

251828



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

B1
1987

VARIACION DEL POTENCIAL MICORRIZICO DE
ESPECIES PIONERAS DE PLAYAS EN EL GOLFO
DE MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :

BIOL. REINALDO GARCIA CRUZ

DIRECTORA DE TESIS:
M. EN C. LUCIA YOLANDA VARELA FREGOSO

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A LA MEMORIA DE MI PADRE
que tenemos que hablar de muchas cosas ...
Miquel Hernández.

A MI MADRE
Porfi, perdóname por el dolor que te
ocasiona mi lejanía.

AGRADECIMIENTOS

De Cuba:

A mis padres porque gracias a su amor y perseverancia he llegado a cumplir esta meta.

A mis hermanos (Andrés, Lilo y Gera) y cuñadas por todo su cariño y su apoyo moral.

A mis 4 "niñas", tíos, tías y vecinos por su cariño y su buena vibra.

A César, Vivian y Carla por el respeto y cariño que siento por ellos. Además quiero agradecerles todo lo que los chivo en México.

A mis compañeros del Instituto de Ecología y Sistemática A.C.C. y muy especial para el Dr. Ricardo Herrera "godo", por ser mi maestro y amigo. También quiero agradecer al Biól. Eduardo Furrázola por su paciencia en enseñarme las técnicas micorrízicas.

De México:

A Octavio Pérez-Maqueo por ser en todo momento mi hermano y colega. A Marisa Martínez por preocuparse por mi futuro.

A mi familia Pérez-Maqueo (Gaby, Lupita, Claudia, Viny, Danna, Héctor y Beto) y muy en especial a mis padres mexicanos, Josefina y Octavio por todo el amor y paciencia que han tenido conmigo.

A mi suegra "tia" por todo su cariño al igual que Adriana y demás amigos de los "Cafetales".

A Erinna, Adriana, Jose Luis y Oscarito por ser mis amigos. También a Ricardo Estrada, por haberme dado la oportunidad de un cambio.

Al INP y muy especial a mis compañeros del Lab. de Ecol. Microbiana por haber permitido hacer mi tesis con ellos. A mi tutora Lucia Varela por haberme aceptado incondicionalmente y por todo el conocimiento que me ha brindado incluyendo mi formación en taxonomía. Al maestro Nazario por haberme demostrado ser mi amigo.

De Xalapa tengo que agradecer a la Dra. Lillyn y a mi hermano Carlos Chiappy porque sin ellos no hubiera hecho ninguno de mis muestreos y por todas sus atenciones. A la Dra. Margarita Soto y a la Dra. Patricia Moreno por todo el apoyo en la infraestructura de esta tesis. A Lulu por los análisis químico de mis muestras. En general, al Instituto de Ecología A.C., por facilitarme la Estación de Biología de El Morro de la Mancha, Ver.

A Gaby Heredia, Carmen Huerta, Mónica Palacio, Sergio Avendaño y el resto de mis amigos y colegas por soportarme siempre en mis estancias en Xalapa. ¡Que aguante!.

A mi comité tutorial y sinodales (M. en C. Lucia Varela, Dr. Arturo Estrada, Dr. Javier Alvarez, Dra. Patricia Moreno, Dra. Lea Corkidi, M. en C. Gabriela Heredia y M. en C. Octavio Pérez-Maqueo) porque gracias a sus sugerencias se mejoró mi manuscrito original de tesis.

A la Universidad de Tlaxcala y al Dr. Arturo Estrada por ser mi amigo y por permitirme una estancia en su laboratorio. A todo el personal de este laboratorio por su calidad humana, en verdad me sentí muy a gusto con ustedes.

A Lea Corkidi por todo su apoyo desinteresado para que esta tesis saliera con

calidad. Que gusto me da de que seas mi colega.

A Cony porque la distancia no ha impedido sus oportunos comentarios en mi trabajo y por supuesto por ser mi amiga.

A Guille por la traducción al mexicano de mi tesis.

De "mi facultad", porque así lo siento; En general a todos mis colegas del museo de Zoología por hacerme sentir como en casa y por todo el apoyo económico dado para esta tesis. Un reconocimiento especial para Isabel Vargas y Armando Luis (bigotes) por todo lo que han hecho por mi, al "asere" (Ubaldo Guzmán) por su ayuda en el manejo de los índices, A Miriam Torres, Blanca Hernández (Mulata), Ma. Nelle, Esperanza Mondragón, Claudia Rodríguez, Octavio Rojas (Coño), Ismael Hinojosa (Monina), Olivia Yañez, Rocio López, Oscar Flores (Colorado), Geo Santos, Francisco Vargas, Alejandro (Godito), Leo Oñate, Irene Goyenechea, Sergio Gutiérrez, Lulu González, Anita Gutiérrez, Jose Luis Salinas (Mi ídolo), Inés Vargas, Gaby Pérez, Livia León, Saul Aguilar, Ada Ruíz, Ubaldo Melo, Roxana Acosta (Orale mi cuate), por todo lo que los chivo.

A mis compañeros del Lab. de Citología y muy especial a la Dra. Judith Márquez por todo su apoyo desde mi llegada a la facultad. A Ricardo Wong (otro asere) por haberme ayudado con fé en mis tablas y gráficas. A Sonia Vázquez y Felipe Cruz por todo su apoyo y amistad.

A mis compañeros del Lab. de Ecología y el especializado de Ecología por toda su ayuda y amistad, muy especialmente a Patricia Guadarrama, Irene Sánchez, Dr. Jorge Meave y la Dra. Tere Valverde. A Mariana Hernández y Sergio Mendoza (mi negro) por su ayuda en el manejo del GLIM.

A la Dra. Margarita Collazo, gracias no solo por haber sido mi maestra, sino además por toda su ayuda incondicional y cariño.

Al personal de becas y posgrado por su comprensión y ayuda en todo este tiempo de estudio.

A la dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el financiamiento de esta tesis.

A todos (incluye toda persona que me estime), se les quiere y gracias.

RESUMEN

Se determinó la diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares y la variación estacional tanto de la colonización como de las poblaciones de hongos asociados con *Ipomoea pes-caprae* y *Palafoxia lindenii* en la zona de pioneras de dos playas del Golfo de México. Las especies hospederas fueron muestreadas en tres sitios: zona protegida (sitio 1) y zona desprotegida (sitio 2) de la playa del Morro de la Mancha y playa de Doña Juana (sitio 3), durante las estaciones de secas, lluvias y nortes. El viento fue considerado como la fuente principal de disturbio. Se aislaron 12 especies de hongos micorrizógenos, siendo las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum* las más comunes para ambas playas y las más tolerante a la acción del viento como disturbio. El género *Glomus* fue el de mayor abundancia relativa y frecuencia. Para el análisis de similitud entre los sitios, el fenograma mostró dos grupos muy distantes. En el primero están los sitios menos perturbados y con mayor cobertura vegetal (sitio 1 y 2); mientras que en el segundo quedó la playa más perturbada y con menor cobertura (sitio 3). Para este último sitio se obtuvieron los valores más bajos de propágulos micorrízicos, sin embargo, en la época de nortes el viento provocado por el huracán Roxana ocasionó un aumento en la colonización, diversidad y abundancia de esporas. En contraste, para los sitios 1 y 2 la fuente de disturbio fue el oleaje, el cual redujo y eliminó respectivamente los propágulos micorrízicos. Por lo tanto, no se cumplió del todo la hipótesis de disturbio vs diversidad de hongos micorrizógenos dada por Abbot y Gazey (1994) y se hace necesario definir el tipo de disturbio. *Palafoxia lindenii* alcanzó mayores porcentajes de densidad visual (% D.V.) y abundancia de esporas en comparación con *Ipomoea pes-caprae*.

Por último, fue evidente una variación estacional para los parámetros micorrízicos estudiados, la riqueza y abundancia de esporas fue mayor en la época de secas, en contraste la colonización fue mayor en época de lluvias. En este estudio se produjo una fluctuación estacional en el dominio de especies de hongos solamente para el sitio 1. El disturbio, el tipo de hospedero y la variación estacional deben ser considerados entre los factores más importantes que afectan los propágulos micorrízicos en playas arenosas.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

1.- INTRODUCCIÓN	1
2.- ANTECEDENTES	5
3.- OBJETIVOS	14
4.- HIPÓTESIS	14
5.- DESCRIPCIONES	15
5.1.- Zona de estudio	15
5.2.- Especies hospederas	17
6.- MATERIALES Y MÉTODOS	21
6.1.- Muestreo	21
6.2.- Parámetros estudiados	21
7.- RESULTADOS	26
8.- DISCUSIÓN	56
9.- CONCLUSIONES	68
10.- REFERENCIAS	70
APÉNDICE A	82

1.— INTRODUCCIÓN

La playa puede definirse como un sistema costero, formado por la acumulación de material suelto no consolidado (arena o guijarro), alrededor del límite de acción del oleaje (King, 1972). Las comunidades que se desarrollan en estas zonas son muy dinámicas debido a que están sometidas a un conjunto de factores provenientes de dos sistemas: el terrestre y el marino.

Moreno-Casasola *et al.* (1982) reconocen varias zonas para un perfil de playa del Golfo de México; en cada zona se pueden correlacionar las comunidades vegetales con variables ambientales. Estos autores denominaron zona de pioneras a la zona más cercana a la línea de mareas, la cual está sujeta a incrementos en los niveles de salinidad e inundación (Naidoo y Mundree, 1993), así como a gran movimiento de arena y altas temperaturas (Ehrfeld, 1990). Por otra parte, los suelos de estos ambientes tienen una baja capacidad de retención de agua (Moreno-Casasola, 1982) y son muy pobres en nutrientes (Moreno-Casasola, 1982; Ehrfeld, 1990; Martínez y Rincón, 1993).

Al ser considerados estos suelos muy pobres en nutrientes, Nicolson (1960) propuso como una alternativa que el crecimiento y sobrevivencia de las especies que colonizan estos ambientes debe ser favorecida por la presencia de microorganismos. Entre los componentes de la microbiota de estos suelos, los más importantes en la colonización de las raíces de las especies costeras son los hongos micorrizógenos (Jehne y Thompson, 1981; Koske y Polson, 1984; Koske y Gemma, 1990).

Sin embargo, para el caso de la zona de pioneras, la presencia de estos hongos

micorrizógenos varía mucho. Nicolson (1960) encontró que las especies más cercanas al mar en Escocia eran no micótrofas. En contraste, están los resultados de las investigaciones hechas por Corkidi (1996) para una playa tropical del Golfo de México, obteniendo que al menos todas las especies pioneras de playas y de dunas embrionarias que se estudiaron forman micorrizas arbusculares. Por otra parte, Janos (1980) y Herrera *et al.* (1988) plantearon que durante el proceso de sucesión vegetal para selva las especies pioneras son por lo general no micótrofas o micótrofas facultativas.

La importancia de esta asociación para plantas de ambientes costeros, radica en que se mejora la nutrición de estas especies (Giovannetti y Nicolson, 1983) y por lo tanto, su crecimiento (Nicolson y Johnston, 1979; Koske y Polson, 1984; Pérez-Maqueo, 1995 y Corkidi, 1996). Además, el micelio externo de los hongos micorrízicos arbusculares forma agregados con los granos sueltos de arena (Forster y Nicolson, 1981a, b; Koske y Polson, 1984; Rose, 1988), ayudando a la estabilización del sustrato arenoso (Nicolson, 1960; Koske y Polson, 1984).

La estructura y la composición de las comunidades litorales pueden cambiar dependiendo de factores abióticos, disturbios y estacionalidad. Esta última puede influir tanto en la composición de especies vegetales (Pérez-Maqueo, 1995) como de hongos arbusculares (Sylvia, 1986; Gemma y Koske, 1988; van Duin *et al.*, 1989).

Las variación de las condiciones ambientales influye en la fisiología de la planta hospedera y por lo tanto en la asociación micorrízica (Giovannetti, 1985; Pérez-Maqueo, 1995); es decir, los cambios estacionales afectan la colonización. En

especies pioneras de dunas costeras en Baja California se ha registrado que los más altos porcentajes de colonización se dan en verano (Sigüenza *et al.*, 1996). Sin embargo, en un bioensayo con suelo arenoso de Australia, se obtuvo que la colonización en las raíces de *Acacia linifolia* aumenta tanto en la primavera como en el verano (Bellgard, 1993a). El conocimiento de las variaciones estacionales del potencial de inóculo micorrízico es de gran importancia para su aplicación práctica (Gemma y Koske, 1988).

No obstante que autores como Moreno-Casasola *et al.* (1982), van der Maarel *et al.* (1985) y Espejel (1986) opinan que una de las principales fuerzas que regulan la estructura de las comunidades vegetales es la que involucra a las variables ambientales, Barbour *et al.* (1973); García *et al.* (1993); Maun (1994) y Pérez-Maqueo (1995) consideran que los disturbios también son una fuerza importante en la estructura y composición de estas comunidades. Para el caso de las comunidades de hongos micorrizógenos esta última fuerza puede provocar cambios en el número de esporas (Giovannetti y Avio, 1983; Giovannetti y Nicolson, 1983) e incluso para una playa rellenada de arena en la Florida fue registrado cambios en el dominio de esporas (Sylvia y Will, 1988).

Bellgard (1993a) demostró que el potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares es mayor en las capas superficiales del suelo, por tanto, la eliminación de esta capa que resulta de un disturbio afectaría severamente a estos hongos. Jehne y Thompson (1981) sugieren que las poblaciones naturales de hongos se reducen en dunas litorales después de ocurrir un disturbio severo. Al respecto,

Abbott y Gazez (1994) basándose en la hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978), pronosticaron que la diversidad de hongos micorrizógenos decrece sólo para disturbios muy severos.

Por último, el tipo de hospedero puede también influir sobre los propágulos micorrízicos, a través de un cambio en la composición de especies de hongos micorrizógenos y de su potencial de colonización (Johnson *et al.*, 1992; Pérez-Maqueo, 1995; Corkidi, 1996). Además, Allen *et al.* (1995) plantearon que estos hongos pueden cambiar su abundancia relativa, para diferentes especies hospederas.

La mayoría de los estudios sobre micorrizas arbusculares en ambientes costeros han sido llevados a cabo en playas templadas (Corkidi, 1996). En México, son muy escasos estos trabajos (Sigüenza, 1993; Salas, 1994; Pérez-Maqueo, 1995; Corkidi, 1996) e incluso, tampoco existe ningún trabajo acerca de la diversidad de hongos micorrizógenos en playas. El conocimiento del potencial de inóculo para ecosistemas perturbados puede ser de gran utilidad práctica no sólo para los programas de recuperación de estos suelos (Moorman y Reeves, 1979; Allen, 1989; Cuenca y Lovera, 1992), sino que con su uso también se puede cambiar el desarrollo de un proceso de sucesión vegetal (Janos, 1980, 1985; Herrera *et al.*, 1988; Allen, 1991).

Con este trabajo se pretende conocer la dinámica estacional de los propágulos micorrízicos en dos especies pioneras de playas en el Golfo de México y el efecto de los disturbios naturales sobre estos propágulos, incluyendo la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares.

2. ANTECEDENTES

Los hongos micorrizógenos arbusculares forman la asociación mutualista con más amplia distribución, tanto florística como geográfica, denominada micorriza arbuscular (MA), en la cual los hongos (Clase Zygomycetes) producen hifas, arbusculos y vesículas dentro de las células corticales de las raíces del hospedero, obteniendo derivados del proceso fotosintético; mientras que la planta obtiene principalmente nutrimentos minerales (Harley, 1989).

Las fuentes de inóculo micorrízico citadas por Sieverding (1991) son: esporas, raíces colonizadas y suelo. Esta última es altamente infectiva, pues puede contener todas las estructuras del hongo (esporas y/o micelio producido dentro y fuera de las raíces del hospedero).

La calidad del inóculo está dada por su infectividad y efectividad; es decir que el inóculo (consistente en suelo) sea rico en fragmentos de raíces micorrizadas, esporas y micelio, y que las especies de hongos micorrizógenos contenidas en él, tengan la habilidad para incrementar el rendimiento vegetal.

El potencial de este inóculo puede cambiar a lo largo de un perfil "mar-tierra" (Nicolson, 1960; Koske, 1975; Corkidi, 1996; García-Cruz *et al.*, en prep.). Para un perfil de playa en Escocia, Nicolson (1960) encontró que la colonización se incrementa desde un frente de duna hasta las dunas fijas; por su parte, Koske (1975) para sistemas de dunas de Nueva Gales del Sur observó que a medida que se estabilizaban los sistemas de dunas, con su respectivo incremento en la cobertura vegetal, aumentaba la densidad y riqueza de esporas. Resultados similares han sido

encontrados para playas del Caribe (García-Cruz *et al.*, en prep.) y del Golfo de México (Corkidi, 1996). Sin embargo, poco se sabe de los cambios del potencial micorrízico cuando se comparan dos zonas similares de un perfil de playa, por ejemplo dos zonas de pioneras.

Por otra parte, se ha reportado que para ambientes costeros, los principales factores que afectan los componentes del inóculo son:

- 1.- El tipo de hospedero (Pérez-Maqueo, 1995; Corkidi, 1996).
- 2.- La estacionalidad (Giovannetti, 1985; Sylvia, 1986; Gemma y Koske, 1988; Gemma *et al.*, 1989; Sigüenza, 1993; González *et al.*, 1995).
- 3.- Los disturbios (Giovannetti y Nicolson, 1983; Sylvia y Will, 1988; Gemma y Koske, 1990; Pérez-Maqueo, 1995).

Según Hayman (1970), la relación planta-hongo es de gran importancia, pues la producción de esporas está estrechamente relacionada con el desarrollo del hospedero. Johnson *et al.* (1992) registraron que la composición de especies de hongos micorrizógenos depende de la planta hospedera. Pérez-Maqueo (1995) y Corkidi (1996) obtuvieron que en experimentos de invernaderos los porcentajes de colonización difieren mucho entre las especies pioneras de playas, incluyendo *Ipomoea pes-caprae* y *Palafoxia lindenii*.

Dentro de los cambios ambientales, las condiciones de variación estacional juegan un papel importante en los cambios fisiológicos de la planta hospedera, lo cual influye directamente en la simbiosis micorrízica (Giovannetti, 1985). Esta autora encontró que el porcentaje de colonización micorrízica y el número de esporas decrece

cuando el crecimiento radical fue pobre debido a las condiciones ambientales secas. Gemma *et al.* (1989) encontraron que el máximo de esporas coincide con el fin del ciclo del hospedero o ciclo reproductivo. Para un cultivo anual como es el maíz, Gavito y Varela (1993) observaron que el porcentaje de colonización aumenta con el crecimiento radical a mediados y final de la época de lluvias (floreCIMIENTO y maduración del cultivo) y decrece con la muerte de la raíz, ocurriendo un aumento en la esporulación al final de la época de lluvias. En un estudio hecho en suelos erosionados, López-Sánchez y Honrubia (1992) obtuvieron que el máximo de densidad de esporas se alcanza en el período de fructificación de las plantas, llegando a valores mínimos en invierno, en tanto la colonización fue máxima durante el periodo de floración y decae a valores mínimos en verano. Por su parte, Sigüenza (1993) postuló como tendencia general para las especies pioneras de las dunas litorales del Pacífico (Baja California) que: *"con la llegada de las lluvias las esporas germinan con lo que se inicia la colonización de las raíces y se desarrollan los arbusculos por lo que el beneficio inicialmente va del hongo a la planta. Cuando el suelo comienza a secarse el nivel de arbusculos decae. Las vesículas que son organos de reserva del hongo empezaron a aumentar precisamente al avanzar la sequía. En este punto, los niveles de colonización son también altos, lo que permite al hongo la producción de estructuras reproductivas que permanecerán en el suelo hasta que exista la humedad adecuada para su germinación"*.

Los términos disturbio y perturbación han sido usados indistintamente bajo un contexto ecológico. Rykiel (1985) propuso definir disturbio como la causa (fuerza física; agente o proceso, tanto biótico como abiótico) que provoca una perturbación en un sistema; por lo tanto, la perturbación es el efecto, o sea la respuesta de este sistema ante un disturbio.

Los disturbios son fuerzas naturales o antropogénicas que pueden alterar las propiedades físicas y químicas del medio, así como la vegetación y microbiota de estos ambientes, pero este cambio se da a un determinado nivel. De hecho, Pickett *et al.* (1989) definieron el disturbio como el cambio en la estructura mínima, causado por una fuerza externa a un determinado nivel de estudio.

Para el caso particular de los hongos micorrizógenos arbusculares, los disturbios pueden provocar la reducción o eliminación de propágulos micorrízicos (Powell, 1980; Jasper *et al.*, 1991) y por ende se modifica la diversidad de hongos (Cuenca y Lovera, 1992; Abbott y Gazey, 1994). Estos cambios repercuten en última instancia sobre la estructura (St John y Coleman, 1983; Allen y Allen, 1989; Gange *et al.*, 1990) y diversidad (Connell y Lowman, 1989 y Gange *et al.*, 1990) de las comunidades vegetales; además de jugar un importante papel en las fases de desarrollo de los procesos de sucesión (Janos, 1980; Allen y Allen, 1980; Herrera *et al.*, 1988; Allen, 1991).

El efecto que puede provocar un disturbio sobre los propágulos micorrízicos depende de (1) la intensidad del disturbio (Abbott y Gazey, 1994; Bellgard, 1993b), (2) su frecuencia (Abbott y Gazey, 1994; Mc Gonigle *et al.*, 1990; Mc Gonigle y Miller, 1993) y (3) el tipo de vegetación (Jasper *et al.*, 1991).

Bellgard (1993b) observó que en disturbios severos se retrasa de 30 a 40 días la colonización de las raíces y tanto los niveles de colonización como los pesos aéreos de las plantas decrecen, probablemente debido a la disminución de propágulos sobre suelo arenoso (Bellgard, 1993a). Este mismo autor concluyó que el micelio externo en

este suelo puede ser el principal propágulo que garantice los niveles de colonización.

Resultados parecidos fueron obtenidos para los estudios de frecuencia. En un experimento donde se perturbó el suelo para cinco tratamientos diferentes que afectaban el ciclo de crecimiento del maíz, Mc Gonigle y Miller (1993) obtuvieron que la más alta frecuencia del disturbio disminuye la colonización, lo que fue atribuido a una mayor pérdida de propágulos y por tanto, una reducción en la absorción de fósforo, medido esto último en la parte aérea de las plantas de maíz.

El efecto que ocasiona un disturbio sobre diferentes tipos de vegetación es muy variable. Jasper *et al.* (1991) observaron que después de ocurrir un disturbio sobre suelo de bosque y sobre terreno abandonados, los porcentajes de colonización en plantas se reducen casi a la mitad. En contraste, para suelos de pastoreo anual, los porcentajes de colonización no decrecen e incluso los propágulos (esporas y raíces colonizadas) sobreviven hasta 25 veces más que en los dos tipos de vegetación anteriores. Esta mayor sobrevivencia de los propágulos podría ser la responsable de los altos niveles de colonización después de haber ocurrido el disturbio. Por último, Cuenca y Lovera (1992) realizaron un estudio en la Gran Sabana Venezolana y concluyeron que el disturbio (definido como movimiento de las capas de materia orgánica) también reduce el número de propágulos micorrízicos, tanto el número de esporas y la diversidad (vista como riqueza de especies y equitatividad) fue mucho menor para sabanas perturbadas en comparación con sabanas sin disturbio.

La hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978) (figura 1), plantea que a frecuencias altas y magnitudes grandes del disturbio la diversidad es baja, porque

el tiempo para que pueda haber colonización es corto, o porque la magnitud fue tan grande que pudo destruir y modificar mucho a la vegetación original; aquí pocas especies llegan a la madurez (solamente la consiguen las especies pioneras). A intervalos medios de frecuencias e intensidades del disturbio se alcanza la más alta diversidad, ya que hay más tiempo disponible entre un disturbio y el siguiente, por lo que hay una entrada de nuevas especies (tardías) de lento crecimiento; se puede llegar a una mezcla de especies (pioneras, nómadas y tardías) en este punto de la gráfica. Por último, la diversidad declina al final de la gráfica, porque frecuencias bajas y poca intensidad del disturbio provocan que algunas especies tardías con mayor habilidad competitiva por recursos limitantes dominen y excluyan al resto de las especies, o por otra parte si las especies tuvieran igual habilidad competitiva sólo algunas seran más resistentes a factores físicos extremos y/o a depredadores. Se puede resumir que a una alta y baja tasa de disturbios la diversidad disminuye y que sólo a intervalos medios de frecuencia e intensidad, se alcanza la más alta diversidad. Abbott y Gazey (1994) retoman esta hipótesis (figura 2) y plantean que para ecosistemas sin disturbios o con disturbios de bajos a moderados, la diversidad de hongos micorrizógenos podría permanecer igual, decrecer o incrementarse y que sólo para disturbios muy severos la diversidad debería decrecer.

Allen y MacMahon (1985) plantearon que después de ocurrir un disturbio los niveles de propágulos del suelo dependen de la sobrevivencia del inóculo residual y/o de la inmigración de inóculo de áreas circundantes. Esto último puede darse a través de animales y del viento, siendo éste considerado como el principal vector de

dispersión (Warner *et al.*, 1987; Allen *et al.*, 1989). De hecho, Abbott y Gazey (1994) plantean que el incremento en la diversidad inicial puede originarse de la llegada de suelo circundante y una disminución de la diversidad se pueda deber a pérdida de suelo y a cambios en las características edáficas y en las interacciones competitivas. Hasta el momento no existe ningún trabajo que confirme a esta hipótesis.

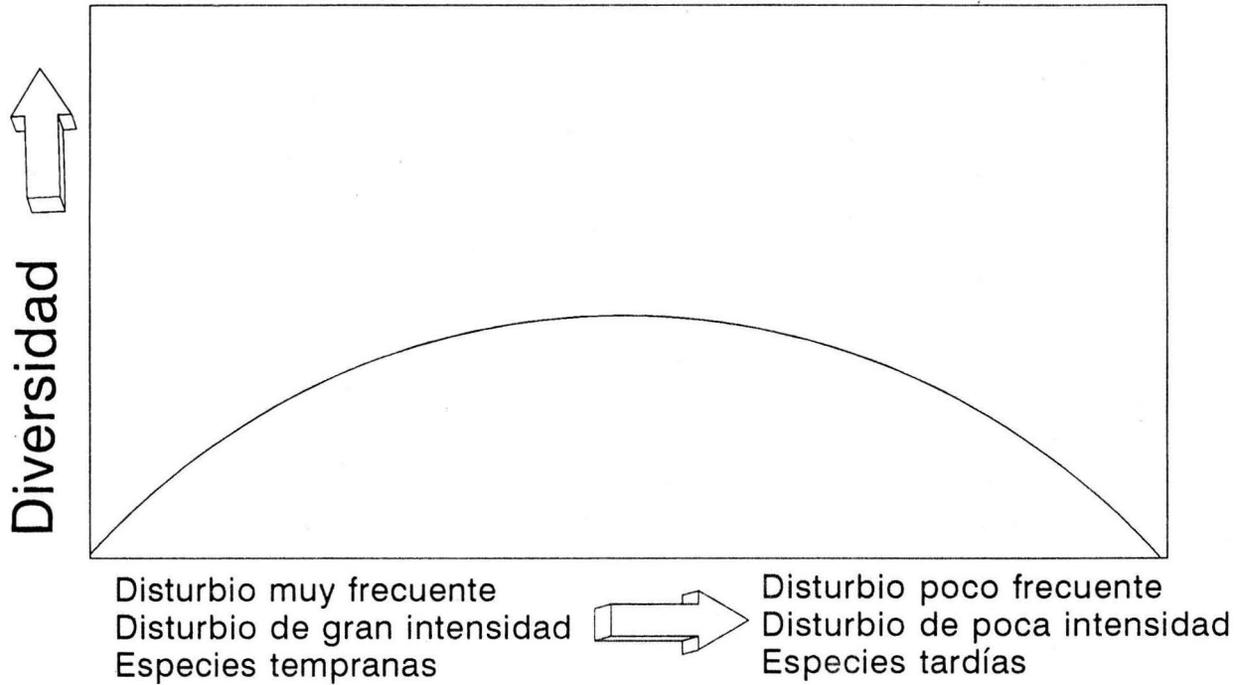


Figura 1. Hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978).

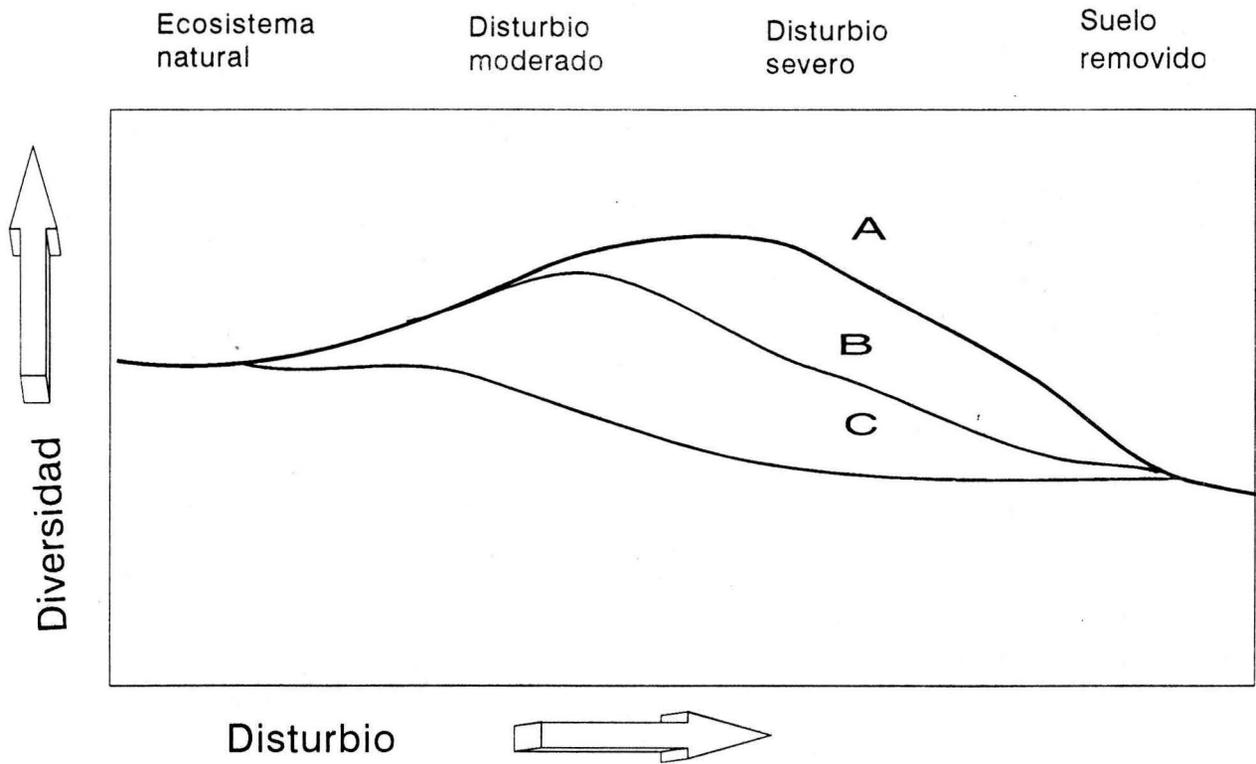


Figura 2. Hipótesis de Abbott y Gazey (1994) sobre el cambio en la diversidad de hongos micorrizógenos provocado por un disturbio. Donde A, B y C representan el cambio en la diversidad de tres poblaciones de hongos arbusculares sujetas a diferentes magnitudes de disturbio.

3.- OBJETIVOS

Con este estudio se propone conocer el efecto de los disturbios y las estaciones del año sobre la composición y abundancia de las poblaciones de hongos micorrizógenos arbusculares, así como sobre la colonización micorrízica en especies pioneras de playas.

4.- HIPÓTESIS

1.- La colonización micorrízica, así como la abundancia y frecuencia de esporas deben disminuir en aquellas especies pioneras que se encuentran en sitios perturbados.

2.- La diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares es menor en playas donde ocurren disturbios de frecuencia e intensidades altas.

3.- Estos parámetros también tendrán cambios estacionales.

5.- DESCRIPCIONES

5.1- Zona de estudio

Para evaluar las hipótesis formuladas en esta tesis se escogieron dos playas del estado de Veracruz (playa de Doña Juana y playa del Morro de la Mancha), debido a sus características geomorfológicas y al grado de exposición con respecto al viento (tabla 1 y figura 3).

La playa del Morro de la Mancha se localiza a los $96^{\circ} 22' 40''$ de longitud oeste y a los $19^{\circ} 36'$ de latitud norte. Esta playa se puede dividir en dos zonas de acuerdo con su ubicación con respecto a la Punta del Morro. Esta elevación confiere diferente exposición a eventos de disturbios como son los vientos y principalmente los "Nortes". La primera zona (sitio 1) está más cercana a la Punta del Morro de la Mancha, aproximadamente a 50 metros, lo que le da una mayor protección de los vientos; en esta zona no existen dunas embrionarias y tiene una alta cobertura vegetal (Pérez-Maqueo, 1995); la vegetación casi colinda con el mar, pues la zona de playa es muy angosta, fluctuando entre los 30 y 50 metros (Pérez-Maqueo, 1995). La otra zona (sitio 2) se encuentra a 400 metros de la primera y está desprotegida del efecto de los vientos, con dunas embrionarias menores de 1 metro y un valor intermedio de amplitud de playa (fluctúa entre los 50 a 80 metros), su valor de cobertura vegetal es un poco menor que en la zona anterior (Pérez-Maqueo, 1995).

Por otra parte, la playa de Doña Juana (sitio 3) se encuentra situada a los $96^{\circ} 19' 42''$ de longitud oeste y a los $19^{\circ} 29' 42''$ de latitud norte y está formada por una zona de playa aproximadamente mayor (100 metros de ancho), con dunas

embrionarias de hasta 3 metros y poco estabilizadas debido a que la entrada de los vientos es perpendicular sobre todo en la época de nortes, provocando mucho movimiento de arena y por lo tanto la cobertura vegetal es muy baja.

Basándonos en el trabajo de Pérez-Maqueo (1995), consideramos que el movimiento de arena provocado por el viento en la estación de nortes es el principal disturbio natural que afecta las comunidades vegetales de estas playas; debido a que provoca enterramiento y desenterramiento de las especies pioneras. Aunque este mismo autor plantea que la distribución de las especies vegetales no está determinada por un sólo evento de disturbio y considera al oleaje como un disturbio importante.

Castillo y Carabias (1982) plantearon que para la playa del Morro de la Mancha la velocidad del viento en las estaciones de secas, lluvias y nortes es de 6.1 m/s, 3.8 m/s y 7 m/s, respectivamente. Sin embargo, la velocidad del viento en la estación de nortes para nuestro año de muestreo fue mayor, producto del huracán Roxana, el cual proporcionó dos fuentes de disturbio, el oleaje y el viento.

El clima de esta área corresponde al tipo AW₂, con una precipitación media anual que oscila entre los 1200 y 1500 mm y una temperatura media anual que varía entre los 22 y 26°C. Los valores de pH están entre los 8.07 y los 8.85 (Moreno-Casasola, 1982), además los valores de PO₄, al menos para la playa del Morro de la Mancha son muy bajos del orden de 0.46 (Corkidi, 1996). En la tabla 2, aparecen algunas variables químicas para los tres sitios de estudio, los análisis fueron realizados en el Instituto de Ecología de Xalapa.

5.2- Especies hospederas

Se eligieron para este estudio dos especies, *Ipomoea pes-caprae* (L.) Roth (Convolvulaceae) y *Palafoxia lindenii* Gray (Compositae). Ambas son especies pioneras de estas playas (Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1988); y al menos para la playa del Morro de la Mancha tienen una importancia relativa alta (Pérez-Maqueo, 1995). Además se escogieron estas especies debido al gran contraste que existe entre ellas con relación a los valores de % de Colonización y a los valores de dependencia micorrízica (Pérez-Maqueo, 1995; Corkidi, 1996). La floración y fructificación de estas dos especies se produce a lo largo de todo el año aunque puede tener ligeros picos en determinados meses (Castillo y Carabia, 1982; Castillo, 1987).

Tabla 1. Descripción de la zona de estudio.

Localidad	Geomorfología	Vegetación	Grado de exposición al viento
1. Playa del Morro de la Mancha			
a) Zona protegida (sitio 1)	playa y sistema de dunas estabilizadas sin dunas embrionarias	Cobertura alta	Poco expuesta
b) Zona no protegida (sitio 2)	playa y sistema de dunas menos estabilizada con dunas embrionarias, zona de playas menos angosta	Cobertura media	Medianamente expuesta
2. Playa de Doña Juana (sitio 3)	playa y sistema de dunas no estabilizada. Con dunas embrionarias muy desarrolladas. Zona de playa muy ancha y desarrollada.	Cobertura baja	Muy expuesta

Tabla 2. Contenido de fósforo (P), sodio (Na) y cloro (Cl) para los tres sitios de estudio.

	Sitio 1			Sitio 2			Sitio 3		
	Seca	Lluvia	Norte	Seca	Lluvia	Norte	Seca	Lluvia	Norte
P ppm	2.24	t	t	t	11	1	t	0.4	2.9
	2.98	t	t	1.1	7.5	t	2.2	t	t
	t	1.1	t	t	2.2	t	t	t	t
Na meq/lt	7.02	2.72	7.26	8.02	2.17	3.35	32.35	3.63	3.17
	4.15	1.78	13.04	21.0	3.25	2.17	15.91	5.26	3.24
	5.26	2.52	8.02	21.65	2.17	2.89	50.70	3.50	3.33
Cl meq/lt	8.54	2.94	2.14	8.19	3.04	1.99	14.19	4.54	2.09
	4.34	1.39	3.59	15.89	4.79	0.39	12.99	6.19	1.29
	6.24	2.74	4.19	16.19	3.64	1.34	48.09	4.64	1.19

t-trazas

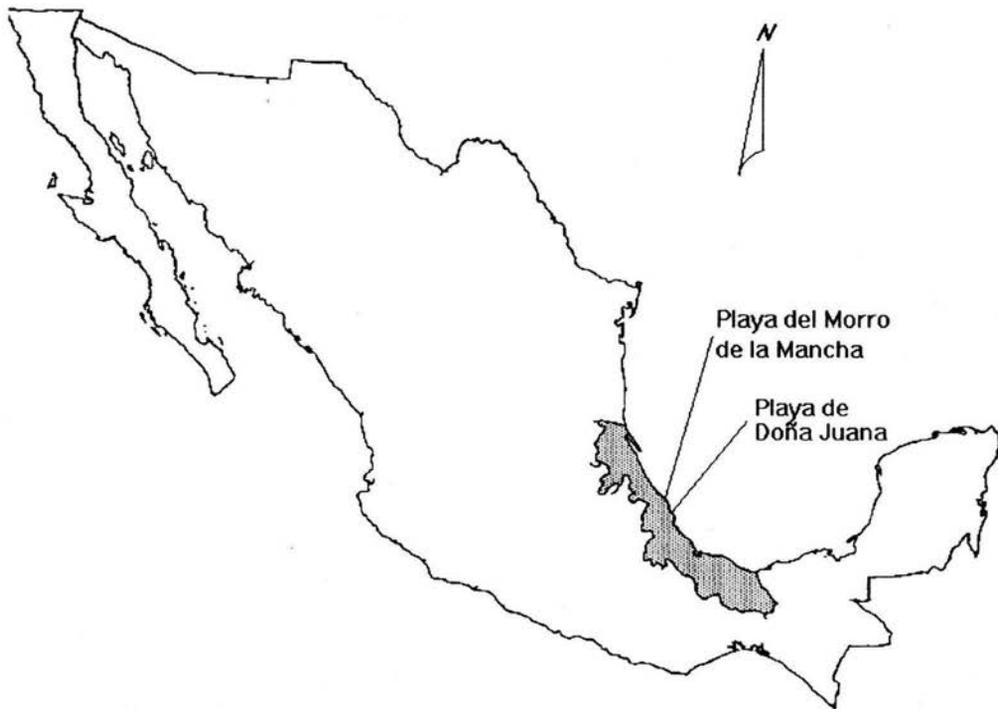


Figura 3. Zona de estudio: playa de Doña Juana a los $96^{\circ} 19' 42''$ de longitud oeste y a los $19^{\circ} 29' 42''$ de latitud norte, y playa del Morro de la Mancha a los $96^{\circ} 22' 40''$ de longitud oeste y a los $19^{\circ} 36'$ de latitud norte.

6.- MATERIALES Y MÉTODOS

6.1- Muestreo

Los muestreos fueron hechos en la época de secas (mediados de abril de 1995), en la de lluvias (mediados de julio de 1995) y en época de nortes (finales de octubre de 1995). El muestreo de nortes para este año coincidió con un disturbio de mayor intensidad (huracán Roxana), el cual provocó no sólo gran movimiento de arena, sino que también inundaciones por agua de mar. Para este muestreo fue imposible recolectar raíces para ambas zonas de la playa del Morro de la Mancha, pues no sobrevivió ninguna de las dos especies hospederas y por lo tanto, solamente se pudo recolectar suelo desnudo y no rizosférico.

El experimento se realizó bajo un diseño completamente al azar. La unidad experimental fue una planta adulta con 5 ó 10 repeticiones, ya que para los muestreos de lluvias y de nortes las réplicas se aumentaron a 10, debido a que las 5 muestras tomadas para la época de secas tenían una alta variación. Para cada especie pionera se tomaron por separado las raíces finas (< de 1mm de diametro), así como 200 g de suelo rizosférico.

6.2- Parámetros estudiados

Abundancia de esporas, riqueza y diversidad

Para el aislamiento de los hongos micorrizógenos arbusculares se tomaron 100 g de suelo y las esporas fueron separadas mediante la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963). Las esporas extraídas fueron montadas

en alcohol polivinílico-ácido láctico-glicerol (PVLG) y determinadas con ayuda del manual de Schenck y Pérez (1990).

La abundancia de esporas fue definida como el número medio de esporas en 100 g de suelo seco. Además, también se determinó la abundancia relativa y la frecuencia para obtener más información sobre la estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos. La abundancia relativa fue calculada como el número de esporas de una especie de hongo dividido entre el número total de esporas y la frecuencia fue calculada como el número de muestras que contiene una especie dada dividido entre el número total de muestras x 100.

La riqueza de especies de hongos micorrizógenos (S) fue calculada como el número de especies presente en muestras de suelo (Stürmer y Bellei, 1993).

La función de Shannon-Wiener (1949) fue usada para medir la diversidad de la composición de especies. La cual se discutió bajo el contexto de la hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978), retomada para hongos micorrízicos arbusculares por Abbott y Gazey (1994).

$$H' = -\sum(pi) (\log pi)$$

En donde: H' = índice de diversidad.

pi = proporción de individuos de la iésima especie
con relación al total.

Este índice supone que los individuos son una muestra al azar de una comunidad inmensamente grande, en el caso de nuestra comunidad se cumple este supuesto. Es decir, la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares se comporta

similar a una comunidad faunística; de aquí que no se hizo uso del índice de diversidad de Brillouin, el cual es más usado para comunidades vegetales, o sea completamente censadas (Piñero *et al.*, 1977, citado por León-Paniagua, 1986). Además, el índice de Shannon-Wiener ha sido usada para conocer la composición de especies de microorganismos como los que componen el fitoplancton (Padisák, 1993).

Una limitante para el uso de la función de Shannon-Wiener en nuestro caso de estudio, fue que la diversidad de los hongos micorrizógenos se evalúa cuantificando esporas de origen axesual. Lo anterior se debe a que no se conoce la reproducción sexual de estos hongos, y por lo tanto, no se están evaluando individuos como tal.

Por otro lado, es necesario el cálculo de la equitatividad debido a que la diversidad no toma en cuenta la manera en que están distribuidos los individuos; por lo que se pueden obtener valores de H' idénticos para dos comunidades muy diferentes (León-Paniagua, 1986). El índice de equitatividad usado es el de Pielou (1975).

$$J = H' / H'_{\max}$$

En donde: J tiene un intervalo de 0 a 1.

$$H'_{\max} = \log S$$

S = número de especies de la comunidad muestreada.

Por último, para comparar la afinidad de los tres sitios muestreados se determinó el coeficiente de distancia euclidiana (DE), siendo la abundancia de esporas por especies el carácter analizado. Este coeficiente fue utilizado por ser un índice cuantitativo, es decir considera la abundancia de los taxa (Rohlf, 1988).

A partir de la matriz generada por el coeficiente de distancia euclidiana se obtuvo un fenograma único mediante el método de agrupamiento UPGMA. Este método forma grupos a través del promedio de los valores de similitud de cada unidad operacional, a partir de la matriz original (Ponce, 1991).

Porcentaje de colonización

Las raíces fueron lavadas, teñidas (Phillips y Hayman, 1970) y examinadas al microscopio óptico. Para determinar el porcentaje de colonización se utilizó el índice de densidad visual (% D.V.), según Trouvelot *et al.* (1986):

$$\% \text{ D.V.} = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / N.$$

donde, N es el número total de segmentos examinados y n_1, n_2, \dots, n_5 son el número de intersecciones observadas para cada una de las 5 categorías (0 = no infección; 1 = un registro; 2 = menos del 10%; 3 = del 11 al 50%; 4 = del 51 al 90%; 5 = más del 90%). Sin embargo se utilizó la escala modificada por Herrera (1991), en donde las frecuencias de los intersecciones obtenidos para cada categoría (n_1, n_2, \dots, n_5) se multiplican por 1.0; 2.5; 15.5; 35.5 y 47.5 respectivamente, por tanto:

$$\% \text{ D.V.} = (47.5n_5 + 35.5n_4 + 15.5n_3 + 2.5n_2 + n_1) / N.$$

Si los valores obtenidos de porcentajes de densidad visual, no cumplen con la homogeneidad de varianza para la prueba de Bartlett ni con la normalidad para la prueba de bondad de ajuste, entonces el tratamiento estadístico de los datos se analizará por un modelo lineal generalizado, con el programa GLIM (Crawley, 1993) en el que se calcula la devianza (medida de la discrepancia, para evaluar la bondad de ajuste del modelo a los datos observados) de la colonización micorrízica con respecto

a los factores (estación, especies y localidad) y a las interacciones de todos los factores involucrados. El modelo de regresión logística ha sido propuesto como un análisis estadístico más eficaz para los datos de colonización micorrízica que los ANOVA (Álvarez-Santiago *et al.*, 1996).

Si el GLIM resultó significativo para la interacción de todos los factores involucrados, se procedió a separar las medias por una prueba de contraste de t a un $\alpha = 0.10$.

7.- RESULTADOS

Descripción de las especies aisladas

Acaulospora scrobiculata Trappe

(Apéndice A, Foto 1).

Esporas que se forman por lo general libres en el suelo; globosas, subglobosas u ocasionalmente irregulares y de color amarillo claro, aunque las esporas más viejas pueden ser amarillas-pardas. Conjunto de paredes arreglado en tres grupos (A, B y C), el grupo A formado por una pared evanescente que puede o no estar presente, le sigue una pared laminada ornamentada de 4.7-9.4 μm de ancho, con láminas muy pegadas entre sí y por último una pared membranosa. El grupo B compuesto por dos paredes membranosas separables; las paredes membranosas del grupo A y B son < 1 μm de ancho. El grupo C formado por dos paredes membranosas, la primera pared posee excrescencias y tiene de 1.6-2.4 μm de ancho, la pared más interna va de 0.8-2.4 μm y cuando se somete al reactivo de Melzer se tiñe de rosa-púrpura. La característica sobresaliente de esta espora es que la pared más externa tiene depresiones que van de 1-1.5 x 1.3 μm (Trappe, 1977), el tamaño de las depresiones de las esporas medidas caen dentro de este intervalo.

MURÓNIMO: A(ELoM) B(MM) C(MM).

OBSERVACIONES: La estructura de pared dada por Trappe (1977) para esta especie (A(Uo) B(UM)) es mucho más sencilla que la aquí descrita. Se revisaron el paratipo (Trappe 3604) y el isotipo (Trappe 3795) depositados en el herbario ENCB, pero como los ejemplares se encuentran en malas condiciones no se pudo hacer el análisis de la

estructura de sus paredes. No obstante, el tamaño y forma de las ornamentaciones coinciden con la de las esporas revisadas. Por tanto, se hace necesario obtener cultivos puros de la localidad tipo para poder hacer una redescrición de esta especie. Además, otra diferencia encontrada es que las esporas pueden estar no sólo independientes en el suelo, sino también dentro de otras esporas así como dentro de raíces de *Ipomoea pes-caprae*.

Acaulospora aff. *spinosa* Walker & Trappe

(Apéndice A, Foto 2).

A pesar de haber obtenido un grupo más complejo de pared que la reportada por Walker y Trappe (1981) (A(Uo) B(MM)), la estructura de la pared coincide con la descripción hecha por Hernández-Cuevas (1997) en esporas aisladas de suelo procedente de Tlaxcala. Sin embargo, se revisó el material depositado por Hernández-Cuevas en el herbario TLXM y se encontró que las esporas de *Acaulospora spinosa* tienen proyecciones más finas y grandes comparadas con las esporas aisladas en este trabajo. La pared más externa del grupo C posee excrescencias que se pueden observar a 40x.

MURÓNIMO: A(ELoU) B(U) C(MM).

OBSERVACIONES: No se pudieron obtener otras mediciones para esta especie, porque se aisló solamente para la época de secas en el sitio 1 de la playa del Morro de la Mancha y se obtuvieron muy pocas esporas. Es necesario tratar de obtener mayor número de esporas para verificar si se trata de *A. spinosa* o alguna especie muy cercana.

Glomus albidum Walker & Rhodes

(Apéndice A, Fotos 3 y 4).

Esporas libres en el suelo, globosas a irregulares, hialinas, de 84-119 x 68-119 μm . Conjunto de paredes arreglado en un sólo grupo (A), de 3.1-5.5 μm de ancho. Compuesto de tres paredes, la pared más externa es laminada y muy delgada de 0.4-0.8 μm de ancho, esta pared puede ser expandible en muchas esporas; la segunda pared es más amarilla de un grosor que va desde 2.4 hasta 4.7 μm y por último una pared más interna membranosa y $< 1 \mu\text{m}$ de grosor. Hifa de sostén va de 5.3- 9 μm de ancho.

MURÓNIMO: A(LLM).

OBSERVACIONES: En algunas esporas la pared más externa puede ser rugosa. Muchas esporas se encuentran sin esporóforo, lo cual hace que se puedan interpretar como del género *Acaulospora*. Sin embargo, Walker y Rhodes en (1981) describen como una característica de esta especie que el esporóforo se colapse fácilmente.

Complejo *Glomus deserticola* Trappe, Bloss & Menge - *Glomus geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker

(Apéndice A, Fotos 5 y 6).

Esporas que se forman individualmente en el suelo, dentro de raíces o formando esporocarpos muy densos; forma globosa, subglobosa o irregular. Color pardo a pardo-rojizo, de 53-179 μm de diámetro. Conjunto de paredes arreglado en un solo grupo (A), de 5.1-7.8 μm de grosor y compuesto de tres paredes. La pared más externa no siempre presente, de color hialino; la segunda pared es laminada de color pardo-rojizo,

de 4.7-7.1 μm de ancho, la pared más interna membranosa de 0.4-0.8 μm de ancho. Hifa suspensora recta, pardo-rojiza, pero ocasionalmente amarilla, de 11.8-15.7 μm de ancho en la base de la espora.

MURÓNIMO: A(ELM).

OBSERVACIONES: La diferencia entre *Glomus geosporum* y *Glomus deserticola* está más bien dada por su tamaño y no por la composición de sus paredes, entonces, como se aislaron esporas libres en el suelo, se encontró un gradiente de tamaño en la que las esporas podían pertenecer a ambas especies, por lo que se vió la necesidad de agruparlas en un complejo; es decir, el tamaño de las esporas libres en el suelo se sobrelapa entre las dos especies. Además las esporas que forman esporocarpos tenían tamaño más grande que lo reportado para la descripción de *Glomus deserticola* por Trappe *et al.* (1984). Es necesario realizar cultivos monospóricos puros y/o la técnica de electroforesis de proteínas, para definir claramente la identidad de estas especies.

Glomus globiferum Koske & Walker

(Apéndice A, Fotos 7 y 8).

Esporas, que se forman por lo general libres en el suelo, pero ocasionalmente pueden estar dentro de raíces, de forma globosa o subglobosa y de color pardo-naranja o pardo-rojizo. El tamaño va desde 97 a 235 μm . La estructura de la pared está dada por dos grupos (A,B). El grupo A va de 14-32 μm de ancho (no incluyendo la pared peridial) y está formado por tres paredes, la pared más externa es una pared peridial de 19.6-51 μm de diámetro y está compuesta de hifas y abultamientos vesiculados (probablemente, esporas secundarias), estas últimas no siempre

presentes; luego existe una pared unitaria de 0.8-1.2 μm de grosor, de color pardo-rojizo, la pared más interna de este grupo es laminada, de color naranja, de 7.8-11 μm de grosor. El grupo B está compuesto de dos paredes membranosas, la primera es más gruesa y rígida y da la apariencia de una pared coriácea, de 0.8-1.2 μm ; la segunda pared es membranosa y $< 1 \mu\text{m}$ de grosor. La hifa suspensora es de 9.4-16.5 μm de ancho en la base, pero en la mayoría de las esporas está ausente.

MURÓNIMO: A(PUL) B(MM)

OBSERVACIONES: Esta especie no había sido registrada previamente para México.

Glomus pustulatum Koske, Friese, Walker & Dalpe

(Apéndice A, Foto 9).

Esporas que se forman libres en el suelo, globosas y de color que va de amarillo a pardo; su tamaño es de 92-108 μm . Tiene un solo grupo de paredes (A), compuesto de tres paredes; la pared más externa es unitaria y ornamentada, de hasta 0.8 μm de ancho. La superficie de la espora tiene aspecto ruguloso. Se continúa con una pared laminada más gruesa de 1.6-2.4 μm de grosor; la pared más interna es hialina y $< 1 \mu\text{m}$ de ancho. Hifa suspensora recta y de color amarillo-pardo, de 2.4 μm en la base de las esporas.

MURÓNIMO: A(UoLM).

OBSERVACIONES: Esta especie no había sido registrada previamente para México.

Glomus sp. 1

(Apéndice A, Foto 10).

Esporas que se forman individualmente en el suelo, globosas a irregulares, de color pardo claro a amarillas y tamaño de 100-124 μm . Compuesta de dos grupos de paredes (A,B), el grupo A de 3.9-5.9 μm de ancho, con una pared externa unitaria, hialina de 0.4-0.8 μm de ancho y otra pared laminada, amarilla, de 3.1-6.3 μm de ancho. El grupo B está compuesto de una sola pared membranosa de $< 1 \mu\text{m}$. La hifa suspensora tiene forma de embudo y con 6.3-8.6 μm de ancho en la base de las esporas.

MURÓNIMO: A(UL) B(M).

OBSERVACIONES: Se obtuvieron muy pocas esporas para un solo muestreo (época de secas) en el sitio 1. Esta especie probablemente corresponda con una especie aún no descrita.

Glomus sp.2

(Apéndice A, Fotos 11 y 12).

Esporas que se forman tanto libres en el suelo, como en esporocarpos o dentro de raíces, globosas o subglobosas. El color de las esporas es pardo-rojizo y su tamaño es de 88-129 x 85-126 μm de diámetro. Compuestas de un solo grupo de pared (A), de 7-10 μm de ancho, formado por tres paredes; la pared más externa es laminada de color pardo más claro y tiene 0.8-2.7 μm de ancho, luego una pared laminada más pardo-rojiza de 4.1-7.8 μm de grosor, por último una pared membranosa $< 1 \mu\text{m}$ de ancho. El esporóforo es de color pardo en los bordes y más amarillo hacia el interior, de 11.8-22.74 μm de ancho en la base de la espóra.

MURÓNIMO: A(LLM) ó A(ELM).

OBSERVACIONES: La pared laminada más externa puede desaparecer en algunas esporas maduras. Por sus características esta especie podría ser una nueva especie.

Glomus sp.3

(Apéndice A, Fotos 13 y 14).

Esporas libres en el suelo, globosas, de color hialino a amarillo claro, tamaño de 105.8-117.6 x 108.8-123.5 μm . Paredes arregladas en un solo grupo (A), de 14.3-21.2 μm de diámetro. La pared externa es laminada, hialina y de 3.9-7.1 μm de ancho; la segunda pared es también laminada, de color más amarillo y muy gruesa, de 8.6-14.1 μm de ancho, la pared más interna puede ser plegada y < 1 μm de ancho. La hifa suspensora de 18.1-23.5 μm de ancho en la base.

MURÓNIMO: A(LLM).

OBSERVACIONES: Las dos paredes laminadas de las esporas se continúan hacia la hifa de sostén. Esta especie por sus características, probablemente sea una especie no conocida.

Scutellospora sp.1

(Apéndice A, Fotos 17, 18 y 19).

Esporas que se forman libres en el suelo, globosas, subglobosas o irregulares, de 152.9-258.7 (270.5) x 152.9-264.6 μm de diámetro; el color de la espora es pardo-rojizo y ocasionalmente pardo. La estructura de las paredes de la espora está formada por tres grupos (A, B y C), de 14.1-23.5 μm de ancho. El grupo A tiene 6.3-13.3 μm de ancho, compuesto de una pared unitaria más parda, de 0.8-2.7 μm de ancho, seguida de una pared laminada más ancha de 1.2-4.7 μm de grosor, y por

último una pared membranosa difícil de detectar, $< 1 \mu\text{m}$ de ancho. El grupo B está formado por una sola pared membranosa $< 1 \mu\text{m}$ de grosor; el grupo C tiene un grosor de 3.9-4.7 μm de ancho y está compuesto de dos paredes; la primera pared es membranosa hialina $< 1 \mu\text{m}$ de ancho y la segunda pared es coriácea de 3.9-4.7 μm de ancho, y se tiñe con el reactivo de Melzer de rojo. La hifa suspensora es de 39.2-55 x 33.7-56.5 μm .

MURÓNIMO: A(ULM) B(M) C(MC).

OBSERVACIONES: Para este mismo año de muestreo, Corkidi (Corkidi, com. pers.) aisló esporas de la playa del Morro de la Mancha que coinciden en la estructura de sus paredes con nuestra descripción. Sin embargo, estas esporas fueron identificadas por Koske (Corkidi, com. pers.) como *Scutellospora arenicola*, a pesar que la descripción hecha por Koske y Halvorson (1989) para dicha especie tiene un grupo de paredes más sencilla (A(UL) B(MCA)), por lo que es necesario comparar con los especímenes tipo de la especie para corroborar la identidad de nuestras esporas.

Scutellospora sp.2

(Apéndice A, Fotos 15 y 16).

Esporas que se forman libre en el suelo, globosas a elipsoidales a subtriangulares, de 155.8-226.4(244) x 152.9-229.3 μm de diámetro. Su color puede ser amarillo muy claro, hialino o rosado muy claro; con tres grupos de paredes (A,B y C), de 7.1-11.4 de grosor. El grupo A, de 3.9-8.6 μm de grosor y formado por una pared unitaria externa $< 1 \mu\text{m}$ de ancho, una pared laminada de 4.7-7.8 μm de ancho, y una pared más interior membranosa $< 1 \mu\text{m}$ de ancho, ésta última pared da la

aparición de separarse en dos paredes en algunas esporas. El grupo B de 1.2-1.6 μm de grosor y con apariencia ondulada, formado por dos paredes membranosas $< 1 \mu\text{m}$ de ancho. Por último, un grupo C de 2.4-4.3 μm de grosor, con dos paredes membranosas que pueden llegar hasta 1.6 μm de ancho cada una, la pared más interna cambia con el reactivo de Melzer a color rosa-púrpura. Hifa suspensora de 43.12-54.88 x 31.36-43.51 μm .

MURÓNIMO: A(ULM) B(MM) C(MM) o A(ULMM) B(MM) C(MM).

OSERVACIONES: Dentro del género *Scutellospora*, los taxa más parecidos a esta especie por tamaño y color fueron *Scutellospora calospora*, *Scutellospora fulgida* y *Scutellospora weresubiae*. *Scutellospora calospora* tiene dos grupos de paredes (A y B), cuyo grupo B está compuesto de dos paredes membranosas y la pared más interna sólo se distingue bien cuando reacciona con el reactivo de Melzer (Koske y Walker, 1986b). Por su parte, *Scutellospora fulgida* tiene dos grupo de paredes (A y B), donde el grupo B está formado por una sólo pared membranosas que no reacciona con Melzer (Koske y Walker, 1986b). Sin embargo, Koske (Corkidi, com. pers.) identificó algunas esporas aislada en la playa del Morro de la Mancha que coinciden con las nuestras como *Scutellospora fulgida*, por lo que se hace necesario revisar los ejemplares tipo de esta especie. Por último *Scutellospora weresubiae*, tiene 3 grupos de pared, pero difiere en que su pared laminada se tiñe ocasionalmente de rojo con el reactivo de Melzer y su grupo C tiene una pared coriácea.

Scutellospora sp.3

(Apéndice A, Foto 20, 21 y 22).

Esporas libres en el suelo, globosas a subglobosas, de color amarillo o amarillo-naranja, con diámetro de 265-358(398.5) x 277.2-358(410). Conjunto de paredes arreglado en dos grupos (A y B), de 9.8-15.6 μm de grosor. El grupo A formado por una pared externa unitaria, hialina, de 1.0-2.0 μm de ancho y con una superficie ornamentada. Las proyecciones son en forma de verrugas y agrupadas en parches irregulares por toda la superficie, las verrugas son redondeadas y de un tamaño de 2.0 x 4.0 μm ; formando parches de 0.8-7.8 μm de alto x 0.8-4.7 μm de ancho, con márgenes irregulares; la pared más interna de este grupo es laminada, de 7.8-11.0 μm de ancho. EL grupo B con un grosor de hasta 1.6 μm y formado por dos paredes membranosas < 1 μm de ancho. La hifa suspensora va de 42.9-78 x 48.8-64.4 μm .
MURÓNIMO: A(UoL) B(MM).

Oservaciones: Esta especie difiere del resto de las esporas de *Scutellospora* con pared ornamentada en el tamaño y forma de sus verrugas, en la disposición de los parches, así como en la estructura de paredes del grupo B. De las característica dada por Koske y Walker (1985) para *Scutellospora verrucosa*, coinciden el color de la espora y tamaño de las verrugas, pero su grupo B posee una sólo pared membranosa. Koske identificó también esporas de la playa del Morro de la Mancha que coinciden con las aisladas en este trabajo como *Scutellospora coralloides* (Corkidi, com. pers.), pero esta especie difiere en que tiene verrugas con márgenes subangulares, dispuestas en parches muy esparcidos (Koske y Walker, 1985). Por lo tanto, se hace necesario revisar el espécimen tipo de la citada especie para verificar si nuestros ejemplares corresponden con ella.

Abundancia y frecuencia de hongos micorrizógenos

No todas las muestras de suelo contenían esporas de hongos micorrizógenos. El valor medio general de esporas en 100 g de suelo seco fue de 40, 100 y 186, para los sitios 1, 2 y 3 respectivamente.

Para los sitios 1 y 2 de la playa del Morro de la Mancha, la tendencia de la variación estacional de la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares fue de tener máximos valores para la estación de secas y llegar a sus valores mínimos en la época de nortes (Tabla 3). Sin embargo, a pesar de que en la playa de Doña Juana (sitio 3) la abundancia de esporas disminuye también en la época de lluvias, en la época de nortes se reporta el valor mayor (249.7 esporas/ 100g), e incluso éste fue el máximo valor obtenido si se comparan los tres sitios. Contrario a lo que se esperaba, el sitio 3 muestra la mayor abundancia de esporas a excepción de la estación de secas que es superada por el sitio 2 (tabla 3).

La variación estacional de la abundancia relativa y la frecuencia de los taxa de hongos micorrizógenos se muestra en las tablas 4, 5 y 6. No todas las especies de hongos fueron encontradas ni en todos los sitios, ni en todas las estaciones muestreadas, además, la especie de hongo más abundante y frecuente difiere de un sitio a otro.

En el sitio 1 (tabla 4) existe una variación estacional en cuanto a la especie más abundante, es decir, *Scutellospora* sp.2 fue la especie con mayor abundancia relativa y un alto valor de frecuencia en la época de secas, pero en la época de lluvias hubo un cambio, *Glomus globiferum* fue la especie de mayor abundancia relativa, además

de presentar una alta frecuencia de registro; por último para la época de nortes vuelve a ocurrir otro cambio, teniendo las especies del complejo *Glomus deserticola*-*Glomus geosporum* el máximo valor de abundancia relativa, aunque su frecuencia tiene un valor muy bajo. En el sitio 2 (tabla 5) *Glomus globiferum* es la especie con mayor valor de abundancia relativa y frecuencia tanto para la estación de secas como para la de lluvias; para la estación de nortes no se aisló ninguna espora. En el sitio 3 (tabla 6) se puede corroborar de nuevo que las especies del complejo de *Glomus deserticola*-*Glomus geosporum* se mantienen con una mayor constancia, es decir para las tres estaciones presenta valores altos de abundancia relativa y frecuencia.

El género *Glomus* fue el taxa más abundante y frecuente para los tres sitios de estudio (tabla 7), con valores mayores al 50 %. Sin embargo, el género *Scutellospora* alcanza valores altos de abundancia y frecuencia al menos para el sitio 1.

Existe una influencia de los hospederos sobre la abundancia de esporas, ya que los valores medios totales para *Ipomoea pes-caprae* fueron de 760.9 esporas/100g y para *Palafoxia lindenii* fueron de 1200.3 espora/100g.

Por último, en el fenograma de distancia euclidiana se observa que se separan dos grupos bien definidos. En el primer grupo quedan incluidos el sitio 1 y 2, mientras que en el segundo grupo queda aislado el sitio 3 (figura 4).

Riqueza y diversidad de hongos micorrizógenos

Se obtuvieron un total de 12 especies de hongos micorrizógenos arbusculares de las muestras aisladas (tabla 8).

En la tabla 8 se puede apreciar que la especie que caracteriza al sitio 1 fue *Scutellospora* sp.2, seguida de las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*, *Glomus globiferum* y *Acaulospora scrobiculata*, por tener valores altos de abundancia relativa y frecuencia. En el sitio 2, fue *Glomus globiferum* junto con las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*; mientras que en el sitio 3 la especie más común fue solamente las del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum* por tener también los más altos registros tanto de abundancia relativa como de frecuencia, con valores de 93 y 74 respectivamente.

De hecho, las especies del complejo fueron las más representativas para las dos playas, pues fueron aisladas para los tres sitios con valores relativamente altos de abundancia relativa y frecuencia. Además, ellas forman esporocarpos muy densos para el sitio 3, que no fueron observados para los sitios 1 y 2.

A excepción del sitio 1 los valores de equidad para los restantes sitios son muy distantes de 1, la diversidad de especies de hongos micorrizógeno fue mayor para el sitio 1, luego para el sitio 2 y por último para el sitio 3 (tabla 9 y figura 5). El número total de especies registradas fue muy similar para los tres sitios.

Los valores de riqueza de especies son en general para los tres sitios mayores en la época de secas que en la de lluvias (tabla 10). Sin embargo, en la época de nortes para el sitio 1 sólo se aislaron algunos miembros del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*, por tanto se reduce a cero la diversidad, mientras que para el sitio 2 no se obtuvieron esporas en ninguna de las muestras procesadas. En contraste, para el sitio 3 en esta época no obstante que la equidad alcanzó los valores

más distante a 1, se produjo un aumento tanto en la diversidad como en la riqueza de especies de hongos micorrizógenos ($H' = 0.42$ y $S = 9$). No se cumplió la hipótesis de disturbio vs diversidad de hongos micorrizógenos de Abbott y Gazey (1994), (figura 6).

Los valores de la diversidad de hongos micorrizógeno y de la riqueza fueron mayores en *Ipomoea pes-caprae* que en *Palafoxia lindenii* (tabla 11). Aunque ambas especies tienen valores de equidad muy distantes de 1.

Colonización micorrízica

El análisis de GLIM (tabla 12) muestra un efecto significativo sobre los porcentajes de D.V., para un $p < 0.01$. La estacionalidad explica la mayor devianza con un valor de 42.51 %, le sigue el tipo de hospedero con 19.79 % y por último la localidad con un 15.58 %. No se encontró efecto significativo para ninguna de las interacciones.

La figura 7 muestra como los porcentajes de D.V. difieren significativamente entre la estación de secas con respecto a las de lluvias y de nortes; sin embargo, estos valores no difieren significativamente entre las época de lluvias y de nortes. Con relación al tipo de hospedero se obtuvo que también hay diferencia, siendo *Palafoxia lindenii* la de mayor valor de % D.V. (figura 8). Por último, con relación a los tres sitios muestreados se encontraron diferencias significativas entre ellos; obteniendo los mayores porcentajes de D.V. para el sitio 1 y los menores valores para el sitio 3 de la playa de Doña Juana (figura 9).

Tabla 3. Variación estacional de la abundancia de esporas para los tres sitios muestreados. Sitio 1 zona protegida, sitio 2 zona desprotegida y sitio 3 playa de Doña Juana.

Sitios muestreados	n (a)	Abundancia (b)				
		Secas	n	Lluvias	n	Nortes
Sitio 1	10	78(38,4)	20	40,5(68,9)	20	16(3,5)
Sitio 2	10	219(307)	20	80,5(120,3)	20	0
Sitio 3	10	195(228,1)	20	112,9(253,3)	20	249,7(482,3)

a. No. de muestras de suelo examinado.

b. Medias del no. de esporas en 100 g de suelo seco (\pm D.E.).

Tabla 4. Variación estacional de los taxa de hongos micorrizógenos para el sitio 1.
 Simbología como en la Tabla 3.

Especies	Sitio 1					
	Abundancia relativa			Frecuencia		
	Secas	Lluvias	Nortes	Secas	Lluvias	Nortes
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	20,8	17,1	0	90	55	0
<i>A. aff. spinosa</i>	0,3	0	0	10	0	0
<i>Glomus albidum</i>	4,1	2,1	0	50	35	0
complejo <i>G. deserticola</i> - <i>G. geosporum</i>	22,8	9,4	100	100	55	5
<i>G. globiferum</i>	7,7	32,2	0	50	35	0
<i>G. pustulatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.1</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.2</i>	3,6	0	0	20	0	0
<i>G. sp.3</i>	1,8	25,5	0	10	10	0
<i>Scutellospora sp.1</i>	2,3	3,6	0	40	50	0
<i>S. sp.2</i>	36,6	9,6	0	90	55	0
<i>S. sp 3</i>	0	0,3	0	0	5	0

Tabla 5. Variación estacional de los taxa de hongos micorrizógenos para el sitio 2. Simbología como en la Tabla 3.

Especies	Sitio 2					
	Abundancia relativa			Frecuencia		
	Secas	Lluvias	Nortes	Secas	Lluvias	Nortes
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	0,9	11,4	0	60	60	0
<i>A. aff. spinosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Glomus albidum</i>	0,5	0,7	0	40	15	0
complejo <i>G. deserticola</i> - <i>G. geosporum</i>	14,6	20,3	0	100	40	0
<i>G. globiferum</i>	73,2	60,5	0	70	60	0
<i>G. pustulatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.1</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.2</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.3</i>	8,9	0,6	0	60	15	0
<i>Scutellospora sp.1</i>	0,7	3,0	0	20	35	0
<i>S. sp.2</i>	0,5	3,4	0	20	40	0
<i>S. sp 3</i>	0,5	0	0	10	0	0

Tabla 6. Variación estacional de los taxa de hongos micorrizógenos para el sitio 3.
Simbología como en la Tabla 3.

Especies	Sitio 3					
	Abundancia relativa			Frecuencia		
	Secas	Lluvias	Nortes	Secas	Lluvias	Nortes
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	3,7	0,9	0,8	60	20	40
<i>A. aff. spinosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Glomus albidum</i>	0,8	0,3	0,4	30	10	25
complejo <i>G. deserticola</i> - <i>G. geosporum</i>	92	97,7	91,7	100	55	75
<i>G. globiferum</i>	2,3	1	0,3	50	15	20
<i>G. pustulatum</i>	0	0	0,2	0	0	15
<i>G. sp.1</i>	0	0	0,3	0	0	15
<i>G. sp.2</i>	0	0	0	0	0	0
<i>G. sp.3</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Scutellospora sp.1</i>	0,5	0,13	0,8	40	5	40
<i>S. sp.2</i>	0,5	0	4,6	50	0	70
<i>S. sp 3</i>	0,1	0	11	10	0	40

Tabla 7. Abundancia relativa y frecuencia de ocurrencia de los tres géneros de hongos micorrizógenos aislados. Simbología como en la Tabla 3.

Sitios muestreados	n (a)	Abundancia relativa.			Frecuencia		
		Acaulospora	Glomus	Scutellospora	Acaulospora	Glomus	Scutellospora
Sitio 1	10	19,1	54,5	26,3	70	86,7	80
Sitio 2	8	5,1	91,3	3,6	60	90	46,7
Sitio 3	9	1,5	94,51	4,1	36	84	46

a. No. total de especies reportadas para cada sitio.

Tabla 8. Taxa para los tres sitios muestreados. Simbología como en la Tabla 3.

Especies	Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3	
	Abundancia relativa (a)	Frecuencia (b)	Abund. rel.	Frec.	Abund. rel.	Frec.
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	19	40	5,1	36	1,5	38
<i>A. aff. spinosa</i>	0,1	2	0	0	0	0
<i>Glomus albidum</i>	3,1	24	0,6	14	0,4	20
complejo <i>G. deserticola</i> - <i>G. geosporum</i>	16,1	46	16,9	36	93	74
<i>G. globiferum</i>	20	14	68,2	38	0,9	28
<i>G. pustulatum</i>	0	0	0	0	0,09	6
<i>G. sp.1</i>	0	0	0	0	0,2	6
<i>G. sp.2</i>	1,8	4	0	0	0	0
<i>G. sp.3</i>	13,5	6	5,6	18	0	0
<i>Scutellospora sp.1</i>	3,1	28	1,6	18	0,5	26
<i>S. sp.2</i>	23,2	40	1,7	20	2,8	38
<i>S. sp.3</i>	0,1	2	0,3	2	0,6	18

a. No. de esporas de cada especie de hongo micorrizógeno como % del no. total de esporas.

b. No. de muestras con una especie en particular dividida entre el no. de muestra de suelo x100.

Tabla 9. Análisis general de la estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos.
Simbología como en la Tabla 3.

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
H' (a)	1.76	1.06	0.43
J (b)	0.77	0.51	0.19
S (c)	10	8	9

- a. H' Función de Shannon-Wiener
- b. J Índice de equidad de Pielou
- c. S Riqueza de especies

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM



Tabla 10. Análisis de la estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos. Simbología como en la Tabla 3.

	Sitio 1			Sitio 2			Sitio 3		
	<i>Ipomea pes-caprae</i>	<i>Palafoxia lindenii</i>	total	<i>Ipomea pes-caprae</i>	<i>Palafoxia lindenii</i>	Total	<i>Ipomea pes-caprae</i>	<i>Palafoxia lindenii</i>	Total
Secas H' (a)	1,67	1,44	1,65	0,54	1,3	0,89	0,85	0,29	0,39
J (b)	0,80	0,74	0,75	0,30	0,63	0,43	0,44	0,16	0,20
S (c)	8	7	9	6	8	8	7	6	7
Lluvias H'	1,81	1,50	1,68	0,86	1,29	1,16	1,17	0,08	0,13
J	0,93	0,72	0,81	0,44	0,67	0,60	0,10	0,07	0,08
S	7	8	8	7	7	7	5	3	5
Nortes H'	-	-	0	0	0	0	0,88	0,21	0,42
J	-	-	0	0	0	0	0,40	0,09	0,19
S	-	-	1	0	0	0	9	9	9

- No hubo suelo rizosférico

a. H' Función de Shannon-Wiener

b. J Índice de equidad de Pielou

c. S Riqueza de especies

Tabla 11. Análisis general de la estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos para las dos especies hospederas. Simbología como en la Tabla 3.

	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	<i>Palafoxia lindenii</i>
H' (a)	1.33	0.91
J (b)	0.53	0.40
S (c)	12	10

- a. H' Función de Shannon-Wiener
- b. J Índice de equidad de Pielou
- c. S Riqueza de especies

Tabla 12. Efecto de las diferentes fuentes de variación sobre los porcentajes de colonización (modelo de tipo logístico-lineal). n.s= no significativo para un $P < 0.01$.

Factores	Devianza	g.l	Devianza explicada %	P
Estación	115,8	2	42,51	*
Especie	53,92	1	19,79	*
Localidad	43,22	2	15,58	*
Especie x Localidad	4,32	2	1,58	n.s
Estación x Localidad	0,17	2	0,06	n.s
Estación x Especie	7,33	2	2,69	n.s
Estación x Especie x Localidad	3,31	2	1,21	n.s
Error	43,31	96	15,90	
Total	272,38	109	100	

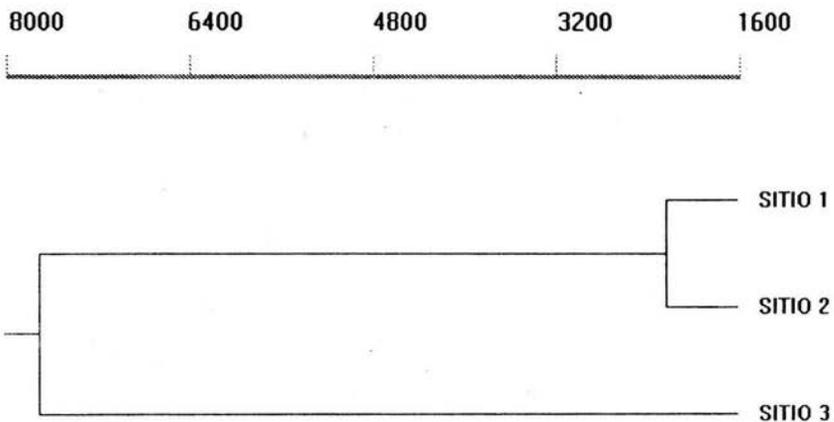


Figura 4. Fenograma de los sitios muestreados obtenidos por el método UPGMA, a partir del coeficiente de distancia euclidiana.

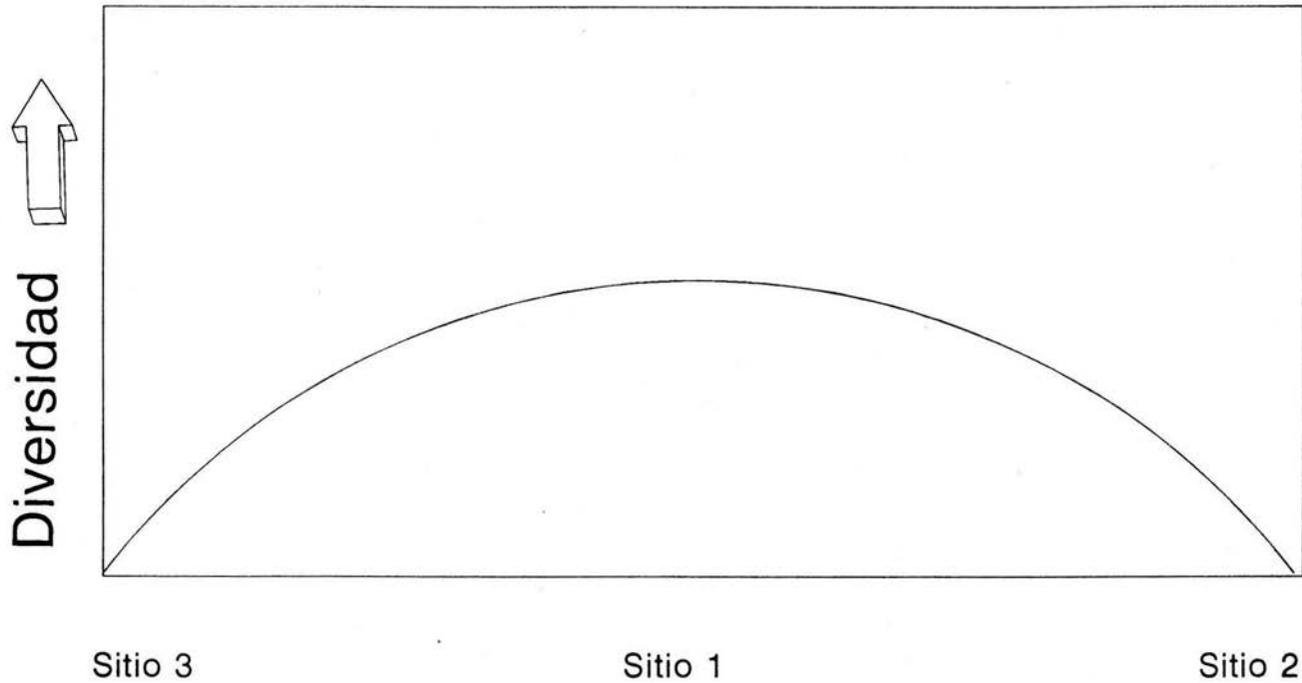


Figura 5. Hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978). Esta hipótesis no se cumplió para este estudio porque el sitio menos perturbado fue el de mayor diversidad.

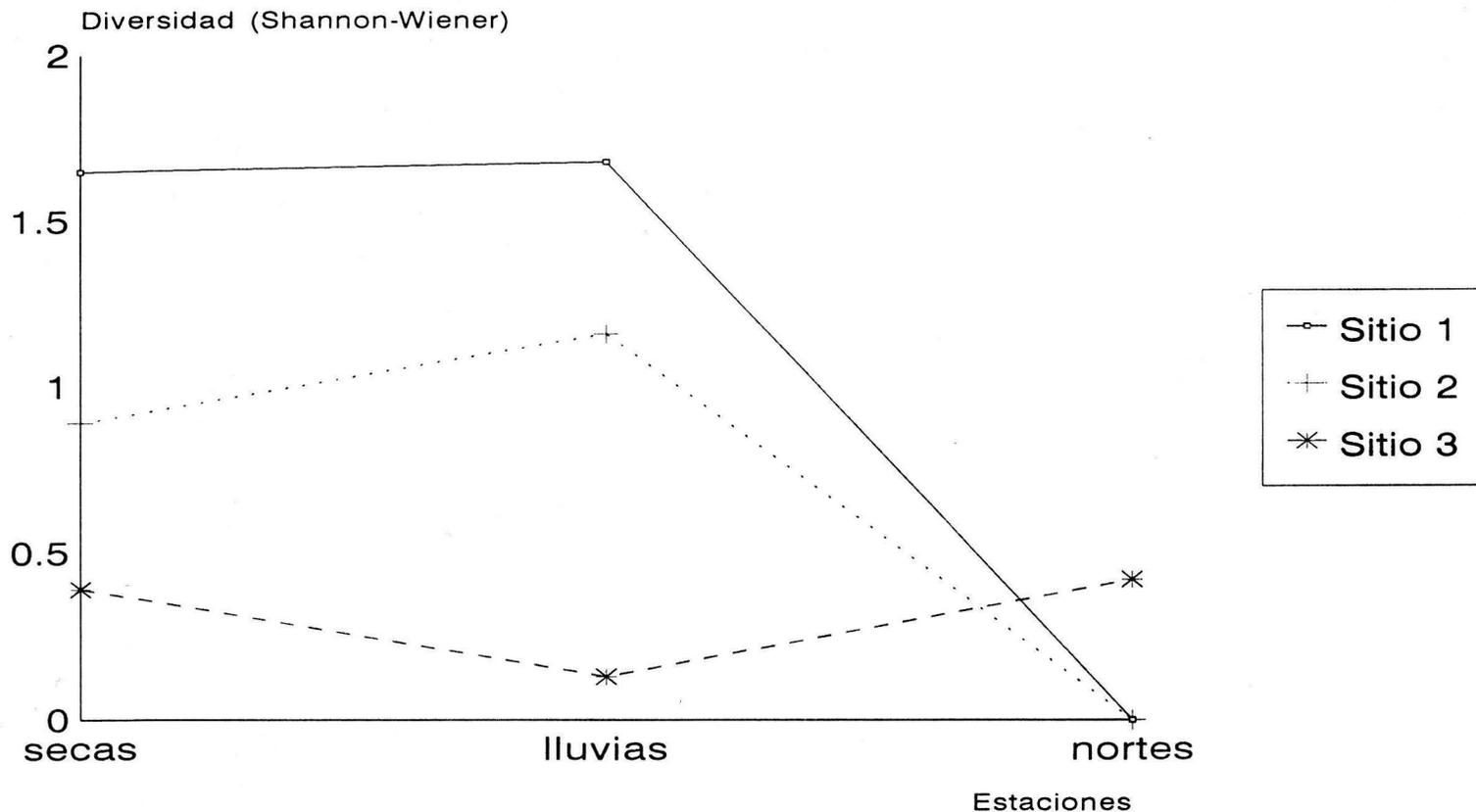


Figura 6. Efecto de un disturbio severo (huracan Roxana) en la diversidad de hongos micorrizógenos. Los cambios en la diversidad estan dados por el tipo de disturbio y la geomorfología de la costa. Para el sitio 1 y 2 la fuente de disturbio fue el oleaje y para el sitio 3 fue el viento.

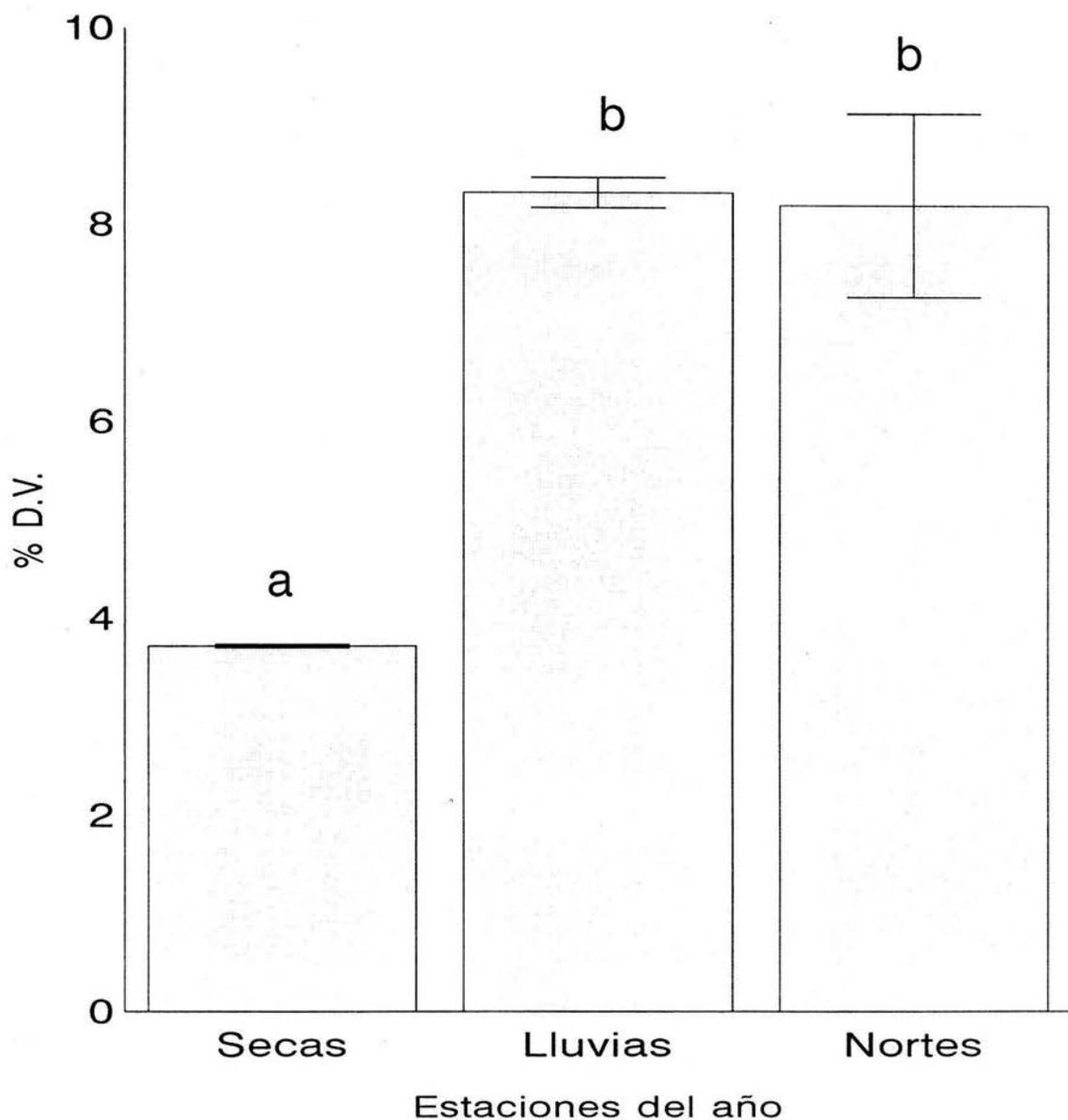


Figura 7. Porcentajes de densidad visual (% D.V.) para las tres estaciones muestreadas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.01$. Secas = 30, Lluvias $n = 60$ y Nortes $n = 20$

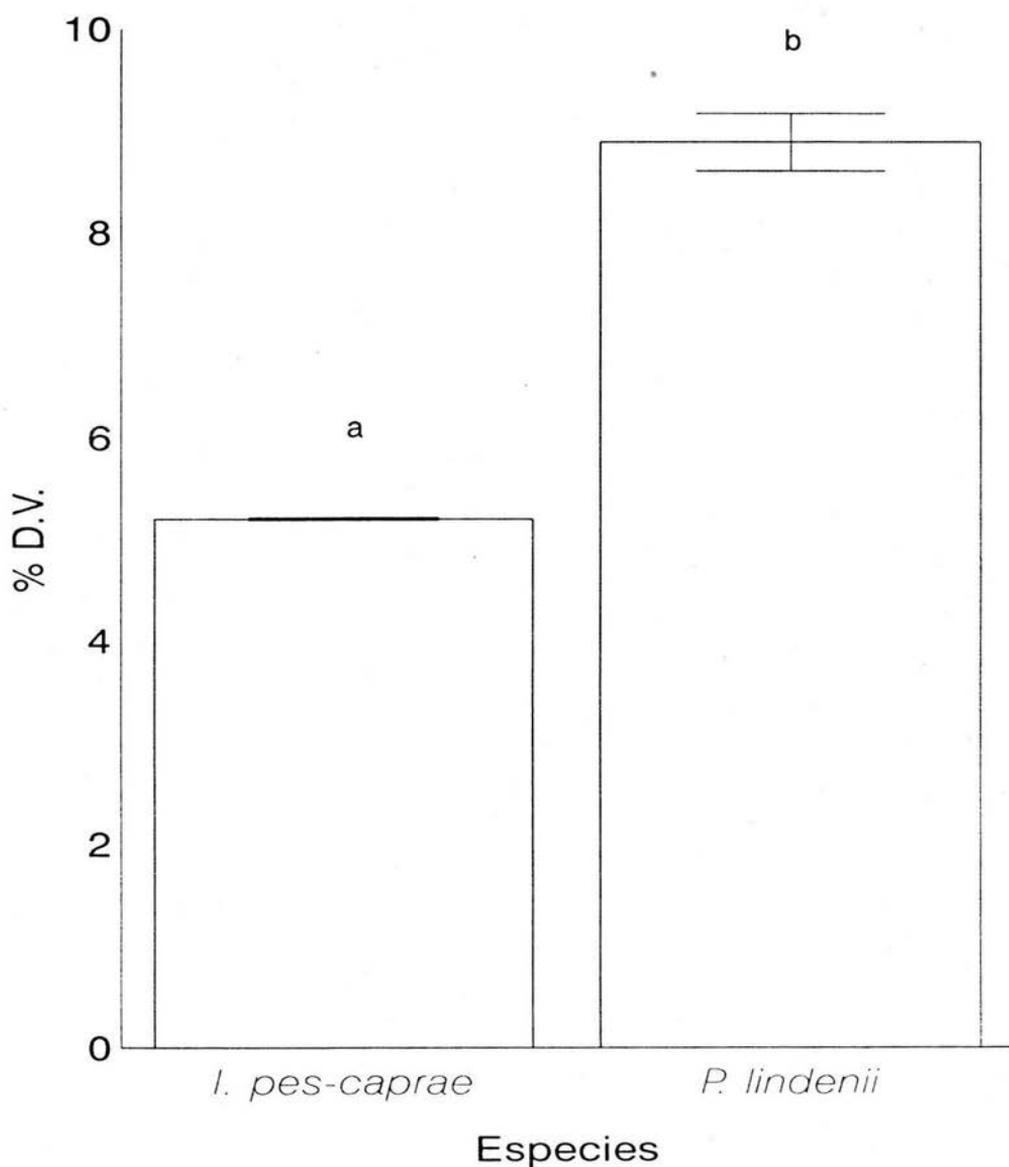


Figura 8. Porcentajes de densidad visual (%D.V.) para las especies muestreadas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.01$, para ambas especies $n=55$.

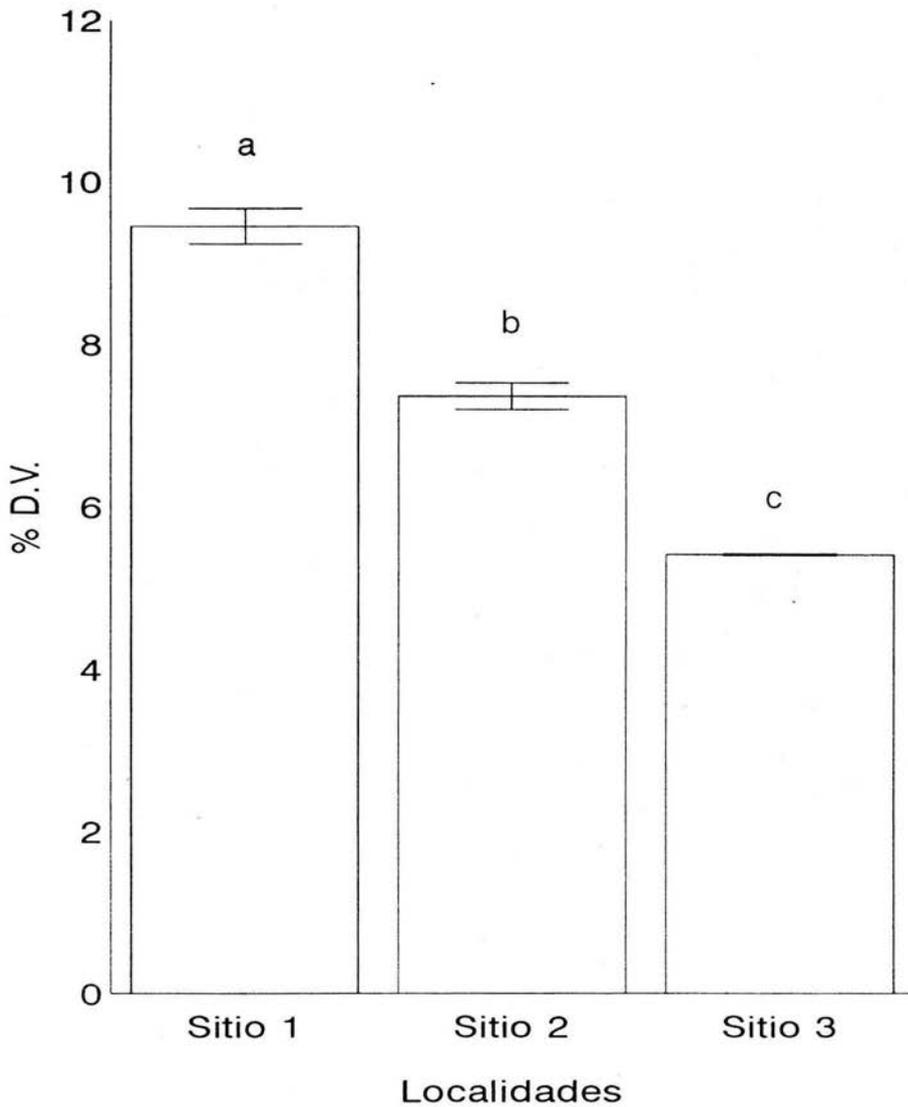


Figura 9. Porcentajes de densidad visual (% D.V.) para las tres localidades muestreadas. Para el sitio 1 y sitio 2 $n=30$, para el sitio 3 $n=50$. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $p<0.01$.

8.- DISCUSIÓN

Se obtuvieron 12 especies de hongos micorrizógenos arbusculares. Seis de estas especies probablemente no se han descrito aun como especies nuevas, las especies restantes han sido reportadas con anterioridad para playas y dunas costeras (Dalpé, 1989).

La riqueza de especies para los tres sitios de estudio es mayor comparada con la de las dunas de Australia (Koske, 1975; S = 5), y de Tuscany en Italia (Giovannetti y Avio, 1983; S = 6), y muy similares a las dunas de Hawaii (Koske, 1988; S = 12), la isla de Santa Catarina en Brasil (Stürmer y Bellei, 1993; S = 12) y sistemas de dunas en Italia (Puppi *et al.*, 1986; S = 11). Sin embargo, el valor registrado por Koske (1987) para un transecto de 355 Km a lo largo de la costa atlántica de los Estados Unidos de Norte América fue mayor (S = 23).

En el sitio 1, la especie notoria fue *Scutellospora* sp.2, seguida de las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*, *Glomus globiferum* y *Acaulospora scrobiculata*, mientras que en el sitio 2 fueron *Glomus globiferum* y las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*. En el sitio 3, las especies características fueron sólo las especies del complejo, además, más del 90 % de las esporas pertenecen a él. Cuenca y Lovera (1992) obtuvieron resultados similares para La Gran Sabana (Venezuela), ya que al comparar sitios revegetados (sabanas perturbadas) con sabanas naturales, encontraron que un 80 % de las esporas para las sabanas revegetadas pertenecían a una sola especie.

En general, las especies más comunes encontrada en los tres sitios muestreados fueron las del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*, las cuales se encontraron formando esporocarpos muy densos solamente para la playa de Doña Juana. La plasticidad fenotípica ya ha sido reportada para poblaciones de *Glomus mosseae* como un posible mecanismo, aunque no del todo suficiente, para tolerar ambientes diferentes (Stahl y Christensen, 1990 y 1991). Allen *et al.* (1995) plantearon que los hongos micorrizógenos a través de su fisiología y genética pueden responder directamente al ambiente, e incluso, Morton (1993) advirtió que las esporas son las unidades que deben responder a condiciones ambientales diferentes.

La formación de esporocarpos en la playa de Doña Juana puede ser un mecanismo adaptativo para tolerar un ambiente con alta frecuencia de disturbio y resistir el embate de los vientos, sobre todo en la época de nortes, pues el viento pega en dirección perpendicular en esta playa, convirtiéndose en un disturbio de alta frecuencia. De hecho, Koske y Polson (1984) plantearon que la agregación permite resistir el movimiento del viento más que simples granos de arena, además se han demostrado que las poblaciones de microorganismo, incluyendo los hongos micorrizógenos, juegan un importante papel en la agregación de partículas de arena para sistemas de dunas embrionarias (Forster, 1979; Forster y Nicolson, 1981a y b). Contrario a estos resultados, en un estudio hecho a lo largo de un transecto para dunas arenosas se encontró que en la zona litoral no se desarrolla la agregación debido posiblemente a la acción del viento y el oleaje (Rose, 1988), según este autor la

agregación depende de tres factores: de las comunidades vasculares, de las comunidades de microorganismos y del grado de disturbio naturales.

Por otra parte, la formación de esporocarpos muy densos en el sitio 3, nos induce a pensar que al menos para este sitio las esporas pudieran ser una fuente importante de inóculo; aunque hay que considerar que las esporas pueden tener una baja viabilidad (Bellgard, 1993a) y existe muy poca correlación entre el número de esporas y la formación de micorrizas (Brundrett, 1991; Barea y Jeffries, 1995). En contraste con este sitio, en los sitios 1 y 2 los valores de abundancia de esporas son más bajos, pero ambos tienen valores más altos de colonización, lo cual podría considerarse como otra fuente de inóculo micorrízico.

Todo lo anterior sugiere, que para las dos especies pionera estudiadas, la simbiosis micorrízica es importante en alguna de sus etapas de desarrollo. Corkidi (1996) citó que al menos todas las especies pioneras de playas y de dunas embrionarias para la playa del Morro de la Mancha forman micorrizas arbusculares. Para una gramínea pionera en dunas embrionarias (*Elymus farctus*), Nicolson (1960) registró también colonización, sin embargo obtuvo que las especies más cercanas al mar fueron no micótrofas. La estrategia sucesional para sistemas de dunas dada por Grime (1979), fue que las especies pioneras de la línea de marea son especies no micotrófas.

Para este período de estudio se encontraron tres géneros (*Acaulospora*, *Glomus* y *Scutellospora*) de los 6 del orden *Glomales* (Morton y Benny, 1990). El taxa con mayor abundancia relativa y frecuencia fue *Glomus*, aunque *Scutellospora* llega

alcanzar valores altos al menos para la zona protegida de la playa del Morro de la Mancha.

En las dunas litorales de la Isla de San Miquel (California), los géneros dominantes fueron *Glomus* y *Scutellospora* (Koske, 1988), mientras que *Glomus* y *Acaulospora* fueron los taxa más frecuentes para la playa y los sistemas de dunas de Lomas del Puerto, Cayo Coco (Cuba) (Furrazola *et al.*, 1993) y para el Centro-Sur de Chile (González *et al.*, 1995). No obstante, de acuerdo con una recopilación hecha por Koske y Tews (1987) las especies de hongos micorrizógenos arbusculares perteneciente a los géneros *Glomus* y *Scutellospora* son los principales taxas en suelos arenosos y dunas costeras.

Blaszkowski (1994) da tres razones por las cuales el género *Glomus* predomina en la península de Hel (Polonia). Primero, los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* prefieren suelos con mayor contenido de arena, en cambio las muestras tomadas en la península de Hel fueron recolectadas en vegetación madura. Segundo, probablemente la humedad estuvo dentro de los intervalos óptimos para los miembros de *Glomus*, y por último, la temperatura del suelo de la península es más satisfactoria para las especies de *Glomus*. Para las dunas costeras de la playa de Hasaki se ha reportado que el predominio de *Glomus* ssp. debajo de *Elymus mollis* puede deberse entre otros factores a la especificidad hospedero-hongo (Abe *et al.*, 1994). Sin embargo, la mayor abundancia y frecuencia de *Glomus* en este estudio pueden estar relacionadas con otros factores. Probablemente las especies de *Scutellospora* sean más sensibles a los disturbios de alta frecuencia e intensidad por su gran tamaño,

pues tanto, en los sitios moderadamente perturbados y muy perturbados (sitio 2 y 3, respectivamente) su abundancia relativa y su frecuencia tuvieron valores bajos. Además, también se ha registrado que *Scutellospora* es abundante solamente para dunas establecidas en comparación con zonas rellenadas de arena y revegetadas (Sylvia y Will, 1988).

A través del análisis de similitud entre los sitios muestreados se obtuvo un fenograma (DE) donde se formaron dos grupos. El primer grupo incluye los sitios 1 y 2, los cuales están menos perturbados en comparación con el sitio 3 y se encuentran muy cercanos entre sí, pues ambos sitios pertenecen a la playa del Morro de la Mancha. En el segundo grupo está la playa de Doña Juana (sitio 3) y queda muy separado del primero. Para los valores de colonización no se cumple este agrupamiento, pues los porcentajes de densidad visual difieren significativamente entre los tres sitios; aunque los valores más altos de colonización también se observaron para las dos zonas de la playa del Morro de la Mancha.

El agrupamiento que se da entre los sitios 1 y 2 de la playa del Morro de la Mancha se puede deber a que esta playa está menos perturbada y tiene mayor cobertura vegetal. Además, ambos sitios tuvieron los valores más altos de diversidad, los registros más bajos de abundancia de esporas e igual tipo de disturbio en época de nortes (oleaje), mientras que para el sitio 3 el disturbio de alta intensidad fue el viento. No pensamos que este agrupamiento se deba a la cercanía que se da entre ambas zonas, pues Tews y Koske (1986), Sylvia (1986) y Allsopp y Stock (1991) han reportado una distribución espacial no uniforme de las esporas en el suelo e incluso

en un estudio hecho en frentes de dunas en la Florida, Sylvia (1986) encontró que la composición de especies varía mucho para distancias relativamente cortas.

El sitio 1 fue el de mayor diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en comparación con los otros dos, entonces la teoría de disturbio intermedio de Connell (1978) no se cumple para estas playas (figura 5). El mantenimiento de una alta diversidad de hongos micorrizógenos es de gran importancia, porque esto permite asegurar un cambio oportuno de hongos cuando se han modificado las condiciones del suelo, debido a un cambio en su uso (Abbott y Gazey, 1994).

En general, en el sitio más perturbado (sitio 3) disminuye tanto la diversidad como la colonización, pero la abundancia de esporas aumenta. Una posible explicación a esto último es que las especies con mayor abundancia relativa fueron las del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*, formando densos esporocarpos. Lo anterior contradice los resultados de estudios previos para ambientes costeros, pues se ha reportado que la abundancia de esporas aumenta en zona no perturbadas (Giovannetti y Avio, 1983; Sylvia y Will, 1988 y Cuenca y Lovera, 1992), dunas estabilizadas (Nicolson, 1960; Koske y Halvorson, 1981; Giovannetti y Avio, 1983; Puppi y Riess, 1987; Godoy y González, 1994 y González *et al.*, 1995) y sistemas de dunas con altos valores de cobertura (Koske y Halvorson, 1981; Koske y Polson, 1984; González *et al.*, 1995 y García-Cruz *et al.*, en prep.).

Después de ocurrir un disturbio severo en dunas litorales las poblaciones naturales de hongos decrecen (Jehne y Thompson, 1981). Powell (1980) sugirió

también que los disturbios pueden reducir o eliminar los propágulos micorrízicos. En la época de nortes ocurrió un evento de disturbio no predecible y de mayor intensidad (huracán Roxana), el cual constó de dos fuentes de disturbio, el viento y el oleaje.

En la playa del Morro de la Mancha, la fuente principal de disturbio fue el oleaje y debido a las características de esta playa, provocó la eliminación de todas las especies hospederas, por tanto, no se registró colonización ni para el sitio 1 ni para el sitio 2; La abundancia de esporas y la diversidad tuvieron valores de cero para el sitio 2 y para el sitio 1 la riqueza fue muy reducida, registrándose solamente pocos miembros del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*. En contraste, para la playa de Doña Juana la fuente de disturbio fue el movimiento de arena a causa de la acción del viento y el resultado fue un aumento de la diversidad.

El incremento inicial de los propágulos micorrízicos y la diversidad se puede deber a la inmigración de inóculo de áreas circundantes (Allen y Macmahon, 1985; Abbott y Gazey, 1994), por lo que el aumento de la diversidad para el sitio 3 puede ser atribuido a los vientos provocados por el paso del huracán Roxana, el cual pudo acarrear esporas de lugares vecinos. Warner *et al.* (1987) registraron que el movimiento de las esporas producto de los vientos puede alcanzar una distancia de 2 km; estos mismos autores y Allen *et al.* (1989) registraron que el viento es el principal vector de dispersión de las esporas.

Se puede decir entonces, que para estas playas de estudio bajo el efecto de un huracán como disturbio, la hipótesis de disturbio vs. diversidad hongos micorrizógenos arbusculares de Abbott y Gazey (1994) sólo coincidió para el sitio 1 y 2, pero incluso

para estos sitios los resultados nos indican que los disturbios no solo pueden disminuir la diversidad sino también reducirla a cero (figura 6).

Se ha sugerido que los disturbios también disminuyen los niveles de colonización (Jasper *et al.*, 1991; Bellgard, 1993a y Pérez-Maqueo, 1995). No obstante, en la estación de nortes en donde debería esperarse los valores menores de porcentajes de D.V., hubo un aumento para el sitio 3. Esto puede ser atribuido al aumento de los propágulos micorrízicos, es decir, al incremento en la diversidad y abundancia de esporas, producto del huracán Roxana. Otra posible causa puede ser que el movimiento de las arenas ocasionado por el viento, hubiese provocado un enterramiento de las especies hospederas ocasionando un mayor crecimiento radical y por tanto una mayor colonización. Martínez y Moreno-Casasola (1996) registraron que tanto *Ipomoea pes-caprae* como *Palafoxia lindenii* responden al enterramiento con un mayor crecimiento radical y tal vez de raicillas. Por otra parte, Römer y Schilling (1986) mencionaron que sólo las raíces jóvenes pueden ser colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares. Sin embargo, para una especie pionera de las dunas de El Socorro (Baja California), los resultados obtenidos fueron todo lo contrario, pues Sigüenza (1993) notó que el enterramiento provoca una mayor producción de raíces adventicias lo cual no da oportunidad de colonización y por consiguiente los niveles de colonización disminuyen.

El disturbio debe ser considerado entre los factores más importantes que afectan los propágulos micorrízicos en playas arenosas. Dado que las playas son ambientes muy dinámicos (Martínez *et al.*, 1993a y Pérez-Maqueo, 1995), se hace

necesario definir que tipo de disturbio está ocasionando perturbación en las poblaciones de hongos micorrizógenos arbusculares. Pérez-Maqueo (1995) considera que al menos la distribución de las especies vegetales no está determinada por un sólo evento de disturbio.

Aunque se ha señalado que el número de propágulos micorrízicos disminuye después de ocurrir un disturbio (Moorman y Reeves, 1979; Allen y Allen, 1980; Giovannetti y Avio, 1983; Evans y Miller, 1988; Sylvia y Will, 1988; Jasper *et al.*, 1989a, b, c y Cuenca y Lovera, 1992), existen otras fuentes que provocan variación en la diversidad de especies de hongos micorrizógenos. Koske y Halvorson (1981) y Johnson *et al.* (1992) sugirieron que la composición de especies de estos hongos está relacionada con el tipo de hospedero, mientras que Abe y Katsuya (1995) surgieron que el factor principal que determina las comunidades de hongos en suelos rizosféricos tomados de parches de *Elymus mollis* es abiótico (por ejemplo, el pH del suelo o la salinidad).

En un estudio realizado del efecto de la vegetación cercana sobre la composición de hongos micorrizógenos, Johnson *et al.* (1992) observaron que dicha composición estuvo altamente controlada por el hospedero. Pérez-Maqueo (1995) realizó un estudio en invernadero para conocer el efecto que ocasionan dos fuentes de disturbios (inundación con agua de mar y con agua dulce) sobre tres especies pioneras de playas (*Ipomoea pes-caprae*, *Canavalia maritima* y *Palafoxia lindenii*), obteniendo que la colonización difiere entre las especies hospederas y que los porcentajes de D.V. fueron mayores para *Palafoxia lindenii* que para *Ipomoea pes-*

caprae, con valores muy similares a los reportados en este trabajo. En contraste, en un estudio sobre el crecimiento de especies pioneras de las dunas de la Mancha, Corkidi (1996), registró que *Ipomoea pes-caprae* tiene los mayores valores de colonización en comparación con *Palafoxia lindenii*.

Los resultados obtenidos muestran también una influencia de las especies hospederas sobre los propágulos micorrízicos. La abundancia de esporas tuvo mayores valores para *Palafoxia lindenii* en comparación con *Ipomoea pes-caprae*, por otra parte, los porcentajes de colonización difieren significativamente entre ambas especies hospederas, siendo mayores también para *Palafoxia lindenii*. Sin embargo, la mayor diversidad y riqueza de especies de hongos micorrizógenos fue registrada en *Ipomoea pes-caprae*. Por lo tanto, el potencial micorrízico de ambas especies fue valioso, este resultado puede tener implicaciones en los futuros programas de revegetación de playas erosionadas del Golfo de México, pues un mantenimiento de la asociación micorrízica es muy importante para el manejo de dunas litorales (Logan *et al.*, 1989 y García-Cruz, 1993).

Por último, existió una variación estacional sobre los propágulos micorrízicos y sobre el dominio de especies de hongos micorrizógenos arbusculares. Las especies de hongos que esporulan más para el sitio 1 fueron *Scutellospora* sp.2, *Glomus globiferum* y las especies del complejo *Glomus deserticola*-*Glomus geosporum*, para las épocas de secas, de lluvias y de nortes respectivamente. Para el sitio 2 sólo *Glomus globiferum* presenta una frecuencia y abundancia relativa alta para las

estaciones de secas y lluvias, mientras que para el sitio 3 fueron las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum*.

Durante el período de este estudio no hubo tampoco sincronización entre los propágulos micorrízicos, ya que cuando la abundancia de esporas aumenta, los valores de porcentajes de D.V. disminuyen. Estos resultados concuerdan con el estudio realizado por Louis y Lim (1987) en selvas altas perennifolia. Además, para siete especies hospederas de dunas en Baja California, Sigüenza *et al.* (1995) obtuvo que no en todas coinciden temporalmente los valores más altos de colonización y de abundancia de esporas. A diferencia de estos resultados Giovannetti (1985) señaló que los más altos números de esporas y porcentajes de colonización para *Ammophila arenaria* ocurren simultáneamente en el período de florecimiento.

Giovannetti (1985) mencionó que las condiciones ambientales influyen sobre la colonización y la producción de esporas y señaló que la variación estacional es el principal factor que afecta a los propágulos micorrízicos, ya que provoca cambios en el hospedero que influyen directamente sobre la asociación micorrízica. En dunas litorales, la variación de los propágulos micorrízicos se ha atribuido a variaciones estacionales y/o desarrollo del hospedero (Nicolson y Johnston, 1979; Koske, 1981; Giovannetti y Nicolson, 1983; Giovannetti, 1985 y Gemma y Koske, 1988). Giovannetti (1985) mencionó que la abundancia de esporas está relacionada con la fenología del hospedero, sin embargo, las dos especies hospederas en este estudio florecen y fructifican a lo largo de todo el año (Castillo y Carabias, 1982 y Castillo, 1987), entonces, las fluctuaciones en la abundancia de esporas y la colonización

micorrízica no deben estar influenciada por la fenología del hospedero como cuando la simbiosis se da con hospederos que tienen acotado su período de floración. Por ejemplo, para *Ammophila breviligulata* se presenta la máxima producción de esporas después de la floración (Gemma y Koske, 1988), en tanto que para *Ammophila arenaria*, el máximo de colonización ocurre durante la época de su floración (Giovannetti, 1985 y González *et al.*, 1995). El incremento en la colonización para la época de lluvias puede ser atribuido a un aumento del crecimiento radical. Giovannetti (1985) encontró que los porcentajes de colonización decrecen cuando el crecimiento radical fue pobre debido a las condiciones ambientales secas, en tanto Gavito y Varela (1993) encontraron que los porcentajes de colonización aumentan con el crecimiento radical.

Como tendencia general se observó que el aumento de la colonización en la época de lluvias ocurre sólo después de que hubo un incremento en el número de esporas en la época de secas. Es decir, el incremento del número de esporas podría repercutir en un aumento en la germinación en época de lluvias, cuando la humedad del suelo es óptima y con ello se garantiza la colonización de las raíces. No obstante, en especies pioneras de dunas costeras de Baja California, Sigüenza *et al.* (1995) citaron que la colonización comienza en la estación de crecimiento y durante la estación de secas es cuando se alcanzan los niveles más altos de colonización y los hongos micorrizógenos esporulan. Las esporas permanecen en el suelo hasta la próxima estación de lluvias para iniciar su germinación debido a una humedad adecuada del suelo.

9.- CONCLUSIONES

Se aislaron 12 especies de hongos micorrizógeno arbusculares. El género dominante fue *Glomus* y las especies del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum* fueron más representativas y tolerantes a la acción del viento como disturbio.

El sitio menos perturbado (sitio 1) fue el de mayor diversidad de hongos micorrizógenos, por tanto no se cumplió para estas playas, la hipótesis de disturbio intermedio de Connell (1978).

La hipótesis de Abbott y Gazey (1994) sobre disturbio vs diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares no se cumplió del todo.

Nuestros resultados advierten que la diversidad de hongos micorrizógenos después de ocurrir un disturbio depende del tipo de disturbio, de la intensidad del disturbio y de la geomorfología de la costa.

En la playa con mayor grado de perturbación (sitio 3) siempre hubo propágulos micorrízicos en suelo rizoférico, lo que sugiere que las especies de hongos micorrizógenos y principalmente las del complejo *Glomus deserticola-Glomus geosporum* (con mayor abundancia relativa y frecuencia) podría facilitar el establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de las especies pioneras.

El fenograma señala una separación de los sitios de estudio en dos grupos, en el primer grupo quedaron los sitios 1 y 2, ambos de la playa del Morro de la Mancha, mientras que la playa de Doña Juana estuvo en otro grupo muy separado. La similitud entre los sitios se puede deber al grado de cobertura y perturbación.

Palafoxia lindenii alcanzó los mayores valores de colonización y abundancia de esporas en comparación con *Ipomoea pes-caprae*, pero esta última especie tuvo la mayor diversidad de hongos micorrizógenos.

En la época de lluvias ocurrió un aumento de la colonización sólo después de que hubo un incremento en el número de esporas en la época de secas.

El disturbio, el tipo de hospedero y la variación estacional deben ser considerados entre los factores más importantes que afectan los propágulos micorrízicos en playas arenosas; entonces, estos factores deben tenerse en cuenta en los futuros programas de revegetación de playas erosionadas del Golfo de México.

10.- REFERENCIAS

Abe, J. P.; Katsuya, K. 1995. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dune plant communities. II. Spore formation of *Glomus* ssp. predominates under geographically separated patches of *Elymus mollis*. **Mycoscience**. 36, 13-116.

Abe, J. P.; Masuhara, G.; Katsuya, K. 1994. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dune plant communities. I. Spore formation of *Glomus* ssp. predominates under a patch of *Elymus mollis*. **Mycoscience**. 35, 233-238.

Abbott, L. K.; Gazey, C. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. **Pl. & soil**. 159, 69-78.

Allen, E. B. 1989. The restoration of disturbed arid landscapes with special reference to mycorrhizal fungi. **Journal of Arid Environmets**. 17, 279-286.

Allen, E. B.; Allen, M. F. 1980. Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. **J. Appl. Ecol.**, 17, 139-147.

Allen, E. B.; Allen, M. F. 1989. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patch environments. In **Perspectives on Plant Competition**. J. B. Grace and G. D. Tilman (eds). Academic Press, New York. pp 367-389.

Allen, E. B.; Allen, M.; Helm, D; Trappe, J.; Molina, R.; Rincon, E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. In **The significase and regulation of soil biodiversity**. H. P. Collins, G. P. Robertson & M. J. Klug (eds.). Kluwer Academic Publishers. pp 47-62.

Allen, M. F. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge. p 184.

Allen, M. F.; Hipps, L. E.; Wooldridge. G. L. 1989. Wind dispersal and subsequent establishment of VA mycorrhizal fungi across a successional arid landscape. **Landscape Ecol**. 2 (3), 165-171.

Allen, M.; MacMahon, A. 1985. Impact of disturbance on cold desert fungi: Comparative microscale dispersion patterns. **Pedobiologia**. 28, 215-224.

Allsopp, N.; Stock, D. 1994. VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristics and disturbance regime in three lowland plant communities in the south-western Cape, South Africa. **J. Ecol**. 82, 271-279.

Álvarez-Santiago, S., García-Oliva, F.; Varela L. 1995. Analysis of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization data with a logistic regression model. **Mycorrhiza**. 6, 197-200.

Barbour, M. G.; Craig, R. B.; Drysdale, F. R.; Ghiselin, M. T. 1973. Coastal Ecology. Bodega Head. University of California Press. Berkeley, C.A.

Barea, J. M.; Jeffries, R. 1995. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. In **Mycorrhizas. Structure, function, molecular and biotechnology**. Varma and Hock (eds). pp 521-560.

Begon, M.; Harper, J.; Townsend, C. 1988. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona. p 886

Bellgard, S. E. 1993a. The topsoil as the major store of the propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in southeast Australian sandstone soils. **Mycorrhiza**. 3, 19-24.

Bellgard, S. E. 1993b. Soil disturbance and infection of *Trifolium repens* roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycorrhiza**. 3, 25-29.

Blaszkowski, J. 1994. Arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) of the Hel Peninsula, Poland. **Mycorrhiza**. 5, 71-88.

Brundrett, M. C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. **Adv. Ecol. Res.** 21, 171-313.

Castillo, S. 1987. Cuadernos de ecología No 2. Facultad de Ciencias. UNAM, México, D. F. p 11.

Castillo, S.; Carabias, J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología. **Biótica**. 7, 551-568.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**. 199, 1302-1310.

Connell, J. H.; Lowman, M. D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: Some possible mechanisms for their existence. **Amer. Naturalist**. 134 (1), 89-119.

Corkidi, L. 1996. Ecofisiología de asociaciones micorrizicas arbusculares en especies pioneras de un ecosistema de dunas costeras del Golfo de México. Tesis de doctorado, UNAM, México, D. F.

- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologist*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. p 379.
- Cuenca, G.; Lovera, M. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. **Can. J. Bot.** 70, 73-79.
- Dalpé, Y. 1989. Inventaire et répartition de la flore endomycorhizienne de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse. **Le Naturaliste Canad.** 116 (4), 119-236.
- van Duin, W. E.; Rozema J.; Ernst W. H. O. 1989. Seasonal and spatial variation in the occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza in salt marsh plants. **Agric. Ecosyst. Environm.** 29, 107-110.
- Ehrenfeld, J. G. 1990. Dynamics and processes of Barrier Island Vegetation. **Aquatic Sci.** 2 (3,4), 437-480.
- Espejel, I. 1986. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. II. Reserva de la Biósfera de Sian KA'an, Quintana Roo, México. **Biotica.** 11 (1), 7-24.
- Evans, D. G.; Miller, M. H. 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and the soil-disturbance-induced reduction of nutrient absorption in maize. I. Causal relationships. **New Phytol.** 110, 67-74.
- Foster, S. M. 1979. Microbial aggregation of sand in an embryo dune. **Soil Biol. Biochem.** 13, 205-208.
- Forster, S. M.; Nicolson, T. H. 1981a. Aggregation of sand from a maritime embryo sand dune by microorganisms and higher plants. **Soil Biol. Biochem.** 13, 199-203.
- Foster, S. M.; Nicolson, T. H. 1981b. Microbial aggregation of sand in a maritime dune succession. **Soil Biol. Biochem.** 13, 205-208.
- Furrazola, E.; Herrera, R.; Ferrer, R. 1993. Algunas especies del orden *Glomales* asociadas a las dunas costeras de Lomas del Puerto, Cayo Coco, Cuba pp 227. En: Programa de resúmenes del IV Simposio de Botánica, La Habana, Cuba.
- Gange, A. C., Brown, V. K.; Farmer, L. M. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. **New Phytol.** 115, 85-91.

García-Cruz, R. 1993. Management strategies for coastal sand dunes of " Playa del Este", Cuba. **Intercoast network**. 19, 5-6.

García-Cruz, R.; Valdes, A.; Priego, A.; Guerra, Y.; Herrera, P. 1993. Vegetación original y actual de un sector de las playas del Este en Ciudad de la Habana, Cuba. **Fontqueria**. 36, 429-437.

García-Cruz, R., Herrera, R., Menéndez L. y Moreno-Casasola, P. (en prep.) Relación entre la distribución de la vegetación y las poblaciones de hongos VA en las dunas de Lomas del Puerto de Cayo Coco, Cuba.

Gavito, M. E.; Varela, L. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. **Agriculture Ecosystems and Environment**. 45, 275-282.

Gemma, J. N.; Koske, R. E. 1988. Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil. **Mycologia**. 80(2), 211-216.

Gemma, J. N., Koske, R. E.; Carreiro, M. 1989. Seasonal dynamics of selected species of VA mycorrhizal fungi in a sand dune. **Mycol. Res**. 92 (3), 317-321.

Gemma, J. N.; Koske, R. E. 1990. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. **Amer. J. Bot**. 77 (9), 1193-1200.

Gerdemann, J.; Nicolson, H. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Trans. Br. Mycol. Soc**. 46, 235—244.

Giovannetti, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. **Trans. Br. mycol. Soc**. 84, 679-684.

Giovannetti, M.; Avio, L. 1983. Endogonaceae spores in marine sand dunes in Italy. **Microbiol**. 33, 129-135.

Giovannetti, M.; Nicolson, T. H. 1983. Vesicular- arbuscular mycorrhiza in Italian sand dunes. **Trans. Br. mycol. Soc**. 80, 552-557.

Godoy, R.; González, B. 1994. Simbiosis micorrícica en la flora de ecosistemas dunarios del Centro-Sur de Chile. **Gayana Bot**. 51 (2), 69-80.

González, B.; Godoy R.; Figueroa H. 1995. Dinámica estacional de los hongos micorrícicos vesículo-arbusculares en ecosistemas dunarios del Centro-Sur de Chile. **Agricultura Técnica**. 55 (3-4), 267-272.

Harley, J. L. 1989. The significance of micorrhiza. **Mycol. Res.** 92, 129-139.

Hayman, D. S. 1970. Endogone spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhizae in wheat as influenced by season and soil treatment. **Trans. Br. Mycol. Soc.** 54, 53-63.

Hernandez-Cuevas L.V. (1997). Cambios morfológicos involucrados en la germinación y desarrollo de las esporas de algunas especies de *Acaulospora*. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F.

Herrera, R. 1991. Las micorrizas vesículo-arbuscular y la reforestación en países tropicales. Informe para la IV reunión de micorrizas (REBRAM), Brasil. Instituto de Ecología y Sistemática, Habana. p 26.

Herrera, R.; Rodríguez M.E.; Furrzola E. 1988. Caracterización y dinámica de las fitomasas de raíces y micorrizas Vesículo—arbusculares en la Sierra del Rosario. Herrera, R., L. Menéndez, M. E. Rodríguez y E. E. García (eds). En **Ecología de los Bosques Siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba**. Inst. de Ecol. y Sistem, ACC. p 760.

Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical successsion. **Biotropica**. 12, 56-64.

Janos, D.P. 1985. Las micorrizas vesículo—arbusculares y su influencia en la sucesión tropical: extensión del modelo y su importancia para las aplicaciones prácticas. En: Programa y resúmenes, I Reunión de la Sociedad Latinoamericana de micorrizólogos, 14 al 17 de Junio de 1988. Costa Rica.

Jasper, D. A.; Abbott, L. K.; Robson, A. D. 1989a. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol.** 112, 93-99.

Jasper, D. A.; Abbott, L. K.; Robson, A. D. 1989b. Hyphae of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. **New Phytol.** 112, 101-107.

Jasper, D. A.; Abbott, L. K.; Robson A. D. 1989c. The loss of VA mycorrhizal infectivity during bauxite mining may limit the growth of *Acacia pulchella* R. Br. **Aust. J. Bot.**, 37, 33-42.

Jasper, D. A.; Abbott, L. K.; Robson, A. D. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. **New Phytol.** 118, 471-476.

Jehne, W.; Thompson, C. H. 1981. Endomycorrhizae in plant colonization on coastal sand-dunes at Cooloola, Queensland. **Aust. J. Ecol.** 6, 221-230.

Johnson, N. C.; Tilman, D.; Wedin, D. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. **Ecology** 73, 2034-2042.

King, C. A. M. 1972. Beaches and coasts. Arnold, Londres. 570 pp.

Koske, R. E. 1975. *Endogone* spores in Australian sand dunes. **Can. J. Bot.** 53, 668-672.

Koske, R. E. 1981. A preliminary study of interactions between species of vesicular-arbuscular fungi in a sand dune. **Trans. Br. mycol. Soc.** 76 (3), 411-416.

Koske, R. E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. **Mycologia.** 79 (1), 55-68.

Koske, R. E. 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of some Hawaiian dunes plants. **Pacific Sci.** 42, 217-229

Koske, R. E.; Friese, C.; Walker C.; Dalpe, Y. 1986. *Glomus pustulatum*: a new species in the Endogonaceae. **Mycotaxon.** 26, 143-149.

Koske, R. E.; Gemman, J. N. 1990: VA Mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: Evidence for long-distance codispersal of plants and fungi. **Amer. J. Bot.** 77, 466-474.

Koske, R. E.; Halvorson, W. L. 1989. *Scutellospora arenicola* and *Glomus trimurales*: two new species in the Endogonaceae. **Mycotaxon.** 81, 927-933.

Koske, R. E.; Halvorson, L. 1991. Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. **Canad. J. Bot.** 59, 1413-1422.

Koske, R. E.; Polson, W. R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization?. **Bio Science.** 34 (7), 420-424.

Koske, R. E.; Tews, L. L. 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi of Wisconsin sandy soils. *Mycologia*. 79 (6), 901-905.

Koske, R. E.; Walker, C. 1985. Species of *Gigaspora* (Endogonaceae) with roughened outer walls. *Mycologia*. 77, 702-720.

Koske, R. E.; Walker, C. 1986a. *Glomus globiferum*: a new species of Endogonaceae with a hyphal peridium. *Mycotaxon*. 26, 133-142.

Koske, R. E.; Walker, C. 1986b. Species of *Scutellospora* (Endogonaceae) with smooth-walled spores from maritime sand dunes: two new species and a redescription of the spores of *Scutellospora pellucida* and *Scutellospora calospora*. *Mycotaxon*. 27, 219-235.

León-Paniagua, L. 1986. Distribución de los murciélagos en el NE del estado de México. Tesis de Maestría en Ciencias. UNAM, México, D. F.

Logan, V. S.; Clarke, P. J.; Allaway, W. G. 1989. Mycorrhizas and root of plants of coastal sand-dunes of New South Wales. *Aust. J. Plant Physiol.* 16, 141-146.

López-Sánchez, M. E.; Honrubia, M. 1992. Seasonal variation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in eroded soils from southern Spain. *Mycorrhizal*. 2, 33-39.

Louis, I.; Lim G. 1987. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 88 (2) 207-212.

Martínez, M. L.; Rincón, E. 1993. Growth analysis of *Chamaechrista chamaechristoides* (leguminosae) under contrasting nutrient conditions. *Acta Ecol.* 14 (4), 521-528.

Martínez, M. L.; Moreno-Casasola, P. 1996. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *J. Coastal Res.* 12 (2), 406-419.

Martínez, M. L.; Moreno-Casasola, P.; Castillo, S. 1993. Biodiversidad costera: Playas y Dunas, 160-181pp. En *Biodiversidad marina y costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad y CIQRO, México, D. F. p 865.

Van der Maarel, E.; Boot, R.; Van der Doorn D.; Rijntjes, J. 1985. vegetation succession on the dunes near Ostvoorne, The Netherlands: a comparison of the vegetation in 1959 and 1980. **Vegetatio**. 58, 137-187.

Maun, M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. **Vegetatio**. 111, 59-70.

McGonigle, T. P.; Evans, D. G.; Miller, M. H. 1990. Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. **New Phytol.** 116, 629-636.

McGonigle, T. P.; Miller, M. H. 1993. Responses of mycorrhizae and shoot phosphorus of maize to the frequency and timing of soil disturbance. **Mycorrhiza**. 4, 63-68.

Moorman, T.; Reeves, F. B. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. **Amer. J. Bot.** 66 (1), 14-18.

Moreno-Casasola P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. **Biotica** 7 (4), 577-602.

Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plants species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. **J. Biogeog.** 15, 787-806.

Moreno-Casasola, P.; van der Maarel, E.; Castillo, S.; Huesca, M. L.; Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver. I. **Biotica** 7 (4), 491-526.

Morton, J. 1993. Problems and Solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. **Mycorrhiza**. 2, 97-109.

Morton, J.; Benny, G. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. **Mycotaxon**. 37, 471-491.

Naidoo, G.; Mundree, S. 1993: Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in *Sporobolus virginicus*. *Oecologia*. 93, 360-366.

Nicolson, T. H. 1960. Mycorrhiza in the gramineae II. Development in different habitats, particularly sand dunes. *Trans. Br. micol. Soc.* 43, 132-145.

Nicolson, T. H.; Johnston, C. 1979. Mycorrhiza in the gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. *Trans. Br. micol. Soc.* 72, 261-268.

Padisák, J. 1993. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia*. 249, 135—156.

Pérez-Maqueo, O. 1995. Análisis del efecto de los disturbios en la dinámica de la Playa del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias, UNAM, México, D. F.

Phillips, J. M.; Hayman 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular fungi for rapid assesment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55, 158-161.

Pickett, S. T.; Kolasa, J.; Armesto, J. J.; Collins, S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*. 54, 129—136.

Pielou, E. C. 1975. Ecological diversity. Harper & Row. p 371.

Piñero, D.; Sarukán, J., González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estudios de poblaciones. *Bol. Soc. Bot. México*, 37, 69-118. citado por Leon-Paniagua, L. 1986. Distribución altitudinal de los murcielagos en el NE del estado de Queretaro. Tesis de Maestría en Ciencias, UNAM, México, D. F.

Ponce, H. 1991. Sifonapterofauna (ARTHROPODA; INSECTA) asociada a roedores en el bosque mesofilo de montaña de la Sierra de Juarez, Oaxaca: una interpretación biogeografica. Tesis de Maestría en Ciencias, UNAM. México. D. F.

- Powell, C. I. 1980. Mycorrhizal infectivity of eroded soils. **Soil Biol. Biochem.** 12, 247-250.
- Puppi, G.; Chiapperi, F.; Tabacchini, P.; Sanvito, A.; F. Carpigo 1986. Endogonaceae del litorale tirrenico. **Mic. Ital.** 2, 7-14.
- Puppi, G.; Riess, S. 1987. Role and ecology of VA mycorrhizae in sand dunes. **Angew. Bot.** 61, 115-126.
- Read, D. J. 1989. Mycorrhizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems. **Proc Roy Soc Edinburgh.** 96 B, 89-100.
- Rohlf, F. J. 1988. NTSYS-pc, Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Exeter. version 1.5.
- Römer W.; Schilling G. 1986. Phosphorus requirements of the wheat plant in various stages of life cycle. **Pl. & Soil.** 91, 221-229.
- Rose, S. L. 1988. Above and belowground community development in a marine sand sand dune ecosystem. **Pl. & soil.** 109, 215-226.
- Rykiel E. JR 1985. Towards a definition of ecological disturbance. **Austral. J. Ecol.** 10, 361-365.
- Salas, M. 1994. Efecto de las micorrizas vesículo-arbusculares en la competencia por nutrimentos entre dos especies pioneras de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de licenciatura, UNAM. México. D. F.
- Sánchez-Herrera, O.; López-Ortega. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. **Folia Entom. Mex.** 75, 119-145.
- Schenck, N. C.; Perez, Y. 1990. Manual of the identification of VA micorrhizal fungi. INVAM. Gainesville. p 286.
- Shannon, C.; Wiener W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. p 117.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular- arbuscular mycorrhizae management in tropical agrosistemas. Technisch Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. Eschborn.
- Sigüenza, C. 1993. Dinámica de la micorriza vesículo-arbusculares en siete especies vegetales de las dunas de El Socorro, B. C. Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. México. Ensenada.

Sigüenza, C.; Espejel I.; Allen, E. 1995. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. **Mycorrhiza**. 6, 151-157.

Stahl, P.; Christensen, M. 1990. Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: uniform garden experiments. **Mycol. Res.** 94 (8), 1070-1076.

Stahl, P.; Christensen, M. 1991. Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: breadth of environmental tolerance. **Mycol. Res.** 95 (3), 300-307.

St. John, T. V.; Coleman, D. S. 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology. **Can. J. of Bot.** 66, 553-557.

Steel, R. G.; Torrie, J. H. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. Mc Graw Hill, México. p 622.

Stürmer, S. L.; Bellei, M. M. 1994. Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brasil. **Can. J. Bot.** 72, 359-363

Sylvia, D. M. 1986. Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida dunes. **Mycologia**. 78 (5), 734-740.

Sylvia, D. M.; Will, M. E. 1988. Establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and other microorganisms on a beach replenishment site in Florida. **Appl. Env. Microbiol.** 54, 348-352.

Tews, L.; Koske, R. E. 1986. Toward a sampling strategy for vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Trans. Brit. Mycol. Soc.** 87, 353-358.

Trappe, J. M. 1977. Three new Endogonaceae: *Glomus constrictus*, *Sclerocystis clavisporea*, and *Acaulospora scrobiculata*. **Mycotaxon**. 6, 359-366.

Trappe, J. M.; Bloss, H. E.; Menge, J.A. 1984. *Glomus deserticola* sp. nov. **Mycotaxon**. 20, 123-127.

Trouvelot, A.; Kough, J. L.; Gianinazzi-Pearson, V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de Methodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. Proceedings of the I European Symposium on Mycorrhizae: Inra, Paris. pp 217-222.

Walker, C. 1982. Species in the Endogonaceae: a new species (*Glomus occultum*) and a new combination (*Glomus geoporum*). **Mycotaxon**. 15, 49-61.

Walker, C.; Rhodes L. H. 1981. *Glomus albidum*: a new species in the Endogonaceae. **Mycotaxon**. 12, 509-514.

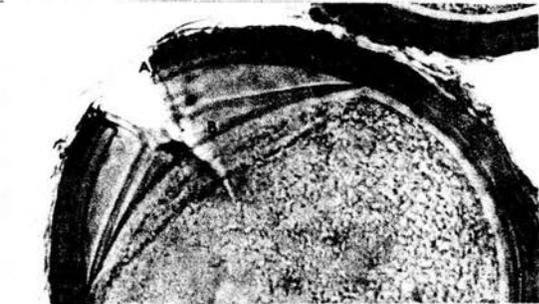
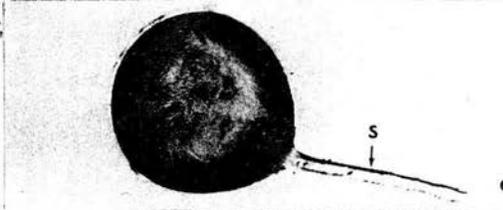
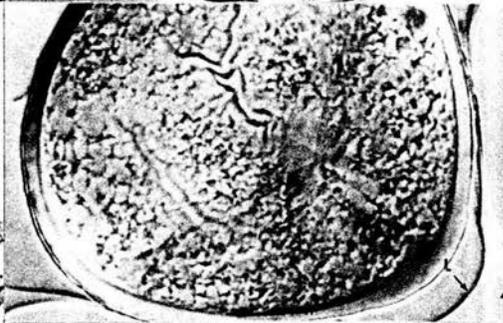
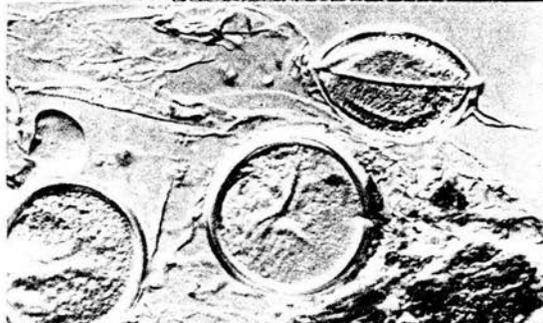
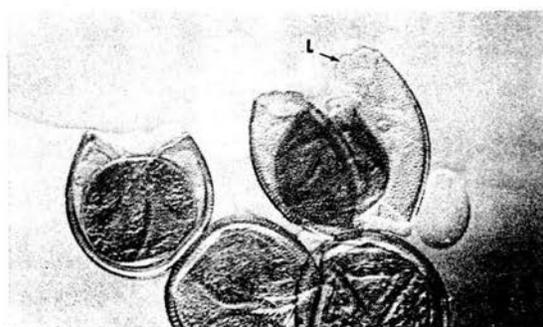
Walker, C.; Trappe J. M. 1981. *Acaulospora spinosa* sp. nov. with a key to the species of *Acaulospora*. **Mycotaxon**. 12, 515-521.

Warner, N. J.; Allen, M. F.; MacMahon, J. A. 1987. Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. **Mycologia**. 75 1(5), 721-730.

APÉNDICE A

Fotografías de las especies descritas

- Foto 1: *Acaulospora scrobiculata* (160X). Pared laminada ornamentada (L).
- Foto 2: *Acaulospora* aff. *spinosa* (160X). Pared evanescente (E) y pared laminada ornamentada (L) del grupo A.
- Foto 3: *Glomus albidum* (160X).
- Foto 4: Detalle de la pared laminada externa de *Glomus albidum* (320X), la cual se vuelve expandible (L).
- Foto 5: Complejo *Glomus deserticola*-*Glomus geosporum* formando un denso esporocarpo (80X).
- Foto 6: Complejo *Glomus deserticola*-*Glomus geosporum*. Hifa de sostén (S) de color amarillo de (160X).
- Foto 7: Detalles de la pared peridial de *Glomus globiferum* (160X): abultamiento vesiculado (A) e hifas (H).
- Foto 8: Detalles de los dos grupos de paredes (A y B) de *Glomus globiferum* (320X).
- Foto 9: *Glomus pustulatum* (160X). Pared unitaria ornamentada (U).
- Foto 10: *Glomus* sp.1 (160X), con dos grupos de paredes (A y B). Hifa de sostén en forma de embudo (S).



APÉNDICE A (cont.)

Fotografías de las especies descritas (cont.)

Foto 11: *Glomus* sp.2 (160X), detalles de las paredes: dos paredes laminadas (L) y una pared más interna membranosa (M).

Foto 12: *Glomus* sp.2 dentro de raíces (80X).

Foto 13: *Glomus* sp.3 (160X).

Foto 14: Detalles de las paredes de *Glomus* sp.3 (160X): dos paredes laminadas (L) y una pared más interna membranosa (M).

Foto 15: Detalles de los tres grupos de paredes (A, B y C) de *Scutellospora* sp.2 (80X).

Foto 16: Pared membranosa (M) de *Scutellospora* sp.2, la cual cambia con el reactivo de Melzer a color rosa-purpura (160X).

Foto 17: *Scutellospora* sp.1 (80X).

Foto 18: Grupos de paredes (A, B y C) de *Scutellospora* sp.1 (160X).

Foto 19: *Scutellospora* sp.1 (160X). Pared coriácea del grupo C (C), la cual se tiñe con el reactivo de Melzer a color rojo.

Foto 20: *Scutellospora* sp.3 (80X).

Foto 21: Vista superficial de la ornamentación de *Scutellospora* sp.3 (320X). Las verrugas se encuentran formando parches irregulares.

Foto 22: Vista en corte óptico, de la ornamentación de *Scutellospora* sp.3 (320X). Detalles de las verrugas (V).

APÉNDICE A (cont.)

Fotografías de las especies descritas (cont.)

Foto 11: *Glomus* sp.2 (160X), detalles de las paredes: dos paredes laminadas (L) y una pared más interna membranosa (M).

Foto 12: *Glomus* sp.2 dentro de raíces (80X).

Foto 13: *Glomus* sp.3 (160X).

Foto 14: Detalles de las paredes de *Glomus* sp.3 (160X): dos paredes laminadas (L) y una pared más interna membranosa (M).

Foto 15: Detalles de los tres grupos de paredes (A, B y C) de *Scutellospora* sp.2 (80X).

Foto 16: Pared membranosa (M) de *Scutellospora* sp.2, la cual cambia con el reactivo de Melzer a color rosa-purpura (160X).

Foto 17: *Scutellospora* sp.1 (80X).

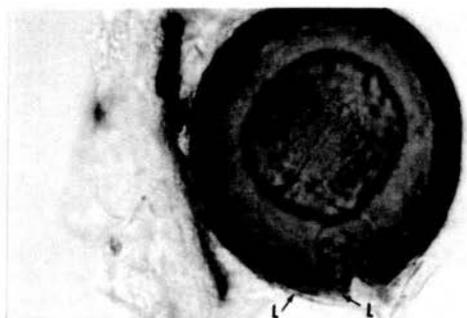
Foto 18: Grupos de paredes (A, B y C) de *Scutellospora* sp.1 (160X).

Foto 19: *Scutellospora* sp.1 (160X). Pared coriácea del grupo C (C), la cual se tiñe con el reactivo de Melzer a color rojo.

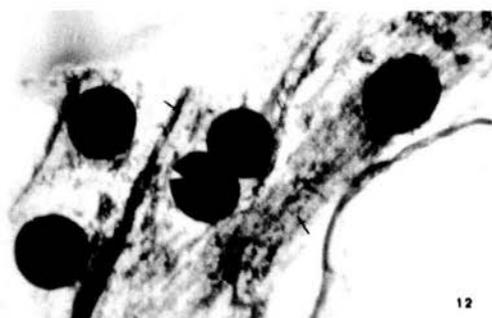
Foto 20: *Scutellospora* sp.3 (80X).

Foto 21: Vista superficial de la ornamentación de *Scutellospora* sp.3 (320X). Las verrugas se encuentran formando parches irregulares.

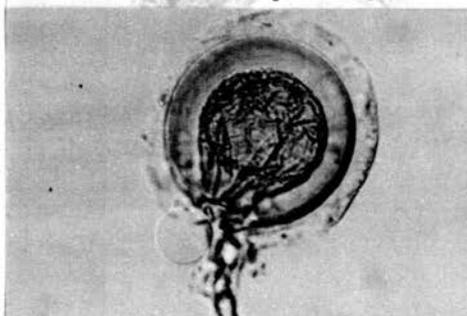
Foto 22: Vista en corte óptico, de la ornamentación de *Scutellospora* sp.3 (320X). Detalles de las verrugas (V).



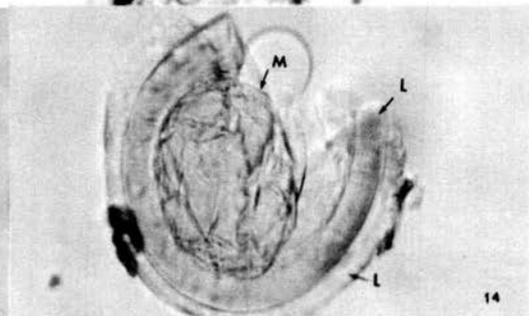
11



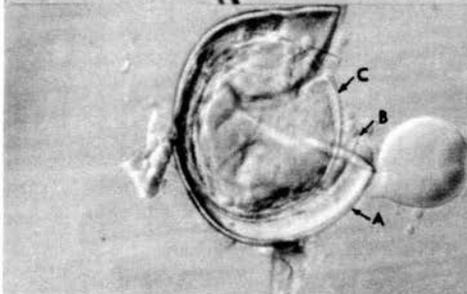
12



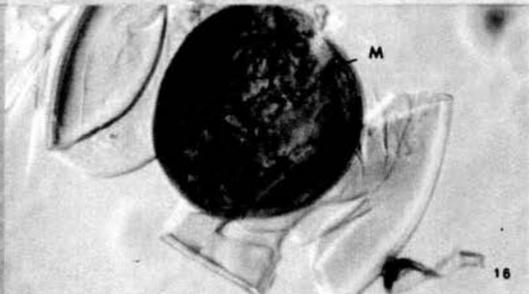
13



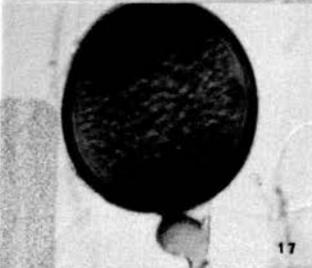
14



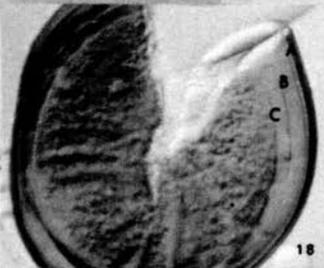
15



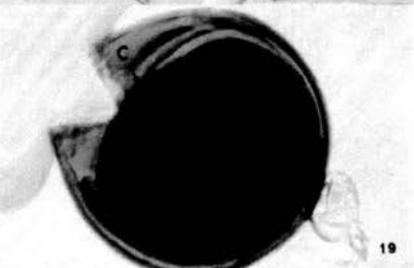
16



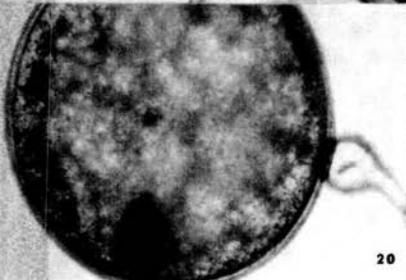
17



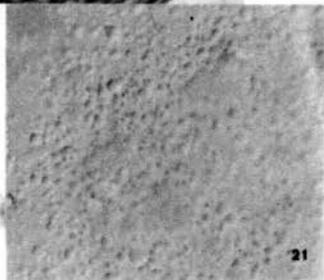
18



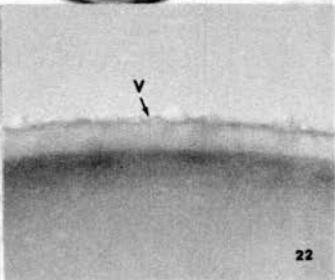
19



20



21



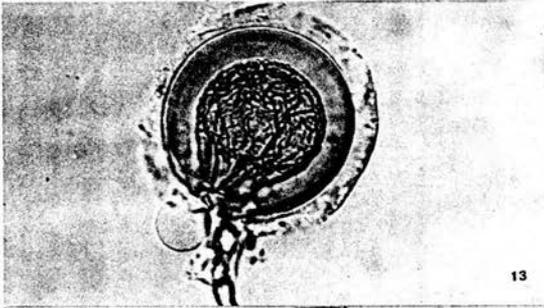
22



11



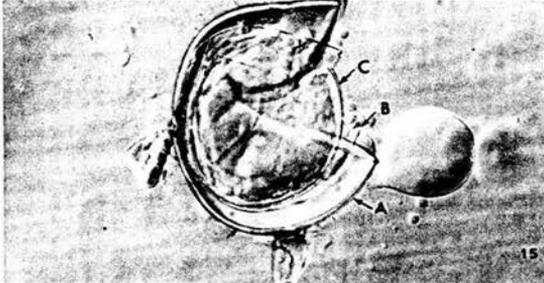
12



13



14



15



16



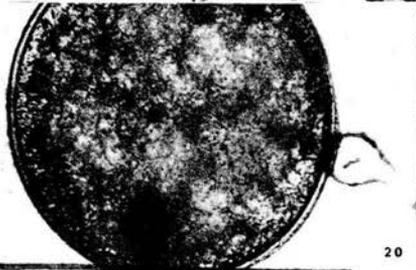
17



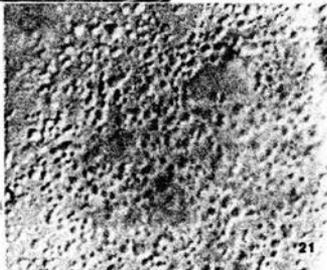
18



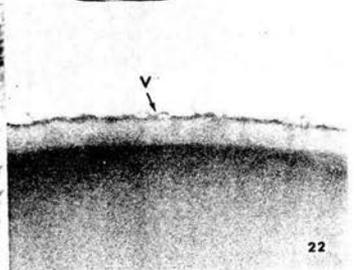
19



20



21



22

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN