



UADY

POSGRADO
INSTITUCIONAL
EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y
MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**EFECTO DE LA SUPLEMENTACIÓN DE
NUTRIENTES SOBRE LA COLONIZACIÓN
MICORRÍZICA Y EL CRECIMIENTO DE
PLÁNTULAS DE DOS ESPECIES ARBÓREAS DE
SELVAS SECAS DE YUCATÁN,
MÉXICO**

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE
RECURSOS NATURALES TROPICALES
P O R

Ingeniero en Agronomía
Samuel Campos Ruiz

Asesores:

Dr. Víctor Parra Tabla
Dr. José Alberto Ramos zapata

Mérida, Yucatán, México, junio de 2016

Votos aprobatorios del sínodo

1.-

2.-

3.-

4.-

5.-

Declaratoria de originalidad

“El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente”.

Dedicatoria

Al único y sabio Dios: Jesucristo.

A mi madre: Rubi Elina Ruiz y Sabido, quien es mi gran ejemplo en esta vida.

A mis queridos; mi padre, hermanos y sobrinos.

A mis amigos.

Agradecimientos

A mis asesores de tesis; al Dr. Víctor Parra Tabla por su valioso tiempo, correcciones, aportaciones, asesorías y su generosa disposición para conducirme en este posgrado. También al Dr. José Ramos Zapata, por su orientación y apoyo durante la maestría, por toda la ayuda del trabajo de campo, por su tiempo y atención. De manera especial, con mucho aprecio a ambos doctores porque me ayudaron a crecer profesionalmente.

A los Dres. Carlos Cervera y Héctor Estrada, por sus valiosas sugerencias, comentarios, y correcciones al documento de tesis que me permitieron ampliar mi conocimiento durante esta etapa formativa.

Al Jefe de posgrado, el Dr. Hugo Delfín y al Dr. Carlos Sandoval por toda la ayuda brindada, así como a Chari, Nidia y a Elsy, por toda las facilidades y disposición en todo tiempo.

De manera muy especial, a toda mi familia: José Manuel, Rubi Elina, Ali, Blanca, Ely, Uri, Rubi, Ariel, David Ariel, Estefania, Chely y Anai. A ustedes, por ser mi “equipo familiar” y animarme en todo momento, quienes han sido parte de este gran esfuerzo y se han sumado a mi interés.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haberme permitido ser un becario; y por financiar mis estudios de maestría en el Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (UADY).

A algunos compañeros, maestros o amigos que me ayudaron de diferentes Maneras: Marco Antonio Ramírez, Jorge Navarro, Roberto Barrientos, Ángel Patrón, Irving Vargas, Jedión Tuz, Ale Cab, Diana Fabian, Bryan, José Ligorred, Blanca Paredes, Lucia Tello, Nico, Úrsula, Evelyn, Rafael Rojas, Diana Cabañas, Verónica Seijo, Lourdes Muñoz, Daniela y Rigel.

Resumen

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) juegan un papel esencial en la nutrición de las plantas. Evidencias recientes sugieren que la adición de nutrientes en el suelo tiene un efecto inhibitor en la asociación HMA-plantas Sin embargo, en especies tropicales dicho efecto ha sido escasamente estudiado. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la adición de N y P en la asociación HMA-plantas y en el crecimiento de plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*. Se estableció un diseño factorial de adición de nutrientes (N, P, N+P, control), evaluando el porcentaje de colonización micorrízica, de hifas y de vesículas, así como en el crecimiento de las plántulas (área foliar, AF y proporción de peso seco tallo/raíces, PS). El análisis reveló efectos significativos de la interacción tratamiento \times especie en el porcentaje de colonización y de hifas ($F \geq 5.37$, $p \leq 0.001$), mostrando solo efectos negativos en *P. piscipula*. En el crecimiento también se observó un efecto significativo de la interacción tratamiento \times especie ($F \geq 3.78$, $p \leq 0.001$), en ambas variables. En *P. piscipula* solo se observó un incremento significativo en el AF debido a la adición de P, mientras que en *L. latisiliquum* la adición N, P y N+P indujeron un incremento en el AF respecto al control y la adición de N una disminución en el PS. Sin embargo, en ambas especies el número de vesículas se relacionó de manera significativa con un incremento en el AF y en el PS, sugiriendo un efecto positivo de los HMA, aunque este efecto también fue dependiente de la especie ($F \geq 13.54$, $p \leq 0.0003$). En *P. piscipula* la respuesta al número de vesículas fue significativamente mayor. En general los resultados sugieren que la suplementación de nutrientes afecta la asociación entre HMA y las plantas, pero este efecto es altamente dependiente de la especie.

PALABRAS CLAVE. Fertilización Nitrogenada, fertilización fosforada, micorrizas arbusculares nativas, *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum*.

Abstract

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play an essential role in plant nutrition. Recent evidence suggests that the addition of nutrients in the soil has an inhibitory effect on the association HMA-plant. However, in tropical species such effect has been poorly studied. The aim of this study was to evaluate the effect of the addition of N and P in the HMA-plant association and seedling growth of *Piscidia piscipula* and *Lysiloma latisiliquum*. A factorial design of addition of nutrients (N, P, N + P, control) was established, to evaluate the percentage of mycorrhizal colonization, hyphae, vesicles, and in the growth of seedlings (leaf area, AF and proportion of stem dry weight / root, PS). The analysis revealed significant effects of treatment \times species interaction in the percentage of colonization and hyphae ($F \geq 5.37$, $p \leq 0.001$), showing only negative effects on *P. piscipula*. Growth significant effect of interaction treatment \times species ($F \geq 3.78$, $p \leq 0.001$) in both variables was also observed. In *P. piscipula* only a significant increase was observed in AF due to addition of P, while in *L. latisiliquum* adding N, P and N + P induced an increase in the AF respect to control and the addition of N causes a decrease in th PS. However, in both species the number of vesicles was significantly associated with an increase in the AF and the PS, suggesting a positive effect of the HMA, although this effect was also dependent on the specie ($F \geq 13.54$, $p \leq 0.0003$). *P. piscipula* in response vesicle number was significantly higher. Overall the results suggest that supplementation of nutrients affects the association between HMA and plants, but this effect is highly dependent on the species.

KEY WORDS: Nitrogen fertilizer, phosphorus fertilizer, native arbuscular mycorrhizae, *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum*

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	10
2. REVISIÓN DE LITERATURA	12
2.1. Las selvas secas estacionales (SSE).....	12
2.2. Selvas secas estacionales en Yucatán	14
2.3 Limitantes para el crecimiento y establecimiento de las selvas secas estacionales	16
2.4 Los hongos micorrizogenos arbusculares y la absorción de nutrientes	19
2.5 Descripción de especies de estudio.....	23
2.6 Importancia de <i>Piscidia piscipula</i> y <i>Lysiloma latisiliquum</i> en el estudio.....	24
3. OBJETIVO GENERAL	26
3.1. Objetivos particulares	26
4. HIPÓTESIS	26
5. LITERATURA CITADA	28
6. ARTÍCULO CIENTÍFICO	40
Efecto de la suplementación de nutrientes sobre la colonización micorrízica y el crecimiento en plántulas de dos especies arbóreas de Yucatán, México	
7. CONCLUSIONES GENERALES	71

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Análisis de investigaciones del efecto de suplementación de nitrógeno y fósforo sobre la colonización micorrízica arbuscular.	23
--	-----------

1. INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales son los ecosistemas terrestres más diversos que existen en el planeta (Gentry 1995), e incluyen una variedad de entidades fisionómicas, entre ellas, las selvas secas estacionales (SSE) que se distribuyen desde las zonas ecuatoriales hasta regiones subtropicales del planeta (Bullock *et al.* 1995). Estas selvas están desapareciendo a una velocidad alarmante, principalmente por la deforestación masiva (Ceballos y García 1995). En México se sigue perdiendo la endemividad y extensiones de estas selvas (Ceballos y García 1995). Por lo tanto, son necesarios mayores estudios y diferentes acciones que permitan integrar unidades de conservación y manejo sustentable de recursos naturales, que se encuentren a lo largo y ancho de las zonas con presencia de selvas secas en México.

De las comunidades vegetales que existen en las zonas tropicales, las selvas secas estacionales son las que tienen una mayor diversidad (Atkinson 2002) y endemismo (Flores y Espejel 1994). Estas comunidades sufren perturbaciones provocadas sobre todo por las prácticas agrícolas que ocasionan una transformación en la estructura física y química del suelo (Maas *et al.* 2002).

Las SSE se caracterizan por una marcada temporada de lluvias y por tener bien delimitada la temporada seca (Murphy y Lugo 1986; Bullock 1995). En la Península de Yucatán se distribuyen en suelos someros, arenosos o arcillosos, pedregosos, y sobre rocas calizas (Rzedowski 1978). En términos de disponibilidad de nutrientes, el suelo de este tipo de ecosistema se caracteriza por ser pobre (Ceccon *et al.* 2006), ya que el origen geológico cárstico de esta zona es reciente (Bautista *et al.* 2011).

En las selvas secas estacionales existen muchos factores que limitan el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas. Se ha demostrado que la disponibilidad del agua (Slot y Poorter 2007), la fertilidad del suelo (Ibañez y Schupp 2002), la cobertura vegetal del dosel y la disponibilidad de la luz (Poorter 2009), así como la herbívora (Howlett y Davidson 2001), son elementos importantes que influyen en la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas de especies arbóreas. Todos estos agentes son claves, pero la disponibilidad de nutrientes es el factor que tiene una mayor influencia sobre la sobrevivencia de plántulas en estas selvas secas (Murphy y Lugo 1986; Salinas-Peba *et al.* 2014). En este sentido, otro

factor que regula la captura de nutrimentos son las asociaciones que las plantas establecen con microorganismos, como bacterias y hongos (Oliveira y Oliveira 2005). Aunque en ecosistemas templados el papel de los microorganismos del suelo se ha estudiado extensamente, en los sistemas tropicales (y en particular los secos estacionales) ha sido menos estudiado (Huante *et al.* 2002, Guadarrama 2008) y, por lo tanto, se sabe poco respecto a la respuesta de las asociaciones mutualistas entre microorganismos y plantas con respecto a las condiciones de disponibilidad de nutrientes.

La aplicación de fertilizantes en sistemas naturales de SSE ha sido estudiada por diversos autores (e.g., Ceccon *et al.* 2006; Vitousek y Howarth, 1991; Tanner *et al.* 1998), reportándose por ejemplo que la aplicación de nitrógeno (N) y fósforo (P) a plántulas y árboles adultos en selvas de Yucatán (México), en diferentes etapas de regeneración, ocasiona el aumento de la riqueza y la supervivencia de ciertas especies e, incluso, incrementos de la concentración de P en las hojas de las especies dominantes (Campo y Dirzo 2003). Sin embargo, recientemente otros experimentos de adición de los mismos nutrientes han reportado que algunas especies responden de manera diferencial respecto a parámetros como la supervivencia o el crecimiento (Salinas-Peba *et al.* 2014) y, por otra parte, no se conoce el efecto que dicha adición tiene en la dinámica de interacción entre los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las plantas. A pesar de que la hipótesis general que se ha planteado, a partir de un meta-análisis que incluye diversos ecosistemas, se ha encontrado que la respuesta a la adición de nutrientes (nitrógeno y fósforo) provoca la disminución en el porcentaje de colonización.

Entender el efecto de la adición de nutrientes en este contexto (SSE de Yucatán) permitiría no solo comprender en términos generales el papel de los HMA en el flujo de nutrientes, sino elaborar diseños más adecuados, por ejemplo en planes de restauración ambiental con especies que ocupan diferentes condiciones ambientales y de disponibilidad de nutrientes a lo largo de su rango de distribución. Recientemente se ha resaltado la importancia de evaluar el efecto que tiene la entrada de nutrientes en sistemas naturales y agrícolas en las interacciones que mantienen las plantas con microorganismos en el suelo, debido a que éstas pueden ser alteradas y en consecuencia pueden alterar la funcionalidad en general de los ecosistemas (Shantz *et al.* 2015).

Considerando lo mencionado anteriormente, se impone la necesidad de entender la relación que existe entre la suplementación de nutrientes y la respuesta de los HMA, en especial en SSE en las que existen pocos estudios donde se haya evaluado este aspecto. El objetivo de este estudio fue evaluar la colonización micorrízica arbuscular en plántulas de dos especies de leguminosas consideradas como especies dominantes de las SSE de Yucatán: *Piscidia piscipula* (Jabón) y *Lysiloma latisiliquum* (Tzalam) crecidas en diferentes condiciones de suplementación de nutrientes.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Las selvas secas estacionales (SSE)

Las SSE en el continente americano tienen una extensión de 519.597 km². Estas selvas secas se encuentran distribuidas desde México hasta el norte de Argentina. De acuerdo a su distribución se pueden dividir en dos grandes grupos: mesoamericanas (México y Centroamérica) y sudamericanas (Ceballos 2010).

México es la región que cuenta con una mayor proporción de SSE con 181,461 km², lo cual representa el 38% de esta selva en el continente americano (Portillo Quintero y Sánchez Azofeifa 2013). En el caso de México se ha inferido que la evolución y expansión de la SSE pudo haber iniciado hace al menos unos veinte millones de años (Becerra 2005). Las SSE se encuentran entre los ecosistemas más amenazados por la deforestación masiva (Ceballos y García1995; Jansen 1988). En América Central y la región Caribe, aproximadamente el 69% de la extensión de selvas secas se ha perdido como resultado de las altas tasas de cambio en el suelo para uso agrícola y ganadero (Quesada *et al.* 2009).

La característica principal de las SSE es la marcada estacionalidad de las precipitaciones que divide al año en dos temporadas: la estación de lluvias y la estación seca. Ésta última puede prolongarse entre cinco y ocho meses (Murphy y Lugo 1986; Miranda y Hernández, 1963). Por este rasgo se le define también como selva seca tropical estacional y los efectos de la estacionalidad climática determinan en gran parte los ciclos estacionales y anuales en la fenología de las plantas (Bullock *et al.* 1995).

La vegetación de las SSE se compone principalmente de árboles que llegan a medir de 4 a 10 metros de altura y tienen una riqueza entre 30 y 90 especies de árboles en 1 a 3 ha. (Murphy y Lugo 1986). El paisaje de las SSE es contrastante en su fisonomía por la ausencia de lluvias en la temporada seca, lo que ocasiona una caída masiva de hojas (Holbrook *et al.* 1995) y en general su follaje es poco abundante, esto permite el paso de la luz solar al suelo y favorece el crecimiento de plantas de hojas pequeñas y con espinas, que son muy resistentes a la sequía (Murphy y Lugo 1986).

En el nivel sistémico las interacciones entre su componente biótico y abiótico son muy estrechas (Bullock *et al.* 1995). La distribución amplia de la SSE parece determinar una relación negativa entre la riqueza de árboles y la latitud geográfica. Un aspecto biológico relevante de la selva seca, producto de la historia evolutiva, es que tiene una baja similitud florística entre diferentes localidades, aun entre distancias cortas, de cientos de kilómetros (Ceballos *et al.* 2010).

Superficialmente, la fauna y la flora de la SSE pueden caracterizarse como un subconjunto débil de la fauna de las selvas húmedas (Gentry 1995). Sin embargo, las SSE son reservorios especiales de la diversidad de vertebrados y de plantas por sus especies endémicas (Trejo y Dirzo 2002), y las poblaciones de muchas especies vegetales ampliamente distribuidas muestran, en las selvas secas, adaptaciones fisiológicas y ecológicas únicas para enfrentar la estacionalidad climática (Janzen y Wilson 1983).

La selva seca ha enfrentado amenazas antropogénicas y puede agudizarse en un futuro cercano debido a los cambios asociados con el calentamiento global (Maas *et al.* 2010), su equilibrio y sus procesos naturales de recuperación han sido perturbados por actividades, como la ganadería extensiva y la extracción selectiva de recursos. La transformación de las selvas secas en zonas de agricultura y pastoreo (Hoekstra *et al.* 2005) ha contribuido a alterar estos ecosistemas derivando en la pérdida de fertilidad del suelo, afectando los procesos reproductivos y de sucesión (Quezada *et al.* 2009). El registro de diversos estudios indican una fuerte deforestación (Ceccon *et al.* 2004) que compromete la permanencia de este tipo de vegetación, y la amenaza puede ser mayor si se consideran las limitantes en la regeneración natural (Wright 1992).

2.2. Selvas secas estacionales en Yucatán

En la península de Yucatán las SSE, llamadas también selva baja caducifolia, se encuentran en una zona con alta estacionalidad climática (Miranda y Hernández 1963). La mayor parte de la superficie del estado de Yucatán, y en menor proporción en Campeche y Quintana Roo, está cubierta por selvas bajas caducifolias (Rzedowski 1978; Flores y Espejel 1994). Según Duch (1988), las SSE se originaron por características edáficas como la presencia de suelos con materia rocosa expuesta, al igual que su reciente origen geológico. Esta comunidad tiene una extensión de 19,839 km² cuadrados que se distribuye en climas seco y cálido subhúmedos con régimen de lluvias en verano (Ceballos 2009).

En esta SSE las leguminosas son dominantes y representativas de esta selva. Las principales especies vegetales que se encuentran en esta selva seca de Yucatán son: *Jatropha gaumeri*, *Metopium brownei*, *Alvaradoa amorphoides*, *Bursera simaruba*, *Maclura tinctoria*, *Bumelia retusa*, *Mimosa bahamensis*, *Bauhinia divaricata*, *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*. También se encuentran familias representativas como: Bignoniaceae y Asteraceae (Flores-Guido *et al.* 2010).

Las selvas secas incluyen diferentes tipos de selva, entre ellas: la selva baja caducifolia y la selva baja caducifolia espinosa, que comparten la distribución de algunas especies vegetales pero difieren en sus características edáficas. En la selva baja caducifolia espinosa el clima es cálido semiárido con temperatura promedio anual de 26.3°C y máximas de 41.2°C, la precipitación alcanza promedios anuales de 500 a 600 mm (Flores y Espejel 1994; García 1988). La altura promedio del estrato arbóreo es de 3 a 8 metros. El tipo de suelo es poco profundo, calcáreo, con abundante roca caliza, escasa materia orgánica y altamente permeable y la caracterización química del sustrato en estos suelos contiene 5.14% de nitrógeno y 52.31 mg/Kg. de fósforo. En la selva baja caducifolia el clima es cálido subhúmedo, con temperaturas promedio anuales de 26 °C y máximas de 36°C. La precipitación presenta un promedio anual de 728 a 1005 mm (Flores y Espejel 1994). La altura promedio del estrato arbóreo es de 8 a 10 metros. El tipo de suelo es Ligera capa de suelo con rocas calizas y hojarasca acumulada, permeable y la caracterización química del sustrato en estos suelos contiene 54.15% de nitrógeno y 0.19 mg/Kg. de fósforo. Entre las

especies dominantes que tiene en común dichas selvas están: *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum* y *Bursera simaruba*.

Entre los rasgos de la selva baja caducifolia espinosa y la selva baja caducifolia se ha podido notar que el comienzo de la época de lluvias puede ser predecible, sin embargo, la cantidad y periodicidad de las lluvias es variable (Whigham *et al.* 2010). El promedio anual de lluvia va de 700 a 900 milímetros, y la deposición de agua por rocío puede corresponder al 10 por ciento de la precipitación total anual (Andrade 2003). Por otra parte, factores como las altas temperaturas que oscilan entre 30 y 40° C ocasionan altos índices de evaporación y transpiración en las plantas (García 1988). Lo anterior indica que el agua es un recurso escaso y la característica caducifolia de muchas especies posiblemente es una adaptación a la poca disponibilidad de agua en el suelo (Cunningham *et al.* 1999).

No obstante, su constitución de micrositos poco profundos con pequeñas cantidades de materia orgánica (que se forman por las hojas secas), o también llamados sitios seguros (Harper *et al.* 1965), generan condiciones abióticas favorables para el crecimiento de las plántulas, aun cuando estos varían dependiendo del sitio. Además, por el origen calcáreo de la península la mayor parte de la lluvia se infiltra al subsuelo, por lo que es posible que la lluvia y el rocío no sean la única fuente de agua a la que tengan acceso las plantas (Cuevas *et al.* 2013). Cabe señalar que en la península de Yucatán existen sistemas enormes de ríos subterráneos, con una circulación de agua intensa; se trata de una formación de cavernas y cuevas que al derrumbarse sus techos se convierten en cenotes (Schmitter-Soto *et al.* 2002).

Dentro de la región de la SSE de Yucatán se han considerado diferentes sitios de estudio, entre ellos Xmatkuil y Chixchulub (entre otros), con el fin de conocer el efecto de la suplementación de nutrientes sobre diversas especies vegetales, evaluando variables de respuestas como la biomasa, cobertura de hojas y el establecimiento de plántulas arbóreas (Ceccon *et al.* 2006; Tanner *et al.* 2008). Por ejemplo, se ha reportado que la adición de N y P en plántulas arbóreas de SSE de Yucatán responden a veces positivamente y otras no, es decir, para variables como el crecimiento y la supervivencia (Salinas- Peba *et al.* 2014). Otros estudios han incluido estos lugares para evaluar de igual manera el efecto de suplementación de nitrógeno y fósforo, encontrando que en plántulas y arboles adultos de SSE de Yucatán, con diferentes etapas de regeneración, la adición de nutrientes provocó el

aumento de la riqueza y supervivencia de algunas especies vegetales (Campo y Dirzo 2003).

Las SSE estacionales de Yucatán cuenta con sitios donde se han comenzado diversos trabajos para conocer el efecto de la adición de nutrientes, por lo tanto, sería pertinente continuar con trabajos relacionados con la dinámica de nutrientes de estos ecosistemas.

2.3 Limitantes para el crecimiento y establecimiento de las selvas secas estacionales

La mayor parte de las selvas secas se desarrolla en áreas de baja fertilidad y una escasa humedad de suelo, provocando una baja disponibilidad de nutrientes (Ceccon *et al.* 2006). Las actividades antrópicas también han afectado notablemente las especies vegetales reduciendo y fragmentando la cobertura vegetal de las selvas secas (Portillo Quintero y Sánchez Azofeifa 2010), es decir, en la relación entre las condiciones biológicas de la SSE y la disponibilidad de nutrientes, el efecto antrópico juega un papel relevante en el empobrecimiento del suelo. Por ejemplo, la transformación de las SSE que ha sido propiciada por el cultivo y pastoreo, la práctica de roza, tumba y quema (Ceccon *et al.* 2004) en los ecosistemas tropicales, sobretodo afecta los nutrientes en el suelo (Singh *et al.* 1989) y los procesos reproductivos (Quesada *et al.* 2009). Estas alteraciones en las selvas secas influyen en los procesos de regeneración (Kleinman *et al.* 1995), ya que ocasiona que la disponibilidad de nutrientes sea un factor limitante que afecta la dinámica y determina los patrones de la composición florística de las comunidades de selvas secas (Souza y Villaron 2004).

También en las selvas secas existen varios factores que limitan la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas de especies arbóreas. La disponibilidad de luz (Poorter 2009), de agua (Slot y Poorter 2007), de nutrientes (Murphy and Lugo 1986; Ceccon *et al.* 2004), la cobertura de la vegetación (Callaway 1995) y la herbivoría (Howlett y Davidson 2003) son factores importantes que afectan la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas de especies arbóreas.

Por otro lado, las plántulas que se establecen en sitios seguros presentan ventajas para adquirir los nutrientes disponibles o abundantes para la planta (Murphy y Lugo 1986; Wrigth 1992), es decir, en micrositios que proveen a las plántulas las condiciones óptimas para su germinación y crecimiento inicial, siendo estas condiciones indispensables para su sobrevivencia futura (Harper *et al.* 1965). Aunque los microambientes que son idóneos para romper la latencia de las semillas no siempre son los adecuados para el crecimiento de las plántulas (Munguía-Rosas y Sosa 2008), por lo tanto, se espera que la abundancia de las plántulas esté relacionada con los sitios seguros que existan en el ecosistema (Satterthwait 2007).

La relación del agua con la disponibilidad de nutrientes es esencial para la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas. Se ha comprobado que el porcentaje de asimilación del nitrógeno del suelo por parte de las plántulas son controladas por la cantidad de agua en las estación de lluvias (2.71kg/ha/año) y en la estación de seca 0.26 kg/ha/año (Reed *et al.* 2007).

En Yucatán se ha sugerido la fuerte limitación de nutrientes para la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en las SSE (Campo-Yanes 2004; Campo *et al.* 2007); donde el fósforo se ha reportado como deficiente en estas selvas secas a pesar de la edad de la misma (Ceccon *et al.* 2006). En particular, se han hecho experimentos con suplementación de nutrientes y se ha demostrado un efecto positivo en el reclutamiento de las plantas de SSE (Salinas-Peba *et al.* 2014). Por otra parte, se ha planteado que durante las etapas de sucesión de la SSE los mecanismos que regulan la dinámica de nutrientes varía dependiendo del sitio (Campo *et al.* 2007), la precipitación y la disponibilidad del agua (Murphy y Lugo 1986).

En las SSE de Yucatán se han realizado diversos trabajos sobre las propiedades del suelo y su relación sobre los efectos de la limitación de nutrientes en la sobrevivencia de plántulas de árboles. Por ejemplo, la fertilización nitrogenada posibilita el aumento de la densidad de plántulas de especies arbóreas (Ceccon *et al.* 2004) en las selvas secas jóvenes con diez años aproximadamente de abandono, aunque en las selvas secas con un abandono de aproximadamente sesenta años la fertilización con fósforo incrementa el tiempo de sobrevivencia de las plántulas.

En una selva seca de reciente abandono, los estudios mostraron que la suplementación de nitrógeno y fósforo aumentaron la concentración de fósforo y la herbívora en las fabáceas (Campo y Dirzo 2003). En ese mismo estudio, pero en una selva seca con mayor tiempo de abandono, las especies no leguminosas aumentaron la concentración de nitrógeno foliar, encontrando que el daño por los herbívoros solo se halló en *Acacia gaumeri* y que la calidad de la hoja varía dependiendo de las limitaciones de nutrientes del lugar y principalmente de la especie. Aunado a esto, los patrones fenológicos, los procesos de sobrevivencia y crecimiento de plántulas son contexto-dependientes de la disponibilidad de nutrientes (Singh *et al.* 1989).

Por otro lado, la suplementación de nutrientes también ha mostrado efectos significativos sobre variables de respuesta como el área foliar y la biomasa. En la selva tropical joven de Brasil (seis años de abandono) las plántulas fueron suplementadas con N (100 kg.ha) y P (50 kg.ha), encontrando que la biomasa de los árboles aumentó por la adición de N, pero no cuando se suplementó con P (Davidson *et al.* 2004). En la selva seca de Yucatán, se evaluó en *P. piscipula* y *L. latisiliquum*, el efecto de la suplementación de N y P en el crecimiento de estas especies vegetales, hallando que únicamente el P provocó el aumento en la cobertura de *P. Piscipula*. Sin embargo, en *L. latisiliquum* no se encontraron efectos significativos por la adición de N y P. Estos resultados sugieren que el crecimiento de estas especies está limitado por la disponibilidad de los nutrientes (Salinas-Peba *et al.* 2014). Un experimento llevado a cabo en Brasil, con baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, mostró un aumento en el área foliar de leguminosas por la suplementación de P. La suplementación de N no mostró efecto significativo en el área foliar (Patreze, 2005). 2003). Estos resultados sugieren que los beneficios en la biomasa y el área foliar por la suplementación de nutrientes no solo varían por la identidad de la especie, sino también por la magnitud de las dosis suplementadas y de las limitantes específicas del sitio.

La suplementación de nutrientes juega un papel importante en la interacción biótica que existe entre los microorganismos de suelo y las plantas, y de manera especial para Yucatán; ya que para esta región no existen estudios sobre el efecto de esta suplementación sobre los HMA nativos, de tal manera que es interesante conocer el efecto de esta adición de nutrientes sobre estos microorganismos, que facilitan la absorción de agua y nutrimentos

como fósforo y nitrógeno, además de incrementar la supervivencia de las plantas (Abbott y Robson, 1991).

2.4 Los hongos micorrizogenos arbusculares y la absorción de nutrientes

Los HMA desempeñan numerosas funciones benéficas para las plantas con las que interactúan, entre las que destacan una exploración vasta del suelo y un aprovechamiento eficiente de agua y nutrientes minerales, resistencia a diversos compuestos xenobióticos, aumento en la tolerancia a condiciones abióticas adversas (sequía, salinidad, etc.), así como cierta protección contra patógenos radicales (Smith y Read 2008). Estos HMA establecen una asociación mutualista (hongo-planta), donde la planta le suministra carbono y protección al hongo, mientras que el hongo le facilita la absorción del agua y nutrimentos como fósforo (P) y nitrógeno (N), además incrementa la supervivencia y acumulación de biomasa de la planta (Abbott y Robson 1991).

La colonización de HMA en raíces puede incrementar la concentración de fósforo en las plantas, este es un nutrimento de baja movilidad en el suelo (Koide 1991), por lo cual se ha señalado que, en condiciones naturales, la colonización por hifas en el suelo tiene un mayor significado funcional para la planta en términos de nutrición de fósforo (Evans y Miller, 1990). Se ha observado que las plantas que establecen la interacción HMA-planta muestran una mayor absorción de P en comparación con las plantas que no son micorrizadas (Molina *et al.* 2005). Además, las plantas que presentan micorrización en las raíces exploran de mejor modo el perfil del suelo a través de las hifas, más allá de la rizósfera o zona de agotamiento de nutrientes que rodea las raíces (Smith y Smith 2012).

Por otra parte, cuando la disponibilidad de nutrientes disminuye, la colonización de las raíces por parte de los HMA se incrementa y, por lo tanto, se mejora la nutrición de las plantas (Hayman *et al.* 1975); mientras que la adición de fósforo disponible para la planta reduce el porcentaje de colonización y número de esporas de HMA en el suelo (Abdol 2011). Cabe mencionar que, en algunos casos, la colonización de las raíces por hongos micorrizógenos es menor en sitios ricos en nutrimentos, en comparación con los sitios pobres (Douds 1994). Esto coincide en casos donde la abundancia y diversidad de esporas

se reduce con altas concentraciones de N (Egerton-Warburton y Allen 2000); recientemente, con el uso de herramientas moleculares, se ha demostrado que la riqueza de especies de HMA colonizando raíces de plantas arbóreas de una selva tropical se reduce por efecto de la adición de N y P al suelo (Camenzind *et al.* 2014).

En cuanto a la influencia de los HMA en la absorción de otros nutrientes necesarios para el crecimiento de la planta, como el nitrógeno, se ha observado que puede ser suplementado en más del 50 % por la asociación micorrizógena. (McFarland *et al.* 2010). A través de las técnicas de marcaje de N se ha encontrado que la hifa de los HMA es capaz de utilizar nitrógeno inorgánico (Tobar *et al.* 1994a,b; Subramanian y Charest 1999) y éste se transfiere en el suelo a una distancia de 10-30 cm, tal es el caso de la hifa de *Glomus intraradices*, capaz de absorber NO_3^- y NH_4^+ y transferírseles a la planta. (Johansen *et al.* 1993). La forma en que transporta nitrógeno a la planta es similar a la transferencia de P (Guether *et al.* 2009), esto sugiere que los HMA pueden ser capaces de activar a los transportadores en la planta.

Pueden existir situaciones donde el crecimiento de la planta sea restringido por causa de las limitaciones de N. Por lo tanto, el crecimiento de las hifas fúngicas puede ser una eficaz manera de suministrar N a la planta hospedera (Hodge y Fitter 2010). Por ejemplo, los HMA en condiciones de estrés de agua, incrementan significativamente la absorción de N hacia la planta en comparación con plantas en buenas condiciones de agua (Tobar *et al.* 1994a, b).

Pese a la contribución de micorrizas arbusculares (MA) en la absorción de N para la planta, se debe de profundizar en relación de la funcionalidad de MA, en virtud de las variaciones entre las relaciones específicas hongo/planta. Tal es el caso de la asociación entre el hongo micorrizógeno *G. mosseae*, el cual incrementó la absorción de N en plantas de *Apium graveolens* (Ames *et al.* 1983). Mientras que los efectos de la micorrización y la fertilización de N en el crecimiento de la lechuga y los contenidos de prolina bajo condiciones de estrés de agua, mejoraron, en comparación con la fertilización de P; la concentración de N en la planta, la actividad del nitrato reductasa y el contenido de prolina en la planta (Tobar 1994a y Azcón *et al.* 2001, 2008). Con niveles de fertilización de N (6mmol N), los HMA resultaron absorber altas cantidades de fertilizante, en cambio, para

bajas cantidades (3mmol N) y altas cantidades (9 mmol N), resultó en una reducción en la absorción del fertilizante. Los resultados sugieren que los HMA en las plantas podrían regular la absorción de N, respecto a las cantidades de N en el suelo. Como consecuencia, los HMA pueden afectar a la planta según absorba el N del suelo o de la fertilización nitrogenada, sin embargo, altas cantidades de fertilización nitrogenada pueden disminuir significativamente la absorción de N, a través de las micorrizas de las plantas, y a su vez afectar la fertilización (Tobar 1994a y Azcón *et al.* 2001, 2008).

Los propágulos de HMA establecen una asociación micorrízica cuando entran en contacto con las raíces de la planta; la viabilidad de los propágulos está influenciada por las condiciones del medioambiente (Guadarrama y Álvarez-Sanchez 1999). La forma de evaluar la dinámica de la comunidad es a través de la abundancia de esporas en el suelo, la colonización de raíces, la longitud del micelio extraradical y la viabilidad de los propágulos. Por otro lado, los cambios en la rizosfera por la suplementación de N pueden modificar el grado de formación de propágulos de HMA, colonización de la raíz y la funcionalidad de la simbiosis (Cuenca y Azcón 1994). Otros estudios han demostrado que las plantas micorrizadas utilizan preferentemente NH_4^+ como fuente de nitrógeno. Sin embargo, las hifas de los HMA son capaces de tomar y transportar NO_3^- , NH_4^+ (Johansen *et al.* 1993). Vejsadová *et al.* (1990), encontró que las micorrizas (*Glomus caledonium*) crecieron significativamente en las concentraciones bajas de fósforo (0.46 y 4.6 ppm), así como en los niveles de nitrógeno aplicados al cultivo de soya. Las diferentes aplicaciones fueron: fósforo (0.46, 4.6, 23 y 46 ppm de P) y de nitrógeno (8.8 y 17.6 ppm N).

Montaño *et al.* (2001) evaluaron el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular de dos genotipos de maíz (Negro y V-23) y dos de trigo (Berros y San Cayetano), bajo la suplementación de urea 90 kg ha⁻¹(N) y superfosfato triple 80 kg ha⁻¹ (P) y ambas N+P (90-80), aplicadas a los 30, 60 y 90 días de edad de ambas cultivos. En el cultivo de trigo, el estudio mostró un mayor porcentaje de colonización micorrízica (74%) en el tratamiento de Nitrógeno, mientras que la dosis que contiene ambos nutrimentos afectó ligeramente el porcentaje de colonización micorrízica, pero la dosis de P disminuyó significativamente el porcentaje de colonización micorrízica. De igual manera, a mayores dosis de fertilizante el porcentaje de colonización micorrízica se abate de un 45% hasta un 69% de colonización

en la raíz. En el cultivo de trigo se encontró que a mayor porcentaje de colonización micorrízica, se registró mayor acumulación de nitrógeno-fósforo en la planta.

Otro estudio realizado por Martin *et al.* (2009) refleja la misma relación, en donde sobre suelo ferralítico rojo aplicaron diferentes especies de HMA (*Glomusmosseae*, *Glomusclaroideum* y *Glomushoi-like*) en cultivos de *Canavalia ensiformis* (leguminosa). El experimento fue llevado a cabo durante dos años, y se halló un 43.67% de colonización en el año 2007 y la absorción de nitrógeno fue 0.58% respecto al testigo. Para el año 2008 el porcentaje de colonización fue de 75.75% y la absorción de nutrientes también fue mayor 1.10 %, asimismo se encontró la misma relación para el fósforo. Para el año 2007 la absorción de P fue de 0.024% y para el 2008 la absorción ascendió a 0.088% (utilizando el mismo porcentaje de colonización para el tratamiento de nitrógeno).

Un estudio global sobre la suplementación de fertilizantes (N y P) indica que, en general, la colonización micorrízica arbuscular de las raíces se reduce por el incremento en la disponibilidad de nutrientes, sin embargo, esta reducción de la colonización micorrízica son contexto-dependientes a la disponibilidad inicial de nutrientes del suelo (Treseder 2004). Otros estudios realizados con especies vegetales de las selvas tropicales sugieren que la respuesta es dependiente de la especie vegetal y de las dosis suplementada (Tabla 1).

Tabla 1. Efecto de suplementación de nitrógeno y fósforo sobre la colonización micorrízica arbuscular de las raíces de especies vegetales tropicales.

Especies evaluadas	Fertilización		Repuesta de la planta	Condiciones	Referencia
	N	P			
<i>Dicorynia guianensi</i> <i>Eperua falcata</i>	-	40 g 8 g	<i>Dicorynia guianensi</i> disminuye la colonización con dosis altas, <i>Eperua falcata</i> incrementa su colonización con dosis altas	Invernadero	Grandcour <i>et al.</i> (2004)
<i>Graffenrieda emarginata</i> , <i>Myrcia sp</i> ; <i>Hieronyma fendleri</i> <i>Trifolium repens</i>	50 gm ² 56 gm ²	10 gm ²	En todas las especies el N y P no afecta a la colonización	Campo	Homeier <i>et al.</i> (2012)
<i>Desmoncus orthacanthos</i>		0 ppm 10ppm 20ppm	Reducen la colonización en dosis elevadas	Invernadero	Ramos-Zapata <i>et al.</i> (2006)
<i>Graffenrieda emarginata</i>	5 gm ²	1 gm ²	La aplicación de N reduce la colonización, el P no la afecta, la aplicación conjunta no provoca reducción de la colonización	Campo	Camezind <i>et al.</i> (2014)
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>		0.02 gL 0.2 gL 2gL	Dosis elevadas reducen la colonización	Invernadero	Guadarrama <i>et al.</i> 2009
29 especies tropicales arbóreas		0.002 mgL 0.02 mgL 0.2 mgL	Reducen la colonización en dosis elevadas. El nivel intermedio de P favoreció la colonización. Cuatro especies no fueron colonizadas.	Invernadero	Siqueira y Saggin-Junior. (2001)

2.5 Descripción de especies de estudio

En este estudio las leguminosas *Lysiloma latisiliquum* (tzalam) y *Piscidia piscipula* (jabin), han sido consideradas por ser especies dominantes en las SSE de Yucatán. Ambas especies ocupan diferentes ambientes a lo largo de su distribución geográfica en Yucatán, pero particularmente en cuanto a características edáficas.

Lysiloma latisiliquum (L.) Benth es un árbol de 7-20 m de altura, subperenifolio de hojas compuestas característicamente colgantes, tronco recto con diámetro de hasta 40cm, la copa es redondeada y frondosa, ampliamente ramificada, aunque el follaje presenta una densidad media y de transparencia regular, las flores son blancas y pequeñas agrupadas en vistosas cabezuelas, los frutos son vainas de hasta 15 cm de largo, planas de color café oscuro a púrpura cuando maduran con numerosas semillas. Tiene un sistema radical profundo y crecimiento rápido, así como se propaga por medio de semillas. No es exigente al tipo de suelo y es altamente resistente a la radiación solar y sequía (Flores-Guido *et al.* 2010).

Piscidia piscipula (L.) Sarg. es un árbol de hasta 10 m de altura, caducifolio, hojas en forma ovalado-redondeado de 4 a 8 cm de longitud. Corteza de color gris con tonalidades blancas, liso cuando joven y generalmente fisurado cuando maduro, tronco corto muy ramificado con diámetro de 40 cm copa de forma redondeada con ramas gruesas ascendentes de follaje denso y transparencia baja. Flores de color rosado o blanco con rojo concentradas en inflorescencias de 8 a 20cm de longitud ampliamente visitadas por abejas meliponas, frutos amarillos y alados de 2 a 7.5 cm de largo. El sistema radical es profundo y se reproduce por semilla. Altamente tolerante a la radiación solar y no es exigente con el tipo de suelo (Flores-Guido *et al.* 2010).

La localización de las especies tanto de *Lysiloma latisiliquum* (tzalam) como de *Piscidia piscipula* (jabin) en las selvas bajas caducifolias, selvas medianas subcaducifolia y selvas medianas subperennifolia del estado de Yucatán, las somete a la serie de cambios progresivos a los que ha estado sujeta la vegetación en la región en las últimas décadas, transformaciones tales como la pérdidas de cubierta vegetal entre 1976 y el año 2000 (INEGI, 1976 y UNAM 2000).

2.6 Importancia de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum* en el estudio

Las leguminosas componen la tercer familia más grande del planeta, ocupando diversos ecosistemas de tierras bajas y medias en todo el planeta (Lewis *et al.* 2005). Dentro del Estado de Yucatán, la familia de las leguminosas incluye 40 géneros y aproximadamente

122 especies. Además, se pueden observar en abundancia en la selva seca estacional y en áreas perturbadas.

En la selva seca estacional son comunes los géneros: *Bahinia*, *Caesalpinia*, *Pithecellobium* y *Acacia*. Esta familia también es abundante en la vegetación secundaria, encontrándose hierbas o trepadoras como *Chamaecrista* spp. y *Desmodium* spp; y árboles *Leucaena leucocephala*, *Lysiloma latisiliquum* y *Piscidia piscipula* (Lewis *et al.* 2005).

Tanto *Lysiloma latisiliquum* (tzalam) como *Piscidia piscipula* (jabín), vegetación nativa del Estado, sufren las presiones ejercidas por el cambio de uso de suelo, y la pérdida de cubierta vegetal ha propiciado que a nivel del gobierno del Estado se desarrollen acciones para la conservación de ciertas especies como el jabín. Estas acciones en particular han sido la reproducción en viveros para su posterior donación a programas de reforestación con fines de restauración ecológica o reforestación urbana (SEDUMA 2016).

A nivel estatal se han desarrollado programas para la implementación de técnicas de restauración de ecosistemas forestales, los cuales generan productos tales como técnicas de manejo forestal con especies nativas como el jabín (*Piscidia piscipula* (L.) Sarg) y el tzalam (*Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth), entre otras (SEDUMA 2016).

Sin embargo, y pese a las acciones desarrolladas, los estudios sobre disponibilidad de nutrientes en el suelo de las SSE, y su efecto sobre la asociación de las micorrizas arbusculares con especies, tales como *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*, pueden ser de interés para entender en términos generales el papel de los HMA en el flujo de nutrientes, y también elaborar diseños más adecuados en planes de restauración ambiental y de disponibilidad de nutrientes dentro de la ecología de comunidades de las SSE. Comprender el efecto de la adición de nutrientes en los HMA, sería esencial porque de esta manera se pudiese en parte, explicar a que se deben las diferencias en la respuesta en el crecimiento de las plántulas de las selvas secas y también, que la interacción (HMA-planta) podrá alterarse y en consecuencia pueden alterar la funcionalidad en general de los ecosistemas (Shantz *et al.* 2015).

3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar en condiciones de invernadero el efecto de la suplementación de nitrógeno y fósforo en la colonización micorrízica arbuscular y en el crecimiento de plántulas de dos especies arbóreas, *Piscidia piscipula* (jabín) y *Lysiloma latisiliquum* (tzalam), representativas de selvas estacionalmente secas de Yucatán, México.

3.1. Objetivos particulares

Determinar el efecto de la suplementación de nitrógeno y fósforo en el porcentaje de colonización total y estructuras (hifas, esporas y vesículas) de HMA en raíces de plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*.

Determinar el efecto de la suplementación de nitrógeno y fósforo en el área foliar y la biomasa total de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*.

4. HIPÓTESIS

Debido al costo energético que conlleva para las plantas el establecimiento de la interacción con HMA, se espera que la aplicación de nitrógeno y fósforo tenga como resultado una disminución en el porcentaje de colonización micorrízica en plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*.

De acuerdo a evidencias experimentales en un gran número de especies vegetales, se espera que la suplementación de nitrógeno y de fósforo aumente la producción de biomasa en las plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*.

De acuerdo al patrón hasta ahora descrito en la literatura que muestra que el efecto de la adición de nutrientes en el establecimiento de HMA y en la acumulación en biomasa es altamente dependiente de la especie, se espera una respuesta de diferente magnitud entre *Piscidia pisciculata* y *Lysiloma latisiliquum*.

5. LITERATURA CITADA

Abbott LK, Robson AD (1991) Factors influencing the occurrence of vesicular arbuscular mycorrhizas. *Agric Ecosyst Environ* 35: 21 -150.

Abbot L, Robson A (1985) The effect of mycorrhizae on plant growth. VA Mycorrhizae (Powell, C. y Bagyaraj, D., Eds.). Boca Ratón, Florida. CRC Press, Inc. p.113

Abdol-Amir Y, Kazem K, Abdol-Amir M, Farhad R, Habib-Allah N (2011) *Phosphate Solubilizing Bacteria* and arbuscular mycorrhizal. *World Appl Sci J* 15(9):1310-1318

Ames RN, Reid CPP, Porter LK, Cambardella C (1983) Hyphal uptake and transport of nitrogen from two ¹⁵N-labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol* 95: 381–396.

Andrade JL (2003) Dew deposition on epiphytic Bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *J Trop Ecol* 19:479–488

Arellano-Rodríguez JA, Flores JS, Tun J, Cruz MM (2003) Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense* 20:1–815

Azcón R *et al.* (1991) Selective interactions between different species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains, and their effects on growth, N₂-fixation (¹⁵N) and nutrition of *Medicago sativa* L. *New Phytol* 117:399

Azcón R, Rodríguez R, Amora-Lazcano E, Ambrosano E (2008) Uptake and metabolism of nitrate in mycorrhizal plants as affected by water availability and N concentration in soil. *Eur J Soil Sci* 59:131–138

Azcón R, Ruiz-Lozano JM, Rodríguez R (2001) Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (¹⁵N) under increasing N supply to the soil. *Can J Bot* 79:1175–1180

Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, Nakashizuka HT, *et al.* (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecological Letters* 9:1146-1156

- Bautista TM, López OS, Pérez HP, Vargas MM, Gallardo LF, Gómez MFC (2011) Sistemas agro y silvopastoriles en la comunidad el Limón, municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:63-76
- Becerra A, Zak MR, Horton T, Micolini J (2005) Ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal colonization of *alnusacuminata* from Calilegua National Park (Argentina). *Mycorrhiza* 15: 525-531
- Blanco F, Salas E (1997) Micorrizas en la agricultura. Contexto mundial e investigaciones realizadas en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 21 (1):55
- Borchert R (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437–1449
- Bullock S H, Solís-Magallanes JA (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 21:22-35
- Bullock, Mooney HA, Medina E (eds.) (1995) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press. Cambridge, England
- Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306-349.
- Camenzind T, Hempel S, Homeier J, Horn S, Velescu A, Wilcke W, Rillig M (2014) Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Glob Change Biol* 10:1678-1688
- Campo J, Dirzo R (2003) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatan, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 19:525–530
- Campo J, Solís E, Valencia M (2007) Litter N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after relaxation of nutrient availability constraints. *For Ecol Manage* 252:33–40
- Campo J, Vázquez-Yanes C (2004) Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems* 7:311–19
- Cavagnaro TR, Smith FA, Ayling SM, Smith SE (2003) Growth and phosphorus nutrition of Paris-type arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 157: 127–134
- Ceballos G, García A (1995) Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forests in western México. *The Condor* 97:1084-1087

Ceballos G, Miranda A (2000) Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.

Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury-Creel J., Dirzo R (2010) Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica y Comisión. Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF, México.

Ceccon E, Huante P, Campo J (2003) Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *For Ecol Manage* 182:387–402

Ceccon E, Huante P, Rincón E (2006) Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *BABT*. 49:305-312

Ceccon E, Sánchez S, Campo J (2004) Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization *Plant. Ecology* 170, 277–285.

Colozzi F, Siqueira JO (1986) Micorrizas vesiculo-arbusculares em mudas de cafeeiro. 1. Efeitos de (*Gigaspora margarita*) de adubacao fosfatada no crescimento e nutricao, Brasil. *Revista Brasileira de Ciencia do solo* 10(3):199-205

Crush J (1974) Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. VII. Growth and nodulation of some herbage legumes. *New Phytol* 73:745

Cuenca G, Azcón R (1994) Effects of ammonium and nitrate on the growth of vesicular–arbuscular mycorrhizal *Eiyythrina poeppigiana* O.I. cook seedlings. *Biol. Fert. Soils* 18:249–254

Cuevas RM, Hidalgo C, Payán F, Etchevers JD, Campo J (2013) Precipitation influences on active fractions of soil organic matter in karstic soils of Yucatan: regional and seasonal patterns. *Eur J For Res* 132:667–677

Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M (1999) Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol Monogr* 69:569–588

Davidson EA, Reis de Carvalho CJ, Vieira ICG, Figueiredo RdO, Moutinho P, Yoko Ishida F, Primo dos Santos MT, Benito Guerrero J, Kalif K, Tuma Sabá R (2004),

Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications* 14:150–163. doi:10.1890/01-6006

Díaz-Garrido S, Bautista F, Delgado C, Castillo-González M (2005) Mapas parcelarios de suelos en Mérida, Yucatán, México. In: Bautista F, Palacio G (eds.) *Caracterización y manejo de los suelos de la península de Yucatán. Implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Instituto Nacional de Ecología. Mérida, pp. 145–158

Douds D (1994) Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. *New Phytol* 126:233-237

Duch G (1988) *La conformación territorial del estado de Yucatán*. Universidad Autónoma de Chapingo, México

Egerton-Warburton LM, Allen EB (2000) Shifts in the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an anthropogenic nitrogen gradient. *Ecol Appl*. 10:484–496

Egerton-Warburton LM, Johnson NC, Allen EB (2007) Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecol. Monogr.* 77:527–544

Evans DG, Miller MH (1990). The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonisation of maize. *New Phytol.* 114:65-71

Ferrero R, Alarcón A (2001) *La microbiología del suelo en la agricultura sostenible*. *Ciencia Ergo Sun* 8 (2):175

Flores JS, Espejel I (1994) *Tipos de la vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense Fascículo 3*. Universidad Autónoma de Yucatán, México

Flores J S, Durán R, Ortiz JJ (2010) Comunidades vegetales terrestres. En: Durán R. y M. Méndez (Eds). *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. pp.125-129.

García E (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3ª Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México

Gentry AH (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. *Seasonally Dry Tropical Forests* 146-190

González-Iturbe JA, Olmsted I, Tun-Dzul F (2002) Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem) plantation in northern Yucatan, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 167:67-82

Gosling P, Mead A, Proctor M, Hammond JP, Bending GD (2013) Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytol.* 198:546– 556

Guadarrama (2009) Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia, Oaxaca, México. En tesis doctoral. Pp. 55-78

Guadarrama P, Álvarez-Sánchez FJ (1999) Abundance of arbuscular mycorrhizal fungispores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8:267-270

Guadarrama-Chávez I, Sánchez-Gallén, Ramos-Zapata J (2008) Micorriza arbuscular: colonización intraradical y extracción de esporas. En: Álvarez-Sánchez J, Monroy AA (comp.) *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración.* Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F., pp. 232

Guether M et al (2009) A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Physiol* 150:73–83

Harper JL, Williams JT, Sagar GR (1965) The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecol.* 53: 273-286.

Hayman DS, Johnson AM, Ruddlesdin I (1975). The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *J. Ecol.* 43: 489-495

Hays R, Reid C, John T, Coleman (1982) Effects of nitrogen and phosphorus on blue grama Growth and mycorrhizal infection. *Oecologia* 54:260-265

Hernández-Cuevas L, García (2008) Propagación por esporas: el caso de las micorrizas arbusculares. En: Álvarez-Sánchez J, Monroy A (eds.) *Técnicas de estudio de las*

asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. pp. 29-42

Hernández-Díaz MI, Chailloux-Laffita M (2001) La nutrición mineral y la biofertilización en el cultivo del tomate *Lycopersicon esculentum* Mill. Temas de Ciencia y Tecnología 5:11-27

Hodge A, Fitter AH (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling USA. Proc Natl Acad Sci 107:13754–13759

Hoekstra J., Boucher T., Ricketts T, Roberts C (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. Ecology Letters 8: 23-29.

Holbrook NM (1995) Stem water storage. In: Gartner BL (ed.) Stems and Trunks in Plant Form and Function. Academic Press. San Diego, pp. 151-174

Homeier J, Hertel D, Camenzind T *et al.* (2012) Tropical andean forests are highly susceptible to nutrient inputs-rapid effects of experimental N and p addition to an ecuadorian montane forest. PLoS ONE, 7, e47128

Howlett BE, Davidson DW (2003) Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. For Ecol Manage 184:369–83

Howlett BE, Davidson DW. (2001) Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. J. Trop. Ecol. 17:285–302

Huante P, Barradas VL, Rincón E (2002) Ecofisiología vegetal. In: Historia natural de Chamela (ed. FA Noguera, JH Vega, AN Garcia & M Quezada), pp. 473-489. Instituto de Biología, UNAM, México

Ibáñez I, Schupp EW (2002) Effects of litter, soil surface conditions, and microhabitat on *Cercocarpus ledifolius* Nutt. Seedling emergence and establishment J. Arid Environ. 52 (2):209-221

Jansen AE, De-Nie HW (1988) Relations between mycorrhizas and fruitbodies of mycorrhizal fungi in Douglas fir plantations in The Netherlands. Acta Bot. Neerl 37 (2):243-249

Janzen DH, Wilson DE (1983) Mammals. In: Janzen DH (ed) Costa Rican Natural History. University of Chicago Press, Chicago, pp. 426-501

Jaramillo JD (2001) Introducción a la ciencia del suelo, Facultad de Ciencias, , Universidad Nacional de Colombia, Colombia

Jasper DA, Abbott LK, Robson AD (1991) The effect of soil disturbance on vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytol* 118:471-476

Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES (1993) Hyphal transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus of N applied to the soil as ammonium or nitrate. *Biol Fertil Soils* 16:66–70

Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscularmycorrhizas across scales. *New Phytol.* 185:631–647

Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytol.* 135:575–585

Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7:1225–1241

Kleinman P, Pimentel D, Bryant R (1995) The ecological sustainability of slash-and-bum agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52: 235-249.

Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117:365-386

Lewis G, Schrire B, Mackinder B, Lock M. (2005) Legumes of the world, Royal Botanic Gardens, Kew

Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD (1996) SAS system for mixed models. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA

Lott E J, Atkinson TH (2002) Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avenidaño M (eds.) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 83-97

Maas AI, Steyerberg EW, Marmarou A *et al.* (2010b). Impact recommendations for improving the design and analysis of clinical trials in moderate to severe traumatic brain injury. *Neurotherapeutics* 7:127-134

Macek I, Dumbrell AJ, Nelson M, Fitter AH, DominikVodnik D, Helgason T (2011) Local Adaptation to Soil Hypoxia Determines the Structure of an arbuscular mycorrhizal fungal community in roots from natural CO₂ springs. *Appl. Environ. Microbiol.* 77:4770–4777

Martín, G. M.AÑO Manejo de la inoculación micorrízica arbuscular, la *Canavalia ensiformis* y la fertilización nitrogenada en plantas de maíz (*Zea mays*) cultivadas sobre suelos Ferralíticos Rojos de La Habana. [Tesis de Doctorado]. INCA. 2009. 101 p

Mason PA, Ingleby K, Munro RC, Wilson J, Ibrahim K (2000) Interactions of nitrogen and phosphorus on mycorrhizal development and shoot growth of *Eucalyptus globulus* (Labill) seedlings inoculated with two different ectomycorrhizal fungi. *For. Ecol. Manage.* 128:259–268

Mass M, Poll LW, Terk MR (2002a) Imaging and quantifying skeletal involvement in Gaucher's disease. *Br J Radiol* 75 (Suppl 1):A13-A24

McFarland JW, Ruess RW, Kielland K, Pregitzer K, Hendrick R, Allen M (2010) Cross-ecosystem comparisons of in situ plant uptake of amino acid-N and NH₄. *Ecosystems* 13:177–193

McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytol* 115:495-501

Molina M, Mancheta L, Medina M (2005). Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Rev. Col. de Ciencia Pecuaria.* 18: 162-175.

Montaño NM, Quiroz V, Cruz-Flores G (2001) Arbuscular mycorrhizal colonization and mineral fertilization of corn and wheat genotypes cultivated in an andisol. *Terra* 19(4):337-344

Murphy P, Lugo A (1986) Ecology of tropical dry forest. *Ann Rev Ecol Systemat* 17:67–88

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858

Oliveira AN, de Oliveira LA (2005) Colonización por hongos micorrízicos arbusculares e teores de nutrientes en cinco cultivares de bananeiras en un latossolo de Amazonia. *R. Bras. Ci. Solo* 29:481-488

Perez C, Rojas S, Johanna M.Sc., Montes J, Van Doncker (2011) Mycorrhizal arbuscular fungi: a biological alternative for sustainable of grasslands agroecosystems in the Colombian Caribbean. *Rev. Colombiana Cienc. Anim.* 3(2):2

Phillips JM, Hayman DS (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

Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182:565–588

Poorter L (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytol* 181:890–900

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

Portillo-Quintero C, Sanchez-Azofeifa A (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143: 144-155.

Portillo-Quintero C, Sanchez-Azofeifa A, Espirito-Santo MM (2013) Monitoring deforestation with MODIS Active Fires in Neotropical dry forests: An analysis of local-scale assessments in Mexico, Brazil and Bolivia. *Journal of Arid Environments* 97:150-159

Quesada CA, Paiva R, Schwarz M, Horna V, Mercado LMN, Prieto A, Ruelas A, Silveira M, Lloyd J (2009) Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6, 2677–2708, doi:10.5194/bg-6-2677-2009, 2009

Ramos-Zapata JA, Orellana R, Allen EB (2006) Establishment of *Desmodium orthocanthos* Martius (Arecaceae): effect of inoculation with arbuscular mycorrhizae. *Rev Biol Trop* 54:65–72

Rao L, Allen EB (2010) Combined effects of precipitation and nitrogen deposition on native and invasive winter annual production in California deserts. *Oecologia*. 2010 Apr;162(4):1035-46. doi: 10.1007/s00442-009-1516-5. Epub 2009 Dec 5

Raquel M, Rodríguez-Rodríguez, Torres-Arias Y, Furrázola-Gómez E (2014) Micorrizas arbusculares asociadas a Júcaro de ciénaga *Bucidapalustris* y *Soplillo Lysilomalatisiliquum* en la Reserva de la Biosfera Ciénaga de Zapata, Cuba. Revista CENIC Ciencias Biológicas, Vol. 45, No. 2:86-93

Reed SC, Cleveland CC, Townsend AR (2007). Controls over leaf litter and soil nitrogen fixation in two lowland tropical rain forests. *Biotropica* 39: 585-592.

Reich PB, Borchert R (1984) Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*72:61-64.

Roa-Fuentes L, Campo J, Parra-Tabla V (2012) Plant biomass allocation across a precipitation gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatan, Mexico. *Ecosystems* DOI: 10.1007/s10021-012-9578-3

Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.

Salinas-Peba L, Parra Tabla-Tabla V, Campo J, Munguía-Rosas MA (2015) Survival and growth of dominant tree seedlings in seasonally tropical dry forests of Yucatan: site and fertilization effects. *J. Plant Eco.* 22:1-10

Satterthwaite WH (2007) The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations. *Plant Eco.*193:113-130.

SEDUMA (2016) <<http://www.seduma.yucatan.gob.mx/consultar.php>> (Consultado:6 Abril 2016).

Shantz AA, Lemoine NP, Burkepile DE (2015) Nutrient loading alters the performance of key nutrient exchange mutualisms. *Ecol. Lett.*: 0.1111/ele.12538,

Singüenza C, Corkidi L, Allen E (2006) Feedbacks of soil inoculum of mycorrhizal fungi altered by N deposition on the growth of a native shrub and an invasive annual grass. *Plant Soil* 286:153–165

Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plants nutrients in dry forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.

Siqueira JO, Saggin-Junior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian species. *Mycorrhiza* 11:245–255

Slot M, Poorter L (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39:683-690

Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA, USA

Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, Ed 3. Academic Press, New York

Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. In: Merchant SS, Briggs WR, Ort D (eds.) *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol 62. Annual Reviews. Palo Alto, pp. 227-250

Smith S, Smith F (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104:1–13.

Staddon P, Jakobsen I, Blum H (2004) Nitrogen input mediates the effect of free-air CO₂ enrichment on mycorrhizal fungal abundance. *Glob. Chang. Biol.* 10:1678-1688

Souza WM, Villaron E (2004) Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. *Plant Ecol.* 174: 337-346.

Subramanian K, Charest C (1999) Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions. *Mycorrhiza* 9:69–75

Tanner EVJ, Vitousek PM, Cuevas E (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79:10–22

Tobar RM, Azcon R, Barea JM (1994a) The improvement of plant N acquisition from an ammonium-treated, drought-stressed soil by the fungal symbiont in arbuscular mycorrhizae. *Mycorrhiza* 4:105–108

Tobar RM, Azcon R, Barea JM (1994b) Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions. *New Phytol* 126:119–122

Trejo I, Dirzo R (2002) Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodivers. Conserv.* 11:2063–2048

Treseder KK (2004) A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytol.* 164:347–355

Tuomi J, Kytöviita MM, Härdling R (2001) Cost efficiency of nutrient acquisition and the advantage of mycorrhizal symbiosis for the host plant. *Oikos* 92:62–70

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

Vejsadová H, Hršelová H, Příklad Z, Vančura V (1990) Effect of different phosphorus and nitrogen levels on development of VA mycorrhiza, rhizobial activity and soybean growth. *Agric. Ecosyst. Environ.* 29 (1–4):429-434

Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115

Whigham DF, Olmsted I, Cabrera Cano E, *et al.* (2010) Impacts of hurricanes on the forests of Quintana Roo, Yucatán Peninsula, Mexico. In Scott FJ, Gomez-Pompa A (eds.) *The lowland maya Area: three Millennia at the human-wildland interface*. Food Products Press. Binghamton, NY, pp. 193–216

Wright SJ (1992) Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends Ecol. Evol.* 7:260-263

6. ARTÍCULO CIENTÍFICO

EFFECTO DE LA SUPLEMENTACIÓN DE NUTRIENTES SOBRE LA
COLONIZACIÓN MICORRÍZICA Y EL CRECIMIENTO EN PLÁNTULAS
DE DOS ESPECIES ARBÓREAS DE YUCATÁN, MÉXICO

EFFECT OF NUTRIENTS ADDITION ON THE ARBUSCULAR
MYCORRHIZAL ROOT COLONIZATION AND GROWTH IN SEEDLINGS
OF TWO TREE SPECIES OF YUCATÁN DRY FORESTS, MÉXICO.

Samuel Campos Ruiz*, Víctor Parra Tabla & José Alberto Ramos Zapata

Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias, UADY, Km 15.5 Carretera Xmatkuil Mérida, Yucatán, México,

Tel: +52 (999) 9855065.

email: samuel_campos86@hotmail.com

*Autor para la correspondencia

<<Artículo escrito bajo normas de la revista Mycorrhiza>>

Resumen

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) juegan un papel esencial en la nutrición de las plantas. Evidencias recientes sugieren que la adición de nutrientes en el suelo tiene un efecto inhibitorio en la asociación HMA-plantas. Sin embargo, en especies tropicales dicho efecto ha sido escasamente estudiado. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la adición de N y P en la asociación HMA-plantas y en el crecimiento de plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*. Se estableció un diseño factorial de adición de nutrientes (N, P, N+P, control), evaluando el porcentaje de colonización micorrízica, de hifas y de vesículas, así como en el crecimiento de las plántulas (área foliar, AF y proporción de peso seco tallo/raíces, PS). El análisis reveló efectos significativos de la interacción tratamiento \times especie en el porcentaje de colonización y de hifas ($F \geq 5.37$, $p \leq 0.001$), mostrando solo efectos negativos en *P. piscipula*. En el crecimiento también se observó un efecto significativo de la interacción tratamiento \times especie ($F \geq 3.78$, $p \leq 0.001$), en ambas variables. En *P. piscipula* solo se observó un incremento significativo en el AF debido a la adición de P, mientras que en *L. latisiliquum* la adición N, P y N+P indujeron un incremento en el AF respecto al control y la adición de N una disminución en el PS. Sin embargo, en ambas especies el número de vesículas se relacionó de manera significativa con un incremento en el AF y en el PS, sugiriendo un efecto positivo de los HMA, aunque este efecto también fue dependiente de la especie ($F \geq 13.54$, $p \leq 0.0003$). En *P. piscipula* la respuesta al número de vesículas fue significativamente mayor. En general los resultados sugieren que la suplementación de nutrientes afecta la asociación entre HMA y las plantas, pero este efecto es altamente dependiente de la especie.

PALABRAS CLAVE. Fertilización Nitrogenada, fertilización fosforada, micorrizas arbusculares nativas, *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum*.

INTRODUCCIÓN

En selvas tropicales secas existen evidencias de que el crecimiento de plántulas puede estar limitado por la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Vitousek 1984, Murphy y Lugo 1986). En particular las selvas secas de Yucatán (México) que crecen sobre una capa cárstica de origen geológico reciente, han sido caracterizadas como pobres en nutrientes y aunque algunos experimentos de suplementación de nutrientes como fósforo y nitrógeno han mostrado efectos positivos en el reclutamiento y crecimiento de plantas (Ceccon *et al.* 2003, Ceccon *et al.* 2006), otras evidencias han mostrado que los efectos pueden ser dependientes de la especie de planta en particular o del sitio específico en el que crecen (Salinas-Peba *et al.* 2014).

Dentro de los factores que pueden explicar la respuesta diferencial a la suplementación de nutrimentos en especies de plantas en general y en las de selvas estacionalmente secas (SES), es que dicha suplementación puede afectar la asociación con los microorganismos del suelo. Un reciente metanálisis, en el que se incluyeron a un número importante de especies de plantas, sugiere que es común que existan efectos de “interferencia” en las interacciones entre las plantas y microorganismos (específicamente micorrizas) debido a la suplementación de recursos (Treseder 2004). Sin embargo, es notable que en este análisis la gran mayoría de las especies estudiadas son cultivadas en zonas templadas y muy pocas son de vida arbórea y de distribución tropical.

Las plantas han desarrollado interacciones mutualistas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), los cuales a través de una interacción mutualista funcionan como mediadores en el transporte de los nutrimentos a las plantas. Se ha mostrado para diferentes

especies que la adición de nutrimentos bajo diferentes condiciones (e.g., concentración de nutrimentos, exposición lumínica) puede ya sea inhibir o promover la interacción con HMA (Douds 1994, Montaña *et al.* 2001, Treseder 2004, Abdol 2011, Parra-Tabla *et al.* 2015). En general estas aparentes respuestas contradictorias no permiten establecer por ahora un consenso respecto al efecto del incremento de nutrimentos en el suelo en la asociación entre las plantas y los HMA, por lo que es necesario acumular más evidencias, en particular en especies arbóreas tropicales, que permitan establecer si existe un patrón general de respuesta o al menos identificar las condiciones bajo las cuales se puede predecir una respuesta positiva o negativa.

En las SSE los resultados de la fertilización experimental sobre el porcentaje de colonización de HMA, sugiere que las respuestas en particular son muy dependientes de la especie y de las dosis de nutrientes (Camenzind *et al.* 2014; Ramos-Zapata *et al.* 2006; Homeier 2012; Montaña 2001). La aplicación de fertilizantes en las SES ha sido estudiada por diversos autores (e.g., Ceccon *et al.* 2006; Vitousek y Howarth 1991; Tanner *et al.* 1998), reportándose por ejemplo que la aplicación de N y P a plántulas y arboles adultos en selvas de Yucatán en diferentes etapas de regeneración, ocasiona el aumento de la riqueza y la supervivencia de ciertas especies e incluso incrementos de la concentración de P en las hojas de especies dominantes (Campo y Dirzo 2003, Ceccon *et al.* 2006). Sin embargo, recientemente otros experimentos de adición de N y P señalan que algunas especies responden de manera positiva pero que otras no, considerando en parámetros como la supervivencia o el crecimiento (Salinas-Peba *et al.* 2014) y no se sabe si existe un efecto de la suplementación de nutrientes en la dinámica de interacción entre los HMA y las plantas. Entender el efecto de la adición de nutrientes a este nivel permitiría no solo comprender en

términos generales el papel de los HMA en el flujo de nutrientes, sino elaborar diseños más adecuados, por ejemplo en planes de restauración ambiental con especies dominantes que se distribuyen en diferentes condiciones ambientales y de disponibilidad de nutrientes.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la suplementación de nutrientes en la colonización micorrízica arbuscular y en el crecimiento de plántulas de dos especies de leguminosas provenientes de dos selvas secas de Yucatán: *Piscidia piscipula* (Jabín) y *Lysiloma latisiliquum* (Tzalam). Ambas especies son dominantes en la SSE de Yucatán y ocupan diferentes ambientes a lo largo de su distribución geográfica, pero particularmente en cuanto a las características edáficas y de disponibilidad de nutrimentos en las selvas secas caducifolias y en las selvas secas espinosas en las que se encuentran (Salinas-Peba *et al.* 2014). En específico intentamos responder las siguientes preguntas ¿La suplementación de nutrientes (N y P) afecta la interacción entre las plántulas y los HMA? ¿La respuesta a la suplementación de nutrientes depende de la especie? y ¿Cuál es el efecto de la suplementación en la acumulación de biomasa de las plántulas y ésta se relaciona con la asociación con los HMA?

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de semillas y de sustrato

Las semillas de *Piscidia piscipula* (Fabaceae) y *Lysiloma latisiliquum* (Fabaceae), fueron colectadas en dos sitios de la selva seca estacional de Yucatán: Xmatkuil (20°52'07.44"N-89°36'51.64"O) y Chixchulub (21°14'05.74"N-89°32'28.40"O). Las características fisonómicas que presentan las selvas en los dos sitios de muestreo las definen como selvas

secas estacionales, con dos periodos estacionales marcados, una estación seca y una estación lluviosa (Murphy y Lugo 1986). Los suelos de las selvas secas de los dos sitios han tenido un uso y manejo productivo y en la actualidad tienen un abandono mayor a 20 años (González-Iturbe *et al.* 2002). Las selvas secas que corresponden al sitio del norte del estado (Chichchulub y Xmatkuil) se encuentran en una zona de explotación del henequén (*Agave fourcroydes* Lem). El sitio Xmatkuil presenta una vegetación de tipo selva baja caducifolia, se caracteriza por presentar una ligera capa de suelo con rocas calizas permeables y hojarasca acumulada (Flores y Espejel 1994). El sitio Chichchulub presenta vegetación de tipo selva baja caducifolia espinosa y se caracteriza por suelos poco profundos, calcáreos, con abundante roca caliza; escasa materia orgánica y altamente permeable (Flores and Espejel 1994; García 1988).

Las semillas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum*, se colectaron de frutos maduros, para lo cual se seleccionaron al menos 60 árboles de cada especie durante la primavera del 2014. Adicionalmente en cada sitio se llevó a cabo la colecta de suelo para ser utilizado como sustrato para la germinación y el experimento de adición de nutrientes. Los sustratos de ambo sitios se caracterizan por ser del tipo leptosol, con rangos de profundidad de 0 a 25 cm (Díaz-Garrido *et al.* 2005). Una caracterización química mostró que el sustrato de Chichchulub contenía 5.14% de nitrógeno y 52.31 mg/Kg. de fósforo, mientras que en Xmatkuil se encontró 4.15% de nitrógeno y 0.19 mg/Kg. de fósforo.

Debido a que las semillas de estas especies presentan latencia (Salinas-Peba *et al.* 2014), a estas se les aplicaron dos tratamientos para lograr su germinación, un grupo de semillas fue sumergido en agua por un periodo de 24 horas y otro grupo fue sumergido en ácido sulfúrico durante 5 minutos. Posteriormente las semillas fueron colocadas en charolas de

germinación con suelo pasteurizado a una profundidad de 5mm, siendo regadas cada dos días para mantener el suelo a capacidad de campo. En total se obtuvieron 205 y 275 plántulas de cada uno de los tratamientos de escarificación, las cuales fueron asignadas de manera aleatoria al tratamiento de adición de nutrimentos.

Infectividad y número más probable de propágulos (NMP).

Para conocer el número de propágulos y la infectividad del suelo, se usaron 250 g de suelo de cada sitio (Xmatkuil y Chixchulub) y se colocaron en macetas con 300g de capacidad, a cada maceta se le colocó una plántula de *Zea mays* previamente germinada en un sustrato esterilizado, se tuvieron cinco repeticiones por sitio. Cada maceta se regó diario y después de seis semanas se cosecharon las plantas y las raíces se tiñeron de acuerdo con el método de Phillips y Hayman (1970), y se elaboraron preparaciones permanentes para cuantificar el porcentaje de colonización (McGonigle *et al.* 1990).

El número de propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares en los suelos colectados se evaluó siguiendo el método de las diluciones propuesto por Porter (1979) y se calculó el número de propágulos por volumen de suelo de acuerdo con Ramos-Zapata et al. (2011), encontrándose para el suelo de Chixchulub 68.77 ± 3.57 propágulos en 50 mL de suelo y para el suelo de Xmatkuil 32.21 ± 4.67 propágulos en 50 mL de suelo ($t = -6.213$, $P < 0.0001$).

Suplementación de los nutrimentos.

Las plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum* provenientes de Xmatkuil se trasplantaron en vasos de 250 g en suelos de Xmatkuil y las plántulas de Chixchulub respectivamente en suelo de Chixchulub. Las plántulas se mantuvieron en condiciones de invernadero con las mismas condiciones de luz, riego y sombra en todos los lotes. Se aplicaron tres tratamientos de suplementación de nutrimentos: control (sin adición de nutrimentos), adición de fósforo, adición de nitrógeno y adición de nitrógeno más fósforo, con un total de 240 plántulas de cada una de las especies (30 por tratamiento). La adición de nutrientes se llevó a cabo en dos ocasiones: al principio del experimento y dos meses después aplicándose 1.25 g N/m^2 de nitrógeno ($\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$) y 0.45 g P/m^2 de fósforo (H_2PO_4). Para el tratamiento de N+P se añadió una mezcla usando el mismo protocolo que en las adiciones de nutrientes individuales. Se eligió esta cantidad de nutrientes debido a que se encuentran entre los rangos reportados que produce un aumento significativo en el crecimiento de la vegetación de selvas tropicales (Tanner *et al.* 1992).

Efecto de la suplementación de nutrimentos en los HMA

Después de 153 días, de cada plántula se colectaron raíces finas vivas (menores a 2 mm de diámetro), se lavaron con agua de la llave y se tiñeron de acuerdo al método de Phillips y Hayman (1970) modificado por Hernández-Cuevas *et al.* (2008). De estas muestras se obtuvo el porcentaje de colonización de HMA, que incluye las estructuras micorrízicas arbusculares [porcentaje de colonización=número de campos colonizados/total de campos observados) $\times 100$], y el porcentaje de vesículas e hifas de HMA [porcentaje de vesículas o

hifas=número de campos colonizados/total de campos observados)×100] presentes en las raíces.

Efecto de la suplementación de nutrimentos en el crecimiento

A los cinco meses de establecido el experimento, las plantas fueron colectadas y se estimó el área foliar usando un medidor de área foliar (AM-200). Posteriormente las plantas fueron secadas a 60 °C en una estufa de circulación de aire forzado hasta peso constante con la finalidad de cuantificar el contenido de materia seca (Amagno *et al.*, 1999). Se pesó la parte aérea y la parte radicular de cada planta en una balanza analítica y se determinó la proporción de peso seco (peso seco=peso seco aéreo/peso seco radicular).

Análisis de datos:

El análisis de datos se llevó a cabo mediante modelos lineales mixtos (GLM) (Littell *et al.* 1996) en el programa estadístico SAS versión 9.2. Se tomaron como efectos fijos los tratamientos de adición de nutrientes (4 niveles; control, adición de N, adición de P, y adición de N+P) y la especie (dos niveles); y el sitio (i.e. Chicxulub, selva baja espinosa e Xtmakuil, selva baja caducifolia) fue considerado efecto aleatorio. Las variables analizadas fueron: (a) Porcentaje de colonización, (b) porcentaje de vesículas, (c) porcentaje de hifas, (d) proporción de peso seco y (e) área foliar. En todos los casos se utilizó la suma de cuadrados de tipo III (SAS 2002). Las variables porcentaje de colonización de vesículas y de hifas fueron transformadas a arcoseno para mejorar el ajuste de los modelos. Se asumió un error de distribución Lognormal para las variables: proporción de peso seco y área

foliar; y un error de distribución gaussiano, para el porcentaje de vesículas, porcentaje de hifas y el porcentaje de colonización micorrízica (Littell *et al.* 1996). Se utilizó como covariable el porcentaje de vesículas para el área foliar y la proporción de peso seco, ya que al ser estructuras indicadoras de almacenamiento de recursos por parte de los HMA, indica un funcionamiento eficiente de la interacción lo que puede influir en el crecimiento de las plantas. El estimador de covarianza (del efecto aleatorio: sitio) fue obtenido a través del análisis de verosimilitud por medio del paquete SAS (2002). Todos los modelos utilizados lograron converger y en ninguno se observó evidencia de sobredispersión de los datos. Para todas las variables se reportan las medias (\pm EE).

RESULTADOS

Efecto de la adición de nutrientes en la colonización de HMA

Porcentaje de colonización micorrízica

El porcentaje de colonización total mostró diferencias significativas entre especies, tratamientos de adición de nutrientes y en la interacción especie \times tratamiento (Tabla 1). Las diferencias significativas halladas entre especies mostraron un mayor porcentaje de colonización micorrízica en *Piscidia piscipula* (69.15 ± 1.53), en comparación con *Lysiloma latisiliquum* (35.00 ± 1.45). En cuanto a los tratamientos de adición de nutrientes, las diferencias significativas fueron entre el control (55.26 ± 2.71), que presentó el mayor porcentaje de colonización micorrízica, y los tratamientos de adición de N (47.02 ± 2.34) y NP (48.67 ± 2.61); mientras que la adición de P (57.23 ± 2.76) fue estadísticamente similar al control. Sin embargo, las diferencias señaladas por la interacción especie \times tratamiento (Tabla 1), mostraron únicamente diferencias significativas entre tratamientos en *P. piscipula*

y no en *L. latisiliquum* (Tabla 1, Fig. 1). En *L. latisiliquum* se observó que las plantas en el tratamiento control presentaron el mayor porcentaje de colonización (79.10±2.57) en comparación con los tratamientos de N (57.74±3.34) y de NP (63.53±2.97), siendo estos últimos tratamientos diferentes del tratamiento de P (75.79±2.50), y este similar al tratamiento control (Fig. 1).

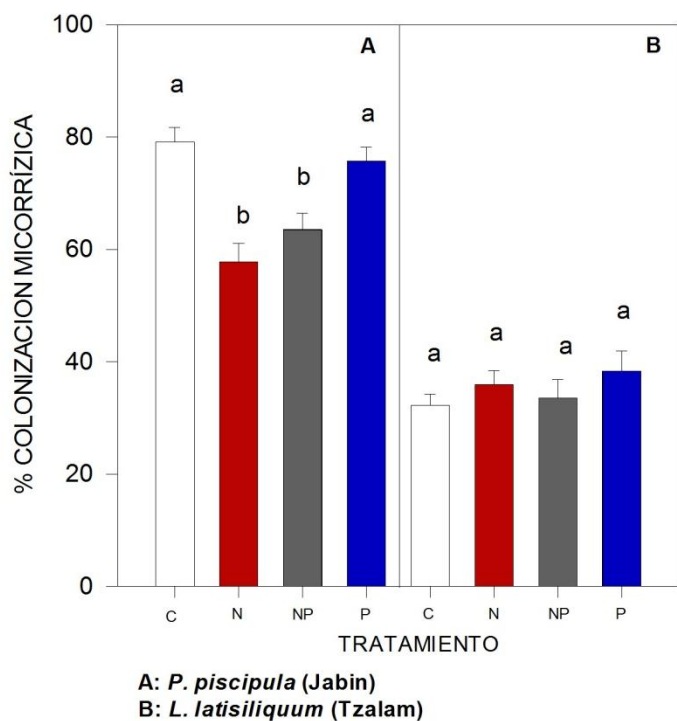


Fig. 1. Porcentaje promedio (+E.E.) de colonización micorrízica en raíces, de dos especies de leguminosas provenientes de una selva seca de Yucatán, bajo la suplementación de tres tratamientos (C: Control; N: suplementación de nitrógeno; P: suplementación de fosforo; NP: suplementación de nitrógeno más fosforo). Letras diferentes señalan diferencias significativas entre tratamientos en cada especie.

Tabla 2. Resultados del experimento de la adición de nutrientes en estructuras micorrízicas, el porcentaje de colonización y el crecimiento en plántulas de *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum* provenientes de una selva seca de Yucatán. Para las variables de crecimiento (área foliar y proporción de peso seco), se incluyó como covariable el número de vesículas. En negritas se muestran los efectos significativos.

EFECTO	VESÍCULAS		HIFAS		COLONIZACIÓN MICORRÍZICA		AREA FOLIAR		PROPORCIÓN PESO SECO	
	F-VALOR	P	F-VALOR	P	F-VALOR	P	F-VALOR	P	F-VALOR	P
ESPECIE	54.43	0.0001	354.26	0.0001	277.9	0.0001	97.32	0.0001	9.42	0.0023
TRATAMIENTO	1.11	0.3444	10.24	0.0001	6.41	0.0003	4.12	0.0068	0.36	0.7831
ESPECIE*										
TRATAMIENTO	1.7	0.1667	5.37	0.0012	7.03	0.0001	3.78	0.0108	3.5	0.0156
VESÍCULAS							20.36	0.0001	11.2	0.0009
VES* TRATAMIENTO							0.86	0.4601	0.55	0.6491
VES*ESPECIE							13.54	0.0003	19.51	0.0001

Vesículas e hifas

Para el porcentaje de vesículas en las raíces se observaron efectos significativos entre especies, pero no se observaron diferencias debidas a la adición de nutrientes ni a la interacción especie×tratamiento (Tabla 1). Se observó que *Piscidia piscipula* tuvo casi el doble de porcentaje de vesículas en las raíces en comparación con *Lysiloma latisiliquum* (30.53 ± 1.36 y 17.70 ± 1.30 respectivamente).

En contraste, los resultados encontrados para las hifas fueron significativos entre especies, tratamientos, y en la interacción especie×tratamiento (Tabla 1). Las diferencias significativas halladas entre especies, mostraron un mayor porcentaje de hifas en *P. piscipula* (62.51 ± 1.63), en comparación de *L. latisiliquum* (24.05 ± 1.35). En cuanto a los

tratamientos de adición de nutrientes, las diferencias significativas se observaron en el control (47.83 ± 2.92) con el mayor porcentaje de hifas, en comparación de los tratamientos N (36.17 ± 2.39) y NP (39.37 ± 2.72), siendo éstos diferentes del tratamiento de P (49.55 ± 2.85), que no difirió del control. Sin embargo, los resultados de la interacción especie \times tratamiento, mostraron que en *P. piscipula* se presentó un mayor porcentaje de vesículas en los tratamientos control (74.33 ± 2.74) y fósforo P (69.18 ± 2.75), al compararse con los tratamientos N (48.99 ± 3.37) y NP (21.27 ± 2.86), siendo estos últimos tratamientos similares entre sí. Por otra parte, en *L. latisiliquum* solo se hallaron diferencias significativas al comparar el P (29.59 ± 3.45), contra el NP (21.27 ± 2.86), siendo este último quien presentó el menor porcentaje de colonización en las hifas (Fig. 2).

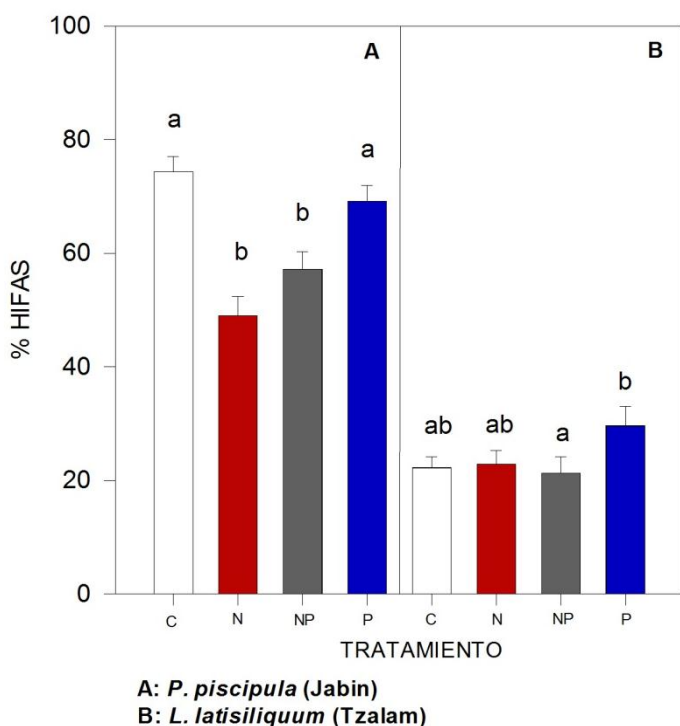


Figura 2. Porcentaje promedio (+ E.E.) de hifas en raíces de dos especies de leguminosas provenientes de una selva seca de Yucatán, bajo la suplementación de tres tratamientos (C:

Control; N: suplementación de nitrógeno; P: suplementación de fósforo; NP: suplementación de nitrógeno más fósforo). Letras diferentes señalan diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos en cada especie.

Área foliar y peso seco

Para el área foliar existieron diferencias significativas de los efectos principales (especie y tratamiento) pero también de su interacción (Tabla 1). En cuanto a los tratamientos, las diferencias significativas se encontraron entre el tratamiento control (171.22 ± 12.79), que presentó menor área foliar, al compararse con los tratamientos N (199.73 ± 13.50), NP (236.65 ± 12.03) y P (228.40 ± 12.20); siendo estos dos últimos tratamientos similares entre sí, y diferentes del tratamiento nitrógeno. Por otro lado, las diferencias significativas encontradas en la interacción especie \times tratamiento (Fig. 3), muestran que el control (282.86 ± 14.68) y el nitrógeno (308.58 ± 17.87) en *P. piscipula*, presentaron menor área foliar, en comparación del tratamiento fósforo (319.58 ± 16.32). En cuanto a la *L. latisiliquum* se hallaron diferencias significativas entre el control (59.59 ± 2.70); que presentó menor área foliar, y los tratamientos N (92.73 ± 4.12), NP (148.97 ± 10.52) y el P (134.06 ± 5.43); siendo estos últimos tratamientos similares entre sí (Fig. 3).

El análisis también mostró un efecto significativo de la interacción vesículas \times especie, mostrando que la respuesta de *P. piscipula* (estimada como el valor de la pendiente de la interacción) fue significativamente mayor que para *L. latisiliquum* ($p < 0.05$).

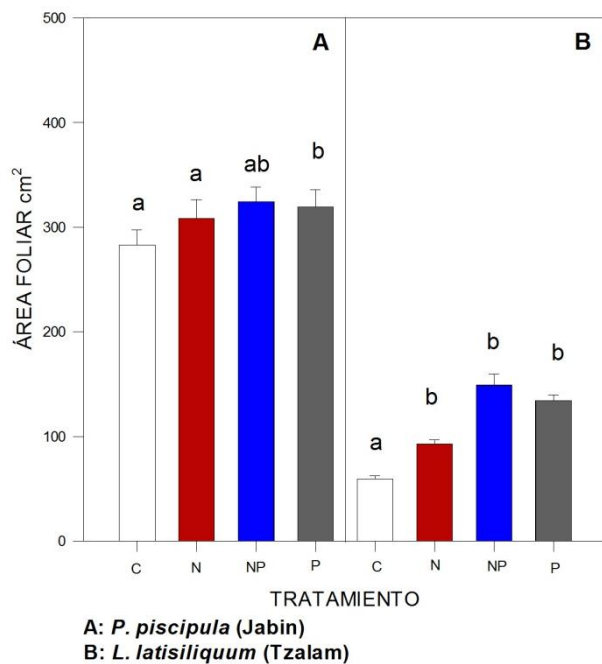
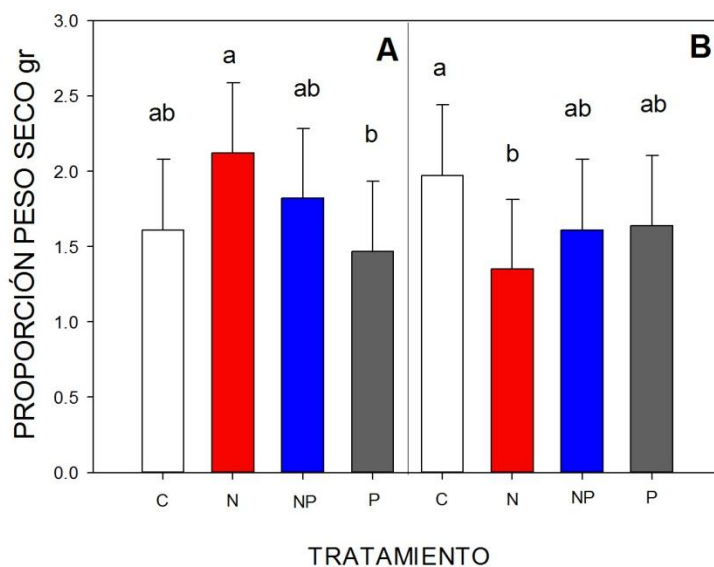


Figura 3. Área foliar promedio (+E.E.) de dos especies de leguminosas de una selva seca estacional; bajo la suplementación de tres tratamientos (C: Control; N: suplementación de nitrógeno; P: suplementación de fosforo; NP: suplementación de nitrógeno más fosforo). Letras diferentes señalan diferencias significativas entre tratamientos en cada especie. Letras diferentes señalan diferencias significativas entre tratamientos en cada especie.

Proporción de Peso seco (peso seco aéreo/peso seco radicular)

Los resultados mostraron que para la proporción del peso seco (aéreo/raíz) existen efectos significativos de la especie pero no del tratamiento, pero al igual que para el área foliar si hubo un efecto significativo de la interacción especie × tratamiento (Tabla 1). En cuanto las diferencias encontradas *P. piscipula* mostró que el tratamiento N (2.12 ± 0.46), proporcionó mayor peso seco; en comparación con el tratamiento P (1.47 ± 0.46). Sin embargo, el

control no presentó diferencias significativas entre los demás tratamientos los tratamientos (N, NP y P). Por otra parte, en *L. latisiliquum* se hallaron diferencias significativas entre el tratamiento control (1.97 ± 0.47), que presentó mayor peso seco, en comparación del tratamiento N (1.35 ± 0.46) (Fig. 4). De igual forma se observó que el número de vesículas tuvo un efecto significativo de interacción con la especie (Tabla 1). En este caso el análisis mostró que la respuesta de *L. latisiliquum* fue significativamente mejor ($p < 0.05$)



A: *P. piscipula* (Jabin)
B: *L. latisiliquum* (Tzalam)

Figura 4. Proporción peso seco aéreo/peso seco (+E.E.) radicular promedio de dos especies leguminosas provenientes de una selva seca de Yucatán; bajo la suplementación de tres tratamientos (C: Control; N: suplementación de nitrógeno; P: suplementación de fosforo;

NP: suplementación de nitrógeno más fosforo). Letras diferentes señalan diferencias significativas entre tratamientos en cada especie.

Finalmente, para todas las variables se observó que la contribución a la variación del efecto aleatorio fue significativa ($\chi^2 \geq 3.4$, $p \leq 0.01$ en todos los casos), lo que sugiere que las condiciones específicas de los dos tipos de selvas contribuyeron a la respuestas observadas.

DISCUSIÓN

Este estudio es de los pocos que han evaluado el efecto de la suplementación de nutrientes sobre la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares en raíces de especies de árboles tropicales. En general los resultados mostraron que el efecto de la suplementación es altamente dependiente de la especie, lo cual se reflejó también en respuestas diferenciales en el crecimiento de las plantas.

Efecto de la suplementación de nutrientes en la asociación HMA-plantas

El rango de colonización de HMA observado en ambas especies (58-79 % en *P. piscipula* y 32-38 % en *L. latisiliquum*), sugiere que éstas especies son micotróficas (Siqueria y Saggin-Junior 2001), aunque las diferencias en el rango de colonización sugieren que probablemente la interacción es más intensa en *P. piscipula*, ya que los valores de colonización son cercanos al doble de lo presentado por *L. latisiliquum* lo cual puede explicar parcialmente las diferencias en los resultados de crecimiento, ya que se ha demostrado que a mayor colonización micorrízica mayor crecimiento y concentración de fósforo en los tejidos de las plantas (Treseder 2013).

Se ha reportado que el aumento en la disponibilidad de fósforo en el suelo generalmente provoca una disminución en el porcentaje de colonización micorrízica, el cual se puede atribuir a un costo mayor en el mantenimiento de las micorrizas (Treseder 2004), en contraste con la suplementación de nitrógeno que puede provocar un aumento o disminución en el porcentaje de colonización (Smith y Smith 2011). Es decir que el efecto del N en general parece ser más variable que el efecto del P (Treseder 2004).

El porcentaje de colonización total, de vesículas e hifas no disminuyó por la suplementación de fósforo. Este resultado es similar a lo encontrado en especies de árboles forestales de una selva tropical de Brasil (Siqueira y Saggin-Junior 2001). Se ha sugerido que la colonización micorrízica está bajo el control de ambos mutualistas (el HMA y la planta), pero la planta puede tener un papel primordial debido a que la nutrición está regulada por ella, de hecho existen evidencias que muestran que la sensibilidad a la colonización por la adición de P puede ser controlado por la dependencia del hospedante (Manjunath y Habte 1991). Por otro lado, se ha encontrado que las especies no dependientes de los HMA muestran una baja respuesta en el porcentaje de colonización micorrízica por la suplementación de P (Siqueira y Saggin-Junior 2001), lo que sugiere que las especies sean independientes de los HMA.

Las hifas fueron las principales estructuras micorrízicas que se encontraron en las células de las raíces de ambas especies. Estas estructuras son específicas de las micorrizas tipo *Paris* (Smith y Read 1997). Este tipo de estructuras son a menudo observadas en árboles de las selvas tropicales (Cavagnaro 2003). Las plántulas de *P. piscipula* mostraron una disminución en la colonización por hifas y total en los tratamientos N y N+P como se ha reportado para otras especies como *Artemisia californica* (Singuenza *et al.* 2006), *Graffenrieda emarginata* (Camenzind *et al.* 2014), *Lolium perenne* y *Trifolium repens* (Staddon 2004) y en numerosas especies incluídas en el metanálisis reportado por Treseder (2004), lo que indica que en condiciones donde hay alta disponibilidad de nitrógeno en el suelo el porcentaje de colonización micorrízica disminuye, lo que coincide con lo observado en el presente trabajo.

Por otro lado, el porcentaje de colonización por hifas en *L. latisiliquum* disminuyó significativamente con la aplicación de N+P, en comparación con la aplicación de P. Los resultados sugieren que el porcentaje de hifas en *L. latisiliquum* disminuye a causa de la disponibilidad de nutrientes (Treseder y Allen, 2002). Resultados similares han sido reportados en otras especies (por ejemplo Treseder y Allen, 2002) lo que sugiere que la interacción entre las plantas y los HMA pueden ir en un continuo de beneficio neutro-positivo o negativo, dependiendo entre otras cosas de la limitación por nutrientes a la que están expuestas las plantas (Smith y Read 1991; Parra-Tabla *et al.* 2015).

En cuanto al porcentaje de colonización total en *L. latisiliquum* no se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos. Este resultado sugiere que en esta especie la suplementación de nutrientes no genera ningún efecto sobre la asociación con HMA, aunque es necesario establecer experimentos con un mayor gradiente de concentraciones para definir si existe o no un efecto negativo o si existe un umbral en el que se puede mantener la asociación con los HMA.

Respecto al porcentaje de vesículas, cerca de un 33% de las muestras observadas de raíces estuvieron presentes en *P. piscipula*, en comparación con poco menos del 20 % para *L. latisiliquum*. Una baja frecuencia de vesículas en *L. latisiliquum*, muestra una reducción en los órganos de almacenamiento para lípidos y otras reservas de energía (Smith y Read 1997). En resumen, los resultados muestran que existen claras diferencias entre *P. piscipula* y *L. latisiliquum* en el efecto de la suplementación de nutrientes sobre la interacción que mantienen con los HMA, lo cual probablemente se relaciona con la dependencia micorrízica de estas especies, un aspecto que debe ser evaluado en estudios posteriores.

Efecto de la suplementación de nutrientes en la biomasa vegetal

Respecto al efecto de la suplementación de nutrientes en la biomasa vegetal, se encontró un incremento en el área foliar en las plántulas de *P. piscipula* en respuesta a la adición de fósforo. En condiciones de invernadero Patreze y Cordeiro (2005), encontraron una mayor área foliar por la suplementación de fósforo en plántulas micorrizadas de *Enterolobium contortisiliquum* y *Lonchocarpus muehlbergianus* (Leguminosas) durante el periodo inicial de crecimiento.

Por otro lado, Ceccon (2003) encontró un incremento en la cobertura de las hojas por la suplementación de fósforo en plántulas de un selva seca en Yucatán, lo que indica que la suplementación de este nutriente (P), genera un incremento en el área foliar. Sin embargo, en un experimento de adición de N y P en condiciones de campo con las dos especies utilizadas en este estudio, se observó un incremento en la cobertura en *P. piscipula* debida a la adición de N (Salinas-Peba *et al.* 2014). Probablemente la diferencia observada entre este estudio y el mencionado anteriormente, se deba a que en condiciones de campo existen otras variables no controladas (e.g., disponibilidad de agua, nivel de infección de HMA, competencia con otras especies) que modifican la dinámica del flujo de nutrientes del suelo a la planta, así como a las diferencias en las dosis empleadas.

Para el caso de *L. latisiliquum* la aplicación de la fertilización (N, P y N+P) promovieron un incremento en el área foliar respecto al control; resultados similares fueron reportados por Homeier (2012) quien halló una tendencia de incremento en el área foliar en cuatro especies del trópico ecuatoriano (*Graffenrieda emarginata*, *Myrcia sp.*; *Hieronyma fendleri*), debido a la suplementación de N y P. Sin embargo, en *L. latisiliquum* también

existe un reporte que muestra que en condiciones de campo la adición de N y P no afecta su área foliar (Salinas-Peba *et al.* 2014). Es probable que las diferencias en los resultados entre este trabajo y el de Salinas- Peba *et al.* (2014), se deban por un lado a los factores que no pueden ser controlados en un experimento en campo y por otro las diferencias entre la cantidad de nutrientes utilizados.

En cuanto a la proporción de peso seco en *P. piscipula*, únicamente se encontraron diferencias al comparar el tratamiento de adición de N, que presentó mayor peso seco en comparación del tratamiento de P. Estos resultados contrastan con los reportados para algunas especies de plántulas de árboles tropicales, donde se ha demostrado que el fósforo tiene un efecto positivo en la biomasa total (Lawrence 2001). Sin embargo, nuestros resultados coinciden con los reportados por Camargo (2010) quien observó que la mayoría de las especies que analizó (leguminosas), no respondieron a la adición de fósforo en relación al peso seco de la plantas. En este contexto, la explicación es que la cantidad de P que fue suplementada no fue suficiente para ejercer efectos positivos en la proporción de peso seco (por ejemplo ver Parra-Tabla and Bullock 1998). Además, otro factor que pudo afectar la producción de biomasa es el tipo de suelo, ya que el P suplementado no se absorbe rápidamente y esto pudo influir en la biomasa (Davidson *et al.* 2004).

En *L. latisiliquum* los resultados fueron sorprendentes, se encontró un mayor peso seco en el tratamiento control en comparación con el tratamiento con suplementación de N. Es posible que la importancia del N resida en sus efectos sobre la actividad microbiana, que intervienen en la disponibilidad de nutrientes para las etapas iniciales de crecimiento en las plántulas (O'Connell 1990), también la mineralización del N y la nitrificación, pudieron ocasionar la inmovilización del N suplementado; indicando que gran parte del nitrógeno

probablemente fue retenido en el suelo (Davidson *et al.* 2004). Algunas evidencias del papel que juegan las bacterias en la inmovilización del N en los suelos en Yucatán soportan esta hipótesis (Bejarano *et al.* 2014).

Existen factores que no fueron evaluados en este estudio y que deberían ser considerados en estudios futuros: como son los costos de los nódulos y la respiración de raíces, ya que se podría asumir que estos costos externos fueron limitantes, y probablemente explicarían una disminución en el peso seco en el tratamiento de adición de N en comparación del costo de carbono en el tratamiento control, especialmente para *L. latisiliquum*

La presencia de vesículas tuvo un efecto significativo para el área foliar y para la proporción de peso seco, es decir que un mayor número de vesículas en las raíces se relaciona en una mayor cantidad de biomasa acumulada. Sin embargo, este efecto también fue dependiente de la especie, observándose que el efecto de la presencia de vesículas en *P. piscipula* fue mayor que en *L. latisiliquum*. Este resultado sugiere nuevamente que probablemente la asociación con HMA en *P. piscipula* es más importante que para *L. latisiliquum*, lo cual debería de ser corroborado a través de experimentos específicos de dependencia.

En general, los resultados de este trabajo muestran que la suplementación de nutrientes afectan la asociación mutualista entre HMA y las plantas y que, al igual que se ha reportado en otros estudios, el resultado depende en gran medida de la especie de planta en particular. El efecto de la suplementación también mostró efectos diferenciables entre las dos especies en el crecimiento, aunque nuestros resultados también sugirieron que en general la presencia de estructuras de los HMA (i.e. vesículas), afectan de manera positiva

en la acumulación de biomasa de las plantas, pero que la intensidad de su efecto también es dependiente de la especie.

LITERATURA CITADA

Abdol-Amir Y, Kazem K, Abdol-Amir M, Farhad R, Habib-Allah N (2011) *Phosphate Solubilizing Bacteria* and arbuscular mycorrhizal. *World Appl Sci J* 15(9):1310-1318

Amagno L, Hamorro A, Arandón S (1999) Aplicación fraccionada de nitrógeno en colza *Brassica napus L .spp oleífera forma annua*: efectos sobre el rendimiento y la calidad de la semilla. *Revista de la Facultad de Agronomía, La plata.* 104(1):25-34

Barron •B, Purves D, •Hedin L (2011) Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowlandtropical forest *Oecologia* 65:511-520

Batterman SA, Hedin LOV, Van Breugel M, Ransijn J, Craven DJ, Hall JS (2013) Key role of symbiotic N₂ fixation in tropical forest secondary succession. *Nature*, doi:10.1038/nature12525.

Bejarano-Castillo M, Crosvy-Galván M, Parra-Tabla V, Etchevers J, Campo J. (2014) Precipitation regime and nitrogen addition effects on decomposition in tropical dry forests. *Biotropica.* 46: 415-424

Camargo-Ricalde SL, Reyes-Jaramillo I, Montaña NM. (2010) Forestry insularity effect of four *Mimosa L. species Leguminosae-Mimosoideae*) on soil nutrients in aMexican semiarid ecosystem. *Agrofor. Syst.* 80:385–397.

Camenzind T, Hempel S, Homeier J, Horn S, Velescu A, Wilcke W, Rillig M (2014) Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Global Change Biology* 20: 3646–3659,

Campo J, Dirzo R (2003) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatan, Mexico. *J Trop Ecol* 19:525–530

Cavagnaro TR, Smith FA, Ayling SM, Smith SE (2003) Growth and phosphorus nutrition of Paris-type arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 157: 127–134

Ceccon E, Huante P, Campo J (2003) Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *For. Ecol. Manage* 182:387–402

Ceccon E, Huante P, Rincón E (2006) Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Braz Arch Biol Techn* 49:305-312.

Colozzi F, Siqueira JO, (1986) Micorrizas vesiculo-arbusculares em mudas de cafeeiro. 1. Efeitos de (*Gigaspora margarita*) de adubacao fosfatada no crescimento e nutricao, Brasil. *Revista Brasileira de Ciencia do solo* 10(3):199-205

Davidson EA, Reis de Carvalho CJ, Vieira ICG, Figueiredo RO, Moutinho P, Yoko Ishida F, Primo dos Santos MT, Benito Guerrero J, Kalif K, Tuma Sabá R (2004), Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications* 14:150–163. doi:10.1890/01-6006

Díaz-Garrido S, Bautista F, Delgado C, Castillo-González M (2005) Mapas parcelarios de suelos en Mérida, Yucatán, México. In: Bautista F, Palacio G (eds.) *Caracterización y manejo de los suelos de la península de Yucatán. Implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Instituto Nacional de Ecología. Mérida, pp. 145–158

Douds Jr. D, (1994) Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. *New Phytol* 126:233-237

Egerton-Warburton LM, Johnson NC, Allen EB (2007) Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecol Monogr* 77:527–544

Evans DG, Miller MH, (1990). The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonitaton of maize. *New Phytol* 114:65-71

Flores JS, Espejel I (1994) Tipos de la vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense Fascículo 3*. UADY, México

García E (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3ª Ed. UNAM, México

González-Iturbe JA, Olmsted I, Tun-Dzul F (2002) Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecol Manag* 167:67-82

Gosling P, Mead A, Proctor M, Hammond JP, Bending GD (2013) Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytol* 198:546– 556

Guadarrama (2009) Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia, Oaxaca, México. En tesis doctoral. Pp. 55-78

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

Hayman DS, Johnson AM, Ruddlesdin I (1975) The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *Plant Soil* 43:489-495

Hays R, Reid C, St John T, Coleman (1982) Effects of nitrogen and phosphorus on blue grama Growth and mycorrhizal infection. *Oecologia*. 54:260-265

Hernández-Cuevas L, García (2008) Propagación por esporas: el caso de las micorrizas arbusculares. En: Álvarez-Sánchez J, Monroy A (eds.). *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Las prensas de ciencias. México. pp. 29-42

Homeier J, Hertel D, Camenzind T *et al.* (2012) Tropical Andean forests are highly susceptible to nutrient inputs-rapid effects of experimental N and p addition to an Ecuadorian montane forest. *PLoS ONE*, 7, e47128.

Jasper DA, Abbott LK, Robson AD (1991) The effect of soil disturbance on vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytol* 118:471-476

Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185:631-647

Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol*. 185:631-647

Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol*. 135:575-585

Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecol Lett* 7:1225-1241

Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117:365-386

Lawrence D (2001) Nitrogen and phosphorus enhance growth and luxury consumption of four secondary forest tree species in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* (17): 859-869

Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD (1996) SAS system for mixed models. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA

Macek I, Dumbrell AJ, Nelson M, Fitter AH, Dominik Vodnik D, Helgason T (2011) Local Adaptation to soil hypoxia determines the structure of an arbuscular mycorrhizal fungal Community in roots from natural CO₂ springs. *Applied and Environ Microbiol* 77:4770–4777

Manjunath A, Habte M (1991) Relationship between mycorrhizal dependency and rate variables associated with P uptake, utilization and growth. *Commun Soil Sci Plant Anal* 22:1423–1437

Mason PA, Ingleby K, Munro RC, Wilson J, Ibrahim K (2000) Interactions of nitrogen and phosphorus on mycorrhizal development and shoot growth of *Eucalyptus globulus* (Labill) seedlings inoculated with two different ectomycorrhizal fungi. *Forest Ecol Manag* 128:259–268

McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytol.* 115:495-501

Montaño NM, Quiroz MV, Cruz-Flores G (2001) Arbuscular mycorrhizal colonization and mineral fertilization of corn and wheat genotypes cultivated in an andisol. *Terra* 19(4):337-344

Murphy P, Lugo A (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:67–88

O’Connell AM (1990) Microbial decomposition (respiration) of litter in eucalypt forest of south-western Australia: an empirical model base on laboratory incubations. *Soil Biol Biochem* 22:153–60.

Parra-Tabla V, Bullock SH (1998) Factors limiting fecundity of tropical tree *Ipomea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 14:615-27

Parra-Tabla, V., Munguia-Rosas, M., Campos-Navarrete, M.J. and Ramos-Zapata, J. (2015) Effects of flower dimorphism and light environment on the arbuscular mycorrhizal colonization in a cleistogamous herb. *Plant Biol.* 17:163-168

Patreze CM, Cordeiro L (2005) Nodulation, arbuscular mycorrhizal colonization and growth of some legumes native from Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 19:527-537

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

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

Ramos-Zapata JA, Guadarrama P, Navarro-Alberto J, Orellana R. (2011) Arbuscular mycorrhizal propagules in soils from a tropical forest and an abandoned cornfield in Quintana Roo, Mexico: visual comparison of most-probable-number estimates. *Mycorrhiza* 21: 139–144.

Ramos-Zapata JA, Orellana R, Allen EB (2006) Establishment of *Desmoncus orthacanthos Martius* (Arecaceae): effect of inoculation with arbuscular mycorrhizae. *Rev Biol Trop* 54:65–72

Rao L, Allen EB (2010) Combined effects of precipitation and nitrogen deposition on native and invasive winter annual production in California deserts. *Oecologia*. 2010 Apr;162(4):1035-46. doi: 10.1007/s00442-009-1516-5. Epub 2009 Dec 5

Raquel M, Rodríguez-Rodríguez, Torres-Arias Y, Furrázola-Gómez E (2014) Micorrizas arbusculares asociadas a Júcaro de ciénaga *Bucidapalustris* y *Soplillo Lysilomalatisiliquum* en la Reserva de la Biosfera Ciénaga de Zapata, Cuba. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*, Vol. 45, No. 2:86-93

Roa-Fuentes L, Campo J, Parra-Tabla V (2012) Plant biomass allocation across a precipitation gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatan, Mexico. *Ecosystems* DOI: 10.1007/s10021-012-9578-3

Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.

SAS (2002) SAS, version 9.1. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

Salinas-Peba L, Parra-Tabla V, Campo J, Munguía-Rosas MA (2013) Survival and growth of dominant tree seedlings in seasonally tropical dry forests of Yucatan: site and fertilization effects. *J. Plant. Ecol.* 22:1-10

Salinas-Peba L, Parra-Tabla V, Campo J, Munguía-Rosas MA (2013) Survival and growth of dominant tree seedlings in seasonally tropical dry forests of Yucatan: site and fertilization effects. *J. Plant. Ecol.* 22:1-10

Singüenza C, Corkidi L, Allen E (2006) Feedbacks of soil inoculum of mycorrhizal fungi altered by N deposition on the growth of a native shrub and an invasive annual grass. *Plant Soil* 286:153–165

Siqueira JO, Saggin-Junior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian species. *Mycorrhiza* 11:245–255

Siqueira JO, Saggin-Junior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian species. *Mycorrhiza* 11:245–255

Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA, USA

Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, Ed 3. Academic Press, New York

Smith SE, Read DJ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, CA, USA

Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. In: Merchant SS, Briggs WR, Ort D (eds.) *Annual Review of Plant Biology*, vol 62. Annual Reviews. Palo Alto, pp. 227-250

Staddon P, Jakobsen I, Blum H (2004) Nitrogen input mediates the effect of free-air CO₂ enrichment on mycorrhizal fungal abundance. *Glob Change Biol* 10:1678-1688

Tanner EV, Kapos V, Franco W (1992) Nitrogen and phosphorus fertilization effect on Venezuela montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73:78-86

Tanner EVJ, Vitousek PM, Cuevas E (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79:10–22

Treseder KK (2004) A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytol.* 164:347–355

Treseder KK, Allen MF (2002) Direct N and P limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytol.* 155:507-515

Treseder KK (2013) The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant Soil.* 371: 1–13

Tuomi J, Kytöviita MM, Härdling R (2001) Cost efficiency of nutrient acquisition and the advantage of mycorrhizal symbiosis for the host plant. *Oikos* 92:62–70

Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical ecosystems. *Ecology* 65:285-298

Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115

7. CONCLUSIONES GENERALES.

En este estudio se evaluó el efecto de la suplementación de nutrientes sobre el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular en dos leguminosas arbóreas. En general, para la mayoría de las variables de respuesta se observó un efecto significativo debido a la suplementación de N y P, aunque los resultados mostraron que el efecto de dicha suplementación es dependiente de la especie bajo estudio como se especifica a continuación:

1.- El efecto de la suplementación de nutrientes, generó la disminución en el porcentaje de colonización micorrízica total y en el porcentaje de hifas y de vesículas. Sin embargo, este efecto fue notablemente diferentes entre especies: en general, en *P. piscipula* se observaron efectos negativos que sugieren la inhibición de la asociación entre HMA y las plantas, mientras que en *L. latisiliquum* la adición de nutrientes no tuvo un efecto importante. *tisiliquum*.

2.- En cuanto al efecto de la suplementación en el crecimiento también se observaron diferencias notables entre especies, mientras que en *P. piscipula* se observó que la adición de P incrementa el área foliar en *L. latisiliquum* la adición de todos los tratamientos incrementaron el área foliar, aunque la proporción de peso seco aéreo/radical se redujo bajo el tratamiento de adición de N.

3.- Finalmente, se encontró que el número de vesículas de HMA en las raíces afectó positivamente el crecimiento de ambas especies, aunque este efecto fue mayor en *P. piscipula*. Este resultado sugiere que, aunque con un efecto dependiente de la especie, la presencia de HMA incrementa el crecimiento y la acumulación de biomasa en ambas especies de árboles tropicales al menos durante los primeros estadios de su ciclo de vida.