

**RELACIÓN ENTRE LA PRECIPITACIÓN Y LA COLONIZACIÓN DE LAS
RAÍCES POR MICORRIZAS ARBUSCULARES EN UN BOSQUE SECO
TROPICAL**

DANIELA VARÓN GARCÍA

UNIVERSIDAD ICESI
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
CALI, VALLE DEL CAUCA

2017

**RELACIÓN ENTRE LA PRECIPITACIÓN Y LA COLONIZACIÓN DE LAS
RAÍCES POR MICORRIZAS ARBUSCULARES EN UN BOSQUE SECO
TROPICAL**

DANIELA VARÓN GARCÍA

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

TUTOR: MARIA CAMILA PIZANO, Ph. D

CO-TUTOR: ANDRÉS FELIPE DÁVALOS, MSc.

UNIVERSIDAD ICESI

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

CALI, VALLE DEL CAUCA

2017



Aprobado por:

Thaura Ghneim Herrera

Thaura Ghneim Herrera Ph.D
Evaluador.

María Camila Pizano

María Camila Pizano, Ph.D
Tutor del Proyecto.

Andrés Felipe Dávalos

Andrés Felipe Dávalos, M.sc.
Co-Tutor del Proyecto.

Santiago de Cali, noviembre 6 del 2017.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
1. INTRODUCCIÓN	8
2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO	10
2.1. Planteamiento y justificación de la pregunta de investigación	10
3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE	12
3.1. Características y generalidades de los bosques secos tropicales	12
3.2. Las plantas y su asociación con micorrizas	13
3.3. Asociación con micorrizas arbusculares: costos y beneficios.....	14
3.4. Colonización de las raíces por micorrizas arbusculares.	15
3.5. Aportes del proyecto	16
4. OBJETIVOS	17
4.1. Objetivo general.....	17
4.2. Objetivos específicos	17
5. METODOLOGÍA.....	18
5.1. Sitio de estudio	18
5.2. Obtención de muestras.....	19
5.2.1. Muestras del bosque seco de la reserva natural Jabirú	19
5.3. Tinción de las raíces	19
5.4. Microscopía	19
5.5. Cálculos	20
5.6. Datos de la precipitación.....	21
5.7. Análisis estadístico	21
6. RESULTADOS	22
7. DISCUSIÓN	24
8. CONCLUSIÓN	28
9. RECOMENDACIONES	29
10. REFERENCIAS.....	30

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Seis localidades con bosque seco tropical en la ecorregión del valle del río Magdalena, la Reserva Natural Jabirú es la localidad ubicada más al norte. Adaptado de Gómez & Robinson, (2014).	18
Figura 2. Estructuras fúngicas de las micorrizas arbusculares, hifas (H), vesículas (V), arbusculos (A), y esporas (E).....	20
Figura 3. Valores promedio (\pm S.E) de la proporción de colonización de las diferentes estructuras fúngicas de las MA en las diferentes temporadas: Sequía, y las de transición Sequía-Lluvia y Lluvia-Sequía. A. proporción de colonización de Hifas. B. proporción de colonización de Vesículas. C. proporción de colonización de Arbusculos. D. proporción de colonización de Esporas.	23
Figura 4. Precipitación mensual para la zona de Guayabal, Tolima.	25

RESUMEN

El bosque seco tropical es un bosque de tierras bajas que se caracteriza por presentar una estacionalidad marcada de sequías y lluvias. Estos bosques están en estado crítico de amenaza debido a la deforestación, cambio del uso de la tierra y fragmentación. A pesar de ofrecer servicios ecosistémicos importantes y albergar una gran diversidad biológica, han sido menos estudiados que otros ecosistemas tropicales como el bosque húmedo tropical. Uno de los aspectos menos estudiados en los bosques secos son los procesos ecológicos por debajo del suelo como la interacción de las plantas con organismos como las micorrizas arbusculares. Ésta es una asociación mutualista entre las raíces de las plantas y hongos del filo Glomeromycota que beneficia a la planta incrementando la tolerancia a la sequía y aumentando la absorción de nutrientes. Adicionalmente, las micorrizas pueden representar reservorios importantes de carbono que es almacenado en el suelo, ayudando a mitigar el cambio climático global. Sin embargo, se conoce muy poco sobre los procesos ecológicos del suelo y sobre qué consecuencias pueden tener los cambios del ambiente sobre la interacción planta-micorriza.

Con el fin de generar información sobre cómo afectan los factores abióticos a esta interacción en los bosques secos tropicales, en el presente proyecto de investigación se evaluó el cambio en el porcentaje de colonización de las raíces por micorrizas arbusculares de acuerdo a la precipitación en un año en un bosque seco del valle alto del río Magdalena (Reserva Natural privada Jabirú, Tolima). Los resultados muestran que las temporadas de sequía y transición seco-lluvioso y lluvioso-seco tienen un efecto sobre la colonización de estructuras fúngicas en las raíces. Sin embargo, dicho efecto difirió para las diferentes estructuras fúngicas (hifas, vesículas, arbusculos y esporas), con una mayor colonización durante la época de sequía.

Palabras clave: Procesos ecológicos por debajo del suelo, Micorrizas arbusculares, bosque seco tropical, comunidades del suelo, precipitación.

ABSTRACT

Dry tropical forests occur in the lowlands and are characterized by very marked dry and rainy seasons. These forests are critically endangered due to deforestation, land-use changes, and fragmentation. Although offering important ecosystem services and harboring a high biodiversity, dry forests have been less studied than other tropical ecosystems such as tropical rainforest. In particular, there is very little information on dry forests belowground ecological processes such as the interaction between plants and soil organisms like arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). This is a mutualist association between plant roots and fungi from the phylum Glomeromycota, which benefits plants by increasing drought tolerance and nutrient uptake. Additionally, mycorrhizal fungi may represent important soil carbon stocks, which may mitigate the effects of climate change. Nevertheless, little is known about belowground ecological processes, and the consequences environmental changes may have on the interaction plant-mycorrhiza.

With the purpose of generating information about how abiotic factors affect this interaction in dry tropical forest, I compared root colonization by AMF during dry and rainy seasons in a dry forest of the upper valley of the Magdalena river (Reserva Natural Jabiru, Tolima). Root colonization by AMF changed across the dry season, as well as dry-rainy and rainy-dry season transitions. The effect of precipitation on fungal colonization was different for each fungal structure (hyphae, vesicle, arbuscle and spores), but overall, colonization was the highest during the dry season.

Key words: Belowground ecological processes, arbuscular mycorrhizal fungi, dry tropical forest, soil community, precipitation

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques secos tropicales son uno de los ecosistemas más amenazados a nivel global debido a la alta deforestación y cambio del uso de la tierra (Dirzo & et al., 2011). Sin embargo, estos ecosistemas son muy importantes debido a que albergan una alta biodiversidad y prestan servicios ecosistémicos esenciales como el aprovisionamiento de agua (Calvo -Rodriguez, Sánchez -Azofeifa, & et al. , 2016; Balvanera, Castillo, & Martínez, 2011). Además de su estado de amenaza, estos bosques han sido poco estudiados a nivel de procesos ecológicos, sobre todo por debajo del suelo (Allen & et al., 2017). Dichos procesos son fundamentales porque regulan el ciclaje de nutrientes y de carbono, determinando la funcionabilidad de los ecosistemas (Neher, 1999).

La comunidad de organismos del suelo es la mediadora de los procesos por debajo del suelo y es determinante para el crecimiento y la estructuración de las comunidades de plantas (Mangan, Herre, & Bever, 2010). Sin embargo, y a pesar de que un alto número de estudios demuestran que los microorganismos del suelo pueden tener efectos importantes sobre las especies vegetales (Bever, Platt, & Morton, 2012), la interacción plantas-suelo ha sido poco estudiada en bosques secos tropicales (Allen & et al., 2017).

Dentro de los millones de especies de organismos que existen en el suelo, las micorrizas arbusculares son de las interacciones más importantes para la ecología de los bosques tropicales (Frosi , Barros, & et al., 2016). Esta es una interacción mutualista en la que las plantas mejoran su crecimiento gracias a que las micorrizas arbusculares (MA) incrementan la eficiencia en la absorción de agua y nutrientes, y a cambio las MA reciben carbohidratos (Frioni, Minasian, & Volfovicz , 1999). Sin embargo, y a pesar de ser la interacción planta-comunidad del suelo más estudiada en términos de efectos sobre el crecimiento de plantas, se sabe poco sobre el efecto del medio ambiente sobre esta interacción (Allen & et al., 2017).

Teniendo en cuenta que esta interacción es primordial para el crecimiento de las plantas, y que además depende de las condiciones ambientales –especialmente los regímenes de lluvias– (Allen & et al., 2017), es primordial entender el efecto de la precipitación sobre la interacción planta-micorrizas, ya que puede determinar cómo esta interacción podría cambiar bajo diferentes escenarios de cambio climático (Allen & et al., 2017).

El propósito del presente proyecto era explorar si la colonización de MA en las raíces varía en las diferentes estaciones de precipitación por medio de toma de datos de campo. En el campo se cuantificó el porcentaje de colonización de las raíces por MA en raíces finas producidas durante un año en una parcela de investigación en un bosque seco del norte del Tolima. Con esto además de enriquecer el

conocimiento sobre los procesos ecológicos debajo del suelo en los bosques secos, se pretende tener una idea sobre cómo cambia la relación planta-MA en el campo.

2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO

2.1. Planteamiento y justificación de la pregunta de investigación

El bosque seco tropical (BST) es un ecosistema de tierras bajas que se distribuye desde México hasta Brasil, y se caracteriza principalmente por mostrar una marcada estacionalidad de lluvias con un período de sequía (<100 mm) de 4-6 meses (Linares- Palomino, Oliveira- Filho, & Pennington, 2011). En Colombia originalmente cubría nueve millones de hectáreas de las cuales solo quedan el 8% (Pizano & García, 2014). Además de las características climáticas distintivas de los BST, éstos se diferencian de otros ecosistemas por tres factores: su alta cobertura a nivel mundial, una alta diversidad biológica, y un alto recambio de especies entre localidades (Dirzo & et al., 2011).

Estas características hacen de los BST ecosistemas de mucha importancia en el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos, es decir beneficios derivados de los ecosistemas que determinan el bienestar de las poblaciones humanas (Balvanera, Castillo, & Martínez, 2011). Los BST proveen madera, biocombustibles, regulación hídrica, y al tener reservorios de carbono en los suelos y en su biomasa aérea, pueden ayudar a mitigar el efecto del cambio climático (Calvo -Rodriguez, Sánchez -Azofeifa, & et al. , 2016). A pesar de esto, han sido poco estudiados y su representatividad es baja dentro de los estudios de ecología tropical en todo el mundo (Dirzo & et al., 2011). Más aún, se conoce poco sobre los procesos ecológicos por debajo del suelo en este tipo de ecosistema (Becknell, Kucek, & Powers, 2012).

El estudio de los procesos que ocurren debajo del suelo es fundamental para el entendimiento de las funciones de los ecosistemas, ya que estos pueden regular la productividad de las plantas, el ciclaje de nutrientes, y mejorar las relaciones hídricas, entre otras (Neher, 1999). Para el BST, faltan investigaciones en tres aspectos sobre de los procesos ecológicos debajo del suelo: (i) la descomposición de materia orgánica y ciclaje de nutrientes, (ii) la dinámica de las raíces y (iii) la dinámica de microorganismos (Jaramillo & et al., 2011). El propósito de este proyecto de investigación era generar información relevante sobre la interacción plantas-micorrizas arbusculares, la cual influye en la dinámica del ciclaje de nutrientes y carbono, así como en la dinámica de microorganismos.

Esta interacción –y en general los procesos ecológicos debajo del suelo– se ven afectados por la disponibilidad de agua, y por la duración, temporalidad y variabilidad en los regímenes de lluvia (Allen & et al., 2017). Tendiendo esto en cuenta, en este proyecto se buscaba contestar la pregunta de ¿cómo cambia el porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares en las raíces durante diferentes épocas del año con regímenes contrastantes de precipitación en un bosque seco? Para esto se evaluó el efecto de la precipitación sobre el porcentaje

de colonización de micorrizas arbusculares en el bosque seco de la Reserva Natural Jabirú (Tolima) a lo largo de un año.

3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

3.1. Características y generalidades de los bosques secos tropicales

El bosque seco tropical (BST) es un ecosistema de tierras bajas que se caracteriza por una marcada estacionalidad con una sequía (menos de 100 mm de precipitación) que dura de cuatro a seis meses, y con una temperatura promedio anual mayor a 17°C (Dirzo & et al., 2011). Se distribuye desde el noroeste de México hasta el suroeste de Brasil y norte de Argentina; originalmente representaba el 42% de la cobertura de bosques tropicales en todo el mundo, siendo el segundo ecosistema tropical más grande (Linares- Palomino, Oliveira- Filho, & Pennington, 2011). Aunque se puede generalizar este patrón de estacionalidad, los bosques secos presentan considerables variaciones inter e intra-anales en la precipitación, y esto hace que sea difícil de predecir cómo pueden afectar los cambios en magnitud y temporalidad en los regímenes de lluvia sobre las dinámicas ecológicas del BST (Allen & et al., 2017).

La estacionalidad de lluvias determina ciertas características de los BST como la fenología de las especies arbóreas. En la temporada de sequía, algunas especies de árboles pierden sus hojas mientras que en las épocas de lluvia se producen hojas nuevas (Becknell, Kucek, & Powers, 2012). Más allá de las características climáticas distintivas de los BST, éstos se caracterizan por tres factores que enmarcan la relevancia de este bioma: (i) su representatividad en cuanto a cobertura dentro de los diferentes bosques tropicales del mundo (Murphy & Lugo, 1986; Dirzo & et al., 2011); (ii) la alta diversidad biológica que alberga que aunque no se compara en riqueza de especies con los bosques lluviosos tropicales, incluye alto nivel de endemismo, gran cantidad de grupos funcionales, y diversidad de formas de vida (Linares- Palomino, Oliveira- Filho, & Pennington, 2011); (iii) y su alta diversidad beta, la cual es demarcada principalmente por la disimilitud de especies de plantas entre sitios (Linares- Palomino, Oliveira- Filho, & Pennington, 2011).

Estas características hacen de los BST ecosistemas claves en cuanto a la prestación de servicios ecosistémicos (Dirzo & et al., 2011; Allen & et al., 2017; Calvo -Rodriguez, Sánchez -Azoifeifa, & et al. , 2016), y es por esto que se ha dedicado gran territorio de este bioma a actividades como el aprovisionamiento de agua, turismo, o control alimenticio (Allen & et al., 2017). De esta manera, los BST son los ecosistemas tropicales más amenazados, y se cree que actualmente solo queda el 44% de estos bosques debido a la conversión a otros usos de las tierras, además lo que queda de estos bosques se encuentra fragmentado (Becknell, Kucek, & Powers, 2012). A pesar de su importancia, los BST eran de los ecosistemas con menos representatividad en los estudios de ecología tropical a nivel global (Dirzo & et al., 2011), sin embargo, en los últimos años se han generado gran cantidad de investigaciones y publicaciones sobre este ecosistema.

Este proyecto de investigación consistió en una toma de datos en campo que se llevó a cabo en el bosque seco de la Reserva Natural Jabirú ubicado al norte del departamento del Tolima en el municipio de Armero Guayabal. Este bosque se encuentra en el valle alto del río Magdalena, y cuenta con una precipitación anual que varía entre 1200 y 1700 mm y una temperatura promedio de 27°C (Gómez & Robinson, 2014) (Gómez & Robinson, 2014).

3.2. Las plantas y su asociación con micorrizas

La asociación de plantas con micorrizas es una relación simbiótica característica de la mayoría de las plantas terrestres (Allen & et al., 1995), en la que las plantas mejoran su crecimiento gracias al incremento en la absorción de agua y nutrientes que brindan los hongos y por su parte, la planta les brinda un lugar donde vivir, además de proveerlos con carbohidratos derivados de la fotosíntesis (Froni, Minasian, & Volfovicz, 1999). Esta relación existe desde hace más de 540 millones de años, y ha sido ampliamente estudiada (Smith & Read, 2008). De hecho, se han encontrado micorrizas en las raíces de los grupos más primitivos como las briofitas y pteridofitas, por lo cual se piensa que este mutualismo fue fundamental para el paso de las plantas del agua a la tierra (Smith & Read, 2008). En los BST existen dos tipos de micorrizas: las micorrizas arbusculares (MA) y las ectomicorrizas. Las más comunes son las MA, las cuales se asocian con el 85% (Hasselquist, Douhan, & Allen, 2011) y hasta el 90% (Wei, Su, & et al., 2016) de las plantas. En una revisión sobre micorrizas para 336 familias de angiospermas, Brunderett (2009) encontró que tan solo las MA presentan asociación con el 72.6% de las especies, mientras que las EM presentan asociación tan solo con el 2% de las especies.

Las MA son una asociación entre hongos del filo Glomeromycota y las raíces de las plantas terrestres (Guadarrama & et al., 2014), mientras que las EM son asociaciones con hongos Ascomycota y Basidiomycota (Desai & et al., 2016). Las MA son las más primitivas, y se pueden encontrar en briofitas, pteridofitas, gimnospermas y angiospermas, mientras que las EM se encuentran restringidas a gimnospermas y angiospermas (Smith & Read, 2008). Por otro lado, las MA y las EM se diferencian en su manera de colonizar las raíces. Las hifas de las EM colonizan los espacios entre las células de las raíces y hay poca o nula penetración intracelular, mientras que las MA son endomicorrizas, es decir que sus hifas sí penetran las células de las raíces de las plantas (Smith & Read, 2008).

A pesar de que se tiene un conocimiento amplio sobre la presencia de MA y EM en plantas de bosque seco, se han realizado pocos estudios para evaluar dichas interacciones y cómo se pueden ver afectadas por factores abióticos que pueden estar regulando las comunidades de micorrizas (Allen & et al., 2017). Algunos estudios han demostrado que las plantas son más eficientes en adquirir agua cuando se asocian con micorrizas (Augé, 2004; Zhu, Song, Liu, Liu, & Zhou, 2012; Zhao & et al., 2015), sin embargo, se sabe poco del efecto de estas interacciones

sobre procesos ecosistémicos en sistemas limitados por el agua como los BST (Allen & et al., 2017). Más aún, no se tiene evidencia para entender cómo se verían afectados los ciclos del agua y del carbono bajo escenarios de cambio climático en los cuales se esperan sequías más largas y más fuertes (Allen & et al., 2017). Esto es importante ya que la efectividad de esta relación simbiótica depende tanto de las especies asociadas, como de las condiciones ambientales presentes (Frioni, Minasian, & Volfovicz , 1999).

3.3. Asociación con micorrizas arbusculares: costos y beneficios.

A grandes rasgos, en esta simbiosis el hongo aumenta la capacidad de las plantas para acceder a recursos escasos además de aumentar la resistencia a estrés biótico como el ataque por patógenos (Gadkar & et al. , 2001); o abiótico como la sequía, salinidad y metales pesados (Bücking , Liepold, & Ambilwade, 2012); mientras que la planta provee de carbohidratos a los hongos (Mangan, Herre, & Bever, 2010). Las MA son un grupo con una amplia diversidad funcional, sin embargo, poco se sabe de las causas y consecuencias de dicha diversidad (Chagnon & et al., 2013). Por otro lado, la evolución de las MA sugiere un conservatismo y unos costos-beneficios (trade-offs) sobre ciertas funciones (Powell & et al., 2009).

La función más estudiada y demostrada ha sido que las MA afectan las relaciones hídricas y la absorción de nutrientes en las plantas (Augé, 2004; Zhu, Song, Liu, Liu, & Zhou, 2012), pero también se ha reportado que esta interacción mejora la supervivencia y la competitividad de las plantas asociadas (Guadarrama & et al., 2014). Más aún, se han realizado estudios que muestran que las comunidades de micorrizas pueden regular la ecología de las plantas, ya que las MA pueden incrementar la diversidad y productividad en algunos ecosistemas (Guadarrama & et al., 2014; Wagg & et al., 2011).

La mejora en la absorción de agua es la función más importante que aportan las MA si se habla de plantas en ecosistemas limitados por agua como los BST. Existen estudios que muestran que las MA incrementan significativamente la resistencia al estrés hídrico mediante la absorción directa de agua y su transporte por el micelio hasta la planta (Zhao & et al. , 2015), pero también pueden mejorar la absorción mediante cambios físicos y fisiológicos (Zhu, Song, Liu, Liu, & Zhou, 2012). Dentro de los cambios fisiológicos que se pueden dar, las plantas asociadas a MA presentan una mayor conductancia estomática y mayor transpiración bajo cualquier circunstancia en comparación a plantas sin MA. Como consecuencia, las plantas con MA mantienen un balance de agua normal (Augé, 2004) que incrementa el intercambio gaseoso y la fotosíntesis, produciendo más carbohidratos para la manutención de MA, e incrementando la resistencia de la planta a la sequía (Zhu, Song, Liu, Liu, & Zhou, 2012).

Por otro lado, los trade-offs son sacrificios circunstanciales que deben asumir ambas partes de una interacción de mutualismo que depende de las condiciones ambientales. Por ejemplo, en ecosistemas de BST convertidos a tierras de uso agrícola se ha encontrado que la diversidad y la efectividad de los propágulos disminuyen, pero algunos hongos del género *Glomus* siguen colonizando a las plantas y de hecho aumentan el micelio, mientras que algunos de los géneros *Gigaspora* y *Acaulospora* invierten más en generar esporas para mantener la colonización (Guadarrama & et al., 2014). Bajo estas condiciones, el sacrificio que deben hacer las micorrizas para mantener su colonización es invertir más en hifas o en esporas. Las plantas también invierten de manera diferencial según el estadio sucesional en que se encuentren, y las condiciones ambientales generales (Koziol & Bever, 2015). Por ejemplo, las plantas en estadios tempranos de la sucesión invierten mucho más en la generación de raíces finas para mejorar la adquisición de nutrientes que en la asociación con MA, por lo que el sacrificio que asumen estas plantas es perder la posibilidad de adquirir nutrientes por otras vías (Koziol & Bever, 2015).

Otra característica para resaltar de la interacción con micorrizas es su importancia en del ciclo del carbono (C), ya que las plantas le brindan a las MA entre el 4 y el 20% del carbono fijado por fotosíntesis (Bücking , Liepold, & Ambilwade, 2012). A su vez la biomasa vegetal aumenta por la interacción, generando más materia que luego se acumulará como desperdicios en el suelo que luego entrarán al ciclo (Orwin, Kirschbaum, St John , & Dickie, 2011). La cantidad de C almacenado por las micorrizas es bastante importante, pero difícil de medir pues es difícil distinguir entre el flujo de carbono generado por las plantas y el encontrado dentro del micelio (Johnson, Leake, Ostle, Ineson, & Read , 2002).

Bajo este panorama, las funciones benéficas que aportan las MA a la supervivencia y competitividad de las plantas pueden ser definitivas en la conservación y en la regeneración de áreas degradadas, sobre todo si se enmarcan las investigaciones en un panorama de cambio climático en donde se espera escasez de agua (Zhao & et al. , 2015). Precisamente por esta razón es prioritario realizar investigaciones sobre cómo ecosistemas claves como los BST podrían responder ante el cambio climático a partir de sus relaciones bióticas en el suelo. Sin embargo, aún falta mucho por explorar sobre los trade-offs de la habilidad para colonizar y la habilidad para competir vs. los trade-offs de la habilidad e inversión para colonizar de las MA (Koziol & Bever, 2015). Por otra parte, los sacrificios asumidos por las plantas no son bien conocidos ni estudiados sobre todo en ecosistemas tropicales como bosques secos tropicales.

3.4. Colonización de las raíces por micorrizas arbusculares.

La asociación con micorrizas arbusculares es una asociación obligada, ya que los hongos no pueden crecer ni ser cultivados en ausencia de un hospedero (Gadkar &

et al. , 2001). A pesar de que este tipo de asociación se da en la mayoría de plantas, y de que las MA tienen un gran rango de hospederos (Gadkar & et al. , 2001) existe cierta variabilidad en la habilidad para establecer la asociación (Siqueira & et al. , 1998). Es decir que algunas especies de plantas y hongos presentan preferencias para establecer la asociación con las MA en las que ambas partes presentan sistemas de reconocimiento (Gadkar & et al. , 2001). Aunque el proceso de colonización es poco entendido, se sabe que se da por procesos de señalización química entre las plantas y los hongos (Gadkar & et al. , 2001). La cuantificación de la funcionabilidad a nivel de ecosistema de las micorrizas es muy difícil (Siqueira & et al. , 1998), sin embargo, ciertas mediciones como el porcentaje de colonización pueden servir como medidas indirectas del potencial del inóculo (Guadarrama & et al., 2014) o biomasa de los hongos (Bethlenfalvay, Pacovsky, Brown, & Fuller, 1982).

3.5. Aportes del proyecto

Como se ha evidenciado, existen muchos vacíos en el conocimiento sobre los procesos ecológicos por debajo del suelo en los bosques secos tropicales (Pizano & García, 2014; Guadarrama & et al., 2014; Allen & et al., 2017), lo cual limita nuestro entendimiento sobre la funcionabilidad de estos ecosistemas (Neher, 1999; Allen & et al., 2017) y nuestra capacidad de predecir su respuesta a futuros escenarios de cambio climático (Allen & et al., 2017). Por esta razón es de mucha relevancia adelantar investigaciones sobre procesos ecológicos puntuales como la asociación de plantas con micorrizas arbusculares.

El propósito de este proyecto de investigación era llenar vacíos de información sobre la respuesta que pueda tener un proceso ecológico debajo del suelo (la colonización de las raíces por MA), ante las condiciones de los regímenes de lluvias naturales en un bosque seco tropical. Con esta investigación se hizo un aporte al proyecto de investigación “El impacto del cambio climático sobre la funcionabilidad ecológica y la restauración del bosque seco tropical” a cargo de la profesora Camila Pizano de la Universidad Icesi, como información base sobre la ecología de uno de los bosques bajo estudio en dicho proyecto, el bosque seco de la Reserva Natural privada Jabirú.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Comparar el porcentaje de colonización de raíces por micorrizas arbusculares en diferentes regímenes de precipitación en el bosque seco de la Reserva Natural Jabirú (Armero Guayabal, Tolima) durante un año.

4.2. Objetivos específicos

- Determinar el porcentaje de colonización de las raíces por micorrizas arbusculares, de las raíces del bosque seco de Jabirú.
- Comparar el porcentaje de colonización de raíces por micorrizas arbusculares durante diferentes regímenes de precipitación en la zona de estudio.

5. METODOLOGÍA

5.1. Sitio de estudio

Este proyecto se realizó con muestras de raíces obtenidas del bosque de la Reserva de la Sociedad Civil Jabirú, ubicado en el norte del departamento del Tolima en el municipio de Armero Guayabal (Imagen 1). Este bosque corresponde al bosque seco tropical de la zona del valle alto del río Magdalena, con una precipitación anual que varía entre 1200 y 1700 mm y una temperatura promedio de 27°C (Gómez & Robinson, 2014). Además, al tener al noroccidente una zona de transición entre bosque húmedo (del valle medio del Magdalena), es una de las localidades de bosque seco tropical con mayor precipitación de la ecorregión del valle del Magdalena (Gómez & Robinson, 2014).

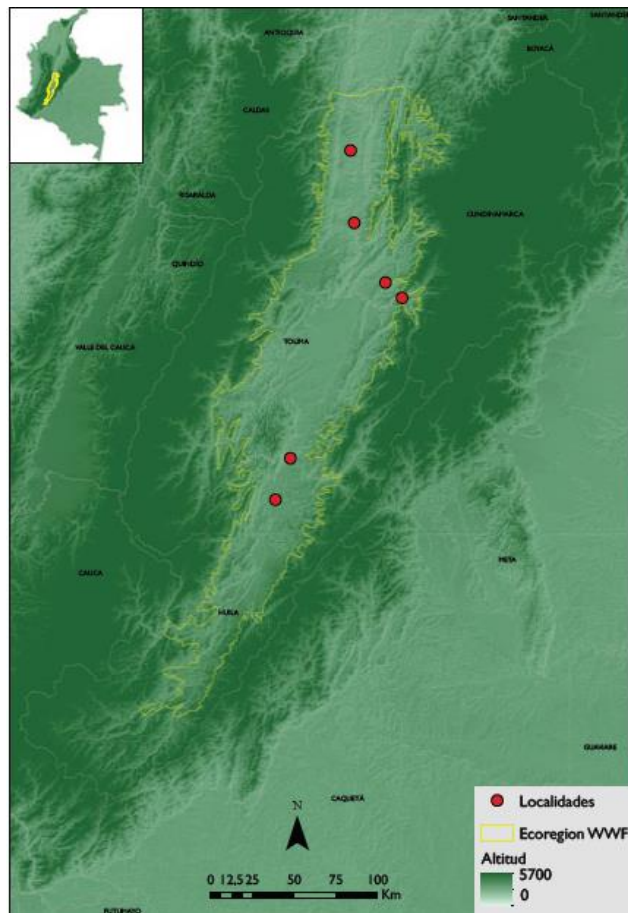


Figura 1. Seis localidades con bosque seco tropical en la ecorregión del valle del río Magdalena, la Reserva Natural Jabirú es la localidad ubicada más al norte. Adaptado de Gómez & Robinson, (2014).

5.2. Obtención de muestras

5.2.1. Muestras del bosque seco de la reserva natural Jabirú

Para llevar a cabo los objetivos propuestos de cuantificación y determinación de la relación entre la colonización de raíces por MA, se utilizaron muestras de raíces nuevas producidas en el bosque de la Reserva Natural Jabirú. Para obtener las muestras se establecieron 4 parcelas de 20x20 metros en las esquinas de una parcela de 1ha previamente establecida en el bosque. En cada parcela se dispusieron siete bolsas para raíces (bolsas de tela en malla) con suelo del bosque sin raíces, enterradas a 15 cm de profundidad. Una vez enterradas se dejaron por tres meses, tras los cuales el suelo de la bolsa fue colectado. Una vez colectado el suelo, se extrajeron y limpiaron las raíces para ser almacenadas y procesadas en el laboratorio para su observación.

Este procedimiento se realizó tres veces durante el año: 13 de enero (seco), 17 de abril del 2017 (transición seco-lluvioso) y 10 de julio del 2017 (transición lluvioso-seco).

5.3. Tinción de las raíces

Con el fin de teñir las estructuras fúngicas presentes en las raíces, se realizó el siguiente protocolo de tinción.

Se dispusieron las raíces de cada muestra en canastillas perforadas que permiten el ingreso de líquidos a las raíces. Para aclarar las raíces, éstas se sumergieron en hidróxido de potasio 20% por seis días en un agitador, a 60°C y 120 rpm. Posteriormente se lavaron con agua destilada y se sumergieron en peróxido de hidrógeno 3% por una hora. Después de esto se acidificaron las raíces lavándolas con agua destilada y sumergiéndolas en ácido clorhídrico al 1% por media hora. Posteriormente, sin lavar, se dispusieron las raíces en solución de tinción (anilina azul 0.05% en solución aclaradora) por un día. Finalmente, se lavaron bien con agua destilada y se dispusieron en solución aclaradora (14:1:1 ácido láctico:glicerol:agua) por 5 días hasta ser montadas en portaobjetos para ser evaluadas con microscopía.

5.4. Microscopía

Después de obtener las raíces teñidas, cada muestra fue montada en dos portaobjetos (rotulados debidamente con la fecha, código de muestra, y letra de lámina a o b). Se dispusieron los segmentos de raíces (de aproximadamente 2cm) paralelos de manera horizontal con el portaobjeto, y se montaron en el medio

permanente PVLG (Omar, Bolland, & Healther , 1978). Los portaobjetos fueron calentados en un shaker a 65°C por una noche para endurecerlos.

La observación de las raíces se realizó con microscopía de luz con un objetivo de 40x. Por cada portaobjeto montado se cuantificaron en 200 campos visuales las estructuras fúngicas presentes: hifas, vesículas, arbuscúlos, y esporas (Figura 2).

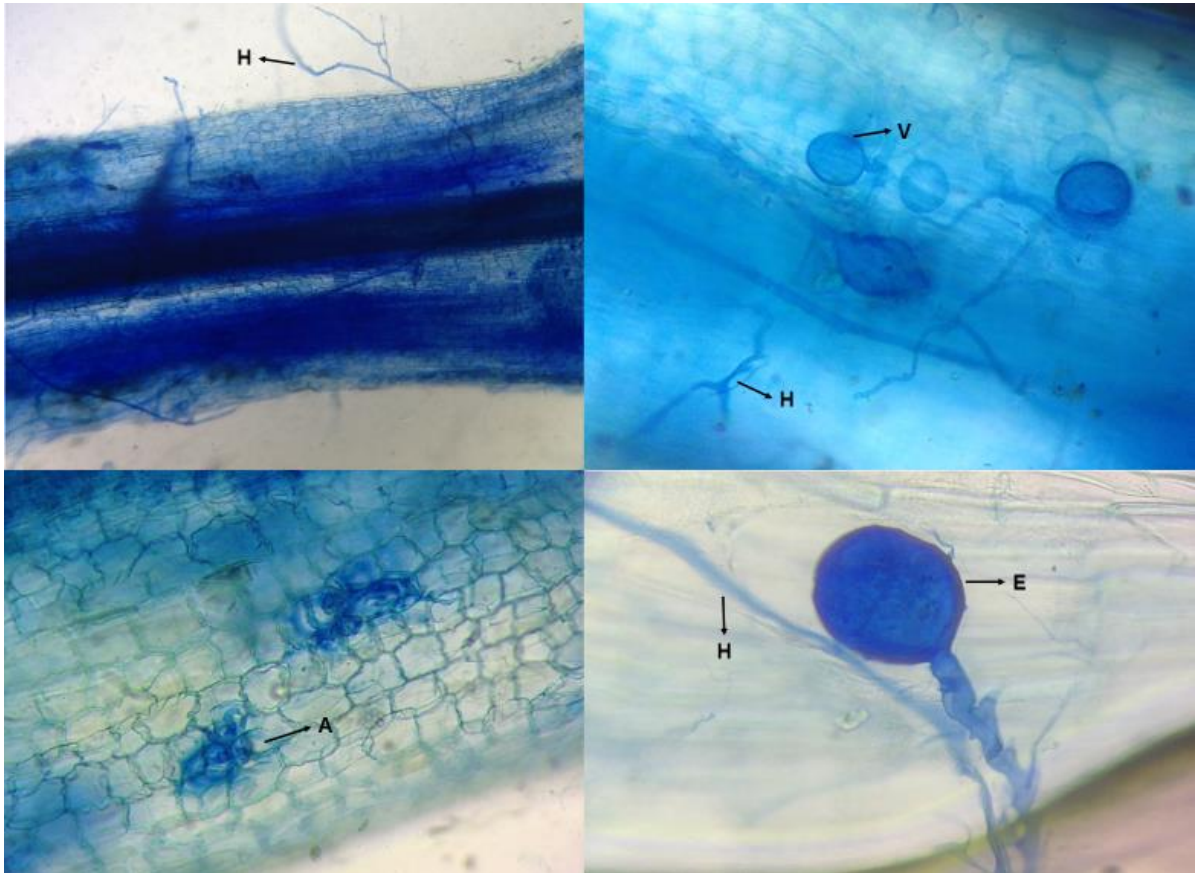


Figura 2. Estructuras fúngicas de las micorrizas arbusculares, hifas (H), vesículas (V), arbuscúlos (A), y esporas (E).

5.5. Cálculos

Para cuantificar el porcentaje de colonización de las raíces por micorrizas (RLC) se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$\%RLC_{\text{hifas}} = \# \text{ de intersecciones con hifas} / \# \text{ total de campos visuales}$$

$\%RLC_{\text{arbusculos}} = \# \text{ de intersecciones con arbusculos} / \# \text{ total de campos visuales}$

$\%RLC_{\text{vesículas}} = \# \text{ de intersecciones con vesículas} / \# \text{ total de campos visuales}$

$\%RLC_{\text{esporas}} = \# \text{ de intersecciones con esporas} / \# \text{ total de campos visuales}$

5.6. Datos de la precipitación

Los valores de la precipitación se obtuvieron de la estación climatológica de la región. Se relacionaron las muestras con la precipitación para el trimestre en que fueron colectadas. Se realizó un promedio de la precipitación de los trimestres correspondientes a octubre a enero, enero a abril, y abril a julio de los datos históricos registrados para la zona.

5.7. Análisis estadístico

Con los datos recogidos se realizaron los análisis estadísticos en el programa computacional R (R Core Team, 2013). Como primera instancia, se determinó si los resultados obtenidos del porcentaje de colonización para cada estructura fúngica presentaban una distribución normal o no. Posteriormente se realizó ANOVA o test de Kruskal Wallis dependiendo de la normalidad de los datos para encontrar si existían diferencias significativas entre las variables de respuesta y la temporada, teniendo como niveles de temporada una de sequía y dos temporadas de transición una entre sequía-lluvia y otra entre lluvia-sequía.

Luego de evaluar si existían diferencias significativas en las variables de respuesta (hifas, vesículas, arbusculos y esporas), se realizaron pruebas de comparación de Tukey y de Dunn (para variables paramétricas y no paramétricas respectivamente), con el fin de encontrar qué nivel del factor generaba las diferencias, o qué combinaciones lo hacían.

6. RESULTADOS

El porcentaje de colonización de hifas tuvo un valor medio de 56.25 ± 15.02 en la época de sequía, de 51.70 ± 10.61 y 43.15 ± 12.75 en las épocas de transición lluvia-sequía, y sequía-lluvia respectivamente. Los datos de esta variable de respuesta fueron paramétricos (Lilliefors test $P=0.8304$), y la ANOVA mostró diferencias significativas entre temporadas ($F=7.50$, $gl=2$, $P=0.0010$). Por otro lado, el test de Tukey mostró que la temporada de sequía y la de lluvia-sequía no eran significativamente diferentes ($P=0.384$), mientras que entre la temporada de sequía y sequía-lluvia sí había diferencias significativas ($P=0.00078$), al igual que entre la de lluvia-sequía y sequía lluvia ($P=0.039$). Esto muestra que en la época de sequía la colonización fue significativamente mayor que en la temporada de transición de sequía-lluvia (Figura 3A).

Para las vesículas los valores medios fueron de 13.09 ± 8.51 en la época de sequía, 7.67 ± 6.22 en la época de lluvia-sequía, y el valor promedio más bajo de nuevo se encontró en la temporada de sequía-lluvia con 6.21 ± 5.35 . Para esta variable no paramétrica (Lilliefors test $P=0.0022$) el test de Kruskal Wallis mostró que sí existen diferencias significativas en la colonización de vesículas como resultado de las temporadas ($X^2=17.7$ $gl=2$, $P=0.00014$). El test de comparación de Dunn mostró que en la época de sequía la colonización de vesículas fue la mayor, y que entre esta época y la de sequía-lluvia existen diferencias significativas ($P=0.00015$), además que no había diferencias significativas entre la época de sequía-lluvia y la época de lluvia-sequía ($P=0.294$). Así mismo, se encontraron diferencias significativas entre la época de sequía y la de lluvia-sequía ($P=0.0039$). Estos resultados son consistentes con los resultados de las hifas, siendo el porcentaje de colonización mayor en época de sequía, pero similar para las épocas de transición (Figura 3B).

Las otras dos variables de respuesta, arbusculos y esporas, mostraron el mismo patrón de colonización más alta en la época de sequía (0.147 ± 0.314 para los arbusculos y 1.89 ± 1.27 para esporas). Sin embargo, se encontró una menor colonización de estas estructuras en la época de lluvia-sequía (0 ± 0 para arbusculos y 0.711 ± 0.642 para esporas). Para la época de sequía-lluvia los valores medios fueron de 0.147 ± 0.314 para los arbusculos y 1.43 ± 1.37 para las esporas. Tanto la respuesta de la colonización de arbusculos como la de colonización de esporas fueron no paramétricas ($P=2.2e-16$ y $P=3.035e-07$, respectivamente), y con el test de Kruskal Wallis se encontró que había diferencias significativas en la colonización de arbusculos y esporas debido al efecto de la temporada ($X^2=12.87$, $gl=2$, $P=0.00160$; $X^2=13.63$, $gl=2$, $P=0.00109$ respectivamente).

Según la prueba de Dunn, la colonización por arbusculos fue similar para la temporada de sequía y la de sequía-lluvia ($P=0.183$), siendo mayor que para la temporada de lluvia-sequía (sequía-lluvia vs. lluvia-sequía: $P=0.0394$ y sequía vs.

lluvia-sequía: $P=0.00115$). Esto sugiere que la colonización de arbuscúlos fue mayor en la temporada de sequía y sequía-lluvia que en la temporada de lluvia-sequía (Figura 3C).

Finalmente, el test de Dunn mostró que la colonización por esporas no se diferenció entre las épocas de sequía-lluvia y de sequía y de lluvia-sequía ($P=0.0772$ y $P=0.0814$ respectivamente), siendo mayor en temporadas de sequía que en la de lluvia-sequía ($P=0.000668$). Lo que se traduce en que la colonización de esporas se vio afectada de manera diferencial en las épocas de sequía y lluvia-sequía, siendo mayor en la época de sequía (Figura 3D).

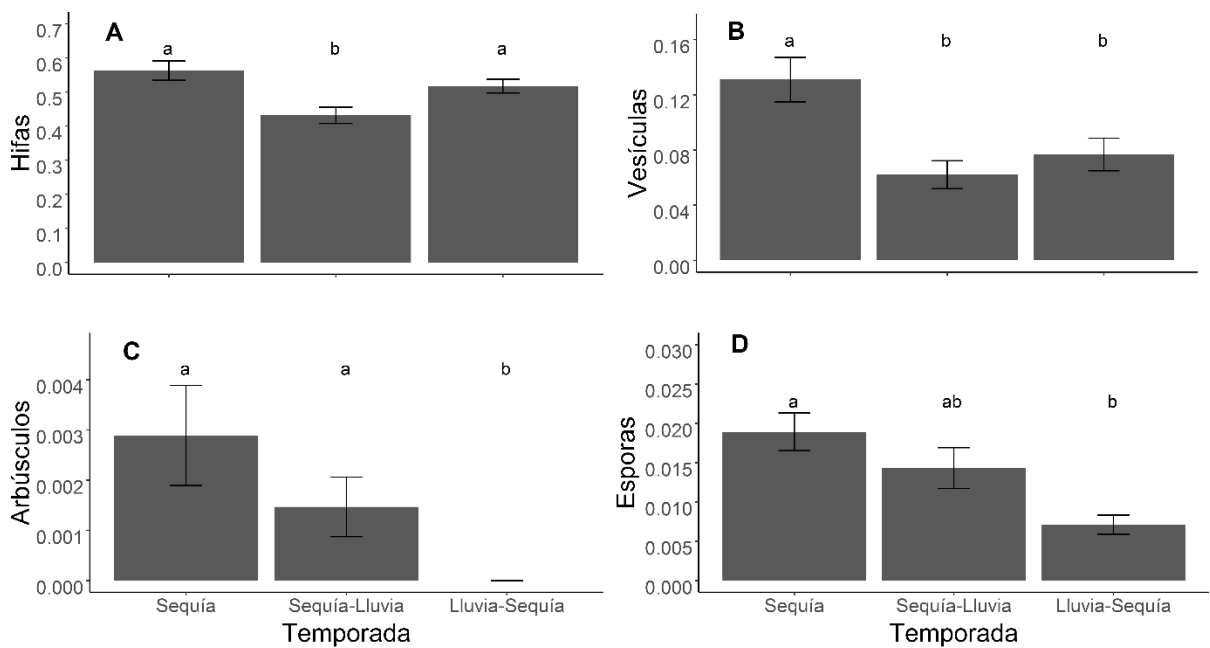


Figura 3. Valores promedio (\pm S.E) de la proporción de colonización de las diferentes estructuras fúngicas de las MA en las diferentes temporadas: sequía, y las de transición sequía-lluvia y lluvia-sequía. A. proporción de colonización de hifas. B. proporción de colonización de vesículas. C. proporción de colonización de arbuscúlos. D. proporción de colonización de esporas.

7. DISCUSIÓN

La precipitación tuvo un efecto significativo sobre la colonización de micorrizas en las raíces, así como en la producción de diferentes estructuras fúngicas (Ramos-Zapata, Guadarrama, Navarro-Alberto, & Orellana, 2011). Los resultados demostraron que la colonización de hifas fue mayor en la época seca que en épocas de transición de sequía-lluvia, pero similares en época de lluvia-sequía (Fig. 3A). Dichos resultados están en desacuerdo con otros autores que han reportado que la colonización de hifas en el campo es más baja en las épocas de sequía (~25%) que en época de lluvias (~52%) (Guadarrama & et al., 2014).

La producción de hifas se puede relacionar con la esporulación de los hongos, pues se ha encontrado que cuando la cantidad de esporas aumenta, la colonización de hifas disminuye, pero la esporulación es mayor en temporadas secas (Moreira-Souza, Trufem, Gomes-da-Costa, & Cardoso, 2003; Lovelock, Andersen, & Morton, 2003; Louise & Lim, 1987). Sin embargo, esto también contradice lo encontrado en este estudio, pues se encontró que, si bien en la época seca la cantidad de esporas fue mayor, la cantidad de hifas también fue la mayor encontrada.

Como primera instancia para la interpretación de los resultados obtenidos, se debe tener en cuenta que los regímenes de lluvia en el valle alto del río Magdalena tienen una distribución bimodal a lo largo del año, tal como se espera de los bosques secos tropicales (temporadas de sequía y lluvias). Sin embargo, dicha estacionalidad de sequías y lluvias es desigual con respecto a la cantidad de meses de cada categoría (Figura 4). Es decir, la temporada de lluvias es evidente en solo dos meses del inicio del año (abril y mayo), y en tres meses a fin de año (septiembre a noviembre). La primera época de muestreo de este estudio se situó entre el final del mes de noviembre hasta enero. Al ser diciembre y enero meses tan secos y noviembre no tan lluvioso, se clasificó como época seca. Mientras tanto, las otras dos temporadas de muestreo se clasificaron como transiciones puesto que las raíces colectadas estuvieron en campo durante la transición sequía-lluvia entre febrero y abril, y en la transición lluvia-sequía en los meses de mayo a julio. Sin embargo, cabe resaltar que la información de la precipitación corresponde a los valores históricos para esa zona.

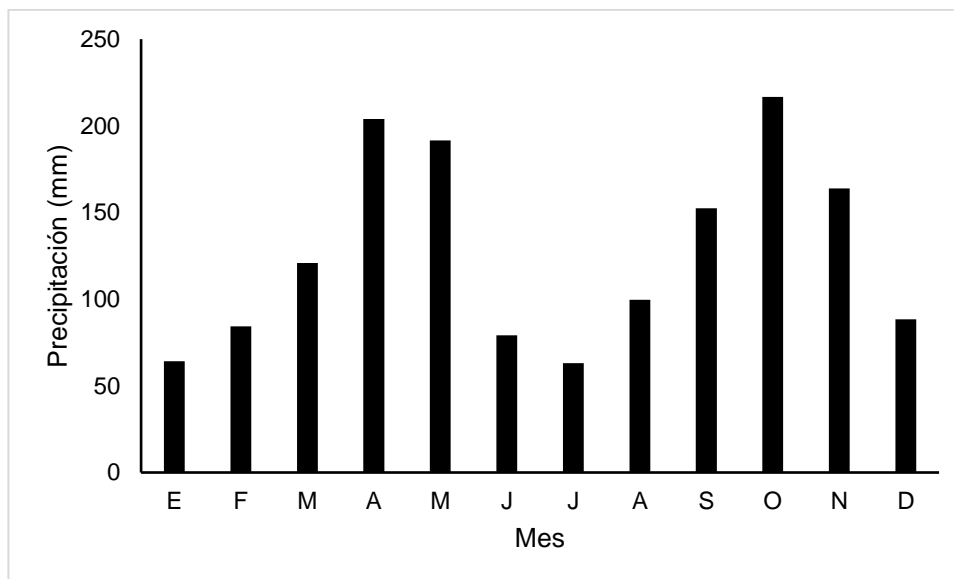


Figura 4. Precipitación mensual histórica para la zona de Guayabal, Tolima.

Relacionado con la colonización de hifas y la esporulación, en general se ha encontrado que la infectividad de las hifas se pierde cuando empieza la sequía y la esporulación (Louise & Lim, 1987). Sin embargo, también se ha encontrado que la infectividad de las hifas de algunas especies de micorrizas arbusculares, como *Scutellospora calospora*, es capaz de permanecer hasta por 11 semanas después de empezada la época de sequía (Jasper, Abbot, & Robson, 1993). Esto podría explicar la alta colonización encontrada en la época de sequía muestreada que corresponde al periodo de noviembre a enero. Teniendo en cuenta que noviembre es un mes relativamente lluvioso, pero diciembre y enero son muy secos, es posible que en las muestras del bosque se encontraran especies con hifas infectivas. Debido a esto cabe resaltar las dificultades que tiene el estudio de las comunidades del suelo, pues por su amplia diversidad no descrita la interpretación de los resultados obtenidos puede ser muy limitada (Bever J. D., 2003), por lo que hace falta generar estudios mas sistemáticos que puedan ayudar a interpretar mejor la dinámica de las poblaciones de MA en este bosque (Allen & et al., 2017).

Además del problema de no tener descrita la comunidad de micorrizas encontradas en este estudio, también se debe tener en cuenta para interpretar los resultados obtenidos de la colonización de hifas que puede existir una variación temporal de la composición de la comunidad de micorrizas entre las diferentes temporadas (Guadarrama & et al., 2014; Moreira- Souza, Trufem, Gomes-da-Costa, & Cardoso, 2003; Lovelock, Andersen, & Morton, 2003). Por ejemplo, Moreira-Souza et al. (2003) encontró para los árboles de la especie *Araucaria angustifolia* que en épocas húmedas las especies más comunes de MA eran *Glomus macrocarpum* y

Entrophospora colombiana, mientras que en épocas secas eran más común *Glomus etunicatum* y *Glomus macrocarpum*. Por otro lado, Guadarrama et al. (2014) encontró en el campo en un bosque seco tropical de México que *Gigaspora gigantea* se encontraba únicamente en temporada seca y que *Acaulospora favotea* y *Scutellospora erythropus* se encontraban únicamente en la temporada húmeda. Dado esto, es importante tener en cuenta que para este estudio es posible que en la temporada de sequía se diera un cambio en la composición de especies fúngicas que colonizan las raíces principalmente por medio de las hifas como las especies del género *Glomus* (Guadarrama & et al., 2014), lo cual podría explicar la alta colonización de hifas en época de sequía.

Desde el punto de vista de las implicaciones generales que tiene lo encontrado en este estudio, es clave resaltar la importancia que tienen las micorrizas a nivel del ciclaje de carbono (C), ya que las plantas le brindan C fotosintético a las MA (Allen & et al., 2017). De tal manera que las MA hacen gran parte de los pools de carbono del suelo que son muy importantes para mitigar los efectos del cambio climático (Orwin, Kirschbaum, St John , & Dickie, 2011), sin embargo, el estudio de las micorrizas como parte fundamental en el almacenamiento de carbono ha sido poco estudiado (Rillig & et al., 2001) ya que es muy difícil distinguir entre el flujo de carbono generado por las plantas y el encontrado dentro del micelio y generado por los hongos (Johnson, Leake, Ostle, Ineson, & Read , 2002).

De esta manera, una mayor colonización de estructuras fúngicas en épocas de sequía indicaría que hay un mayor flujo de carbono de la planta a los hongos (Wang & et al., 2016) en comparación a las otras temporadas, por lo que el almacenamiento de carbono en los suelos aumentaría en dicha temporada. De acuerdo a esto, se ha encontrado con modelamientos que bajo condiciones de limitación de nutrientes, como en las épocas de sequía, la absorción de nutrientes puede incrementar el almacenamiento de C en el suelo (Orwin, Kirschbaum, St John , & Dickie, 2011), pero también se ha encontrado que hay mayor almacenamiento de carbono en suelos secos debido a que hay menor tasa de descomposición (Allen & et al., 2017). Por lo que una alta colonización de hifas en épocas de sequía implicaría que hay un aumento temporal en el almacenamiento de C en los suelos del bosque seco de Jabirú.

En este orden de ideas, en ecosistemas limitados por agua como los bosques secos, las plantas que puedan mantener la asociación con MA en épocas de sequía podrán ser más competitivas pues las MA aumentan la capacidad de absorción de agua y nutrientes (Guadarrama & et al., 2014). Es posible entonces que algunas plantas, según su historia de vida y si son de crecimiento rápido o lento, podrán invertir más carbohidratos en la manutención de MA (Lovelock, Andersen, & Morton, 2003) que las vuelvan competitivas en épocas durante los cuales los recursos sean limitados como en la época seca.

Es importante resaltar las funciones de las otras estructuras medidas. Las vesículas son estructuras de almacenamiento de lípidos y nutrientes que pueden servir para promover y mantener el crecimiento de las hifas (Smith & Read, 2008), mientras que los arbuscúlos son ramificaciones de las hifas con menor contenido de quitina en las paredes celulares que se cree que están involucradas en el transporte de nutrientes entre la planta y el hongo. Se sabe poco sobre la biología y las funciones específicas de dichas estructuras (Smith & Read, 2008), pero no todas las especies de MA forman vesículas ni arbuscúlos (Smith & Read, 2008), por lo que las mediciones de estas pueden ser muy subjetivas. Es decir que al igual que la colonización por hifas, la producción de estas estructuras también puede depender de la especie de MA en particular que colonice las raíces.

Aunque las condiciones ambientales, especialmente la disponibilidad de nutrientes, afectan el desarrollo de vesículas y arbuscúlos (Smith & Read, 2008), se encuentra poca literatura del efecto de las condiciones ambientales sobre la colonización de estas estructuras. Usualmente es estudiada la colonización de raíces por MA como la colonización de las hifas en las raíces, o como la cuenta de todas las estructuras fúngicas sin discriminar por tipo de estructura (Moreira- Souza, Trufem, Gomes-da-Costa, & Cardoso, 2003; Louise & Lim, 1987), por lo que hacer comparaciones de lo encontrado en este estudio con los datos disponibles en la literatura, es imposible.

Por otra parte, las mediciones del porcentaje de colonización por MA en las raíces pueden ser muy subjetivas, pues se puede ser muy riguroso o no en la búsqueda y conteo de las estructuras fúngicas, generando así diferentes fuentes de error en las mediciones (McGonigle, Miller, Evans, Fairchild, & Swan, 1990). Finalmente, la interpretación de los resultados obtenidos de estas mediciones puede ser muy desafiantes si no se tiene una descripción de la composición de la comunidad de MA presentes en las muestras que den cuenta de las dinámicas que están teniendo dichas comunidades en cuanto a la temporalidad y estacionalidad (Allen & et al., 2017). Es necesario realizar más esfuerzos de investigación sobre la composición de las comunidades de MA para el bosque seco de Jabirú para complementar los resultados de este estudio.

8. CONCLUSIÓN

Aunque se encontró que el porcentaje de colonización de raíces por MA fue mayor en la época de sequía que en las demás épocas muestreadas, se debe tener en cuenta que la medición de dicha variable puede ser muy subjetiva, pues los resultados pueden variar mucho dependiendo del observador, de la cantidad de campos visuales observados, y de la tinción realizada, por lo que los datos obtenidos deben ser manejados e interpretados con precaución.

Al evaluar la relación entre el porcentaje de colonización de raíces por MA y la precipitación de la reserva de Jabirú en términos de temporadas, se encontró que las temporadas sí tienen un efecto sobre la colonización de MA, y que aunque el porcentaje de colonización fue mayor en épocas de sequía, era posible encontrar resultados sin diferencias significativas en las otras temporadas, dependiendo de las estructuras interpretadas. Por lo que es importante tener en cuenta que, aunque lo encontrado en este estudio contradice a lo encontrado en la literatura, interpretar dichos resultados depende en gran parte del conocimiento y descripción de la comunidad de MA del bosque seco de Jabirú. Pero también, de las condiciones de las lluvias exactas para las épocas de experimentación, para hacer comparaciones más reales con lo ocurrido en campo.

9. RECOMENDACIONES

- Para realizar este tipo de estudios, se debe tener especial cuidado con el proceso de tinción y conteo de estructuras. La tinción debe ser ensayada pues los protocolos pueden estar supuestos a cambios con el fin de proteger la integridad de la raíz. También es ideal que la misma persona realice todos los conteos de estructuras fúngicas para disminuir posibles errores en la identificación de estructuras fúngicas.
- También es importante realizar más estudios, o diseños experimentales con un mayor esfuerzo de muestreo para la zona del bosque seco de Jabirú para aumentar la fiabilidad de lo encontrado en este estudio, pues es posible que el tamaño de la muestra para este proyecto haya sido insuficiente al tratarse de microorganismos.
- Este tipo de proyectos se deben complementar con estudios que permitan conocer y hacer una descripción de la comunidad de MA de los sitios de muestreo, para poder hacer comparaciones más fiables de las dinámicas de dichas comunidades.
- Es primordial conocer con exactitud los factores ambientales que se van tener en cuenta para comparar las mediciones, en este caso, es fundamental conocer los valores de la precipitación para el tiempo que duró la experimentación, pues es clave que para los ecosistemas de bosques secos que la variación interanual de los regímenes de lluvias puede cambiar mucho los resultados, y al usar datos históricos se pueden hacer generalizaciones erróneas.

10. REFERENCIAS

- Allen, E., & et al. (1995). Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *The significance and regulation of soil biodiversity*, 47-62.
- Allen, K., & et al. (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, 12, 023001.
- Augé, R. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 84, 373-381.
- Balvanera, P., Castillo, A., & Martínez, M. J. (2011). Ecosystem Services in Seasonally Dry Tropical Forest. En R. Dirzo, & et al. (Edits.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (págs. 259-277). Washington: Island Press.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K., & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 88-95.
- Bethlenfalvai, G., Pacovsky, R., Brown, M., & Fuller, G. (1982). Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 68, 43-54.
- Bever, J. (2003). Soil community feedback and the coexistence of competitor: conceptual frameworks and empirical tests. *New phytologist*, 157, 465-473.
- Bever, J., Platt, T., & Morton, E. (2012). Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and their Feedbacks on Plant Communities. *Annual Review of Microbiology*, 66, 265-283.
- Birhane, E., Sterck, F., Fetene, M., Bongers, F., & Kuyper, T. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*, 169, 895–904.
- Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320, 37-77.
- Bücking, H., Liepold, E., & Ambilwade, P. (2012). The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms

- Underlying These Transport Processes. En N. Dhal, *Plant Science* (págs. 107-138). InTech.
- Calvo -Rodriguez, S., Sánchez -Azofeifa, A., & et al. . (2016). Assessing ecosystem services in Neotropical dry forests: a systematic review. *Environmental Conservation*, Doi: 10.1017/S0376892916000400.
- Chagnon, P.-L., & et al. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 18, 484-491.
- Desai, N., & et al. (2016). Ectomycorrhizal diversity and community structure in stands of *Quercus oleoides* in the seasonally dry tropical forests of Costa Rica. *Environmental Research Letters*, 11, 125007.
- Dirzo, R., & et al. (Edits.). (2011). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Washington DC.: Island press.
- Frioni, L., Minasian, H., & Volfovicz , R. (1999). Arbuscular mycorrhizae and ectomycorrhizae in native tree legumes in Uruguay. *Forest Ecology and Management*, 115, 41-47.
- Frosi , G., Barros, V. A., & et al. (2016). Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. *Journal of Plant Physiology* , 84-93.
- Gadkar, V., & et al. . (2001). Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonization. Factors Involved in Host Recognition. *Plant Physiology*, 127, 1493-1499.
- Gómez, J., & Robinson, S. (2014). Aves del bosque seco tropical de Colombia: Las comunidades del valle alto del río Magdalena. En C. Pizano, & H. García (Edits.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (págs. 95-124). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Guadarrama, P., & et al. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia- Journal of Soil Ecology*, 87-95.
- Hasselquist, N., Douhan, G., & Allen, M. (2011). First report of the ectomycorrhizal status of boletes on the Northern Yucatan Peninsula, Mexico determined using isotopic methods. *Mycorrhiza*, 21, 465-471.
- Jaramillo, V., & et al. (2011). Primary Productivity and Biogeochemistry of Seasonally Dry Tropical Forests. En R. Dirzo, & et al. (Edits.), *Seasonally Dry*

- Tropical Forests: Ecology and Conservation* (págs. 109-112). Washington DC.: Island Press.
- Jasper, D., Abbot, L., & Robson, A. (1993). The survival of infective hyphae of vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. *New Phytology*, *124*, 473-479.
- Johnson, D., Leake, J., Ostle, N., Ineson, P., & Read, D. (2002). In situ ¹³C₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytologist*, *153*, 327-334.
- Kozioł, L., & Bever, J. (2015). Mycorrhizal response trades off with plant growth rate and increases with plant successional status. *Ecology*, *96*, 1768–1774.
- Linares- Palomino, R., Oliveira- Filho, A., & Pennington, R. (2011). neotropical Seasonally Dry Forest: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En R. Dirzo, & et al. (Edits.), *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation* (págs. 3-5). Washington DC: Island Press.
- Louise, I., & Lim, G. (1987). Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. *Transactions of the British Mycological Society*, *88*, 207-212.
- Lovelock, C., Andersen, K., & Morton, J. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, *135*, 268–279.
- Mangan, S., Herre, E., & Bever, J. (2010). Specificity between Neotropical tree seedlings and their fungal mutualists leads to plant-soil feedback. *Ecology*, *91*, 2594-2603.
- McGonigle, T., Miller, M., Evans, D., Fairchild, G., & Swan, J. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, *115*, 495-501.
- Moreira- Souza, M., Trufem, S., Gomes-da-Costa, S., & Cardoso, E. (2003). Arbuscular Mycorrhizal Fungi associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Mycorrhiza*, *13*, 211-215.
- Murphy, P., & Lugo, A. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*, 67-88.
- Neher, D. (1999). Soil community composition and ecosystem processes: Comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems. *Agroforestry Systems*, *45*, 159–185.

- Omar, M., Bolland, L., & Healthier, W. (1978). A permanent mounting medium for Fungi. *Stain Technology*, 53, 293-294.
- Orwin, K., Kirschbaum, M., St John, M., & Dickie, I. (2011). Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment. *Ecology Letters*, 14, 493–502.
- Pizano, C., & García, H. (Edits.). (2014). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Powell, J., & et al. (2009). Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society*, 276, 4237–4245.
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna. Obtenido de <http://www.R-project.org/>
- Ramos-Zapata, J., 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.
- Rillig, M., & et al. (2001). Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233, 167-177.
- Siqueira, J., & et al. (1998). Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest and Ecology Management*, 107, 241-252.
- Smith, S., & Read, D. (2008). Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhizas. En S. Smith, & D. Read, *Mycorrhizal Symbiosis* (3 ed., págs. 42-90). New York: Academic Press.
- Smith, S., & Read, D. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis* (3 ed.). New York: Academic Press.
- Wang, Z.-G., & et al. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance soil carbon sequestration in the coalfields, northwest China. *Nature: Scientific reports*, 6. doi:10.1038/srep34336
- Wei, Y., Su, Q., & et al. (2016). The role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant uptake, fractions, and speciation of antimony. *Applied Soil Ecology*, 107, 244-250.

- Zhao , R., & et al. . (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* Z.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress. *Applied Soil Ecology*, 88, 41-49.
- Zhu, X., Song, F., Liu, S., Liu, T., & Zhou, X. (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant Soil Environment*, 58, 186-191.