

00376
I

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

IMPACTO DE LA ROZA-TUMBA Y QUEMA SOBRE
LA COMPOSICION Y ACTIVIDAD DE LOS HONGOS
MICORRIZICOS ARBUSCULARES DE UNA SELVA
BAJA CADUCIFOLIA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
MONICA AGUILAR FERNANDEZ

279898

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR JOAQUIN JARAMILLO LUQUE

2. C. E. C.



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.

Aprender a ser tolerante, más
escéptico y a creer que la historia
va por donde va y no por donde uno
quiere.

L.E. Aute

A mi misma, por haber terminado, finalmente, esta tesis.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Víctor J. Jaramillo Luque, director de la presente tesis, que siempre me apoyó y alentó para poder concluir esta investigación. Por todas sus sugerencias y múltiples consejos durante mi formación académica. Por sus valiosísimas aportaciones al presente trabajo de tesis y el apoyo logístico que me brindó. Asimismo, quiero manifestarle mi más profundo agradecimiento ya que aparte de haber sido un excepcional director, siempre ha manifestado una gran calidad humana y comprensión. Por su permanente fe en mí.

A la M. en C. Lucía Y. Varela Fregoso, codirectora de esta tesis, por el apoyo que siempre me ha brindado como asesora y amiga. Asimismo, por su asesoría en la determinación taxonómica de las especies de hongos MA.

Al Dr. Manuel Maass Moreno, miembro de mi comité tutorial, a los sinodales Dr. Arturo Estrada Torres, Dr. Javier Álvarez Sánchez, Dr. Jorge Meave del Castillo y Dr. Joaquín Cifuentes Blanco, por todas sus aportaciones, su paciencia y amabilidad para revisar y corregir mi manuscrito, les agradezco todos sus comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar mi trabajo de tesis. Particularmente, le agradezco al Dr. Arturo, quién siempre me ha apoyado desde que me inicié en el estudio de las micorrizas, por las bonitas fotografías tomadas en el microscopio de interferencia de Nomarski.

Al Dr. Alejandro Morón Ríos, por todas sus sugerencias y comentarios para mí trabajo. Al M. en C. Jorge Castellanos Albores, por su asesoría en los análisis estadísticos (mediciones repetidas) y la interpretación de los resultados.

A mis compañeros de laboratorio y de cubículo, en el entonces Centro de Ecología, con quienes compartí momentos muy agradables, Pilar Islas-Macias, Alejandro Morón, Jorge Castellanos, Georgina García-Méndez, Teresa González, Lylíana Rentería, Raúl Ahedo, Sonia Díaz, Sonia Álvarez-Santiago, Silvia Nuñez, Mario Royo, Pedro César González, Felipe García-Oliva, Julio Campo, Leopoldo Galicia, Enrique Solís

A los miembros del laboratorio de Ecología microbiana (ENCB, IPN), donde se realizó parte de esta tesis . Al QBP. Nazario Felix-Soto, quién siempre me brindo su ayuda y su amistad, a la QBP. Norma Pescador, por haber encontrado en ella una amistad inapreciable, Mtro. Teodoro Gutiérrez, jefe del laboratorio, por haberme brindado todas las facilidades para la realización de mi tesis, Mtro. Armando Lemus, jefe actual del laboratorio. A Nidia, Gabriel y demás compañeros de laboratorio.

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

Al Dr. Octavio de la Fuente y al Dr. Hugo Martínez Lemus, mis guías en las excursiones hacía las regiones de lo oscuro. Que sin su inapreciable ayuda no habría podido concluir esta tesis.

A mi amiga Mayra Gavito, quién me inicio en esto de las micorrizas. A mi amiga de toda la vida Rosa Elena Sarmiento. A mis amigas de la H. Facultad de Ciencias: Rocío Esquivel y Edith Méndez.

A mis amigos de la sección micológica del Herbario de la sección de Micología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Lilia Perez-Ramírez, Margarita Villegas, Guadalupe Vidal, José Luis Villarruel, Sigfrido Sierra, Ricardo, Alfonso, por diversos favores y ser muy buenos cuates.

A LAS SIGUIENTES INSTITUCIONES Y LABORATORIOS:

Instituto de Ecología, UNAM (entonces Centro de Ecología)
Estructura y Funcionamiento de Comunidades
Análisis químicos

Estación de Biología, Chamela, Jal.

A todo el personal de la estación por todas las facilidades durante las estancias de muestreo y experimentos de laboratorio.

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN
Ecología microbiana

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro de Investigaciones Biológicas

Y finalmente a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), mi alma mater.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) por el otorgamiento de la beca para estudios de maestría, con el número de registro **83276**.

Este Proyecto de Investigación se realizó en Colaboración con la Universidad de Denver, Colorado, la Universidad Estatal de Oregon y la UNAM. Agradezco a los Dres. Robert Sanford, J. Boone Kauffman y Víctor J. Jaramillo por permitirme participar en el proyecto. Esta investigación fue realizada con el apoyo financiero de la National Science Foundation (**NSF**), proyecto **DEB-9118854**.

Al Sr. Ramiro Peña y familia por permitirnos trabajar en sus parcelas en el Ejido de San Mateo, donde se desarrolló la investigación.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS	vi
RESUMEN	ix
I.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVO GENERAL	1
II.- DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	7
III.- DISEÑO EXPERIMENTAL DEL PROYECTO	12
IV.- COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS	15
Introducción y antecedentes	15
Métodos	19
Composición y abundancia de hongos MA	20
Análisis de la comunidad fúngica.....	21
Análisis estadístico.....	22
Resultados.....	24
Discusión	36
V.- VIABILIDAD DE PROPÁGULOS.....	45
Introducción	45
Métodos	49
Cuantificación de esporas viables	51
Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica viable.....	52
Análisis estadístico.....	56
Resultados y discusión.....	57
VI.- CONCLUSIONES GENERALES.....	68
VII.- LITERATURA CITADA	71
VIII.- APÉNDICES.....	81

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

FIGURAS

- Fig. 1. Ubicación del sitio de estudio... 10
- Fig. 2. Lluvia mensual en la estación de Biología "Chamela"..... 11
- Fig. 3. Diseño experimental..... 13
- Fig. 4. Abundancia de (A) esporas y (B) esporocarpos de hongos micorrízicos arbusculares (MA) en 100 g de suelo seco, para la selva y la pradera en 199333
- Fig. 5. Contribución relativa de esporas de (A) *Acaulospora scrobiculata*, (B) *Acaulospora dilatata* y (C) *Acaulospora* sp.134
- Fig. 6. Contribución relativa de esporas de (A) *Glomus* sp.1, (B) *Glomus* aff. *fasciculatum*, (C) *Sterocystis* aff. *Sinuosa*..... 35
- Fig. 7. Número total de esporas y de esporas viables durante la estación seca y húmeda en la selva y la pradera en 1994. 61
- Fig. 8. Porcentajes de colonización micorrízica total, no-viable y viable, para la selva y la pradera en 1994..... 66
- Fig 9. Porcentajes de colonización vesicular y de colonización arbuscular no-viable y viable para la selva y la pradera en 1994..... 67

TABLAS

Tabla 1. Fechas de roza-tumba y quema	12
Tabla 2. Lista de especies de hongos MA identificadas.....	26
Tabla 3. Especies de hongos MA en la selva baja caducifolia y en las parcelas tranformadas a pradera.....	27
Tabla 4. Número de especies de hongos MA por mes, especies exclusivas y especies compartidas entre la selva y la pradera, durante 1993. Índice de similitud Sörenson.....	27
Tabla 5. Contribucion relativa (%) por especie al número de esporas en la selva baja caducifolia y en la pradera.....	30
Tabla 6. Análisis de mediciones repetidas del número total de esporas y por especie.....	32
Tabla 7. Número de esporas y riqueza de especies de hongos MA en diferentes ecosistemas	39
Tabla 8. Porcentaje de colonización micorrízica en diferentes ecosistemas	63
Tabla 9. Abundancia total de esporas y de las especies dominantes de hongos MA en 100 g de suelo seco, para la selva y la pradera en 1993 (ver aped. C).....	88
Tabla 10. Análisis de regresión logística de la colonización <i>micorrízica y del número de esporas en 1994</i> (ver apend. C)	89
Tabla 11. Porcentajes de la colonización micorrízica vesículo-arbuscular para la selva y la pradera en 1994 (ver apend. C)	90
Tabla 12. Número total de esporas, de esporas viables y el porcentaje de esporas viables durante la	

estación de seca y lluviosa en la selva y la pradera en 1994 (ver apend. C).....91

Diagrama 1. Tinción vital NBT-Succinato.....54

APÉNDICES

Apéndice A.....81
Fotografías 1-12. Especies identificadas de hongos MA

Apéndice B.....84

Técnica de tinción de raíces84

Fotografías 1-4. Tinción de raíces colonizadas por hongos micorrízicos arbusculares86

Apéndice C.....88

Tabla 9. Abundancia total de esporas y de las especies dominantes de hongos MA en 100 g de suelo seco, para la selva y la pradera en 1993.

Tabla 10. Análisis de regresión logística de la colonización micorrízica y del número de esporas en 1994.

Tabla 11. Porcentajes de la colonización micorrízica vesículo-arbuscular para la selva y la pradera en 1994.

Tabla 12. Número total de esporas, de esporas viables y el porcentaje de esporas viables durante la estación de seca y lluviosa en la selva y la pradera en 1994.

RESUMEN

El objetivo general de este estudio fue evaluar el impacto de la perturbación de la selva baja caducifolia por el sistema de roza, tumba y quema en la sobrevivencia y actividad de los propágulos infectivos de los hongos micorrízicos arbusculares, así como los cambios en la composición de especies debidos al manejo. El sitio de estudio fue transformado a pradera para uso agrícola y ganadero. La roza y tumba se efectuaron en el mes de febrero y la quema en el mes de abril de 1993. Las parcelas transformadas a pradera fueron sembradas con gramíneas C_4 (*Panicum maximum* Jacq., *Cenchrus ciliaris* L. y *Andropogon gayanus* L.), y con maíz (*Zea mays* L.). Se utilizaron cuatro parcelas de 30 x 100 m; dos fueron repeticiones del tratamiento y dos parcelas adyacentes de selva baja sin perturbar sirvieron como testigo.

Se registraron la composición de especies de hongos micorrízicos arbusculares y la variación estacional del número total de esporas y por especie a lo largo del primer año de muestreo. Se realizaron cinco muestreos (febrero, mayo, julio, septiembre y noviembre de 1993). Durante el segundo año se determinó la viabilidad de los propágulos (esporas y raíces colonizadas) de los hongos micorrízicos-arbusculares mediante la actividad de la succinato deshidrogenasa (SDH). Los muestreos se efectuaron en la época seca (mayo 1994) y húmeda (octubre 1994).

Al final del primer año de estudio la abundancia total de esporas y la composición de especies no difirieron entre la selva y la pradera. La riqueza específica total (selva + pradera) fue de 19 especies, tres de las cuales representan nuevos taxa de hongos micorrízicos arbusculares. El número de especies acumuladas al final del año fue de 16 en la selva y de 17 en la

pradera. La dinámica temporal de la producción de esporas fue similar entre los tratamientos, incrementándose hacia la época de lluvias. La densidad máxima de esporas se presentó en la selva en septiembre de 1993, con 90 esporas/100 g de suelo seco. A nivel de especie, solamente *Acaulospora dilatata* y *Sclerocystis* aff. *sinuosa* mostraron diferencias en su dinámica temporal como consecuencia de la transformación. En 1994, el patrón de cambio observado en la abundancia de esporas de la época seca a la húmeda se invirtió respecto al año anterior; en la época seca se observó un número mayor de esporas tanto en la selva (72 esporas/100 g de suelo seco) como en la pradera (47 esporas/100 g de suelo seco). Por otro lado, en este año la pradera mostró una abundancia de esporas inferior que la selva ($P < 0.001$), independientemente de la época.

La proporción de esporas viables estimada con el colorante vital cloruro de trifeníl tetrazolio (CTT) fue muy baja (alrededor de 5%), aunque este valor posiblemente refleje una subestimación. La baja cantidad de esporas viables y del número total de esporas sugiere que éstas no representan un propágulo muy importante en este ecosistema. Las raíces colonizadas y las redes preexistentes de hifas podrían representar los principales propágulos

El porcentaje promedio de colonización total en la selva baja caducifolia fue alrededor de 40%. Un análisis de regresión logística mostró que el total de raíces colonizadas por los hongos micorrízicos arbusculares fue significativamente superior en la pradera que en la selva ($\Delta = 5.15$; $P < 0.025$). No obstante, la proporción de colonización viable no varió entre la selva y la pradera ($P > 0.1$), y la diferencia se debió a una mayor colonización no viable en la pradera. Por otro lado, ni la colonización micorrízica total ni la colonización viable difirieron entre la estación seca y lluviosa, tanto en la

pradera como en la selva ($P > 0.1$), lo que indica que la colonización se mantiene activa en el período seco.

En términos generales, la conversión de la selva baja caducifolia a pradera no tuvo un impacto significativo en la diversidad y composición de hongos micorrízicos arbusculares en el corto plazo. Sin embargo, desde el primer año de la transformación se manifestó un desfase fenológico en la producción de esporas. Los cambios en la producción de esporas y en la colonización micorrízica empezaron a manifestarse en el segundo año después de la transformación.

I.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVO GENERAL

GENERALIDADES

Las transformaciones que sufren hoy en día los ecosistemas naturales como consecuencia de la necesidad de incrementar las tierras con uso agropecuario y silvícola, para satisfacer la demanda de una población creciente, han producido una drástica disminución en la cobertura forestal del país (p. ej. Maass y García-Oliva, 1990). Tal es el caso de la selva baja caducifolia de México, que es transformada a praderas para ganadería extensiva mediante el sistema agrícola de roza-tumba y quema (Maass, 1995). En Latinoamérica, el área de bosque convertida a pradera fue calculada en 1.35×10^6 ha por año. Actualmente, casi el 80% del área original del bosque tropical caducifolio en Latinoamérica ha sido transformado a praderas (Houghton *et al.*, 1991).

En las zonas tropicales húmedas, la técnica de roza, tumba y quema (RTQ) ha sido muy empleada, la cual se considera altamente conservadora del suelo. Esta técnica aprovecha la capacidad natural de la recuperación de la selva (Gómez-Pompa y Burley, 1991, *fide* García-Oliva, 1992). La quema es uno de los métodos más usados en la preparación del terreno para su cultivo. En esta práctica de manejo agrícola el bosque es quemado después de un aclareo por rozado manual con machete y de la tumba de troncos con

hacha o motosierra. Después se siembra maíz por algunos años y posteriormente éste es reemplazado por pastos (González, 1992). Se considera que la quema es una buena práctica porque incorpora al suelo los nutrimentos de la vegetación original y destruye plagas y malezas. Sin embargo, además de exponer el suelo al impacto directo de la lluvia, el fuego también consume una parte importante de la materia orgánica y destruye flora y microbiota esenciales en los procesos naturales del suelo (García-Oliva, 1992; García-Oliva *et al.*, 1999). Maass *et al.* (1988) observaron que la conversión de los bosques tropicales secos para uso agrícola acelera la pérdida de nutrimentos y la erosión del suelo. En un estudio realizado en un agroecosistema tropical estacional, García-Oliva (1992) estimó la cantidad de fósforo disponible (PO_4) en el suelo de la selva no perturbada en 13.8 kg ha^{-1} . En ese estudio se observó un incremento inicial de nutrimentos en sitios recientemente abiertos, los cuales sin embargo disminuyeron progresivamente al aumentar el tiempo de uso agropecuario, de 64.4 kg ha^{-1} en parcelas de un año de uso a 6.70 kg ha^{-1} en parcelas con once años de uso. Este decremento puede ser crítico ya que el fósforo es un macronutriente que limita frecuentemente el crecimiento vegetal en las regiones tropicales del mundo. En las comunidades de plantas vasculares, el fósforo y el nitrógeno son normalmente los elementos

primarios limitantes del crecimiento (Vitousek, 1984), mientras que para las comunidades fúngicas es el carbono (Read, 1991a).

La baja cantidad de fósforo encontrada en el suelo de la selva baja caducifolia (García-Oliva, 1992), sugiere que este elemento posiblemente limite la producción primaria, y éste es el caso en algunos bosques tropicales secos (Jaramillo y Sanford, 1995). Asimismo, García-Oliva (1992) menciona que la fuente más importante de fósforo disponible es la materia orgánica del suelo. Sin embargo, la disponibilidad del fósforo disminuye rápidamente debido a su inmovilización por los microorganismos del suelo o por la formación de compuestos estables con Al y Fe bajo condiciones de acidez.

A partir de un experimento de laboratorio, Campo (1995) estimó para este mismo sistema un promedio de fósforo disponible en el suelo (él no consideró materia orgánica proveniente de hojarasca) de 0.167 kg ha^{-1} en los primeros 5 cm, mientras que de 5 a 20 cm la cantidad fue de 0.252 kg ha^{-1} . Dicho autor concluye que el banco biodisponible de P en el suelo para las plantas y los microorganismos es bajo en el ecosistema tropical estacional de Chamela.

La información sobre el papel de las micorrizas en los ecosistemas tropicales es escasa (Cuenca y Lovera, 1992; Cuenca y Meneses, 1996;

Louis y Lim, 1987), particularmente en las zonas secas o marcadamente estacionales del neotrópico en donde apenas recientemente empezaron a realizarse estudios (Johnson y Wedin, 1997; Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Allen *et al.*, 1995, 1998). En los agroecosistemas, la importancia de la micorriza arbuscular (MA) en la nutrición mineral de las plantas es ampliamente reconocida. En ecosistemas naturales estos hongos participan en el mantenimiento de la diversidad y la estructura de las comunidades (Read, 1991b). Högborg (1986) y Allen (1991) reportaron que las plantas de las selvas estacionales secas presentan en su mayoría micorriza de tipo arbuscular (MA). Aunque se sabe que la distribución de especies de hongos micorrízicos arbusculares varía con las condiciones edáficas y climáticas, y con el uso del suelo (Allsopp y Stock, 1994), la influencia de estos factores en los ecosistemas naturales, así como el efecto de la perturbación sobre el funcionamiento de la micorriza y de los factores que controlan su distribución, están pobremente entendidos (Abbott y Robson, 1982). Rara vez se les integra dentro de los procesos funcionales en los estudios de comunidades (Allsopp y Stock, 1994). Sin embargo, las asociaciones micorrízicas pueden jugar un papel muy importante en el establecimiento y la permanencia de las especies vegetales de una comunidad (St. John y Coleman, 1983).

La micorriza arbuscular es una simbiosis mutualista que se desarrolla entre hongos del orden Glomales (Zygomycetes) y las raíces de plantas superiores (Brundrett, 1991). La asociación simbiótica endomicorrízica promueve el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas superiores bajo condiciones limitantes de nutrimentos. El hongo ayuda a resolver los problemas de escasez de nutrimentos en el suelo aumentando la superficie de absorción de las raíces; incrementa la captación de P, N, K, S, Cu, Zn, Ca y otros elementos, y permite el crecimiento de las plantas en condiciones de baja disponibilidad de alguno o varios de ellos (Harley y Smith, 1983). Además, se ha sugerido que el hongo incrementa la resistencia de la planta al ataque de patógenos (Fitter y Garbaye, 1994) o a factores adversos como la sequía (Allen *et al.*, 1981). Este tipo de mutualismo puede también reducir los efectos de la depredación (Fitter y Garbaye, 1994).

Se ha demostrado que los factores edáficos como el pH, la humedad y la fertilidad (Hayman, 1982), la textura (Dakessian *et al.*, 1986), la estructura (Miller y Jastrow, 1990), el disturbio (Jasper *et al.*, 1989a,b) y el contenido de fósforo disponible (Fitter, 1985), así como las prácticas de manejo agrícola (Sieverding, 1991) tienen gran influencia sobre la abundancia de hongos micorrízicos y el desarrollo de la asociación

micorrízica (Abbott y Robson, 1991; Gavito y Varela, 1993). La habilidad de la simbiosis para existir donde las plantas y los hongos no lo hacen solos, indica la necesidad de entender a las comunidades en el contexto de los componentes fúngico y vegetal (Johnson *et al.*, 1992).

Pocos estudios han examinado el impacto de las prácticas de manejo sobre la simbiosis endomicorrízica y la contribución de ésta en los ecosistemas transformados no ha sido completamente entendida. En particular, el impacto de las prácticas de manejo agrícola, como la roza, tumba y quema, sobre la simbiosis y su contribución a un ecosistema de pradera no ha sido aclarada, y menos aún en ecosistemas tropicales.

El presente trabajo de tesis forma parte de un proyecto más amplio sobre los efectos de la roza, tumba y quema de la selva baja caducifolia en la dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo.

El objetivo general de este estudio fue evaluar el impacto de la perturbación por el sistema de roza, tumba y quema en la sobrevivencia y actividad de los propágulos infectivos de hongos micorrízicos arbusculares, así como los cambios en la composición de especies debidos al manejo. Los objetivos particulares se desarrollan en los capítulos correspondientes.

II.- DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en el Ejido de San Mateo, municipio de La Huerta, en la región de Chamela, Jalisco (19°30' N, 105°03' W; Fig. 1), aproximadamente 10 km al Norte de la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM. El clima de la región ha sido clasificado como Awo(x)i (García, 1987), el más seco de los subhúmedos cálidos, con régimen de lluvias en verano. El clima es marcadamente estacional, con una temperatura media mensual máxima de 29 a 32°C y una media mensual mínima de 14.8 a 22.9°C. La temperatura media anual es de 24.9°C (Bullock, 1986). La precipitación promedio anual es de 679 mm (García-Oliva *et al.*, 1995). El 80% de la precipitación se presenta entre junio y noviembre, con lluvias ocasionales en diciembre. Existe un período seco de cinco a ocho meses; los meses más secos se registran entre febrero y mayo. La precipitación anual registrada el año previo al estudio y durante los dos años de muestreo fue de 1186 mm en 1992, 959 mm en 1993 y de 427 mm en 1994 (Fig. 2).

La flora de la zona ha sido descrita por Lott (1985, 1993) y Lott *et al.* (1987). Se caracteriza por su alta diversidad (1,120 especies, representadas en 544 géneros y 124 familias (área aproximada de 350 km²). Esta riqueza de especies excede a la de otras selvas del mismo tipo, como la de

Guanacaste, Costa Rica (Lott, 1985, 1993; Lott, *et al.*, 1987). Además, existe un gran número de especies endémicas.

La vegetación de la región, de acuerdo con la nomenclatura de Rzedowski (1978), corresponde principalmente a dos tipos: bosque tropical caducifolio (selva baja caducifolia *sensu* Miranda y Hernández X. 1963) y bosque tropical perennifolio a subcaducifolio (selva mediana subperennifolia a subcaducifolia en la nomenclatura de Miranda y Hernández X. 1963). El estudio se realizó en la selva baja caducifolia, la cual se localiza en lomeríos con suelos someros. De acuerdo con Lott (1985), algunas de las especies más comunes en este tipo de vegetación son: *Caesalpinia eriostachys*, *Cordia alliodora*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *Thouinia parvidentata* y *Amphipterygium adstringens*. La mayoría de los árboles de la selva baja caducifolia florecen al inicio de la temporada de lluvias (junio o julio), aunque algunas especies florecen a finales de ésta (Bullock, 1988); la foliación se presenta casi simultáneamente con el inicio de la época lluviosa, a finales de junio y principios de julio (Bullock y Solís-Magalles, 1990, *vide* Bullock, 1995). La floración durante los meses de sequía, sobre todo desde febrero hasta principios de junio, no es característica de las especies de los lomeríos (Bullock, 1988).

En un muestreo previo a la transformación de la selva, en el sitio de estudio, se determinó una densidad promedio de 3,115 plantas leñosas/ha con un DAP de al menos de 2.5 cm; la mayoría de los árboles tuvieron un DAP menor de 6 cm. Se registró un total de 59 especies leñosas, distribuidas en 26 familias (Roth, 1996). Las familias más comunes fueron Leguminosae, Euphorbiaceae y Rubiaceae. Las leguminosas fueron las más abundantes, con mayor número de individuos y de especies.

Los suelos del área de estudio presentan una textura areno-arcillo-limosa con $48 \pm 5\%$ de arena, $19 \pm 3\%$ de limo y $34 \pm 4\%$ de arcillas (media y desviación estándar, $n=14$; V. Jaramillo, com. pers.). Los suelos de los lomeríos vecinos se clasifican como Entisoles, con texturas de tipo migajón arcillo-arenoso y migajón arenoso (Solís, 1993), con material parental riolítico. Son suelos poco profundos y pobremente estructurados, con rocas en los horizontes superficiales (Campo, 1995; Solís, 1993). El predominio de arenas en estos suelos implica que existe una baja retención de agua. La concentración de materia orgánica es de 2.5% (21 Mg ha^{-1}), la cual se localiza en los primeros 5 cm del suelo. El pH del suelo es de 6.5 (V. Jaramillo, com. pers.), similar al medido por Solís (1993) y García-Oliva (1992) en sitios aledaños.

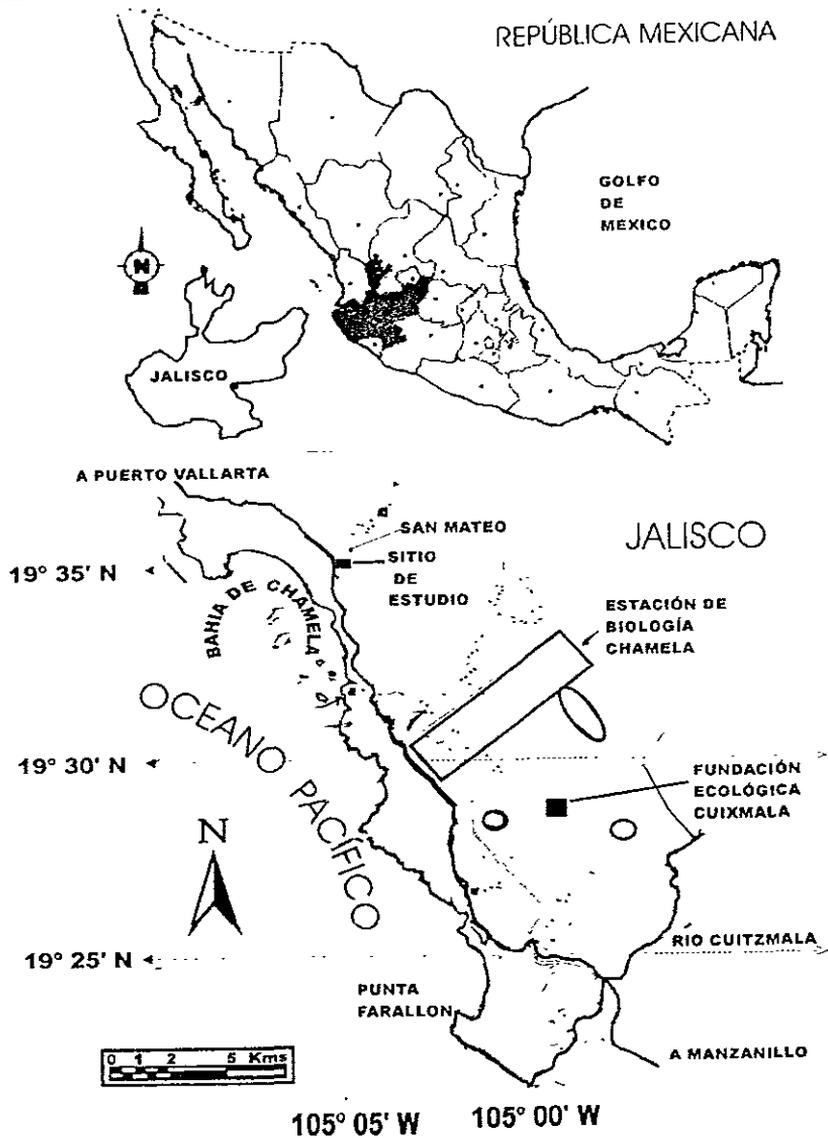


Fig. 1 Localización del sitio de estudio en el Ejido de San Mateo en el Estado de Jalisco.

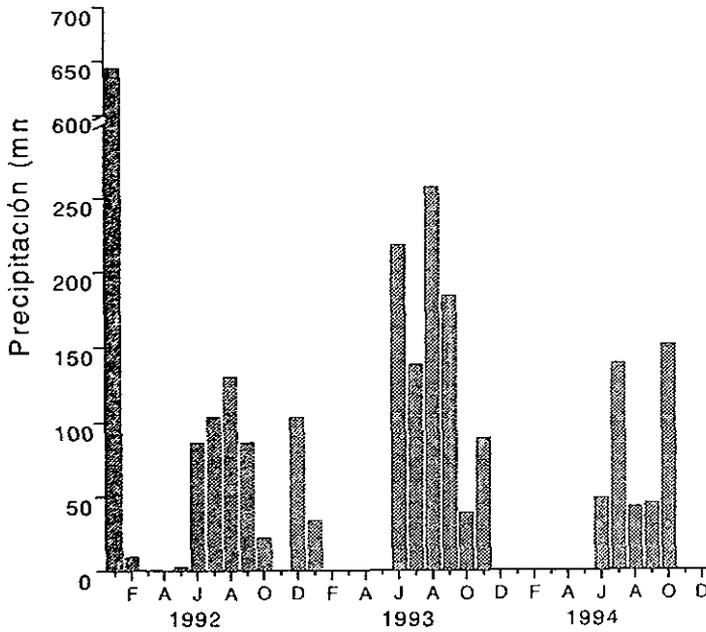


Fig. 2 Lluvia mensual en la estación de Biología de la UNAM durante 1992, 1993 y 1994. Datos por Felipe García-

III.- DISEÑO EXPERIMENTAL

Se establecieron nueve parcelas experimentales de 30 x 100 m en una área de 4.5 ha situada en la ladera de un cerro con exposición oeste, con una altitud de 200 msnm y una pendiente promedio de 30%. Los tratamientos consistieron en tres intensidades de quema por el sistema de manejo de roza-tumba y quema, con tres repeticiones por tratamiento. Dichas intensidades se determinaron de acuerdo con la fecha del corte del material combustible y el tiempo de secado del mismo (Tabla 1). Los tratamientos se asignaron completamente al azar en las parcelas experimentales con un diseño experimental de bloques incompletos al azar. El arreglo se muestra en la Fig. 3.

Tabla 1. Fechas de roza-tumba y quema y tiempo de secado del material combustible para los distintos tratamientos.

¡Error! Marcador no definido.Int ensidad	Roza-tumba	Quema	Tiempo de secado del material combustible
Baja	8-12 febrero	9 abril	55-56 días
Media	2-6 febrero	23 abril	73-74 días
Alta	19-26 enero	3 mayo	98-101 días

Este proyecto se realizó en el tratamiento de intensidad media, que es el más similar al manejo que realizan los campesinos de la región (González, 1992).

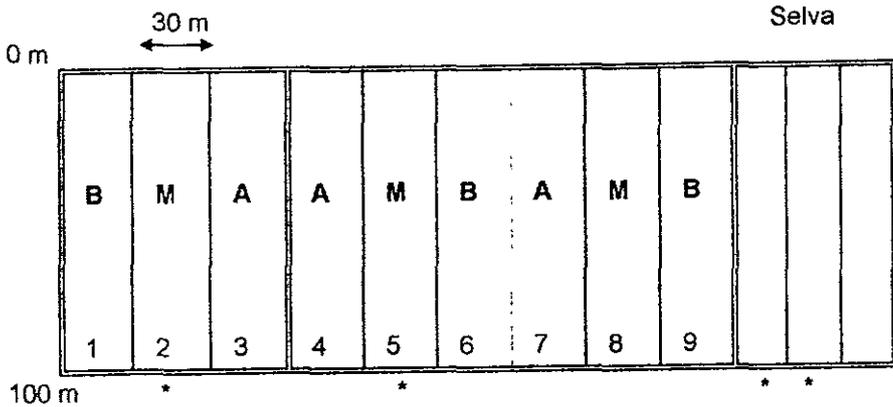


Fig. 3. Diseño experimental. Parcelas experimentales con intensidad de quema baja (B), media (M) y alta (A). * Parcelas utilizadas en este estudio.

Durante la quema, el fuego se extendió de la parcela 6 a la parcela 7, por lo que el total de parcelas experimentales se redujo a 8. Para asegurar un número suficiente de repeticiones en los tratamientos extremos, la parcela 8 asignada a la intensidad media se reasignó a intensidad alta. Por lo tanto, el tratamiento de intensidad media, que fue el que se utilizó para llevar a cabo este estudio, se redujo a dos repeticiones. Éstas se compararon con dos parcelas de la selva adyacente sin perturbar.

Durante la quema, el fuego se extendió de la parcela 6 a la parcela 7, por lo que el total de parcelas experimentales se redujo a 8. Para asegurar un número suficiente de repeticiones en los tratamientos extremos, la parcela 8 asignada a la intensidad media se reasignó a intensidad alta. Por lo tanto, el tratamiento de intensidad media, que fue el que se utilizó para llevar a cabo este estudio, se redujo a dos repeticiones. Éstas se compararon con dos parcelas de la selva adyacente sin perturbar.

Las parcelas experimentales fueron sembradas en seco con coa durante la primera semana de junio de 1993 con las gramíneas C₄ exóticas *Panicum maximum* Jacq., *Cenchrus ciliaris* L. y *Andropogon gayanus* L. y al inicio de las lluvias (21 de junio) con maíz (*Zea mays* L.) y una segunda siembra de pastos. El maíz se cosechó entre septiembre y octubre de 1993, y a partir de entonces se desarrollaron libremente los pastos introducidos. Se introdujo ganado entre enero y abril de 1994.

IV.- COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

En las zonas tropicales de América es común la transformación de selvas a praderas con fines agropecuarios y ganadería extensiva. La presencia o ausencia de ciertas especies de hongos MA en algunos sistemas es indicadora de la selección que existe por diversas condiciones del medio (Abbott y Robson, 1991; Gavito y Varela, 1993). Una de esas condiciones es la conversión a la agricultura, que provoca una serie de cambios relacionados con las prácticas agrícolas específicas (Bentivenga y Hetrick, 1991, 1992a). Pocos estudios han examinado el efecto del fuego sobre los hongos micorrízicos arbusculares (Abbott y Robson, 1991) y la composición de la comunidad (Dhillion *et al.*, 1988; Bentivenga y Hetrick, 1992a).

Algunos autores reportan que el fuego reduce la infectividad de los hongos MA y la abundancia de sus esporas (Klopatek *et al.*, 1988; Wicklow-Howard, 1989; Dhillion *et al.*, 1988; Vilaríño y Arines, 1991; Rashid *et al.*, 1997). En un experimento usando microcosmos constituidos de suelo, hojarasca y mantillo proveniente de una comunidad de *Juniperus edulis* Engelm. y *Juniperus osteosperma* Torr., Klopatek *et al.* (1988) encontraron

que un fuego con temperaturas menores a 50°C disminuye moderadamente la abundancia de propágulos micorrízicos, y que existe un sustancial decremento (>50%) cuando las temperaturas se acercan a los 60°C. En términos generales, a temperaturas de entre 50-60°C hay una reducción significativa del porcentaje de colonización micorrízica. El porcentaje de colonización MA se ve severamente reducido cuando la temperatura del suelo alcanza 80-90°C, y a 94°C no hay colonización. En estos experimentos controlados, se encontró que la pérdida de la infectividad micorrízica asociada con las quemaduras de tres tipos de mantillo, tanto en suelo seco como en húmedo, estuvieron directamente relacionadas con la temperatura del suelo alcanzada durante la combustión. Por otro lado, Bellgard *et al.* (1994) sugirieron que un fuego de intensidad moderada no tiene un impacto significativo sobre la infectividad de los hongos MA o en la abundancia de esporas. También es posible que el fuego ejerza efectos directos e indirectos en la composición de especies de hongos MVA (Gibson y Hetrick, 1988).

Kauffman *et al.* (1992) demostraron que los gradientes de temperatura en la superficie del suelo durante las quemaduras son muy pronunciados. Ellos observaron que la temperatura en la superficie del suelo puede ser extremadamente alta, pero debido a la baja conductividad térmica

del suelo, la temperatura casi no cambia por abajo de los 10 cm de profundidad. En áreas donde se acumulan madera, hojas y ramas secas, la superficie del suelo alcanza temperaturas de hasta 1800°C durante la quema. Se han registrado temperaturas que exceden los 60°C a una profundidad de 12 cm por más de 20 horas cuando se queman pilas de hojas y ramas secas. Estas temperaturas y la duración del calor exceden la capacidad para sobrevivir de las plantas y los microorganismos (Wright y Bailey, 1982, *vide* Kauffman *et al.*, 1992). En un estudio posterior, en la región de la Caatinga al noreste de Brasil, Kauffman *et al.* (1993) registraron, por medio de piranómetros, un pico de temperatura de 800°C en los primeros 2 cm del suelo, y en general a 1 cm de profundidad la temperatura registrada fue de 316°C.

Las temperaturas registradas durante la quema en pastizales pueden alcanzar 200 °C o más, pero la temperatura se mantiene sin cambios justo a 1.0 cm de profundidad (Riechert y Reeder, 1971, *vide* Dhillion *et al.*, 1988), por lo que es poco probable que el fuego afecte directamente a los hongos MA (Dhillion *et al.*, 1988).

Amaranthus (1992) encontró un decremento sustancial en el porcentaje de colonización micorrízica en comunidades forestales sujetas a fuego. Este autor sugiere que el grado de reducción de propágulos de

hongos que forman ectomicorrizas puede variar dependiendo de la severidad del disturbio, la diversidad de las ectomicorrizas y las condiciones climáticas y bióticas.

En comunidades mediterráneas sujetas a fuego, Puppi y Tartaglini (1991) observaron que el fuego modificó la presencia de distintos tipos de micorrizas: las ectomicorrizas prevalecen en la capa de mantillo, mientras que en las capas minerales subterráneas son más frecuentes las micorrizas arbusculares. El fuego, al remover las capas de mantillo y hojarasca, puede favorecer a la micorriza arbuscular. Los autores sugieren que este tipo de micorriza al ligar sistemas radiculares de individuos de especies diferentes, puede contribuir en la regeneración de la vegetación y promover el incremento de la diversidad vegetal. Esta evidencia proviene de experimentos con microcosmos controlados (Grime *et al.*, 1987).

Algunos autores han documentado que en los sistemas perturbados hay un decremento en el número de propágulos infectivos de hongos MA y de plantas colonizadas por estos hongos (Reeves *et al.*, 1979; Allen, 1991), así como cambios radicales en su composición y abundancia (Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Allen *et al.*, 1998). Se ha sugerido que la regeneración de ecosistemas perturbados puede depender del reestablecimiento de los hongos micorrízicos (Reeves *et al.*, 1979; Janos

1980; Allen 1991). Para el trópico seco, existen pocos estudios que hayan evaluado el impacto de la conversión de los ecosistemas naturales a praderas en la diversidad y abundancia de los hongos micorrízicos arbusculares (p. ej. Johson y Wedin, 1997; Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Allen *et al.*, 1998).

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la perturbación del bosque tropical caducifolio por la roza, tumba y quema sobre la composición y abundancia temporal de los hongos micorrízicos-arbusculares (MA).

MÉTODOS

Se efectuó una perturbación por el método tradicional de roza y tumba en el mes de febrero y quema en el mes de abril de 1993 (ver detalles de la perturbación en el Cap. III). Se utilizaron cuatro parcelas de 30 x 100 m: dos repeticiones del tratamiento, que en lo subsecuente se denominará pradera, de acuerdo con la definición del término dada por Dávila y Manrique (1990), y dos parcelas adyacentes de selva baja sin perturbar que sirvieron como testigo.

Se registró la composición de especies de los hongos micorrízicos arbusculares y la variación estacional de la producción total de esporas y por

especie a lo largo de un año. Se realizaron cinco muestreos (febrero, mayo, julio, septiembre y noviembre de 1993). A la orilla de cada parcela se establecieron nueve estaciones fijas cada 10 m a lo largo de 100 m con el objeto de capturar la variación a lo largo de la pendiente. Las muestras se tomaron a una distancia al azar desde estos puntos a la orilla de la parcela hacia dentro de la misma. Cada muestra consistió de 300 cm³ de suelo tomados hasta una profundidad de 15 cm. Para cada parcela se hicieron muestras compuestas de cada tres puntos de muestreo, lo que produjo al final un total de tres muestras compuestas por parcela (el suelo se tamizó previamente en malla de 0.5 cm).

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA

DE HONGOS MICORRÍZICOS-ARBUSCULARES

Para evaluar la composición y abundancia de hongos MA se tomó una submuestra de 50 g de suelo fresco de cada muestra compuesta y se extrajeron las esporas por la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963), y por centrifugación en gradiente de sacarosa. Las esporas turgentes y con citoplasma intacto, no parasitadas (características que sugieren viabilidad) (McGee, 1989), fueron contadas y e identificadas a nivel de especie utilizando los criterios taxonómicos de

Schenck y Pérez (1990). Para la extracción de esporas se emplearon tamices de 74 μ m-500 μ m de abertura. Para propósitos de cuantificación, los esporocarpos se consideraron como una unidad de conteo.

Para obtener la relación de peso seco a peso fresco del suelo y estimar el número de esporas en 100 g de suelo seco, se pesaron 50 g de suelo fresco y se secaron en un horno hasta alcanzar el peso constante (Anderson e Ingram, 1993).

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD FÚNGICA

Se realizó un análisis descriptivo basado en la presencia-ausencia de especies. Se evaluó la contribución relativa, (el número de esporas por especie en el año se obtiene de la suma de las 6 submuestras por tratamiento en cada fecha de muestreo [300 g de suelo fresco]) con relación a la suma total de esporas por especie en el año (%) como: $100(n_i/N)$, donde n_i = número de esporas de la especie y N es el número total de esporas examinadas en el año para cada tratamiento (N=567 para la selva y N=420 para la pradera). Los esporocarpos se contaron por separado, bajo el mismo criterio (N=29 para la selva y N=28 para la pradera). Se eligieron las especies más frecuentes y abundantes para mostrar su contribución relativa

por mes. La abundancia de esporas fue definida como el número promedio de esporas en 100 g de suelo seco.

La *diversidad alfa* (dentro de un hábitat, o dentro de tratamientos) de las comunidades de hongos micorrízicos en la selva y en las parcelas transformadas a pradera, fue estimada a partir de la riqueza de especies (número de especies por unidad de superficie).

La *diversidad beta* (entre hábitats) se estimó utilizando el índice de similitud de Sørensen (Magurran, 1988), basado en la presencia-ausencia de especies:

$$C_s = 2j/(a+b)$$

donde j = número de especies comunes a ambos sitios

a = número de especies en el sitio A

b = número de especies en el sitio B

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El número de esporas por mes se corrigió por el factor humedad, dado que ésta varía durante el año, y se transformaron a $\log(x + 1)$ para cumplir con los supuestos de homoscedasticidad y normalidad de residuales (Steel y Torrie, 1985). Los datos fueron organizados de la siguiente manera: dos niveles de tratamiento (selva y pradera), cada uno con dos parcelas

experimentales y tres unidades de muestreo en cada parcela. Los valores de las unidades de muestreo se sumaron con el fin de evitar la seudorreplicación estadística y asegurar que el término de error proviene de la unidad experimental (Crawley, 1993).

Se realizó un análisis de mediciones repetidas para comparar el comportamiento de las esporas en el tiempo, es decir, su dinámica (Tabachnick y Fidell, 1989). Este tipo de análisis permite considerar la correlación que hay entre una y otra fecha de muestreo (tiempo), además de analizar las formas de las curvas y la tendencia de cada dinámica simultáneamente (Tabachnick y Fidell, 1989), lo que no es posible hacer con un análisis univariado (Von Ende, 1993). Las variables analizadas fueron: el número total de esporas producidas durante el año en ambos tratamientos, el número de esporocarpos y el número de esporas producidas por las seis especies más abundantes y presentes en todos los meses de muestreo.

Entre los efectos principales dentro de sujetos se encuentra el tiempo, que sólo se interpreta si su interacción con los tratamientos (dinámica) no es significativa (Tabachnick y Fidell, 1989). Cada análisis se corrigió con el factor de Huynh-Feldt (Huynh-Feldt, 1976, *vide* Von Ende, 1993). Se utilizó el paquete Systat v.5.03 (MGLH). En el análisis no se incluyó el mes de febrero por no contar con datos de ambos tratamientos.

RESULTADOS

Se registró una comunidad de hongos MA compuesta por un total 19 especies. De éstas, seis especies corresponden al género *Glomus*, el cual incluye un complejo de especies agrupado como *Glomus* spp. con alrededor de diez morfotipos; cuatro al género *Acaulospora*, cuatro a *Gigaspora*, tres a *Scutellospora* y dos a *Sclerocystis*. Las especies *Acaulospora* sp.1, *Glomus* sp.1 y *Glomus* sp.2 parecen representar nuevos taxa de hongos micorrízicos-arbusculares, ya que no se ajustan a descripciones de especies previamente descritas (Tabla 2). En algunos géneros no fue posible hacer la determinación hasta el nivel de especie por carecer de material suficiente.

Se observó un ligero incremento en el número de especies en cada fecha de muestreo en las parcelas transformadas, mientras que en la selva, el número de especies en cada fecha de registro fue prácticamente constante desde mayo (Tabla 4). El número de especies de las comunidades de hongos MA no varió entre tratamientos; el número total acumulado de especies al final del año (noviembre) fue de 16 en la selva y 17 en la pradera (Tabla 3). La diversidad beta estimada por el índice de similitud de Sórenson, mostró que la similitud estacional entre los dos tratamientos no sobrepasó de un 80%, mientras que el cálculo anual mostró

una similitud del 85%. Se observó que en noviembre las dos comunidades de hongos MA fueron más diferentes (Tabla 4). En general, el 50% de las especies estuvieron compartidas entre los sitios en cada fecha de muestreo (Tabla 4).

Tabla 2. Lista de especies identificadas en suelo del ejido de San Mateo, Jal , con sus códigos internacionales de referencia.

Acaulosporaceae

Acaulospora scrobiculata Trappe (ASCB)

Acaulospora dilatata Morton (ADLT)

* *Acaulospora* sp.1

Acaulospora sp.2

Gigasporaceae

Gigaspora ramisporophora Spain, Sieverding y Schenck (GRMS)

Gigaspora aff. *albida* Schenck y Smith (GABD)

Gigaspora decipiens Hall y Abbott (GDCP)

Gigaspora sp.1

Scutellospora persica (Koske y Walker) Walker y Sanders

(CPRS)

Scutellospora aff. *calospora* (Nicolson y Gerdemann) Walker

y Sanders (CCLS)

Scutellospora sp.1

Glomaceae

Glomus monosporum Gerdemann y Trappe (LMNS)

Glomus aff. *diaphanum* Morton y Walker (LDPH)

Glomus aff. *fasciculatum* (Thaxter) Gerdemann y Trappe emend.

Walker y Koske (LFSC)

* *Glomus* sp.1

* *Glomus* sp.2

Glomus spp. (complejo de especies con aprox. 10 morfotipos)

Sclerocystis aff. *sinuosa* Gerdemann y Bakshi (SSNS)

Sclerocystis clavispora Trappe (SCVS)

* nuevos taxa

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS

Tabla 3. Especies de hongos MA en la selva baja caducifolia (s) y en las parcelas transformadas a pradera (p) en el ejido de San Mateo, Jal. * = especie presente.

ESPECIES	FEB		MAY		JUL		SEP		NOV		AÑO	
	s	p	s	p	s	p	S	p	s	p	s	p
<i>Acaulospora scrobiculata</i>			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Acaulospora dilatata</i>			*		*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Acaulospora</i> sp.1			*		*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Acaulospora</i> sp.2									*		*	
<i>Gigaspora ramisporophora</i>			*	*	*		*		*		*	*
<i>Gigaspora</i> aff. <i>Albida</i>							*	*			*	*
<i>Gigaspora decipiens</i>										*		*
<i>Gigaspora</i> sp.1										*		*
<i>Glomus monosporum</i>				*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Glomus</i> sp.1			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Glomus</i> sp.2					*	*					*	*
<i>Glomus</i> aff. <i>Diaphanum</i>		*	*	*			*		*		*	*
<i>Glomus</i> aff. <i>Fasciculatum</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Glomus</i> spp.			*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Scutellospora persica</i>										*		*
<i>Scutellospora</i> aff. <i>Calospora</i>		*	*	*		*	*	*	*		*	*
<i>Scutellospora</i> sp.1					*						*	
<i>Sclerocystis</i> aff. <i>Sinuosa</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sclerocystis clavispora</i>									*	*	*	*
Número acumulado de especies			10	8	13	12	14	14	16	17	16	17

Tabla 4. Número de especies de hongos micorrízicos-arbusculares (MA) por mes, número de especies exclusivas y número de especies compartidas entre la selva y la pradera, durante 1993. Índice de similitud Sørensen.

	FEB		MAY		JUL		SEP		NOV		AÑO	
	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p
Número total de especies/mes	4	10	8	10	10	10	10	11	12	11	16	17
Número de especies exclusivas			3	1	2	2	2	3	4	3	2	3
Número de especies compartidas			7		8		8		8		14	
Índice de similitud Sørensen			0.78		0.8		0.76		0.69		0.85	

Al final del año, la riqueza específica total acumulada fue de 19 especies. *Gigaspora* aff. *albida*, *Gigaspora* sp.1 y *Scutellospora persica* fueron exclusivas de la pradera, en tanto *Acaulospora* sp.2 y *Scutellospora* sp.1 se presentaron sólo en la selva; estas especies fueron poco frecuentes y poco abundantes (Tablas 3 y 5); 14 especies fueron comunes a ambas áreas.

Las especies *Glomus* aff. *fasciculatum* y *Sclerocystis* aff. *sinuosa* estuvieron presentes de manera constante desde antes de la perturbación por fuego en ambos sitios (Tabla 3). *Acaulospora scrobiculata*, *A. dilatata*, *Acaulospora* sp.1 y *Glomus* sp.1, fueron las especies más ampliamente compartidas entre los dos tratamientos. *Glomus* aff. *diaphanum* y *Gigaspora ramisporophora* se presentaron casi exclusivamente en la selva, con excepción de su presencia en la pradera en mayo en ambos casos, y *Glomus monosporum* se encontró casi exclusivamente en las parcelas transformadas a pradera, con excepción de su presencia en la selva en julio (Tabla 3). Sin embargo, la contribución de estas dos últimas especies a la abundancia relativa de esporas al final del año fue similar en ambos tratamientos (Tabla 5).

Las especies con mayor contribución a la abundancia relativa de esporas fueron *Glomus* aff. *fasciculatum*, *Acaulospora* sp.1, *Glomus* sp.1 y *Acaulospora scrobiculata* en ambos tratamientos (Tabla 5). Aun cuando el

número de especies fue similar en la selva y la pradera, la esporulación total anual fue mayor en la selva y la abundancia relativa porcentual de esporas en ésta se concentró principalmente en *Glomus* aff. *fasciculatum*, *Acaulospora* sp.1 y *Glomus* sp.1, que contribuyeron con el 37%, 29.3% y 10.8%, respectivamente. En la pradera, la esporulación fue relativamente más homogénea entre las especies. En el caso de las dos especies esporocárpicas, *Sclerocystis* aff. *sinuosa* fue la que más contribuyó a la abundancia relativa de esporocarpos, en ambos tratamientos (Tabla 5).

La abundancia total de esporas en el suelo de ambos sitios varió estacionalmente (Tabla 6), observándose un incremento significativo con las lluvias, que llegó a un máximo en el mes de septiembre, durante la estación crecimiento de la vegetación (Fig. 4A). El número total de esporas producidas no difirió entre los tratamientos ni en su dinámica (Tabla 6). Se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en la abundancia temporal de esporocarpos (Fig. 4B), ya que en la selva el número de esporocarpos aumentó con el transcurso del año mientras que en la pradera no sucedió así.

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS

Tabla 5. Contribución relativa (%) por especie al número de esporas en la selva baja caducifolia y en las parcelas transformadas a pradera. Abundancia relativa (%) = (número de esporas por especie/total de esporas) * 100. Las especies esporocárpicas se consideraron aparte.

E S P E C I E S	Abundancia relativa (%)	
	Selva	Pradera
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	6.7	10.2
<i>Acaulospora dilatata</i>	2.6	3.1
<i>Acaulospora</i> sp.1	29.3	19.0
<i>Acaulospora</i> sp.2	0.2	-
<i>Gigaspora ramisporophora</i>	1.9	1.9
<i>Gigaspora</i> aff. <i>albida</i>	-	0.2
<i>Gigaspora decipiens</i>	0.2	0.2
<i>Gigaspora</i> sp.1	-	0.2
<i>Glomus monosporum</i>	1.1	1.2
<i>Glomus</i> sp.1	10.8	6.9
<i>Glomus</i> sp.2	0.5	1.0
<i>Glomus</i> aff. <i>diaphanum</i>	3.7	0.5
<i>Glomus</i> aff. <i>fasciculatum</i>	37.0	37.9
<i>Glomus</i> spp.	4.6	13.3
<i>Scutellospora persica</i>	-	2.1
<i>Scutellospora</i> aff. <i>calospora</i>	1.2	2.1
<i>Scutellospora</i> sp.1	0.2	-
Especies esporocárpicas		
<i>Sclerocystis</i> aff. <i>sinuosa</i>	93.1	96.4
<i>Sclerocystis clavispora</i>	6.9	3.6

El análisis indicó que ninguna de las seis especies importantes mostró diferencias en el número total de esporas entre la selva y la pradera (Tabla 6). Las diferencias se manifestaron más bien en una dinámica temporal diferente de la producción de esporas en dos de ellas: *Acaulospora dilatata* (Fig. 5B) y *Sclerocystis* aff. *sinuosa* (Fig. 6C).

Acaulospora sp.1 (Fig. 5C) y *Glomus* aff. *fasciculatum* (Fig. 6B) mostraron variación temporal en la producción de esporas similar en ambos tratamientos (Tabla 6). Por otra parte, ni *Acaulospora scrobiculata* (Fig. 5A) ni *Glomus* sp.1 (Fig. 6A) presentaron variaciones temporales significativas en la producción de esporas.

Tabla 6 Análisis de mediciones repetidas, (valores de **P**). Datos sumando las unidades de muestreo (reportados en 150 g de suelo seco), corregidos por el factor humedad y transformados a $\log(x + 1)$ (**P**= Huynh-Feldt); NS= no significativo.

¡Error! Marcador no definido.	Tratamiento (Between) # Promedio de esporas	Tiempo (Within)	Dinámica (Within) (Trat x Tiempo)
Número total de esporas	NS	0.00186	NS
Número total de esporocarpos	NS	NS	0.08351
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	NS	NS	NS
<i>Acaulospora dilatata</i>	NS	0.01675	0.02682
<i>Acaulospora</i> sp.1	NS	0.00039	NS
<i>Glomus</i> sp.1	NS	NS	NS
<i>Glomus fasciculatum</i>	NS	0.00990	NS
<i>Sclerocystis</i> aff. <i>sinuosa</i>	NS	NS	0.08331

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS

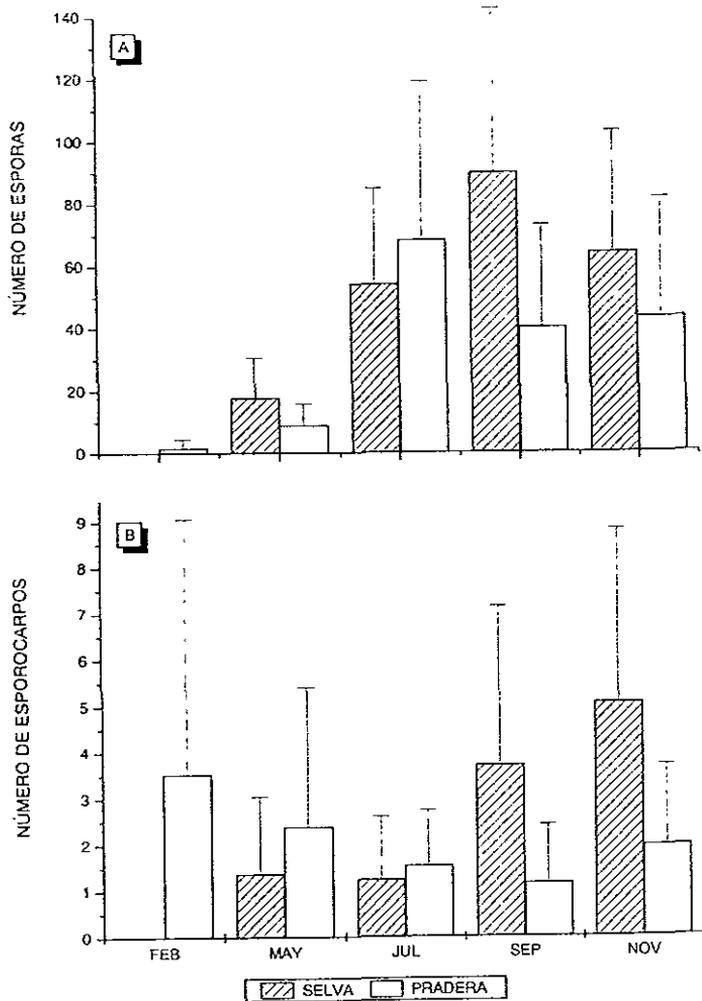


Fig. 4. Abundancia de (A) esporas y (B) esporocarpis de hongos micorrízicos arbusculares (MA) en 100 g de suelo seco, para la selva y la pradera en 1993. Los valores son los promedios con la desviación estándar; n=6.

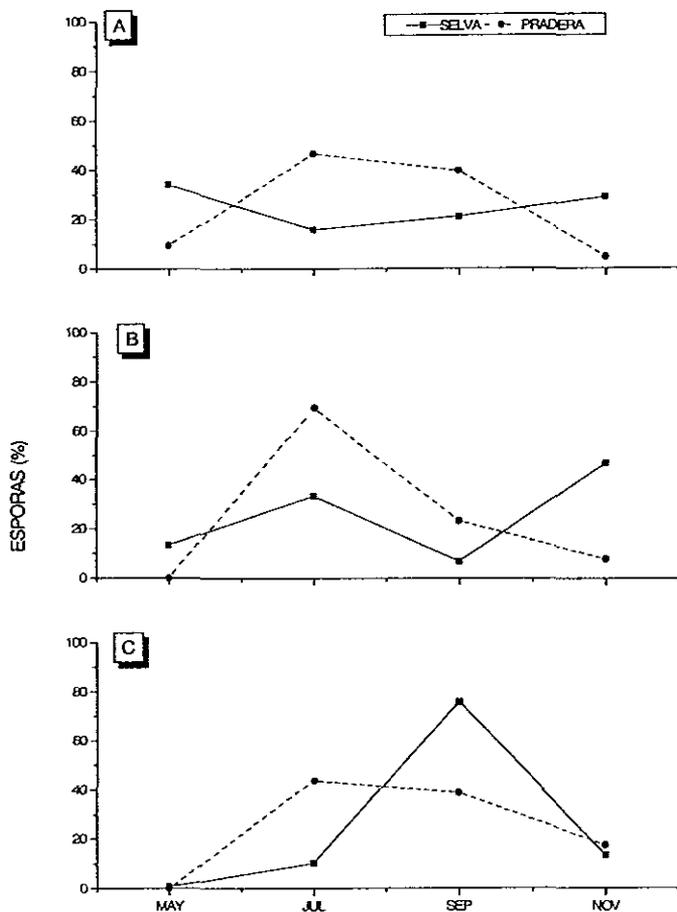


Fig. 5. Contribución relativa de esporas ((No. de esporas de la especie por mes / total de esporas de la especie en el año) x 100) de (A) *Acaulospora scrobiculata* (B) *Acaulospora dilatata* y (C) *Acaulospora* sp.1.

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA TEMPORAL DE PROPÁGULOS

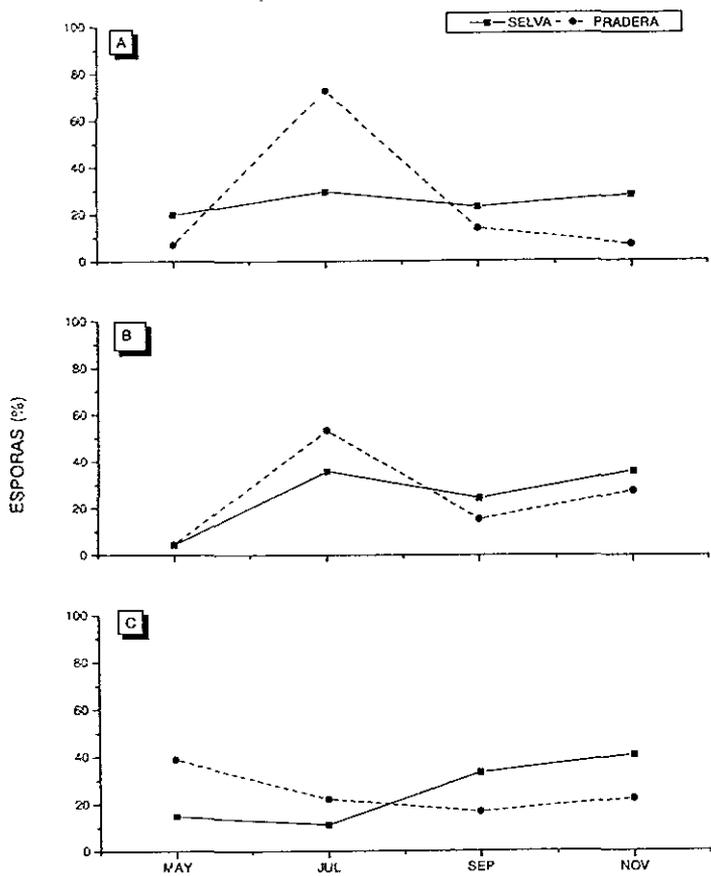


Fig. 6. Contribución relativa de esporas ((No. de esporas de la especie por mes / total de esporas de la especie en el año) x 100) de (A) *Glomus* sp.1 (B) *Glomus* aff. *fasciculatum* y (C) *Sclerocystis* aff. *sinuosa*.

DISCUSIÓN

Los análisis de las poblaciones de esporas son comúnmente el único método para evaluar la composición de las comunidades de hongos MA. En este estudio se observó un total de 19 especies en muestras obtenidas en un área de 1.2 ha. Este número es una subestimación debido a que se agruparon alrededor de diez morfotipos en *Glomus* spp. como si fuera un solo taxon. Del total de especies, 14 fueron comunes a ambos sitios, dos fueron exclusivas de la selva y tres de la pradera. Allen *et al.* (1995) hicieron una estimación preliminar de 20-25 especies en un área de 10 ha, en un sitio cercano a la zona de estudio. En un estudio posterior, realizado el mismo año del presente estudio, Allen *et al.* (1998) registraron un total de 15 especies. Álvarez-Santiago *et al.* (1996a), en un estudio similar al presente y en otro sitio en el mismo ejido, consignan un total de 25 especies. Johnson y Wedin (1997) encontraron 28 especies en un bosque estacional seco en Costa Rica (Tabla 7). La riqueza de especies de hongos MA en la selva baja caducifolia es similar a la reportada para otros ecosistemas tropicales (Sieverding, 1989). Con base en los resultados del presente estudio, en los de Álvarez-Santiago *et al.* (1996a) y Allen *et al.* (1998), se puede concluir que la selva baja caducifolia en la región de

Chamela parece incluir entre 20 y 30 especies de hongos micorrízico-arbusculares.

La densidad de esporas calculada para 100 g de suelo seco osciló entre un mínimo de 2 en febrero y un máximo de 90 en septiembre en la selva. En la pradera, la densidad máxima fue de 68 esporas/100 g suelo seco en julio. Allen *et al.* (1998) estimaron densidades de 40-78 esporas/100 g suelo seco en la selva, y 150-280 esporas/100 g suelo seco en el mes de julio, en praderas con varios años de uso. En general, estos valores son extremadamente bajos pero comparables con los registrados en otros ecosistemas (Sierverding, 1989). En algunos ecosistemas se han registrado conteos muy bajos, que van de 1-5 esporas por gramo de suelo (Smith y Read, 1997). Asimismo, Gay *et al.* (1982) encontraron densidades de 4-6 esporas por gramo de suelo seco en un pastizal. En un ecosistema tropical seco, Johnson y Wedin (1997) registraron una densidad de esporas que osciló entre 117 y 15,531 en 25 g de suelo seco, valores mucho mayores a los encontrados en el presente estudio. Johnson y Wedin (1997) registraron hasta 12 especies de *Glomus*, que producen abundantes esporas, y tres de ellas contribuyeron hasta en un 90-95% de la abundancia de esporas. Janos (1992) consignó conteos muy variables, de aproximadamente 2.5 en un bosque tropical húmedo hasta 1100 esporas en 100 g de suelo seco en

plantaciones de caucho. Con base en diversas publicaciones Janos (1992) hizo una estimación general para el bosque tropical húmedo de 50 a 500 esporas en 100 g de suelo seco. Esta información sugiere que en la selva baja caducifolia de Chamela, al igual que en otros ecosistemas, son otros propágulos, tales como fragmentos de raíces colonizadas y redes preexistentes de hifas (Jasper *et al.*, 1989a), la principal fuente de inóculo de la micorriza arbuscular (McGee, 1989; Bellgard, 1993).

Tabla 7. Número de esporas y riqueza de especies de hongos micorrízicos arbusculares (MA) en diferentes ecosistemas.

Vegetación-Localidad	Número de esporas 100 g/suelo seco	Número de Especies	Referencia
Ecosistema semi-árido (Sur de Australia)	10-15	5	McGee, 1989
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	2-90	19	Este estudio
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	?	25	Álvarez-Santiago <i>et al.</i> , 1996a
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	?	20-25	Allen <i>et al.</i> , 1995
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	40-78	15	Allen <i>et al.</i> , 1998
Bosque estacional seco (Guanacaste, Costa Rica)	468-13500	28	Johnson y Wedin, 1997
Arbustiva (Mondomo, Colombia)	?	21	Sieverding, 1989
Pastizal (Konza, Manhattan, Kansas, EU)	80 máx. 23 prom.	13	Gibson y Hetrick, 1988
Pastizal (Konza, Manhattan, Kansas, EU)	530 testigo 633 quema	14 11	Bentivenga y Hetrick, 1992a
Sabana no perturbada y perturbada (La Gran Sabana, Venezuela)	200 ± 34 13 ± 5	5	Cuenca y Lovera, 1992
Plantaciones de cacao (Aragua, Miranda y Sucre, Venezuela)	38-1674	8	Cuenca y Meneses, 1996

Las fluctuaciones en el número de esporas del suelo durante el año son una parte importante de la dinámica poblacional, la cual está relacionada con el desarrollo del hospedero y con las condiciones climáticas (Abbot y Robson, 1991). En cultivos anuales, Hayman (1970 *vide*, Smith y Read, 1997) observó que el número de esporas disminuye durante la estación de crecimiento y se incrementa hacia el final de la misma. En la selva baja caducifolia hay dos épocas contrastantes, una seca y otra húmeda, que claramente afectan la producción de esporas, ya que ésta aumentó en la época de lluvias. La alta densidad de esporas en este período se debió en gran medida a la contribución del género *Glomus*, ya que algunas son especies esporocárpicas con gran potencial de esporulación, como *Glomus fasciculatum*. También *Acaulospora* sp.1 contribuyó enormemente al número total de esporas, en particular en el mes de septiembre. Por otro lado, se manifestó cierto desfase fenológico entre la selva y la pradera, ya que en la pradera, el pico máximo de esporas se presentó en julio, mientras que en la selva éste se presentó en septiembre.

La drástica reducción de las especies nativas de plantas después de la roza, tumba y quema, seguida de la introducción del maíz y el pasto no redujo el número de especies de hongos MA. Ni la riqueza de especies ni la

composición fueron diferentes entre la selva y la pradera, durante este primer año de la transformación. Las esporas de los hongos MA muy probablemente no se ven afectadas por el fuego como otras fuentes de colonización, como podrían ser las raíces colonizadas, que se encuentran más superficiales y expuestas a la combustión (Allsopp y Stock, 1994). Sin embargo, no tenemos elementos para asegurar que el potencial de inóculo del suelo o el porcentaje de colonización micorrízica disminuyan durante el primer año de transformación.

La producción total de esporas de la comunidad de hongos MA tampoco mostró las consecuencias de la transformación de la selva por roza, tumba y quema. Esto mismo se corroboró a nivel de especie. En general, incluso la dinámica temporal de la producción de esporas fue similar en las dos condiciones. En contraste, la producción de esporocarpos sí presentó una dinámica temporal distinta, pues en la pradera se observó una disminución con el transcurso del año. *Acaulospora dilatata* y *Sclerocystis* aff. *sinuosa* mostraron cambios en su dinámica estacional, lo cual sugiere que la respuesta de las especies de los hongos MA por la transformación a pradera puede atribuirse a cambios en las plantas hospederas. Aparentemente, respondieron acoplando su dinámica a la fenología del maíz y a la de los pastos introducidos.

Es importante recordar que aunque se designaron a seis especies como las aparentemente dominantes en cuanto a su producción de esporas, esto no necesariamente refleja su importancia funcional, ya que puede no representar a las especies con mayores porcentajes de colonización (Louis y Lim, 1987). Además, algunas especies raramente o nunca producen esporas (Abbott y Robson, 1991; McGee, 1989). La dominancia en producción de esporas tampoco indica que dichas especies sean más efectivas en la estimulación del crecimiento de las plantas (Sieverding, 1989).

Diversos autores han señalado que en los sistemas perturbados hay una disminución en el número de propágulos infectivos de hongos MA (Reeves *et al.*, 1979; Allen, 1991; Janos, 1980; Rashid *et al.*, 1997), así como cambios en la diversidad de especies (Cuenca y Lovera, 1992, Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Allen *et al.*, 1998) y en la abundancia de esporas (Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Vilaríño y Arines 1991; Wicklow-Howard, 1989; Dhillion *et al.*, 1988). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta investigación son consistentes con los de Johnson y Wedin (1997), que reportan que la diversidad y la abundancia de la comunidad de los hongos micorrízicos arbusculares no se vieron alteradas por el fuego y el

establecimiento de pastos exóticos en el bosque tropical seco de Guanacaste en Costa Rica.

Durante el primer año de transformación comenzaron a manifestarse algunas diferencias incipientes entre la selva y la pradera, como un cierto desfase fenológico en la producción total de esporas, efectos puntuales sobre la dinámica estacional en dos especies y una esporulación manifiestamente más homogénea entre las especies de la pradera. Bentivenga y Hetrick (1992a) obtuvieron resultados similares en un pastizal, en donde no hubo cambios significativos en la densidad de esporas ni en la composición de especies después de un tratamiento de quema y corte (simulando el pastoreo). Por otro lado, en una comunidad arbustiva en Australia, Bellgard (1993) encontró que un fuego de intensidad moderada no afectó la densidad de esporas. Asimismo, en un sitio con vegetación arbustiva en Pakistán, Rashid *et al.* (1997) reportaron que un evento de fuego no afectó negativamente la densidad de esporas, pero sí el número de propágulos viables.

El impacto de un disturbio sobre los propágulos de los hongos micorrízicos arbusculares depende de su intensidad, severidad y frecuencia (Abbott y Gazey, 1994). Por lo tanto, se sugiere que se requiere más de un año para que se haga evidente que esta práctica de manejo, al alterar la

composición de especies vegetales, modifique también las poblaciones de hongos micorrízicos, tanto en su abundancia como en su diversidad. Esta hipótesis es apoyada por los resultados del estudio de Álvarez-Santiago *et al.* (1996a) en una pradera con 10 años de uso en el mismo ejido, en el que se documenta una reducción en la riqueza de especies, un incremento en la dominancia de cinco especies en la producción de esporas y una densidad de esporas casi tres veces mayor en comparación con la selva.

V. VIABILIDAD DE PROPÁGULOS

INTRODUCCIÓN

Las esporas, los fragmentos de raíces colonizados y las redes hifales se consideran como propágulos infectivos de la micorriza arbuscular (MA). Las esporas han sido consideradas tradicionalmente por muchos autores como uno de los propágulos más importantes (Brundrett, 1991). Sin embargo, muchas de las esporas aparentemente vivas pueden estar parasitadas y no ser viables. Muchas esporas viables pueden no funcionar como propágulos temporalmente, ya que en algunas especies las esporas no germinan debido a que presentan latencia (Tommerup, 1983). Por ello, el valor de los conteos de esporas puede ser limitado si no se conoce su viabilidad.

Una de las formas para evaluar la infectividad de los hongos micorrízicos es la cuantificación de su colonización en las raíces. Las técnicas con las que típicamente se cuantifica implican la tinción de raíces con fucsina ácida (Kormanik y McGraw, 1982), azul de tripano (Phillips y Hayman, 1970) o negro de clorazol (Brundrett *et al.*, 1984). Sin embargo, con estas técnicas no es posible distinguir la fracción viable y no viable de los hongos MA presentes en las raíces. Esta distinción es importante ya que los procesos fisiológicos ocurren sólo en estructuras fúngicas activas,

mientras que con estas técnicas sólo es posible detectar la colonización total y no la porción activa de la micorriza arbuscular.

Los colorantes vitales han sido poco empleados para determinar la viabilidad de los propágulos, especialmente de las esporas de hongos micorrízicos arbusculares (An y Hendrix, 1988; An *et al.*, 1990), aun cuando pueden ser muy útiles para evaluar la calidad del inóculo (esporas). Se ha empleado el rosa de bengala, pero ha sido difícil diferenciar las esporas vivas de las muertas (Menge y Timmer, 1982). También se ha reportado el uso de tiónina en solución acuosa al 1% durante 30 minutos, con la que las esporas vivas se tiñen de un color azul profundo, mientras que las muertas acumulan el colorante solamente en las paredes. Sin embargo, la utilización de esta técnica requiere de cierta experiencia para usar adecuadamente este colorante (Menge y Timmer, 1982).

Las sales de tetrazolio como el bromuro y el cloruro se han empleado para demostrar la viabilidad de oosporas de hongos, tales como *Pythium*, *Phytophthora* y *Aphanomyces* (Sutherland y Cohen, 1983). La primera de ellas también se ha utilizado en esporas de hongos MA (An y Hendrix, 1988; An *et al.*, 1990; Meier y Charvat, 1992, 1993). Los colorantes vitales también se han empleado para detectar la viabilidad de las hifas micorrízicas externas (Sylvia, 1988; Jasper *et al.*, 1989b, Hamel *et al.*, 1990)

e internas (Kough *et al.*, 1987; Saito *et al.*, 1993), para detectar colonización micorrízica activa (Bentivenga y Hetrick, 1991; 1992a), viable y no viable (Schaffer y Peterson, 1993a,b; Brundrett *et al.*, 1994). Walley y Germida (1995) emplearon el bromuro (MTT) y el yoduro (INT) de tetrazolio para estimar la viabilidad de esporas de hongos MA. Las sales de tetrazolio actúan como aceptores de electrones en el ciclo enzimático de los ácidos tricarbóxicos. En la reducción producida por la enzima succinato deshidrogenasa (SDH) se forman compuestos coloridos insolubles, llamados formazanes (Schaffer y Paterson, 1993a).

Numerosos trabajos han demostrado el impacto de la perturbación sobre la micorriza arbuscular, el cual generalmente consiste en un decremento en el número de propágulos infectivos de hongos MA y de las plantas colonizadas por estos hongos (Reeves *et al.*, 1979; Janos, 1980; Cuenca y Lovera, 1992). Algunos estudios han evaluado el efecto de las prácticas de manejo agrícola sobre los hongos micorrízicos arbusculares en cuanto a la distribución de especies (Gibson y Hetrick, 1988), la intensidad de la colonización micorrízica después de un evento de fuego (Dhillion *et al.*, 1988; Klopatek *et al.*, 1988; Bentivenga y Hetrick, 1992a; Wicklow-Howard, 1989), la composición de la comunidad (Dhillion *et al.*, 1988; Gibson y Hetrick, 1988; Bentivenga y Hetrick, 1992a), la actividad de la micorriza

dentro de las raíces (Bentivenga y Hetrick, 1991, 1992a) y la viabilidad de esporas por germinación (Vilariño y Arines, 1991). En general, estos trabajos sugieren que el fuego reduce temporalmente la infectividad de los hongos que forman la micorriza arbuscular. Bellgard *et al.* (1994) encontraron, por el contrario, que un fuego de intensidad moderada no tiene un impacto significativo sobre la infectividad o sobre la abundancia de esporas. Existe un solo reporte del efecto del fuego natural en el bosque tropical seco y la subsecuente invasión por pastos exóticos, sobre la diversidad y abundancia de especies de hongos micorrízicos arbusculares (Johnson y Wedin, 1997). Para la selva baja caducifolia de Jalisco, existen dos estudios que han evaluado la composición y la abundancia de los hongos MA (Álvarez-Santiago *et al.*, 1996a; Allen *et al.*, 1998), así como el porcentaje de colonización micorrízica en algunas especies vegetales de la selva baja y en praderas establecidas (Allen *et al.* 1998). Sin embargo, no se ha evaluado el impacto de la conversión de ecosistemas naturales a praderas sobre la viabilidad de propágulos. El efecto de las prácticas de manejo agrícola sobre la simbiosis no ha sido del todo aclarada (Bentivenga y Hetrick, 1992a). Para poder determinar qué tan severamente disminuye la infectividad de un suelo después de una perturbación es relevante evaluar la sobrevivencia de los propágulos y su viabilidad.

El objetivo del presente estudio fue determinar la viabilidad de los propágulos (raíces colonizadas y esporas) de los hongos micorrízicos arbusculares, mediante la actividad de la succinato deshidrogenasa (SDH), en un ecosistema tropical seco perturbado debido a la aplicación de la roza, tumba y quema para el establecimiento de praderas.

MÉTODOS

El sitio de estudio fue una selva transformada a pradera para uso agrícola y ganadero mediante el sistema de roza-tumba y quema. El sitio fue rozado y tumbado en febrero de 1993 y la quema se efectuó en abril (ver detalles de la perturbación en el Cap. III). Las parcelas fueron sembradas en seco en junio de 1993 con gramíneas C₄ (*Panicum maximum* Jacq., *Cenchrus ciliaris* L. y *Andropogon gayanus* L.) y en julio de 1993 con maíz (*Zea mays* L.) y una segunda siembra de pastos en la temporada húmeda. El maíz se cosechó entre septiembre y octubre de 1993, y a partir de entonces se desarrollaron libremente los pastos exóticos introducidos. Se introdujo ganado entre enero y abril de 1994. Las parcelas transformadas a pradera se compararon con dos parcelas de la selva adyacente sin perturbar.

Los muestreos se efectuaron un año después del establecimiento de la pradera, en la época seca (mayo 1994) y en la de lluvias (octubre 1994). La elección de estas fechas se debió a que es un sistema marcadamente estacional y éstas son las épocas más contrastantes en este ecosistema. Se utilizaron dos parcelas con intensidad media de quema y dos parcelas de selva sin perturbar. A la orilla de cada parcela se establecieron nueve estaciones fijas cada 10 m a lo largo de 100 m con el objeto de capturar la variación a lo largo de la pendiente. Las muestras se tomaron a una distancia al azar desde estos puntos a la orilla de la parcela hacia dentro de la misma. Cada muestra consistió de 300 cm³ de suelo tomados hasta una profundidad de 15 cm. Para cada parcela se hicieron muestras compuestas por cada tres puntos de muestreo. De cada muestra compuesta se tomó una submuestra de 300 cm³ de suelo, la cual se tamizó a través de una malla de 0.5 cm para cuantificar el número total de esporas, estimar el número de esporas viables y separar las raíces finas para cuantificar la colonización micorrízica viable.

Para detectar la viabilidad de las esporas y las estructuras intra-y extrarradicales activas de la MA en la pradera y en la selva baja caducifolia, se aplicaron técnicas de tinción basadas en el empleo de colorantes vitales. Estas técnicas se basan en la reacción de la enzima succinato

deshidrogenasa (SDH), la cual está presente en las estructuras viables. Los colorantes empleados fueron las sales de azul de nitrotetrazolio (NBT; 2,2'-di-*P*-nitrofenil-5,5'-difeníl-3,3'-[3,3'-dimetoxi-4,4'-difeníleno] cloruro de ditetrazolio) y el cloruro de 2,3,5, trifeníl tetrazolio (CTT). La SDH reduce el NBT a un compuesto de formazán azul-púrpura y el CTT a uno de color rosa-rojo.

CUANTIFICACIÓN DE ESPORAS VIABLES

Se tomaron tres submuestras de 50 g y se extrajeron las esporas por la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963) y por centrifugación en gradiente de sacarosa. Para la extracción de esporas se emplearon tamices de 74 μ m-500 μ m de abertura. Las esporas fueron colocadas en cajas de Petri de 4 cm de diámetro con un mínimo de agua. Se adicionaron 5 ml de una solución de cloruro de 2,3,5, trifeníl tetrazolio (CTT) a una concentración de 5 mg/ml (0.5%) con un pH de 8.4 (Pearse, 1972). Se mantuvieron a 28°C durante siete días en condiciones de oscuridad (Aguilar, 1993). Se cuantificó la totalidad de esporas y la cantidad de éstas que viraron a tonos de rosa tenue a rojo intenso, colores que indican actividad metabólica.

Se pesaron 50 g de suelo fresco y se secó al horno (hasta alcanzar el peso constante) para calcular la relación de peso seco a peso fresco y así estimar el número de esporas en 100 g de suelo seco (Anderson e Ingram, 1993).

CUANTIFICACIÓN DEL PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN MICORRÍZICA VIABLE

Para detectar la actividad metabólica de la MA dentro de las raíces se utilizó la técnica de Kough *et al.* (1987) modificada por Schaffer y Peterson (1993a,b) y Brundrett *et al.* (1994). Las muestras se procesaron el mismo día en el que fueron colectadas para tener una adecuada estimación de la colonización micorrízica viable. Los segmentos de raíces de aproximadamente 1 cm de longitud se incubaron durante 24 hr en condiciones de oscuridad y a temperatura ambiente en una solución 25% (v/v) buffer tris 0.2 M, pH 7.4, 25% (v/v) 4 mg/ml de azul de nitrotetrazolio (NBT), 10% (v/v) 0.05 M de $MgCl_2$, 30% (v/v) agua destilada y 10% (v/v) 2.5 M de succinato de sodio. Después de la incubación en NBT-succinato, las raíces se lavaron tres veces con agua destilada y se colocaron en una solución de formol salino durante un mínimo de 24 hr [10% (v/v) formaldehído, 37%-40%; 90% (v/v) agua destilada; y 0.9% (p/v) NaCl], en

condiciones de oscuridad. Las raíces se lavaron nuevamente antes de ser aclaradas. Para aclararlas, se hirvieron en una solución de hidrato de cloral 20% (p/v) durante 15 min, se lavaron nuevamente, y se incubaron durante 2 días a 55°C en condiciones de oscuridad en una solución al 5% de KOH, sellando con parafilm para minimizar la evaporación. Nuevamente se lavaron con agua destilada (ver Diagrama 1, y Técnica en el apéndice B). Las raíces provenientes de la selva se aclararon 3 hr más en condiciones de oscuridad, a temperatura ambiente, con agua oxigenada alcalinizada ($\text{NH}_4\text{OH}-\text{H}_2\text{O}_2$) debido a que estaban muy pigmentadas. Este paso se realizó después del aclaramiento con hidrato de cloral y se continuó con el aclaramiento en KOH.

Posteriormente al aclaramiento de las raíces, se acidificaron los segmentos de raíces en HCl 1% (v/v), durante 5 min y se contrastaron durante 1-2 hrs a 55°C en condiciones de oscuridad en una solución de fucsina ácida/ácido láctico [87.5% (v/v) ácido láctico, 6.3% (v/v) glicerina, 6.3% agua destilada, y 0.01% (p/v) fucsina ácida]. La contrastación con fucsina ácida permite cuantificar la colonización no activa, ya que las estructuras no viables se tiñen en tonos rosados (Schaffer y Peterson, 1993a). Se realizaron preparaciones de los segmentos de raíces y se

observaron al microscopio para detectar estructuras intrarradicales fúngicas viables y no viables.

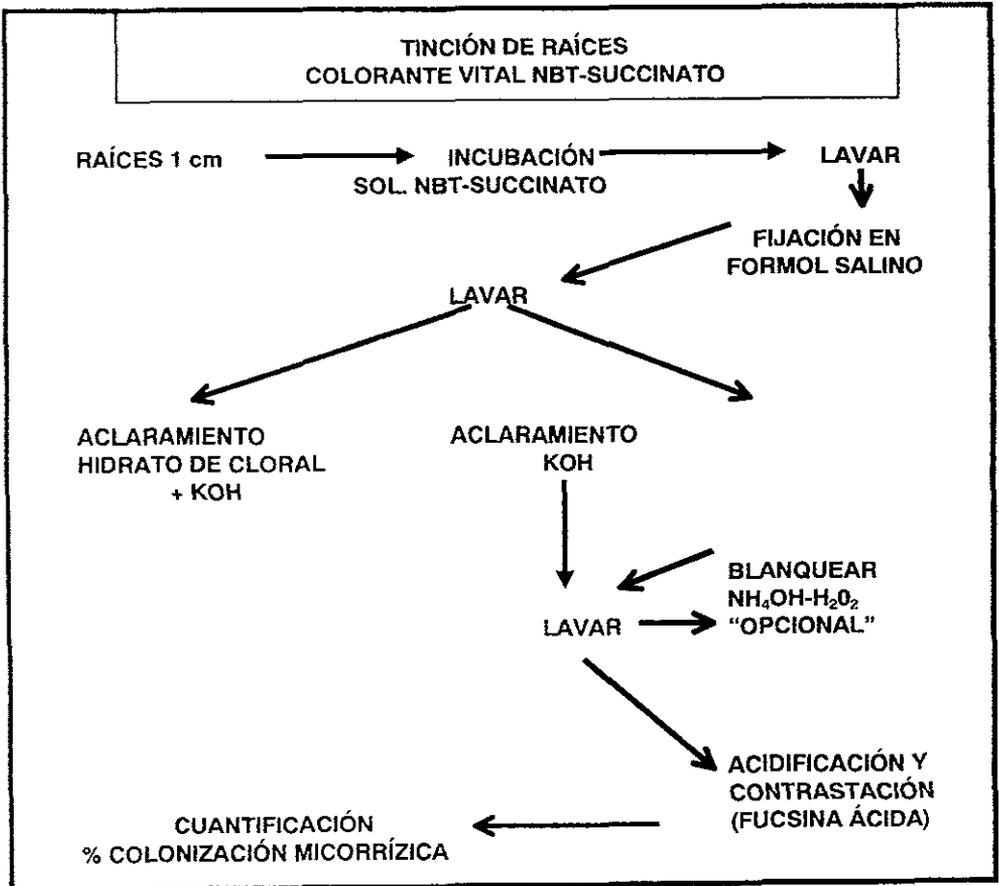


Diagrama 1. Tinción vital NBT-Succinato. Tinción de raíces con Azul de Nitrotetrazolio (NBT)-Succinato. Basado en Schaffer y Peterson (1993a, b).

El porcentaje de colonización micorrízica se cuantificó por el método de McGonigle *et al.* (1990). Se revisaron 150 intersecciones o campos bajo el microscopio óptico y se tomó un registro de lo observado en cada intersección bajo los criterios dados a continuación (Schaffer y Peterson, 1993b; Brundrett *et al.*, 1994):

- p) sin estructuras fúngicas
- q) arbuscúlos
- r) vesículas micorrízicas
- s) arbuscúlos y vesículas
- t) hifas micorrízicas sin arbuscúlos y vesículas
- u) hifas cenocíticas no conectadas a vesículas y arbuscúlos (con posibilidad de ser micorrízicas)

La colonización se calculó de la siguiente forma:

$$\text{Colonización arbuscular (CA)} = 100 (q/150)$$

$$\text{Colonización vesicular (CV)} = 100 (r/150)$$

$$\text{Porcentaje de colonización micorrízica (CM)} = 100 [(150-p)/150]$$

Los valores mínimo y máximo del porcentaje de colonización micorrízica se calcularon de la siguiente manera:

$$\text{MIN} = 100 [(q+r+s+t)/150]$$

$$\text{MAX} = 100 [(q+r+s+t+u)/150]$$

A la proporción de estructuras fúngicas metabólicamente activas de acuerdo a la estimación visual de depósitos de formazán azul-púrpura que denotan viabilidad (G. Schaffer, com. pers.), se les aplicaron los mismos criterios de clasificación.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los hongos micorrízico-arbusculares presentan una distribución agregada en el suelo, por lo que es difícil detectar tendencias estadísticamente significativas (St. John y Koske, 1988). Como consecuencia de su distribución espacial, las variables micorrízicas presentan una distribución estadística binomial y es necesario transformar las variables para satisfacer los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Más aún, cuando se calculan porcentajes de colonización con denominadores variables, el modelo tradicional de análisis no toma en cuenta dicha variación. Por ello, Álvarez-Santiago *et al.* (1996b) sugieren el empleo de la regresión logística, que supone una distribución binomial y que utiliza los datos sin transformar. El número total de esporas y el número de esporas viables, la colonización micorrízica total, viable, no viable y el número de vesículas y arbusculos fueron analizados con un modelo de regresión logística, utilizando el paquete Glim v.3.1. Al número de esporas se le asignó un error de tipo Poisson y a los datos de colonización, por estar referidos a un número constante de revisiones (150), se les asignó un error de tipo binomial. Comparando el valor del cambio en devianza (Δ) con el valor en tablas de χ^2 , se determinó la significancia del efecto de

tratamiento (selva vs. pradera), el de fecha (mayo vs. octubre) y su interacción.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el mes de mayo, al final de la época de seca, se observó tanto en la selva como en la pradera un mayor número de esporas que durante las lluvias ($\Delta=45.32$; $P<0.001$; Fig. 7). Asimismo, la densidad de esporas fue superior en la selva que en la pradera, tomando en cuenta ambas fechas de muestreo ($\Delta=12.69$; $P<0.001$) (Fig. 7A).

La abundancia de esporas (No. esporas/100 g de suelo seco) fue de 71.8 (4.08 esporas viables) en la selva y de 46.8 (3.04 esporas viables) para la pradera en el mes de mayo. Durante las lluvias la abundancia de esporas fue de 30.8 (1.07 esporas viables) en la selva y de 24.8 (0.36 esporas viables) en la pradera. Allen *et al.* (1998) reportaron cifras de entre 40 y 78 esporas/100 g suelo seco en la selva y de 150 a 280 esporas/100 g suelo seco en praderas con varios años de uso, en el mes de julio de 1993.

El número de esporas viables, estimado cualitativamente por el cambio de coloración ante la aplicación del CTT, fue extremadamente bajo. No obstante, al igual que para el número total, en la época seca hubo más esporas viables en ambos tratamientos que en la época de lluvias ($\Delta=8.21$;

$P < 0.01$) (Fig. 7B). Sin embargo, no hubo diferencias entre la selva y la pradera ($\Delta = 0.817$; $P > 0.5$). Estos resultados coinciden con los reportados por otros autores en cuanto a que el número de esporas en algunos ecosistemas es en general bajo (Brundrett, 1991).

El patrón de cambio observado en la abundancia de esporas de la época seca a la húmeda es completamente distinto al del año anterior, cuando se encontró un incremento significativo hacia la época de lluvias (ver Fig. 4A, cap. IV). Esto sugiere que las esporas presentes en mayo podrían pertenecer a la producción del año anterior. El número de esporas registrado en noviembre de 1993 es similar al de mayo de 1994. La baja producción de esporas en la época de lluvias de 1994 podría estar relacionada con la escasa precipitación de dicho año (427 mm), muy por debajo de la media anual de 679 mm (García-Oliva *et al.*, 1995). Abbott y Robson (1991) señalan que el potencial de agua del suelo determina el crecimiento y desarrollo de la vegetación y por consiguiente de la producción e infectividad de los hongos MA. No obstante, a pesar del patrón estacional diferente entre los dos años, el número promedio anual de esporas es similar tanto en la selva como en la pradera en ambos años (50 esporas/ 100 g suelo en la selva y 40 esporas/100 g suelo en la pradera).

La disminución del total de esporas y de las viables de la época seca a la húmeda se debió probablemente a la germinación de esporas y a la colonización de raíces. Asimismo, la degradación de las esporas por los microorganismos del suelo, principalmente por parasitismo de Chitridiomycetos y amibas, la depredación por gusanos de tierra, colémbolos y otros artrópodos pueden regular la dinámica poblacional de las esporas de los hongos MA (Fitter y Garbaye, 1994).

La proporción de esporas viables estimada con el colorante vital CTT fue extremadamente baja. En contraste, An y Hendrix (1988) registraron, con el bromuro de tetrazolio (MTT), alrededor de 80% y 56% de esporas viables en esporas de *Glomus macrocarpum* provenientes de cultivos puros de cosecha reciente y con 5 años de almacenamiento, respectivamente. An *et al.* (1990), asimismo, encontraron, que alrededor del 50% de las esporas de *Glomus macrocarpum* y *G. microcarpum* (especies "dominantes" en un cultivo de soya), detectadas también con MTT, fueron viables. Walley y Germida (1995) emplearon dos sales de tetrazolio, el bromuro (MTT) y el ioduro (INT), para estimar la viabilidad de esporas de cultivos puros de *Glomus clarum* de 24 y 104 semanas de edad, y encontraron alrededor de 77% y 55% de esporas viables, respectivamente. Es evidente que la mayoría de los estudios se han realizado con cultivos

puros, con esporas de la misma edad, y que prácticamente no existen estudios realizados con esporas provenientes de suelos de ecosistemas naturales del trópico y menos aún del trópico seco. Por ello, no es posible comparar estos resultados en un contexto adecuado. Por otro lado, es necesario considerar el mecanismo de latencia constitutiva, que es una condición en donde la germinación se retrasa debido a propiedades inherentes al estado de latencia, tales como las barreras a la penetración de nutrimentos, el bloqueo metabólico o la producción de autoinhibidores (Miller *et al.*, 1993). Este mecanismo y la presencia de paredes gruesas pudieran inhibir una penetración adecuada del colorante vital dentro del citoplasma, justamente como impiden la entrada de nutrimentos. De esta manera, es posible que sólo aquellas esporas no latentes o débilmente latentes y las esporas permeables al colorante, pudieran haberse detectado. A pesar de esta posible subestimación, la baja densidad de esporas en general y la baja cantidad de esporas viables sugieren que en la selva baja caducifolia, al igual que en otros ecosistemas, son otro tipo de propágulos, tales como los fragmentos de raíces colonizadas y las redes preexistentes de hifas (Jasper *et al.*, 1989a), la principal fuente de inóculo de la micorriza arbuscular (McGee, 1989; Bellgard, 1993), tales como los fragmentos de raíces colonizadas y las redes de preexistentes de hifas (Jasper *et al.*, 1989^a).

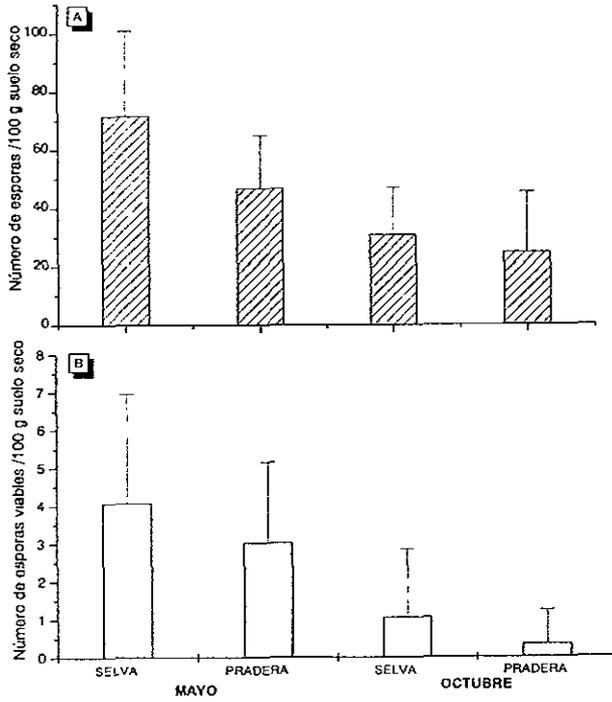


Fig. 7. Número total de esporas (A) y de esporas viables (B) durante la estación seca (mayo) y húmeda (octubre) en la selva y la pradera en 1994. Los valores son los promedios con la desviación estándar; n=6.

El porcentaje promedio de colonización total para selva (37%) es similar al reportado por Gavito *et al.* (en prep.) para este mismo ecosistema, pero a 10 km del sitio de estudio, donde el valor máximo de colonización micorrízica fue de 30% (Tabla 8). En este mismo ecosistema, Allen *et al.* (1998) registraron niveles máximos de colonización total de 50-54%. De manera puntual, en algunas especies encontraron niveles máximos de colonización de hasta 85% durante julio de 1993. El porcentaje promedio de colonización total para la pradera en el presente estudio fue de 44%, similar al reportado por Allen *et al.* (1998) en praderas con varios años de uso. Los porcentajes de las praderas son en general similares a los registrados en la selva.

Tomando en cuenta los resultados de estos estudios y considerando que fueron realizados en años y sitios diferentes, se podría sugerir que la colonización micorrízica total de la selva se encuentra entre 40 y 50%. Los resultados de este estudio indican, además, que sólo el 11% de dicha colonización se encuentra activa.

En un pastizal dominado por *Schizachyrium scoparium*, Dhillion *et al.* (1988) registraron niveles de colonización de alrededor del 78% (Tabla 8). En un pastizal donde los pastos predominantes son C₄, Bentivenga y Hetrick (1992a) observaron que la simbiosis micorrízica es más activa cuando las

plantas están en crecimiento, en los meses de primavera y verano, con porcentajes de colonización de 28%, del cual un 20% es activo. En contraste, en los meses de invierno los niveles de colonización total disminuyen hasta 5%, y de éste, 2% está activo.

Tabla 8. Porcentaje de colonización micorrízica en diferentes localidades y ecosistemas.

Vegetación-Localidad	% Colonización micorrízica-arbuscular	Referencia
Plantaciones de cacao (Aragua, Miranda y Sucre, Venezuela)	14-69%	Cuenca y Meneses, 1996
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	12-30%	Gavito <i>et al.</i> , (en prep.)
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	Selva 50-54% Pradera 23-46%	Allen <i>et al.</i> , 1998
Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal. México)	Selva 37% (total) 11% (viable) Pradera 44% (total) 8% (viable)	Este estudio
Arbustiva y herbácea (Galicia, España)	35-68% (testigo) 21-37% (quema)	Vilarriño y Arines, 1991
Pastizal (Mason, Illinois, EU)	75-81% (testigo) 39-60% (quema)	Dhillion <i>et al.</i> , 1988
Pastizal (Konza, Manhattan, Kansas, EU)	5-28% (total) 2-28% (viable)	Bentivenga y Hetrick, 1992a

Sorprendentemente, ni la colonización micorrízica total ni la colonización viable difirieron entre el mes de mayo (seco) y el mes de octubre (húmedo y en el período de crecimiento de la vegetación), tanto en la pradera como en la selva ($P > 0.5$; Fig. 8). Esto sugiere que la colonización se mantiene activa en el período seco y que probablemente las hifas micorrízicas tienen acceso al agua del suelo que no está disponible para las raíces de las plantas. La sobrevivencia del micelio dentro de las raíces asegura la viabilidad del inóculo producido durante una época de crecimiento hasta la siguiente (Tommerup y Abbot, 1981).

El porcentaje total de raíces colonizadas por los hongos micorrízicos-arbusculares en la pradera fue, en promedio, significativamente superior a la selva ($\Delta = 5.15$; $P < 0.025$; Fig. 8). Sin embargo, la proporción de colonización viable no difirió entre tratamientos ($P > 0.1$; Fig. 8). La diferencia entre la selva y la pradera se registró en el porcentaje de colonización no viable, que fue mayor en la pradera ($\Delta = 11.14$; $P < 0.001$; Fig. 8). La colonización micorrízica mayor en la pradera podría deberse a que los pastos sembrados son especies C_4 , altamente dependientes de la micorriza (Bentivenga y Hetrick, 1992b; Hayman, 1982). Por otro lado, aunado a la introducción de estas especies exóticas en el sistema, muchas de las especies de la vegetación original de la selva rebrotaron (Roth, 1996) y

pueden haber contribuido a una mayor producción de raíces finas colonizadas en el segundo año de establecimiento de la pradera.

Al analizar la colonización total separando vesículas y arbuscúlos, viables y no viables, los resultados mostraron que la pradera tuvo una mayor proporción de vesículas no viables que la selva ($\Delta=11.64$; $P<0.001$; Fig. 9A). La colonización vesicular viable no difirió ni entre fechas ni entre selva y pradera ($P>0.1$), mientras que la proporción de arbuscúlos viables fue mayor en la época de lluvias ($\Delta =7.26$; $P<0.01$; Fig. 9B). En general, estos resultados concuerdan con el patrón observado en la colonización total no viable y refuerzan la idea de que el cambio en composición de especies vegetales con la transformación de la selva pudo haber afectado la capacidad de la colonización de los hongos MA.

La comparación de los resultados de este estudio con los obtenidos en otros ecosistemas (Tabla 8) muestra diferencias en los niveles de colonización, aún cuando se consideran otros ecosistemas estacionales como los pastizales (Dhillon *et al.*, 1988; Bentivenga y Hetrick, 1992a). Aunque los hongos MA se distribuyen en todo el mundo, su funcionamiento es afectado por su ambiente natural (Louis y Lim, 1987). Asimismo, la variación de las condiciones ambientales influye en la fisiología de la planta y por lo tanto en la asociación micorrízica (Smith y Read, 1997). Diversos

autores (Bentivenga y Hetrick, 1992a,b; Hayman 1987, *vide* Smith y Read, 1997) afirman que la estacionalidad ejerce una fuerte influencia en todos los parámetros de la simbiosis micorrízica.

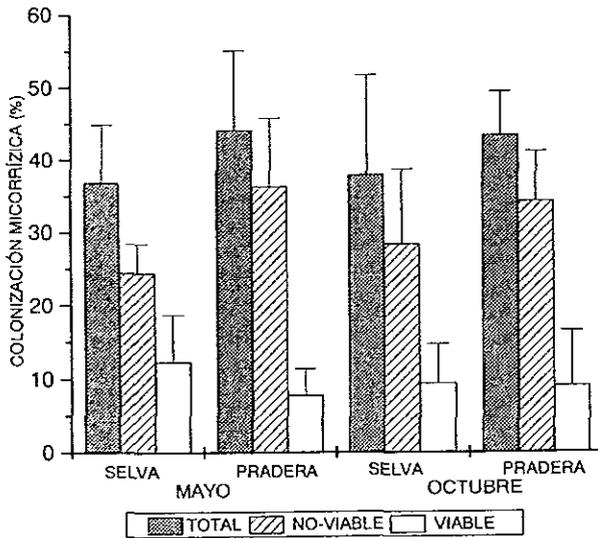


Fig. 8. Porcentajes de colonización micorrízica total, no viable y viable, para la selva y la pradera en 1994. Los valores son los promedios con la desviación estándar; n= 6.

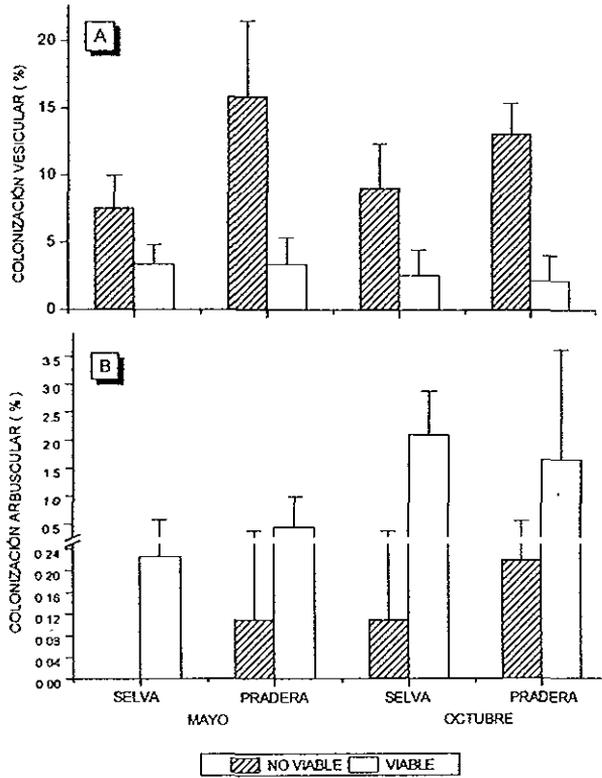


Fig. 9. (A) Porcentaje de colonización vesicular y (B) de colonización arbuscular no-viable y viable para la selva y la pradera en 1994. Los valores son los promedios con la desviación estándar, n=6.

VI CONCLUSIONES GENERALES

La drástica reducción de las especies de plantas después de la roza-tumba y quema, seguida de la introducción del maíz y la pradera, no redujo el número de especies de hongos micorrízicos arbusculares en el corto plazo. Asimismo, la composición y abundancia de especies de la comunidad de hongos MA no mostró consecuencias por la roza-tumba y quema de la selva durante el primer año de la perturbación. Aunque en este año la producción de esporas fue similar entre la selva y la pradera y mostró una clara tendencia estacional, se observó un desfase fenológico cualitativo en la producción de esporas, así como una esporulación relativamente más homogénea entre las especies de la pradera. Las especies individuales mostraron comportamientos diferentes.

El fuego no afectó negativamente la producción de esporas y algunas especies aparentemente respondieron a los cambios en las plantas hospedadoras como resultado de la transformación. Sin embargo, durante el segundo año, la selva mostró mayor producción de esporas que la pradera. Los patrones estacionales contrastantes en la producción de esporas durante los dos años de estudio indican una respuesta de los hongos MA a la disponibilidad de agua en el ecosistema.

La baja densidad de esporas y la baja proporción de esporas viables, tanto en la selva como en la pradera, sugieren que las esporas de los hongos MA no representan un propágulo importante en la selva baja caducifolia y que las fuentes de inóculo podrían ser más bien los fragmentos de raíces colonizados y las redes pre-existentes de hifas.

El porcentaje de colonización micorrízica de la selva no fue muy alto comparado con otros ecosistemas. Aparentemente la introducción de gramíneas C_4 exóticas, dependientes de la micorriza, aumentó el porcentaje de colonización en la pradera. Sin embargo, la colonización viable fue similar. Un posible efecto de la introducción de las especies exóticas se manifestó en una colonización total no viable y de vesículas no viables mayor en la pradera que en la selva.

Contrariamente a lo esperado, ni la colonización micorrízica total ni la viable difirieron entre el período seco y el de lluvias, tanto en la selva como en la pradera. Esto sugiere una colonización activa después de seis meses de sequía y que las hifas micorrízicas pudieran tener acceso a agua del suelo no disponible para las plantas. Ello facilitaría la sobrevivencia del micelio y la viabilidad de una época de crecimiento a la siguiente.

La transformación de la selva baja a pradera no tuvo consecuencias importantes en la comunidad de los hongos MA en el corto plazo. Estos

resultados y los de otros estudios sugieren que los cambios más fuertes ocurren en períodos de tiempo más largos. Los cambios en la producción de esporas y en la colonización micorrízica empezaron a manifestarse en el segundo año después de la transformación.

LITERATURA CITADA

- Abbott, L. K. y C. Gazey. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. **Plant and Soil** 259: 69-78.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1982. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. **Australian Journal of Agricultural Research** 33:389-408.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 35:121-150.
- Aguilar, M. 1993. **La liofilización como alternativa para la conservación de esporas de hongos micorrízicos vesículo-arbusculares**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Álvarez-Santiago, S., L. Varela y V. J. Jaramillo. 1996a. Efecto de la conversión a pradera en la riqueza y esporulación de hongos micorrízicos arbusculares en un ecosistema tropical estacional. p.14. En: **I Symposium Nacional de la Simbiosis Micorrízica**. Xalapa, Ver.
- Álvarez-Santiago, S., F. García-Oliva y L. Varela. 1996b. Analysis of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization data with a logistic regression model. **Mycorrhiza** 6: 197-200.
- Allen, M. F. 1991. **The Ecology of Mycorrhizae**. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Allen, M. F., W. S. Smith., T. S. Moore y M. Christensen. 1981. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud. **New Phytologist** 88: 683-693.
- Allen, E. B., M. F. Allen., D. J. Helm., J. M. Trappe., R. Molina y E. Rincón. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. **Plant and Soil** 170: 47-62.
- Allen, E. B., E. Rincón., M. F. Allen., A. Pérez-Jiménez y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico. **Biotropica** 30: 261-274.

- Allsopp, N. y W. D. Stock. 1994. VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristics and disturbance regime in three lowland plant communities in the south-western Cape, South Africa. **Journal of Ecology** 82: 271-279.
- Amaranthus, M. P. 1992. Mycorrhizas, forest disturbance and regeneration in Pacific Northwestern United States. Pp: 202-207. En: **Mycorrhizas in Ecosystems**. D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander (Eds.). C. A. B. International, Cambridge, Reino Unido.
- An, Z. Q. y J. W. Hendrix. 1988. Determining viability of endogonaceous spores with a vital stain. **Mycologia** 80: 259-261.
- An, Z. Q., J. W. Hendrix., D. E. Hershman y G. T. Henson. 1990. Evaluation of the "most probable number" (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi. **Mycologia** 82: 576-581.
- Anderson, J. y J. Ingram. 1993. **Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods**. 2nd. ed. C.A.B. International, Wallingford, Reino Unido.
- Bellgard, S.E. 1993. The topsoil as the major store of propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in southeast Australian sandstone soils. **Mycorrhiza** 3: 19-24.
- Bellgard, S.E., R. J. Whelan y R. M. Muston. 1994. The impact of wildfire on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their potential to influence the re-establishment of post-fire plant communities. **Mycorrhiza** 4: 139-146.
- Bentivenga, S. P. y B. A. D. Hetrick. 1991. Relationship between mycorrhizal activity, burning, and plant productivity in tallgrass prairie. **Canadian Journal of Botany** 69: 2597-2602.
- Bentivenga, S. P. y B. A. D. Hetrick. 1992a. The effect of prairie management practices on mycorrhizal symbiosis. **Mycologia** 84: 522-527
- Bentivenga, S. P. y B. A. D. Hetrick. 1992b. Seasonal and temperature effects on mycorrhizal activity and dependence of cool- and warm-season tallgrass prairie grasses. **Canadian Journal of Botany** 70: 1596-1602.
- Brundrett, M. C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. **Advances in Ecological Research** 21: 171-313.

- Brundrett, M. C., Y. Piché y R. L. Peterson. 1984. A new method for observing the morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. **Canadian Journal of Botany** 62: 2128-2134.
- Brundrett, M. C., L. Melville y R. L. Peterson. (Eds). 1994. **Practical Methods in Mycorrhizal Research**. Mycologue Publications, Guelph, Ontario, Canada.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. **Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology** 36: 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. **Folia Entomológica Mexicana** 77: 5-17.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pp. 277-303. En: **Seasonally Dry Tropical Forests**. (Eds. S. H. Bullock., H. A. Mooney y E. Medina). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Campo, A. J. 1995. **Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional**. Tesis Doctoral, UACPyP-CCH Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Crawley, M. J. 1993. **Methods in Ecology. GLIM for Ecologists**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cuenca, G. y M. Lovera. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from la Gran Sabana, Venezuela. **Canadian Journal of Botany** 70: 73-79.
- Cuenca, G. y E. Meneses. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao en Venezuela. **Plant and Soil** 183:315-322.
- Dávila, P, A. y E. F. Manrique. 1990. **Glosario de términos agrotológicos**. Cuadernos del Instituto de Biología 5. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Dakessian, S., M. S. Brown y G. L. Bethlenfalvay. 1986. Relationship of mycorrhizal growth enhancement and plant growth with soil water and texture. **Plant and Soil** 94: 439-443.
- Dhillon, S. S., R. C. Anderson y A. E. Liberta. 1988. Effect of fire on the mycorrhizal ecology of little bluestem (*Schizachyrium scoparium*). **Canadian Journal of Botany** 66:706-713.

- Fitter, A. H. 1985. Functioning of vesicular arbuscular mycorrhizae under field conditions. **New Phytologist** **99**: 257-265.
- Fitter, A. H. y J. Garbaye. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. **Plant and Soil** **159**: 123-132.
- García, E. 1987. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen**. 4a. ed. Edición de la autora, México.
- García-Oliva, F. 1992. **Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano**. Tesis Doctoral, UACPyP-CCH Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Oliva, F., J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. **Journal of Applied Meteorology** **34**: 2491-2498.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999. Effect of burning tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. **Plant and Soil** **206**: 29-36.
- Gavito, M. E. y L. Varela. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **45**:275-282.
- Gay, P. E., P. J. Grubb y H. J. Hudson. 1982. Seasonal changes in the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium, and in the density of mycorrhiza in biennial and matrix-forming perennial species of close chalkland turf. **Ecology** **71**:571-593.
- Gerdemann, J. W. y T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet-sieving and decanting. **Transactions of the British Mycological Society** **46**:235-244.
- Gibson, D. J. y B. A. D. Hetrick. 1988. Topographic and fire effects on the composition and abundance of VA-mycorrhizal fungi in tallgrass prairie. **Mycologia** **80**:433-441.
- González, P. C. 1992. **El manejo del fuego en el sistema de roza, tumba y quema en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco**. Tesis de

Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Grime, J. P., J. M. L. Mackey., S. H. Hillier y D. J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. **Nature 328**: 420-422.
- Hamel, C., H. Fyles y D. L. Smith. 1990. Measurement of development of endomycorrhizal mycelium using three different vital stains. **New Phytologist 115**: 297-302.
- Harley, J.F. y S. E. Smith. 1983. **Mycorrhizal Symbiosis**. Academic Press, Nueva York.
- Hayman, D. S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Phytopathology 72**: 1119-1125.
- Högberg, P. 1986. Soil nutrient availability, root symbiosis and tree species composition in tropical Africa: a review. **Journal of Tropical Ecology 2**: 359-372.
- Houghton, R. A., Lefkowitz, D. S. y D. L. Skole. 1991. Changes in the landscape of Latin America between 1850-1985. I. Progressive loss of forest. **Forest Ecology and Management 38**: 173-199.
- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. **Biotropica 12 (suplemento)**: 56-64.
- Janos, D. P. 1992. Heterogeneity and scale in tropical vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. Pp: 276-282. En: **Mycorrhizas in ecosystems**. D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander (Eds.). C. A. B. International, Cambridge, Reino Unido.
- Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford, Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical dry forest. Pp. 346-361. En: **Seasonally Dry Tropical Forests**. (Eds. S. H. Bullock., H. A. Mooney y E. Medina). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Jasper, D. A., Abbott, L. K. y Robson, A. D. 1989a. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist 112**: 93-99.

- Jasper, D. A., Abbott, L. K. y Robson, A. D. 1989b. Hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. **New Phytologist** 112: 102-107.
- Johnson, N. C. y D. Wedin. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecological Applications** 7:171-182
- Johnson, N. C., D. Tilman y D. Wedin. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungi communities. **Ecology** 73: 2034-2042.
- Kauffman, J. B., K. M. Till y R. W. Shea. 1992. Biogeochemistry of deforestation and biomass burning. Pp. 426-456. En: **The Science of Global Change: The Impact of Human Activities on the Environment**. D. A. Dunnette y R. J. O'Brien (Eds.). American Chemical Society. Washington, D. C.
- Kauffman, J. B., R. L. Sanford, Jr., D. L. Cummings., I. H. Salcedo y E. V. S. B. Sampaio. 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. **Ecology** 74: 140-151.
- Klopatek, C. C., L. F. Debono y J. M. Klopatek. 1988. Effects of simulated fire on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon-juniper woodland soil. **Plant and Soil** 109:245-249.
- Kormanik, P. P. y A. C. McGraw. 1982. Quantification of vesicular arbuscular mycorrhizae in plant roots. En: **Methods and Principles of Mycorrhizae Research**. N. C. Schenck (Ed.). The American Phytopathological Society, St. Paul, Minn.
- Kough, J., V. Gianinazzi-Pearson y S. Gianinazzi, S. 1987. Depressed metabolic activity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after fungicide applications **New Phytologist** 106: 707-715.
- Lott, E. J. 1985. **Listados Florísticos en México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco**. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 148: 1-59.

- Lott, E. J., S. H. Bullock y A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. **Biotropica** 19: 228-235.
- Louis, I. y G. Lim. 1987. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. **Transactions of the British Mycological Society** 88: 207-212.
- Maass, J. M. 1995. Conversion to pasture and agriculture. Pp. 399-422. En: **Seasonally Dry Tropical Forests**. (Eds. S. H. Bullock., H. A. Mooney y E. Medina). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Maass, J. M. y F. García-Oliva. 1990. La conservación de suelos en zonas tropicales: el caso de México. **Ciencia y Desarrollo** 15: 21-36.
- Maass, J. M., C. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agrosystems under various management techniques. **Journal of Applied Ecology** 25: 595-609.
- Magurran, A. E. 1988 **Ecological Diversity and its Measurement**. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey.
- McGee, P. A. 1989. Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizas in a semi-arid soil. **Mycological Research** 92: 28-33.
- McGonigle, T. P., M. H. Miller., D. G. Evans., G. L. Fairchild y J. A. Swan. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist** 115: 495-501.
- Meier, R. y I. Charvat. 1992. Reassessment of MTT as a viability stain for vesicular arbuscular mycorrhizal spores. **American Journal of Botany** 79: 65-66.
- Meier, R. y I. Charvat. 1993. Reassessment of tetrazolium bromide as a viability stain for spores of VAM fungi. **American Journal of Botany** 80: 1007-1015.
- Menge, J. A. y L. W. Timmer. 1982. Procedures for inoculation of plants with vesicular-arbuscular mycorrhizae in laboratory, greenhouse, and field. Pp. 59-68. En: **Methods and Principles of Mycorrhizal Research**. N. C. Schenck (Ed.). American Phytopathological Society, St Paul, Minn.

- Miller, R. M. y J. D. Jastrow. 1990. Hierarchy of root and mycorrhizal fungus interactions with soil aggregation. **Soil Biology and Biochemistry** 22: 579-584.
- Miller, S. L., P. Torres y T. M. McClean. 1993. Basidiospore viability and germination in ectomycorrhizal and saprotrophic basidiomycetes. **Mycological Research** 97: 141-149
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación **Boletín de la Sociedad Botánica de México** 28: 29-179.
- Morton, J. B. y G. L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. **Mycotaxon** 37: 471-479.
- Pearse, A. E. 1972. Principles of oxidoreductase histochemistry. Pp. 880-917. En: **Histochemistry Theoretical and Applied**. Ed. Vol. 2, 3a ed. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Phillips, J. M. y D. S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transactions of the British Mycological Society** 55:158-161.
- Puppi, G. y N. Tartaglino. 1991. Mycorrhizal types in three Mediterranean communities affected by fire to different extents. **Acta Oecologica** 12: 295-304.
- Rashid, A., T. Ahmed., N. Ayud y A. G. Khan. 1997. Effect of forest fire on number, viability and post-fire re-establishment of arbuscular mycorrhizae. **Mycorrhiza** 7: 217-220.
- Read, D. J. 1991a. Mycorrhizas in ecosystems-nature's response to the "Law of the Minimum". Pp. 101-130. En: **Frontiers in Mycology**. D. L. Hawksworth (Eds.). C. A. B. International, Cambridge, Reino Unido.
- Read, D. J. 1991b. Mycorrhizas in ecosystems. **Experientia** 47: 376-390.
- Reeves, F. B., D. Wagner, T. Moorman y J. Kiel. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in semi-arid West I. A comparison of incidence of

- mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. **American Journal of Botany** 66: 6-13.
- Roth, D. 1996. **Regeneration dynamics in response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest of western Mexico**. M. Sc. Thesis, Oregon State University, Oregon.
- Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México**. Limusa, México, D.F.
- Saito, M., D. P. Stribley y C. M. Hepper. 1993. Succinate dehydrogenase activity of external and internal hyphae of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae* (Nicol. et. Gerd.) Gerdmann et. Trappe, during mycorrhizal colonization of roots of leek (*Allium porrum* L.), as revealed by *in situ* histochemical staining. **Mycorrhiza** 4: 59-62.
- Schaffer, G. y R. L. Peterson. 1993a. Modifications to clearing methods used in combination with vital staining of roots colonized with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycorrhiza** 4:29-35.
- Schaffer, G. y R. L. Peterson, 1993b. **Anatomy Workshop. Handbook**. Ninth North American Conference on Mycorrhizae. Aug. 8-12. University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Schenck, N. C. y Y. Pérez. 1990. **Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi**. 3rd. ed. Synergistic Publications, Gainesville, Fl.
- Sieverding, E. 1989. Ecology of VAM fungi in tropical agroecosystems. **Agriculture, Ecosystems, and Environment** 29:369-390.
- Sieverding, E. 1991. **Vesicular-arbuscular mycorrhizal management in tropical agrosystems**. Technical Cooperation, República Federal de Alemania, Echborn, Alemania.
- Smith, S. E. y D. E. Read. 1997. **Mycorrhizal Symbiosis**. 2nd. ed. Academic Press, Londres.
- Solís, V. E. 1993. **Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- St. John, T. V. y D. C. Coleman. 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology. **Canadian Journal of Botany** 61: 1005-1014.

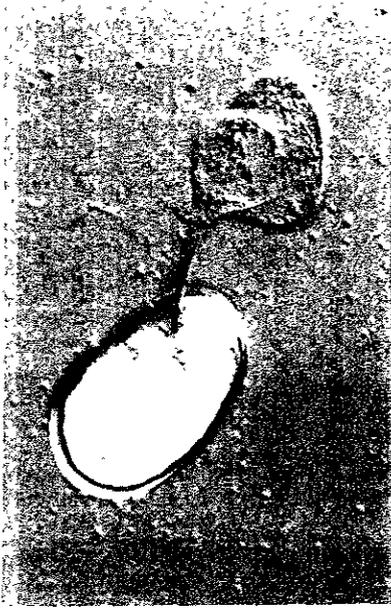
- St John, T.V. y R. E. Koske. 1988. Statistical treatment of endogonaceous spore counts. **Transactions of the British Mycological Society** 91: 117-121.
- Steel, R G. D. y J. H. Torrie. 1985. **Bioestadística**. McGraw-Hill, México, D. F.
- Sutherland, E. D. y S. D. Cohen. 1983. Evaluation of tetrazolium bromide as a vital stain for fungal oospores. **Phytopathology** 73: 1532-1535.
- Sylvia, D. M. 1988. Activity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry** 20: 39-43.
- Tabachnick, B. G. y L. S. Fidell. 1989. Profile analysis of repeated measures. Pp. 437-507. En: **Using Multivariate Statistics**. 2nd. ed. Harper Collins, Nueva York.
- Tommerup, I. C. 1983. Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Transactions of the British Mycological Society** 81: 37-45.
- Tommerup, I. C. y L. K. Abbot. 1981. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. **Soil Biology and Biochemistry** 13:431-433.
- Vilarriño, A. y J. Arines. 1991. Numbers and viability of vesicular-arbuscular fungal propagules in field soil samples after wildfire. **Soil Biology and Biochemistry** 23: 1083-1087.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. **Ecology** 65: 285-298.
- Von Ende, C. N. 1993. Repeated-measures analysis: Growth and other time-dependent measures. Pp. 113-136. En: S. M. Scheiner y J. Gurevitch (eds.). **Design and Analysis of Ecological Experiments**. Chapman and Hall, Nueva York.
- Walley, F. L. y J. G. Germida. 1995. Estimating the viability of vesicular-arbuscular mycorrhizae fungal spores using tetrazolium salts as vital stains. **Mycologia** 87: 273-279.
- Wicklow-Howard, M. 1989. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in burned areas of the Snake River Birds of Prey Area, Idaho. **Mycotaxon** 34:253-257.

APÉNDICE A

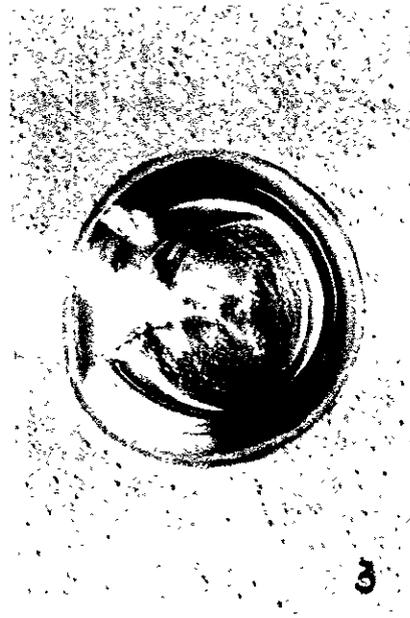
FOTOGRAFÍAS DE LAS ESPECIES IDENTIFICADAS.

Las esporas están montadas en alcohol polivinílico más reactivo de Melzer. Fotografías tomadas con microscopio óptico con contraste de interferencia de Nomarski (CIN).

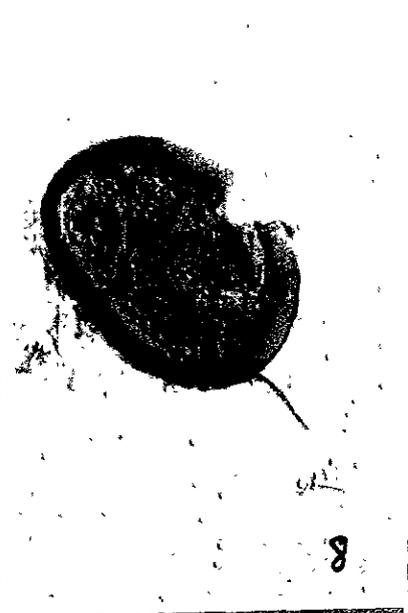
- 1.- *Acaulospora scrobiculata* (250x)
- 2.- *Acaulospora dilatata* (250x)
- 3.- *Acaulospora* sp.1 (250x). Especie nueva
- 4.- *Gigaspora ramisporophora* (125x)
- 5.- *Glomus* sp.1 (250x). Especie nueva
- 6.- *Glomus* sp.1 (500x). Especie nueva
- 7.- *Glomus* sp.2 (500x). Especie nueva
- 8.- *Glomus* aff. *fasciculatum* (250x)
- 9.- *Glomus monosporum* (500x)
- 10.- *Scutellospora* aff. *calospora* (125x)
- 11.- *Sclerocystis* aff. *sinuosa* (125x)
- 12.- *Sclerocystis clavispora* (125x)



4



3





10

9



12



11

APÉNDICE B

TÉCNICA PARA TEÑIR LAS RAÍCES
(Tinción vital NBT-SUCCINATO)

I. Cortar raíces en fragmentos de 1.0 cm aprox. y lavar. Incubación toda una noche en solución NBT-succinato (12-24 hrs), en agitación a temperatura ambiente y en condiciones de oscuridad, sellar con parafilm.

Para preparar 200 ml:

50 ml Buffer Tris 0.2 M, pH 7.4
50 ml Azul de Nitrotetrazolio, NBT (4 mg/ml)
20 ml $MgCl_2$ 0.05 M
60 ml H_2O
20 ml succinato de sodio- $6H_2O$, 2.5 M

- Lavar con agua destilada 2-3 veces

II. Fijación en Formol-Salino (mínimo 24 hrs), en condiciones de oscuridad, a temperatura ambiente. Se puede almacenar el material en el refrigerador por varias semanas

Para preparar 200 ml

20.0 ml formaldehído (37%-40%)
1.8 g de NaCl
180.0 ml agua destilada

- Lavar con agua destilada 2-3 veces

III. Aclaramiento:

a) Hidrato de cloral 20% (p/v)

hervir 15 min en parrilla/campana de extracción

- Lavar con agua destilada 2-3 veces

b) KOH 5% (p/v) Incubar 1 noche o por 2 a 4 días, dependiendo de la pigmentación, en estufa a 55°C en condiciones de oscuridad. Sellar con parafilm.

- Lavar con agua destilada 2-3 veces

NOTA: Si las raíces están muy pigmentadas: Blanquear con agua oxigenada alcalinizada ($\text{NH}_4\text{OH}-\text{H}_2\text{O}_2$). Si se sigue esta opción, blanquear las raíces después del paso de hidrato de cloral (lavar con agua destilada) y después continuar con el aclaramiento con KOH.

Para el aclaramiento opcional con: $\text{NH}_4\text{OH}-\text{H}_2$, incubar a temperatura ambiente en condiciones de oscuridad, y en agitación de 20 min. a 2-3 hrs. (dependiendo del grado de pigmentación).

Para preparar 250 ml

- 1.0 ml NH_4OH (grado reactivo)
- 3.33 ml H_2O_2 (30%)
- 195.66 ml agua destilada

IV. Contrastar tinción con Fucsina ácida

- Acidificación HCl 1% (v/v), 5 min. aprox. No enjuagar
- Contrastación en estufa a 55 °C, 1-2 hrs (variable) en condiciones de oscuridad. Eliminar la solución de fucsina por filtración. No lavar, transferir a glicerina.

Para preparar 500 ml

- 437.5 ml ácido láctico (grado reactivo)
- 31.5 ml glicerina
- 31.5 ml agua destilada
- 0.05 g fucsina-ácida

V. Almacenamiento

Las raíces se almacenan en glicerina en condiciones de oscuridad y a temperatura ambiente.

Nota: Asegurarse de almacenar en condiciones de oscuridad, ya que el formazán es un compuesto fotosensible.

FOTOGRAFÍAS DE ESTRUCTURAS MICORRÍZICAS VIABLES

Fotografías 1-4. Tinción de raíces colonizadas por hongos micorrízicos vesículo-arbusculares. Fotografías tomadas con microscopio óptico con contraste de interferencia de Nomarski (CIN). Las estructuras fúngicas metabólicamente activas presentan depósitos de formazán azul-púrpura y las no viables se tiñen en tonos rosados.

- 1.- Vesícula viable con depósitos densos de formazán (250x)
- 2.- Hifas micorrízicas intrarradicales y vesículas viables (250x)
- 3 - Hifas micorrízicas intrarradicales con depósitos de formazán (500x)
- 4.- Vesículas no viables (125x)



3

APÉNDICE C

Tabla 9. Abundancia total de esporas y de las especies dominantes de hongos micorrizicos arbusculares (MA) en 100 g de suelo seco, para la selva y la pradera en 1993. Promedios \pm 1 D. E., n=6.

	FEBRERO		MAYO		JULIO		SEPTIEMBRE		NOVIEMBRE	
	PRADERA	SELVA	PRADERA	SELVA	PRADERA	SELVA	PRADERA	SELVA	PRADERA	SELVA
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	0.00	4.44 (6.27)	1.37 (2.13)	2.44 (3.02)	7.70 (8.61)	3.26 (4.71)	6.53 (7.31)	4.28 (5.39)	0.81 (1.96)	
<i>Acaulospora dilatata</i>	0.00	0.68 (1.06)	0.00	2.05 (1.90)	3.48 (4.06)	0.40 (0.97)	1.15 (1.91)	2.73 (3.74)	0.40 (0.99)	
<i>Acaulospora</i> sp.1	0.00	0.84 (0.84)	0.00	7.13 (9.61)	13.54 (10.49)	51.73 (50.76)	11.95 (9.07)	8.51 (3.56)	5.54 (4.79)	
<i>Glomus</i> sp.1	0.00	4.10 (6.35)	0.68 (1.68)	7.06 (10.61)	8.03 (14.45)	5.79 (5.06)	1.54 (2.38)	6.61 (10.76)	0.81 (1.98)	
<i>Glomus</i> aff. <i>fasociulatum</i>	0.39 (0.96)	3.07 (4.80)	2.40 (2.03)	30.88 (18.70)	32.74 (38.21)	20.88 (19.53)	9.18 (8.38)	29.27 (22.77)	17.16 (12.21)	
TOTAL	1.57 (2.85)	17.77 (12.66)	8.92 (6.74)	54.11 (30.57)	68.18 (50.79)	89.72 (52.35)	38.94 (32.77)	63.97 (38.70)	43.14 (38.22)	
<i>Sclerocystis</i> aff. <i>sinuosa</i>	3.53 (5.52)	1.37 (1.67)	2.39 (3.02)	1.24 (1.36)	1.54 (1.20)	3.72 (3.43)	1.15 (1.26)	4.30 (4.30)	1.57 (1.89)	
ESPOROCARPOS	3.53 (5.52)	1.37 (1.67)	2.39 (3.02)	1.24 (1.36)	1.54 (1.20)	3.72 (3.43)	1.15 (1.26)	5.07 (3.76)	1.97 (1.74)	

Tabla 10. Análisis de regresión logística de la colonización micorrízica y del número total de esporas en 1994. (Glim v.3.1). Error asignado: * binomial y ** Poisson.

Variable	Devianza Total	Tratamiento	Fecha	Fe x Tr
*Colonización Total	15.030	5.155 P<0.025	0.007	0.103
*Colonización viable	20.474	2.056	0.208	1.434
*Colonización no-viable	25.643	11.14 P<0.001	0.142	1.356
*Vesicular viable	4.2527	0.05354	1.091	0.076
*Vesicular no-viable	15.369	11.64 P<0.001	0.133	1.211
*Arbuscular viable	12.069	0.033	7.257 P<0.01	0.355
*Arbuscular no-viable	Variable no	Analizada		
**Número total de esporas	64.724	12.69 P<0.001	45.34 P<0.001	0.686
**Número de esporas viables	13.502	0.8175	8.214 P<0.01	0.301

|||VIABILIDAD DE PROPÁGULOS

Tabla 11. Porcentajes de la colonización micorrizica vesículo-arbuscular para la selva y la pradera en 1994. (Promedios con una D.E., n=6). % Long. Raíces Col.= Porcentaje de raíces colonizadas.

	SELVA MAYO	PRADERA MAYO	SELVA OCTUBRE	PRADERA OCTUBRE
Colonización arbuscular Viable	0.225 (0.35)	0.445 (0.54)	2.11 (0.78)	1.66 (1.97)
Colonización arbuscular no-viable	0.0	0.11 (0.27)	0.11 (0.27)	0.22 (0.35)
Colonización vesicular Viable	3.335 (1.46)	3.33 (2.02)	2.55 (1.86)	2.11 (1.90)
Colonización Vesicular no-viable	7.55 (2.41)	15.89 (5.63)	9.0 (3.34)	13.11 (2.26)
% Long. Raíces Col. total	36.78 (8.06) Min 24.66 (2.82)	44.11 (11.02) Min 36.10 (2.66)	37.89 (13.84) Min 25.66 (5.82)	43.44 (5.98) Min 27.44 (3.94)
% Long. Raíces Col. Viable	12.33 (6.36) min 10.22 (2.83)	7.78 (3.60) Min 6.77 (2.04)	9.44 (5.31) Min 8.33 (0.47)	9.11 (7.47) Min 6.11 (6.12)
% Long. Raíces Col no-viable	24.44 (3.99) Min 14.44 (0)	36.33 (9.47) Min 29.33 (4.72)	28.45 (10.24) Min 17.33 (5.34)	34.33 (6.86) Min 21.33 (2.19)

Tabla 12. Número total de esporas, de esporas viables y el porcentaje de esporas viables durante la estación de seca y lluviosa en la selva y la pradera en 1994. Promedios con una D.E , n=6.

Fecha y variable	SELVA	PRADERA
MAYO-94 No. Total	71.83 (29.01)	46.79 (18.19)
Número de viables	4.08 (2.88)	3.04 (2.12)
% De esporas viables	5.47 (3.18)	7.11 (6.09)
OCTUBRE-94 No. Total	30.86 (16.07)	24.79 (20.35)
Número de viables	1.07 (1.79)	0.36 (0.89)
% De esporas Viables	4.88 (7.89)	0.67 (1.63)

||

FE DE ERRATAS

DICE

pág. 11
Fig. 2 Lluvia mensual en la estación de Biología de la UNAM durante 1992, 1993 y 1994. Datos por Felipe García-

pág. 12.
¡Error! Marcador no definido. Int
ensidad

pág. 32
¡Error! Marcador no definido.

DEBE DE DECIR

pág 11.
Fig. 2. Lluvia mensual en la estación de Biología "Chamela" de la UNAM durante 1992, 1993 y 1994. Datos proporcionados por Felipe García-Oliva.

pág. 12
Intensidad

pág. 32