



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVERSIDAD Y FUNCIONALIDAD DE LOS HONGOS
MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN
COMUNIDADES SECUNDARIAS DE SELVA BAJA
CADUCIFOLIA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

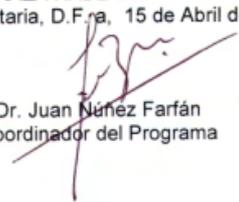
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de Agosto de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ** con número de cuenta **83364198** con la tesis titulada: "**Diversidad y funcionalidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia**", realizada bajo la dirección de la **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**.

Presidente:	DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Vocal:	DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Vocal:	DR. VÍCTOR OLALDE PORTUGAL
Vocal:	DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO
Secretario:	DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
Suplente:	DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE
Suplente:	DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., 15 de Abril de 2008.


Dr. Juan Néñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

Edif. de Posgrado P. B. (Costado Sur de la Torre II de Humanidades) Ciudad Universitaria C.P. 04510 México, D.F.
Tel. 5623-0173 Fax: 5623-0172 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx>

Agradecimientos

En primer lugar agradezco a la Dra. Silvia Castillo Argüero el haber dirigido esta tesis, su apoyo constante en las salidas al campo y en el laboratorio, así como en las discusiones sobre mis resultados fueron fundamentales para el buen término de mi trabajo académico.

A mis sinodales Dr. F. Javier Álvarez-Sánchez, Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, Dr. Víctor Jaramillo Luque, Dra. Mayra Gavito Pardo, Dr. Víctor Olalde Portugal y Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, su apoyo académico y disposición fueron básicos para poder concluir mi tesis.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al proyecto PAPIIT, UNAM, IN221503 quien financió parte de este proyecto.

A DGAPA-UNAM quien me otorgó un complemento de beca para realizar mis estudios de doctorado.

A la Facultad de Ciencias, UNAM, particularmente al Departamento de Ecología y Recursos Naturales, que me otorgaron una licencia con goce de sueldo para realizar el doctorado.

Al comité que me fue asignado para mi examen de candidatura: Dra. Pilar Huante, Dr. Víctor Olalde Portugal, Dr. Felipe García Oliva, Dr. F. Javier Álvarez-Sánchez y al Dr. José Manuel Maass quienes aportaron ideas que mejoraron mi tesis.

A la familia Reyes Manuel de Nizanda quienes me brindaron su hospitalidad durante el trabajo de campo.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrara por apoyarme con la infraestructura de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, UMDI-UNAM Sisal, Yucatán para la conclusión de esta tesis.

Agradecimientos

A la M. en C. Irene Sánchez Gallén por su apoyo en el montaje de los experimentos de invernadero, en el análisis de datos y en la discusión de resultados.

Al M. en Ecol. Bas. Eduardo Pérez García, por su apoyo en las salidas de campo, colecta e identificación de material biológico, así como en la discusión de resultados.

Al Biól. Marco Antonio Romero Romero por su apoyo en el trabajo de laboratorio, el análisis de datos y procesamiento de imágenes.

A la Biól. Yuriana Martínez Orea, por su ayuda en el trabajo de invernadero y de laboratorio, así como por sus traducciones al inglés de los artículos y resúmenes para congresos.

A la M. en C. Maribel Badillo Alemán por su asesoría en el manejo de los microscopios (óptico y estereoscópico) utilizados, y por todas las facilidades que me brindó para la conclusión del procesamiento de muestras en las instalaciones de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación (UMDI-UNAM, Sisal, Yucatán).

A la M. en C. Audra Patersson por su asesoría en la traducción al inglés de los artículos y resúmenes para congresos.

A la Dra. Dora Trejo Aguilar por las facilidades dadas en el uso del laboratorio de Organismos Benéficos, Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Veracruzana y por instruirme en algunas de las técnicas empleadas en esta tesis.

A la M. en C. Liliana Lara Capistran por su constante asesoramiento en el desarrollo de técnicas para extracción y cuantificación de micelio.

A la M. en C. Laura Hernández Cuevas por la identificación de esporas y su asesoría en el diseño del muestreo.

Al Dr. Leopoldo Galicia por su apoyo en el diseño experimental, por los análisis de suelo que realizó y por sus conocimientos que enriquecieron esta tesis.

Al Dr. Víctor Parra, Dr. Francisco Bautista Zúñiga y Dr. José Ramos-Zapata por su asesoramiento en el desarrollo de la parte escrita de mi examen de candidatura y por su disposición para discutir conmigo los resultados de mi trabajo.

A la Dra. Gisela Cuenca y a la M. en C. Milagros Lovera por las enriquecedoras discusiones sobre los resultados de mi tesis y el asesoramiento en la identificación de esporas.

A la Dra. Nancy Johnson, Dr. Ricardo Herrera† y Dr. Edwal Sieverding por discutir conmigo parte de mis resultados y por sus enseñanzas.

¡Agradecimientos a los cuates!

En primer lugar agradezco a José Ramos por todo su amor y apoyo de forma incondicional, nuestras discusiones académicas y no académicas han enriquecido este trabajo y claro, la relación que hemos construido a lo largo de este tiempo me ha mostrado a la gran persona que es, un académico respetable y gran amigo.

Otra persona muy valiosa en mi desarrollo profesional y humano ha sido Silvia Castillo, a la que agradezco su gran amistad, su confianza y apoyo incondicional, el saber que cuento contigo en las buenas y en las no tan buenas me ha dado una gran confianza, gracias Silvia!

A Javier Álvarez tu apoyo y entusiasmo en el desarrollo de mi tesis fue básico para poder concluirla, además de que has sido un gran amigo, trabajar académicamente contigo me ha llenado de satisfacciones.

A Sara Camargo, ¡que suerte tuve al conocerte! me salvaste de que esta tesis hubiera sido un dolor de cabeza. Nuestras pláticas, análisis de resultados y discusiones en cafés y bares ¡fueron toda una experiencia!, y claro, ¡tu amistad principalmente querida!

A mi amiga de toda la vida Irene Sánchez, gracias por escucharme, consolarme, asesorarme, apapacharme...¡eres única! Sabes que siempre estaré contigo, sufrimos del mismo mal (¡el doctorado!), te quiero y te admiro. Y se que sin nuestras discusiones informales y tus revisiones minuciosas esta tesis hubiera tardado una eternidad.

A Oswaldo Núñez, tu ayuda fue fundamental en todo el desarrollo de mi trabajo de tesis ¡de hecho no me imagino ir al campo sin ti!, somos un equipo ¿verdad?

A Yuriana Martínez, gracias muñeca por tu amistad, tu cariño, tu paciencia, tu apoyo moral (¡y el no tan moral también!). Sin tus manotas en el trabajo de invernadero y de laboratorio, ¡cuando hubiera terminado! y sin tu inglés ¡tampoco!

A Laura Hernández, tu amistad y apoyo sin importar la distancia.....no sabes lo que ha significado tu cariño y tu apoyo, gracias Laura! Eres una gran amiga y académica respetable (¡aunque lo dudes!)

A Lalo Pérez quien además de ser mi “extraño” amigo, me has apoyado también desde convencerme que era buena idea trabajar en Nizanda (¿verdad Lalo?) hasta ayudarme a identificar plantas y sufrir el martirio del doctorado y otros más!

A Diego Olivera, gracias querido! Sabes que sin tu ayuda seguiría separando esporas, y no se..... tal vez extrayendo micelio en Jalapa!!! Y la verdad, Jalapa-laboratorio de Dora sin tu compañía..... ni imaginarlo!

A Julio Romero, a las princesas Dulce Moreno y Liz Guzmán, a Angela Arango, a Irene Sandoval, a Hugo Tovar Romero, a peinadito (Ivan Hernández), a Audra Patersson, a Gaby Santibáñez, a Memo Coronas, a Juan Carlos Peña, a Juan Cortés, a Marco Romero, a Toño Sierra, a Mariana Hernández porque de algún modo estuvieron involucrados, se revolcaron en la tierra conmigo, cosecharon plantitas, buscaron raíces, cargaron costales y costales de tierra, me escucharon, me consintieron (cuando mi panzota crecía y crecía.....), llore en sus hombros o nos divertimos de alguna forma, ¡gracias!

A Claudia González Cortés, a quien nunca le he agradecido su apoyo, paciencia, y apapachos en los años que vivimos juntas.

A Sergio Mendoza, mi gran amigo, confidente y apoyo en todo momento, gracias por todo, las porras que me echaste fueron muy importantes, lo sabes.

A mis hermanas Angélica y Niza por todo lo que hemos vivido juntas, son un ejemplo para mi, y a Niza ¡claro! gracias por tu apoyo en el trabajo de invernadero y de laboratorio y en la captura de datos, ¡fue divertido?

A mis cuñados Juan y Daniel por sus guarradas, chistes y apoyo ¡también están en mi corazón!

A Ivan, Natalia, Alicia, Moni, Mayra, Abril, Daniel y al pequeño Humberto quienes me han mostrado otra forma de ver la vida, ¡más divertida y humana!

A mi gran amor, amigo y compañero Joe

a Humberto

CONTENIDO

PRESENTACIÓN DE LA TESIS	1
RESUMEN	2
ABSTRACT	4
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	6
I.1 Antecedentes	6
I.1.1 Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares en las comunidades vegetales	6
I.1.2 Las esporas como los propágulos determinantes en estudios de diversidad	7
I.1.3 Factores que producen variaciones en la abundancia de los hongos micorrizógenos arbusculares	8
I.1.3.1 Disponibilidad de agua	8
I.1.3.2 Disturbios naturales y antropogénicos	10
I.1.4. La selva baja caducifolia	11
I.1.4.1 Disturbios naturales y antropogénicos	11
I.1.4.2 Parcelas agrícolas abandonadas	11
I.1.5 Los hongos micorrizógenos arbusculares en la selva baja caducifolia	12
I.1.6 Estudios sobre hongos micorrizógenos en la selva baja caducifolia mexicana	14
I.2 Planteamiento del problema	16
I.3 Literatura citada	18
CAPÍTULO II. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México	
Guadarrama-Chávez P., Camargo-Ricalde S. L., Hernández-Cuevas L. y Castillo-Argüero S. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. <i>Boletín de la Sociedad Botánica de México</i> 81 :133-139.	27
Resumen	27
Abstract	28
Introducción	28
Materiales y métodos	29
Muestreo de suelo y establecimiento de cultivos trampa	30
Identificación de especies de HMA	30
Resultados	31
Discusión	32
Agradecimientos	34
Literatura citada	34
CAPÍTULO III. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico	
Guadarrama P., Castillo-Argüero S., Ramos-Zapata J. A., Camargo-Ricalde S.L. y Álvarez-Sánchez J. 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. <i>Revista de Biología Tropical</i> 56 :269-277.	39
Abstract	39

Introduction	40
Material and methods	41
Study site	41
Soil sampling	42
Field colonization	42
Extraradical mycelium	42
Spore density	42
Infectivity and MPN	42
Statistical analyses	43
Results	43
Discussion	44
Acknowledgements	47
Resumen	47
References	48

CAPÍTULO IV. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia, Oaxaca, México 55

Resumen	55
Introducción	56
Materiales y métodos	57
Área de estudio	57
Sitios de estudio	58
Muestreo de suelo	58
Aislamiento de esporas de HMA	58
Establecimiento de cultivos trampa	59
Identificación de esporas	59
Propágulos infectivos	60
Análisis de datos	60
Resultados	61
Discusión	63
Literatura citada	65

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES 73

Literatura citada 77

PRESENTACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis tiene como objetivo generar información sobre la dinámica en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en parcelas agrícolas abandonadas de diferentes edades originadas de la tala de la selva baja caducifolia, en la región de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. Para ello, se presenta una introducción donde se incluyen antecedentes y, posteriormente, tres documentos presentados como artículos.

El primero “*Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México*”, tuvo como objetivo reportar a las especies de HMA aislados a partir de muestras de suelo de parcelas de cultivo de maíz, áreas de vegetación secundaria y en selva baja caducifolia.

El segundo artículo, se titula “*Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico*”, que presenta los resultados del ensayo que se realizó para determinar el número de propágulos viables, la infectividad y la longitud de micelio de HMA presentes en parcelas de vegetación secundaria con diferente tiempo de abandono.

En el tercer artículo, “*Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia, Oaxaca, México*”, se describe la riqueza y diversidad de esporas de HMA, en parcelas con diferente tiempo de abandono tanto en la estación de lluvias como en la estación seca, se discute la relación entre la estacionalidad y el tiempo de abandono de las parcelas en relación al comportamiento (*i.e.* densidad de esporas, diversidad, riqueza, densidad de propágulos infectivos, viabilidad de micelio, infectividad) de la comunidad de HMA.

RESUMEN

Esta investigación tiene como objetivo generar información sobre el cambio en riqueza, composición y propágulos infectivos de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) presente en parcelas agrícolas con diferentes edades de abandono originadas de la transformación de la selva baja caducifolia a campos de cultivo en la región de Nizanda en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.

Se reportan siete géneros y 25 nuevos registros de especies de HMA para la región de Nizanda. La familia Glomaceae aportó el 44% de las especies, seguida de Acaulosporaceae y Gigasporaceae con 24% y 20%, respectivamente. Se encontraron 13 especies en campos de maíz recientemente abandonados, 24 en vegetación secundaria y 12 en vegetación natural de selva baja caducifolia. De éstas, *Glomus dussi*, *G. verruculosum*, *Pacispora scintillans* y *Scutellospora erythropha* son nuevos registros para México. *Glomus constrictum* se observó sólo en campos de maíz recientemente abandonados; *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora decipiens*, *G. claroideum*, *G. fulvum*, *G. geosporum* estuvieron presentes en los tres ambientes estudiados.

Para evaluar los diferentes propágulos de HMA se seleccionaron nueve parcelas con vegetación secundaria con diferentes edades de abandono: 0, 1, 7, 10, 14, 18, 22, 25, 27 años. Se colectaron seis muestras de suelo por parcela y se cuantificó la colonización de campo, el micelio extrarradical, la densidad de esporas viables, así como la infectividad y el número más probable de propágulos infectivos (NMP). Los promedios de la colonización de campo fueron de 40% a 70%, el promedio de la longitud del micelio total fue de $15.7 \pm 1.88 \text{ mg}^{-1}$ suelo seco con diferencias significativas entre parcelas; sin embargo, más del 40% del micelio extraído no fue viable; además se registraron entre 60 y 456 esporas en 100 g de suelo seco de las cuales más del 64% presentaron algún tipo de daño. Los valores de infectividad se ubicaron entre 20% y 50%, mientras que el NMP presentó un promedio de 85.42 ± 44.17 en 100 g de suelo seco.

Para determinar la estructura de la comunidad de HMA, se analizó la riqueza, composición, abundancia relativa, densidad, dominancia y diversidad de esporas, durante la estación de lluvias y de sequía, en once parcelas: diez parcelas con vegetación secundaria originadas a partir del sistema agrícola de roza-tumba-quema que presentaban diferentes edades de abandono y una parcela con vegetación de selva baja caducifolia (SBC). Las parcelas se agruparon en tres diferentes estadios sucesionales: i) temprano,

parcelas con 0, 1, 3 y 5 años de abandono, ii) intermedio, parcelas de 10, 11, 16 y 23 años, y iii) tardío, parcelas de 36 y 40 años y SBC. Se tomaron al azar tres muestras de suelo en cada parcela durante las estaciones de lluvias y sequía, las esporas se aislaron, se identificaron y cuantificaron. Se montaron macetas de propagación en invernadero para corroborar la identidad de las especies y se realizó el bioensayo del número más probable para obtener el número de propágulos infectivos de cada parcela. Se realizaron ANDEVAS considerando como factores el estadio de desarrollo de la vegetación (temprano, intermedio y tardío) y la estación (lluvias y sequía), y como las variables de respuesta la riqueza y densidad de esporas, el índice de diversidad Shannon-Weiner y la densidad de propágulos infectivos. Se reportan 25 especies de HMA pertenecientes a cinco familias y siete géneros. En el estadio temprano se aislaron en promedio 35.4 ± 2.2 esporas, en el intermedio 21.7 ± 2.5 y en el tardío 61.1 ± 33.1 en 50g de suelo seco sin diferencias significativas entre los estadios. La mayor riqueza de especies se encontró en el estadio temprano (22 especies), seguido del intermedio y del tardío con 19 y 18 especies respectivamente, con diferencias significativas entre estadios ($F=8.33$, $p<0.001$). El índice de diversidad mayor se presentó en el estadio temprano (1.22 ± 0.08), mientras que fueron significativamente más bajos en los estadios intermedio (0.86 ± 0.084) y tardío (0.91 ± 0.11) ($F=4.86$, $p<0.01$). El número de propágulos infectivos no presentó diferencias significativas. Los resultados obtenidos con este estudio muestran que la riqueza y diversidad de esporas disminuyen con el tiempo de recuperación de las parcelas, mientras que los propágulos infectivos permanecen sin cambios a lo largo del tiempo.

Se concluye que la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares y la densidad de sus propágulos infectivos presentes en el suelo de las parcelas de vegetación secundaria originadas por la tala con fines agrícolas en la selva baja caducifolia de la región de Nizanda, Oaxaca presenta pocos cambios relacionados con el tiempo de abandono de las parcelas debido a que en esta zona se practica una agricultura de bajo impacto. Asimismo, la estacionalidad no es un factor que modifica la comunidad fúngica.

ABSTRACT

The main objective of this research is to evaluate richness, diversity, composition and infective propagules of the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in plots differing in age after abandonment and a mature forest (MF) in the region of Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, Mexico.

Seven genera are reported and 25 new registers of species of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for Nizandas' region. Glomaceae family contributed with 44% of the species, followed by the Acaulosporaceae and Gigasporaceae with 24% and 20%, respectively. Thirteen species were found in corn fields recently abandoned, 24 in secondary vegetation and 12 in MF of tropical dry forest. Of these, *Glomus dussi*, *G. verruculosum*, *Pacispora scintillans* and *Scutellospora erythropha* are new registers for México. *Glomus constrictum* was observed only in corn fields recently abandoned; *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora decipiens*, *G. claroideum*, *G. fulvum*, *G. geosporum* were present in the three studied environments.

To evaluate all different AMF propagules, nine plots with secondary vegetation with different abandonment ages: 0, 1, 7, 10, 14, 18, 22, 25, 27 yr. Six soil samples were collected in each plot and field colonization was quantified, extraradical mycelium, viable spore density, as well as infectivity and the most probable number (MPN) of infective propágulos. Field colonization values were from 40% to 70%, total mycelium length was $15.7 \pm 1.88 \text{ mg}^{-1}$ dry soil with significant differences between plots; nevertheless, more than 40% of mycelium was not viable; between 60 and 456 spores per 100 g of dry soil were registered, however more than 64% was damaged. Infectivity values were among 20% and 50%, while MPN showed mean value of 85.42 ± 44.17 per 100 g dry soil.

To determine the AMF community, spore richness, composition, relative abundance, density, dominance and diversity were analyzed, during rainy and dry seasons, in ten plots differing in age after abandonment and in a MF. Plots were grouped in three successional stages: i) early (0, 1, 3 and 5 yr), ii) intermediate (10, 11, 16 and 23 yr), and iii) late (36 and 40 yr and MF). Three soil samples were randomly collected in each plot during both seasons, spores were identified and quantified. Propagation pots were set to identify spores and the MPN bioassay was carried out to obtain the number of infective propagules per plot. ANOVAS were carried out to analyze the effect of age of abandonment and seasons on the parameters evaluated. In

early stage 35.4 ± 2.2 spores per 50g of dry soil was isolated, in intermediate 21.7 ± 2.5 and in late 61.1 ± 33.1 with no significant differences between them. The highest species richness was found in the early stage (22 species), followed by the intermediate and the latter one with 19 and 18 species respectively, with significant differences between them ($F=8.33$, $p<0.001$). The highest diversity index was shown in early stage (1.22 ± 0.08), while the values were significantly lower for the intermediate (0.86 ± 0.084) and late (0.91 ± 0.11) stages ($F=4.86$, $p<0.01$). The number of infective propagules did not show significant differences. The results show that spores richness and diversity tend to decrease with the recovery time of the plots, while infective propagules remain without changes in time.

We conclude that the arbuscular mycorrhizal fungi community and the infective propagules density present in plots with different age of abandonment in tropical dry forest of Nizandas' region, Oaxaca, show few changes related to the abandonment time, due to the fact that in this area low impact agriculture is practice. Likewise, seasonality is not a factor that modifies the fungal community.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

I.1 ANTECEDENTES

I.1.1 Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares en las comunidades vegetales

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) desarrollan una asociación mutualista con las raíces de la mayoría de las especies vegetales. Su presencia proporciona ventajas, incluyendo supervivencia y acumulación de biomasa debido a que estos hongos son capaces de incrementar la superficie de absorción de nutrimentos y agua de la raíz, y explorar sitios a los que la planta no puede acceder (Mukerji *et al.* 1991; Estaún *et al.* 1997; Azcón-Aguilar *et al.* 2003). Se ha señalado que por cada metro de raíz colonizada, extrarradicalmente se corresponde entre 7 y 250 m de hifas (Smith y Read 1997).

Es interesante señalar que una raíz puede ser colonizada por más de una especie de HMA y ello repercute positivamente en la eficiencia de exploración y captura de nutrimentos. Vandenkoornhuyse *et al.* (2002) analizaron la diversidad de hongos, no solo micorrizógenos, presentes en una raíz, y encontraron más de 40 especies, lo cual implica que varias especies fúngicas están colonizando al mismo hospedero (van der Heijden *et al.* 1998 a; Allen *et al.* 2003), por lo que la complejidad de funciones de la asociación debe ser reconocida. La infectividad (capacidad de colonizar una raíz) y efectividad (efecto sobre la adecuación de la planta) de cada especie de HMA sobre el hospedero es diferente y complementaria y en la mayoría de los estudios donde se pretende evaluar los beneficios que significan al aumento en la producción vegetal, se suele evaluar el porcentaje de colonización como una medida del beneficio del hongo sobre el incremento en biomasa del hospedero, sin considerar que un hongo altamente infectivo, no necesariamente es el más efectivo.

Además, por medio de sus hifas externas, estos hongos también contribuyen, junto con las raíces finas, en la formación de agregados estables en el suelo debido a que las proyecciones tridimensionales de hifas retienen partículas de suelo (Bago 2000; Bethelenfalvay *et al.* 1999), aunado a la secreción por las hifas extrarradicales de una proteína cementante llamada “glomalina”, que contribuye a la hidrofobicidad de las partículas del suelo, generando su aglutinación (Wright y Upadhyaya 1998). La formación de estos agregados puede representar una ventaja en ambientes con estrés hídrico al mejorar la capacidad de retención de agua y prevenir la deficiencia en humedad alrededor de la raíz, y aumentar el drenado en la estación de lluvias; además

de evitar la pérdida de suelo por erosión eólica (Dexter 1988; Attou *et al.* 1998; García-Oliva y Tapia 2001).

I.1.2 Las esporas como los propágulos determinantes en estudios de diversidad

La asociación micorrícica arbuscular es endosimbiótica, es decir, el hongo completa su morfogénesis dentro de la raíz del hospedero, particularmente en el tejido epidérmico y cortical; la colonización inicia cuando los propágulos (esporas, esporocarpos, hifas extrarradicales o raíces colonizadas) entran en contacto con una raíz susceptible de ser colonizada (Harley y Smith 1983; Smith y Read 1997; Klironomos y Hart 2002); es decir, raíces jóvenes y, en particular, en los sitios cercanos a la zona de elongación y diferenciación de la raíz (Harley y Smith 1983). En la rizósfera, aunque se presentan todos estos propágulos y son potenciales colonizadores de raíces, las esporas son las estructuras que promueven, de una manera más rápida la colonización (Filion *et al.* 2001). Las esporas germinan inducidas por cambios en la temperatura, humedad y pH, fósforo disponible (P) y actividad microbiana del suelo que puede remover inhibidores o producir compuestos estimuladores de la germinación (Koske y Gemma 1992; Smith y Read 1997), así como por la presencia de exudados de las plantas hospederas como citoquininas y auxinas (Gogala 1991; Giovannetti *et al.* 1993), dependiendo de la época de reproducción de la planta y de la especie de hongo.

La clasificación de los hongos micorrizógenos (los Glomeromycota) se basa principalmente en la morfología de sus esporas. En estudios de diversidad es importante aislar dichas estructuras y, debido a su amplia distribución, es posible hacer comparaciones con otros estudios. Dentro de las desventajas de este tipo de aproximaciones morfológicas para conocer la identidad taxonómica de las esporas y con ello su diversidad, se pueden considerar las siguientes: i) que la esporulación no ocurre en todas las especies de HMA (Douds y Millner 1999); ii) que la distribución de las esporas en el suelo es agregada (Morton y Benny 1990; Carvalho *et al.* 2003), y por tanto, la dispersión está limitada, siendo necesario tomar varias muestras para considerar a todas las especies presentes en el sitio;iii) que las esporas colectadas directamente del campo son difíciles de identificar debido a daños ocasionados por cambios drásticos en las condiciones ambientales y por la actividad depredadora de microorganismos del suelo, por lo que se ha sugerido el establecimiento de cultivos puros, en invernadero, para confirmar la identificación (Brundrett *et al.* 1996; Douds y

Millner 1999); iv) que las claves de identificación están incompletas; y v) que el número de esporas presentes en el suelo refleja la historia pasada de esta asociación y no su capacidad infectiva y efectiva actual (Harley y Smith 1983).

No obstante, cuando la identificación de los ejemplares es fidedigna por medio de caracteres morfológicos (número y tipo de paredes, tipo de hifa de sostén, reacciones químicas), es posible realizar predicciones acerca de la interacción hongo-hospedero-ambiente (Trappe y Schenk 1982). Conocer el número de esporas de cada especie en una comunidad, puede ser considerado como un indicador de la capacidad reproductiva de los HMA presentes (Burrows y Pflieger 2002). Además, si consideramos que la producción de esporas depende de diferentes factores ambientales y de la fenología de la planta (Brundrett y Kendrick 1988), el aislamiento de esporas en diferentes épocas y sitios puede darnos indicios de la dinámica de la comunidad de HMA (Burrows y Pflieger 2002).

Los estudios de diversidad suponen que se están considerando a todas las especies presentes en la comunidad y en este sentido los estudios con las esporas de estos hongos también lo hacen (Cuenca y Meneses 1996; Husband *et al.* 2002). Aunque hay discusiones sobre su identidad como individuos (Allen 1996), los índices de diversidad obtenidos, a partir de la identidad de las esporas, han sido importantes para realizar estudios de comunidades y para tener un valor con el cual hacer comparaciones con otros sitios. Un complemento a la taxonomía basada en la morfología, puede ser el uso de técnicas de análisis molecular que, aunque costosas, pueden indicar las diferencias entre poblaciones de hongos presentes en el suelo o en las raíces de las plantas hospederas (Bago *et al.* 1998 a y b) cuando se encuentra la especie de interés en los bancos de datos. Si no es así, las descripciones de esporas, a través de su morfología, suele ser lo pertinente, como lo han señalado, y apoyan hoy en día, autores como Oehl *et al.* (2004, 2005) y Li *et al.* (2007), debido a la aproximación que nos da en estudios que determinan la dinámica de los HMA en comunidades naturales.

I.1.3 Factores que producen variaciones en la abundancia de los hongos micorrizógenos arbusculares

I.1.3.1 Disponibilidad de agua

La actividad de los HMA, dentro y fuera de las raíces, varía con los patrones de precipitación y con los requerimientos energéticos de los hospederos (Huante *et al.* 2002).

Durante la época seca se encuentran las esporas latentes en el suelo dada la baja tasa metabólica de los hospederos potenciales, al inicio de las lluvias comienza su germinación y requieren encontrar una raíz para iniciar la colonización (Gavito y Varela 1993; Varma 1995; He *et al.* 2002). En la temporada seca también se encuentran raíces muertas que previamente estaban colonizadas e hifas extrarradicales deshidratadas que podrían también responder a las lluvias y colonizar tempranamente a algunos hospederos, dándoles ventajas competitivas. Las hifas extrarradicales incrementan la zona de captación de agua e incluso pueden tomar agua del suelo cuando el potencial hídrico es tan bajo que las raíces no pueden extraerlo (Faber *et al.* 1991; Bethelenfalvay 1992; Davies Jr. *et al.* 1992). Esto evita la formación de parches secos entre las raíces y el suelo, lo que mantiene la continuidad del líquido a través de la interfase suelo-raíz, favoreciendo el establecimiento, vigor, productividad y supervivencia de las plantas en un medio con condiciones limitadas de agua (Augé 2001), lo que es común en las selvas bajas caducifolias durante la época seca del año.

Se ha señalado que las plantas son capaces de regular la colonización de sus raíces por HMA, a través de la velocidad de crecimiento de éstas (Allen 2001) y también durante la floración y fructificación debido a los altos requerimientos de fósforo (Álvarez 2002). Se considera que al iniciar la época de lluvias, las especies anuales son más eficientes en la captura de fósforo a través de la epidermis de la raíz, ya que germinan y crecen rápidamente. Por el contrario, en el caso de las especies perennes, la velocidad de captura de fósforo es más lenta debido a su menor tasa de recambio de raíces (Mohammad *et al.* 1998; Collier *et al.* 2003) y como consecuencia de la baja capacidad de captura de este elemento, la relevancia de los HMA en las especies perennes podría ser mayor.

Durante los meses más secos, el estrés hídrico tiene repercusiones sobre la productividad y la actividad de los organismos. Ante esto, las plantas han desarrollado mecanismos de adaptación a las condiciones de sequía que incluyen: i) la evasión, ii) completar rápidamente su ciclo de vida, iii) reducir la transpiración y/o desarrollar raíces extensas para explorar un mayor volumen de suelo, iv) tolerancia al mantener la turgencia por ajustes osmóticos, y v) la optimización al eficientar el uso del agua en la fotosíntesis para su conversión en estructuras reproductivas (Jones 2000). Además, al asociarse con HMA, se alteran los flujos de agua a nivel de la rizósfera y, por ende, a lo largo de las plantas hospederas, lo cual repercute en la hidratación de los tejidos y en la fisiología de las hojas (Augé 2001). Querejeta *et al.* (2003) señalan que durante una

sequía prologada, las hifas de los HMA permanecen en el suelo, movilizándolo agua constantemente hacia las plantas.

I.1.3.2 Disturbios naturales y antropogénicos

Las comunidades vegetales sufren alteraciones en su estructura y composición debido a los disturbios, existen cambios en los factores ambientales, incluyendo aumento en la incidencia solar y disminución de la humedad, como consecuencia de la destrucción de la vegetación (Bazzaz 1996). Cuando ocurre un disturbio, el número de propágulos de HMA (esporas, esporocarpos, hifas extrarradicales y raíces colonizadas), así como la infectividad micorrícica disminuyen (Aziz *et al.* 1995; Allen 1996; McGee *et al.* 1997). Por ejemplo, las especies del género *Glomus* responden a los disturbios formando septos en sus hifas extrarradicales y redirigiendo el citoplasma a sitios no dañados, mientras que los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* han desarrollado paredes más gruesas en sus hifas para evitar daños severos (Klironomos y Hart 2002).

Al iniciarse la colonización vegetal, después de un disturbio, las especies de plantas que forman asociaciones micorrícicas pueden tener ventajas competitivas sobre las no micorrícicas (Allen y Allen 1990). Janos (1980) hipotetizó que en las comunidades tropicales, después de un disturbio, las especies vegetales pioneras que colonizan son, en general, no micorrícicas o micorrícicas facultativas; con el tiempo aumenta la complejidad estructural de la comunidad y el establecimiento de especies vegetales micorrícicas obligadas, las cuales son competitivamente superiores a las pioneras. El número de esporas de HMA aumenta a lo largo del proceso de regeneración vegetal (Aziz *et al.* 1995), por lo cual se ha sugerido que este incremento podría influir en determinar la tasa de reemplazamiento de especies vegetales no micótrofas por micótrofas durante el proceso sucesional (Allen y Allen 1984; Janos 1980); mientras que la red de hifas extrarradicales puede sobrevivir y mantener su infectividad después de exponerse a condiciones extremas, pero que no involucre la remoción del suelo (Dodd *et al.* 2000). Al actuar los HMA en consorcios (van der Heijden *et al.* 1998 a y b) y estar presentes varias especies colonizando una misma especie vegetal (Allen 1996); se pueden solventar requerimientos específicos a lo largo del proceso sucesional (Koide 2000).

Por otra parte, cuando un disturbio no remueve completamente la vegetación o no hay una remoción del suelo, la riqueza y abundancia de esporas de HMA no se modifica (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999), y si el suelo mantiene vegetación dominada por plantas colonizadas, la infectividad no decrece (Jasper *et al.* 1991). Esto

se debe a que en sitios no perturbados la red de hifas es más importante como fuente de propágulos que las esporas (Eissenstat y Newman 1990; Evans y Miller 1990; McGee *et al.* 1997).

I.1.4 La selva baja caducifolia

La selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X. 1963) es una comunidad que se caracteriza por presentar un alto porcentaje de elementos arbóreos que pierden sus hojas durante la estación seca del año. En ella se distinguen dos estaciones muy marcadas, una lluviosa que puede incluir de mayo hasta octubre y una seca de noviembre a abril. En general, se ubican en laderas y suelos someros, arenosos o arcillosos, pedregosos, en esquistos y sobre rocas calizas (Rzedowski 1978; Pennington y Sarukhán 1998; Pérez-García *et al.* 2001).

I.1.4.1 Disturbios naturales y antropogénicos

Estas comunidades son afectadas por disturbios naturales como los ciclones e incendios, lo que ocasiona la caída de ramas y troncos y, por lo tanto, la apertura de claros, así como por actividades antropogénicas (agricultura y ganadería), donde se elimina la vegetación (Trejo y Dirzo 2000). Estos disturbios pueden producir un fuerte deterioro del suelo, lo cual depende de las características del sitio y de la magnitud y frecuencia de los disturbios (Maass y García-Oliva 1990; Maass *et al.* 2002).

Durante la regeneración natural, en estas comunidades, se presenta un bajo establecimiento de plántulas debido a que, en general, hay una alta incidencia de rebrotes que causan exclusión competitiva (Lebrija 2004), por lo que algunos individuos pueden encontrarse en elevadas densidades (Rico-Gray *et al.* 1988; Levy *et al.* 1995), y por lo tanto, la secuencia sucesional puede ser predecible (Levy *et al.* 1995).

I.1.4.2 Parcelas agrícolas abandonadas

El paisaje heterogéneo, común en las zonas tropicales, caracterizado por vegetación secundaria en diferentes grados de desarrollo, es en gran medida resultado de prácticas agrícolas que aprovechan las características ambientales y ecológicas de cada región y modifican las comunidades naturales por medio de la práctica denominada “roza-tumba-quema” (Hernández X. 1959). Ésta consiste en el corte de la vegetación primaria o secundaria con algún grado de desarrollo, tanto herbácea como arbustiva (roza), la tala de

árboles (tumba), el secado al sol y la posterior incineración de los restos vegetales (quema). Los cultivos son principalmente de ciclo anual (durante uno o varios años de acuerdo a la productividad de los terrenos); luego de su cosecha, el abandono o descanso del sitio da lugar a la regeneración de la cubierta vegetal que permite el restablecimiento de la fertilidad del suelo a partir de la incorporación de materia orgánica.

Desde un punto de vista local, estas parcelas abandonadas constituyen, en conjunto, un mosaico de vegetación complejo con características estructurales y florísticas muy diferentes entre sí (Martínez-Ramos 1994). Cada uno de los parches puede considerarse como una unidad de regeneración vegetal (Oldeman 1983). En muchas partes del trópico húmedo de México, se utiliza el término de “acahuales” para referirse a las comunidades vegetales secundarias, en distintas etapas de regeneración, representadas básicamente por especies heliófitas de rápido crecimiento que suceden al abandono de un terreno (Sarukán 1964). Al paso del tiempo, la vegetación que se desarrolla en ellos puede ser muy semejante a los bosques primarios que sustituyeron, pero también pueden conformar comunidades vegetales totalmente diferentes, como las dominadas por especies ruderales.

En relación con la disponibilidad de agua, la pérdida de cobertura vegetal tiene por consecuencia una mayor evaporación debido a que está más expuesto el suelo a la acción del viento y a la insolación, principalmente porque el suelo ya no cuenta con la capa de materia orgánica y la cobertura vegetal (Maass 1995; Pool y Hernández X. 1995). Además, se reduce su capacidad de infiltración, por lo que las condiciones de sequía podrían ser muy severas (Maass 1995; Bond y van Wilgen 1996; De Bano *et al.* 1998), aumentando el flujo superficial lateral de agua (Godsey y Elsenbeer 2002). Con la llegada de nuevas especies colonizadoras, la cobertura vegetal aminora el efecto erosivo del golpeteo de las gotas de lluvia y la acumulación de hojarasca mantiene la humedad del suelo promoviendo un incremento en la fauna edáfica que aumenta la porosidad del mismo (Maass y García-Oliva 1990).

I.1.5 Los hongos micorrizógenos arbusculares en la selva baja caducifolia

Las comunidades de selva baja caducifolia presentan en su gran mayoría elementos vegetales asociados a HMA (Huante *et al.* 2002; Allen *et al.* 2003; Camargo-Ricalde *et al.* 2003) (Cuadro 1). La relevancia de los HMA en la actividad vegetal en ambientes con una estacionalidad marcada no ha sido estudiada en detalle. Allen *et al.* (1998) señalan que durante la temporada lluviosa hay una mayor actividad de los HMA debido

a la disponibilidad de la mayoría de los nutrimentos y a la necesidad de las plantas para tomarlos eficientemente, mientras que en la época de sequía los propágulos de HMA están latentes en el suelo.

Se ha observado que durante el período de sequía el fósforo (P) se acumula en el suelo (0.306 g/m² de P soluble y 0.923 g/m² de P microbiano), y es liberado por la actividad microbiana durante las primeras lluvias (0.041 y 0.526 g/m² de fósforo soluble y fósforo microbiano respectivamente) (Campo *et al.* 1998). Al inicio de las lluvias, las especies vegetales comienzan su actividad y sus raíces finas están reactivándose (después de que estuvieron en latencia), por lo que no son eficientes en la toma de fósforo y de otros elementos, así como de agua; la presencia de HMA podría disminuir la pérdida de ellos, hecho no estudiado, pero que puede impactar la movilidad de recursos en el suelo y explicar el beneficio que estos hongos aportan a las plantas.

Cuadro 1. Especies vegetales asociadas a hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en diferentes comunidades de selva baja caducifolia en México.

Especie vegetal micorrizada	Localidad	Referencia
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	Chamela, Jalisco	Rincón <i>et al.</i> (1993)
<i>Caesalpinia eriostachys</i> , <i>Cordia alliodora</i> , <i>Ipomoea wolcottiana</i> , <i>Chloroleucon mangense</i>	Chamela, Jalisco	Huante <i>et al.</i> (1993)
<i>Caesalpinia eriostachys</i> , <i>Cordia alliodora</i> , <i>Cochlospermum vitifolium</i> , <i>Heliocarpus pallidus</i> , <i>Celaenodendron mexicanum</i> , <i>Opuntia puberula</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Jacquinia pungens</i> , <i>Opuntia excelsa</i> , <i>Nopalea karwinskiana</i>	Chamela, Jalisco	Allen <i>et al.</i> (1998)
<i>Achantocereus occidentalis</i> , <i>Cephalocereus purpusii</i> , <i>Opuntia excelsa</i> , <i>O. puberula</i> , <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> , <i>Stenocereus chysocarpus</i>	Chamela, Jalisco	Rivera-Álvarez (2001)
<i>Acacia pennatula</i> , <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>Ceiba pentandra</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i> , <i>Havardia albicans</i> , <i>Leucaena leucocephala</i>	Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo	Allen <i>et al.</i> (2003)
<i>Acacia cochliacantha</i> , <i>A. farnesiana</i> , <i>Ageratina espinosarum</i> , <i>Baccharis</i> sp., <i>Cordia curassavica</i> , <i>Croton ciliato-glanduliferus</i> , <i>Eysenhardtia polystachya</i> , <i>Ferocactus latispinus</i> , <i>Gymnosperma glutinosum</i> , <i>Ipomea</i> sp., <i>Mammillaria</i> sp., <i>Mimosa adenantheroides</i> , <i>M. biuncifera</i> , <i>M. texana</i> var. <i>filipes</i> , <i>Opuntia streptacantha</i> , <i>Stenocereus stellatus</i> , <i>Tecoma stans</i> , <i>Viguiera eriophora</i>	Reserva de la Biósfera Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla	Camargo-Ricalde <i>et al.</i> (2003)
<i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i> , <i>Caesalpinia violacea</i> , <i>Piscidia piscipula</i> , <i>Gliricidia sepium</i> , <i>Cochlospermum vitifolium</i>	Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo	Allen <i>et al.</i> (2005)
<i>Amaranthus scariosus</i> , <i>Apoplanesia paniculata</i> , <i>Cnidoscopus megacanthus</i> , <i>Coccoloba liebmannii</i> , <i>Euphorbia segoviensis</i> , <i>Haplophyton cimicidum</i> , <i>Melochia tomentosa</i> , <i>Mimosa aculeaticarpa</i> , <i>Mimosa tenuiflora</i> , <i>Lasiacis grisebachii</i> , <i>Pilosocereus collinsii</i> , <i>Tithonia tubiformis</i> , <i>Wedelia acapulcensis</i>	Nizanda, Oaxaca	Guadarrama datos no publicados

I.1.6 Estudios sobre hongos micorrizógenos en la selva baja caducifolia mexicana

En México, se han reportado 44 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), lo que representa el 29% de las especies conocidas mundialmente, según lo señalan Varela y Trejo (2001). Estas autoras realizan un análisis sobre los avances en el país sobre el conocimiento de la biodiversidad de estos organismos y señalan que los trabajos se han enfocado, principalmente, a sistemas agrícolas y muy pocos a comunidades naturales.

En el caso de la selva baja caducifolia (SBC), Varela y Trejo (2001) reportan en el estado de Jalisco cinco especies (*Glomus gerdemanii*, *G. glomerulatum*, *G. intraradices*, *G. magnicaule* y *G. tenebrosum*). En la Estación de Biología “Chamela” en Jalisco, Allen *et al.* (1998) reportaron 15 de HMA y señalan que este número es bajo y es consecuencia de la pérdida de latencia de las esporas debido a la sequía extrema y porque probablemente es necesario realizar estudios donde se incluyan otros tipos de inóculo, como los fragmentos de raíces secas. Por otra parte, Aguilar (2000) en el Ejido de San Mateo, Municipio La Huerta, estableció tratamientos de quema similares a la roza-tumba-quema practicada en la región y al analizar la composición de los HMA encontró 19 especies, 16 en la SBC y 17 en las parcelas manipuladas; mientras que Álvarez (2002) en la misma Estación de Biología identificó 23 especies de HMA en la SBC y 14 en una parcela con 10 años de uso agropecuario continuo en la misma área.

Cicero-Canto *et al.* (2004) en parcelas de SBC en Molas, Mérida, Yucatán donde manipuló la vegetación a través de la práctica de roza-tumba-quema reporta ocho especies de HMA en los sitios manipulados y en la vegetación original. En el caso particular del estado de Oaxaca, Varela y Trejo (2001) reportan solo dos especies en sitios de cultivo (*Acaulospora foveata* y *Sclerocystis clavispora*), esto pone de manifiesto la falta de estudios de estos hongos en México, y en el caso particular de Oaxaca la necesidad de realizar exploraciones en esta área.

Chamela, Jalisco, ha sido el sitio de SBC donde comenzaron a realizarse estudios ecológicos de los HMA. Huante *et al.* (1993) evaluaron el efecto de la asociación micorrícica en especies arbóreas y señalan que las especies vegetales de lento crecimiento tienen mayor dependencia micorrícica que las de rápido crecimiento, las cuales son comunes en ambientes perturbados. Mientras que la inoculación con HMA en la cactácea *Pachycereus pecten-aboriginum* favorece su aumento en biomasa aérea y de raíces con lo que es capaz de explorar un mayor volumen de suelo (Rincón *et al.* 1993). Por su parte, Allen *et al.* (1998) analizan la relación entre la fenología de la

vegetación y la actividad micorrícica. Los autores no encuentran variación estacional sobre el número de esporas, durante la temporada de sequía reportan un aumento en la colonización micorrícica sin incremento en la producción de esporas, ellos señalan que los HMA estuvieron presentes a lo largo del año debido a la actividad de las plantas en la estación seca lo cual mantiene el nivel de inóculo. Y, con el objeto de conocer la relación entre las prácticas agrícolas, en particular la roza-tumba-quema, sobre la viabilidad de las esporas y de la colonización micorrícica por HMA Aguilar (2000) encontró en general baja cantidad de esporas viables y menos de 11% de colonización activa

Por otro lado, Allen *et al.* (2003 y 2005) han llevado a cabo estudios en el estado de Quintana Roo que resaltan la relevancia de los HMA en la restauración. Los autores han utilizado sustratos con HMA obtenidos de diferentes ambientes para inocular plantas de selva baja caducifolia e introducirlas a pastizales, los resultados señalan la importancia de los HMA en el establecimiento de especies vegetales en sitios previamente perturbados. En este sentido, falta realizar un seguimiento de los cambios en abundancia y riqueza de HMA y en las características edáficas, así como su repercusión no solo a nivel de plántulas sino de la comunidad, para llegar a conclusiones más certeras.

Las selvas bajas caducifolias son comunidades ampliamente distribuidas en el país, cubren el 60% del área de vegetación tropical (Trejo y Dirzo 2000) y se consideran las más deterioradas, por lo que es necesario contar con herramientas biológicas, como lo son los HMA, debido a los beneficios que les proporcionan a las plantas hospederas y al ambiente del suelo. Para utilizarlos es necesario realizar descripciones de las especies de HMA y el efecto de las perturbaciones en sus poblaciones, el estado micorrícico de las plantas distribuidas en los diferentes ambientes, su efecto en el crecimiento y supervivencia, y su sincronía con la fenología de las plantas, todo ello puede significar una repercusión importante a nivel de la dinámica de la comunidad.

I.2. Planteamiento del problema

En México, las selvas bajas caducifolias (SBC) son comunidades con alta diversidad (Lott y Atkinson 2002) y endemismos (Pérez-García *et al.* 2001); el 60% de su área original ha sido parcial o totalmente alterada, principalmente por prácticas agrícolas, en las cuales se talan áreas de vegetación primaria que son utilizadas una o varias temporadas (ciclos de cultivo) y, posteriormente, son abandonadas, dando lugar a paisajes fragmentados con diferentes grados de regeneración (Trejo y Dirzo 2000; Maass *et al.* 2002).

Las perturbaciones generadas son ocasionadas principalmente por prácticas agrícolas que causan una alteración en la estructura física y química del suelo (Maass *et al.* 2002), así como una pérdida importante de microorganismos (Williamson *et al.* 2005) y un cambio en la estructura y composición de la vegetación (Stern *et al.* 2002, Romero-Duque *et al.* 2007). Dentro de los microorganismos del suelo afectados se encuentran los HMA, cuyas hifas son destruidas con la remoción del suelo (Dodd *et al.* 2000) y sus esporas disminuyen sus densidades o desaparecen, lo que reduce la posibilidad de colonizar hospederos potenciales (Aguilar 2000; Álvarez 2002).

En las comunidades de SBC la micorriza arbuscular es la de mayor relevancia (Huante *et al.* 2002; Allen *et al.* 2003; Camargo-Ricalde *et al.* 2003). Los hongos que forman esta micorriza funcionan como una extensión del sistema radical y son vitales en el funcionamiento de las comunidades vegetales ya que colonizan las raíces de las plantas y desarrollan hifas extrarradicales que exploran eficientemente el suelo (Harley y Smith 1983; Varma 1995), aumentando la eficiencia para la absorción de nutrientes y agua requerida por la planta hospedera, con lo que las especies vegetales responden positivamente al estrés (Allen *et al.* 2003).

Allen *et al.* (2003) realizaron un estudio en pastizales inducidos producto de la tala de la SBC. Estos autores utilizaron diferentes sustratos con HMA para inocular plántulas e introducirlas a dichos pastizales; los resultados que obtuvieron señalan la importancia de los HMA en el éxito del establecimiento de especies en sitios previamente perturbados. La relevancia de dichos endófitos en la dinámica de estas comunidades no ha sido estudiada en detalle, por lo que existen especulaciones sobre el desarrollo de la asociación y su repercusión en la sucesión vegetal.

Con este trabajo se documentan algunos aspectos ecológicos de los HMA en parcelas agrícolas abandonadas originadas a partir de la modificación de la selva baja caducifolia en la región de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Con este fin,

se consideraron la riqueza, la abundancia, la composición de especies, la diversidad, la infectividad y la densidad de propágulos infectivos como variables para estudiar algunos de los aspectos ecológicos de los HMA en parcelas con diferentes tiempos de abandono y en las temporadas seca y de lluvias. La pregunta central de este estudio fue: ¿Cómo afecta el tiempo de desarrollo de la vegetación secundaria y la estacionalidad a los propágulos de los HMA en la comunidad de selva baja caducifolia?

El objetivo general de este estudio fue conocer la riqueza, la densidad de propágulos infectivos y la diversidad de los HMA en comunidades secundarias derivadas de una selva baja caducifolia en la región de Nizanda, Oaxaca.

Los objetivos particulares fueron:

a) Determinar la riqueza de esporas de HMA en parcelas de cultivo de maíz, áreas de vegetación secundaria y en selva baja caducifolia en la región de Nizanda, Oaxaca. (**Artículo:** Guadarrama-Chávez P., Camargo-Ricalde S. L., Hernández-Cuevas L. y Castillo-Argüero S. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**:133-139).

b) Evaluar la densidad de propágulos infectivos, la infectividad y la longitud de micelio extrarradical en parcelas de vegetación secundaria originadas por el abandono de zonas agrícolas en la región de Nizanda, Oaxaca. (**Artículo:** Guadarrama P., Castillo-Argüero S., Ramos-Zapata J. A., Camargo-Ricalde S.L. y Álvarez-Sánchez J. 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical* **56**:269-277).

c) Estimar la diversidad y la densidad de propágulos infectivos en las estaciones seca y húmeda en parcelas de vegetación secundaria en la región de Nizanda, Oaxaca. (**Artículo:** Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia, Oaxaca, México).

Las hipótesis y predicciones de este trabajo son:

a) La eliminación de la selva baja caducifolia con fines agrícolas tiene efectos negativos sobre la comunidad de HMA, lo cual se verá reflejado en una baja riqueza de esporas de HMA, disminución de la densidad de propágulos infectivos, infectividad y

longitud de micelio extrarradical, variables que aumentarán conforme aumente el desarrollo de la vegetación después de su abandono.

b) La baja disponibilidad de agua induce la producción de esporas de HMA, por lo tanto durante la estación de sequía la cantidad de esporas será mayor que en época de lluvias.

I.4 Literatura citada

- Aguilar F. M. 2000. **Impacto de la roza-tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrícicos arbusculares de una selva baja caducifolia**. Tesis de maestría (Ecología y Ciencias Ambientales), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Allen E. B., M. F. Allen. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. *Canadian Journal of Botany* **62**:2625-2629.
- Allen E. B., M. F. Allen. 1990. The Mediation of Competition by Mycorrhizae in Successional and Patchy Environments. En: **Perspectives on Plant Competition**. Grace J.B. y Tilman D. (eds.). Academic Press, Inc. San Diego. Pp. 367-387.
- Allen E. B., E. Rincón, M. F. Allen, A. Pérez-Jiménez, P. Huante. 1998. Disturbance and Seasonal Dynamics of Mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* **30**:261-274.
- Allen E. B., M. F. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi, A. Gómez-Pompa. 2003. Impacts of early- and late- seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Application* **13**:1701-1717.
- Allen M. F. 1996. **The Ecology of Mycorrhizae**. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge.
- Allen M. F. 2001. Modeling arbuscular mycorrhizal infection: is % infection an appropriated variable? *Mycorrhiza* **10**: 255-258.
- Allen M. F., E. B. Allen, A. Gómez-Pompa. 2005. Effects of Mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* **13**:325-333.
- Álvarez S. S. A. 2002. **Efecto de la perturbación en la interacción micorrícica vesículo-arbuscular en un ecosistema tropical estacional**. Tesis de maestría (Ecología y Ciencias Ambientales), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

- Attou F., A. Bruand, Y. Le Biossonais. 1998. Effect of clay content and silt-clay fabric on stability of artificial aggregates. *European Journal of Soil Science* **49**:569-577.
- Augé R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**:3-42.
- Azcón-Aguilar C., J. Palenzuela, A. Roldán, S. Bautista, R. Vallejo, J. M. Barea. 2003. Análisis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology* **22**: 29-37.
- Aziz T., D. M. Sylvia, R. F. Doren. 1995. Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. *Ecological Applications* **5**:776-784.
- Bago B. 2000. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **226**:263-274.
- Bago B., Azcón-Aguilar C., A. Goulet, Y. Piché. 1998a. Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **139**:375-388.
- Bago B., W. Zipfel, R. M. Williams, H. Chamberland, L. G. Lafontaine, W.W. Webb, Y. Piché. 1998b. In vivo studies on the nuclear behavior of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* grown under axenic conditions. *Protoplasma* **203**:1-15.
- Bazzaz F. A. 1996. **Plants in Changing Environments. Linking physiological, population, and community ecology.** Cambridge, University Press, Cambridge.
- Bethlenfalvay G. J. 1992. Mycorrhizae in the agricultural plant-soil system. *Symbiosis* **14**:413-425.
- Bethlenfalvay G. J., I. Cantrell, K. L. Mihara, R. P. Schreiner. 1999. Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. *Biology and Fertility of Soil* **28**:356-363.
- Bond W. J., B. W. van Wilgen. 1996. **Fire and Plants.** Chapman and Hall, Londres.
- Brundrett M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove, N. Malajczuk. 1996. **Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture.** ACIAR Monograph, Canberra. 374p.
- Brundrett M., B. Kendrick 1988. The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany* **66**:1153-1173.

- Burrows R. L., F. L. Pflieger. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany* **80**:120-130.
- Camargo-Ricalde S. L., S. S. Dhillon, C. Jiménez-González. 2003. Mycorrhizal perennials of the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza* **13**:77-83.
- Campo J., V. Jaramillo, J. M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Carvalho L. M., P. M. Correia, R. J. Ryel, M. A. Martins-Loução. 2003. Spatial variability of arbuscular mycorrhizal fungal spores in two natural plant communities. *Plant and Soil* **251**:227–236.
- Cicero-Canto S., L. Guerrero-González, J. Ramos-Zapata. 2004. Impacto de la roza-tumba-quema sobre la población de hongos micorrizógenos arbusculares. En: **Avances en el conocimiento de la Biología de las micorrizas**. Frías H. J. T., P. V. Olalde, C. R. Ferrera (eds.). Universidad de Guanajuato, México. Pp. 227-236.
- Collier S., C. T. Yarnes, R. P. Herman. 2003. Mycorrhizal dependency of Chihuahuan Desert plant is influenced by life history strategy and root morphology. *Journal of Arid Environments* **55**:223-229.
- Cuenca G., E. Meneses. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao in Venezuela. *Plant and Soil* **183**:315-322.
- Davies Jr. F. T., J. R. Potter, R. G. Linderman. 1992. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology* **139**: 289-294.
- De Bano L. F., D. G. Neary, P. F. Ffolliott. 1998. **Fire's effects on Ecosystems**. John and Sons. Inc. Nueva York.
- Dexter A. R. 1988. Advances in characterization of soil structure. *Soil Tillage Research* **11**:199-238.
- Dodd J. C., C. L. Boddington, A. Rodriguez, C. Gonzalez-Chavez, I. Mansur. 2000. Mycelium of Arbuscular Mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil* **226**:131–151.
- Douds, D. D. Jr., P. D. Millner. 1999. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture Ecosystem and Environment* **74**:77-93.

- Eissenstat D. M., E. I. Newman. 1990. Seedling establishment near large plants effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the intensity of plant competition. *Functional Ecology* **4**:95-99.
- Estaún V., R. Savé, C. Biel. 1997. AM inoculation as a biological tool to improve plant revegetation of a disturbed soil with *Rosmarinus officinalis* under semi-arid conditions. *Applied Soil Ecology* **6**:223-229
- Evans D. G., M. H. Miller. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonisation of maize. *New Phytologist* **114**:65-71.
- Faber B. A., R. J. Zasoski, D. N. Munns, K. Shackel. 1991. A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Canadian Journal of Botany* **69**:87-94.
- Filion M., M. St-Arnaud, C. Guillon, C. Hamel, S. H. Jabaji-Hare 2001. Suitability of *Glomus intraradices* in vitro produced spores and root segment inoculum for the establishment of a mycorrhizosphere in an experimental microcosm. *Canadian Journal of Botany* **79**:879-885.
- García-Oliva F., M. P. Tapia. 2001. Dinámica estacional de la biomas de raíces finas asociada a agregados del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**:15-21.
- Gavito M., L. Varela. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low put agriculture. *Agriculture Ecosystems Environment* **45**:275-282.
- Giovannetti M., C. Sbrana, L. Avio, A. S. Citernesi, C. Logi. 1993. Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytologist* **125**:587-593.
- Godsey S., H. Elsenbeer. 2002. The soil hydrologic response to forest regrowth: a case study from southwester Amazonia. *Hydrological Processes* **16**:1519-1522.
- Gogala N. 1991. Regulation of mycorrhizal infection by hormonal factors produced by hosts and fungi. *Experientia* **47**:311-400.
- Guadarrama P., F. J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest , Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* **8**:267-270.
- Harley J. L., S. E. Smith. 1983. **Mycorrhizal Symbiosis**. Academic Press, Londres.

- He X., S. Mouratov, Y. Steinberger. 2002. Temporal and spatial dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under the canopy of *Zygophyllum dumosum* Boiss. in the Negev Desert. *Journal of Arid Environments* **52**:379-387.
- Hernández X. E. 1959. La agricultura. En: **Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento**. Beltrán E. (ed.). IMRN, México D.F. Pp-3-57.
- Huante P., E. Rincón, E. B. Allen. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* **2**:141-145.
- Huante P., V. L. Barradas, E. Rincón. 2002. Ecofisiología vegetal. En: **Historia Natural de Chamela**. Noguera F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, M. Quesada Avendaño (eds.), Instituto de Biología, UNAM, México D.F. Pp. 473-490.
- Husband R., E. Allen Herre, J. P. W. Young. 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedling in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology* **42**:131-136.
- Janos D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* **12**:56-64.
- Jasper D. A., L. K. Abbott, A. D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist* **118**: 471-476.
- Jones H. G. 2000. **Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge, University Press, Cambridge.
- Klironomos J. N., M. Hart. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* **12**:181-184.
- Koide R. T. 2000. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **147**:233-235.
- Koske R. E., J. N. Gemma. 1992. Fungal Reactions to Plant Prior to Mycorrhizal Formation. En: **Mycorrhizal Functioning**. An Integrative Plant Fungal Process. Allen M. F. (ed.). Chapman and Hall, Nueva York. Pp. 3-36.
- Lebrija T. E. E. 2004. **Secondary Sucesión in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico**. AV 2004-07, FEM 80328. Tesis de maestría, Universidad de Wageningen, Holanda.
- Levy S., X. E. Hernández, E. García, A. Castillo. 1995. Estudio de la sucesión secundaria bajo roza-tumba-quema en Yucatán. En: **La milpa en Yucatán, un sistema de**

- producción agrícola tradicional.** Hernández X. E., E. Bello, S. Levy (comps.). Tomo 1. Colegio de Posgraduados, Estado de México. Pp. 149-169.
- Li L-F, T. Li, Z-W Zhao. 2007. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza* **17**:655–665.
- Lott, E. J., T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela–Cuixmala, Jalisco. En: **Historia Natural de Chamela.** Noguera F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, M. Quesada Avendaño (eds.), Instituto de Biología, UNAM, México D.F. Pp. 83–136.
- Maass J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: **Seasonally dry tropical forest.** Bullock A.H., Mooney H.A., E. Medina (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 399-422.
- Maass J. M., F. García-Oliva. 1990. La conservación de suelos en zonas tropicales: el caso de México. *Ciencia y Desarrollo* **XV(90)**:21-36.
- Maass J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez, J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: **Historia Natural de Chamela.** Noguera F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, M. Quesada Avendaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM, D.F. Pp. 525-542.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- McGee P. A., G. S. Pattinson, R. A. Heath, C. A. Newman, S. J. Allen. 1997. Survival of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in soils in Eastern Australia used to grow cotton. *New Phytologist* **135**:773-780.
- Miranda E., X. Hernández 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Mohammad M. J., W. L. Pan, A. C. Kennedy. 1998. Seasonal mycorrhizal colonization of winter wheat and its effects on wheat growth under dryland field conditions. *Mycorrhiza* **8**:139-144.
- Morton J. B., G. L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with and emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**:471-491.

- Mukerji, K. G., R. Jagpal, M. Bali, R. Rani. 1991. The importance of mycorrhiza for roots. En: **Plant roots and their environment**. McMichael B. L., H. Persson (eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam. Pp. 290-308.
- Oldeman R. A. 1983. Tropical rain forest architecture, silvigenesis and biodiversity. En: **Tropical rain forest: ecology and management**. Sutton S. L., T. C. Witmore, A. C. Chadwick (eds.) Blackwell, Oxford. Pp. 139-150.
- Oehl F., E. Sieverding, P. Mäder, D. Dubois, K. Ineichen, T. Boller, A. Wiemken. 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of, arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* **138**:574–583.
- Oehl F., E. Sieverding, K. Ineichen, E. A. Ris, T. Boller, A. Wiemken. 2005. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist* **165**:273–283.
- Pennington T. D., J. Sarukhán. 1998. **Árboles tropicales de México**. Texto Científico Universitario, UNAM, Fondo de Cultura Económico, México D.F.
- Pérez-García E. A., J. Meave, C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* **56**:19-88
- Pool L. N., X. E. Hernández. 1995. Los contenidos de material orgánica de los suelos en áreas bajo el sistema agrícola de roza-tumba-quema: importancia del muestreo. En: **La milpa en Yucatán, un sistema de producción agrícola tradicional**. Hernández X. E., E. Bello, S. Levy (comps.). Tomo 1. Colegio de Posgraduados, Estado de México. Pp. 109-127.
- Querejeta J. I., Egerton-Warburton L. M., M. F. Allen. 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* **134**:55-64.
- Rico-Gray V., J. G. García-Franco, A. Puch, P. Sima. 1988. Composition and structure of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico. *International Journal of Ecology and Environment Science* **14**:21-29.
- Rincón E., Huante P., Y. Ramírez. 1993. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizas on biomass production in *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Mycorrhiza* **3**:79-81.

- Rivera-Álvarez F. L. 2001. **Dinámica micorrícica espacio-temporal en seis especies de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.** Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Romero-Duque L. P., Jaramillo J. V., A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* **253**:38–47.
- Rzedowski J. 1978. **Vegetación de México.** Limusa, México D.F.
- Sarukán K. J. 1964. Estudio sucesional en un área talada en Tuxtepec, Oaxaca. En: **Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscoreas.** INIF y SayG. México. pp. 107-172.
- Smith S. E., D. J. Read. 1997. **Mycorrhizal Symbiosis.** Academic Press, San Diego.
- Stern M., Quesada M., K. E. Stoner. 2002. Changes in Composition and Structure of a Tropical Dry Forest Following Intermittent Cattle Grazing. *Revista de Biología Tropical* **50**:1021-1034.
- Trappe J. M., N. C. Schenk. 1982. Vesicular-arbuscular Mycorrhizal Fungi (Endogonales). En: **Methods and Principles of Mycorrhizal Research.** Schenck N. C. (ed.). The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota. Pp. 1-9.
- Trejo I., R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local análisis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- van der Heijden M. G. A., T. Boller, A. Wiemken, I. R. Sanders. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* **79**:2082-2091.
- van der Heijden M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, I. R. Sanders. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.
- Vandenkoornhuysen P., S. L. Baldauf, C. Leyva, J. Straczek, J. Peter, W. Young. 2002. Extensive fungal diversity in plants roots. *Science* **295**:2051.
- Varela L., D. Trejo. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.). Número especial **1**:39-51.

- Varma A. 1995. Ecophysiology and Application of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Arid Soils. En: **Mycorrhiza. Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology**. Varma A. y B. Hock (eds.), Springer-Verlag, Berlin. Pp. 561-592.
- Williamson W. M., D. A. Wardle, G. W. Yeates. 2005. Changes in soil microbial and nematode communities during ecosystem decline across a long-term chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry* **37**:1289-1301.
- Wright S. F., A. Upadhyaya. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* **198**:97-107.

CAPÍTULO II. LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES DE LA REGIÓN DE NIZANDA, OAXACA, MÉXICO

Patricia Guadarrama-Chávez^{1,4}, Sara Lucía Camargo-Ricalde², Laura Hernándezcuevas³
Y Silvia Castillo-Argüero¹. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región
de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 133-139.

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad
Nacional Autónoma de México, México 04510, D.F., México.

² Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad
Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535, México 09340, D.F.,
México.

³ Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas, Laboratorio de Micorrizas,
Universidad Autónoma de Tlaxcala, km 10 Carretera Texmelucan-Ixtacuixtla, Tlaxcala
90122, Tlaxcala, México.

⁴ Autor para la correspondencia. Correo-e: pgc@fciencias.unam.mx

Resumen: Se reportan 25 especies y siete géneros de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) para la región de Nizanda, Oaxaca, México. Para ello, se tomaron al azar muestras de suelo, en lluvia y secas, incluyendo parcelas de cultivo de maíz, áreas de vegetación secundaria y selva baja caducifolia. Se aislaron las esporas, se identificaron y se montaron macetas de propagación. La familia Glomeraceae aportó 44% de las especies, seguida de Acaulosporaceae (24%) y Gigasporaceae (20%). Se encontraron 13 especies en el maizal, 24 en vegetación secundaria y 12 en selva baja caducifolia. De éstas, *Glomus dussi*, *G. sinuosum*, *G. verruculosum*, *Pacispora scintillans* y *Scutellospora erythropora* son nuevos registros para México. *G. constrictum* se encontró sólo en el cultivo de maíz, mientras que *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora decipiens*, *Glomus claroideum*, *G. fulvum* y *G. geosporum* estuvieron presentes en los tres ambientes estudiados. No se encontraron especies restringidas únicamente a la selva baja caducifolia.

Palabras clave: maizal, micorriza arbuscular, riqueza de especies, selva baja caducifolia, vegetación secundaria.

Abstract: Twenty five species and seven genera of micorrhizal arbuscular fungi (AMF) are reported for the region of Nizanda, Oaxaca, Mexico. To this end, soil samples were taken randomly, during the rainy and the dry seasons, in corn fields, secondary vegetation areas, as well as in primary tropical dry forest. Spores were isolated, identified and propagation pots were set. The family Glomeraceae accounted for 44% of the species, followed by Acaulosporaceae (24%) and Gigasporaceae (20%). In the corn fields 13 species were found, 24 in secondary vegetation, and 12 in the tropical dry forest. Among these, *Glomus dussi*, *G. sinuosum*, *G. verruculosum*, *Pacispora scintillans* and *Scutellospora erythropha* are new records for Mexico. *G. constrictum* was encountered only in the corn fields, whereas *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora decipiens*, *Glomus claroideum*, *G. fulvum* and *G. geosporum* occurred in the three environments. No species were restricted to the tropical dry forest.

Key words: arbuscular mycorrhizae, corn field, secondary vegetation, species richness, tropical dry forest.

Introducción

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman una asociación mutualista al colonizar las raíces de las plantas, llamada micorriza arbuscular, la cual solventa los requerimientos de nutrientes y agua de las especies vegetales, con lo que estas últimas aumentan su adecuación. Las plantas, por su parte, le proporcionan al hongo azúcares necesarios para su funcionamiento. Los HMA forman esporas asexuales e hifas cenocíticas capaces de explorar un mayor volumen de suelo que las raíces mismas (Smith y Read, 1997), por lo que son un elemento importante en la estabilización y formación de suelo, al evitar su erosión y ayudar en su rehabilitación (Haselwandter, 2000).

No obstante la importancia de este grupo de hongos, en México se han registrado sólo 44 de las cerca de 200 especies conocidas a nivel mundial. Los registros proceden de 11 entidades federativas y la mayoría de zonas agrícolas. En contraste, sólo siete de ellas se reportan de ambientes naturales y únicamente dos, *Acaulospora foveata* y *Glomus clavisporum* para el estado de Oaxaca (Varela y Trejo, 2001). Esta información es un fuerte indicativo del gran desconocimiento que existe acerca de la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en el país y del papel que

pueden estar jugando en la dinámica del suelo y en el desarrollo de las plantas con las que se asocian.

Tanto la vegetación primaria como la perturbada de selva baja caducifolia está asociada con HMA (Allen *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2003), así como la mayoría de las plantas cultivadas (Munyanziza *et al.*, 1997; Douds y Jonson, 2003). La asociación de éstas con los HMA puede solventar sus requerimientos de fósforo (P), como ocurre con el maíz (*Zea mays*) (Wright *et al.*, 2005). Cuando los terrenos de cultivo son abandonados, la composición de los HMA y su diversidad funcional pueden influir en la velocidad de regeneración de las comunidades vegetales, ya que su presencia en las raíces de las plantas hospederas facilita la exploración y toma de nutrimentos del suelo (Cui y Caldwell, 1996), con repercusiones positivas en el crecimiento y la supervivencia. Aun así, son escasos los estudios que describen las especies de HMA presentes en comunidades naturales y en terrenos de cultivo abandonados. Por ello, el objetivo de este estudio fue proporcionar un panorama general de la riqueza de especies de HMA en la selva baja caducifolia, en las áreas de vegetación secundaria producida por el abandono de campos de cultivo, y en maizales originados por la tala de la vegetación natural en una región tropical estacionalmente seca del sur de México.

Materiales y métodos

El trabajo se llevó a cabo en la región de Nizanda, Oaxaca, México (16°39' N y 95°00' O). Las muestras de suelo se recolectaron en un terreno cultivado con maíz por un año y cosechado recientemente, en tres parcelas de vegetación secundaria de selva baja caducifolia originadas a partir del sistema agrícola de roza-tumba-quema con tres, cinco y diez años de abandono (Lebrija-Trejos *et al.*, en revisión), y en un área de vegetación natural. En los sitios donde hubo actividad agrícola, ésta fue de tipo tradicional, con uso de azadón, sin fertilizantes y con corta y quema de la vegetación natural en época de secas. Posteriormente se sembró maíz por una única vez, se cosechó y se abandonó la parcela.

El clima en la región es de tipo Aw0 (w) igw", es decir, caliente subhúmedo con lluvias en verano (García, 2004) y con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una estación de sequía (noviembre a abril) y una lluviosa (mayo a octubre) (Anónimo, 1984a, b). Los tipos de suelo predominantes son litosoles y como suelos secundarios hay zonas de feozems háplicos y regosoles éutricos, ambos con estructuras medias (Anónimo, 1981). *Waltheria indica* L. es la especie dominante en la parcela de maíz

recientemente abandonada; *Mimosa acantholoba* (Humb. et Bonpl. Ex Willd.) Poir var. *eurycarpa* B.L.Rob., *Melochia tomentosa* L., *Senna holwayana* (Rose) H.S.Irwin et Barneby y *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir son las especies más abundantes en los sitios de vegetación secundaria, mientras que *Justicia caudata* A.Gray lo es en la selva natural (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, en revisión).

Muestreo de suelo y establecimiento de cultivos trampa.

El muestreo se realizó en octubre de 2005 y mayo de 2006. En cada sitio de estudio se recolectaron tres muestras de suelo de 2 kg cada una en puntos marcados al azar dentro del sitio y se integró una muestra mixta completamente homogenizada. Antes de tomar la muestra de suelo se eliminó la materia orgánica de los 15 cm superiores de suelo. Se llevó a cabo el aislamiento de las esporas de HMA por el método de tamizado húmedo (Gerdemann y Nicolson, 1963) y flotación en gradientes de sacarosa (Daniels y Skipper, 1982, modificado por Brundett *et al.*, 1996), de tres submuestras de 50 g por sitio y por fecha de muestreo. Al mismo tiempo, se colocaron 300 g de suelo de cada parcela en macetas (500 mL de capacidad) con semillas de sorgo (*Sorghum vulgare* L.), que fue seleccionado como planta trampa debido a su temprana colonización micorrícica y alta supervivencia. A los seis meses después de la siembra, se tomaron tres muestras de 50 g por maceta, se extrajeron las esporas y se elaboraron preparaciones permanentes para corroborar la identidad de las especies de HMA encontradas en las muestras de campo.

Identificación de especies de HMA.

Las esporas aisladas de las muestras de campo y de los cultivos trampa se midieron, se cuantificaron, y se observó su consistencia, arreglo y ornamentación, así como la reacción con Melzer de los estratos de la pared de las esporas. La determinación de las especies se realizó considerando descripciones especializadas de las especies de los diferentes géneros y la información del International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM), disponible a través de la Internet (invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy). Las preparaciones permanentes de esporas de HMA se etiquetaron con los datos de herbario correspondientes y se depositaron en el herbario TLXM de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, donde se encuentran disponibles para consulta.

Resultados

Se registraron 25 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pertenecientes a seis familias y siete géneros (apéndice 1). La familia Glomeraceae aportó 44% de las especies, seguida de Acaulosporaceae y Gigasporaceae, con 24% y 20%, respectivamente. En los sitios de vegetación secundaria se encontraron representantes de todas las familias, mientras que en la zona de selva baja caducifolia y en el maizal estuvieron ausentes las familias Appendicisporaceae y Pacisporaceae (figura 1). De las especies registradas, *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora decipiens*, *Glomus claroideum*, *G. fulvum*, *G. geosporum* estuvieron presentes en el maizal, vegetación secundaria y selva baja caducifolia. *Glomus constrictum*, *Appendicispora appendicula*, *Acaulospora morrowae*, *Scutellospora dipurpurascens*, *S. erythropha*, *Pacispora scintillans*, *G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. sinuosum* y *G. verruculosum* fueron observados sólo en un sitio, la primera sólo en el cultivo de maíz y las restantes en vegetación secundaria. Cuatro de las especies encontradas, *P. scintillans* [sinónimo *Gerdmania scintillans* (Walker y Schüßler, 2004), sinónimo *Glomus scintillans* (Oehl y Sieverding, 2004)], *G. dussi* (sinónimo *Sclerocystis dussi* (Almeida y Schenck, 1990), *Glomus verruculosum* y *Scutellospora erythropha* se reportan aquí por vez primera para México. *Acaulospora foveata*, *S. dipurpurascens*, *G. fulvum* y *G. geosporum* se han reportado sólo para agrosistemas, mientras que *A. morrowae*, *E. infrequens*, *G. aggregatum*, *G. tenebrosum* y las cuatro especies que se reportan para México por primera vez sólo se habían sido registradas en ecosistemas naturales. De estas últimas, sólo *G. tenebrosum* había sido encontrada en selva baja caducifolia, en Jalisco, México (Varela y Trejo, 2001). El resto de las especies (12) cuentan con registros tanto de ecosistemas naturales como de agrosistemas.

La identificación de las especies se basó en esporas extraídas de suelos de campo de los tres sitios muestreados y fue corroborada con esporas procedentes de las macetas de propagación preparadas con los mismos suelos. De cinco especies, *A. morrowae*, *S. erythropha*, *P. scintillans*, *Gigaspora decipiens* y *E. infrequens* se encontraron menos de 10 esporas en 100 g de suelo seco en las macetas de propagación. *Glomus clavisorum* y *G. sinuosum* no produjeron esporas en dichas macetas. Del resto de las especies se encontraron esporas tanto en el suelo de campo como en las macetas de propagación.

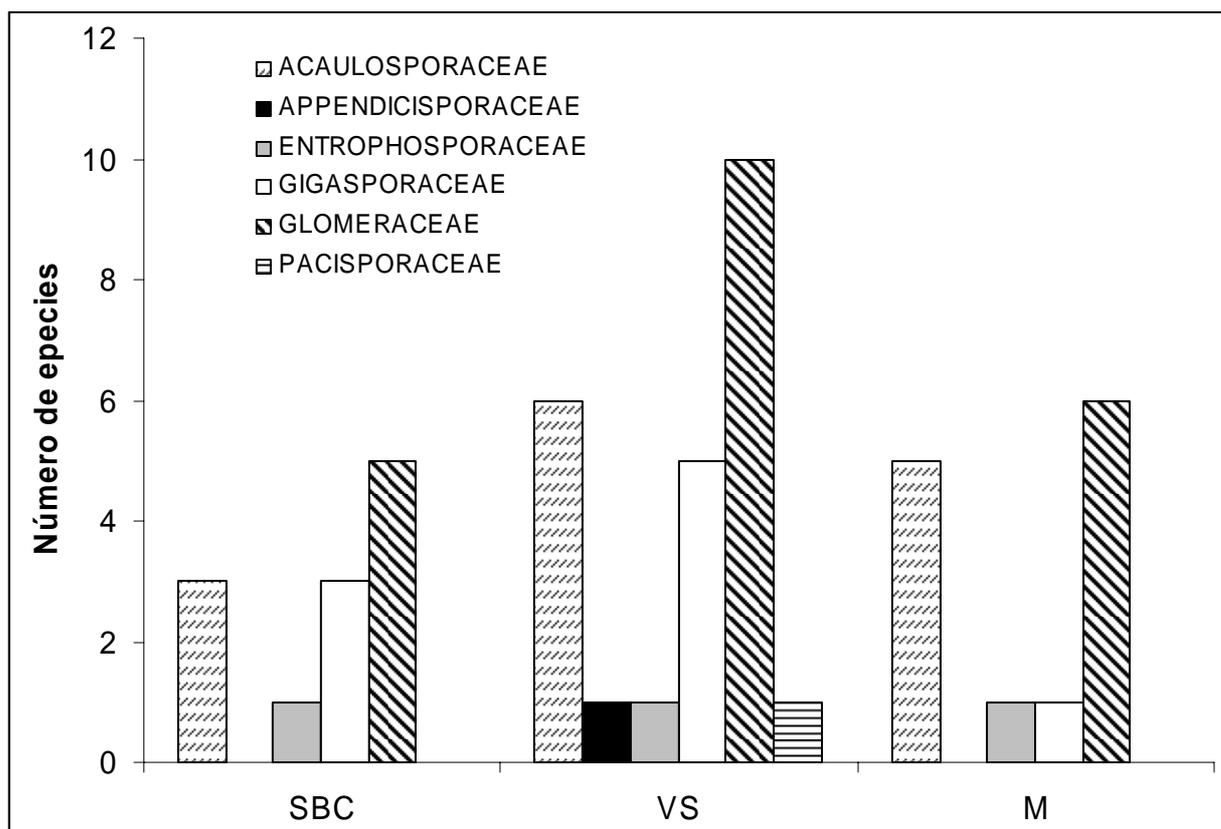


Figura 1. Número de especies encontradas por familia en un área de selva baja caducifolia (SBC), en vegetación secundaria (VS) y en un terreno cultivado con maíz (M), en la región de Nizanda, Oaxaca, México.

Discusión

Los parches de vegetación secundaria, resultantes del abandono de campos agrícolas donde se realizó este estudio, tuvieron una riqueza de 24 especies de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA); en la parcela de maíz la riqueza fue de 13 especies y en la vegetación natural de selva baja caducifolia fue de 12. Aunque se ha señalado que la actividad agrícola disminuye la riqueza de HMA (Muthukumar y Udaiyan, 2000), nuestros resultados no apoyan esta afirmación, ya que nosotros reportamos valores similares para el cultivo de maíz y la vegetación natural.

En el sitio de selva baja caducifolia encontramos una riqueza menor que las 15 especies citadas por Allen *et al.* (1998) para Chamela, Jalisco, México. Estos valores no reflejan la relación entre la diversidad vegetal y la de HMA (van der Heijden *et al.*, 1998a, b), quizá como consecuencia de la pérdida de latencia de las esporas debido a la sequía extrema. Por lo tanto, se hace necesario realizar otros estudios, por ejemplo

incluyendo los fragmentos de raíces secas latentes, para evaluar otros tipos de inóculo (Allen *et al.*, 1998).

En comunidades perturbadas se ha observado una variación en la dominancia de algunos géneros de HMA, ya que éstos presentan diferentes estrategias de colonización después de ocurrido un disturbio. El género *Glomus* ha sido señalado por su incidencia en zonas agrícolas con una alta intensidad de manejo del suelo (Mathimaran *et al.*, 2005), y en particular *G. aggregatum* está reportada en sitios recientemente abandonados, aunque pierde dominancia a lo largo del proceso sucesional (Johnson *et al.*, 1991). En este trabajo sólo se presentó en la parcela de 10 años de abandono. *Acaulospora foveata* ha sido encontrada en pastizales tropicales en Neguev, Costa Rica, en proporción de 800 esporas de *A. foveata* por 600 esporas de *Glomus* (Picone, 2000). En este estudio, *Glomus* y *Acaulospora* se presentaron en las parcelas tanto recientemente abandonadas como en la de vegetación natural, lo que indica que son especies generalistas y que tienen una alta tolerancia a la perturbación (Boddington y Dodd, 2000).

Al aumentar la diversidad vegetal, aumenta la esporulación de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* (Burrows y Pflieger, 2002), los cuales se presentaron predominantemente en los sitios con vegetación secundaria. En particular, *Gigaspora gigantea* se encontró en las parcelas con mayor tiempo de abandono y en el sitio de selva, lo cual sugiere que es una especie poco tolerante a los disturbios, mientras que las especies *Glomus geosporum* y *G. claroideum* pueden considerarse “generalistas”, ya que estuvieron presentes en todas las parcelas. Oehl *et al.* (2003) reconocieron a *G. geosporum* como una especie generalista en parcelas agrícolas y pastizales, lo que concuerda con lo encontrado en este estudio. Por el contrario, las especies presentes en las parcelas más jóvenes y que pueden considerarse “tolerantes a la perturbación” debido a su mayor incidencia en sitios perturbados son *A. foveata*, *S. erythropha*, *E. infrequens*, *G. aggregatum* y *G. constrictum*. Este tipo de estudios son básicos para conocer, en un principio, la biodiversidad de HMA presentes en México, y posteriormente para poder llevar a cabo programas de restauración ambiental con especies nativas, no sólo vegetales, sino de los HMA con los que se asocian y que son importantes en su adecuación. Esto puede aumentar las probabilidades de éxito de estos programas al utilizar especies adaptadas a las condiciones ambientales de regiones específicas del país.

Agradecimientos

Yuriana Martínez Orea, Diego Olivera, Oswaldo Núñez Castillo, Irene Sánchez Gallén y Eduardo Pérez García colaboraron en el trabajo de campo y de laboratorio. Mayra Gavito, Dora Trejo y Jorge Meave proporcionaron valiosos comentarios sobre una versión anterior del manuscrito. El estudio fue financiado por el proyecto PAPIIT IN221503 (Universidad Nacional Autónoma de México).

Literatura citada

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

Allen E.B., Rincón E., Allen M.F., Pérez-Jiménez A. y Huante P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **30**:261-274.

Almeida R.T. y Schenck N.C. 1990. A revision of the genus *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales). *Mycologia* **82**:703-714.

Anónimo. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.

Anónimo. 1984a. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.

Anónimo. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.

Boddington C.L. y Dodd J.C. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil* **218**:137-144.

Brundett M., Bougher N., Dell B., Grove T. y Malajczuk N. 1996. *Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research, Monograph, Canberra.

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

Carrillo-Sánchez L., Barredo-Pool F, Varela L., Arce-Montoya M., Orellana R. 1998. Estudio de la asociación micorrícica en tres especies de palmeras nativas de la

península de Yucatán. En: Zulueta R.R., Escalona M.A. y Trejo D. Eds. *Avances de la Investigación Micorrícica en México*, pp. 77-84, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Carrillo-Sánchez L., Varela L., y Orellana R. 2000. Variación estacional en la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares y en el porcentaje de colonización micorrícica de tres palmeras Yucatecas. En: Alarcón A. y Ferrera-Cerrato R. Eds. *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular*, pp. 39-45, Colegio de Postgraduados, Mundi Prensa, Montecillo, Estado de México.

Cui M. y Caldwell M.M. 1996. Facilitation of plant phosphate acquisition by arbuscular mycorrhizas from enriched soil patches. *New Phytologist* **133**:453-460.

Daniels B.A. y Skipper H.D. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck N.C. Ed. *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, pp. 29-35, American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.

Douds Jr D.D. y Johnson N.C. 2003. Contributions of arbuscular mycorrhizas to soil biological fertility. En: Abbott L.K. y Murphy D.V. Eds. *Soil Biological Fertility. A Key to Sustainable Land Use in Agriculture*, pp. 129-162, Kluwer, Dordrecht.

García E. 2004. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 5a ed., Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Gerdemann J.W. y Nicolson T.H. 1963. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* **46**:235- 244.

Guadarrama P. y Álvarez-Sánchez F.J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* **8**:267-270.

Haselwandter K. 2000. Soil micro-organisms, mycorrhiza, and restoration ecology. En: Urbanska K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. (eds.). *Restoration Ecology and Sustainable Development*. pp 65-80, Cambridge University Press, Cambridge.

Hernández-Cuevas L., Castillo S., Guadarrama-Chávez P., Martínez Y., Romero M.A. y Sánchez-Gallén I. 2003. *Hongos Micorrizógenos Arbusculares del Pedregal de San Ángel*. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Johnson N.C., Zak D.R., Tilman D. y Pfleger F.L. 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* **86**:349-358.

Lebrija-Trejos E.E. 2004. Secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico. Tesis de Maestría, Universidad de Wageningen, Wageningen, 68 pp.

Lebrija-Trejos, E.E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave. En prensa. Successional change and recovery rates in a secondary tropical dry forest. *Biotropica*.

Mathimaran N., Ruh R., Vullioud P., Frossard E. y Jansa J. 2005. *Glomus intraradices* dominates arbuscular mycorrhizal communities in a heavy textured agricultural soil. *Mycorrhiza* **16**:61-66.

Munyanziza E., Kehri H.K. y Bagyaraj D.J. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agro-ecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees. *Applied Soil Ecology* **6**:77-85.

Muthukumar T. y Udaiyan K. 2000. Arbuscular micorrizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. *Mycorrhiza* **9**:297-313.

Oehl F. y Sieverding E. 2004. *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany* **78**:72-82.

Oehl F., Sieverding E., Ineichen K., Mäder P., Boller T. y Wiemken A. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* **69**:2816-2824.

Pezzani F., Guevara R., Hernández-Cuevas L. y Montaña C. En prensa. Mycorrhizal interactions in Mapimí Biosphere Reserve: arbuscular mycorrhizal fungi associated with grasses from the Chihuahuan Desert. En: Montaña N., Camargo-Ricalde S.L., García-Sánchez R. y Monroy-Ata A. comps. *Arbuscular Mycorrhizae in Arid and Semiarid Environments*, Mundi Prensa, México, D.F.

Picone C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* **32**:734-750.

Ramírez-Gerardo M., Álvarez-Sánchez J., Guadarrama P. y Sánchez-Gallén I. 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **61**:15-20.

Smith S.E. y Read D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academia Press, San Diego.

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

van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. y Sanders I.R. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.

Varela L. y Trejo D. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*. *Número especial* **1**:39-51.

Walker, C. & Schüßler, A. 2004. Nomenclatural clarifications and new taxa in the Glomeromycota. *Mycological Research* **108**:981-982.

Wright D.P., Scholes J.D., Read D. y Rolfe S.A. 2005. European and African maize cultivars differ in their physiological and molecular responses to mycorrhizal infection. *New Phytologist* **167**:881-896.

Apéndice 1. Listado de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) encontradas en cultivo de maíz (**M**), vegetación secundaria (**VS**) y selva baja caducifolia (**SBC**) en la región de Nizanda, Oaxaca, México

Especie de HM	Sitio de estudio			Reporte en México
	M	V	SBC	
ARCHAEOSPORALES		X		Varela y Trejo (2001)*
APPENDICISPORACEAE				Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003)*
<i>Appendicispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. <i>et</i> N.C. Schenck) Spain, Oehl <i>et</i> Sieverd.				
DIVERSISPORALES				
ACAULOSPORACEAE				
<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer <i>et</i> Bloss	X	X	X	Varela y Trejo (2001) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>A. foveata</i> Trappe <i>et</i> Janos	X	X		Varela y Trejo (2001)
<i>A. laevis</i> Gerdemann <i>et</i> Trappe	X	X		Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>A. mellea</i> Spain <i>et</i> Schenck	X	X	X	Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003)
<i>A. morrowae</i> Spain <i>et</i> Schenck		X		Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>A. scrobiculata</i> Trappe				Ramírez-Gerardo <i>et al.</i> (1997) Carrillo <i>et al.</i> (1998), (2000) Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003)
ENTROPHOSPORACEAE				
<i>Entrophospora infrequens</i> (Hall) Ames <i>et</i> Schneider	X	X	X	Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
GIGASPORACEAE				
<i>Gigaspora decipiens</i> Hall <i>et</i> Abbott	X	X	X	Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. gigantea</i> Nicolson <i>et</i> Gerdemann		X	X	Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003)
<i>Scutellospora dipurpurascens</i> Morton <i>et</i> Koske		X		Varela y Trejo (2001)
<i>S. erythropha</i> (Koske <i>et</i> Walker) Walker <i>et</i> Sanders		X		Primer reporte en México
<i>S. pellucida</i> (Nicol. <i>et</i> Schenck) Walker <i>et</i> Sanders		X	X	Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003)
PACISPORACEAE				
<i>Pacispora scintillans</i> (S.L. Rose <i>et</i> Trappe) Sieverd. <i>et</i> Oehl <i>ex</i> C. Walker, Vetsberg <i>et</i> Schuessler		X		Primer reporte en México
GLOMERALES				
GLOMERACEAE				
<i>Glomus aggregatum</i> Schenck <i>et</i> Smith <i>emend.</i> Koske		X		Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. claroideum</i> Schenck <i>et</i> Smith	X	X	X	Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. clavisporem</i> (Trappe) Almeida <i>et</i> Schenck		X	X	Varela y Trejo (2001)**
<i>G. constrictum</i> Trappe	X			Varela y Trejo (2001) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. dussi</i> (Thaxter) Almeida <i>et</i> Schenck	X	X		Primer reporte en México
<i>G. fulvum</i> (Berk. <i>et</i> Broome) Trappe <i>et</i> Gerd.	X	X	X	Varela y Trejo (2001)
<i>G. geosporum</i> (Nicolson <i>et</i> Gerdemann) Walker	X	X	X	Carrillo <i>et al.</i> (1998), (2000) Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma <i>et</i> Olexia		X		Varela y Trejo (2001) Hernández-Cuevas <i>et al.</i> (2003) Pezzani <i>et al.</i> (en prensa)
<i>G. tenebrosum</i> (Thaxter) Berch	X	X	X	Varela y Trejo (2001)
<i>G. sinuosum</i> (Gerd. <i>et</i> Bakshi) Almeida <i>et</i> Schenck		X		Primer reporte en México
<i>G. verruculosum</i> Blaszkowski <i>et</i> Tadych		X		Primer reporte en México

*Especie citada como *Acaulospora appendicula*

**Especie citada como *Sclerocystis clavisporea*

CAPÍTULO III. PROPAGULES OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI IN A SECONDARY DRY FOREST OF OAXACA, MEXICO.

Patricia Guadarrama^{1*}, Silvia Castillo-Argüero¹, José A. Ramos-Zapata², Sara L. Camargo-Ricalde³ & Javier Álvarez-Sánchez¹. 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Biología Tropical* **56** (1): 269-277.

¹Depto. de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 México D. F. ²Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. A.P. 4-116, Itzimná, C.P. 97000. Mérida, Yucatán, México. ³Depto. Biología, Div. Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535, 09340 México D.F. *Corresponding author. Depto. de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 México D. F. Tel. (052) 55 56224835, Fax (052) 55 56224828; pgc@hp.fcencias.unam.mx

4615 words

Abstract: Plant cover loss due to changes in land use promotes a decrease in spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), viable mycelium and, therefore, in AMF colonization, this has an influence in community diversity and, as a consequence, in its recovery. With the aim to evaluate different AMF propagules, nine plots in a tropical dry forest with secondary vegetation were selected: 0, 1, 7, 10, 14, 18, 22, 25, and 27 years, since their abandonment in Nizanda, Oaxaca, Mexico. The secondary vegetation with different stages of development is a consequence of slash and burn agriculture, and posterior abandonment. Soil samples (six per plot) were collected and percentage of AMF field colonization, extraradical mycelium, viable spore density, infectivity and most probable number (MPN) of AMF propagules were quantified through a bioassay. Means for field colonization ranged between 40% and 70%, mean of total mycelium length was $15.7 \pm 1.88 \text{ mg}^{-1}$ dry soil, with significant differences between plots; however, more than 40% of extracted mycelium was not viable, between 60 and 456 spores in 100g of dry soil were recorded, but more than 64% showed some

kind of damage. Infectivity values fluctuated between 20% and 50%, while MPN showed a mean value of 85.42 ± 44.17 propagules (100g dry soil). We conclude that secondary communities generated by elimination of vegetation with agricultural purposes in a dry forest in Nizanda do not show elimination of propagules, probably as a consequence of the low input agriculture practices in this area, which may encourage natural regeneration.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), AMF field colonization, AMF spores density, most probable number (MPN), secondary vegetation, tropical dry forest.

INTRODUCTION

In Mexico, the dry forest corresponds to 60% of tropical vegetation and shows a high degree of deterioration due to an expansion in agriculture and cattle raising (Trejo and Dirzo 2000). The change in land use generates a loss in plant diversity, as well as in soil microorganisms (Duponois *et al.* 2001).

Among soil microorganisms community, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) form mutualistic associations with most of the plant species (Newsham *et al.* 1995) and have a functional diversity which influences several aspects at community level, related to an increase in productivity and plant diversity (van der Heijden *et al.* 1998a, Munkvold *et al.* 2004).

Propagules of AMF (free spores and sporocarps in soil, extraradical mycelium and colonized roots) establish a mycorrhizal association when they make contact with potential host species roots; propagules availability is influenced by environmental conditions (Guadarrama and Álvarez-Sánchez 1998), and its dynamics has been evaluated through estimation of abundance of spores in soil (Mangan *et al.* 2004), roots colonization (McGonigle and Miller 2000), extraradical mycelium length (Jasper *et al.* 1989a) and, total viable propagules (An *et al.* 1998).

On the other hand, vegetation removal also influences AMF propagules activity and availability (Brundrett and Abbott 1994, Kabir *et al.* 1999, Boddington and Dodd 2000 a, b) leading to a significant decrease in spores diversity, in the amount of viable mycelium and in colonization, as well as a loss in infectivity (Jasper *et al.* 1989b, Allen *et al.* 1998). Due to these changes the time required for the reestablishment of the original vegetation, as well as for diversity and productivity recovery will be longer (Cuenca *et al.* 1998, van der Heijden *et al.* 1998b).

In the Nizanda region, in the state of Oaxaca, Mexico, a heterogeneous landscape is observed and is characterized by secondary vegetation with different degrees of development as a consequence of slash and burn agricultural practices and posterior abandonment (Hernández X 1959). The land may be used for agriculture practice once or several times depending on particular characteristics of the site (*v.g.* slope and the location in relation to bodies of water), which might affect the AMF propagules, as well as the vegetation recovery, however, these dynamics has not yet been evaluated in Nizanda.

It is important to consider different types of AMF propagules to evaluate soil potential inoculum since focusing on only one type can give less reliable results; spores, for example, are produced in some species as result of environmental stress (McGee *et al.* 1997, Allen *et al.* 1998), as a consequence, high abundance of spores does not correlate to high root colonization or host benefit (Douds and Miller 1999); also, high root colonization does not imply a higher effectiveness (Clapperton and Reid 1992). To evaluate soil potential inoculum in secondary vegetation with different degrees of development in Nizanda, we have analyzed the AMF propagules (colonized roots, mycelium length, live spores, infectivity and infective propagules) and their densities in plots of different ages.

MATERIAL AND METHODS

Study site: Nizanda is located at 16°39'N and 95°00'W, in Oaxaca state, Mexico, and has an approximated area of 90 km² (Pérez-García and Meave 2006). Secondary vegetation in this region was originated from a tropical dry forest subjected to traditional agricultural practices of slash-burn with a posterior abandonment. The climate is Aw₀(w)igw” (García 1988) with 25°C of mean temperature and 1,000 mm of mean annual precipitation. Rains occur with a marked seasonality, therefore there are two seasons easily observed, the dry season, between November and April, and the rainy season, from May to October (SSP 1984a, b). Rocks from the Mesozoic are dominant, particularly metamorphic groups (schists), and limestone rocks from the inferior Cretaceous, the predominant soil types in the region are lithosols and, as secondary soils, haplic phaeozems and eutric regosols (SPP 1981). *Mimosa acantholoba* (Humb. & Bonpl. ex Willd) Poir. (Leguminosae) is the dominant species in this secondary vegetation (Lebrija 2004).

Soil sampling: Nine plots of 900 m² each with secondary vegetation were established in a 2 km² area of dry forest that has been used for agricultural practices with a subsequent abandonment. Each plot showed different ages since abandonment: one plot with zero years (sown and abandoned in the year of this study) and plots with 1, 7, 10, 14, 18, 22, 25, 27 years of abandonment. At the end of the rainy season (October 2004), six soil samples of 2 kg each were collected, from the first 15 cm of soil depth, cleaning the surface from litter, and then samples were dried at room temperature.

Field colonization: Fine living roots (less than 2 mm in diameter) were separated from each soil sample, washed with tap water and stained according to Phillips and Hayman (1970) method. Permanent slides were elaborated and mycorrhizal colonization was quantified as stated by McGonigle *et al.* (1990) method.

Extraradical mycelium: Six 5 g sub-samples from each soil sample were weighed, roots and rocks were removed and the AMF mycelium was separated according to Miller and Jastrow (1992) and Brundrett *et al.* (1994) techniques, mycelium was isolated from three sub-samples and stained with trypan blue, and the rest of them with tetrazolium in order to quantify total mycelium length and viable mycelium length respectively, using a modification of Tennants' method (Miller and Jastrow 1992, Brundrett *et al.* 1994).

Spore density: A 100 g soil sub-sample was taken from each collected soil sample to isolate spores by the wet-decanting (Gerderman and Nicolson 1963) and flotation in gradients of sucrose method (Daniels and Skipper 1982, modified by Brundrett *et al.* 1996). Isolated spores were observed with a stereoscopic microscope, their viability was estimated, considering their turgidity, color and damage, counting was carried out taking into account alive, dead and total spores. We express density based on 100 g dry soil.

Infectivity and MPN: Two greenhouse bioassays were carried out (25°C and 80% moisture), the first one to estimate infectivity and the second one to evaluate the most probable number of infective propagules (MPN). For this, remnant soil from each

plot was homogenized and a compound sample was obtained, and then passed through a 2 mm sieve.

To measure infectivity, 250 g of soil from each plot were used in 300 g capacity pot, with five replicates and *Sorghum vulgare* L. seedlings as trap plants, which were previously germinated in a sterile substrate, according to Jasper *et al.* (1991). Each pot was watered daily and after six weeks, seedlings were harvested, roots were stained according to Phillips and Hayman (1970) method, and from each individual, permanent slides were elaborated for quantifying total colonization percentage (McGonigle *et al.* 1990).

To know the infective propagules number, the most probable number of infective propagules (MPN) bioassay was carried out (Porter 1979), using a four-fold soil dilution series, with five replicates and seven dilutions and an undiluted soil. *S. vulgare* was used as trap plant. Plants were watered everyday and after six weeks each plant was harvested. Roots were trypan blue stained according to Phillips and Hayman method (1970), and placed on permanent slides with PVLG (polivinilic alcohol-lactic acid-glycerine), to observe root colonization with help of a microscope.

Statistical analyses: Data of field colonization, infectivity and live mycelium length were analyzed with one way ANOVA test. Abandonment time of plots was the factor, after testing for data normality, while spores viability was analyzed with a Kruskal-Wallis non parametric test (Zar 1999). The number of infective propagules (MPN) was analyzed with a likelihood test (Sprott 2000).

RESULTS

Percentages for AMF root field colonization were found to be between 40 and 69% in most plots, this value was smaller in the plot with 14 years of abandonment (29%), nevertheless the ANOVA did not show significant differences ($p > 0.05$) (Table 1).

Mean of total mycelium length was 15.7 ± 1.88 m g⁻¹ dry soil, nevertheless we found that only 40% of the mycelium was viable. With respect to the viable mycelium, length value was higher in the plot with 1 year of abandonment (8.57 ± 0.468 m g⁻¹ dry soil) and the lowest value corresponded to the plot abandoned for 25 years (2.96 ± 9.661

m g⁻¹ dry soil). The ANOVA test carried out showed significant differences only between these plots ($p < 0.05$) (Figure 1).

Between 60 and 456 spores were found in 100 g of dry soil, in 22 and 27 year old plots, but more than 64% showed some kind of damage, ANOVA test did not show significant differences ($p > 0.05$). For alive spores, plots with 18 and 22 years of abandonment showed between 16 and 18 spores (100 g dry soil), while the highest value of 110 spores corresponded to the 27 years old plot. Kruskal-Wallis non parametric test showed significant differences for this variable ($H = 25.384$, $g.l. 14$, $p < 0.05$) (Table 1).

On the other hand, estimated infectivity values in the bioassay were found to be close to 20% in the 25 and 27 years old plots, this value increased to 50% in the 18 years old plot. ANOVA test showed significant differences ($p < 0.001$), 18 years old plot was different from the other ones except from the 1 year old abandonment plot, while this one was different to the 7 and the 25 years old plots (Figure 2).

In relation to the number of viable propagules detected with the MPN method, a total mean of 85.42 ± 44.17 (100 g dry soil) was found, the lowest value was found in the plot with 27 years of abandonment (4) and the highest propagules number (421) was estimated in the plot abandoned for 18 years. Likelihood test showed five groups, where the 18 and the 27 years old plots differed most from the rest of the plots (Table 1).

DISCUSSION

The results showed the presence of AMF propagules in all plots, however there was not a clear relationship between the dynamics of AMF propagules and the time of abandonment of plots. Similar results have been previously reported in a tropical rain forest (Zangaro *et al.* 2000) and in a semi-evergreen tropical forest (Ramos-Zapata *et al.* 2006).

Presence of infective AMF propagules is important in the regeneration of vegetation since it offers benefits to the plants that support colonization, which depends on the inoculum type (spores, hyphae, colonized roots) and their density (McGee *et al.* 1997) that remains viable after disturbance. Boddington and Dodd (2000a) have pointed out that soil disturbance caused by agricultural activities has a direct effect on the availability of propagules, since richness and spore density are reduced, as well as the AMF extraradical mycelium length. In contrast, in this study we found that the

traditional agricultural practices in Nizanda do not reduce the AMF soil inoculum potential.

Spore density in this study is not related to the abandonment age of the sites which coincides with the study reported by Ingham and Wilson (1999) and contrasts with data obtained by Zangaro *et al.* (2000). They reported a value 50 times higher for the number of spores in soils from sites under recuperation when compared to forest soil; which depends on the plant species that established on abandoned sites in the former AMF community and on the edaphic conditions. It is important to mention that in our study only those spores that have the appearance to be viable are reported, since it is more important to consider only spores that may be able to promote mycorrhiza formation, which is not taken into account in other reports. Less than 50% of the quantified spores in our study were found to be viable in the abandoned plots.

In recently abandoned plots, with minor plant cover, AMF root field colonization was higher, which can be related to light intensity, as has been suggested by Gamage *et al.* (2004), who have studied the response of several species of *Syzygium* (Myrtaceae) to this variable and have found a high AMF root colonization when light amount was increased, suggesting that photosynthetic activity increases with a higher light intensity and, in consequence, the available carbohydrates for AMF development; in addition to the formation of lateral roots that increase the area for AMF entry points. However, we did not find significant differences between plots; similar results have been reported by Richter *et al.* (2002), who did not find differences in the AMF field root colonization percentages when compared with the results obtained between agricultural abandonment sites and grasslands.

Perturbation created by agricultural practices breaks the extraradical mycelium in smaller units which may be rising up infection units, but as time goes by, a reduction of their infectivity occurs (Boddington and Douds 2000b), this effect can be caused by soil compaction (Drew *et al.* 2003). In this study, more than 40% of the extraradical mycelium was found not to be viable, promoting a decrease in AMF infectivity. On the other hand, the infectivity bioassay indicated low percentages of AMF root colonization in soils from plots with longer times of abandonment, which is interpreted as a reduced number of infectivity propagules in those sites.

Extraradical mycelium density determines the phosphorous uptake from soil, but efficiency depends on hyphae distribution and on the fungi species, in particular the highest efficiency of *Acaulospora* on *Glomus* and on *Scutellospora* has been proved

(Jackobsen *et al.* 1992). Species identified in these plots (Guadarrama *et al.* 2007) indicated a higher dominance of *Glomus* species than of *Acaulospora*, although it is necessary to know the species composition in each plot to have a clear picture of AMF succession dynamics.

Inoculum potential decreases in the successional process, and propagule density in abandonment sites tends to increase to the point where it then decreases while plant recolonization process continues (Richter *et al.* 2002, Zangaro *et al.* 2000). In early stages of succession, Zangaro *et al.* (2000) found a higher number of spores and of inoculum potential in a tropical rain forest, due to the fact that pioneer species are dominant in these stages, and they are very efficient in AMF multiplication, which favors new seedling recruiting. On the contrary, plant species from later stages in succession are less dependent on AMF, they are weak multipliers and this is reflected in a low number of propagules in the forest soil. Ramos-Zapata *et al.* (2006) reported a higher number of propagules in a cornfield abandoned for 10 years originated from semi-evergreen tropical forest, when compared with natural surrounding vegetation, which could indicate that in latter successional stages the adequate host species are absent.

Results obtained in this study coincide with those reported by Zangaro *et al.* (2000) and Ramos-Zapata *et al.* (2006), since the number of propagules is low in recently abandoned plots, until reaching the highest values in the 18 years old plot, and afterwards it decreases, and in the plots with the longest period of abandonment, the smallest number of propagules was detected. Richter *et al.* (2002) mentioned that the soil inoculum potential does not depend only in the abandonment age, but also in the vegetation involved in the process of recolonization and on the persistent AMF species that are capable of reproducing themselves and colonizing new hosts through spores and hyphae fragments (Hart and Reader 2004). This is the reason why data analysis should involve the former AMF identity and their probable effect on seedling establishment and development.

In this study, different sources of propagules were measured in order to obtain a complete vision of their response to disturbance. Apparently the slash-burn agricultural practices applied in Nizanda do not cause a drastic disturbance on the AMF community. There probably is a rapid arrival of potential hosts during the first years of abandonment and, in consequence, the propagule density is high due to the incorporation of plants, as weed species, which stimulate the production of propagules (Jordan *et al.* 2000). We

conclude that traditional slash-burn agricultural practices (low input agriculture) in Nizanda's tropical dry forest does not eliminate AMF propagules and in consequence does not affect their dynamics which may support the natural plant community regeneration.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Liliana Lara and Dora Trejo for helping in mycelium isolation techniques, Laura Hernández for assessing in spore viability and Yuriana Martínez, Diego Olivera, Oswaldo Núñez, Irene Sánchez-Gallén, Audra Paterson and Eduardo Pérez for technical assistance. This research was supported by DGAPA-IN221503.

RESUMEN

La remoción de la vegetación por cambios de uso de suelo promueve una disminución en la diversidad de esporas, micelio viable y por lo tanto de la colonización de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), lo cual repercute en la diversidad de la comunidad y como consecuencia en su regeneración. Con el objeto de evaluar a los diferentes propágulos de HMA se seleccionaron nueve parcelas con vegetación secundaria con diferentes edades de abandono: 0, 1, 7, 10, 14, 18, 22, 25, 27 años, en la región de Nizanda, Oaxaca, México. La vegetación secundaria con diferentes grados de desarrollo es consecuencia de prácticas agrícolas de roza-tumba-quema y su posterior abandono. Se colectaron muestras de suelo (seis por parcela) y se cuantificó la colonización de campo, el micelio extrarradical, la densidad de esporas viables, así como la infectividad y el número más probable de propágulos infectivos (NMP). Los promedios de la colonización de campo fue de 40 a 70%, el promedio de la longitud del micelio total fue de $15.7 \pm 1.88 \text{ mg}^{-1}$ suelo seco con diferencias significativas entre parcelas, pero más del 40% del micelio extraído no fue viable, se encontraron entre 60 y 456 esporas en 100g de suelo pero más del 64% presentaron algún tipo de daño. Los valores de infectividad se encontraron entre 20% y 50%, mientras que el NMP presentó un promedio de 85.42 ± 44.17 (100g de suelo seco). Nosotros concluimos que las comunidades secundarias generadas por la eliminación de la vegetación con fines agrícolas en la selva baja caducifolia en Nizanda no presentan la eliminación de propágulos probablemente por el bajo impacto de la agricultura, lo cual indica que la regeneración natural es posible.

Palabras clave: hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), colonización de campo, densidad de esporas, número más probable, vegetación secundaria, selva tropical caducifolia.

REFERENCES

- Allen, E.B., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jiménez & P. Huante. 1998. Disturbance and Seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30:261-274.
- An, Z-Q., B.Z. Guo & J.W. Hendrix. 1998. Viability of soilborne spores of Glomalean mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 30:1133-1136.
- Boddington, C.L. & J.C. Dodd. 2000a. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil* 218:137-144.
- Boddington, C.L. & J.C. Dodd. 2000b. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant and Soil* 218:145-157.
- Brundrett, M.C. & L.K. Abbott. 1994. Mycorrhizal fungal Propagules in the Jarrah forest. I Seasonal study of inoculum levels. *New Phytol.* 127:539-546.
- Brundrett, M., L. Melville & L. Peterson. 1994. *Practical Methods in Mycorrhiza Research*. Mycologue Publications. Ontario Canada. 161p.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove & N. Malajczuk. 1996. *Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture*. ACIAR Monograph, Canberra. 374p.
- Clapperton, M.J. & D.M. Reid. 1992. A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density. *New Phytol.* 120:227-234.
- Cuenca, G., Z. de Andrade & G. Escalante. 1998. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical land. *Biol. Fert. Soil* 26:107-111.
- Daniels, B.A. & H.D. Skipper. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil, p. 29-35. *In* N.C. Schenck (ed.). *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota, USA.
- Douds, D.D. & P.D.Jr. Miller. 1999. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agr. Ecosyst. Environ.* 74:77-93.
- Drew, E.A., R.S. Murray, S.E. Smith & I. Jakobsen. 2003. Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore sizes. *Plant and Soil* 251:105-114.
- Duponnois, R., C. Plenchette, J. Thioulouse & P. Cadet. 2001. The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spores communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Appl. Soil Ecol.* 17:239-251.

- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Cuarta edición, Editado por la autora, México D.F.
- Gamage, H.K., B.M.P. Singhakumara & M.S. Ashton. 2004. Effects of Light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth in tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *J. Trop. Ecol.* 20:525-534.
- Gerdemann, J.W. & T.H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 46:235-244.
- Guadarrama, P. & F.J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8:267-270.
- Guadarrama, P., S.L. Camargo-Ricalde, L. Hernández-Cuevas & S. Castillo Argüero. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Bol. Soc. Bot. México* 81: 133-139.
- Hart, M. & R.J. Reader. 2004. Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* 45: 97-111.
- Hernández, X. E. 1959. La agricultura, p. 3-57. *In* Beltrán E. (ed.). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. IMRN, México, D.F.
- Ingham, E.R. & M.V. Wilson. 1999. The mycorrhizal colonization of six wetland plant species at sites differing in land use history. *Mycorrhiza* 9: 233-235.
- Jakobsen, I., L.K. Abbott & A.D. Robson. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol.* 120:371-380.
- Jasper, D.A., L.K. Abbott & A.D. Robson. 1989a. Hyphae of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. *New Phytol.* 112:101-107.
- Jasper, D.A., L.K. Abbott & A.D. Robson. 1989b. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 112:93-99.
- Jasper, D.A., L.K. Abbott & A.D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytol.* 118:471-476.

- Jordan, N.R., J. Zhang & S. Huerd. 2000. Arbuscular-mycorrhizal fungi: potencial roles in weed management. *Weed Res.* 40:397-410.
- Kabir, Z., I.P. O'Halloran & C. Hamel. 1999. Combined effects of soil disturbance and fallowing on plant and fungal component of mycorrhizal corn (*Zea mays* L.). *Soil Biol. Biochem.* 31:301-314.
- Lebrija, T.E.E. 2004. Secondary Sucesion in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico. AV 2004-07, FEM 80328. Master Thesis, Wageningen University, Netherlands.
- Mangan, S.A., A.H. Eom, G.H. Adler, J.B. Yavitt & E.A. Herre. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141:687-700.
- McGonigle, T.C. & M.H. Miller. 2000. The inconsistent effect of soil disturbance on colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi: a test of the inoculum density hypothesis. *Appl. Soil Ecol.* 14:147-155.
- McGonigle, T.P., M.H. Miller, D.G. Evans, G.L. Fairchild & J.A. Swan. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytol.* 115: 495-501.
- McGee, P.A., G.S. Pattinson, R.A. Heath, C.A. Newman & S.J. Allen. 1997. Survival of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in soils in Eastern Australia used to grow cotton. *New Phytol.* 135:773-780.
- Miller, R.M. & J.D. Jastrow. 1992. Extraradical hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a chronosequence of prairie restoration, p. 171-176. *In* Read D.J., D.H. Lewis, A.H. Fitter & I.J. Alexander (eds.). *Mycorrhizas in ecosystems*. C.A.B. International, Wallingford.
- Munkvold, L., R. Kjølner, M. Vestberg, S. Rosendahl & I. Jakobsen. 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 164:357-364.
- Newsham, K.K., A.H. Fitter & A.R. Watkinson. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends Ecol. Evolut.* 10:407-411.
- Pérez-García, E.A. & J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *J. Biogeogr.* 33:438-447.
- Phillips, J.M. & D.S. Hayman. 1970. Improved procedures for cleaning roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 55:158-161.

- Porter, W.M. 1979. The "Most Probable Number" Method for Enumerating Infective Propagules of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Soil. *Aust. J. Soil Res.* 17:515-519.
- Ramos-Zapata, J.A., R. Orellana & E.B. Allen. 2006. Establishment of *Desmoncus orthacanthos* Martius (Aracaceae): effect of inoculation with arbuscular mycorrhizae. *Rev. Biol. Trop.* 54:65-72.
- Richter, B.S., R.L. Tiller & J.C. Stutz. 2002. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal propagules and colonization from abandoned agricultural fields and semiarid grasslands in riparian floodplains. *Appl. Soil Ecol.* 20:227-238.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. México, D.F. 223 pp.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1984a. Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre. Juchitán E15-10 D15-1, Escala 1:250,000. México, D.F.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1984b. Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94:133-142.
- van der Heijden, M.G.A., T. Boller, A. Wiemken & I.R. Sanders. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79:2082-2091.
- van der Heijden, M.G.A., J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I.R. Sanders. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69-72.
- Sprott, D.A. 2000. Statistical inference in Science. Springer-Verlag. New York, USA.
- Zar, J. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zangaro, W., V.L.R. Bononi & S.B. Truffen. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *J Trop. Ecol.* 16: 603-622.

TABLE 1.

Mean values (\pm SE) of field root colonization (%), viable spores and infective propagules of soils from abandoned field in the tropical dry forest in Nizanda, Oaxaca. Values in same column followed with same letter are not significantly different.

Time of abandonment (years)	Field root colonization (%)	Viable spores (100g dry soil)	Infective propagules (100g dry soil)
0	44.7 \pm 4.3	34.0 \pm 3.2	37 ^{bcd}
1	47.0 \pm 8.1	29.1 \pm 6.0	14 ^{de}
7	56.3 \pm 4.4	18.1 \pm 2.8	33 ^{cd}
10	47.3 \pm 11.9	35.5 \pm 3.8	19 ^d
14	29.3 \pm 5.3	28.0 \pm 9.0	35 ^{cd}
18	51.6 \pm 4.09	19.1 \pm 16.0	421 ^a
22	39.7 \pm 9.3	34.0 \pm 10.1	62 ^{bc}
25	53.7 \pm 11.3	25.1 \pm 8.5	144 ^{ab}
27	69.3 \pm 10.1	23.4 \pm 3.6	4 ^e

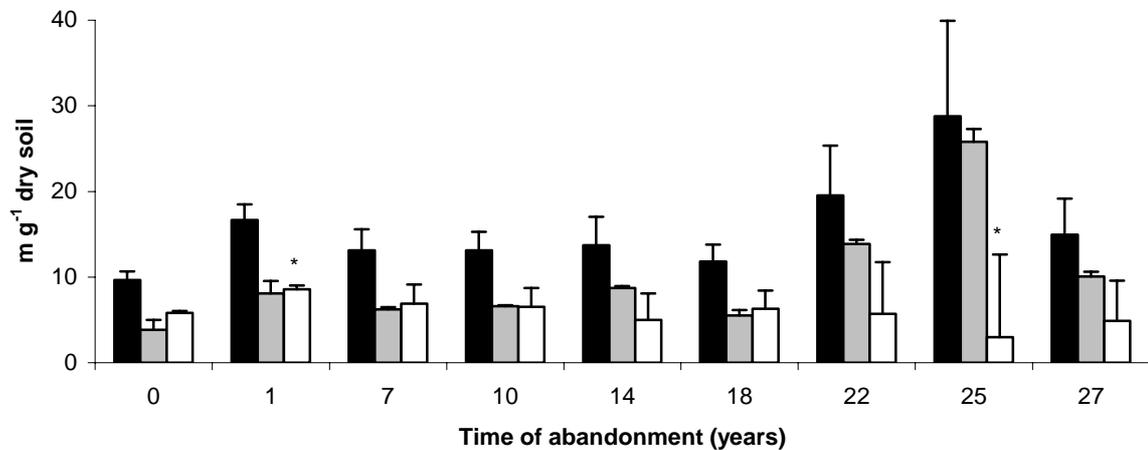


Fig. 1. Mean length of external mycorrhizal hyphae (\pm SE) from soil samples from abandoned plots in the tropical dry forest in Nizanda, Oaxaca. Full bars = total, gray bars = dead, empty bars = alive. Bars marked with (*) differ from each other at $P < 0.05$ ($n = 21$).

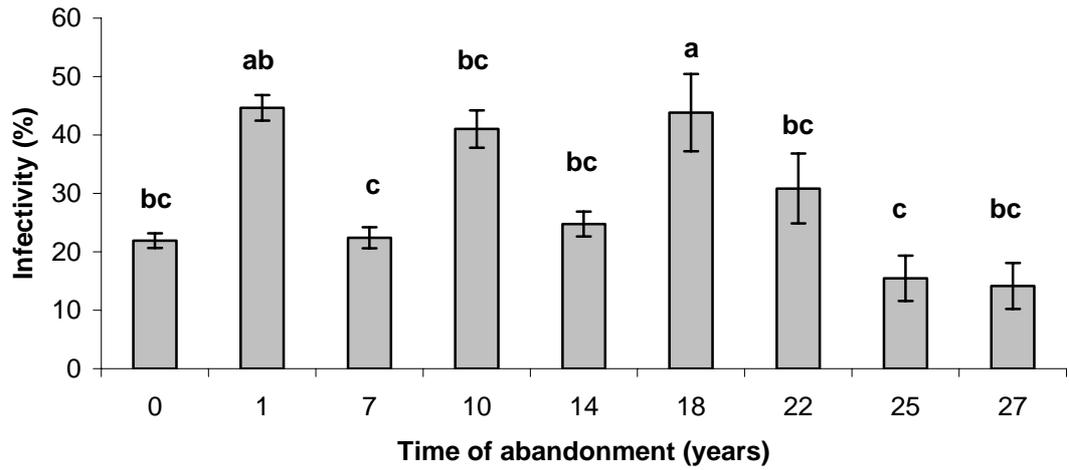


Fig. 2. Mean infectivity (\pm SE) of soils from abandoned plots in the tropical dry forest in Nizanda, Oaxaca. Bars marked with same letters do not differ from each other at $P < 0.05$ ($n = 21$).

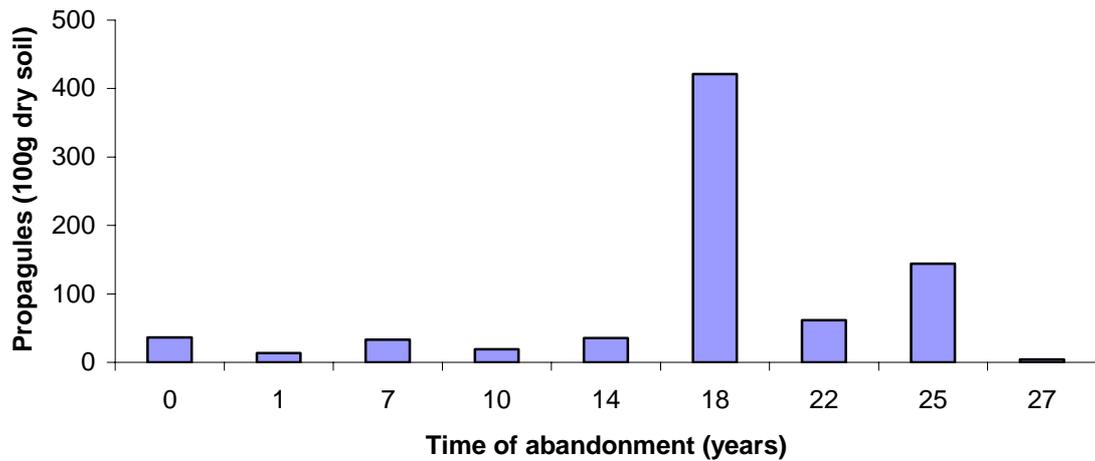


Fig. 3. Infective propagules in 100g dry soil from abandoned plots in the tropical dry forest in Nizanda, Oaxaca.

CAPÍTULO IV. DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN COMUNIDADES SECUNDARIAS DE SELVA BAJA CADUCIFOLIA, OAXACA, MÉXICO

Resumen. Para determinar la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), se analizó la riqueza, la composición, la abundancia relativa, la densidad, la dominancia y la diversidad de esporas durante las estaciones de lluvia y la seca en diez parcelas con vegetación secundaria originadas a partir del sistema agrícola de roza-tumba-quema que presentaban diferentes edades de abandono y una parcela con vegetación de selva baja caducifolia (SBC). Las parcelas se agruparon en tres diferentes estadios sucesionales: estadio temprano (parcelas con 0, 1, 3 y 5 años de abandono), intermedio (parcelas de 10, 11, 16 y 23 años) y tardío (parcelas de 36 y 40 años y SBC). Se tomaron tres muestras de suelo al azar en cada parcela durante las estaciones de lluvias y sequía, se aislaron las esporas, se identificaron y cuantificaron; en invernadero se montaron macetas de propagación para corroborar la identidad de las especies y se realizó el ensayo de número más probable para obtener el número de propágulos infectivos de cada parcela. Se realizaron ANDEVAS considerando como factores el estadio de desarrollo de la vegetación (temprano, intermedio y tardío) y la estación (lluvias y sequía), y como las variables de respuesta la riqueza y densidad de esporas, el índice de diversidad Shannon-Weiner y la densidad de propágulos infectivos. Se reportan 25 especies de HMA pertenecientes a cinco familias y siete géneros. En el estadio temprano se aislaron en promedio 35.4 ± 2.2 esporas, en el intermedio 21.7 ± 2.5 y en el tardío 61.1 ± 33.1 en 50g de suelo seco sin diferencias significativas entre los estadios. La mayor riqueza de especies se encontró en el estadio temprano (22 especies), seguido del intermedio y del tardío con 19 y 18 especies respectivamente, con diferencias significativas entre estadios. El índice de diversidad mayor se presentó en el estadio temprano (1.22 ± 0.08), mientras que fueron significativamente más bajos en los estadios intermedio (0.86 ± 0.084) y tardío (0.91 ± 0.11). El número de propágulos infectivos no presentó diferencias significativas. Los resultados obtenidos con este estudio muestran que la riqueza y diversidad de esporas disminuyen con el tiempo de recuperación de las parcelas, mientras que los propágulos infectivos permanecen sin cambios a lo largo del tiempo, lo cual puede ser determinante de la regeneración de la selva baja caducifolia.

Palabras clave. composición de hongos, estacionalidad, propágulos infectivos, vegetación secundaria, regeneración

Introducción

La vegetación en el trópico seco mexicano es reiteradamente afectada por actividades agrícolas, dando lugar a un paisaje heterogéneo de vegetación secundaria con diferentes grados de desarrollo. Los cambios provocados en las condiciones microambientales, como consecuencia de la pérdida de cobertura vegetal, ocasionan una mayor intensidad lumínica y sequía del suelo (Dunphy *et al.* 2000), afectando de manera directa a los microorganismos del suelo. En el caso de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) hay una disminución de su biomasa (van der Wal *et al.* 2006) y de la densidad de esporas (Li *et al.* 2007) lo que afecta el proceso de regeneración de la vegetación (Allen *et al.* 2003). Los HMA al colonizar las raíces de las plantas favorecen su sobrevivencia y competitividad por la alta capacidad de exploración de sus hifas (Allen y Allen 1984, Guadarrama *et al.* 2004), mejorando el estado nutricional del hospedero como resultado del aumento en la superficie de absorción de nutrientes y agua (Bago *et al.* 1998; Joner *et al.* 2000), aspectos aún no evaluados en las selvas bajas caducifolias.

Los HMA incrementan la diversidad y productividad vegetal (van der Heijden *et al.* 1998), debido a su papel multifuncional (Burleigh *et al.* 2002); al nivel edáfico actúan como reguladores de la microbiota (Wamberg *et al.* 2003), de la estructura física (Wright y Upadhyaya 1996, 1998) y de las propiedades químicas (Bago y Azcón-Aguilar 1997, Piniór *et al.* 1999); al nivel de la planta hospedera aumentan la eficiencia en la captura de nutrientes y agua incrementando la biomasa (McGonigle *et al.* 2003) y la producción de estructuras reproductivas (Brundrett y Kendrick 1988), lo que a su vez repercute al nivel de comunidad incrementando la abundancia y riqueza de las especies vegetales evitando de esta forma la dominancia de una sola especie (Klironomos 2002).

Los HMA presentes en el trópico seco podrían responder a la disponibilidad de agua y a la eliminación de la cobertura vegetal. Estas comunidades presentan una estacionalidad marcada en la disponibilidad de agua que impacta la fenología de las plantas hospederas, lo cual puede observarse en la variación de los niveles de colonización radicular y en la abundancia de esporas (Bajwa *et al.* 2001, Oliveira y Oliveira 2005, Adriano-Anaya *et al.* 2006). La eliminación de la cobertura vegetal para crear campos de cultivo afecta negativamente a los HMA disminuyendo el número de

propágulos (v.g esporas, raíces colonizadas y micelio externo), su diversidad (Adriano-Anaya *et al.* 2006) y la infectividad micorrícica (Aziz *et al.* 1995; McGee *et al.* 1997).

La región de Nizanda, Oaxaca ubicada en el trópico seco de México, se caracteriza por una alta heterogeneidad topográfica que crea un paisaje muy complejo, donde la vegetación principal es la selva baja caducifolia (SBC) con variantes en estructura y composición, así como pequeñas áreas de vegetación secundaria con diferentes edades de abandono (Pérez-García *et al.* 2001). La agricultura se practica generalmente en zonas menores a una hectárea, en las que se tala la SBC, en la estación seca se quema la vegetación que fue cortada y al inicio de la estación lluviosa se siembra maíz y algunas especies de menor importancia como calabaza, sandía, melón y ajonjolí. En la región no se utilizan fertilizantes y principalmente se utiliza estaca (azadón) para aflojar la tierra; aunque en algunos sitios se usa yunta. Posterior a la cosecha, se abandonan algunos sitios, pero se conservan en uso los ubicados en sitios planos y cerca de los ríos (obs. pers.).

En las áreas agrícolas recientemente abandonadas, la composición de los HMA y su diversidad funcional pueden influir en la velocidad de regeneración. Considerando que el tiempo de desarrollo de la vegetación secundaria y la estacionalidad en la disponibilidad de agua influyen en la composición de la comunidad de HMA, este trabajo tuvo como objetivo analizar los cambios estacionales en la riqueza, la abundancia relativa, la diversidad y la dominancia de esporas de HMA, así como la variación de los propágulos infectivos en tres estadios de desarrollo de la vegetación (temprano, intermedio y tardío) en la región de Nizanda, Oaxaca, México.

Materiales y métodos

Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la región de Nizanda, Oaxaca, México (16°39'N y 95°00'O). El clima es cálido seco $Aw_0(w)igw''$ (García 1988), con una temperatura promedio de 25°C y una precipitación promedio anual de 1000 mm. Las lluvias se presentan con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una estación seca (noviembre-abril) y una de lluvias (mayo-octubre) (SPP 1984a,b). Los tipos de suelo predominantes en la región son litosoles, feozems háplicos y regosoles éutricos (SPP 1981). La vegetación secundaria está dominada por *Mimosa acantholoba*, *Melochia*

tomentosa, *Senna holwayana* y *Mimosa tenuiflora*, mientras que *Justicia caudata* es la más abundante en la comunidad de selva baja caducifolia natural (Lebrija 2004).

Sitios de estudio

Se seleccionaron 11 parcelas de 900 m² (30 × 30 m) (Cuadro 1), diez con vegetación secundaria originadas a partir del sistema agrícola de roza-tumba-quema que presentaban diferentes edades de abandono y una parcela con vegetación de selva baja caducifolia (SBC). Las edades de abandono de las parcelas se establecieron con base en entrevistas con los dueños y se corroboraron con un estudio dendrocronológico (para estos datos y para el análisis de vegetación ver Lebrija *en preparación*).

Las parcelas se agruparon en tres estadios sucesionales diferentes basados en la edad de abandono y en la composición florística. Estadio temprano (parcelas con 0, 1, 3 y 5 años de abandono) donde el arbusto *Melochia tomentosa* presenta una alta abundancia relativa (AR=5-22%), la parcela con cero años fue sembrada y abandonada el mismo año de realización de la colecta. Estadio intermedio (parcelas de 10, 11, 16 y 23 años) con alta abundancia del árbol *Mimosa acantholoba*. var. *eurycarpa* (AR=21-38%). Estadio tardío (parcelas de 36 y 40 años y selva primaria (SBC) con especies presentes exclusivamente en esas parcelas: *Pilosocereos collinsi* (AR=1-2%) y *Mimosa goldmanii* (AR=1-2%); la parcela de SBC se incluyó debido a que presenta una composición vegetal similar a las parcelas de 36 y 40 años (Lebrija *en prep.*).

Muestreo de suelo

En cada una de las parcelas se colectaron al azar tres muestras de suelo de 2 kg, de los 15 cm superiores de suelo, eliminando el material vegetal reconocible (hojas y tallos). El suelo colectado se empleó para separar e identificar las esporas y para estimar el número de propágulos infectivos de HMA. Las colectas se realizaron en la estación lluviosa (octubre de 2004) y al final de la época seca, que en este año en particular (2005) se extendió hasta el mes de mayo.

Aislamiento de esporas de HMA

De cada muestra de suelo se pesaron 50 g que fueron utilizados para aislar las esporas por el método de tamizado húmedo (Gerdemann y Nicolson 1963) y flotación en gradientes de sacarosa (Daniels y Skipper 1982, modificado por Brundett *et al.* 1996). Además, de cada muestra de suelo, se pesaron 50 g adicionales y se colocaron en un

horno a 80°C por 24 horas para obtener el peso seco de cada muestra y de esa forma reportar el número de esporas obtenidas en 50 g de suelo seco. Este procedimiento se realizó por triplicado para cada parcela y por cada época de muestreo.

Establecimiento de cultivos trampa

De cada muestra de suelo se pesaron 300 g que se colocaron en macetas (tres réplicas por parcela en cada época, total 66 macetas) a las que se les sembraron semillas de sorgo (*Sorghum vulgare* L.) como planta trampa para estimular la producción de esporas; estas macetas se distribuyeron al azar en un invernadero (25°C y 80% de humedad ambiental). Después de seis meses, se extrajeron las esporas, como se indicó en el apartado anterior y se realizaron preparaciones permanentes para corroborar la identidad de las especies de HMA.

Identificación de esporas

Las esporas aisladas de las muestras de campo y de las macetas de propagación se montaron en preparaciones permanentes pareadas, una con alcohol polivinílico-ácido láctico-glicerina (PVLG) y la otra con PVLG mas solución de Melzer, se etiquetaron y se colocaron a secar a temperatura ambiente por 24 horas (Koske y Tessier 1983, Brundrett *et al.* 1996). Las esporas en PVLG + Melzer fueron “aplastadas” (crushed) para abrirlas y observar los estratos de sus paredes y la reacción con Melzer. Se compararon las muestras de campo con las obtenidas en las macetas de propagación para corroborar la identidad de las especies encontradas en las muestras de campo.

Las preparaciones se observaron con un microscopio óptico con Contraste de Interferencia de Nomarski (CIN) (Zeiss Optiphot), con reglilla micrométrica ocular y acoplado con un equipo de digitalización de imágenes (Image Pro-Plus). Las esporas se midieron, se cuantificaron, y se observó su consistencia, arreglo y ornamentación, así como la reacción con Melzer de los estratos de la pared de las esporas. La determinación de las especies se realizó con descripciones publicadas de las especies de los diferentes géneros y la información del International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (http://invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy). Las preparaciones se depositaron en el herbario de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (TLXM).

Propágulos infectivos

En un invernadero con condiciones controladas de temperatura y humedad (25°C y 80% de humedad ambiental) se llevó a cabo el bioensayo del número más probable de propágulos infectivos (NMP) (Porter 1979). Se utilizaron muestras compuestas obtenidas a través de la homogenización de 100 g de suelo seco a temperatura ambiente de las tres replicas tomadas de cada parcela, esto se realizó para las dos temporadas de muestreo (seca y lluvias). El suelo fue tamizado (2 mm de apertura) y se realizaron una serie de diluciones (4^{-0} a 4^{-7}) con suelo pasteurizado por arrastre de vapor, con 5 réplicas por cada dilución. De cada una de las diluciones se colocaron 50 g en macetas de 300 g de capacidad, las cuales contenían 200 g de suelo pasteurizado, se colocó una capa adicional de 50 g de suelo pasteurizado sobre la dilución y las macetas se distribuyeron dentro de una estructura de malla de 1000 micras de apertura para evitar contaminación. La planta hospedera empleada fue sorgo (*Sorghum vulgare*) germinado sobre un sustrato estéril en cajas de Petri. Las plantas fueron regadas diariamente y seis semanas después cada plántula fue cosechada, las raíces colectadas y teñidas con azul de tripan según la técnica de Phillips y Hayman (1970). Se realizaron preparaciones permanentes con PVLG y se observaron los puntos de colonización en un microscopio óptico, anotando presencia-ausencia de colonización. El número más probable de propágulos infectivos fue calculado con la fórmula de Fisher y Yates (1970).

Análisis de datos

La estructura de la comunidad de HMA se definió con base en la riqueza, composición, densidad y diversidad de esporas, presentes en cada parcela de estudio. La riqueza (S) de especies se especificó como el número de especies por parcela y la densidad de esporas (D) se expresó como el número de esporas presentes en 50 g de suelo seco. Estas variables fueron comparadas por época de muestreo (seca y lluvias) y por estadio de desarrollo de la vegetación (temprana, intermedia y tardía) a través de una prueba de ANDEVA de dos vías considerando a las tres muestras obtenidas de cada parcela como variable anidada dentro de la parcela, este análisis se realizó después de comprobar la normalidad en la distribución de los datos (Zar 1999). Con el número de esporas de cada especie se obtuvieron la abundancia relativa y los índices de diversidad y de equitabilidad de Shannon-Wiener por parcela y por época (Magurran 1988), para posteriormente, compararlos entre fecha de muestreo (inicio y finales de lluvias) y

estadio de desarrollo de la vegetación (temprana, intermedia y tardía) a través de una prueba de ANDEVA de dos vías ($P=0.05$) (Magurran 1988, Zar 1999), donde las tres muestras de cada parcela fueron consideradas como variable anidada dentro de la parcela.

Se obtuvo el índice de dominancia de Berger-Parker (Magurran 1988). La similitud entre estadios de desarrollo de la vegetación se obtuvo a partir de un análisis cualitativo de similitud con el índice de Jaccard (presencia-ausencia de especies), con el programa NTSYSpc 2.11 (Applied Biostatistics, Inc. 2000-2005).

El número de propágulos infectivos se obtuvo como el número de propágulos en 50 g de suelo seco para cada parcela y se analizó con un ANDEVA de dos vías, siendo la época y la edad de abandono los factores principales de variación.

Resultados

Composición de especies de HMA

En las 11 parcelas estudiadas se documentaron 25 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pertenecientes a cinco familias y siete géneros (Cuadro 2). La familia Glomaceae aportó 11 especies de la riqueza global (44%), seguida de Acaulosporaceae (28%) y Gigasporaceae (20%), con 7 y 5 especies respectivamente, mientras que las familias Archaesporaceae y Pacisporaceae contribuyeron con el 4% (una especie cada una). Las especies *Acaulospora scrobiculata*, *A. mellea*, *Glomus claroideum*, *G. geosporum*, *G. tenebrosus* y *Gigaspora decipiens* estuvieron presentes en los tres estadios de desarrollo de la vegetación durante las épocas de sequía y lluvias. *G. dussy* solo se encontró en el estadio temprano en ambas épocas.

Con relación a las especies de HMA que responden a la disponibilidad de agua, se encontró que *G. agregatum* y *Scutellospora erythropha* únicamente estuvieron presentes en la época de lluvias, para el estadio intermedio y temprano respectivamente. Exclusivamente en la época seca se encontraron presentes las especies *G. constrictum* (estadio temprano), *G. pansihalos* y *Gigaspora gigantea* (ambas en los estadios intermedio y tardío).

Densidad de esporas, riqueza y dominancia de HMA

En el estadio temprano se aislaron en promedio 35.4 ± 2.2 esporas, en el intermedio 21.7 ± 2.55 y en el tardío 61.1 ± 33.1 en 50 g de suelo seco. El ANDEVA realizado entre estadios de desarrollo de la vegetación y épocas no mostró diferencias significativas (P

> 0.05). La mayor riqueza de especies se encontró en el estadio temprano (22 especies), seguido del intermedio y el tardío con 19 y 18 especies respectivamente. El ANDEVA mostró diferencias significativas entre estadios pero no entre épocas, siendo el estadio temprano el que presentó diferencia significativamente estadística con los otros estadios. El índice de diversidad mayor se presentó en el estadio temprano (1.22 ± 0.08), mientras que fueron significativamente más bajos en los estadios intermedio (0.86 ± 0.08) y tardío (0.91 ± 0.11) y no presentó diferencias significativas entre las épocas (Figura 1).

En la temporada seca *G. geosporum* fue la especie más abundante en los estadios de desarrollo temprano y tardío (38.1% y 58.8% respectivamente), mientras que en el intermedio la mayor abundancia correspondió a *A. mellea* (32.3%) y *A. scrobiculata* (20.9%). En las lluvias se presentaron *G. claroideum* (31.1%), *A. scrobiculata* (37.2%) y *Gi. decipiens* (82.3%) como las especies más abundantes en los estadios temprano, intermedio y tardío, respectivamente. Cabe destacar que *Gi. decipiens* fue la especie más abundante con 606 esporas extraídas en 50 g de suelo fresco en la época de lluvias en el estadio tardío, lo que repercutió en el mayor valor del índice de dominancia Berger-Parker (0.82), seguido de 0.58 encontrado en el estadio tardío durante la época seca (144 esporas de *G. geosporum* en 50 g de suelo fresco). De las especies de HMA reportadas en este estudio, 12 presentaron una sola espora en las muestras de suelo de los diferentes estadios y épocas de muestreo, lo que repercutió en menos de 1% de abundancia relativa (Cuadro 2).

Propágulos infectivos

Se encontraron en la etapa temprana (62 ± 26), en la intermedia (34 ± 10) y en la tardía (35 ± 17) propágulos infectivos en 50 g de suelo seco sin diferencias significativas entre estadios. En relación a la estacionalidad, en la época de lluvias se encontraron en el estadio temprano (13 ± 6), en el intermedio (29 ± 16) y en el tardío (44 ± 39), durante la época seca los valores mayores de propágulos se presentaron en los estadios temprano (95 ± 30) e intermedio (40 ± 13), mientras que el estadio tardío tuvo el valor más bajo (26 ± 8) sin diferencias significativas.

Discusión

En este estudio, el análisis de la composición y diversidad de especies de HMA se realizó a través de la extracción de esporas de muestras de suelo de campo y su

multiplicación por medio de macetas de propagación para su posterior identificación por caracteres morfológicos fue utilizada debido a que en poco tiempo es posible contar con resultados sin necesidad de insumos costosos. Hoy en día es apoyada por autores como Oehl *et al.* (2004, 2005) y Li *et al.* (2007) debido a la aproximación que nos da en estudios que pretenden determinar la dinámica de los HMA en comunidades naturales, como es el caso de este estudio.

En comunidades vegetales en recuperación se ha observado una variación en la dominancia de algunos géneros de HMA, ya que éstos presentan diferentes estrategias de colonización. El género *Glomus* ha sido señalado por su incidencia en zonas agrícolas con una alta intensidad de manejo del suelo (Mathimaran *et al.* 2005). En particular, *G. aggregatum* es una especie reportada en sitios recientemente abandonados, pero que al avanzar el proceso sucesional su abundancia disminuye (Johnson *et al.* 1991). Ello contrasta con lo observado en este trabajo, ya que *G. aggregatum* sólo se presentó en el estadio intermedio. Las especies *G. constrictum*, *G. dussy* y *Sc. erythropa* se encontraron únicamente en el estadio temprano, mientras que las especies *G. geosporum* y *G. tenebrosum* se encontraron en los tres estadios de la vegetación analizados, lo cual concuerda en el caso particular de *G. geosporum* con el reporte de Oehl *et al.* (2003) quienes determinan a *G. geosporum* como especie generalista en parcelas agrícolas y pastizales. Con respecto a *Acaulospora foveata*, esta ha sido reportada en pastizales tropicales producto de la conversión de la selva a campos agrícolas en Neguev, Costa Rica (Picone 2000). En nuestro estudio, *A. foveata* se encontró en el estadio temprano y en el intermedio, lo que concuerda con este reporte.

Se encontró mayor riqueza de especies en el estadio temprano, lo cual puede deberse a que estos sitios fueron cultivados con métodos artesanales sin el uso de fertilizantes ni maquinarias lo cual permite la permanencia de las poblaciones de HMA nativas, ya que el efecto negativo de las prácticas agrícolas se ha relacionado con la aplicación de fertilizantes (Mc Gonigle y Miller 2000, Daniell *et al.* 2001), con la remoción de la vegetación que disminuye el número de propágulos infectivos y con el uso de maquinaria que rompe la red de hifas del suelo (Aziz *et al.* 1995, Helgason *et al.* 1998). Es importante señalar, que nuestros resultados contrastan con lo reportado por Li *et al.* (2007) quienes mencionan que las especies de HMA producen una mayor cantidad de esporas en sitios con seis años de abandono (lo que en este caso está representado por el estadio intermedio), lo cual refuerza la hipótesis de que el manejo agrícola empleado en la zona de estudio es de bajo impacto para la comunidad de HMA.

Con relación a la diversidad de esporas de HMA, encontramos los índices de diversidad Shannon-Wiener mayores en los estadíos temprano e intermedio con diferencias significativas sobre el estadío tardío. Oehl *et al.* (2003) señalan que un cambio drástico en la diversidad de HMA está relacionado con el uso intensivo del suelo. En el caso de la región de Nizanda los resultados obtenidos señalan que el tipo de manejo agrícola utilizado no afecta la diversidad fúngica del suelo. Por su parte, Li *et al.* (2007) al analizar la diversidad de sitios cultivados, abandonados y no perturbados en una región árida de China encuentran los valores más altos de diversidad en sitios cultivados y lo atribuye a una mayor esporulación debido a que encuentran mayor número de especies de HMA en sus raíces, lo cual podría también ocurrir en esta zona de estudio, pero sería necesario realizar estudios más detallados para determinar, no sólo a través de las esporas sino con técnicas moleculares, la comunidad fúngica en su conjunto.

Las variables analizadas en este estudio incluyendo la abundancia, la riqueza y la diversidad de esporas, no mostraron diferencias significativas en relación con la estacionalidad. Esto lo podemos atribuir a múltiples factores externos, tal como lo señala Adriano-Anaya *et al.* (2006) al analizar plantas del mismo estadío fenológico y encontrar efectos independientes del manejo agrícola y de los factores ambientales sobre los HMA. En el caso particular de la región de Nizanda podemos mencionar como variables involucradas a la heterogeneidad ambiental (Pérez-García *et al.* 2001) y el tipo de inóculo presente en el momento de la toma de muestras, ya que cada especie de HMA tiene una estrategia particular para colonizar nuevos hospederos (Klironomos y Hart 2002). Debido a lo cual, en este estudio también se consideraron a los propágulos infectivos en su conjunto, pero los resultados obtenidos tampoco presentaron cambios significativos relacionados con la estacionalidad.

Se encontró una fluctuación muy grande en el número de propágulos infectivos en las parcelas de estudio con valores entre 2 y 151 propágulos infectivos en 50 g de suelo seco, lo cual indica que no sólo el tiempo de abandono y la estacionalidad determinan la producción de propágulos, sino que existen otros factores bióticos y abióticos. Wang *et al.* (2008) señala que las diferencias entre la densidad de propágulos infectivos que encuentra en campos de cultivo con el mismo tipo de suelo, en la Provincia de Shisuan, China, están relacionados con las especies cultivadas. En el caso de los propágulos de los HMA se ha observado que las esporas germinan inducidas por cambios en la temperatura, humedad y pH, fósforo disponible (P), junto con la actividad

microbiana del suelo que puede remover inhibidores o producir compuestos estimuladores de la germinación (Koske y Gemma 1992, Smith y Read 1997), así como por la presencia de exudados de las plantas hospedadoras (Gogala 1991, Giovannetti *et al.* 1993). Con relación a raíces colonizadas, se ha encontrado mayor colonización en plántulas de especies pioneras (Siqueira *et al.* 1998), cuestiones que no abordamos en este estudio.

Con este trabajo se demuestra que el análisis de la comunidad de HMA debe ser abordada considerando a los diferentes propágulos que la conforman, ya que la riqueza y diversidad de esporas disminuyen con el tiempo de recuperación de las parcelas abandonadas en la región de Nizanda, mientras que la abundancia de esporas y de propágulos infectivos permanecen sin cambios a lo largo del tiempo, lo que implica la permanencia constante de HMA, y ello puede ser determinante de la regeneración de la selva baja caducifolia.

Agradecimientos Agradecemos a Yuriana Martínez, Diego Olivera y Eduardo Pérez for por su ayuda en el campo y laboratorio. Esta investigación contó con el apoyo de DGAPA-IN221503.

Literatura citada

- Adriano-Anaya ML, Solis-Dominguez F, Gavito-Pardo ME, Salvador-Figueroa M (2006) Agronomical and environmental factors influence root colonization, sporulation and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi at a specific phenological stage of Banana trees. *J Agronomy* 5:11-15.
- Allen EB, Allen MF (1984) Competition between plants of different sucesional stages: mycorrhizae as regulators. *Can J Bot* 62:2625-2629.
- Allen EB, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and late- seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecol Appl* 13:1701-1717.
- Applied Biostatistics Inc. (2000-2005) NTSYSpc, versión 2.1. New York, USA
- Aziz T, Sylvia DM, Doren RF (1995) Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. *Ecol Appl* 5:776-784.
- Bajwa R, Yaqoob A, Javaid A (2001) Seasonal variation in VAM in wetland plants. *Pakistan J Biol Sciences* 4:464-470.

- Bago B, Azcón-Aguilar C (1997) Changes in the rhizospheric pH induced by arbuscular mycorrhiza formation in onion (*Allium cepa* L.). *Z. Pflanzenernähr Bodenk* 160:333-336.
- Bago B, Azcón-Aguilar C, Piché Y (1998) Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 139:375-388.
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. ACIAR Monograph, Canberra.
- Brundrett M, Kendrick B (1988) The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Can J Bot* 66:1153-1173.
- Burleigh SH, Cavagnaro T, Jackobsen I (2002) Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition. *J Exp Bot* 53:1593-1601.
- Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (2001) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing arable crops. *Microbiol Ecol* 36:203-209.
- Daniels BA, Skipper HD (1982) Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil, p. 29-35. In N.C. Schenck (ed.). *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota, USA.
- Dunphy BK, Murphy PG, Lugo AE (2000) The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forest: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Trop Ecol* 41:161-167.
- Fisher RA, Yates F (1970) *Statistical tables for biological, agricultural and medical research*. 6a. Ed. Hafner Publ. Comp. Davie, Connecticut.
- García E (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Cuarta edición, Editado por la autora, México D.F.
- Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans Brit Myc Soc* 46:235-244.
- Giovannetti M, Sbrana C, Avio L, Citernesi AS, Logi C (1993) Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytol* 125:587-593.

- Guadarrama P, Álvarez-Sánchez J, Briones O (2004) Seedling growth of two pioneer tropical species in competition: the role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica* 138: 113-121.
- Gogala N (1991) Regulation of mycorrhizal infection by hormonal factors produced by hosts and fungi. *Experientia* 47:311-400.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394:431.
- Johnson NC, Pfleger FL, Crookston RK, Simmons SR, Copeland PJ (1991) Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytol* 117:657-663
- Joner EJ, van Aarle IM, Vosatka M (2000) Phosphatase activity of extra-radical arbuscular mycorrhizal hyphae: A review. *Plant Soil* 226: 199–210.
- Klironomos JN (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417:67-70.
- Klironomos JN, Hart MM (2002) Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12:181-184.
- Koske RE, Gemma JN (1992) Fungal Reactions to Plant Prior to Mycorrhizal Formation. En: *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant Fungal Process*. Allen MF (ed.). Chapman and Hall, Nueva York.
- Koske RE, Tessier B (1983) A convenient, permanent slide mounting medium. *Mycol Soc Am Newsletter* 34:59.
- Lebrija TEE (2004) Secondary Sucesión in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico. AV 2004-07, FEM 80328. Tesis de maestría, Universidad de Wageningen, Holanda
- Li L-F, Li T, Zhao Z-W (2007) Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza* 17:655–665.
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press. 192 p.
- Mathimaran N, Ruh R, Vulllioud P, Frossard E, Jansa J (2005) *Glomus intraradices* dominates arbuscular mycorrhizal communities in a heavy textured agricultural soil. *Mycorrhiza* 16:61-66

- McGee PA, Pattinson GS, Heath RA, Newman CA, Allen SJ (1997) Survival of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in soils in Eastern Australia used to grow cotton. *New Phytol.* 135:773-780
- McGonigle TC, Miller MH (2000) The inconsistent effect of soil disturbance on colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi: a test of the inoculum density hypothesis. *Appl Soil Ecol* 14:147-155.
- McGonigle TP, Yano K, Shinhama T (2003) Mycorrhizal phosphorus enhancement of plants in undisturbed soil differs from phosphorus uptake stimulation by arbuscular mycorrhizae over non-mycorrhizal controls. *Biol Fertil Soils* 37:268–273
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Boller T, Wiemken A (2003) Impact of Land Use Intensity on the Species Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Agroecosystems of Central Europe. *Appl Environ Microbiol* 69:2816–2824
- Oehl F, Sieverding E, Mäder P, Dubois D, Ineichen K, Boller T, Wiemken A (2004) Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of, arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138:574–583.
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Ris EA, Boller T, Wiemken A (2005) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytol* 165:273–283.
- Oliveira NA, Oliveira LA (2005) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in plants of *Theobroma grandiflorum* Schum and *Paullinia cupana* Mart. of an agroforestry system in Central Amazonia, Amazonas State, Brazil. *Brazilian J Mycobiol* 36:262-270.
- Pérez-García EA, Meave J, Gallardo C (2001) Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Bot Mex* 56:19-88
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improve procedures for cleaning roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans Brit Myc Soc* 55:158-161.
- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32:734-750.
- Piniór A, Wyss U, Piché Y, Vierheilig H (1999) Plants colonized by AM fungi regulate further root colonization by AM fungi through altered root exudation. *Can J Bot* 77:891-897.

- Porter WM (1979) The “Most Probable Number” Method for Enumerating Infective Propagules of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Soil. *Aust J Soil Res* 17:515-519.
- Siqueira JO, Carbone MA, Curi N, da Silva SC, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecol Manag* 107: 241-252.
- Smith S.E. y D.J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, San Diego.
- SPP [Secretaría de Programación y Presupuesto] (1981) *Atlas Nacional del Medio Físico*. México, D.F. 223 pp.
- SPP (1984a) Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre. Juchitán E15-10 D15-1, Escala 1:250,000. México, D.F.
- SPP (1984b) Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. México, D.F.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69-72.
- van der Wal A, van Veena JA, Smanta W, Boschkerb HTS, Bloemc J, Kardola P, van der Puttena WH, de Boera W (2006) Fungal biomass development in a chronosequence of land abandonment. *Soil Biol Biochem* 38:51–60.
- Wamberg C, Soren C, Jakobsen I (2003) Interaction between foliar-feeding insects, mycorrhizal fungi, and rhizosphere protozoa on pea plants . *Pedobiologia* 47:281-287.
- Wang Y. Y., Vestberg M., Walker C., Hurme T., Zhang X., Lindström K. 2008. Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza* 18:59–68.
- Wright SF, Upadhyaya A (1996) Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Science* 161:575–586.
- Wright SF, Upadhyaya A (1998) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198:97–107.
- Zar J (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.

Cuadro 1. Características de las parcelas agrícolas utilizadas en este estudio.

Estadio sucesional *	Tiempo de abandono (años)	Herramientas utilizadas	Tiempo de uso (años)	Altitud (m)	Pendiente (grados)	LOCALIZACION
Temprano	0	estaca	1	110	14	N 16°83'959'' – O 95°0'581''
Temprano	1	estaca	1	109	15	N 16°38'989'' – O 95°0'577''
Temprano	3	estaca	1	103	7	N 16°39'397'' – O 94°59'831''
Temprano	5	estaca	1	130	22.5	N 16°39'450'' – O 94°0'196''
Intermedio	10	estaca	1	116	28.5	N 16°39'388'' – O 95°0'508''
Intermedio	11	estaca	1	156	22	N 16°39'252'' – O 95°0'377''
Intermedio	16	yunta	45	106	4.5	N 16°39'249'' – O 94°59'598''
Intermedio	23	yunta	20	73	8	N 16°38'486'' – O 95°0'620''
Tardío	36	estaca	1	180	16	N 16°39'222'' – O 95°0'233''
Tardío	40	yunta	18	111	1-8	N 16°38'677'' – O 95°0'273''
Tardío	SBC	-	-	105	30	N 16°38'624'' – O 95°0'193''

Cuadro 2. Abundancia relativa, densidad, riqueza, índice de diversidad y de dominancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares y propágulos infectivos en parcelas que representan tres estadios de desarrollo de la vegetación (temprano, intermedio y tardío) en dos épocas (seca y lluviosa) en la región de Nizanda Oaxaca.

**Sclerocystis* = *Glomus*

Especies	SECA			LLUVIOSA		
	Temprano	Intermedio	Tardío	Temprano	Intermedio	Tardío
Acaulosporaceae						
Acaulospora foveata	0.25	-	-	3.03	0.38	-
A. scrobiculata	8.08	20.89	2.44	9.11	37.20	1.63
A. laevis	4.54	-	-	3.73	-	1.76
A. mellea	8.33	32.33	8.97	2.57	1.16	0.13
A. delicada	0.50	-	-	-	-	0.13

A. morrowae	-	0.99	-	3.03	-	-
Entrophospora infrequens	-	2.48	4.08	0.93	1.16	0.40
Archaeosporaceae						
Archaeospora leptoticha	2.02	-	-	2.57	-	0.13
Glomaceae						
Glomus aggregatum	-	-	-	-	0.38	-
G. geosporum	38.13	15.92	58.77	12.14	26.35	8.42
G. constrictum	0.25	-	-	-	-	-
G. claroideum	22.72	1.99	2.85	31.07	6.97	2.30
G. pansihalos	-	2.48	0.81	-	-	-
G. tenebrosum	0.25	0.49	9.38	2.10	2.32	0.27
G. microaggregatum	-	-	1.63	2.80	14.34	-
G. fulvum	6.31	3.48	-	10.74	-	2.03
G. dussy*	0.50	-	-	0.46	-	-
G. clavispota*	0.25	-	0.40	0.70	2.32	-
G. sinuosum*	-	0.49	-	0.46	-	-
Pacisporaceae						
Pacispora scintillans	0.25	-	-	-	0.38	0.13
Gigasporaceae						
Gi. gigantea	-	2.48	4.89	-	-	-
Gi. decipiens	5.55	13.43	0.40	12.85	6.58	82.33
Scutellopora. pellucida	2.02	0.49	4.89	0.93	-	0.27
Sc. dipurpurascens	-	1.99	0.40	0.23	0.38	-
Sc. erythropha	-	-	-	0.46	-	-
Número promedio de esporas (±E.E.) (50 g suelo seco)	33.72±7.05	19.15±6.46	27.97±4.15	38.14±10.51	24.26±6.24	94.18±76.17
Riqueza	16	14	13	19	13	13
Índice de diversidad Shannon-Wiener	1.07±0.11	0.77±0.14	0.97±0.12	1.37±0.11	0.94±0.08	0.83±0.19
Índice de dominancia Berger- Parker	0.38	0.32	0.58	0.31	0.37	0.82
Propágulos infectivos ± (50 g suelo seco)	95.16±29.30	40.15±12.81	26.35±8.29	12.55±5.75	28.61±15.68	43.82±38.71

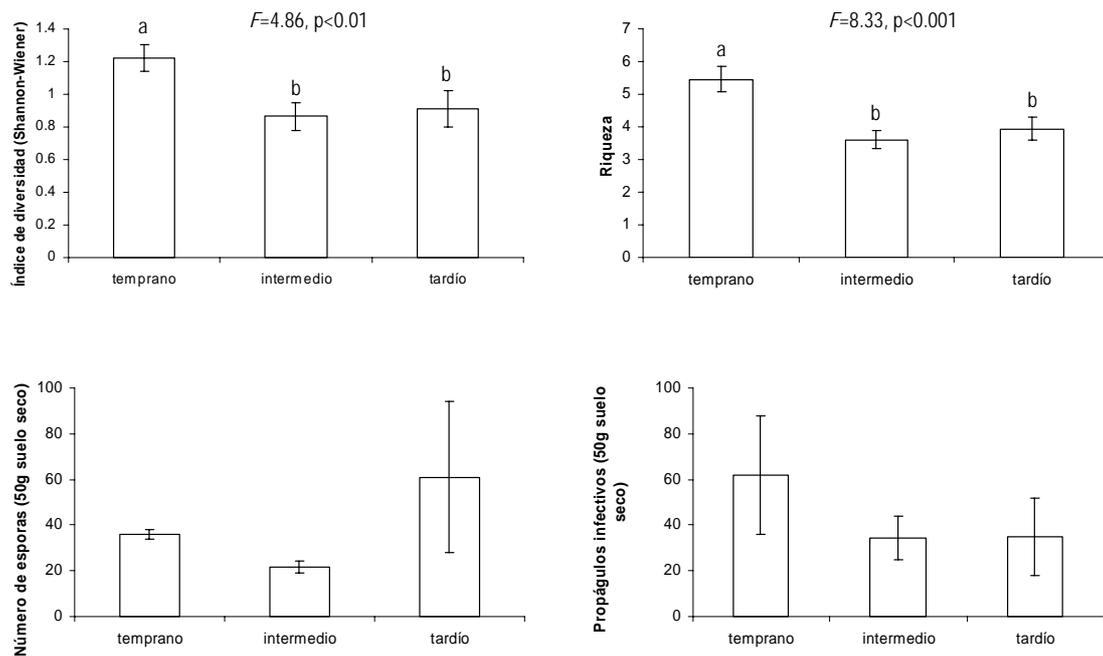


Figura 1. Índice de diversidad promedio (\pm E.E.), riqueza promedio (\pm E.E.), número de esporas promedio (\pm E.E.) y propágulos infectivos promedio (\pm E.E.) de hongos micorrizógenos arbusculares presentes en vegetación de selva baja caducifolia en diferentes estadios de desarrollo en la región de Nizanda, Oaxaca. La letra diferente señala diferencias significativas con una comparación múltiple de medias (Tukey HSD).

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En este trabajo se planteó la necesidad de estimar la riqueza de especies de HMA presentes en las diferentes parcelas de estudio, para comprender y describir la comunidad de HMA en vegetación secundaria resultante del abandono de campos agrícolas. Se determinó la identidad de 24 especies de HMA lo cual contrasta con lo reportado por Muthukumar y Udaiyan (2000) quienes señalan que la actividad agrícola disminuye la riqueza de estos hongos.

La parcela recientemente cultivada (cero años) y el sitio de vegetación natural de selva baja caducifolia (SBC) presentaron valores similares de riqueza. Los géneros *Glomus* y *Acaulospora* estuvieron presentes en las parcelas recientemente abandonadas y en la vegetación de SBC, lo que indica que son especies con una alta tolerancia a la perturbación, como ya ha sido mencionado por Boddington y Dodd (2000 a). *Gigaspora gigantea*, por otra parte, se encontró únicamente en parcelas con mayor tiempo de abandono y en la SBC, lo que sugiere que es una especie poco tolerante a los disturbios, hecho apoyado por Burrows y Pflieger (2002), quienes señalan que al aumentar la diversidad vegetal aumenta la producción de las esporas de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*.

Una vez que se determinó la riqueza de especies de HMA, en las diferentes parcelas de vegetación secundaria y SBC, se estimó el número de propágulos infectivos de HMA (esporas, esporocarpos, hifas y raíces colonizadas) capaces de promover la micorrización de las especies vegetales, para comprender el comportamiento de la comunidad de HMA y relacionarla con la edad de las parcelas de vegetación secundaria. Los resultados señalan que el número de propágulos infectivos presenta cambios en relación con el tiempo de abandono de las parcelas de estudio.

Las parcelas recientemente abandonadas presentaron menor cantidad de propágulos, incrementándose hasta alcanzar su mayor valor en parcelas con 18 años de abandono, sin embargo a partir de esta parcela el número de propágulos disminuyó inversamente proporcional con respecto al tiempo de abandono detectándose en la parcela con mayor tiempo de abandono el menor número de propágulos, lo que coincide con lo reportado por Zangaro *et al.* (2000) y Ramos-Zapata *et al.* (2006). Zangaro *et al.* (2000) encontraron un mayor potencial de inóculo en las etapas iniciales de la sucesión, debido a que en las primeras etapas sucesionales dominan especies pioneras las cuales son muy eficientes en la multiplicación de los HMA, favoreciendo

así el reclutamiento de nuevas plántulas; por su parte, Ramos-Zapata *et al.* (2006) reportan, en campos de maíz de 10 años de abandono, mayor número de propágulos comparado con la selva mediana subcaducifolia que la rodea, lo que podría indicar que en las etapas sucesionales tardías no se presentan los hospederos adecuados.

En relación a la densidad de esporas, ésta no se relaciona con la edad de abandono, lo cual ya ha sido reportado previamente Ingham y Wilson (1999), mientras que contrasta con lo señalado por Zangaro *et al.* (2000) quienes reportan valores de hasta 50 veces mayor en suelos de sitios en recuperación comparados con los detectados en suelos de selva; lo que depende de las especies que se establecen en los sitios abandonados, la comunidad de HMA existente y las condiciones edáficas presentes. Es importante mencionar que en este trabajo más del 50% de las esporas presentes en las parcelas abandonadas no eran viables, lo cual no se considera en otros reportes.

La colonización micorrícica en raíces de campo fue mayor en las parcelas con menor tiempo de abandono y menor cobertura vegetal, lo cual ha sido relacionado con la intensidad lumínica por Gamage *et al.* (2004) quienes estudiaron la respuesta de varias especies del género *Syzygium* (Myrtaceae) a esta variable y encontraron mayor colonización en condiciones de alta intensidad lumínica, como resultado de un incremento en la actividad fotosintética, y por lo tanto, un aumento de los carbohidratos disponibles para los HMA. Estos resultados, sin embargo, contrastan con lo reportado por Richter *et al.* (2002), quienes no encuentran diferencias en los valores de colonización entre sitios agrícolas abandonados y pastizales.

Por otra parte, el ensayo de infectividad en invernadero, mostró que los menores porcentajes de colonización fueron provocados por suelos de las parcelas con mayor tiempo de abandono, lo que indicaría que existe un número reducido de propágulos infectivos en esos sitios. Más del 40% del micelio extrarradical no fue viable, lo que repercute en la baja infectividad, la perturbación creada por las prácticas agrícolas rompe el micelio extrarradical en unidades más pequeñas, incrementando así las unidades de infección, pero a lo largo del tiempo se reduce su infectividad (Boddington y Dodd 2000 b) lo cual puede ser resultado de la compactación del suelo (Drew *et al.* 2003).

En la SBC se presentó una baja densidad de esporas, lo que concuerda con lo reportado por Zhi-Wei *et al.* (2001) en vegetación natural tropical comparada con vegetación secundaria, por lo tanto es probable que en estos sitios de estudio las esporas no sean los principales

propágulos de dispersión como ya ha sido demostrado por Johnson *et al.* (1991) en campos agrícolas abandonados, por lo que es necesario evaluar los diferentes propágulos presentes.

La diversidad de HMA presente en los sitios de estudio es de gran importancia para explicar el funcionamiento de la comunidad, ya que como ha sido demostrado por van der Hiejden *et al.* (1998 a y b), en los sitios con mayor diversidad de HMA se realiza una mejor explotación de los recursos. En este sentido, se encontraron valores similares de abundancia y diversidad de HMA en las épocas de muestreo (lluviosa y seca). Lo cual revela que en los sitios de estudio no hubo efectos negativos por la baja disponibilidad de agua sobre la comunidad de HMA, hecho que puede relacionarse también con la presencia de macroagregados que evitan la descomposición de raíces e hifas; además de conservar agua durante la época seca del año en ambientes estacionales (García-Oliva y Tapia 2001), lo que no ha sido estudiado en esta región.

CONCLUSIONES

En este estudio se evaluaron diferentes fuentes de propágulos para obtener una visión completa del comportamiento de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) ante la perturbación, al parecer, las prácticas de roza-tumba-quema aplicadas en la región de Nizanda no causan una perturbación drástica en la comunidad de HMA. Se presenta, probablemente, una alternancia de hospederos durante la cual en los primeros años de abandono la densidad de propágulos es elevada debido a la incorporación de plantas arvenses las cuales estimulan la producción de propágulos. La marcada estacionalidad en la región de Nizanda no es un factor determinante de los cambios en abundancia y composición de la comunidad de HMA, debido a que la heterogeneidad a la que están sujetos estos organismos enmascaran la importancia que pudiera tener la disponibilidad de agua sobre la producción de propágulos.

Por lo anterior, se concluye que en las comunidades secundarias originadas de la tala con fines agrícolas en la selva baja caducifolia, no se eliminan los propágulos debido al bajo impacto de la agricultura. Con esto se demuestra que un uso del suelo con bajo impacto o intensidad no afecta a los HMA.

Este tipo de estudios son básicos para conocer, en un principio, la diversidad de HMA presentes en México, y posteriormente para poder llevar a cabo programas de restauración ambiental con especies nativas, no sólo vegetales, sino de los HMA con los que se asocian y que son importantes en su supervivencia. Esto puede aumentar las probabilidades de éxito de estos programas al utilizar especies adaptadas a las condiciones ambientales de regiones específicas del país.

LITERATURA CONSULTADA

- Boddington, C.L. y J.C. Dodd. 2000 a. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil* **218**:137-144.
- Boddington, C.L. y J.C. Dodd. 2000 b. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant and Soil* **218**:145-157.
- Burrows R.L. y F.L. Pflieger. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany* **80**:120-130.
- Drew E.A., R.S. Murray, S.E. Smith y I. Jakobsen. 2003. Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore sizes. *Plant and Soil* **251**:105-114.
- Gamage H.K., B.M.P. Singhakumara y M.S. Ashton. 2004. Effects of Light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth in tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* **20**:525-534.
- García-Oliva F. y M.P. Tapia. 2001. Dinámica estacional de la biomasa de raíces finas asociada a agregados del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**:15-21.
- Ingham E.R. y M.V. Wilson. 1999. The mycorrhizal colonization of six wetland plant species at sites differing in land use history. *Mycorrhiza* **9**: 233-235.
- Johnson N.C., Zak D.R., Tilman D. y F.L. Pflieger. 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* **86**:349-358.
- Muthukumar T. y K. Udaiyan. 2000. Arbuscular micorrizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. *Mycorrhiza* **9**:297-313.
- Ramos-Zapata J.A, R. Orellana y E.B. Allen. 2006. Establishment of *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae): effect of inoculation with arbuscular mycorrhizae. *Revista de Biología Tropical* **54**:65-72.
- Richter B.S., R.L. Tiller y J.C. Stutz. 2002. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal propagules and colonization from abandoned agricultural fields and semiarid grasslands in riparian floodplains. *Applied Soil Ecology* **20**:227-238.

- van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A. y I.R. Sanders. 1998 a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* **79**:2082-2091.
- van der Heijden M.G.A., J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken y I.R. Sanders. 1998 b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.
- Zangaro W., V.L.R. Bononi y S.B. Truffen. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 603-622.
- Zhi-Wei Z., Yong-Mei X., Xin-Zheng Q., Xi-Wu L., Li-Zhong C., Tao S. y W. Guo-Hua. 2001. Arbuscular Mycorrhizal status of plants and spore density of arbuscular mycorrhizal fungi in the tropical rain forest of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* **11**:159-162.