

LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y SU IMPLICACIÓN EN LA PRODUCCIÓN Y MANEJO DE ESPECIES NEOTROPICALES FORESTALES, CON ÉNFASIS EN MELIÁCEAS

VÍCTOR HUGO RODRÍGUEZ-MORELOS, ALEJANDRA SOTO-ESTRADA, JESÚS PÉREZ-MORENO y PATRICIA NEGREROS-CASTILLO

RESUMEN

Los beneficios de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son evidentes en la transferencia de nutrientes y en la protección contra patógenos del suelo y factores ambientales adversos a las plantas asociadas. Adicionalmente, en la actualidad se reconoce la influencia de los HMA en la conformación de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Por estas razones, se han llevado a cabo gran variedad de estudios de la asociación micorrízica arbuscular en especies de importancia ecológica o agronómica, con diversidad de enfoques. Sin embargo, en las regiones neotropicales, los estudios detallados de la diversidad y funcionamiento de los HMA, especialmente aquellos vinculados con la producción y manejo de especies de importancia forestal han sido limitados. En este

manuscrito se analizan las diferentes implicaciones del manejo de HMA en la producción de especies tropicales forestales, principalmente en especies de Meliáceas nativas de Latinoamérica, dentro de las que se incluyen el cedro rojo (*Cedrela odorata* L) y la caoba (*Swietenia macrophylla* K). Estas especies son altamente valoradas por la calidad de su madera, aunque el establecimiento de plantaciones comerciales y de reforestación generalmente no ha sido completamente exitoso. Por lo tanto, la inoculación de HMA debe ser un factor fundamental a considerar en el establecimiento de estas especies precedida de estudios con enfoques múltiples que aseguren su aplicación exitosa. También se discute la utilización de inóculos micorrízicos en los sistemas de producción de plantas en vivero.

El establecimiento de las plantaciones forestales en las regiones tropicales ha crecido significativamente, debido a la creciente demanda de madera y productos no maderables. Sin embargo, dichas plantaciones y programas de reforestación frecuentemente no han obtenido los resultados esperados, por causas tales como ataque de plagas, baja fertilidad de los sitios de establecimiento y falta de prácticas adecuadas de producción de plántulas en vivero (Mexal *et al.*, 2002). Como consecuencia, es común que existan bajas tasas de supervivencia y

crecimiento en campo (Mexal, 1996), ocasionando bajos rendimientos en las plantaciones forestales (Negreros-Castillo y Hall, 1996). Esta situación se ha presentado, por ejemplo, en especies forestales empleadas para la reforestación y plantaciones comerciales en diversas regiones tropicales de México y otros países Latinoamericanos, tales como la caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* K) y el cedro rojo (*Cedrela odorata* L), cuyas maderas poseen un alto valor económico en mercados internacionales.

Uno de los factores que determinan el establecimiento y el creci-

miento de las plantas en los ecosistemas es la micorriza arbuscular (MA). Ésta es una asociación simbiótica que se establece entre las raíces secundarias de la mayoría de las plantas y los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). La MA se presenta en la mayoría de los ecosistemas terrestres del planeta, manteniéndose así una estrecha coevolución entre las plantas y los HMA del suelo. La MA se caracteriza por formar arbusculos, los cuales son estructuras fúngicas que se generan en el interior de las células corticales, en donde se realiza el intercambio de nutrientes entre los participantes

PALABRAS CLAVE / Árboles Tropicales / Biodiversidad Microbiana / Ecosistemas Tropicales / Inóculos Micorrízicos / Micorriza Arbuscular /

Recibido: 26/07/2010. Modificado: 23/06/2011. Aceptado: 28/06/2011.

Víctor Hugo Rodríguez-Morelos. Maestro en Ciencias, Colegio de Postgraduados (COLPOS), México. Acreditado Ambiental, Universidad Popular de la Chontalpa, Tabasco, México.

Alejandra Soto-Estrada. Doctora en Ciencias, University of California, Riverside, EEUU. Profesora Investigadora, COLPOS, Veracruz, México. Dirección: Apartado Postal 421, CP 91700, Veracruz, México. e-mail: alejandras@colpos.mx

Jesús Pérez-Moreno. Doctor en Ciencias, University of Sheffield, RU. Profesor Investigador, COLPOS, Montecillo, México.

Patricia Negreros-Castillo. Doctora en Ciencias, University of Iowa, EEUU. Profesora Investigadora, Instituto de Investigaciones Forestales, Universidad Veracruzana, México.

de la simbiosis (Smith y Read, 2008). Los HMA se describen al phylum Glomeromycota, del cual se han descrito ~200 especies (Schüßler *et al.*, 2001). En los ecosistemas naturales y semi-naturales, los HMA son el grupo de microorganismos con mayor abundancia y funcionalmente los más importantes en el suelo ya que son generalistas y responsables de la dependencia micotrófica de 90% de las plantas terrestres del planeta (Smith y Read, 2008). La extensa red de hifas del micelio extramatricial producida por la simbiosis micorrízica actúa como una extensión de la raíz en el suelo, por lo que la planta obtiene una disponibilidad adicional de absorción de nutrientes, principalmente N y P, y agua, en el suelo (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Read y Pérez-Moreno, 2003). La asociación también interviene en la captación de otros elementos con poca movilidad tales como Cu, Zn, K, Ca, Fe y Mg (Flores y Cuenca, 2004; Smith y Read, 2008). Otros beneficios importantes de la simbiosis son i) protección contra patógenos del suelo a las plantas asociadas (Smith y Read, 2008); ii) mejoramiento en la estructura del suelo a través de la producción de glomalina, glicoproteína que favorece la agregación de las partículas de suelo (Rillig, 2004); y iii) mayor tolerancia al efecto de la defoliación ocasionado por la herbivoría (Saint-Pierre *et al.*, 2004).

En el presente trabajo se describen y se analizan aspectos relacionados con la MA en especies forestales neotropicales, dada la importancia de esta simbiosis para dichas especies vegetales. La revisión se inicia con una discusión de diversos aspectos ecológicos de los HMA en regiones tropicales y de la dependencia de las plantas a la asociación micorrízica. Luego se presenta un análisis detallado de los estudios de los HMA en plantas de interés forestal de la familia de las Meliáceas, y de la importancia de los HMA en la fase de vivero. Este análisis permite argumentar y determinar la problemática y necesidades de investigación en relación al manejo de los HMA en especies forestales neotropicales, lo cual se presenta en las conclusiones.

Ecología de los HMA en Regiones Tropicales

La MA es la asociación micorrízica dominante en las regiones tropicales, en donde se establece de forma natural en árboles, arbustos y plantas herbáceas, y constituye una parte fundamental de su estructura y funcionamiento (Pérez-Moreno y Read, 2004). Aunque los HMA se encuentran presentes en todos los tipos de ecosistemas tropicales, su distribución no es homogénea, por lo que existen suelos y cultivos donde la concentración de propágulos

es relativamente baja para promover el desarrollo de las plantas (Sieverding, 1991). La diversidad y abundancia de esporas micorrízicas en los bosques tropicales varían de acuerdo a la estacionalidad (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Picone, 2000; Lovelock *et al.*, 2003; Vargas *et al.*, 2010). Un factor que afecta adversamente la abundancia y diversidad de HMA son las perturbaciones antropogénicas, especialmente la degradación del suelo, lo que conduce a que dicha diversidad solo pueda recuperarse a niveles de ecosistemas naturales después de varios años (Cuenca *et al.*, 1998). Por ello se considera que la disminución de la diversidad de HMA podría reducir la velocidad de recuperación de los ecosistemas perturbados y afectar la composición de especies de la comunidad vegetal a establecerse (Lovera y Cuenca, 2007). Sin embargo, los HMA presentan diferentes grados de tolerancia a las perturbaciones de los ecosistemas, dependiendo del grupo taxonómico; por ejemplo, las especies de los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* tienden a ser muy susceptibles (Picone, 2000; Lovera y Cuenca, 2007). Dichos géneros se caracterizan por no formar vesículas (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999), dependiendo principalmente de las esporas como medio de propagación (Hart y Reader, 2004).

Diversos factores bióticos y abióticos afectan la colonización micorrízica en los ecosistemas tropicales. Entre ellos se encuentran el pH (Alvarado *et al.*, 2004), el estrés hídrico (Gavito *et al.*, 2008), la disponibilidad de luz (Shukla *et al.*, 2008) y la habilidad para obtener carbono producido por las plantas (Klironomos *et al.*, 2004). Alvarado *et al.* (2004) estudiaron el efecto del pH del suelo en la micorrización por HMA en plantas de teca (*Tectona grandis* L.) en Costa Rica y señalaron que en suelos con pH <5,5 existieron bajas colonizaciones micorrízicas, de hasta 8%. Sin embargo, debido a que usualmente los suelos ácidos poseen asociada toxicidad por Al y Mn y deficiencias de P, Ca, Mg y K (Marschner, 1991), es difícil explicar la baja colonización micorrízica exclusivamente en función de la disminución del pH. Más bien las bajas colonizaciones en suelos ácidos pueden deberse a una combinación de acidez y de las toxicidades y deficiencias de los nutrimentos mencionados.

En contraposición a lo reportado por Alvarado *et al.* (2004), otros autores han encontrado que existen HMA adaptados a pH ácidos (<5), los cuales resultan fundamentales para el abastecimiento nutrimental a las plantas aún en estas condiciones tan adversas (Clark, 1997; Clark *et al.*, 1999). Es así claro que la asociación micorrízica arbuscular es altamente compleja, especialmente en las regiones tropicales donde paradójicamente, los estu-

dios ecofisiológicos de dicha simbiosis han sido escasos.

La MA no solo influye en el desarrollo individual de las plantas en campo, sino también a otros niveles de organización, tales como comunidades y ecosistemas. Existen evidencias de que la simbiosis micorrízica puede determinar la diversidad y la sucesión de las comunidades de plantas (van der Heijden *et al.*, 1998a, b) o bien, que la composición de la comunidad vegetal (Lovelock y Ewel, 2005) y la edad de las plantas (Husband *et al.*, 2002) pueden determinar la presencia de HMA en suelos tropicales. De esta manera la diversidad de HMA y la composición de las comunidades de plantas mantienen una estrecha relación de causa y efecto a través del tiempo en los ecosistemas naturales (Kernaghan, 2005). En años recientes los estudios sobre la MA en bosques tropicales se han incrementado debido al gran potencial que poseen algunas especies micorrízicas asociadas a plantas tropicales, incluyendo especies de importancia económica. Los HMA estimulan el crecimiento de plantas con alta dependencia en la simbiosis, principalmente a través de la adquisición adicional de fósforo. Así, los estudios de la simbiosis micorrízica adquieren mayor relevancia debido a que en la mayoría de los suelos tropicales la baja disponibilidad de nutrientes, especialmente P, es un factor limitante para el crecimiento de las plantas (Janos, 1980b; Cuenca *et al.*, 2007). Se ha reportado que plántulas de árboles tropicales presentan una respuesta diferencial y compatibilidad en el crecimiento en relación a las especies asociadas (Pouyu-Rojas *et al.*, 2006) y las comunidades de HMA en el suelo (Kiers *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2003; Allen *et al.*, 2005).

En términos generales, se considera que las plantas leñosas suelen ser más dependientes de la simbiosis micorrízica que las herbáceas (Flores y Cuenca, 2004), debido a que se ha postulado que por carecer de la presencia de pelos radicales para la adquisición de nutrientes, las plantas con raíces no ramificadas presentan una mayor dependencia de las asociaciones micorrízicas que aquellas con sistemas radicales ramificados (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). Sin embargo, algunos estudios indican también que las especies tropicales con raíces fibrosas son más susceptibles a la colonización micorrízica y presentan mayor respuesta en el crecimiento ante el efecto de la simbiosis (Zangaro *et al.*, 2005). A pesar de esto, la dependencia micorrízica también puede estar relacionada al estado sucesional de las plantas (Janos, 1980a; Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2003) y el contenido nutrimental de las semillas. Se ha encontrado que especies clímax con semillas que contienen altas reservas de nutrientes y minerales, son capaces de mantener el creci-

miento inicial de las plántulas, e inclusive inhibir la colonización micorrízica en las primeras semanas de desarrollo (Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2000; Danieli-Silva *et al.*, 2010). En contraste, en los trópicos las especies pioneras con semillas pequeñas son más dependientes a las asociaciones micorrízicas en relación a su crecimiento y a la supervivencia inicial (Kiers *et al.*, 2000; Flores y Cuenca, 2004; Zangaro *et al.*, 2005; Pasqualini *et al.*, 2007).

Asociaciones Micorrízicas en la Familia de las Meliáceas

La familia Meliaceae agrupa 50 géneros y 1000 especies distribuidas en América, África y Asia. En el Neotrópico se han descrito ocho géneros: *Cabralea*, *Carapa*, *Cedrela*, *Guarea*, *Ruegea*, *Schmardea*, *Swietenia* y *Trichilia*. De éstos, la caoba (*Swietenia macrophylla*), el cedro rojo (*Cedrela odorata* L) y la andiroba (*Carapa guianensis* L) destacan por su alto valor económico (Navarro, 1999; Mayhew y Newton, 1998; Negreros-Castillo y Mize, 2008). Sin embargo, la principal limitante en el cultivo de meliáceas forestales en condiciones de plantaciones puras es el ataque a la yema terminal por el barrenador *Hypsipyla grandella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae), que afecta a las plantas durante las primeras etapas de crecimiento. El daño ocasionado se refleja en la disminución en la velocidad del crecimiento y sobre todo en la deformación de los árboles, y en consecuencia, la reducción del valor comercial de la madera (Mayhew y Newton, 1998).

Si bien se ha reportado que la mayoría de las especies forestales del trópico presentan MA, los estudios de la relación de los hongos micorrízicos con especies forestales neotropicales son en términos generales limitadas. Especialmente en el caso específico de la familia de las meliáceas esto es particularmente más notable (Shi *et al.*, 2006). Algunos estudios en meliáceas de la América tropical han reportado una evidente colonización de HMA en poblaciones naturales (Herrera y Ferrer, 1980) y en plantaciones jóvenes de caoba (Noldt y Bauch, 2001). En cedro rojo se ha reportado altos porcentajes de colonización por HMA en áreas naturales (Mecinas *et al.*, 1991). Las especies *Cedrela fissilis* Vell. y *Cedrela montana* Moritz ex Turcz presentan alta dependencia micorrízica ante la escasa habilidad para absorber P en ausencia de la simbiosis (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Pouyu-Rojas *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2006; Urgiles *et al.*, 2009; Danieli-Silva *et al.*, 2010). Estas especies son susceptibles a la colonización por especies de los géneros *Glomus* y *Archaeospora* principalmente (Shepherd *et al.*, 2007; Haug *et al.*, 2010). Además, en la rizósfera de *C. odorata* tam-

bién se ha reportado la presencia del género *Paraglomus* (Lovelock y Ewel, 2005). En sistemas agroforestales o en áreas naturales de Asia, donde se han introducido especies maderables como la caoba, también se han identificado HMA de los géneros *Glomus* y *Gigaspora* principalmente, y en menor proporción a especies de los géneros *Acaulospora*, *Entrophospora*, y *Scutellospora* en el suelo rizosférico. Además, se ha reportado que 30-55% de las raíces finas poseen colonización por HMA (Dhar y Mridha, 2006; Shi *et al.*, 2006; Mridha y Dhar, 2007). Sin embargo, en la mayoría de los casos se desconoce la identidad precisa de los HMA asociados en condiciones naturales y el efecto de la micorrización en el crecimiento y la supervivencia de estas especies.

Adicionalmente, son escasos los estudios relacionados con la evaluación del efecto benéfico, en términos de crecimiento y contenido nutrimental, de la inoculación con HMA en meliáceas tropicales. Sin embargo, es de esperarse que debido a la gran variación morfológica y ecofisiológica de las especies de dicha familia exista todo un mosaico de respuestas, desde plantas altamente dependientes de la micorriza por su reducida presencia de pelos radicales y el tamaño pequeño de sus semillas, hasta plantas menos dependientes de los HMA. Por ejemplo, en plántulas de *Cabralea canjerana* (Vell.) Pasqualini *et al.* (2007) y Danieli-Silva *et al.* (2010) han reportado que no se presentó una respuesta positiva ante la inoculación con HMA nativos.

Importancia del Manejo de los HMA en Viveros Tropicales

Los HMA son considerados simbiosis obligados debido a su incapacidad de crecer en ausencia de una planta hospedera; por lo tanto, no pueden aislarse en medios de cultivo convencionales. La manera más usual de propagación consiste en inocular sus esporas en suelos previamente esterilizados y sembrar posteriormente plantas de rápido crecimiento (tales como *Sorghum vulgare* L o *Vigna luteola* (Jack.) Benth.) que sean susceptibles de establecer asociaciones micorrízicas (Cuenca *et al.*, 2003) con las limitaciones de presión de selección (y subsecuente selección direccionada) que esto implica para las comunidades de HMA nativos. De esta forma, en un periodo de 3-6 meses el sustrato y las raíces secundarias colonizadas de la planta hospedera pueden ser utilizadas como inóculo. Los criterios más comunes para considerar a un inóculo como de alta calidad son el número de esporas viables, el porcentaje de colonización en las raíces y el incremento en peso seco total de las plantas inoculadas (Cuenca *et al.*, 2003).

Las plantaciones forestales en la región neotropical se establecen princi-

palmente en tierras marginales, pastizales, sabanas o en zonas agrícolas abandonadas, debido a la disponibilidad y la relativa facilidad de reforestar estos terrenos (Ladrach, 1992). El uso y manejo de los HMA, se debe enfocar en las primeras fases del crecimiento de las plantas antes del establecimiento en campo. Sin embargo, es importante considerar que las diferentes prácticas tradicionales y niveles de manejo realizadas en vivero pueden afectar drásticamente el establecimiento de la asociación micorrízica. Por ejemplo, en México, en los viveros con manejo tradicional se utiliza suelo forestal como sustrato, el cual constituye la única fuente de inóculo para la formación de asociaciones micorrízicas (Allen *et al.*, 2005). Esta práctica posee varias desventajas, como los son el desconocimiento de las especies de HMA que inducen la asociación, el grave daño ecológico que ocurre cuando se extraen grandes volúmenes de suelo natural y la posible contaminación con agentes patógenos como hongos y nematodos. Es por esto que en algunos viveros se realiza la esterilización del suelo o la aplicación de herbicidas y fungicidas sistémicos. Estas prácticas, sin embargo, tienen la desventaja que eliminan los propágulos micorrízicos y el establecimiento de la simbiosis (Allen *et al.*, 2005; O'Connor *et al.*, 2009).

Actualmente, en viveros con un mayor nivel de tecnificación se utilizan mezclas de sustratos artificiales como vermiculita, agrolita y *peat-moss* en sustitución de suelo forestal, dadas la facilidad de operación y la prevención de los patógenos antes mencionados. Sin embargo, estos sustratos carecen de propágulos micorrízicos y de nutrientes esenciales para el funcionamiento de la simbiosis. Adicionalmente, cuando estos sustratos son usados para la preparación de inóculos micorrízicos su efecto en la colonización de las raíces es aún contradictorio y ha sido poco estudiado (Corkidi *et al.*, 2004).

En la producción de plantas forestales se utilizan fertilizantes comerciales para promover el crecimiento. Su uso es obligado en muchos casos en que los sustratos carecen de nutrientes necesarios para el desarrollo de las plantas. Sin embargo, la aplicación intensiva de fertilizantes puede afectar el funcionamiento de la colonización micorrízica. Se ha reportado que la aplicación de cantidades moderadas de fertilizantes fosfatados no afecta la simbiosis micorrízica en especies forestales tropicales e inclusive se presenta un efecto sinérgico en el crecimiento de las plantas (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Urgiles *et al.*, 2009; Pasqualini *et al.*, 2007).

Existe interés por obtener plantas micorrizadas para proyectos forestales comerciales o en actividades de restauración. Esto adquiere importancia especial-

mente cuando en el sitio de establecimiento existen condiciones desfavorables, tales como poca disponibilidad de agua, suelos erosionados en vías de desertificación, patógenos del suelo, baja concentración de nutrientes elementales, competencia con otras especies de plantas (Cuenca *et al.*, 2007) o existencia de áreas contaminadas, por ejemplo, con elementos potencialmente tóxicos. Ante esta necesidad alrededor del mundo existen varias empresas que producen inóculos micorrízicos (Gianinazzi y Vosatka, 2004), los cuales se comercializan como promotores del crecimiento de las plantas en actividades de horticultura, agricultura y manejo forestal (Schwartz *et al.*, 2006). Algunos de estos productos se recomiendan específicamente para la inoculación de especies forestales tropicales. Sin embargo, dado que en la mayoría de los casos, el efecto positivo de los múltiples componentes de los inóculos comerciales (fertilizantes, materia orgánica y ácidos húmicos) en el crecimiento de las plantas pueden confundirse con los efectos benéficos de los HMA, es altamente recomendable efectuar evaluaciones previas para asegurar los mejores beneficios posibles (Corkidi *et al.*, 2004). Una de las especies de HMA más usadas en los inóculos comerciales es *Glomus intraradices*, debido a que es una especie cosmopolita con capacidad de producir grandes cantidades de esporas y colonizar rápidamente a un amplio rango de hospederos (Schwartz *et al.*, 2006).

La introducción de especies exóticas de HMA en la diversidad de HMA nativos y la estructura de las comunidades vegetales puede presentar efectos positivos, neutrales o negativos en el funcionamiento de los ecosistemas (Schwartz *et al.*, 2006). En este sentido se ha encontrado que especies de HMA introducidas pueden afectar negativamente el crecimiento de algunas plantas (Klironomos, 2003); mientras que otros estudios indican que los HMA nativos inoculados a especies tropicales han sido muy efectivos en el crecimiento y supervivencia de las plantas (Cuenca *et al.*, 1990; Allen *et al.*, 2005; Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007; Urgiles *et al.*, 2009). Algunos reportes indican que existen también especies introducidas de HMA más efectivas en la promoción del crecimiento en comparación a HMA nativos (Caravaca *et al.*, 2005; González y Cuenca, 2008). Así, la introducción de HMA en plantas y hábitats específicos es aún controversial y depende de las combinaciones específicas entre simbiontes fúngicos, fitobiontes y condiciones ambientales.

Una de las limitantes para el uso intensivo de los HMA es la dificultad para producir grandes cantidades de inóculo puro con un alto control de calidad (Gaur y Adholeya, 2000). Los estudios al respecto en regiones neotropicales son incipientes y, con-

secuentemente, la utilización de estos inóculos en programas de reforestación ha sido nula (Ramos-Zapata y Guadarrama, 2004). Actualmente es factible la utilización de inóculos de HMA para aplicación en plantas que pasan por una fase almácigo, semillero o vivero, especialmente durante el trasplante (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). Sin embargo, la producción abundante de inóculos micorrízicos para su uso en grandes extensiones de cultivos o áreas deforestadas continúa siendo un gran reto tecnológico (Cuenca *et al.*, 2003). Uno de los principales desafíos en el manejo de los HMA es optimizar los sistemas de producción de inóculos de calidad y en cantidad suficiente, para satisfacer la demanda que originan los proyectos de reforestación a gran escala. Para ello, es importante que los inóculos mantengan una alta capacidad infectiva de los propágulos micorrízicos y se encuentren libres de patógenos.

Conclusiones

Dado que la simbiosis micorrízica es un elemento esencial en el funcionamiento y regulación de los ecosistemas tropicales, actualmente los estudios ecofisiológicos, de biodiversidad y de aplicación tecnológica de la MA revisten un gran potencial para especies forestales en estos ecosistemas. Las asociaciones micorrízicas que se establecen en áreas tropicales han sido menos estudiadas que aquellas en los ecosistemas templados, debido al escaso número de investigadores que trabajan en estas áreas. Adicionalmente, existe una evidente dificultad en el manejo, aislamiento e identificación de una gran diversidad de HMA presentes en áreas neotropicales. A pesar de ello, hay un creciente interés por estudiar los HMA en los ecosistemas tropicales, principalmente por el gran potencial que podrían tener dichos simbiontes en la rehabilitación y restauración de áreas degradadas, muy comunes en el geotrópico, y por su capacidad para mejorar la capacidad de adaptación e incrementar la supervivencia de las plantas bajo condiciones adversas, tales como compactación del suelo, sequía, toxicidad por presencia de metales pesados o hidrocarburos y salinidad.

En el establecimiento de plantaciones comerciales y enriquecimiento de bosques con especies de maderas preciosas, incluyendo especies de meliáceas, para satisfacer una demanda creciente de madera, los HMA deben considerarse como un factor obligado para mejorar la producción. Uno de los efectos deseables a mediano plazo de la inoculación micorrízica es la disminución al ataque del barrenador. Con un plan de manejo eficiente de la inoculación micorrízica podría ser factible incrementar los contenidos nutrimentales de las plantas y por lo tanto mejorar su crecimiento, lo

que reduciría el periodo de susceptibilidad a la plaga, sobre todo en las primeras etapas de crecimiento. Por lo tanto, el cultivo de estas especies forestales utilizando la biotecnología de los HMA podría llevar a una mayor rentabilidad para los productores, disminuyendo significativamente los gastos ocasionados por el manejo de plagas.

Actualmente es importante desarrollar tecnología que permita aplicar los HMA en los procesos de regeneración de los ecosistemas naturales y el establecimiento de plantaciones comerciales, particularmente en las regiones tropicales. Una tecnología que permita manejar los HMA desde la fase de producción en vivero con el propósito de aumentar la supervivencia, calidad y crecimiento de las plantas en campo. Esto también implicaría modificar algunas prácticas comunes que se realizan en los viveros y que podrían resultar adversas al establecimiento y funcionamiento de la simbiosis. Aunque los beneficios potenciales de los HMA son importantes, la decisión de manejarlos, debe surgir de estudios que fundamenten la necesidad de realizar la inoculación en las especies y en los sitios utilizados para la reforestación.

Una de las áreas de investigación de mayor relevancia es actualmente la identificación de las especies de HMA de importancia estructural y funcional asociadas a los hospederos neotropicales de importancia forestal en condiciones naturales, así como su evaluación biotecnológica en términos de efectos benéficos en crecimiento y contenido nutrimental a los hospederos asociados. Una de las opciones más prometedoras es el estudio del manejo de los HMA, enfocados principalmente a mejorar los métodos de producción de inóculos micorrízicos para especies tropicales, donde la eficiencia de estos se pruebe en prácticas estandarizadas en vivero y se evalúe después del trasplante en campo. Esto es de gran importancia debido a que la respuesta en el crecimiento de cada especie vegetal puede variar considerablemente y afectar la relación costo-beneficio del mantenimiento de la simbiosis. Es fundamental identificar a un nivel funcional los factores bióticos y abióticos que determinan las respuestas ecofisiológicas de los HMA en su interacción con el crecimiento y establecimiento en el fitobionte asociado. Finalmente, el enfoque de los estudios debe ser interdisciplinario por las diferentes áreas del conocimiento asociadas a los HMA, evitando la visión reduccionista que ha imperado tradicionalmente en numerosos estudios.

REFERENCIAS

- Alarcón A, Ferrera-Cerrato R (1999) Manejo de la micorriza arbuscular en sistemas de propagación de plantas frutícolas. *Terra* 17: 179-191.

- Allen BE, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in a seasonal tropical forest, México. *Ecol. Appl.* 13: 1701-1717.
- Allen MF, Allen EB, Gómez-Pompa A (2005) Effects of mycorrhizae and non target organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, México: Factors limiting tree establishment. *Rest. Ecol.* 13: 325-333.
- Alvarado A, Chavarría M, Guerrero R, Boniche J, Navarro JR (2004) Características edáficas y presencia de micorrizas en plantaciones de Teca (*Tectona grandis* L. f.) en Costa Rica. *Agron. Costarric.* 28: 89-100.
- Álvarez-Sánchez J, Guadarrama P, Sánchez-Gallen I, Olivera D (2007) Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: El uso de los hongos micorrizógenos arbusculares. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 80: 59-68.
- Caravaca F, Alguacil MM, Barea JM, Roldán A (2005) Survival of inocula and native AM fungi species associated with shrubs in a degraded Mediterranean ecosystem. *Soil Biol. Biochem.* 37: 227-238.
- Clark RB (1997) Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant Soil* 192: 15-22.
- Clark RB, Zobel RW, Zeto SK (1999) Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by *Panicum virgatum* in acidic soil. *Mycorrhiza* 9: 167-176.
- Corkidi L, Allen EB, Merhaut D, Allen MF, Downer J, Bohn J, Evans M (2004) Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. *J. Env. Hort.* 22: 149-154.
- Cuenca G, Herrera R, Meneses E (1990) Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. *Plant Soil* 26: 71-78.
- Cuenca G, De Andrade Z, Escalante G (1998) Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and re-vegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biol. Biochem.* 30: 711-719.
- Cuenca G, De Andrade Z, Lovera M, Fajardo L, Meneses E, Márquez M, Machuca R (2003) Pre-selección de plantas nativas y producción de inoculos de hongos micorrizicos arbusculares (HMA) de relevancia en la rehabilitación de áreas degradadas de la gran sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Ecotropicos* 16: 27-40.
- Cuenca G, Cáceres A, Oirdobro G, Hasmy Z, Urdaneta C (2007) Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia* 32: 23-29.
- Danieli-Silva A, Uhlmann A, Vicente-Silva J, Stürmer SL (2010) How mycorrhizal associations and plant density influence intra- and inter-specific competition in two tropical tree species: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. and *Lafoesnia pacari* A.St.-Hil. *Plant Soil* 330: 185-193.
- Dhar PP, Mridha MAU (2006) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different trees of Madhupur forest, Bangladesh. *J. For. Res.* 17: 201-205.
- Flores C, Cuenca G (2004) Crecimiento y dependencia micorrizica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (Tara amarilla), Asteraceae. *Interciencia* 29: 632-637.
- Gaur A, Adholeya A (2000) Effects of the particle size of soil-less substrates upon AM fungus inoculum production. *Mycorrhiza* 10: 43-48.
- Gavito ME, Pérez-Castillo D, González-Monterrubio CF, Vieyra-Hernández T, Martínez-Trujillo M (2008) High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza* 19: 47-60.
- Gianinazzi S, Vosatka M (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems, science meets business. *Can. J. Bot.* 82: 1264-1271.
- González M, Cuenca G (2008) Respuesta de plantas de plátano (*Musa* AAB cv. Hartón) a la inoculación con hongos micorrizicos arbusculares nativos e introducidos, bajo condiciones de campo. *Rev. Fac. Agron.* 25: 470-495.
- 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.
- Hart MM, Reader RJ (2004) Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Trop. Ecol.* 45: 97-111.
- Haug I, Wubet T, Weiß M, Aguirre N, Weber M, Günter S, Kottke I (2010) Species-rich but distinct arbuscular mycorrhizal communities in reforestation plots on degraded pastures and in neighboring pristine tropical mountain rain forest. *Trop. Ecol.* 51: 125-148.
- Herrera RA, Ferrer RL (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Cuba. En Mikola P (Ed.) *Tropical Mycorrhizal Research*. Clarendon Press. Oxford, RU. pp. 156-162.
- Husband R, Herre EA, Young JPW (2002) Temporal variation in arbuscular mycorrhizal communities colonizing seedlings in a tropical forest. *Microb. Ecol.* 42: 131-136.
- Janos DP (1980a) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos DP (1980b) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Kernaghan G (2005) Mycorrhizal diversity: Cause and effect? *Pedobiologia* 49: 511-520.
- Kiers ET, Lovelock CE, Herre EA (2000) Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecol. Lett.* 3: 106-113.
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.
- Klironomos JN, McCune J, Moutoglis P (2004) Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Appl. Soil Ecol.* 26: 133-141.
- Ladrach WE (1992) Técnicas para el establecimiento de plantaciones forestales en la América tropical. *Tree Plant. Notes* 43: 133-141.
- Lovelock CE, Ewel JJ (2005) Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytol.* 167: 219-228.
- Lovelock CE, Andersen K, Morton JM (2003) Host tree and environmental control on arbuscular mycorrhizal spore communities in tropical forests. *Oecologia* 135: 268-279.
- Lovera M, Cuenca G (2007) Diversidad de hongos micorrizicos arbusculares (HMA) y potencial micorrizico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia* 32: 108-114.
- Marschner H (1991) Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant Soil* 134: 1-20.
- Mayhew JE, Newton AC (1998) *The Silviculture of Mahogany*. CABI. Wallingford, RU. 226 pp.
- Mecinas LJ, Door RC, Chung MA, Moreno DP (1991) Micorrizas en tres especies forestales de la Amazonia peruana. *Rev. For. Perú* 18: 29-44.
- Mexal J (1996) Forest Nursery Activities in Mexico. En Landis TD, South DB (Coords.) *National Proceedings. Forest and Conservation Nursery Associations*. Gen. Tec. Rep. PNW-GTR-389. Portland, OR. USDA FS. pp. 228-232.
- Mexal JG, Rangel RAC, Negreros-Castillo P, Lezama CP (2002) Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *For. Ecol. Manag.* 168: 125-133.
- Mridha MAU, Dhar PP (2007) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal colonization and spore population in different agroforestry trees and crop species growing in Dinajpur, Bangladesh. *J. For. Res.* 18: 91-96.
- Navarro C (1999) *Diagnóstico de la Caoba* (*Swietenia macrophylla*) en Mesoamérica. *Silvicultura-Genética*. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 25 pp.
- Negreros-Castillo P, Hall RB (1996) First-year results of partial overstory removal and direct seeding of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Quintana Roo, México. *J. Sust. For.* 3: 65-76.
- Negreros-Castillo P, Mize CW (2008) Regeneration of mahogany and Spanish cedar in gaps by railroad tie extraction in Quintana Roo, México. *For. Ecol. Manag.* 255: 308-312.
- Noldt G, Bauch J (2001) Colonization of fine roots of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under plantation conditions in Central Amazon. *J. Appl. Bot.* 75: 168-172.
- O'Connor P, Manjarrez M, Smith SE (2009) The fate and efficacy of benomyl applied to field soils to suppress activity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Can. J. Microbiol.* 55: 901-904.
- Pasqualini D, Uhlmann A, Stürmer SL (2007) Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *For. Ecol. Manag.* 245: 148-155.
- Pérez-Moreno J, Read DJ (2004) Los hongos ectomicorrizicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. *Interciencia* 29: 239-247.
- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungal spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-747.
- Pouyu-Rojas E, Siqueira JO, Donizetti JGS (2006) Symbiotic compatibility of arbuscular mycorrhizal fungi with tropical tree species. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 30: 413-424.
- Ramos-Zapata J, Guadarrama P (2004) Los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de comunidades tropicales. *Univ. Cienc.* 1: 59-65.
- Read DJ, Pérez-Moreno J (2003) Mycorrhizae and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytol.* 157: 475-492.
- Rillig M (2004) Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 84: 355-363.
- Rocha FS, Saggin-Júnior JO, Silva EMR, Lima WL (2006) Dependencia e resposta de mudas de cedro a fungos micorrizicos arbusculares. *Pesq. Agropec. Bras.* 41: 77-84.
- Saint-Pierre C, Busso CA, Montenegro OA, Rodríguez GD, Giorgetti HD, Montani T, Bravo OA (2004) Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia* 29: 303-310.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.

- Schwartz MW, Hoeksema JD, Gehring CA, Johnson NC, Klironomos JN, Abbott LK, Pringle A (2006) The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecol. Lett.* 9: 501-515.
- Shepherd M, Nguyen L, Jones ME, Nichols JD, Carpenter FL (2007) A method for assessing arbuscular mycorrhizal fungi group distribution in tree roots by intergenic transcribed sequence variation. *Plant Soil* 290: 259-268.
- Shi ZY, Chen YL, Feng G, Liu RJ, Christie P, Li XL (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the Meliaceae on Hainan island, China. *Mycorrhiza* 16: 81-87.
- Shukla A, Kumar A, Jha A, Chaturvedi OP, Prasad R, Gupta A (2008) Effects of shade on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of crops and tree seedlings in Central India. *Agrofor. Syst.* 76: 95-109.
- Sieverding E (1991) *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems*. GTZ, Eschborn, Alemanha. 371 pp.
- Siqueira JO, Saggin-Júnior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245-255.
- Siqueira JO, Carbone MA, Curi N, Da Silva SC, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *For. Ecol. Manag.* 107: 241-252.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. Cambridge, RU. 605 pp.
- Urgiles N, Loján P, Aguirre N, Blaschke H, Günter S, Stimm B, Kottke I (2009) Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador. *New For.* 38: 229-239.
- Van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998a) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998b) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Vargas R, Hasselquist N, Allen EB, Allen MF (2010) Effects of a hurricane disturbance on aboveground forest structure, arbuscular mycorrhizae and belowground carbon in a restored tropical forest. *Ecosystems* 13: 118-128.
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *J. Trop. Ecol.* 16: 603-622.
- Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19: 315-324.
- Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandressen J (2005) Relationships among arbuscular mycorrhizae, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 21: 529-540.

ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI AND THEIR INVOLVEMENT IN THE PRODUCTION AND MANAGEMENT OF NEOTROPICAL FOREST SPECIES WITH EMPHASIS ON MELIACEAE

Victor Hugo Rodríguez-Morelos, Alejandra Soto-Estrada, Jesús Pérez-Moreno and Patricia Negreros-Castillo

SUMMARY

The benefits of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are important for nutrient transfer and protection against soil pathogens and adverse environmental factors affecting associated plants. Additionally, at present, it is recognized that AMF influence ecosystem structure and function. For these reasons, many studies related to arbuscular mycorrhizal associations in species of ecological and agronomic importance have been conducted with diverse approaches. In Neotropical regions, however, specific studies about the diversity and function of AMF, especially those linked to yield and management of important forest species, have been insufficient. In this paper, we analyze different implications

of AMF management in tropical forest species yield, mainly on native species of the Meliaceae family from Latin America, such as red cedar (*Cedrela odorata* L) and big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* K). These two species are highly rated because of their high quality wood, although the establishment of plantations for reforestation and commercial purposes has not been very successful. Therefore, inoculations with AMF must be considered to be a fundamental factor in the establishment of these species, supported by studies with multiple approaches for their successful application. Systems of mycorrhizal inoculum production for forest plant production are also analyzed.

OS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E SUA IMPLICAÇÃO NA PRODUÇÃO E MANEJO DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS FLORESTAIS, COM ÊNFASE EM MELIÁCEAS

Victor Hugo Rodríguez-Morelos, Alejandra Soto-Estrada, Jesús Pérez-Moreno e Patricia Negreros-Castillo

RESUMO

Os benefícios dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são evidentes na transferência de nutrientes e na proteção contra patógenos do solo e fatores ambientais adversos às plantas associadas. Adicionalmente, na atualidade se reconhece a influência dos FMA na conformação da estrutura e funcionamento dos ecossistemas. Por estas razões, tem sido realizada uma grande variedade de estudos da associação micorrízica arbuscular em espécies de importância ecológica ou agrônômica, com diversidade de enfoques. No entanto, nas regiões neotrópicas, os estudos detalhados da diversidade e funcionamento dos FMA, especialmente aqueles vinculados com a produção e manejo de espécies de importância florestal têm sido limitados. Neste manuscrito se analisam as diferentes implicações do ma-

nejo de FMA na produção de espécies tropicais florestais, principalmente em espécies de Meliáceas nativas de América Latina, nas que se incluem o cedro rosa (*Cedrela odorata* L) e o mogno (*Swietenia macrophylla* K). Estas espécies são altamente valorizadas pela qualidade de sua madeira, mesmo que o estabelecimento de plantações comerciais e de reflorestações geralmente não têm sido completamente exitosos. Portanto, a inoculação de FMA deve ser um fator fundamental a considerar no estabelecimento destas espécies precedido de estudos com enfoques múltiplos que assegurem sua aplicação exitosa. Também se discute a utilização de inóculos micorrízicos nos sistemas de produção de plantas em viveiros.