

Estatus micorrízico de *Jacaratia mexicana* y hongos formadores de micorriza arbuscular presentes en selvas bajas caducifolias del Golfo de México

Ramón Zulueta Rodríguez¹, Lucía Varela², Sergio Aguilar Espinosa³,
Dora Trejo Aguilar¹, Liliana Lara Capistrán¹

¹Laboratorio de Organismos Benéficos, Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Veracruzana, Campus Xalapa. Circuito Universitario Gonzalo Aguirre Beltrán s/n, C.P. 91090, Zona Universitaria. Xalapa, Veracruz, México. ²Hongos y Derivados S.A. Acueducto Molino del Rey Manzana A Lote 20, Vista del Valle, Naucalpan 53278, Estado de México, México. ³Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Colima, km 40 autopista Colima-Manzanillo 28100. Tecolón, Colima, México

Mycorrhizal status of *Jacaratia mexicana* and presence of arbuscular mycorrhizal fungi in dry deciduous forests of the Gulf of Mexico

Abstract. We evaluated the mycorrhizal status of *Jacaratia mexicana* A. DC. and the presence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in three patches of dry deciduous forests located on the slope of the Gulf of Mexico. There were no mycorrhizal structures in any of the materials collected in field, and therefore the susceptibility of this species to AMF was determined. The study revealed the presence of arbuscles and vesicles 15 days after inoculation. Six morphospecies were identified: *Glomus intraradices*, *G. constrictum*, *G. sinuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2. and *Entrophospora infrequens*. The only related morphospecies in sampled sites were *G. intraradices* and *G. sinuosum*, and they were also fairly abundant in Veracruz (8, 870 and 5), Campeche (958 and 448) and Yucatán (3,708 and 16). All of them have not been reported associated with *J. mexicana* in our country before.

Key words: Caricaceae, mutual symbiosis, facultative species.

Resumen. Se evaluó el estatus micorrízico de *Jacaratia mexicana* A. DC. y la presencia de morfoespecies de hongos micorrízico arbusculares en tres manchones de Selva Baja Caducifolia ubicados en la vertiente del Golfo de México. En ninguno de los materiales recolectados en campo se encontraron estructuras micorrízicas, y por ello se determinó la susceptibilidad de esta caricácea a la colonización radical en invernadero. La formación de hifas, arbúsculos y vesículas fue evidente a los 15 días después de la inoculación. Por otro lado, se identificaron seis morfoespecies: *Glomus intraradices*, *G. sinuosum*, *G. constrictum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2 y *Entrophospora infrequens*. Las dos primeras no sólo fueron las únicas morfoespecies afines en los sitios muestreados (*G. intraradices* y *G. sinuosum*), sino también las más abundantes en Veracruz (8, 870 y 5), Campeche (958 y 448) y Yucatán (3,708 y 16). Todas ellas se reportan por vez primera asociadas a *J. mexicana* en nuestro país.

Palabras clave: Caricaceae, simbiosis mutualista, especie facultativa.

Received 8 March 2009; accepted 19 April 2010.

Recibido 8 de marzo 2009; aceptado 19 de abril 2010.

Introducción

En casi todos los ecosistemas naturales del mundo donde se desarrolla una comunidad vegetal, la mayor parte de sus componentes mantienen una relación muy estrecha con los

Autor para correspondencia: Ramón Zulueta Rodríguez
rzulueta36@hotmail.com

hongos del suelo, con los cuales a menudo establecen una simbiosis mutualista (Amaranthus y Steinfeld, 2005; Bashan *et al.*, 2007). Tal es el caso de los hongos micorrízico arbusculares (HMA) que destacan por su universalidad (Reinhart y Callaway, 2006; Warnock *et al.*, 2007). Al respecto, numerosas investigaciones han mostrado que los HMA pueden ser determinantes en la funcionalidad y la

composición de las comunidades vegetales (Rillig, 2004; Fitter, 2005), de tal manera que la identificación y estudio de los distintos HMA presentes en un sitio dado son temas de gran importancia ecológica (Helgason *et al.*, 1998; Husband *et al.*, 2002).

Sin embargo, la milenaria coexistencia de estos microorganismos en las áreas del trópico seco se encuentra amenazada por la indiscriminada deforestación (Geist y Lambin, 2002; Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005), situación que también enfrentan las selvas bajas caducifolias (SBC) de nuestro país al registrar una de las tasas más altas de conversión a otros usos, que han disminuido su extensión de 8.3%, el porcentaje de vegetación tropical más alto en México (Masera *et al.*, 1992; Trejo, 1998) a sólo 3.7% (Trejo y Dirzo, 2000). De este modo, los regímenes de perturbación y pérdida acelerada de hábitats existentes aumentan la mortalidad y reducen las tasas de reproducción de las plantas (Fahrig, 2003), lo cual sin duda alguna también incide sobre las poblaciones naturales de *Jacaratia mexicana* A. DC., un elemento arbóreo típico de nuestras selvas secas cuyas posibilidades de supervivencia pueden disminuir notablemente por presiones antrópicas desmedidas. En consecuencia, y tras considerar que los HMA pueden ser trascendentales en el establecimiento de las especies vegetales y que hasta el momento no hay reportes de su asocio con estos microorganismos, los objetivos de este estudio fueron evaluar el estatus micorrízico de *J. mexicana* y determinar las morfoespecies de HMA presentes en su rizósfera en tres relictos de SBC ubicados en la vertiente del Golfo de México.

Materiales y métodos

Estatus micorrízico de *Jacaratia mexicana*

Durante los meses de enero, marzo, mayo y julio de 1999 se recolectaron raicillas de diez individuos silvestres maduros de *J. mexicana* (≥ 15 cm de diámetro a la altura del pecho,

0-20 cm de profundidad) en cada uno de los relictos de SBC situados en la porción central del estado de Veracruz, México: La Bandera ($19^{\circ} 27' 50''$ de latitud norte y $96^{\circ} 33' 12''$ de longitud oeste), Plan de la Higuera ($19^{\circ} 26' 30''$ de latitud norte y $96^{\circ} 32' 16''$ de longitud oeste) y Palo Gacho ($19^{\circ} 23' 56''$ de latitud norte y $96^{\circ} 37' 53''$ de longitud oeste). Se les fijó en formol, ácido acético y alcohol (FAA) y, a continuación, se realizó la técnica de clareo y tinción (Phillips y Hayman, 1970). Como en ninguno de los conteos realizados sobre las láminas portaobjetos (1,000) se determinó la presencia de hifas, arbúsculos o vesículas en el interior de las raicillas (McGonigle *et al.*, 1990), se recurrió a la prueba de Tester *et al.* (1987) para comprobar la susceptibilidad de esta especie a la colonización micorrízica en invernadero. Para ello se sembraron semillas de *J. mexicana* en contenedores de polietileno que se mantuvieron bajo condiciones de invernadero, con temperatura media de 24 a 27°C y humedad relativa promedio entre 70 y 85%. Cuando las plántulas presentaron su primer par de hojas verdaderas se trasplantaron en grupos de 9 a 10 macetas de 2 kg de capacidad que contenían un sustrato preparado con suelo nativo y arena (1:1, v/v) pasteurizados mediante vapor (Brundrett *et al.*, 1994; 1996). La inoculación se realizó con 10 g del consorcio micorrízico nativo MTZ-1 proporcionado por el Laboratorio de Organismos Benéficos de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Veracruzana, Campus Xalapa, integrado por propágulos infectivos de *Glomus mosseae*, *Glomus macrocarpum*, *Glomus geosporum*, *Glomus* sp., *Gigaspora* sp. y *Acaulospora* sp. Por último, cada 5 días se tomaron muestras de raíces de 10 plántulas (a los 5, 10, 15, 20 y 25 días después de la inoculación), y se realizó clareo y tinción (Phillips y Hayman, 1970), así como la determinación del porcentaje de colonización por el método de McGonigle *et al.* (1990).

Morfoespecies asociadas a *Jacaratia mexicana*

Los muestreos de suelo se efectuaron en tres sitios de la vertiente del Golfo de México sin perturbación evidente: Plan de la Higuera (Estado de Veracruz), Seybaplaya (Estado de Campeche) y Buctzotz (Estado de Yucatán) (Figura 1). Los aspectos ambientales, características físico-químicas de los suelos y especies vegetales dominantes se registran en la Tabla 1.

Toma de muestras

En cada uno de los sitios se tomaron muestras de rizósfera de 15 individuos de *J. mexicana* que se mezclaron y homogeneizaron. El material obtenido se guardó en bolsas las cuales se llevaron al laboratorio para iniciar la propagación de los hongos micorrízicos.

Propagación de HMA en cultivos trampa

El sustrato utilizado en las macetas de propagación (Morton, 1988; 1990) fue una mezcla 2:1 (v/v) del suelo rizosférico nativo de cada sitio de muestreo y arena de río (Hamel, 1996), esterilizada con vapor de agua (2 días x 1 hora a 90°C) (Brundrett *et al.*, 1994; 1996) en un autoclave a 11-13 lb/pulg² de presión. Estas se mantuvieron en invernadero durante seis meses, con plantas de *Zea mays* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Sorghum bicolor* (L.) Moench., *Medicago sativa* L., *Trifolium* sp., *Avena sativa* L. y *Jacaratia mexicana* A. D.C. como hospederas.

Separación y cuantificación de esporas

Las esporas fueron separadas de las macetas de propagación por el método de tamizado húmedo y decantación

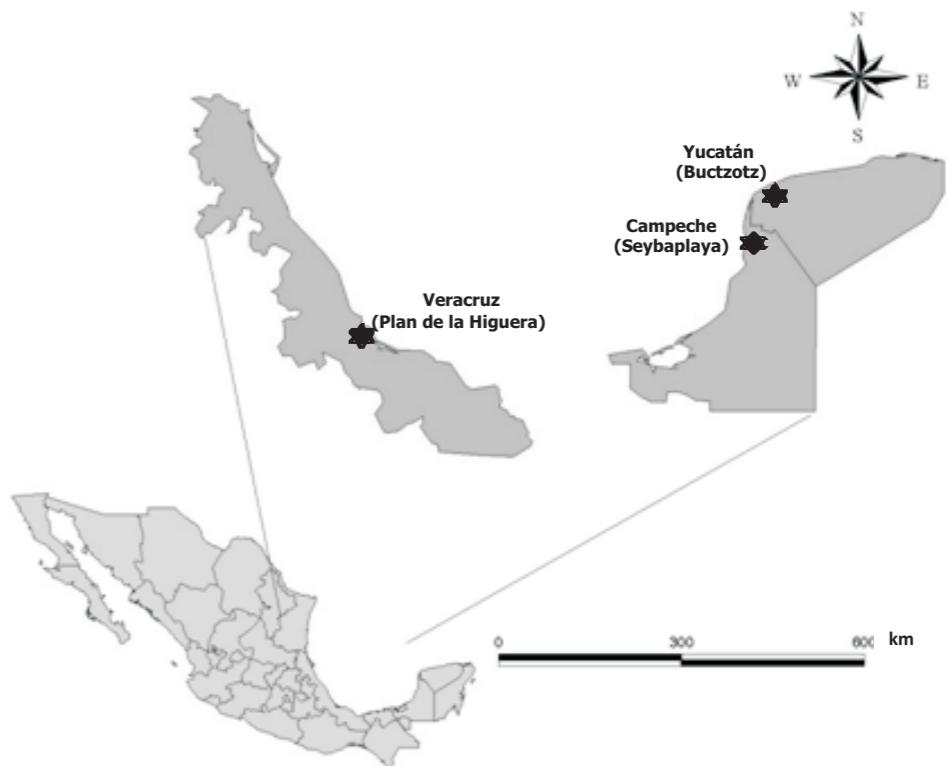


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo de suelos y rizósfera de *J. mexicana* en la vertiente del Golfo de México. 1) Plan de la Higuera ($19^{\circ} 25' 50''$ - $19^{\circ} 26' 16''$ de latitud norte y $96^{\circ} 33' 42''$ - $96^{\circ} 34' 17''$ de longitud oeste), 2) Seybaplaya ($19^{\circ} 11''$ - $19^{\circ} 39' 36''$ de latitud norte y $90^{\circ} 40' 58''$ - $90^{\circ} 42' 19''$ de longitud oeste) y 3) Buctzotz ($21^{\circ} 10' 22''$ - $21^{\circ} 12' 32''$ de latitud norte y $88^{\circ} 33' 26''$ - $88^{\circ} 39' 37''$ de longitud oeste).

(Gerdemann y Nicolson, 1963) más centrifugación en gradiente de sacarosa (20/60%) (Daniels y Skipper, 1982). El conteo de esporas se realizó en 100 g de suelo.

Identificación de morfoespecies

Se formaron grupos discretos de esporas con características morfológicas similares (Redecker, 2000), y la identificación

de las morfoespecies se hizo bajo un microscopio compuesto utilizando las claves taxonómicas de Schenck y Perez (1990) y la página del INVAM (International Culture Collection of Arbuscular & Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Red Mundial <http://invam.caf.wvu.edu>).

Las preparaciones permanentes depositadas en el Herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), con

Tabla 1. Georeferencias, características físico-químicas de los suelos^T y especies vegetales predominantes

Sitio de muestreo	Clima	Vegetación		Suelo				
		Textura	pH	Materia orgánica (%)	Nitrógeno (%)	Fósforo (ppm)	Potasio (ppm) ^{TTT}	
Plan de La Higuera, Veracruz (160-220 msnm)	Cálido subhúmedo Aw ₀ (w') (INEGL, 1987)	<i>Bursera simaruba</i> , <i>Ceiba pentandra</i> , <i>Jacaratia mexicana</i> , <i>Crescentia cujete</i> , <i>Plumeria rubra</i> , <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Lysiloma acapulcensis</i> , <i>Cordia dodecandra</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Tabebuia chrysotoma</i> , <i>Parmentiera aculeata</i> , <i>Piscidia piscipula</i> y <i>Gliricidia sepium</i>	Arcillosa	6.26	9.5	0.475	ND ^{TT}	447.68
Seyaplaya, Campeche (80-100 msnm)	Cálido subhúmedo Aw ₀ (x') (INEGL, 1988)	<i>Bursera simaruba</i> , <i>Jacaratia mexicana</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Brosimum acaule</i> , <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Bucida buceras</i> , <i>Piscidia piscipula</i> , <i>Diospyros anisandra</i> , <i>Acacia cornigera</i> , <i>Karwinskia humboldtiana</i> y <i>Annona squamosa</i>	Franco arcillosa	6.55	12.18	0.609	ND	235.99
Buctzotz, Yucatán (≤30 msnm)	Cálido subhúmedo Aw ₀ (x') (INEGL, 1988)	<i>Bursera simaruba</i> , <i>Jacaratia mexicana</i> , <i>Ceiba aesculifolia</i> , <i>Piscidia piscipula</i> , <i>Acacia angustissima</i> , <i>Acacia pennatula</i> , <i>Alvaradoa amorphoides</i> , <i>Thaumia paucidentata</i> , <i>Acanthocereus pentagonus</i> , <i>Croton scabridus</i> , <i>aconitifolius</i> , <i>Mdvaviscus arboreus</i> , <i>Vitex gaumeri</i> , <i>Pisonia aculeata</i> , <i>Plumeria obtusa</i> y <i>Aphelandra scabra</i>	Franco limosa	6.28	3.65	0.761	ND	537.62

^T Análisis realizados en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Veracruzana, Campus Xalapa (Veracruz, México), utilizando métodos estandarizados de análisis de suelo y las especificaciones del PROY-NOM-021-RECNA-T-2000 (SEMARNAT, 2000).

^{TT} ND ≥ No detectado por el método empleado (Bray P1).

^{TTT} Corresponden a la fracción soluble más la fracción intercambiable.

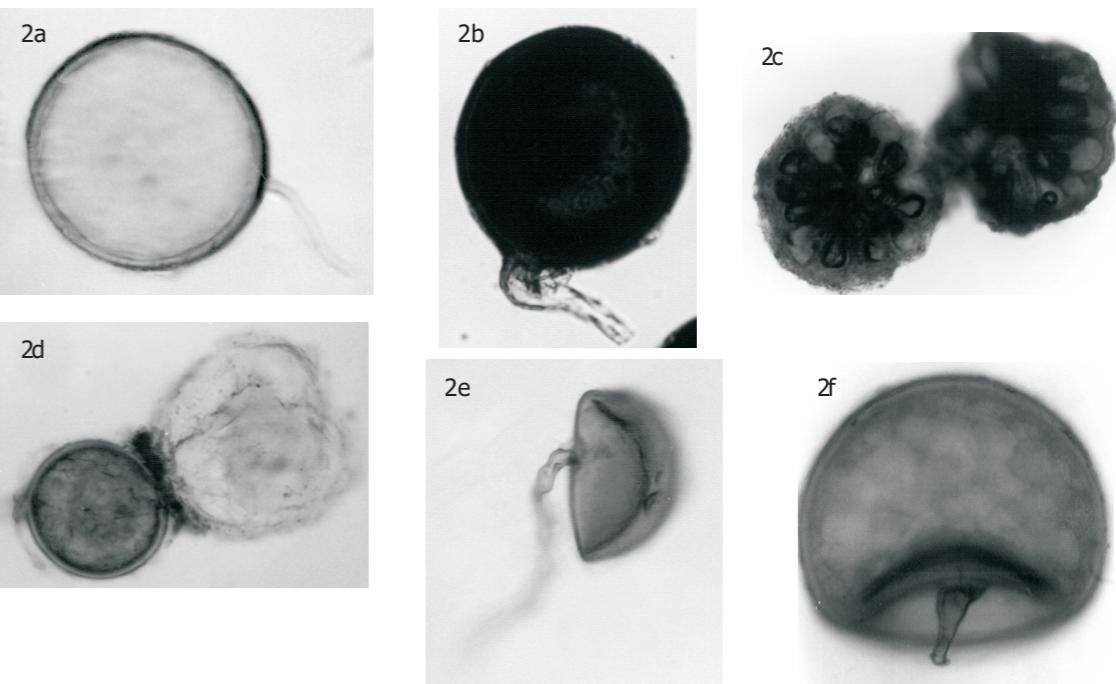


Figura 2. Morfoespecies identificadas para la rizósfera de *Jacaratia mexicana*. 2a: *Glomus intraradices* Schenck & Smith, 12μm, 2b: *G. constrictum* Trappe, 37μm. 2c: *G. simosum* (Gerdemann & Bakshi) Almeida & Schenck, 45μm. 2d: *Entrophospora infrequens* (Hall) Ames & Schneider, 50μm. 2e: *Glomus* sp 1, 2f: *Glomus* sp. 2.

claves de referencia GlinV, GlsiV, GlconY y EnInY, se hicieron con alcohol polivinílico lactoglicerol (PVLG) (Koske y Tessier, 1983) y PVLG más el reactivo de Melzer (Brundrett *et al.*, 1994).

morfoespecies encontradas en los cultivos trampa que contenían el suelo rizosférico nativo de cada sitio de muestreo (Tabla 2), tal y como lo refieren Guadarrama *et al.* (2008).

En dicho contexto, Zangaro *et al.* (2002) y Zangaro *et al.* (2003) reportan que no detectaron estructuras micorrízicas en *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC. bajo condiciones de campo, pero cuando le inocularon en invernadero con esporas nativas obtenidas en la rizósfera de especies pioneras, en las proximidades del municipio de Ponta Grossa, en el estado de Paraná (Brasil), la colonización radical registrada fue hasta del 19 y 12.7%, respectivamente. Por consiguiente, sus resultados concuerdan con los encontrados en este estudio ya que la presencia de hifas y vesículas en las raíces de *J. mexicana* evaluadas fue patente a partir de los 15 días después de haber realizado la inoculación en invernadero (Tester *et al.*, 1987) y a los 25 días la colonización fue de 100%.

Al mismo tiempo se comprueba que esta Caricaceae

Resultados y discusión

En ninguna de las raíces de *J. mexicana* recolectadas en campo se observó la formación de estructuras de HMA durante los cuatro meses de muestreo, lo cual pudiera apuntar a que esta especie es facultativamente micorrízica y, por lo tanto, las plantas maduras no necesariamente requieren de esta simbiosis (Torti *et al.*, 1997) aún bajo condiciones donde la carencia de fósforo hacia la planta es extrema (Tabla 1).

Así, al ser esta una especie vegetal de etapas tardías de la sucesión, tiende a ser menos dependiente del asocio con los micobiontes y ello posiblemente refleja el bajo número de

Tabla 2. Lista de taxa de hongos micorrízico arbusculares identificados en los cultivos trampa establecidos

Morfoespecie/Localidad	Número de esporas de HMA en 100 g de suelo		
	Veracruz (Plan de La Higuera)	Campeche (Seybaplaya)	Yucatán (Buctzotz)
<i>Glomus intraradices</i>	8,870	958	3,708
<i>Glomus sinuosum</i> [†]	5	448	16
<i>Glomus constrictum</i>	0	0	6
<i>Glomus</i> sp. 1	4	0	0
<i>Glomus</i> sp. 2	2	0	0
<i>Entrophospora infrequens</i>	0	0	83
Número total	8,881	1,406	3,813

[†]Número de esporocarpos.

es micorrízica al igual que *Carica papaya*, único espécimen de esta familia cuyo asocio con los HMA es ampliamente reconocido en la literatura especializada (Mamatha *et al.*, 2002; Walsh y Ragupathy, 2007; Khade y Rodrigues, 2008, 2009a, b; Vega-Frutis y Guevara, 2009). Así, y con base a lo denotado por Ramos-Zapata y Guadarrama (2004) para el trópico mexicano, pudiere aludirse que esta arbórea necesita de la simbiosis en sus primeras etapas de desarrollo para favorecer al establecimiento y supervivencia de las plántulas en el campo.

En la Tabla 2 se muestra la lista de morfoespecies que esporularon en los cultivos trampa, identificándose seis especies pertenecientes a los géneros *Glomus* y *Entrophospora*. Aunque nuestro reporte de alguna manera coincide con el de Lovelock *et al.* (2003), al constatar la presencia de *Glomus* Tulasne & Tulasne y *Entrophospora* Ames & Schneider en la rizósfera de *Ceiba pentandra* L. Gaertn durante la temporada seca en la SBC de la Reserva de Palo Verde ubicada en la costa del Pacífico de Costa Rica, por su parte Allen *et al.* (1998) observan hasta 15 especies de HMA en el suelo nativo de las selvas del trópico seco mexicano en la vertiente del Pacífico. Por consiguiente, el manejo y las condiciones particulares que prevalecieron durante el establecimiento de los cultivos trampa pudieron influir en la propagación de estos microorganismos, máxime en aquellas especies donde el “nuevo ambiente” y el hospedero son factores que influyen en la esporulación, tal y

como lo mencionan Morton *et al.* (1993) y Chaurasia y Khare (2005). Las morfoespecies más abundantes en los tres sitios de muestreo fueron *Glomus sinuosum* y *Glomus intraradices* (Tabla 2), mientras que *Glomus constrictum* y *Entrophospora infrequens* se reportan para Yucatán, al igual que *Glomus* sp. 1 y *Glomus* sp. 2 en Veracruz, siendo estas últimas las menos abundantes de todas (Figura 2 y Tabla 2).

El género que más proliferó fue *Glomus*, lo cual pudiere significar que sus especies son colonizadoras más agresivas y se adaptan con mayor facilidad a cambios en las condiciones de clima y suelo. Este hecho lo respaldan Kennedy *et al.* (2002), quienes de igual forma confirman la dominancia de dicho género ($\geq 70\%$) en cultivos trampa con materiales colectados de hábitats áridos y semiáridos. Así, y sobre todo por su distribución cosmopolita, Oehl *et al.* (2003) consideran a las especies del género *Glomus* como generalistas.

El predominio de *Glomus intraradices* en los tres sitios de muestreo pudiera obedecer a que dicha morfoespecie es tolerante a ambientes secos del trópico, lo cual concuerda con Marulanda *et al.* (2006, 2007) al reportarla como idónea para ser utilizada bajo condiciones de estrés hídrico. En cambio, es posible que la totipotencia reconocida por Biermann y Linderman (1983) en los propágulos de este género permita la presencia de *G. sinuosum* en todos los sitios de estudio (Tabla 2).

Sin embargo, *Glomus* sp. 1 y *Glomus* sp. 2 sólo se presentaron en Veracruz, y lo mismo ocurrió con *Entrophospora infrequens* y *Glomus constrictum* que se identificaron para Yucatán. Al respecto, y a sabiendas de que todavía hace falta profundizar acerca del papel que estos hongos tienen en la dinámica y homeostasia de los ecosistemas tropicales, surge la necesidad de comprender y determinar si el mutualismo entre los hongos micorrízicos y sus plantas hospederas tiene un efecto clave en el funcionamiento de este tipo de ecosistemas naturales o, como lo indican Johnson *et al.* (1992) y Zangaro *et al.* (2000), se trata de una especificidad ecológica propia entre las diferentes especies vegetales y de HMA de una selva baja caducifolia que aún hace falta discernir.

En relación a la presencia de estas morfoespecies en México, Varela y Trejo (2001) reportan a *G. intraradices* en matorrales secundarios de Tlaxcala y SBC de Jalisco, pero apenas se le menciona para la selva decidua de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. Por otro lado, dichas autoras citan a *G. constrictum* en plantaciones de coco en los estados de Hidalgo, Chiapas, Tabasco y Veracruz, pero no en la SBC de Yucatán; y a *G. sinuosum* (*Sclerocystis sinuosa*) en policultivos de maíz-frijol-calabaza, en cañales y parcelas de maíz en los estados de Morelos y Tlaxcala, mas ahora se reporta en la SBC de Veracruz, Campeche y Yucatán. Además, sólo refieren a *E. infrequens* para Tlaxcala (sin señalar el tipo de ecosistema), y es la primera vez que se le da a conocer en la SBC de Yucatán.

Finalmente, este es el primer reporte donde se confirma que, bajo condiciones de invernadero, *J. mexicana* es facultativamente micorrízica, identificándose a *Glomus intraradices*, *G. sinuosum*, *G. constrictum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2 y *Entrophospora infrequens* para los tres manchones de SBC de la vertiente del Golfo de México referidos en este trabajo, y sólo a las dos primeras (*G. intraradices* y *G. sinuosum*) en los tres sitios de muestreo.

Agradecimientos

Al Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel, del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, por las observaciones y sugerencias hechas a este manuscrito. La presente investigación contó con el apoyo financiero de la Secretaría de Educación Pública (SEP), a través del folio UVER-26 asignado por el Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP).

Literatura citada

- Allen, E.B., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jiménez, P. Huante, 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30:261-274.
- Amaranthus, M., D. Steinfeld, 2005. Arbuscular mycorrhizal inoculation following biocide treatment improves *Calocedrus decurrens* survival and growth in nursery and outplanting sites. In: Dumroese, R.K., L.E. Riley, T.D. Landis (tech. coords.), USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO. pp. 103-108.
- Bashan, Y., T. Khaosaad, B.G. Salazar, J.A. Ocampo, A. Wiemken, F. Oehl, H. Vierheilig, 2007. Mycorrhizal characterization of the boojum tree, *Fouquieria columnaris*, an endemic ancient tree from the Baja California Peninsula, Mexico. *Trees Structure and Function* 21:329-335.
- Biermann, B., R.G. Linderman, 1983. Use of vesicular arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist* 95:97-105.
- Brundrett, M., L. Melville, L. Peterson (eds.), 1994. Practical methods in mycorrhiza research. Mycologue Publications, Ontario.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove, N. Malajczuk, 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. CIAR, Canberra.
- Chaurasia, B., K.P. Khare, 2005. *Hordeum vulgare*: A suitable host for mass production of arbuscular mycorrhizal fungi from natural soil. *Applied Ecology and Environmental Research* 4:45-53.
- Daniels, B.A., H.D. Skipper, 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: Schenck, N.C. (ed.), Methods and principles of mycorrhizal research. American Phytopathological Society, St. Paul. pp. 29-35.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34:487-515.
- Fitter, A.H., 2005. Darkness visible: Reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* 93:231-243.
- Geist, H.J., E.F. Lambin, 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52:143-150.
- Gerdemann, J.W., T.H. Nicolson, 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46:235-244.
- Guadarrama, P., S. Castillo-Agüero, J.A. Ramos-Zapata, S.L. Camargo-Ricalde, J. Álvarez-Sánchez, 2008. Propágulos de arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 56:269-277.
- Hamel, C., 1996. Manejo básico de la micorriza arbuscular MA con énfasis en suelos degradados. Instituto de Ciencias Naturales y Ecología, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Helgason, T., T.J. Daniell, R. Husband, A.H. Fitter, J.P.W. Young, 1998.

- Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394:431-431.
- Husband, R., E.A. Herre, S.L. Turner, R. Gallery, J.P.W. Young, 2002. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology* 11: 2669-2678.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática), 1987. Carta estatal de climas, escala 1:1 000 000. INEGI, México, D.F.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática), 1988. Atlas Nacional del Medio Físico, escala 1:1 000 000. INEGI, México, D.F.
- Johnson, N.C., D. Tilman, D. Wedin, 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73:2034-2042.
- Kennedy, L.J., R.L. Tiller, J.C. Stutz, 2002. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and *Sporobolus wrightii* in riparian habitats in arid South-western North America. *Journal of Arid Environments* 50:459-475.
- Khade, W.S., B.F. Rodrigues, 2008. Ecology of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Carica papaya* L. in agro-based ecosystem of Goa, India. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 8:265-278.
- Khade, W.S., B.F. Rodrigues, 2009a. Studies on arbuscular mycorrhization of papaya. *African Crop Science Journal* 17:155-165.
- Khade, W.S., B.F. Rodrigues, 2009b. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with varieties of *Carica papaya* L. in tropical agro-based ecosystem of Goa, India. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10:369-381.
- Koske, R.E., B. Tessier, 1983. A convenient, permanent slide mounting medium. *Newsletter of the Mycological Society of America* 34:59-59.
- Lovelock, C.E., K. Andersen, J.B. Morton, 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135:268-279.
- Mamatha, G., D.J. Bagyaraj, S. Jaganath, 2002. Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhiza helper bacterium. *Mycorrhiza* 12: 313-316.
- Marulanda, A., R. Porcel, J.M. Barea, R. Azcón, 2006. An indigenous drought-tolerant strain of *Glomus intraradices* associated with a native bacterium improves water transport and root development in *Retama sphaerocarpa*. *Microbial Ecology* 52:670-678.
- Marulanda, A., R. Porcel, J.M. Barea, R. Azcón, 2007. Drought tolerance and antioxidant activities in lavender plants colonized by native drought-tolerant or drought-sensitive *Glomus* species. *Microbial Ecology* 54:543-552.
- Masera, O., M.J. Ordóñez, R. Dirzo, 1992. Carbon emissions from deforestation in Mexico: Current situation and long-term scenarios. In: Makundi, W., J. Sathaye (series eds.). *Carbon emissions and sequestration in forests: Case studies from seven developing countries*, vol. IV: Mexico (Report LBL-32759). US Environmental Protection Agency, Berkeley.
- McGonigle, T.P., M.H. Miller, D.G. Evans, G.L. Fairchild, J.A. Swan, 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115:495-501.
- Morton, J.B., 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: Classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* 32:267-324.
- Morton, J.B. (Ed.), 1990. Pot culture development; II. Propagation of species from a field soil: indigenous species in native soil. INVAM newsletter 1:3-4.
- Morton, J.B., S.P. Bentivenga, W.W. Wheeler, 1993. Germ plasm in the International Collection of Arbuscular and Vesicular-arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) and procedures for culture development, documentation and storage. *Mycotaxon* 48:491-528.
- Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, T. Boller, A. Wiemken, 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69:2816-2824.
- Phillips, J.M., D.S. Hayman, 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of The British Mycological Society* 55:158-160.
- Ramos-Zapata, J., P. Guadarrama, 2004. Los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de comunidades tropicales. *Universidad y Ciencia no. especial* 1:59-65.
- Redecker, D., 2000. Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10:73-80.
- Reinhart, K.O., R. Callaway, 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445-457.
- Rillig, M.C., 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters* 7:740-754.
- Sanchez-Azofeifa, G.A., M. Kalacska, M. Quesada, J.C. Calvo-Alvarado, J.M. Nassar, J.P. Rodríguez, 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca) (2000). Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-021-RECNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos; Estudios, muestreo y análisis.
- Schenck, N.C., Y. Perez, 1990. Manual for the identification of mycorrhizal fungi (3rd ed.). Synergistic Publications, Gainesville.
- Tester, M.; S.E. Smith, F.A. Smith, 1987. The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Canadian Journal of Botany* 65:419-431.
- Torti, S.D., P.D. Coley, D.P. Janos, 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant trees. *Journal of Tropical Ecology* 13:623-629.
- Trejo V., R.I., 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Trejo, I., R. Dirzo, 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Varela F., L., D. Trejo, 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana* 1:39-51.
- Vega-Frutis, R., R. Guevara, 2009. Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant and Soil* 322:165-176.
- Warnock, D.D., J. Lehmann, T.W. Kuyper, M.C. Rillig, 2007. Mycorrhizal responses to biochar in soil –concepts and mechanisms. *Plant and Soil* 300:9-20.
- Walsh, K.B., S. Ragupathy, 2007. Mycorrhizal colonisation of three hybrid papayas (*Carica papaya*) under mulched and bare ground conditions. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47:81-85.
- Zangaro, W., V.L.R. Bononi, S.B. Trufen, 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16:603-622.
- Zangaro, W., S.M.A. Nisizaki, J.C.B. Domingos, E.M. Nakano, 2002. Micorriza arbuscular em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi, Paraná. *CERNE* 8:77-87.
- Zangaro, W., S.M.A. Nisizaki, J.C.B. Domingos, E.M. Nakano, 2003. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:315-324.