt = peso seco total, PSh = peso seco de hojas, PSa = peso seco aéreo, PSs = peso seco subterráneo, PSt = peso seco total, AF = área foliar, PAF = proporción de área foliar, AFE = área foliar específica.

Altura (cm)	DBT (cm)	LR (cm)	# de hojas	PFh (g)	PFa (g)	PFs (g)	PFt (g)
9.95 $\pm$ 0.61	0.27 $\pm$ 0.01	20.20 $\pm$ 2.18	4.00 $\pm$ 0.30	0.37 $\pm$ 0.06	0.72 $\pm$ 0.10	0.42 $\pm$ 0.05	1.14 $\pm$ 0.14
PSh (g)	PSa (g)	PSs (g)	PSt (g)	AF (cm <sup>2</sup> )	PAF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> /g)	
0.15 $\pm$ 0.02	0.23 $\pm$ 0.02	0.11 $\pm$ 0.01	0.34 $\pm$ 0.03	11.37 $\pm$ 1.69	30.46 $\pm$ 3.56	73.93 $\pm$ 11.02	

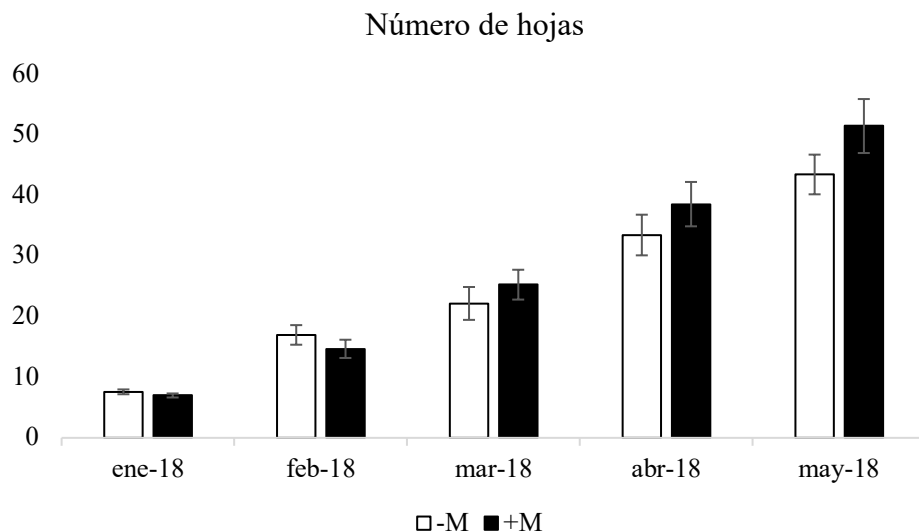
n = 10



**Figura 3.4** Altura a nivel de sustrato (promedio  $\pm$  error estándar) de las plantas micorrizadas (+M) y no micorrizadas (-M) durante el monitoreo mensual de crecimiento en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. n =10



**Figura 3.5** Diámetro a la base del tallo (promedio  $\pm$  error estándar) de las plantas micorrizadas (+M) y no micorrizadas (-M) durante el monitoreo mensual de crecimiento en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. n =10



**Figura 3.6** Número de hojas (promedio  $\pm$  error estándar) de las plantas micorrizadas (+M) y no micorrizadas (-M) durante el monitoreo mensual de crecimiento en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. n = 10

**Tabla 3.10** Peso fresco (PF) de las plantas en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. Promedio  $\pm$  error estándar. +M = plantas inoculadas con HMA, -M = plantas no inoculadas con HMA

Tratamiento	PF hojas (g)	PF tallo (g)	PF aéreo (g)	PF subterráneo (g)	PF total (g)
+M	17.39 $\pm$	11.99 $\pm$ 0.51	46.69 $\pm$ 2.19	36.84 $\pm$ 2.62	83.53 $\pm$ 4.62
-M	15.81 $\pm$ 1.03	10.75 $\pm$ 1.23	42.27 $\pm$ 2.81	35.04 $\pm$ 2.58	77.31 $\pm$ 5.03

n = 10

**Tabla 3.11** Peso seco (PS) de las plantas en el experimento de respuesta de *L. racemosa* a la inoculación con HMA autóctonos. Promedio  $\pm$  error estándar. +M = plantas inoculadas con HMA, -M = plantas no inoculadas con HMA

Tratamiento	PS hojas (g)	PS tallo (g)	PS aéreo (g)	PS subterráneo (g)	PS total (g)
+M	4.55 $\pm$ 0.29	3.84 $\pm$ 0.20	8.39 $\pm$ 0.47	7.21 $\pm$ 0.48	15.60 $\pm$ 0.90
-M	3.94 $\pm$ 0.29	3.64 $\pm$ 0.29	7.58 $\pm$ 0.56	6.37 $\pm$ 0.51	13.95 $\pm$ 1.06

n = 10