



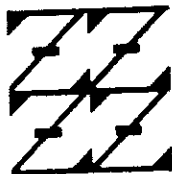
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

POTENCIALIDAD DE LOS HONGOS MICORRIZOGENOS
ARBUSCULARES DE LAS ISLAS DE FERTILIDAD DE MEZQUITE
(*Prosopis laevigata*) DE DOS AGOSTADEROS SEMIARIDOS
DEL VALLE DE ACTOPAN, MEXICO CENTRAL
UN ENFOQUE ECOLOGICO PARA RECUPERAR LA VEGETACION

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
NOE MANUEL MONTAÑO ARIAS

U N A M
F E S
Z A R A G O Z A



LO MURAMO EJE
DE NUESTRA REFLEXION

TESIS FINANCIADA POR: PAPIIT-DGAPA: IN 212598
Y DE FORMA DESFASADA POR PROBETEL, UNAM

DIRECTOR: M. en C. ROSALVA GARCIA SANCHEZ

MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE DEL 2000

20.11.00



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.

Es indudable que el origen y la historia, no sólo de América Latina sino del mundo, están indisolublemente ligados a los vegetales, quienes a su vez han estado ligados, por miles de años, a pequeños organismos del suelo que por su tamaño hemos ignorado pero que, en conjunto con las plantas, son los gigantes clave en el funcionamiento de los ecosistemas que tanto hemos sobre-explotado.

Hoy a las puertas del tercer milenio, necesitamos nuevamente de las plantas y de esos pequeños gigantes (microbiota) para renacer.

Por esta razón, debemos cuanto antes, proponer alternativas para recuperar las comunidades vegetales, a la microbiota edáfica, al suelo y los demás recursos de los ecosistemas que poco a poco y día con día perturbamos más y más. Para exponer brevemente esta epopeya de la Ecología recurriré al poema de J. L. Borges (1995) y adaptado por J. Crisci (1998) que dice:

*En América latina están conspirando. El hecho data de 12,000 años atrás. Se trata de
hombres de diversas estirpes, que profesaban diversas religiones
y que hablaban diversos idiomas.*

Han tomado la extraña resolución de ser razonables.

Han resuelto olvidar sus diferencias y acentuar sus afinidades.

*Fueron olmecas, aztecas, mayas, incas y diaguitas, tenían el hábito de la agricultura y no
ignoraban que los vegetales son la fuente de la vida.*

*Fueron oidores y adelantados cuya tarea permitió que las selvas y desiertos se conservaran
y que el tomate, el maíz y la papa se difundieran por el planeta.*

Fueron Humboldt y Bonpland recorriendo el Orinoco y Darwin colectando en la Patagonia.

Son un descendiente maya del Chiapas actual, atesorando en su lenguaje tzeltal la

Taxonomía y Ecología Vegetal de sus antecesores.

Son un botánico, un sistemático, o un ecólogo, pero también son: Hernández X., Rzedowski,

Forero, Crisci, Varela y Guzmán, Toledo y Sarukhán y Jaramillo y, Gómez-Pompa. y todos

*aquellos que unamos nuestros esfuerzos por crear una torre de razón y conocimiento para
recuperar los recursos naturales, pues entre ellos las plantas son quienes alumbran nuestro*

origen, nuestro presente y el motivo de unión entre los pueblos de todo el planeta.

En esta vasta y excelentísima ciencia llamada Ecología, la tesis que hoy presento, de que mi labor es sólo el comienzo, ha abierto caminos y medios para que otras mentes más penetrantes y brillantes que la mía exploren sus rincones más remotos en búsqueda de nuevas alternativas para la conservación, manejo, recuperación y aprovechamiento de los recursos naturales de las zonas semiáridas de México.

N. M. Montaña

DEDICATORIAS

Dedico esta tesis:

Con amor a MIS PADRES:

Genaro Montaña Quezada y Esperanza Arias Garibay

Quienes me dieron la oportunidad de vivir, educarme y superarme; a ellos agradezco infinitamente su apoyo, confianza, comprensión y cariño.

Para MIS HERMANOS:

Ana Georgina, Susana A. y al próximo Biólogo de la familia Genaro; esperando que les sirva como ejemplo en su y/o para su superación personal y profesional.

A la memoria de mis abuelos:

Susana Quezada Hernández †

Pedro Montaña Ávila †

Porfirio Arias Hernández †

Y en honor a mi abuela Juana Garibay Vásquez.

Y a quien con su energía complementó mi existencia e iluminó mi camino durante gran parte de mi Carrera; a ti:
Hilda I. Medrano Castañeda.

Es autor: N. M. Montaña

Algo importante que recordar ...:

Un 17 de Junio de 1976, vi la luz por primera vez, tiempo después, supe que era la luz de la vida y eso fue gracias a mis padres: Genaro Montaña y Esperanza Arias, a quienes amo inmensamente y son la parte primordial de y en mi existir.

Al continuar mi existencia me di cuenta que en mi vida tres personajes complementan mi alegría por vivir, mis hermanos: Genaro, Ana y Susana.

Durante mis estudios, grandes sabios me enseñaron desde las primeras letras hasta la existencia de la Ciencia pero, fue a Susana Fernández a quien le tocó mostrarme a la Ciencia que me conquistaría: la Biología.

La UNAM, FES Zaragoza y una multitud de académicos hicieron posible mi formación como Biólogo. Durante ella: Genaro, Fabiola, Rosalva, Gerardo, Arcadio, Manuel R., Víctor Manuel, Carlos, Ramiro, David, Edmundo, Alfonso, Felipe, Juan T. y Lucía con su: confianza, apoyo, estimulación en mi formación y su amistad, me mostraron, a pesar de mis fallas y deficiencias, el presente y el futuro de mi Carrera.

Pero, en cada momento de todo ese tiempo: Erika, Rodolfo, Claudia, Josefina, Alfredo, Jorge y Verónica, con su valiosa amistad fueron el complemento para lograrlo.

Mis amigos, profesores y compañeros fueron las células para mi formación universitaria. Sin embargo, hubo alguien que desde el inicio me brindó su amistad y, le tocó mostrarme tres importantes vertientes en mi vida: (1) la existencia y el por qué de la investigación, (2) mi inclinación por la Ecología y la relación planta-suelo y (3) a quien pudiera transformar mi vida en un minuto. A esta persona agradeceré siempre por señalarme el camino a seguir en mi existir, su nombre: Genaro Ochoa de la Rosa.

Hasta entonces me di cuenta que en mi vida algo faltaba,

Pero, un 22 de Enero de 1996, a las 10: 45 AM a una gran amiga: Fabiola Morales, le tocó presentarme a la mujer que pudo mi vida transformar en un minuto, que representa la energía complemento en mi existir, a quien ¡quiero mucho! su nombre: Hilda I. Medrano.

Todo fue como un sueño, impredecible pero realizable y un todo poderoso me permitió vivirlo...

En el próximo siglo mi vida será cosa de locura, pues antes de que el hoy se marche llegará mañana y el ayer no se irá nunca, pues antes de que llegue mañana deseo poner a la biología al servicio del mundo para que el ayer nunca se vaya y para que el mañana sea mejor, pues sólo así valdrá la pena lo que hoy he vivido...

De pronto, dos pequeñitas con su existir me han hecho comprender la vida como un suspiro, como un abrir y cerrar de ojos, ellas son:
Carolina Poleth
Y Adriana Montserrat.

Noé Manuel Montaña Arias

Nov. del 2000

La presente tesis se desarrolló en el laboratorio de Zonas Áridas, que pertenece a la Unidad de Investigación en Ecología Vegetal de la **Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México**, bajo la dirección de la:

M. en C. Rosalva García Sánchez
y la asesoría del
Biól. Genaro Ochoa de la Rosa

Esta tesis también forma parte del proyecto global titulado: “Influencia de las micorrizas arbusculares en el establecimiento de plantas a fin de inducir la Restauración de la Cubierta Vegetal en el Valle de Actopan, estado de Hidalgo, México” responsabilidad de la M. en C. Rosalva García Sánchez y del Dr. Arcadio Monroy Ata, por lo que el autor fue apoyado con una beca en el programa PAPIIT-DGAPA, proyecto IN 212598 y de forma desfasada por el Programa de Beca Tesis de Licenciatura (PROBETEL) UNAM.

D R. © AUTOR: Noé Manuel Montaña Arias

Unidad de Investigación en Ecología Vegetal, Laboratorio de Zonas áridas.
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.

Esta tesis debe citarse adecuadamente al hacer uso de su contenido y de esta manera evitar invadir los derechos del autor.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Facultad de Estudios Superiores (FES) "Zaragoza" de la Universidad Nacional Autónoma de México; por la formación profesional e intelectual que en ella recibí, para hacer posible este trabajo ecológico, el cual deseo enormemente, que proporcione alternativas enfocadas hacia el manejo sustentable y recuperación de los recursos naturales de los ecosistemas semiáridos de México, que son clave indiscutible de sustento nacional.

Brindo mi mayor reconocimiento y gratitud a: M. en C. Rosalva García Sánchez, Biól. Genaro Ochoa de la Rosa, Biól. Elvia Fabiola Morales Gómez, M. en C. Gerardo Cruz Flores y Dr. Arcadio Monroy Ata (FES Zaragoza, UNAM), por creer en mi y apoyarme siempre incondicionalmente a pesar de mis deficiencias y faltas, por su inagotable: paciencia, confianza, enseñanzas, asesoría y estimulación para seguir adelante pero, especialmente por su gran amistad.

A los miembros del jurado: M. en C. Rosalva García Sánchez, Biól. Genaro Ochoa de la Rosa, Biól. Roberto Balderas Ramírez, Biól. Ma. Jesús Sánchez Colín, M. en C. Gerardo Cruz Flores; (FES Zaragoza, UNAM), agradezco sus valiosos comentarios y aportaciones que sin duda alguna enriquecieron y mejoraron este trabajo.

Diferentes personas también enriquecieron e hicieron posible esta investigación con sus ideas, opiniones críticas, asesoría y ayuda técnica en laboratorio y campo:

Así los M. en C. Gerardo Cruz Flores, Germán Calva Vázquez y el Biól. Ramiro Ríos Gómez, (FES Zaragoza, UNAM), me apoyaron en la fase experimental facilitando el acceso a una gran cantidad de material para el montaje del experimento y el análisis de tejido vegetal; en especial el Mtro. Gerardo Cruz brindó amplias aportaciones durante esta difícil fase.

La Biól. Verónica Quiroz García con su valioso, constante e incansable apoyo y compañía siempre colaboró con ideas y trabajo técnico en varias fases del proyecto, generando en todas y cada una de ellas, una intensa labor en un ambiente ameno haciéndome sencilla la existencia.

Asimismo, las Biól. Erika Ortiz Martínez y Josefina Aguilar Arellano colaboraron en la fase de tamizado de suelo e hicieron valiosas aportaciones y críticas al borrador del anteproyecto; los Pas. de Biól. Gustavo Pérez, Edna A. Barragán y Roberto C. Tufiño colaboraron en intensas fases de muestreo de suelo y vegetación en campo. El Pas. Biól. Genaro Montaña Arias, participó en intensas jornadas de trabajo en la fase experimental, de diseño y en la revisión de la redacción final de la tesis y artículos realizando valiosas aportaciones y críticas.

Los doctores Juan T. Frías Hernández (Inst. de Ciencias Agrícolas de la Universidad de Guanajuato) y Edmundo García-Moya (Colegio de Posgraduados, Montecillo), me facilitaron bibliografía inédita, reciente y original sobre “islas de fertilidad” y “hongos micorrizógenos arbusculares”; a ambos agradezco su confianza y, en especial al Dr. García-Moya sus consejos y disposición para revisar una y otra vez el manuscrito del proyecto realizándole atinadas observaciones y sugerencias. Los doctores: Luis Isaac Aguilera Gómez (UAEM, Toluca), Alfonso Valiente-Banuet (Inst. Ecología, UNAM) y Arcadio Monroy Ata (FES Zaragoza, UNAM), con su paciencia y disposición para la revisión y largas horas de discusión asignadas a los planteamientos de este trabajo, realizaron importantes críticas y sugerencias a tomar en cuenta en la redacción final.

Agradezco al Dr. Víctor M. Ordáz Chaparro (Colegio de Posgraduados, Montecillo), el apoyo brindado con el análisis del suelo, al Dr. Isaías H. Salgado Ugarte (FES Zaragoza, UNAM) la asesoría y ayuda brindada con el análisis estadístico de los datos, al Biól. Rodolfo Rioja Nieto, a la Pas. de Biól. Guadalupe Ávila Rivera (FES Zaragoza, UNAM) y a la Biól. Silvia Mónica Avilés Marin (Colegio de Posgraduados, Montecillo) las charlas sobre los datos e ideas que se discutieron en la tesis y sobre el modelo de la “bomba ecológica” y al Dr. Felipe García Oliva (Inst. Ecología, *Campus* Morelia, UNAM) sus sugerencias y consejos que me ubicaron en función de realizar como tesis, lo más acorde a mis intereses y que fundamentará mi formación profesional, además de permitirme tomar algunas clases del curso de ecosistemas, el cual me proporcionó valiosas herramientas para “cuajar” el planteamiento inicial y la discusión de la tesis.

El Dr. Gabor J. Bethlenfalvay (Departament of Agriculture, Agricultural Research Service, Corvallis, Oregon, USA.) me proporcionó información inédita a la que no hubiera podido acceder sin su amable colaboración, pues el Dr. Gabor me envió sus publicaciones más recientes!, acción que agradezco profundamente. Al Dr. José Sarukhán Kermez (Inst. Ecología, UNAM), agradezco el tiempo asignado en la revisión del anteproyecto, sobre el aspecto ecológico de recuperación de la cubierta vegetal. Asimismo, agradezco a la Dra. Lucía Varela Fregoso (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional), sus sugerencias al proyecto, literatura proporcionada, paciencia, su contagioso entusiasmo, enseñanzas, confianza y sustancial apoyo en la fase de identificación de los géneros y especies de hongos micorrizógenos arbusculares, la cual no hubiese sido posible sin su brillante participación.

Expreso las más sinceras gracias a: el Biól. Roberto Ramos González por su paciencia para imprimir una y otra vez este documento y por su asesoría en la digitalización de las diapositivas, a la Srta. Lydia Geminiano Carmen por su constante apoyo para el llenado de las

hojas del trámite burocrático de la tesis, pues con su habilidad en la máquina de escribir hizo más sencillo este largo proceso; y de igual forma doy las gracias a la QFB Ma de la Luz López Martínez quien amablemente agilizó dicho trámite.

Hago patente un profundo agradecimiento a Fundación UNAM y Fundación TELMEX, por haberme otorgado la beca de apoyo económico durante el tiempo en que realice mi Carrera, apoyo que fue sumamente estimulante y importante para terminarla exitosamente.

Asimismo, agradezco a la PAPIIT- DGAPA y al Programa de Beca Tesis de Licenciatura (PROBETEL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) quienes de forma desfasada me otorgaron la beca de apoyo económico para la elaboración de esta tesis. Esto fue también un gran estímulo para mí.

A mis amigos: Rodolfo Rioja, Erika Ortiz, Claudia A. Alba, F. Josefina Aguilar, Alfredo Hernández, Jorge E. Ramírez, Genaro Ochoa, Fabiola Morales, Susana Fernández, Rosalva García, Arcadio Monroy, Gerardo Cruz y Verónica Quiroz agradeceré siempre, no sólo el impulso para culminar este trabajo, sino también el haberme soportado durante tanto tiempo y por ser parte fundamental e integral de mi formación como biólogo y como persona

Mi gratitud queda expresada para todas aquellas personas que de alguna u otra manera también contribuyeron para formación universitaria. Entre ellas quiero señalar especialmente que la familia Arias Garibay y el Sr. Isaac Montaña siempre me ayudaron y alentaron para lograr terminar esta fase de mi formación profesional.

Finalmente debo señalar, que a pesar de la gran cantidad de personas que colaboraron o revisaron este trabajo; las ideas y planteamientos discutidos, así como los errores u omisiones son mi única y absoluta responsabilidad.

Sin embargo, todo esto fue posible, gracias a DIOS.

Noé Manuel Montaña Arias
Noviembre del 2000

CONTENIDO

	Págs
CONTENIDO	i
Índice de cuadros	iii
Índice de figuras	vi
Índice de gráficos	vii
RESUMEN	
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	4
MARCO TEÓRICO	7
➤ Generalidades de los hongos micorrizógenos	7
➤ Micorrizas arbusculares	9
a) Taxonomía	9
b) Desarrollo y morfología	12
c) Fisiología	13
d) Relación suelo-micorriza arbuscular-planta	13
➤ Importancia ecológica de las micorrizas arbusculares	17
➤ El papel de las micorrizas arbusculares en las zonas áridas y semiáridas	18
➤ El mezquite (<i>Prosopis laevigata</i>)	21
a) Usos y beneficios del mezquite	22
b) Importancia ecológica del recurso <i>Prosopis</i> en los ecosistemas áridos y semiáridos	23
➤ Las gramíneas (<i>Poaceae</i>)	24
➤ Las "islas de fertilidad" en las zonas áridas y semiáridas	25
➤ Las islas de fertilidad y los hongos micorrizógenos: Bombas ecológicas para recuperar la vegetación de agostaderos semiáridos degradados	27
JUSTIFICACIÓN	32
PROBLEMÁTICA	33
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	35
ZONA DE ESTUDIO	36
MATERIALES Y MÉTODOS	39
a) FASE I Elección de los sitios de trabajo (agostaderos) y muestreo en campo	39
b) FASE II Trabajo en laboratorio I	41
c) FASE III Trabajo de invernadero y laboratorio II	42
d) FASE IV Trabajo de gabinete de análisis	46

RESULTADOS Y DISCUSIÓN	48
Caracterización de la vegetación y estado de perturbación de los agostaderos	48
Diversidad y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares	59
<i>Diversidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)</i>	59
<i>Abundancia de esporas y tipos morfológicos (color y forma) de HMA.</i>	61
Experimento de Invernadero: Efecto de los HMA y potencial de inóculo del suelo asociado al mezquite y de áreas adyacentes sobre el desarrollo de <i>Bouteloua curtipendula</i> . ("zacate banderita")	69
<i>Respuesta morfológica de <u>B. curtipendula</u> a los HMA del suelo proveniente de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas adyacentes sin vegetación (FIF)</i>	69
<i>Distribución de la biomasa fresca de <u>B. curtipendula</u> como respuesta a los HMA del suelo DIF de mezquite y FIF</i>	81
<i>Distribución de la biomasa seca de <u>B. curtipendula</u> como respuesta a los HMA del suelo DIF de mezquite y FIF</i>	85
<i>Distribución de la biomasa seca total, cociente de biomasa raíz/parte aérea (R:V) e Índice de respuesta a la micorrización (IRM) de <u>B. curtipendula</u></i>	90
<i>Colonización Micorrícica arbuscular (MA) de <u>B. curtipendula</u> en las distintas condiciones de suelo (DIF y FIF) de los agostaderos en estudio</i>	98
<i>Nutrición fosfatada de las plantas de <u>B. curtipendula</u> crecidas en las diferentes condiciones de suelo (DIF y FIF) de cada agostadero</i>	106
<i>Potencial del inóculo de HMA de los suelos DIF y FIF de los agostaderos en estudio, evaluado mediante la especie sensora: <u>B. curtipendula</u></i>	115
<i>Relación entre algunas variables de respuesta de <u>B. curtipendula</u> a las diferentes condiciones (DIF y FIF) de suelo de los agostaderos</i>	120
CONCLUSIONES	128
ESTUDIOS SUBSECUENTES RECOMENDABLES	132
LITERATURA CITADA	134
ANEXO I : Figuras y cuadros complementarios a la metodología	144
ANEXO II : Datos sobre el experimento en invernadero	147
ANEXO III : Descripción de los tipos morfológicos y de las morfo-especies	148
NOTAS	

Índice de cuadros

	Págs
Cuadro 1 Universalidad y características de los tipos de micorrizas. (Tomado de Smith y Read, 1997).	10
Cuadro 2 Clasificación de los hongos micorrizógenos arbusculares.	11
Cuadro 3 Características de los hongos micorrizógenos arbusculares y plantas que son influenciadas por procesos involucrados en la formación de éste tipo de micorrizas (Abbott y Gazey, 1994).	16
Cuadro 4 Algunas especies arbustivas que forman "islas de fertilidad" en ecosistemas áridos y semiáridos.	26
Cuadro 5 Ubicación y características de los sitios de muestreo de los agostaderos semiáridos en estudio.	37
Cuadro 6 Algunas variables que permiten valorar la degradación de la cubierta vegetal de zonas áridas y semiáridas (Raina and Sen, 1991; Kumar, 1992).	40
Cuadro 7 Propiedades físico-químicas evaluadas en el suelo colectado	41
Cuadro 8 Características que justifican y describen la especie sensora empleada en la evaluación de la potencialidad del inóculo (PI) del suelo de las islas de fertilidad de los agostaderos en estudio.	42
Cuadro 9 Variables a evaluar en plantas de <i>B. curtipendula</i> y en el suelo a fin de evaluar la potencialidad del inóculo (IP), caracterización y efecto del suelo de las islas de fertilidad de ambos agostaderos.	45
Cuadro 10 Valores promedio de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), diversidad máxima (H' máx.) y equitatividad (E) para los dos agostaderos semiáridos en estudio. Mediante valores de presencia-ausencia (0,1), las letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con la prueba de Tukey a $P \leq 0.05$.	48
Cuadro 11 Valores de importancia y coberturas relativas de las especies que componen las comunidades vegetales de los agostaderos en estudio.	50
Cuadro 12 Valores promedio de abundancia, cobertura y distancia planta-planta de las especies asociadas con mezquite en los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	52
Cuadro 13 Valores promedio de las características de la población de mezquite en cada agostadero.	53
Cuadro 14 Valores de las propiedades físicas y químicas de los suelos sin vegetación en los agostaderos.	54

Cuadro 15	Características físicas, químicas y biológicas de los suelos provenientes de las islas de fertilidad de Mezquite (<i>Prosopis laevigata</i>) (DIF = dentro de la isla de fertilidad) y de las áreas abiertas (FIF = fuera de la isla de fertilidad) de dos agostaderos semiáridos del Valle de Actopan, Hidalgo, México.	55
Cuadro 16	Presencia de morfo-especies y especies de hongos micorrizógenos arbusculares dentro de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y fuera de la isla de fertilidad (FIF), para ambos agostaderos.	59
Cuadro 17	Total de especies, morfo-especies, tipos morfológicos (TM) y número de esporas de HMA bajo el mezquite (DIF) y en sitios abiertos (FIF) para cada agostadero.	62
Cuadro 18	Abundancia total y (en %) de tipos morfológicos de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares dentro de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y fuera de ellas (FIF), para ambos agostaderos. *Los tipos morfológicos se describen en el ANEXO 2 junto con las especies y morfo-especies.	65
Cuadro 19	Promedios de las variables morfológicas de respuesta de <i>Bouteloua curtipendula</i> a los HMA del suelo de cada agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	71
Cuadro 20	Incrementos (%) de las variables morfológicas de <i>Bouteloua curtipendula</i> , respecto al testigo y (número de veces incrementadas) como respuesta a diferentes densidades (diluciones de suelo: 100% a 0%) de HMA del suelo proveniente de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de sitios fuera de ella (FIF), para los agostaderos Santiago de Anaya (SA y signo + = con vegetación menos perturbada) y González-Ortega (GO y signo - = con vegetación más perturbada).	74
Cuadro 21	Coefficiente de correlación (r) para la Longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) y las variables de respuesta morfológica de las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> (banderita) crecidas suelo proveniente de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y de las áreas abiertas (FIF) de los agostaderos en estudio.	79
Cuadro 22	Promedio de biomasa fresca y seca de parte aérea (PA) y raíz (R) y la relación R:PA de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	87
Cuadro 23	Promedio de biomasa seca total, índice de respuesta a la micorrización (IRM), índice de eficiencia de la planta (IE) y de la raíz (IER) de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	95

Cuadro 24	Promedio de colonización micorrícica arbuscular de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	99
Cuadro 25	Longitud radical total y longitud radical colonizada por micorrizas arbusculares (MA) de <i>Bouteloua curtipendula</i> ("banderita") y efecto de la dilución del suelo sobre la cantidad de esporas de HMA respecto a cada agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	101
Cuadro 26	Contenido de fósforo en tejido vegetal e índice de eficiencia de uso de fósforo (IEU de P) de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	108
Cuadro 27	Potencial de inóculo de los HMA promedio por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad), evaluado mediante <i>Bouteloua curtipendula</i> .	118
Cuadro 28	Regresiones entre las variables de respuesta de las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> sembradas en las diferentes condiciones de suelo (DIF = dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF = áreas abiertas), cuyos valores r^2 y P corresponden a un rango que va desde un suelo completo con un 100% de HMA (condiciones actuales) hasta un suelo con el 0% de estos endófitos (condiciones de perturbación total). Los valores de P son significativos con $P \leq 0.05$ mediante un análisis de regresión ortogonal (r, Pearson) y ofrecen el valor de confianza bajo un modelo ajustado linealmente para predecir el efecto de la perturbación sobre los HMA.	121

Índice de figuras

		Págs
Figura 1	Diagrama del modelo "Bomba ecológica" de islas de fertilidad y hongos micorrizógenos arbusculares para recuperar la vegetación.	31
Figura 2	Mapa de la ubicación de la zona en estudio.	38
Figura 3	Esporas de los hongos micorrizógenos.	66
Figura 4	Raíces de <i>B. curtipendula</i> (banderita) colonizadas por micorrizas arbusculares (MA)	97
Figura 5	Plantas de <i>B. curtipendula</i> (banderita) crecidas en suelos provenientes de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) de áreas adyacentes sin vegetación (FIF) de los agostaderos Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	97

Cuadro 24	Promedio de colonización micorrícica arbuscular de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	99
Cuadro 25	Longitud radical total y longitud radical colonizada por micorrizas arbusculares (MA) de <i>Bouteloua curtipendula</i> ("banderita") y efecto de la dilución del suelo sobre la cantidad de esporas de HMA respecto a cada agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	101
Cuadro 26	Contenido de fósforo en tejido vegetal e índice de eficiencia de uso de fósforo (IEU de P) de <i>Bouteloua curtipendula</i> por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad).	108
Cuadro 27	Potencial de inóculo de los HMA promedio por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad), evaluado mediante <i>Bouteloua curtipendula</i> .	118
Cuadro 28	Regresiones entre las variables de respuesta de las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> sembradas en las diferentes condiciones de suelo (DIF = dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF = áreas abiertas), cuyos valores r^2 y P corresponden a un rango que va desde un suelo completo con un 100% de HMA (condiciones actuales) hasta un suelo con el 0% de estos endófitos (condiciones de perturbación total). Los valores de P son significativos con $P \leq 0.05$ mediante un análisis de regresión ortogonal (r, Pearson) y ofrecen el valor de confianza bajo un modelo ajustado linealmente para predecir el efecto de la perturbación sobre los HMA.	121

Índice de figuras

		Págs
Figura 1	Diagrama del modelo "Bomba ecológica" de islas de fertilidad y hongos micorrizógenos arbusculares para recuperar la vegetación.	31
Figura 2	Mapa de la ubicación de la zona en estudio.	38
Figura 3	Esporas de los hongos micorrizógenos.	66
Figura 4	Raíces de <i>B. curtipendula</i> (banderita) colonizadas por micorrizas arbusculares (MA)	97
Figura 5	Plantas de <i>B. curtipendula</i> (banderita) crecidas en suelos provenientes de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) de áreas adyacentes sin vegetación (FIF) de los agostaderos Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	97

Indice de gráficos

		Págs
Gráfica 1	Número promedio (Tukey (HDS) $p < 0.001 \pm ES$) de esporas (a) y tipos morfológicos (b) de hongos micorrizógenos arbusculares por 100 g de suelo seco para cada agostadero y condición de suelo (DIF, dentro de la isla de fertilidad; FIF, fuera de la isla de fertilidad).	63
Gráfica 2	Respuesta de <i>Bouteloua curtipendula</i> en incremento (% de ganancia respecto al testigo) de las variables morfológicas: altura (a), No. de tallos (b), grosor de los tallos (c), No. de hojas (d), área foliar (e) y clorofila total (f) en cada condición de suelo dentro de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y fuera de ella (FIF), para los agostaderos Santiago de Anaya (+ = vegetación menos perturbada) y González-Ortega (- = vegetación más perturbada); así como su respuesta al efecto de dilución de cada suelo.	76
Gráfica 3	Porcentaje de incremento ($\pm ES$) respecto al control, de la biomasa fresca de la parte aérea (a) y de la raíz (b) de plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	82
Gráfica 4	Incremento (%), respecto al testigo, de la biomasa seca de la parte aérea (a) y de la raíz (b) de plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas fuera abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	88
Gráfica 5	Incremento (%) de la biomasa seca total (BST) respecto al testigo (a) e índice respuesta a la micorrización (IRM) (b) de plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas fuera abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA+) y González-Ortega (GO-).	93
Gráfica 6	Efecto de la perturbación del suelo ($\pm ES$) sobre: la longitud total de la raíz (LT), la longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) (a) y el porcentaje de micorrización arbuscular total (b) de las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> en suelo completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de las áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	104
Gráfica 7	Índice de eficiencia de uso de fósforo (%IEU P) (a), eficiencia de la raíz (IER) (b), eficiencia de la planta (%IE) (c) e índice respuesta a la micorrización (%IRM) (d) de plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (SDF) y de áreas fuera abiertas (SFIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA+ con vegetación arbustivas menos perturbada) y González-Ortega (GO- vegetación más perturbada).	107

Gráfica 8	Efecto de la perturbación del suelo sobre el incremento (% respecto al control, \pm ES) de la concentración [P] (a) y la acumulación (Acum P) (b) de fósforo en la parte aérea de <i>Bouteloua curtipendula</i> con distinto grado de colonización micorrícica arbuscular. Las plantas crecieron en suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	110
Gráfica 9	Efecto de la perturbación del suelo sobre el incremento (% respecto al control, \pm ES) de la concentración [P] (a) y la acumulación (Acum. P) (b) de fósforo en la raíz de <i>Bouteloua curtipendula</i> con distinto grado de colonización micorrícica arbuscular. Las plantas crecieron en suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).	113
Gráfica 10	Efecto de la perturbación sobre el Potencial de inóculo (IP = No. de propágulos por 100g de suelo, \pm ES) de los HMA del suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de las áreas abierta (FIF) de los agostaderos Santiago de Anaya (SA + cobertura vegetal menos perturbada) y González-Ortega (GO – cobertura vegetal más perturbada).	116
Gráfica 11	Relación entre el suelo de cada sitio (agostaderos: SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega) con dos condiciones diferentes de suelo por agostadero (SA= 1= asociado a mezquite y 2 = zonas abiertas; GO = 3 = asociado a mezquite y 4 = zonas abiertas) y las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> . La gráfica (a) muestra la relación entre la longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) y el incremento de biomasa seca total (BST), la gráfica (b) indica la relación entre la LRC por MA y el incremento (%) de biomasa seca total, la gráfica (c) indica la relación entre la LRC por MA y el potencial de inóculo (IP) de cada suelo y la gráfica (d) muestra la relación entre el potencial de inóculo de cada suelo y el incremento (%) en la acumulación total de fósforo (ATPG). La probabilidad significativa para todos los valores de r , <i>Pearson</i> es menor o igual a 0.01.	122
Gráfica 12	Relación entre la longitud radical colonizada (LRC) por MA de las plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> y el potencial de inóculo (IP) de cada condición de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas, el signo +,- implican el estado de conservación de la cubierta vegetal arbustiva de cada agostadero) de los agostaderos (SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega). Las ecuaciones de cada gráfica (a,b,c,d) permiten predecir la relación LRC vs IP, bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r , <i>Pearson</i> menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos.	123
Gráfica 13	Relación entre el incremento de biomasa seca total (BST) de <i>Bouteloua curtipendula</i> y la longitud radical colonizada (LRC) por MA para cada uno de los agostaderos (SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega) y de las condiciones de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas). Las ecuaciones de las rectas de cada gráfica (a y b) permiten	124

predecir la relación BST vs LRC por MA, bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r , *Pearson* menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos. Las diluciones están indicadas en cada gráfico por los números (1 = 0%, 2 = 25%, 3 = 50%, 4 = 100%).

Gráfica 14.	Relación entre la Acumulación total de fósforo (ACUMTP) en plantas de <i>Bouteloua curtipendula</i> y con una longitud radical colonizada (LRC) por MA en cada condición de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas, el signo +,- implican el estado de conservación de la cubierta vegetal arbustiva de cada agostadero) de los agostaderos (SA = Santiago de Anaya y GO = González-Ortega). Las ecuaciones de cada gráfica (a,b,c,d) permiten predecir la relación ACUMTP vs LRC por MA bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r , <i>Pearson</i> menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos.	125
-------------	---	-----

Indice de cuadros y figuras en los ANEXOS

		Págs
ANEXO I		
Cuadro 1	Distribución de tratamientos	145
Cuadro 2	Preparación de muestras y diluciones para evaluar la potencialidad del inóculo del suelo de islas de fertilidad y sitios abiertos proveniente de los agostaderos en estudio	146
Figura 1	Esquema general de la metodología	144
Figura 2	Esquemmatización del método de muestreo en campo	145
ANEXO II		
Cuadro 3	Datos de germinación de las semillas de <i>Bouteloua curtipendula</i>	147
Cuadro 4	Condiciones de temperatura y humedad durante el experimento	147
ANEXO III		
	Descripción de los tipos morfológicos, morfo-especies y especies encontradas	148

RESUMEN

La vegetación semiárida del Valle de Actopan en México central, al igual que en otras zonas del país y del mundo, se ha perturbado por actividades antropogénicas de índole industrial, agrícola o pecuario que alteran su estructura y la dinámica de los procesos ecológicos y biológicos involucrados en el funcionamiento natural de las comunidades vegetales y del ecosistema. En ellas, el Mezquite (*Prosopis laevigata*) como componente arbustivo estructural, forma bajo su dosel "islas de fertilidad (IF)" que refugian grupos microbianos como los "hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)" quienes establecen una simbiosis mutualista con las plantas favoreciéndoles ante condiciones de estrés ecológico-edáfico.

Con la finalidad de proponer alternativas para recuperar la vegetación de los ecosistemas semiáridos el presente trabajo partió de intentar conjuntar el papel biológico y ecológico de las IF y de los HMA en el modelo "bombas ecológicas". En base al modelo la hipótesis implicó que "las IF de mezquite favorecen la abundancia y diversidad de HMA ante condiciones de perturbación de la vegetación y del suelo, por lo que es posible que los HMA del suelo de las IF posea una potencialidad inóculante alta que favorece a las especies no recurrentes de la condición IF ante condiciones de perturbación".

Los objetivos de este trabajo fueron evaluar en dos agostaderos (Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO)) con diferente grado de perturbación en su vegetación: (1) la abundancia y diversidad de esporas de HMA del suelo de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de sitios abiertos (FIF), (2) el potencial de inóculo (IP) de los HMA del suelo DIF y FIF, bajo condiciones controladas mediante *Bouteloua curtipendula* que fue una especie sensora no recurrente de la condición isla y (3) el efecto de la perturbación sobre la diversidad, abundancia y el IP de los HMA en suelo proveniente de la DIF y de FIF.

Los resultados muestran que la perturbación de la vegetación arbustiva reduce la cantidad de nutrimentos en el suelo y que estos sólo se incrementan en el suelo del sitio menos perturbado y en el DIF de mezquite; de manera que en estas condiciones de suelo existe una mayor regulación biológico-edáfica sobre la dinámica de nutrimentos al favorecer a la microbiota. En efecto, la abundancia de esporas de HMA fue, respecto al suelo FIF, diferente ($P \leq 0.05$, Tukey) y mayor en suelo DIF en ambos agostaderos, respondiendo a un gradiente de mayor a menor, que fue del sitio con la vegetación más conservada (SA) en la condición DIF (4411 esporas) hasta la condición FIF (2574) del sitio más perturbado GO, con dos condiciones intermedias FIF de SA (2915) y DIF de GO (3206).

Se encontró un total de 7 morfo-especies, 2 especies y 18 tipos morfológicos (color y forma). La diversidad de esporas más alta fue para las condiciones DIF, mientras que las FIF con menor diversidad presentaron sólo especies del género *Glomus*. El suelo DIF de GO presentó la mayor diversidad de esporas (especies y morfo-especies) y una mejor distribución de los tipos morfológicos. Esta condición respondió

a la hipótesis de "disturbio intermedio" propuesta por Connell (1978) lo que sugiere al suelo DIF de GO como una fuente de mayor potencial biológico para actuar como un inóculo multiespecífico ante condiciones de perturbación.

Las plantas de *B. curtipendula* crecidas en suelo completo DIF de ambos agostaderos tuvieron la mejor respuesta a la micorrización y los porcentajes de colonización mayores, lo que se reflejó significativamente, respecto a los suelos FIF y al control, en un mayor incremento del No. de hojas, tallos, altura, etc., en producción de biomasa seca total (BST) y en acumulación de fósforo por planta. Las plantas en suelo DIF de GO obtuvieron proporcionalmente, respecto a su control, iguales beneficios que las plantas en suelo DIF de SA pero, su tamaño y BST real fue significativamente menor; sin embargo, su respuesta a la micorrización fue de un 17.2% mayor y la colonización por micorrizas arbusculares (MA) fue mayor en un 15.3%. Una mayor consistencia ($P \leq 0.05$) mostró la correlación entre las variables de respuesta de la planta y la micorrización arbuscular cuando *B. curtipendula* creció en suelo DIF; dicha consistencia disminuyó conforme aumenta el grado de perturbación por agostadero y en las condiciones FIF en donde las plantas y los HMA presentaron un forma de respuesta "mutualista desequilibrada".

El No. de propágulos (IP) de cada suelo (DIF SA = 10782.1, DIF GO = 6743.7, FIF SA = 3834.8 y FIF GO = 3678.2) fue diferente ($P \leq 0.05$, Tukey), al igual que el %MA, la producción de BST y acumulación de fósforo en *B. curtipendula* se afecta más drásticamente para el suelo DIF cuando el suelo se somete a una perturbación que implica disminuir las poblaciones de HMA. El suelo DIF de GO, con la mayor diversidad de esporas mostró ser el mejor inóculo de HMA, pues la respuesta de *B. curtipendula* depende más de la funcionalidad de la MA reflejada en una mayor micorrización, incremento de la concentración de fósforo, producción de BST, contenido de clorofila, No. de hojas, etc.; a grado tal que, ante condiciones de perturbación, este inóculo actúa similar al que se podría obtener de un sitio más conservado, lo que sugiere: que los métodos para evaluar el IP, al considerar la cantidad de propágulos y no la diversidad no evalúan el efecto y beneficios reales de los HMA sobre la planta.

Finalmente la hipótesis fue comprobada y permite indicar que la isla de fertilidad y los HMA, juntos en el modelo de las bombas ecológicas, son elementos de equilibrio ecológico ante condiciones de perturbación. Estos son fuente potencial viable para la producción de inóculos multiespecíficos que favorecen el desarrollo de las plantas como *B. curtipendula* (C4), que de manera natural no recurren a la condición IF, por lo que se sugiere que las plantas inoculadas con HMA de la condición DIF de un sitio perturbado tienen mayores posibilidades de establecerse en suelo FIF del mismo sitio y de ser elementos claves en la sucesión ecológica en el agostadero para ser usadas en programas de recuperación de la vegetación.

Palabras clave: Ecosistemas semiáridos, Micorriza arbuscular, Islas de fertilidad, Rehabilitación ecológica, Restauración Ecológica, Recuperación de la vegetación, Hongos micorrizógenos arbusculares, Potencial de inóculo, Mezquite, Nutrición vegetal, Especies C4, *Bouteloua curtipendula*.

ABSTRACT

The semi-arid vegetation of the Valley of Actopan in central Mexico, as in other regions of the country and of the world, it has been perturbed by population human activities as industrial, agricultural or cattle that alter their structure and dynamics of processes ecological and biological involved in natural function of the plants communities and ecosystems. In them, the Mesquite (*Prosopis laevigata*) as component structural, it forms under their canopy fertility islands (FI) that give refuge microbial groups as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) who establish a mutualism symbiosis with the plants favoring them before stress conditions ecological-edaphic.

With purpose of proposing alternatives to revegetation of the semi-arid ecosystems the present work left of attempting to join paper biological and ecological of the FI and AMF in model "ecological bombs". In based the model the hypothesis implied that "FI of mesquite to favor abundance and diversity of AMF before conditions of disturbed of the vegetation and soil, for what is possible that the AMF soil of the FI possesses a inoculum potential high to favor wath non recurrent species of the condition IF before disturbed conditions."

The aims of this work were to evaluate in two semi-arid rangelands (Santiago of Anaya (SA) and González-Ortega (GO)) with different disturbance degree in their vegetation: (1) the abundance and diversity of spores of AMF in soil mesquite fertility islands (DFI) and outside (FFI), (2) the inoculum potential (IP) of the AMF of soil DFI and FFI, under conditions controlled using *Bouteloua curtipendula* as sensor species not recurrent to condition fertility island and (3) disturbed effect on the diversity, abundance and IP of the AMF in soil DFI and FFI.

The results suggest that vegetation shrubs disturbed reduces the quantity of nutriments in soil and that these are only increased in soil areas not disturbed and in soil DFI mesquite; so that under these soil conditions a bigger exists regulation biological-edaphic on nutrients dynamics when favoring to microorganismis. Indeed, the abundance of AMF spores was, regarding the soil FFI, different ($P \leq 0.05$, Tukey) and bigger in soil DFI in rangelands, responding to a gradient of bigger to smaller that it was of the place with the conserved vegetation (SA) in condition DFI (4411 spores) until condition FFI (2574) of disturbed place GO, with two intermediate conditions FFI of SA (2915) and DFI of GO (3206).

Obtained a total of 7 morfo-species, 2 species and 18 morfological types (color and it forms). The major spores diversity was for DFI conditions, whereas the FFI with smaller diversity only presented species *Glomus* sp. The soil DFI of GO presented the biggest spores diversity (species and morfo-species) and a better distribution of morfological types. This condition responded to the hypothesis of intermediate disturbance proposed by Connell (1978) what suggests to soil DFI of GO like a source of more biological potential to operate an inoculum many species before disturbed conditions.

The plants of *B. curtipendula* grown in soil DFI complete of both rangelands had the best answer to micorrhization and with major percentages of arbuscular micorrhizal colonization, that you reflection significantly, regarding the soils FFI and to control, in a bigger increment of the height, Number of leaves, tillers, etc., in production of total dry biomass (STB) and in major phosphorus accumulation plant. The plants in soil DFI of GO obtained proportionally, regarding its control, same benefits that the plants in soil DFI of SA but, its size and real STB were significantly smaller; however, their micorrhization answer was of 17.2% bigger and the arbuscular micorrhiza (AM) colonization it was bigger in 15.3%. A bigger consistency ($P \leq 0.05$) it showed the correlation between variables of answer of the plant and the arbuscular micorrhization when *B. curtipendula* DFI it grew in soil; this consistency diminished as the disturbed degree increases for grassland and under FIF conditions where the plants and AMF presented an it forms of "unbalanced mutualism" answer.

The propagule number (IP-AMF) in each soil (DFI SA = 10782.1, DFI GO = 6743.7, FFI SA = 3834.8 and FFI GO = 3678.2) it was different ($P \leq 0.05$, Tukey), the same as the AM%, production STB and phosphorus accumulation in *B. curtipendula* are affected more drastically for soil DFI when the soil undergoes an disturbed, that implies to decrease of AMF populations. The soil DFI of GO, with the biggest spores diversity showed to be best inoculum in AMF, because the answer of *B. curtipendula* depends more of the AM functionality reflected in a bigger micorrhization, increment of the concentration phosphorous, STB production, chlorophyll content, number of leaf; to such degree that, in disturbed conditions, this inoculum acts similar to that one could obtain of a more conserved place, what suggests: that the methods to evaluate the IP, when considering the quantity of propagules and not the diversity doesn't evaluate the effect and real benefits of AMF on the plant.

Finally the hypothesis was proven and it allows to indicate that fertility island and the AMF, together in the model "ecological bombs", they are elements of ecological balance under disturbed conditions. These are viable potential source for production of many species inoculums that they favor plants development like *B. curtipendula* (C4 species) that don't appeal to FI condition in a natural way, for what is suggested that the plants inoculated with AMF of DFI condition of a perturbed area have bigger possibilities to settle down in soil FFI of east areas and of being key elements in the ecological succession in semi-arid rangeland to be used in programs of revegetation.

Key words: Semi-arid ecosystems, Arbuscular mycorrhiza, Fertility island, Ecological rehabilitation, Restoration Ecology, Revegetation, Arbuscular mycorrhizal fungi, Inoculum potential, Mesquite, Plant nutrition, C4 species, *Bouteloua curtipendula*

INTRODUCCIÓN

La perturbación de las comunidades vegetales naturales en el territorio mexicano es el resultado de la explotación y el manejo inadecuado de sus recursos, debido a un desconocimiento prácticamente total de los procesos ecológicos que se dan en ellas. En esta perspectiva, las comunidades vegetales que integran a los ecosistemas áridos y semiáridos del territorio nacional, ocupan alrededor del 60% de su superficie, albergan una gran biodiversidad (6000 spp de plantas), son depositarias de los más altos niveles de endemismos del país (Valiente, 1996, Toledo y Ordóñez, 1998), y han estado sujetas a fuertes presiones por actividades humanas, agrícolas y pecuarias (*p. e.* contaminación de diferentes tipos, tala inmoderada, sobrepastoreo, etc.), las cuales aunadas a las condiciones climáticas como sequías prolongadas, intenso calor y suelos poco desarrollados, han dado como resultado una cubierta vegetal dispersa y perturbada con baja capacidad de recuperación natural, en parte, debido al deterioro del suelo, ya que al disminuir la cubierta vegetal, este se ve sometido a los procesos de erosión acelerada y como consecuencia, a la pérdida de su fertilidad.

En este sentido, la situación de deterioro que se suscita en los ecosistemas semiáridos utilizados como agostaderos en el Valle de Actopan, Estado de Hidalgo, no difiere de lo señalado y obliga a explorar y proponer alternativas que permitan revertir el enorme daño ya ocasionado en grandes superficies de estos ecosistemas y, sobre todo favorecer la recuperación de su cubierta vegetal. Sin embargo, para poder emprender cualquier fase encausada a la rehabilitación de algún ecosistema es necesario, en primer término, conocer y comprender la estructura y funcionamiento (dinámica) del propio ecosistema ya que sólo de esta forma se aseguraría un mayor éxito del programa emprendido con este propósito.

Al abordar el problema de recuperar la cubierta vegetal de los ecosistemas semiáridos como es el caso de los agostaderos del Valle de Actopan en el Estado de Hidalgo, es importante el estudio de las interacciones positivas vegetación-microorganismos del suelo, o bien su restablecimiento a partir de alguna característica estructural y funcional de la propia vegetación que el ecosistema aún conserve y que sirva para emprender un programa de recuperación natural o inducida de la vegetación.

Este trabajo tiene como punto de partida la estructura y dinámica de la vegetación de los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan, en la cual existen leguminosas arbustivas como el Mezquite (*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex. Wild) M. C. Johnst.) que favorecen el

componente herbáceo del ecosistema, al proporcionar condiciones microambientales y microbiológicas claves en la sucesión ecológica (Cruz, 1992, 1996; Cruz, *et al.*, 1997; Frías-Hernández, 1998) y por lo tanto en la recuperación de la vegetación del propio ecosistema.

En la dinámica de los ecosistemas semiáridos, se ha mencionado que los hongos micorrízicos arbusculares como parte de la microbiota edáfica, tienen un papel importante en el establecimiento y mantenimiento de las plantas (Allen, 1991), ya que la vegetación, en general presenta asociaciones micorrízicas arbusculares, cuya importancia radica en incrementar la biomasa de la planta (Sieverding, 1991), modificar las interacciones competitivas (Sylvia, 1990; Allen, 1991, 1994), acelerar el proceso sucesional (Evans y Miller, 1990; Fischer, *et al.*, 1994; Titus y Del Moral, 1998b), incrementar la resistencia a la sequía (Roldan-Fajardo, 1994), aumentar su funcionalidad en la adquisición de nutrientes principalmente fósforo y en estructurar las comunidades vegetales (Gange, *et al.*, 1993). La afinidad de las plantas por establecer esta simbiosis mutualista con los hongos micorrizógenos arbusculares está en función de sus características de historia de vida, de esta manera las especies de plantas pioneras se desarrollan en medios perturbados donde hay baja disponibilidad de recursos, mientras que las plantas nómadas y tolerantes lo hacen en medios menos perturbados donde requieren incrementar sus ventajas competitivas como la captación de nutrientes en suelos de baja fertilidad, de manera que emplean esta simbiosis para poder persistir, esta situación es característica del escaso estrato herbáceo que aún se conserva en algunos agostaderos.

El mezquite (*Prosopis laevigata*), en su forma arbustiva, funciona como componente estructural de los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan en donde su presencia es de suma importancia, dado que bajo su copa, se acumulan materia orgánica y nutrientes que forman "islas de fertilidad" (García-Moya y Mckell, 1970; Tiedemann y Klemmedson, 1973a y b; Virginia y Jarrell, 1983; García-Espino, *et al.*, 1989; Cruz, 1996; Reynolds, *et al.*, 1999), las cuales pueden ser componentes importantes en los agostaderos semiáridos degradados ya que al crear condiciones microambientales favorables, contribuyen al establecimiento de asociaciones simbióticas entre las plantas herbáceas y los microorganismos del suelo como los hongos micorrizógenos y, al propiciar una alta abundancia de estos últimos, como reporta Frías-Hernández (1998), podrían actuar como centros dispersores de los propios hongos micorrizógenos, ya sea de manera natural o inducida, de forma tal que la funcionalidad de la isla de fertilidad más los hongos micorrizógenos sean partes estructurales claves en los procesos

sucesionales y potencialmente factibles en los programas de recuperación de la cubierta vegetal de agostaderos semiáridos perturbados.

Dado lo anterior, este trabajo aborda el estudio ecológico e infiere el papel potencial de los hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de islas de fertilidad inducidas por mezquites arbustivos, sobre el estrato herbáceo, en particular gramíneas que no tienen por condición ecológica recurrente, existir dentro de las islas de fertilidad, que tienen problemas de establecimiento, poblaciones dispersas y como ventaja encontrarse colonizando sólo espacios abiertos, dado que no dependen de manera natural de condiciones microambientales (*p. e.* humedad, temperatura, radiación solar, etc.) como las que puede proporcionar el dosel del mezquite, además de ser parte clave en la recuperación de la cubierta vegetal de los agostaderos semiáridos perturbados del Valle de Actopan.

De manera que, es importante conocer la composición de la microbiota micorrízica arbuscular, proveniente de agostaderos cercanos con diferente perturbación de la cubierta vegetal y densidad de mezquites, suelos poco fértiles y sin una carpeta herbácea que los proteja, pero con la presencia de “islas de fertilidad”. En efecto, el presente estudio pretende demostrar que son estas quienes constituyen un punto clave en la dinámica de los agostaderos, al favorecer la presencia, abundancia y diversidad de los hongos micorrizógenos arbusculares, dando como ventaja que el suelo proveniente de las islas de fertilidad tenga una alta potencialidad inóculante sobre las gramíneas que de manera natural no recurren a esta condición, permitiéndoles una mejor respuesta ante condiciones de baja fertilidad o de perturbación, para probar así, que el restablecimiento o inducción de la simbiosis micorrízica arbuscular a partir de un estrato nativo de la vegetación, puede encausar la posible recuperación de la cubierta vegetal y de la fertilidad del suelo al asegurar el establecimiento de una carpeta herbácea en sitios perturbados de estos ecosistemas.

MARCO TEÓRICO

Generalidades de los hongos micorrizógenos.

El suelo como sustrato natural para el crecimiento y desarrollo de las plantas, está formado por cinco componentes principales: materia mineral, agua, aire, materia orgánica y organismos vivos. Estos últimos forman la llamada microbiota edáfica, que incluye a grupos de microorganismos como: algas, bacterias, virus, protozoarios y hongos. Dicha microbiota en conjunto con la microfauna como los nemátodos y artrópodos, es la responsable de condicionar la fertilidad del suelo y la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas naturales y agroecosistemas, ya que participa, por ejemplo, en la descomposición del material vegetal y en la liberación de nutrientes esenciales para las plantas como el fósforo, nitrógeno, potasio, zinc, etc. garantizando su disponibilidad en cualquier ecosistema terrestre.

Para que los microorganismos del suelo se encuentren activos fisiológicamente requieren de las bombas suministradoras de sustratos energéticos al suelo, estas bombas son las plantas. Para definir tal suministro, se introdujo el término rizosfera que se designa a la región del suelo que se relaciona biológicamente con las raíces de las plantas; esta se divide a menudo en las siguientes zonas: (a) *rizosfera externa* o suelo rizosférico, que comprende la región del suelo que rodea a la raíz, en íntimo contacto con ella, cuya función principal es la estimulación de las poblaciones de microorganismos mediante exudados; (b) *rizoplana*, que es la propia superficie de la raíz y los microorganismos que viven en ella; y la (c) *endorrizosfera*, que se forma cuando el tejido cortical de la raíz es invadido y colonizado por microorganismos sapróbios y/o simbióticos (Barea, 1998).

Desde el punto de vista de sus relaciones con la planta, los microorganismos que invaden la endorrizosfera pueden ser sapróbios, simbioses parasíticas o simbioses mutualistas. En el caso de los simbioses mutualistas, su especialización a llegado a grado tal que, existe obligatoriedad e interdependencia: aunque puedan vivir separados, determinadas actividades fisiológicas sólo pueden llevarlas a cabo en simbiosis (en el caso del hongo la fase reproductiva), dichas simbiosis mutualistas son las responsables de la fijación del nitrógeno por bacterias (*Rhizobium*) y de la captación de nutrientes del suelo con ayuda de las micorrizas (Alexander, 1994; Barea, 1998).

Las micorrizas (del griego *myces*, hongo y *rhiza*, raíz) representan una asociación simbiótica mutualista, no patógena entre algunos hongos (microbioses) y las raíces de las plantas

superiores, aunque se han definido funcional y estructuralmente como órganos de absorción dobles cuando los hongos simbiotes viven dentro de los órganos de absorción sanos (raíces, rizomas o talos) de plantas terrestres, acuáticas o epífitas. La planta suministra al hongo fuentes de carbono procedentes del producto de la fotosíntesis, además de un nicho ecológico protegido de los fenómenos de antagonismo microbiano en la rizósfera. Por su parte el hongo, ayuda a la planta a absorber nutrientes minerales del suelo, principalmente el fósforo (Azcón y Barea, 1980; Barea, 1998; Camargo, 1998).

Los términos hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y micorrizas arbusculares (MA) convergen en la misma definición, sólo que el primero se refiere al hongo, incluyendo a las estructuras de resistencia y dispersión llamadas esporas (lo equivalente a la semilla de una planta), al micelio, a las vesículas (estructuras de almacén de nutrimentos), entre otras características que permiten identificar taxonómicamente a éste hongo (cada género y especie tiene características morfológicas, fisiológicas y moleculares propias). En otras palabras, se emplea la palabra micorrizógenos, cuando los hongos se encuentran en forma natural, esto es, sin colonizar aún la raíz de alguna planta. Mientras que el término micorriza se emplea cuando se hace referencia a la simbiosis en sí, es decir, a la raíz de una planta colonizada por uno o varios hongos micorrizógenos.

Los géneros y especies de hongos micorrizógenos se separan, en base a diferencias en su morfología (tipos de hifas, como el número y tipo de paredes, ornamentaciones, tamaño y color de la spora, etc.) Las micorrizas en cambio se separan en base a su morfología dentro de la raíz de la planta y en su fisiología aunque, algunos tipos es en base a su exclusividad a una planta hospedera (como los hongos micorrizógenos asociados únicamente a las orquídeas). De esta manera, se pueden reconocer siete tipos diferentes de micorrizas, estos son: Ectomicorriza, Ectoendomicorriza y Endomicorriza: Arbutoide, Monotropide, Ericoide, Orquidioide y la Arbuscular. La micorriza arbuscular es la más ampliamente distribuida (geográficamente), es formada por plantas de interés agronómico (e.g. maíz, frijol, trigo, jitomate), aunque en general un 95% de las plantas superiores son susceptibles a formar esta micorriza (véase cuadro 1).

Las ectomicorrizas, se caracterizan por una modificación de la raíz que pierde sus pelos y el hongo rodea a la raíz con un manto de filamentos o micelio tabicado llamado Red de Harting, de este manto parte una red miceliar externa más o menos desarrollada que se extiende por el

suelo, y una red miceliar interna que penetra en la raíz pero sin entrar al interior de las células (Sieverding, 1991).

Las ectoendomicorrizas sólo provocan pocos cambios en la morfología de la raíz, en la cual puede o no necesariamente existir manto hifal, Red de Harting o hifas enrolladas en células radiculares. Finalmente las endomicorrizas provocan pocos cambios en la morfología de las raíces; no hay manto en torno a la raíz, sin embargo, hay dos redes miceliarias, una externa y otra interna. El micelio penetra a la raíz intercelularmente y en el interior de las células radicales (intracelularmente). Dentro de este tipo existen seis grupos más (Cuadro 1), pero las más importantes, por su mayor distribución geográfica, abundancia en la naturaleza y propias de las plantas de interés agronómico y de un 95% de las plantas superiores, son las **micorrizas arbusculares (MA)** (Sieverding, 1991; Abbott y Robson, 1991; Smith y Read, 1997; Barea, 1998).

Micorrizas arbusculares.

Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes importantes del suelo en todos los continentes (salvo en la Antártida), al establecerse en simbiosis con el 95% de las especies de las plantas han adquirido una enorme importancia agronómica y ecológica en la sustentabilidad y estructura de los ecosistemas naturales e inducidos (Sieverding, 1991), por tal motivo en las últimas décadas se ha intensificado su estudio con la finalidad de conocer su comportamiento y atributos (Klironomos y Kendrick, 1993); por ello a continuación se abordan algunas de sus generalidades concernientes a:

Taxonomía. La clasificación de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) esta basada casi exclusivamente en criterios morfológicos (e.g. número y tipo de paredes, ornamentaciones, tamaño y color de la espora, etc.) de las esporas (Morton, 1988) y recientemente se han hecho estudios para demostrar que aunque la mayoría de las especies tienen amplia distribución, las características fisiológicas de una misma especie son totalmente diferentes dependiendo de la procedencia de los aislamientos. La clasificación taxonómica de estos microorganismos sugiere que las MA son hongos aseptados que pertenecen en la clase de los Zigomicetes, orden Glomales, en donde se incluyen todos los hongos del suelo que forman arbusculos en asociación mutualista con las plantas terrestres, a éste orden pertenecen los géneros *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Sclerocystis* y *Scutellospora* (Cuadro 2).

Tipos de micorrizas									
Características	MA	Ectomicorriza	Ectoendomicorriza	Arbutoide	Monotropoide	Ericoide	Orquidoide		
Hongos									
Septados	-	+	+	+	+	+	+		
No septados	+	-	-	-	-	-	-		
Colonización intracelular	+	-	+	+	+	+	+		
Manto Fungal	-	+	+ ó -	+ ó -	+	-	-		
Red de Harting	-	+	+	+	+	-	-		
Vesículas	+ ó -	-	-	-	-	-	-		
Aclorofílicos	-(?+)	-	-	-	+	-	+		
Taxa fungales	Zygo	Basidio/Asco	Basidio/Asco	Basidio	Basidio	Asco	Basidio		
Taxa de plantas hospederas	Biofitas Pteridofitas, Gimnospermas y Angiospermas	Basidio/Asco (Zygo) Gimnospermas y Angiospermas	Basidio/Asco Gimnospermas Angiospermas	Basidio Ericales	Basidio Monotropaceae	Asco Ericales y Briófitas	Basidio Orquidaceae		

Cuadro 1. UNIVERSALIDAD Y CARACTERÍSTICAS DE LOS TIPOS DE MICORRIZA. (Tomado de Smith y Read, 1997).

Los taxa fungales son abreviaturas de Zigomicetes, Ascomicetes y Basidimicetes. MA = Micorrizas Arbusculares.

El signo + indica presencia y el signo - ausencia de las característica

División: Eumycota Subdivisión : Zigomicotina Clase : Zigomicetes Orden: Glomales			
Suborden	Familia	Género	Núm. de especies*
Glomineae	Glomaceae	<i>Glomus</i>	79
		<i>Sclerocystis</i>	15
	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	28
		<i>Entrophospora</i>	3
Gigasporineae	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	9
		<i>Scutellospora</i>	25
Total			159

Cuadro 2. Clasificación de los hongos micorrizógenos arbusculares.

*Especies descritas en artículos científicos (A partir de varios autores; Varela, 1999 comun. pers.)

Morton (1990) propuso un esquema teórico para clarificar conceptos sistemáticos y evolutivos de los hongos micorrizógenos arbusculares; sin embargo, dicho esquema estuvo basado principalmente en el conocimiento de las especies de las zonas templadas y no será hasta que se consideren las especies de las zonas tropicales que dicho esquema podrá validarse. Al considerar que México tiene una ubicación privilegiada, por ser zona de confluencia de dos zonas biogeográficas, el conocimiento de la composición y asociación de sus especies de HMA con las plantas, puede tener un gran impacto en la clarificación de las relaciones filogenéticas y biogeográficas de estos hongos y por consecuencia de su esquema de clasificación taxonómica.

Actualmente se conocen a escala mundial 159 especies de estos hongos (Schenck y Pérez, 1990; Varela, 1999 comun. pers.), de las cuales cuatro han sido descritas de México. No obstante, se han hecho pocos trabajos sobre los hongos micorrizógenos arbusculares mexicanos y solo se han citado en artículos científicos 20 especies de la República Mexicana.

La taxonomía de las MA es aún incompleta, ya que sus características morfológicas específicas dentro de las especies de cada género en ocasiones no pueden ser visibles por las técnicas tradicionales lo que limita ampliamente la separación de especies (Morton, 1988), ante tal dificultad en la identificación de las especies de hongos micorrizógenos arbusculares, actualmente se están explorando y empleando técnicas de laboratorio más confiables como el uso de isoenzimas o el empleo de técnicas moleculares, para el análisis de las secuencias de DNA (amplificación de su genoma) y de otras características bioquímicas como la presencia de ácidos grasos éster metílicos a fin de complementar la información morfológica y esclarecer su

clasificación taxonómica (Klironomos y Kendrick, 1993; Smith y Read, 1997; Tisserant, *et al.*, 1998).

Desarrollo y morfología. Las micorrizas arbusculares (MA), son formadas por hongos que tienen un espectro de huéspedes extremadamente amplio, lo que obliga a catalogarlos como inespecíficos y generalistas. Su desarrollo (colonización de la raíz de una planta) comienza a partir de propágulos llamados clamidosporas o esporas (inactivas) de resistencia formadas por el hongo o bien, micelio (conjunto de hifas) originado de fragmentos de raíz o raíces completas previamente colonizadas. Los propágulos pueden penetrar a la raíz de una planta para colonizarla o bien las clamidosporas, que resisten condiciones adversas en el suelo, tales como el calor y la sequía, germinan cuando las circunstancias son favorables dando inicio al crecimiento primario del tubo germinativo (hifas colonizantes), el cual forma un apresorio sobre la superficie de la raíz, produciéndose así la penetración del hongo que tiene lugar normalmente entre dos células epidérmicas (es aquí donde el estado de crecimiento autótrofo del hongo termina). A continuación, la hifa invasora se ramifica intercelularmente de forma rápida en la corteza de la raíz, sin invadir endodermis, tejidos vasculares ni meristemos.

Una vez iniciada la colonización de la raíz, el hongo micorrizógeno arbuscular comienza la producción de hifas, vesículas y arbusculos en el parénquima radical y forman una extensa red de micelio (conjuntos de hifas) en el suelo unida al sistema radical de la planta hospedera, los arbusculos son estructuras altamente ramificadas, típicamente intracelulares que se localizan en las células cercanas al cilindro vascular y cuya función es la transferencia de nutrimentos desde y hacia el hospedante. Los arbusculos están formados a partir de una hifa inter o intracelular mediante ramificaciones dicotómicas sucesivas hasta formar series de ramas bifurcadas. Posterior a la formación de los arbusculos se forman las vesículas que son estructuras ovoides, globosas, elíptica, reniforme, claviforme o irregular que contienen material lipídico, estas son órganos de reserva y, en algunos casos su pared gruesa las asemeja a las clamidosporas, que en situaciones de estrés (bajo suministro de metabolitos desde la planta hospedera) estas reservas son utilizadas por el hongo y entonces la vesículas degeneran (Sieverding, 1991). Se forman inter o intracelularmente y tanto fuera como dentro de la raíz.

Una segunda fase del desarrollo de la colonización de la raíz de una planta por MA ocurre con el crecimiento exterior de las hifas de este hongo y el establecimiento de posteriores puntos de entrada. Las hifas que emergen de la raíz se extienden por el suelo varios centímetros

dando lugar al micelio externo, que constituye un sistema de absorción de nutrientes y captación de agua. Sobre el micelio se forman grandes esporas que van madurando hasta convertirse en clamidosporas; aunque determinadas especies desarrollan también esporocarpos (Azcón y Barea, 1980; Sanders y Scheikh, 1983; Valdés, 1989; Sieverding, 1991; Barea, 1998, Aguilera, 1999 comun. pers.).

Fisiología. Los hongos micorrizógenos arbusculares adquieren un estado funcional cuando colonizan la raíz de una planta (micorrizas arbusculares) y en efecto, la fisiología para la sobrevivencia de estos hongos esta íntimamente relacionada con su hospedero (la raíz colonizada de una planta) dado que es una simbiosis mutualista, el hongo recibe productos de la fotosíntesis de la planta en donde el flujo de carbohidratos está regulado por las especies de plantas hospederas y depende de las especies de hongos MA. Se estima que el hongo MA requiere del 1 al 17% de los carbohidratos los cuales permiten a la planta la producción de biomasa en la raíz, para su actividad funcional y desarrollo (Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi, 1983; Sieverding, 1991).

Los productos de la fotosíntesis de la planta, aparentemente metabolitos no específicos, son absorbidos por el hongo MA en la raíz, especialmente por los arbusculos donde la superficie de contacto entre el hongo y la planta hospedera es muy grande. Aún no es posible la identificación de los mecanismos fisiológicos del movimiento de los carbohidratos y metabolitos de la planta hospedera al hongo (Sieverding, 1991; Schwab, *et al.*, 1991; Koide y Schreiner, 1992).

Relación suelo - micorriza arbuscular - planta.

La micorriza arbuscular es un importante intermediario para que la planta (su hospedero) pueda beneficiarse en su nutrición, crecimiento, productividad y funcionalidad a partir de los elementos nutritivos del suelo.

En el suelo, las fuentes principales de fósforo están representadas por fitatos y fosfatos inorgánicos poco solubles y sólo entre 0.01 y 2.00 *mmoles* de este elemento están al alcance de las plantas. De acuerdo con las propiedades físicas y químicas del suelo, y de su abundancia en el suelo, existen iones de fósforo móviles y poco móviles; el ortofosfato, la forma en que el fósforo es asimilable por las plantas, pertenece a éstos últimos, por lo que su transporte en el suelo se lleva a cabo a través de un proceso lento de difusión. Además, este ion es fácilmente atrapado por

diversos componentes del suelo como algunas arcillas, minerales amorfos (alófanos) y iones metálicos (aluminio y calcio). Ya que la capacidad de una raíz para absorberlo, depende tanto de su transferencia a través del suelo como del poder de la raíz para absorberlo, la mayor limitante para capturar el ortofosfato parece radicar, en la mayoría de los casos, en su baja velocidad de movimiento (Jungk, *et al.*, 1993, Varela y Estrada-Torres, en prensa).

Debido a que las raíces absorben el ion ortofosfato a una velocidad mayor de la que este se mueve en el suelo, se forma alrededor de la raíz una zona de deficiencia de fósforo (Hayman, 1983; Marschner, 1992). Es aquí donde la micorriza arbuscular se convierte en un sistema de absorción que incrementa el volumen de suelo explorado por la raíz de la planta hospedera. Las hifas del hongo toman el fósforo básicamente de las mismas formas y de las mismas fuentes que las raíces no colonizadas, pero al estar más extensamente distribuidas en el suelo exploran un volumen de suelo mayor al que originalmente explora la raíz, traspasando las zonas de agotamiento e incrementando los sitios de absorción de fósforo (Hayman, 1983). Se ha sugerido que el mecanismo de entrada del fósforo a las hifas involucra un proceso de transporte activo y que las células extrarradiculares tienen mejores sistemas de captación de fósforo que las raíces debido a que presentan un patrón de entrada bifásico de ortofosfato; en otras palabras, se ha demostrado que a bajos niveles de fósforo en la solución de suelo, las raíces micorrizadas tienen sitios con mayor afinidad por el ion ortofosfato (Varela, 1999; comun. pers.; Estrada-Torres y Varela en prensa). Por otro lado, se ha postulado que los hongos tienen la capacidad de solubilizar fuentes inorgánicas como los fosfatos tricálcicos. Sin embargo, aún no es claro si estos hongos liberan ácidos orgánicos derivados de su metabolismo causando la solubilización del fósforo atrapado, o si estas respuestas en crecimiento son simplemente el reflejo de una mayor eficiencia de absorción del poco fósforo soluble presente en estos sistemas.

Una vez en el interior de las hifas, el fósforo viaja 1000 veces más rápido de lo que puede transportarse en el suelo. En el micelio fúngico, el fósforo se encuentra en forma de polifosfato, por lo que es posible que el ortofosfato sea polimerizado a través de polifosfato-quinasas, enzimas que han sido encontradas en las hifas de estos hongos (Capaccio y Callow, 1982). Los gránulos de polifosfato son transportados hasta los arbusculos y se ha sugerido que también podían actuar como materiales de reserva. En las vacuolas de los arbusculos maduros e hifas intracelulares, se han detectado también otras enzimas como las endopolifosfatasa o las fosfatasas alcalinas que seguramente deben estar implicadas en los mecanismos de transporte y

metabolismo del fósforo para que pueda ser incorporado a los esqueletos carbonados y transferido así al hospedero.

En resumen el proceso de translocación de fósforo desde la solución del suelo hasta el interior de las raíces involucra tres fases (1) captación del fosfato por el micelio externo, (2) translocación del fosfato desde el micelio externo hacia los arbusculos y, (3) transferencia del fosfato desde el arbusculo hasta las células de la planta.

Los mecanismos de absorción, transporte y transferencia de otros iones, del suelo a la planta por medio de la micorriza arbuscular, están menos estudiados. No obstante, se han encontrado en tejido vegetal incrementos en el contenido y concentración de otros nutrimentos como Cu, Zn, S, K y B; en algunos casos esto puede deberse a un efecto directo de la micorriza, aunque en otros puede ser una consecuencia de la nutrición fosfatada (véase Smith and Gianinazzi-Pearson, 1988). Actualmente un caso particular es la absorción del nitrógeno (N), dado que el incremento de su concentración en el hospedero se atribuye, por un lado a una respuesta indirecta, consecuencia de una mayor cantidad de fósforo en la planta, una mayor captación de fósforo por la MA o bien, que las MA estimulen asociaciones de la raíz con algunos otros micrororganismos como el *Rhizobium* o *Azorhizobium* en el caso de las leguminosas (Barea y Azcón Aguilar, 1983; Renaut, *et al.*, 1986; Camargo, 1998; Montaña, 1999) y, por el otro, a una respuesta directa, dado que las hifas externas de la MA son capaces de adquirir en nitrógeno del suelo reflejando en el hospedero una respuesta fisiológica significativa (Subramanian y Charest, 1999).

Los principales factores que afectan el desarrollo y fisiología de las micorrizas arbusculares son en primer término la luz y la temperatura, ellos pueden reducir la producción de esporas y la colonización de la raíz de una planta, cuando ésta como hospedero se ve sometida a grandes sombras o cuando la temperatura se reduce drásticamente. En segundo término, existen factores al nivel de las comunidades vegetales como la composición botánica, que esta relacionada con la propagación natural de las micorrizas arbusculares ya que se relaciona con la cobertura del suelo y con la persistencia de comunidades de plantas micotróficas; igualmente se considera como factor la altitud a la que pueden encontrarse y el estado sucesiones del ecosistema (Abbott and Robson, 1991). Véase Cuadro 3.

Además del efecto que la micorriza tiene sobre la captación de nutrimentos para la planta hospedera, estimula el crecimiento de la propia planta de forma relativa a la propia nutrición

mineral, de esta manera también las micorrizas arbusculares incrementan la producción de biomasa e influye en la distribución de la misma entre la parte aérea y la raíz (Barea y Azcón Aguilar, 1983; Bolan, 1991; Amijee, *et al.*, 1993; Jasper y Davy, 1993), a su vez un incremento en el aporte de nutrimento minerales a la parte aérea ocasiona que se transfieran a la raíz menor cantidad de productos de la fotosíntesis, siendo una porción mayor de éstos retenida en la parte aérea para ser utilizada en la producción de materia verde; como consecuencia la relación de la parte aérea peso seco de la raíz es, generalmente más alta en plantas micorrizadas (Smith y Read, 1997).

PROCESOS	CARACTERÍSTICAS*
Germinación de propágulos	Tiempo requerido para que las esporas maduren o para que superen la dormancia. Tasa de germinación de las esporas
Colonización de la raíz de la plantas hospedera	Longitud y distribución de las hifas de las esporas, hifas viejas y fragmentos de raíces en situaciones o condiciones sin y con disturbio. Susceptibilidad de la raíces de diferentes edades y de diferentes especies hospederas a ser colonizadas
Expansión o exploración de las hifas en el suelo	Tasa de crecimiento de la hifa y características de extensión de las hifas en las raíces. Tasa de crecimiento de las raíces
Formación de nuevos propágulos (esporas, fragmentos de micelio, fragmentos de raíz colonizada, hifas expandidas).	Longitud y distribución de la hifa en el suelo Número de propágulo y tiempo de producción en relación al estado de colonización

Cuadro 3. Características de los hongos micorrizógenos arbusculares y plantas que son influenciadas por procesos involucrados en la formación de éste tipo de micorrizas (Abbott y Gazey, 1994).

*Muchas de estas características pueden ser afectadas por factores edáficos como: el estado de fósforo en el suelo, pH, salinidad, temperatura, humedad, etc. (Hayman, 1982; Valdés, 1989; Rathore y Singh, 1995; Moyersoen, *et al.*, 1998)

Una mejora en la nutrición fosfatada, como consecuencia de una mayor micorrización arbuscular, puede ser la causa del incremento de la tasa fotosintética en las plantas micorrizadas; éste efecto es consecuencia de que el aporte de fósforo promueva un aumento en el ritmo de fijación de CO₂, - pues plantas micorrizadas por MA responden a levadas concentraciones de éste gas atmosférico -, o bien de un incremento en el área foliar de la planta (Rillig, *et al.*, 1999). Las MA también tienen efectos sobre el crecimiento de las plantas, no solo mediados por el aporte nutrimental, sino por alteraciones en el nivel fitohormonal de los tejidos de la planta y el transporte de estos productos entre los tejidos (Barea, 1998).

Importancia ecológica de las micorrizas arbusculares.

La estructura de las comunidades vegetales esta influenciada por la competencia interespecífica, por la herbivoría y por los factores bióticos, abióticos y microbióticos como la presencia de bacterias, algas, cianobacterias y de los hongos (Turner y Friese, 1998; citados por Camargo, 1998; Fillion, *et al.*, 1999). Los hongos micorrízicos arbusculares, elementos de la microbiota edáfica, son considerados especies clave (*keystone species*) que juegan un papel importante en la estructuración y funcionamiento de las comunidades vegetales, ya que existe información orientada a determinar la competencia e interacciones entre los MA y otros microorganismos (Ravnskov, *et al.*, 1999; Facelli, *et al.*, 1999), e incluso a determinar la influencia de los MA sobre plantas micorrizadas y no micorrizadas a niveles de composición de especies en comunidades vegetales (Aronson, *et al.*, 1993a; Gange, *et al.*, 1993; Francis y Read, 1994). De manera general, la actividad y diversidad de la microbiota a partir de condicionar la fertilidad del suelo, determina la estabilidad estructural y el funcionamiento de los ecosistemas naturales y agroecosistemas; esto es, la diversidad microbiana, en la que se incluyen los hongos micorrizógenos arbusculares, es esencial para garantizar los ciclos de los nutrimentos (para el caso de los MA también agua) y los fenómenos de descomposición (liberación y absorción de nutrientes) de material vegetal en cualquier ecosistema terrestre.

Las MA en su papel de estructurar las comunidades vegetales, establecen ventajas competitivas en sus hospederos; así por ejemplo, la micorrización induce una menor susceptibilidad de las raíces, o una mayor tolerancia a ciertos organismos patógenos, convirtiéndose en agentes de control biológico frente a determinados patógenos radicales (Smith y Read, 1997) o bien, ofrecen a la planta hospedera una mayor capacidad en la captación de nutrientes (Facelli, *et al.*, 1999). También se ha demostrado que las plantas micorrizadas con MA pueden responder tolerantemente a condiciones de elevado CO₂ atmosférico, por lo que las comunidades de plantas micorrizadas pueden ser considerados importantes controladores ante el cambio global (Rillig, *et al.* 1999). Titus y del Moral (1998 a, b) realizaron estudios en los que demuestran que la asociación de las MA con plantas, en condiciones de microsítios, juegan un papel importante en la colonización de ambientes por medio de plantas pioneras; mediante sus estudios también demuestran la importancia de las micorrizas en la sucesión primaria de los ecosistemas véanse también los estudios de Evans y Miller, 1990; Fisher, *et al.*, 1994 y Francis y Read, 1994; quienes enfatizan la importancia de las MA en la dirección sucesional y en acelerar

el proceso sucesional en las comunidades de plantas, a fin de estructurar y dar funcionalidad a los ecosistemas.

Por otra parte, Aronson *et al.* (1993 a y b) y Vogt, *et al.* (1997), proponen que el potencial inoculante para las MA puede ser considerado como uno de los 21 indicadores, que actúan como atributos vitales de los ecosistemas, pertinentes de evaluar espacial y temporalmente en relación a la composición, cambios de estructura y funcionamiento del ecosistema. Estos indicadores, cuantificables deben ser explorados uno a uno a fin de formular hipótesis concretas y experimentaciones orientadas a la restauración y a la rehabilitación de los ecosistemas; la importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares para éstos fines en la zona húmeda ya ha sido evidenciada por Turner y Friese (1998).

Una vez descritos los atributos ecológicos de las micorrizas arbusculares, se pueden deducir beneficios ambientales globales de ésta asociación mutualista, tales como: su importancia para combatir el cambio global, incrementar la productividad de los ecosistemas y la producción en los agroecosistemas (González-Chávez y Ferrera-Cerrato, 1996), reducir el empleo de fertilizantes nitrofosfatados, que tanto contaminan el suelo y los mantos freáticos (Hayman, 1982; Abbott y Robson, 1991; Diop, *et al.*, 1993; Montaña, *et al.*, s.f, enviado a *Terra*), recuperar la cubierta vegetal de los suelos de ecosistemas que han sido degradados (Barea, 1998), entre otros, cuyo énfasis e importancia ecológica se debe orientar hacia la conservación de la biodiversidad y de los recursos naturales del país, sin desatender las necesidades de calidad de vida, alimenticias y usufructuarias de las poblaciones humanas.

El papel de las micorrizas arbusculares en las zonas áridas y semiáridas.

Dentro de la diversidad ecológica de México, las zonas áridas y semiáridas, ocupan alrededor de 125 millones de hectáreas, o sea, el 60% de la superficie de su territorio (Rzedowski, 1994). Una de las características de éstos ambientes es la escasez de agua y con ello la baja disponibilidad de los nutrientes minerales del suelo, más aún de los elementos relativamente inmóviles como el fósforo, que disminuyen su disponibilidad cuando el potencial hídrico del suelo decrece o por formar compuestos con el calcio que también abunda en este tipo de suelos; éstas características aunadas a las condiciones climáticas adversas como las sequías prolongadas, intenso calor y suelos poco desarrollados, se convierten en factores que restringen la capacidad de recuperación natural de la cubierta vegetal de estos ecosistemas. Ante tales condiciones, los atributos

ecológicos que las micorrizas arbusculares poseen pueden estar jugando un papel importante en la captación de agua y de nutrientes por las plantas. En este sentido, las hifas de los hongos MA sirven como extensiones de la raíz y son, fisiológicamente más efectivas para la absorción de agua y para la captación de nutrimentos que las raíces mismas, por lo que estas asociaciones incrementan la tolerancia de las plantas a las condiciones desérticas como la propia sequía (Allen y Allen, 1992; Cui y Nobel, 1992; Jacobson, 1997; Frías-Hernández, 1998).

Como producto del postulado anterior, en las zonas áridas la mayoría de las plantas son micotróficas, como la Leguminosae, Poaceae, Cactáceae, Euphorbiaceae (Rose, 1981; Allen y Allen, 1992; Tarafdar y Praven, 1996 Jacobson, 1997), e incluso se han reportado para estos ambientes plantas micorrizadas que pertenecen a familias como Chenopodiaceae y Polygonaceae que son generalmente no micotróficas (Carrillo-García, *et al.*, 1999; ver el listado presentado por Tester, Smith y Smith, 1987).

Por otra parte, los ecosistemas áridos y semiáridos de México, por su alto potencial para la producción de alimentos y sus recursos bióticos, poseen una cubierta vegetal que está continuamente sujeta a una fuerte presión por las actividades humanas, agrícolas y pecuarias; que impactan fuertemente al ecosistema hasta degradarlo por la destrucción y fragmentación del hábitat, erosión del suelo, eliminación de especies, etc. La degradación de los ecosistemas áridos y semiáridos se manifiesta en la pérdida de la cubierta vegetal, asociada a cambios importantes en la calidad del suelo como sucede en el Valle de Actopan, estado de Hidalgo, México. Ello incluye la pérdida de la estructura, incremento de la erosión, carencia de nutrientes asimilables y materia orgánica, así como un descenso en la cantidad, diversidad y actividad de los propágulos microbianos (Barea, 1998).

En los ecosistemas semiáridos degradados la simbiosis con hongos micorrizógenos arbusculares (MA) es también de particular importancia para las plantas, ya que en estos hábitats, limitados en agua, con suelo poco fértil y sin una cubierta vegetal capaz de recuperarse naturalmente la asociación de las plantas con las MA le ayudaría a responder a tales condiciones adversas. Así por ejemplo en México, uno de los estudios de micorrizas arbusculares en zonas áridas realizado por Lara (1987), contribuyó con datos que fundamentan el potencial de las micorrizas en las prácticas de revegetación y en la recuperación del suelo de zonas degradadas, en donde el grado de dependencia micorrízica de las especies estudiadas incrementa conforme incrementa también su biomasa. De igual forma existen estudios que demuestran que las plantas

inoculadas con hongos MA incrementan la sobrevivencia de plántulas en suelos de baja fertilidad y baja actividad biológica en áreas degradadas, donde la cobertura vegetal es escasa (Schwab y Reeves, 1981; Jasper, *et al.*, 1991; Roldan-Fajardo, 1994; Fisher, *et al.*, 1994; Frias-Hernández, 1998).

Utilizar los atributos biológicos y ecológicos potenciales de las MA, como herramienta para frenar el deterioro de la cubierta vegetal en los ecosistemas semiáridos, ha sido uno de los principales temas a abordar en estudios recientes. Así por ejemplo, Medve (1984) y Jasper, *et al.* (1991), evalúan el efecto del disturbio del suelo sobre las MA para diferentes tipos de vegetación y Tarafdar y Praven (1996), estudian el papel de las MA en pastos de los ambientes áridos; ellos de acuerdo con Roldan-Fajardo (1994) y Barea, (1998), concluyen orientando sus trabajos hacia el estudio de los microorganismos del suelo, en este caso la diversidad de las MA, como un paso importante para iniciar programas de repoblamiento vegetal. Dado que el disturbio de un ecosistema tiende a disminuir las poblaciones microbianas, en particular las MA (Abbott y Gazey, 1994), es necesario restablecer las poblaciones microbianas y de MA y su función sobre sus plantas hospederas, con la finalidad de entender los procesos y patrones, espaciales y temporales, involucrados en esta simbiosis; así como su *factibilidad a ser empleadas en la recuperación de la vegetación de los ecosistemas semiáridos.*

A pesar de que se tienen grandes avances en el conocimiento sobre el funcionamiento de la simbiosis entre las plantas de las zonas áridas y semiáridas y la MA, los detalles acerca de la riqueza de especie y ecología no están bien documentados. Por otro lado, entender la dinámica espacial y temporal de la micorrización asociada al grado de disturbio de la vegetación, así como, el conocimiento de los procesos y patrones involucrados en la colonización exitosa de las raíces de las plantas y los beneficios que las MA pueden ofrecer a sus huéspedes, para fines de revegetación han sido poco documentados para las zonas áridas; sobretodo los que involucren utilizar poblaciones de MA indígenas (naturales) propias de este tipo de ecosistemas (Medve, 1984; Roldan-Fajardo, 1994; Tarafdar y Praven, 1996; Jacobson, 1997; Frias-Hernández, 1998) y, en particular para la región semiárida del Valle de Actopan en México central, no se ha abordado ninguno de estos aspectos y mucho menos con fines de recuperar la cubierta vegetal de los agostaderos de estos ecosistemas.

El mezquite (*Prosopis laevigata*).

Muchos de los satisfactores de las necesidades básicas del hombre como la alimentación, vivienda, vestido, entre otros los proporcionan las plantas. De las diversas especies vegetales que se adaptan a las condiciones edáficas, climáticas y ecológicas de las zonas áridas y semiáridas, las leguminosas (del latín *legumen*, que significa semillas con vaina), sobresalen por los beneficios que representan. De esta familia las especies arbóreas y/o arbustivas son preferidas y señaladas por su carácter de uso múltiple forestal, medicinal, alimenticio y ecológico (Frias-Hernández, 1998; Tapia, 1999); de ellas destacan los géneros *Acacia*, *Dalea*, *Leucaena* y sobre todo *Prosopis*, que son del grupo de los mezquites o algarrobos.

Prosopis es un género pantropical con 44 especies, cuyos miembros se distribuyen en las zonas áridas, semiáridas y subhúmedas de los continentes Americano, Africano y Asiático. Este género se divide en cinco secciones: *Prosopis*, *Anonychium*, *Strombocarpa*, *Monilicarpa*, y *Algarobia* (Burkart, 1976, citado por Morales, 1994) y, es en ésta última sección donde se incluyen las especies más promisorias en proyectos de explotación, por su multiplicidad de usos, y en proyectos de recuperación, por su importancia ecológica, de zonas áridas y semiáridas. En éstas se incluyen *P. pallida*, *P. chilensis*, *P. juliflora*, *P. nigra*, *P. glandulosa* y *P. laevigata* (Frias-Hernández, 1998).

Sudamérica, es la región con el mayor número de especies de *Prosopis* con cerca de 35 y se considera el centro de origen del género; para Norteamérica se han identificado nueve especies, todas ellas presentes en el territorio mexicano, entre las que destacan *P. glandulosa*, *P. juliflora*, y *P. laevigata*, entre otras.

La especie *Prosopis laevigata* es el mezquite típico del centro y sur de México, su presencia abarca los estados de Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Michoacán, México, Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Palacios, 1998). Según Rzedowski (1988), *P. laevigata*, es uno de los elementos florísticos más frecuentes en las comunidades vegetales de las zonas semiáridas y áridas de México. Algunas de sus características botánicas son: follaje escasamente pubescente a glabras de color verde, de 20 a 30 pares de foliolos mayores a 6mm de longitud, de forma elíptica a oblonga; con una a dos pares de pinas; espinas de origen axilar; inflorescencia en forma de espina comprimida; el fruto es una legumbre alargada, recta, curva y espiralada, algo articulada e indheiscente (Burkart, 1976, citado por Morales, 1994).

En el Valle del Mezquital, estado de Hidalgo México central, Signoret (1970, citado por Cruz, 1996), señala, que *Prosopis laevigata* se encuentra prácticamente en todo el Valle, a excepción de las partes altas de los cerros o lomerios, en donde no puede prosperar debido a la escasez de suelo. Prefiere las planicies y el fondo del Valle, en donde aprovecha el agua del subsuelo. El mismo autor señala que en el pasado los mezquites fueron dominantes de muchos Valles de las regiones secas del país, en donde formaban densas agrupaciones de árboles dominadas mezquitalas. En la actualidad y en particular para el Valle de Actopan en México central, el panorama producto de la sobreexplotación del ecosistema, genera poblaciones de mezquite se encuentran muy diezmadas, es decir, aisladas, entremezcladas con cultivos, delimitando propiedades o bien en los sitios con vegetación natural (matorrales) donde los individuos, en particular de esta especie se encuentra muy distanciados uno del otro.

Usos y beneficios del mezquite (Prosopis laevigata).

El mezquite es, al igual que todo el ecosistema (agostaderos) un recurso biótico útil para la extensa parte árida y semiárida de México y, particularmente en los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan. *Prosopis laevigata* representa una fuente básica en la alimentación humana. Así por ejemplo, su vaina es consumida: como fruta fresca (rica en sacarosa); como fruta en su propio almíbar; como pinole de mezquite o bien se pueden elaborar quesos o piloncillo de mezquite, mezquitole, mezquitamales y mazapanes (Galindo y García Moya, 1986; Tapia, 1999).

En el rubro medicinal se utilizan las hojas y la goma para aliviar infecciones en los ojos. Las hojas, la corteza y la goma como eméticos, purgantes y para tratar enfermedades estomacales y diarrea. La goma en infusiones calientes, se usa para aliviar dolores de garganta y como remedio para problemas respiratorios, también para eliminar ácaros y como tinte para el cabello. La raíz se usa en el tratamiento de hernias umbilicales, etc. (Simpson 1977, citado por Morales, 1994; Fagg y Stewart, 1994).

Otro de los usos es su follaje y vaina (por su alto contenido de azúcares) como alimento natural de ganado, particularmente lechero, o bien el uso de las semillas que contienen fibra en mayor cantidad incluso que el salvado de trigo y poseen del 55 al 69% de proteínas, pueden ser usadas como un propio salvado para todo tipo de ganado e incluso como sustituto parcial en la industria de la panificación o en la mejora de la cantidad y calidad de proteínas de ciertos alimentos (Tapia, 1999).

Como se puede apreciar los usos y beneficios del mezquite en general van desde alimento para humanos y otros animales con alto contenido proteico y energético (vaina), madera para construcción de muebles, artesanías, pisos, postes para cercas, ruedas de carreta y durmientes; leña y carbón de excelentes cualidades caloríficas; hojas para ramoneo de animales domésticos y fauna silvestre, néctar para productos apícolas, entre otros, que al igual que éstos justifican la importancia del recurso *Prosopis* como componente estructural que ofrece beneficios directos a las poblaciones humanas y a los integrantes bióticos y abióticos de los ecosistemas semiáridos y áridos (Fagg y Stewart, 1994; Frías-Hernández, 1998).

Importancia ecológica del recurso Prosopis en los ecosistemas áridos y semiáridos.

El papel ecológico de los mezquites en los ecosistemas áridos y semiáridos, desde el punto de vista funcional se puede destacar su influencia significativa en el desarrollo de la comunidad, así como en la composición y dinámica de la vegetación y de la fauna; ya que actúan como núcleos de colonización vegetal, refugio y fuente de alimento para la fauna silvestre como los invertebrados, aves, mamíferos y reptiles. En efecto, la mayoría de las especies de *Prosopis* al presentar un frondosa copa alta mente ramificada se convierte el un elemento de refugio para muchas especies de aves y roedores (Mares, *et al.*, 1977), o bien la abundancia de sus flores, polen y néctar le hacen ser visitados por una gran cantidad de insectos. Los vertebrados, por su parte se alimentan de la vainas y como el mismo autor señala especies como la rata canguro (*Dypodomys merriami*) y la liebre (*Lepus sp*) tienen en su dieta un porcentaje importante de frutos de mezquite.

En cuanto a la vegetación el mezquite es una planta nodriza por excelencia. Bajo su dosel se pueden encontrar una gran cantidad de especies 4 o 5 veces más alta que en las áreas abiertas (Mares, *et al.*, 1977; Cruz, *et al.*, 1997), es decir bajo su dosel protege de los herbívoros y de las alteraciones climáticas extremas a muchas especies de plantas sobre todo aquellas con metabolismo C₃, aunque limita el crecimiento de especies con metabolismo C₄ (Cruz, *et al.*, 1997).

En los ecosistemas áridos o semiáridos en donde el suelo ha perdido su fertilidad, de manera natural o por degradación no natural, los mezquites contribuyen a mejorar la fertilidad del suelo; de esta manera, bajo el dosel de los arboles y arbustos de los mezquites se pueden presentar niveles de fertilidad más alto que en las áreas abiertas, esto como producto de una

mayor cantidad de materia orgánica, nutrientes, humedad y actividad biológica; a esta situación se le ha denominado "isla de fertilidad" (*sensu lato* García Moya y McKell, 1970)

Las características arquitectónicas, así como lo denso de su follaje, permiten que los individuos de *Prosopis* intercepten una cantidad importante de la elevada de la radiación que llega a los ambientes de manera que, bajo su dosel las condiciones microclimáticas que genera son menos adversas que las que se presentan en las áreas abiertas, ya que reduce la tasa de evapotranspiración y las temperaturas máximas del aire y del suelo (Tiedemann y Klemmedson, 1973b). Además, la intercepción de la lluvia por el dosel lo convierte como un almacén de agua y de condiciones húmedas en los ecosistemas áridos y semiáridos.

Como se puede deducir a partir de esta rápida revisión sobre la importancia ecológica del mezquite, la presencia del recurso *Prosopis* es indispensable y positiva en el mantenimiento estructural y funcional y, para la complejidad de los ecosistemas áridos y semiáridos. No obstante, el éxito ecológico de los mezquites, se ha convertido en uno de los mayores enemigos de quienes se dedican al manejo de los ecosistemas semiáridos como agostaderos; ya que los mezquites han invadido áreas de pastizal sometidas a un apacentamiento excesivo, a grado tal que han modificado su fisonomía y composición de la vegetación, con lo que se disminuye la cobertura de los zacates (muchas veces exóticos y monocultivos) y se dificulta el manejo del ganado. Por ello es necesario, resaltar de nueva cuenta la importancia ecológica del mezquite y orientar su aprovechamiento hacia generar programas de conservación de la biodiversidad de estos ambientes (cuyo valor ecológico y económico es mayor bajo un uso sustentable), de forma tal que ellos sean la clave para obtener algo más que pasto y ganado.

Las gramíneas.

En el territorio mexicano aproximadamente de un 10 a un 12% de su área esta dominada por pastizales, donde las gramíneas son un elemento dominante. Los pastizales son importantes por la superficie que ocupan, por ser el hábitat de fauna silvestre y por su valor para la conservación del suelo y la retención de humedad.

En los pastizales áridos y semiáridos del norte de la República Mexicana son frecuentemente dominantes las especies del género *Bouteloua* de las cuales las más comunes son: *B. gracilis* y *B. curtipendula* que prevalecen en grandes extensiones, pero sobre todo en sitios donde el sobrepastoreo no ha perturbado demasiado las condiciones originales. Estos pastos son

especies de metabolismo C4 y requieren de grandes cantidades de luz para persistir, razón por la cual se encuentran colonizando muy frecuentemente sitios abiertos, es decir sin el efecto de un estrato arbustivo o arbóreo que les limite la radiación solar.

Muchas gramíneas con metabolismo C3 se han reportado asociadas a los doseles de arbustos o árboles, sobre todo en sitios con un alto grado de perturbación. En el caso particular de los mezquites, como leguminosas capaces de mejorar las condiciones de fertilidad del suelo, el dosel de estos es el refugio de una amplia variedad de pastos (Cruz, *et al.*, 1997), sin embargo especies C4 de las gramíneas como *Bouteloua curtipendula* no son recurrentes de la condición "isla" y por lo tanto son más susceptibles a la perturbación de sus poblaciones por actividades antropogénicas, aunque de manera natural sea más resistentes a condiciones ambientales extremas como las que caracterizan a los ecosistemas áridos y semiáridos.

Las gramíneas tienen un alto valor forrajero, y cultivarlas implica condenar a las zonas semiáridas al pastoreo seguramente inmoderado, sin embargo desde el punto de vista de la sucesión ecológica tienen una particular importancia como especies que protegen al suelo y mantienen la humedad, la cual es de gran importancia en la dinámica nutrimental del ecosistema sobre todo para solventar la disponibilidad de nutrientes que requieren de un potencial hídrico alto.

Las "islas de fertilidad" en las zonas áridas y semiáridas.

Los ecosistemas áridos y semiáridos de México, particularmente del Valle de Actopan en el Estado de Hidalgo, se han sometido a un proceso de perturbación de su cubierta vegetal producto de las actividades antropogénicas, agrícolas y pecuarias. Esto ha dado como resultado la fragmentación de la vegetación y la eliminación casi total de muchas especies de la vegetación original. La fragmentación del hábitat, propicia la presencia de conglomerados de vegetación muchas veces asociadas a plantas comúnmente conocidas como nodrizas, ellas llegan a mejorar o a mantener las condiciones de fertilidad del suelo con respecto al suelo sin vegetación, a grado tal que, forman las llamadas islas de fertilidad.

Las "islas de fertilidad" se refieren a porciones fértiles de suelo en un mar de suelo menos fértil. Las islas de fertilidad son formadas por el efecto del dosel principalmente de las leguminosas, pero también se originan en otras familias y, están definidas espacialmente por el efecto del dosel de la especie que la forma. Entre las especies que pueden formar islas fértiles de suelo, encontramos a las leguminosas arbustivas como *Prosopis laevigata*, *Prosopis glandulosa*,

Acacia gregii, *Mimosa biuncifera* y algunas arbustivas compuestas como *Larrea divaricata*, y *Larrea tridentata* entre otras especies (véase Cuadro 4), que favorecen al componente herbáceo del ecosistema, condiciones nutrimentales, microambientales y microbiológicas claves en la sucesión ecológica (García-Moya y Mckell, 1970; García-Espino, 1989; Cruz, 1992, 1996; Cruz, et al., 1997; Whitford, et al., 1997; Frías-Hernández, 1998, 1999; Luna et al., 1998; Reynolds, et al., 1999).

Especies	% Materia orgánica en el suelo		% de Nitrógeno en el suelo		fósforo disponible en el suelo (ppm)		Origen de los datos
	Bajo dosel	Espacios abiertos	Bajo dosel	Espacios abiertos	Bajo dosel	Espacios abiertos	
<i>Acacia gregii</i>	-	-	0.054	0.020	-	-	García-Moya y Mckell (1970)
<i>Cassia armata</i>	-	-	0.027	0.013	-	-	
<i>Larrea tridentata</i>	-	-	0.059	0.025	-	-	
Cactus columnares	alto	bajo	alto	bajo	alto	bajo	Valiente-Banuet (1999) com. pers
<i>Larrea tridentata</i>	-	-	0.05	0.03	4.6	2.9	Whitford, et al. (1997)
<i>Prosopis glandulosa</i>	4.33	2.76	0.22	0.14	37.7*	37*	García-Espino, et al. (1989)
<i>Prosopis laevigata</i>	6.55	2.79	0.18	0.12	19.6	11.43	Montaña (en esta tesis)
	2.63	1.61	0.16	0.09	16.24	11.50	
	5.4	1.67	0.29	0.026	9.0	2.6	García-Sánchez (datos sin publicar)
	2.2	0.74	40.5	26.5	14.8	7.0	Frías-Hernández (1998)
	2.64	0.63	-	-	5.5	4.6	Cruz, (1996)
<i>Prosopis juliflora</i>	-	-	0.075	0.027	-	-	Tiedemann y Klemmedson (1973b)
<i>Atriplex confertifolia</i>	-	-	0.037	0.030	-	-	Charley y West (1977)
<i>Krameria parviflora</i>	-	-	0.14	0.022	-	-	Nishita y Haug (1973) citado por Charley y West (1977)
<i>Mimosa biuncifera</i>	1.2 veces más alto	bajo	3.5 veces más alto	bajo	-	-	Luna-Suárez, et al. (1998)
* <i>Adesmia bedwellii</i> (1)	1.5	0.9	8.2	5.9	14.0	13.8	Aguilera, et al. (1999)
(2)	2.0	1.1	12.0	6.1	18.0	13.9	

Cuadro 4. Algunas especies arbustivas que forman "islas de fertilidad" en ecosistemas áridos y semiáridos. NOTA: * Kg ha⁻¹ (1) mes de Abril y (2) mes de Octubre

Un claro ejemplo de lo anterior es el mezquite (*Prosopis laevigata*), que en su forma arbustiva, funciona como componente estructural de los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan en donde su presencia es de suma importancia, dado que bajo su copa, se acumulan materia orgánica y nutrimentos que forman lo que García-Moya y Mckell, (1970) definieron como "isla de fertilidad, que pueden ser componentes importantes en agostaderos semiáridos perturbados ya que además de contribuir a la economía nutrimental de las regiones semiáridas,

son promotoras de condiciones microambientales favorables para el estrato herbáceo, convirtiéndose en núcleos de alta actividad biológica y de almacén de microorganismos, contribuyendo al establecimiento de asociaciones simbióticas entre las plantas herbáceas y los microorganismos del suelo como los hongos micorrizógenos y las bacterias fijadoras de nitrógeno (Charley y West, 1977; Call y Roundy, 1991; Allen y Allen, 1994; Frias-Hernández, 1998; Aguilera, *et al.*, 1999; Carrillo-García, *et al.*, 1999).

Las islas de fertilidad y los hongos micorrizógenos: Bombas ecológicas para recuperar la vegetación de agostaderos semiáridos perturbados (Montaña, *et al.*, enviado a *Interciencia*).

Un primer paso hacia el manejo y recuperación de la vegetación de los matorrales y agostaderos de las regiones semiáridas, es buscar los efectos benéficos que los componentes estructurales del ecosistema pueden ofrecer. En este sentido, los arbustos como el mezquite, que generan bajo su dosel islas de fertilidad, producto de una alta actividad biológica, sobre todo microbiana; se convierten en elementos estructurales y funcionales potenciales de los ecosistemas semiáridos, tanto no degradados como degradados, que pueden actuar como bombas ecológicas naturales para inducir la recuperación de la cubierta vegetal de los ecosistemas degradados, a fin de dirigir una recuperación ecológica del ecosistema a largo plazo.

A partir del potencial biológico y ecológico de las islas de fertilidad y de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), así como de su importancia estructural y funcional en los ecosistemas semiáridos; se propone en las siguientes líneas, un modelo que integra a los componentes “isla de fertilidad” y “HMA” de los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan en México central, con la finalidad de inducir la recuperación de su cubierta vegetal. Dicho modelo, es la base de la hipótesis planteada en el presente trabajo, la cual es un primer paso fundamental para poder concluir el modelo que continuación se plantea.

Etapas y componentes del modelo: “bombas ecológicas” (Figura 1).

Etapas 1. Elegir en un ecosistema semiárido, hoy convertidos en agostaderos, cuya cubierta vegetal este más o menos conservada (poco perturbada) o en su caso perturbada, árboles o arbustos que formen islas de fertilidad (o al menos que así lo reporten para otros sitios; véanse ejemplos en el Cuadro 4); estos pueden ser poblaciones, conglomerados (dos o más poblaciones) o bien individuos aislados (árboles o arbustos remanentes).

Etapa 2. Caracterizar la funcionalidad de las especies de árboles y/o arbustos elegidos. Con ello se espera conocer: las propiedades físico y químicas y la dinámica de nutrimentos del suelo, la diversidad vegetal asociada, la diversidad de grupos microbianos funcionales, la diversidad y abundancia de sus especies y, su potencial para asociarse con nuevas plantas y conocer y estudiar la asociación de los grupos funcionales (de forma específica o multiespecífica) con las plantas bajo el dosel de los árboles o arbustos núcleo.

Etapa 3. Esta etapa tiene dos vías, que parten de extraer suelo de la isla de fertilidad, éste suelo como elemento fértil o más fértil que el suelo desnudo del ecosistema debe contener una infinidad de grupos microbianos funcionales tal como protozoarios, cianobacterias, algas, bacterias, hongos ectomicorrícicos y hongos micorrizógenos arbusculares. La primer vía consiste en usar una cantidad de suelo natural y emplearlo como inóculo (inóculo multigénero y multiespecíficos) sobre algunas plantas sensoras, es decir, plantas que permitan cuantificar la potencialidad de los propágulos de MA (número de esporas, fragmentos de raíz colonizada o micelio), mediante los beneficios directos o indirectos que estos le proporcionen a las plantas sensoras (*p. e.* incremento en biomasa, tasa fotosintética y acumulación de nutrimentos en tejido vegetal, entre otros). La segunda vía, implica un costo económico mayor, ésta implica aislar del suelo a los HMA (géneros y especies) y masificar *en condiciones de invernadero* mediante cultivos con empleo de biotecnología o el uso de plantas trampa (que son plantas altamente compatibles con los HMA, es decir, cuyas raíces son altamente colonizadas por éstos hongos para formar la MA), como el maíz, jitomate, frijol o pasto como el ray grass. El inóculo obtenido por esta vía, estaría compuesto por suelo, esporas, micelio y fragmentos de raíz de las plantas trampa, aunque por otras técnicas se pueden purificar y masificar en medios de cultivo *in vitro* esporas y micelio de géneros o especies hasta obtener cepas bien identificadas.

De acuerdo con lo anterior, la primer vía permite evaluar el potencial que los HMA del suelo de isla de fertilidad tienen para actuar como inóculo (Porter, 1979; Liu y Luo, 1994; Fisher, *et al.*, 1994; Frías-Hernández, 1998) antes de masificarlos. En la segunda vía, la principal finalidad es preparar inóculos propagando por separado los géneros encontrados (sin importar que especies sean; inóculos multiespecíficos), o bien cada especie (inóculos específicos). Una tercera opción inscrita en las dos vías circunscrita a a las dos vías anteriores es propagar inóculos multigrupo microbiano, cuyo ejemplo claro son las dobles inóculaciones como *Rhizobium-micorriza arbuscular* (Ferrera, *et al.* 1993).

Etapa 4. Por cualquiera de las dos vías descritas se converge en evaluar bajo condiciones controladas los inóculos de HMA obtenidos. Para ello, se pueden emplear nuevamente plantas sensoras, sin embargo, recomendable probarlos en plantas de la zona donde proviene el inóculo; éstas pueden ser arbustivas, herbáceas, crasas, arbóreas e incluso de uso agrícola. El inóculo más funcional será aquel que brinde mayores beneficios a la especie de planta o especies de plantas empleadas en la evaluación; entre los beneficios destacan: un mejor estado nutricional (acumulación de nutrimentos en tejido vegetal), mayor cantidad de biomasa seca de vástago y raíz, una tasa fotosintética más alta, mayor tamaño, ventajas competitivas en el uso de nutrimentos y agua, etc., todos ellos son indicadores de que la planta puede responder mejor a las condiciones extremas que las zonas áridas y semiáridas presentan y más aún en sitios abiertos, tal respuesta se debe reflejar en una mayor sobrevivencia y en su establecimiento. No obstante, al emplear una planta se debe considerar cuestiones como la ruta metabólica que emplea, su historia de vida, etapa sucesional en la que aparece, su posible doble inoculación, distribución, especies con las que se asocia, entre otras, que pueden ser determinantes para un mayor éxito de su respuesta a la asociación simbiótica y a las condiciones que enfrentará en campo.

Etapa 5. Una vez que se tiene al menos un inóculo potencialmente útil en condiciones controladas (invernadero y/o vivero), se procede a inocular en forma masiva las especies de plantas ya estudiadas (con un mínimo de su biología conocida) respecto a los beneficios que la colonización por MA les proporciona, para posteriormente evaluar su respuesta en condiciones de campo, cuando llevan como ventaja ser favorecidas morfológica y fisiológicamente por su asociación con las MA. A partir de los resultados que se emitan respecto a la sobrevivencia y al establecimiento, se deducirán conclusiones sobre la factibilidad del modelo en las prácticas de recuperación de la cubierta vegetal del ecosistema árido o semiárido elegido.

El modelo aquí propuesto, aparentemente sencillo, se convierte en un terrible “monstruo” cuando se intentan diseñar experimentos para explorar variables. En efecto, la cantidad de interacciones biológicas y factores bióticos y abióticos involucrados en una pequeña isla de fertilidad o en todo un agostadero o ecosistema, complica la aplicación del modelo. Sin embargo, la necesidad de explorar lo que aquí se propone o algo mejor a esto es una tarea de todos aquellos ecólogos que aspiren a entender la dinámica de los ecosistemas a fin de rehabilitarlos o restaurarlos.

Comenzar a explorar un ecosistema semiárido como los agostaderos del Valle de Actopan en el Estado de Hidalgo, bajo el modelo aquí propuesto, implica formularse una extensa lista de preguntas. No obstante, el presente trabajo bajo el modelo descrito, gira en torno a las islas de fertilidad de mezquite y al grupo microbiano hongos micorrizógenos arbusculares y pretende contestar preguntas como: (1)¿cuál es la composición y semejanza de la microbiota de la micorrízica arbuscular de dos agostaderos con diferente perturbación de su cubierta vegetal?, (2)¿cuál es el efecto del disturbio de la vegetación sobre los hongos micorrizógenos de ambos agostaderos?, (3)¿cuál es la funcionalidad de las “islas de fertilidad” generadas por *Prosopis laevigata* arbustivo en estos agostaderos respecto a los hongos micorrizógenos y la utilidad de ambos en la recuperación de su cubierta vegetal?, (4)¿cuál es la potencialidad del inóculo de los hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de las islas de fertilidad que favorecería el establecimiento y repoblamiento de gramíneas que se encuentran de manera natural en sitios abiertos? y, (5) De las proporciones y condiciones de suelo a manejar ¿cuál de ellas permite una mejor respuesta de las gramíneas de acuerdo a la funcionalidad de las micorrizas y que permitirá generar un inóculo específico o multiespecífico que asegure el repoblamiento de la vegetación y de la propia microbiota micorrizógena arbuscular en sitios sin o con poca cobertura vegetal en estos agostaderos.

Como se puede inferir, la información que pueda brindar este trabajo, a partir de conjugar dos elementos estructurales y funcionales ecológica y biológicamente, que son las islas de fertilidad generadas por el mezquite y los hongos micorrizógenos arbusculares que contienen, se puede resumir en una aparentemente simple pregunta ¿es posible y factible que los hongos micorrizógenos arbusculares del suelo proveniente de las islas de fertilidad de mezquite, sean potencialmente benéficos al colonizar las raíces de gramíneas que no se encuentran de forma natural en la condición isla y que por lo tanto asociadas a ellos podrían establecerse más fácilmente en suelo sin vegetación de áreas abiertas o perturbadas?. La respuesta a esta pregunta y a la hipótesis del trabajo es un primer paso que pruebe, niegue o genere más vías a explorar en el papel que juegan las islas de fertilidad y los hongos micorrizógenos como “bombas ecológicas” para inducir la recuperación de la cubierta vegetal, en ecosistemas semiáridos que posean a éstos dos elementos, o por lo menos, la vegetación de los ecosistemas semiáridos del Valle de Actopan, México central.

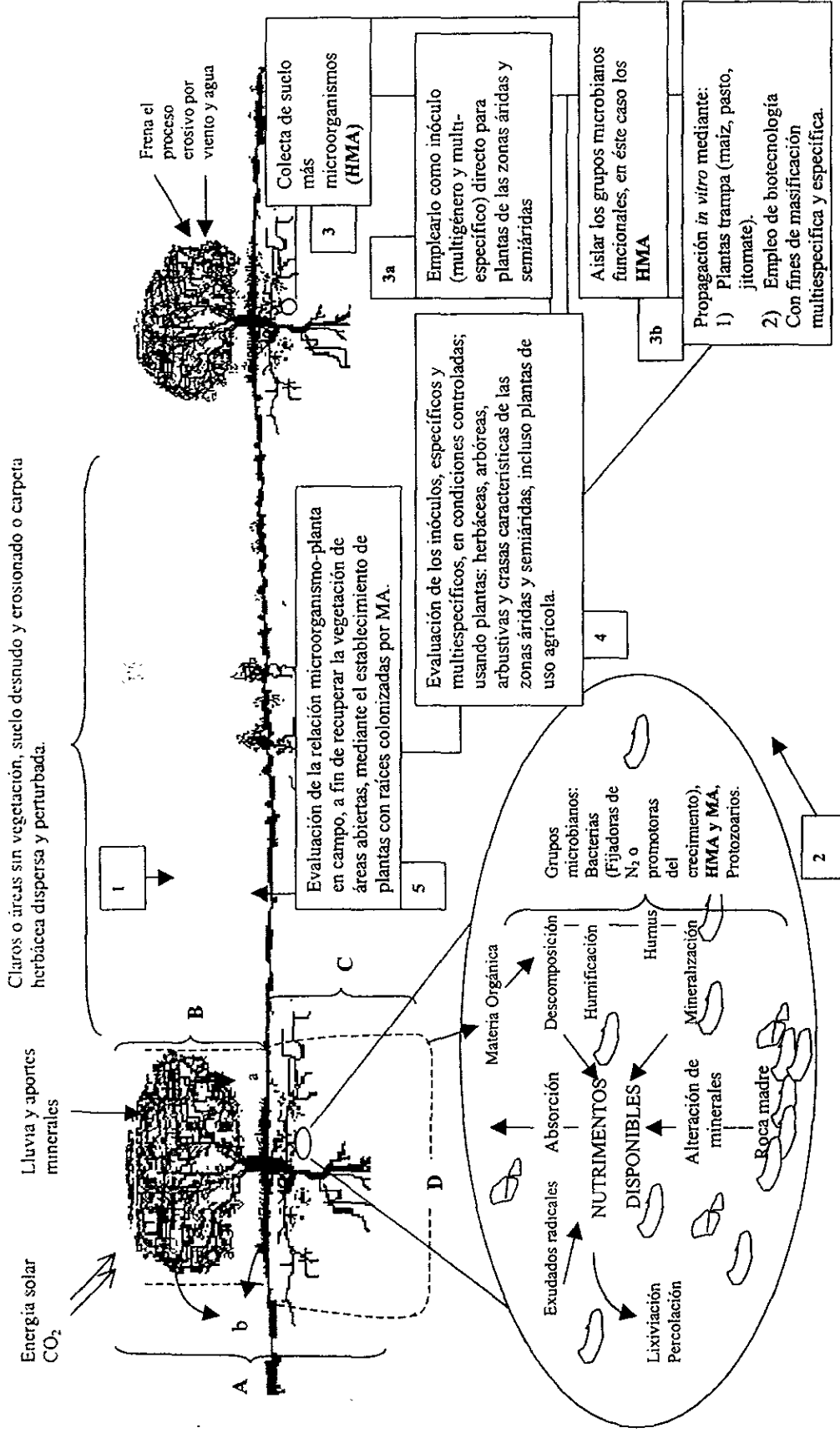


Figura 1. Diagrama que muestra la influencia de la vegetación, arbórea o arbustiva, sobre las condiciones de fertilidad del suelo; e indica la formación de islas de fertilidad, con materia orgánica, nutrientes, humedad y microorganismos, como los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), en mayor cantidad que las áreas abiertas. También resume el modelo que incluye a las islas de fertilidad y a los HMA como "bombas ecológicas" para recuperar la vegetación.

A = Sistema remanente de vegetación, B = Influencia del dosel sobre el suelo y "nodrizaje vegetal"; la cual aporta a la cadena de consumidores (b) biomasa aérea y herbácea (a) aporta materia orgánica, nutrientes, exudados radicales y agua, para su acumulación en el suelo y para activar a los microorganismos, produciendo un suelo más fértil (C) y formando una isla de fertilidad (D) en un mar de suelo sin vegetación. Los números en los cuadros del diagrama de flujo, indican las etapas a seguir en el modelo. MA = micorrizas arbusculares.

JUSTIFICACIÓN

Las zonas áridas y semiáridas dentro de la biodiversidad de México ocupan entre el 50 y 70% del territorio nacional, son ecosistemas potencialmente útiles, productivos y ricos culturalmente (25 grupos étnicos) para la economía y para el desarrollo sostenible del país (FAO, 1996; Valiente, 1996; Cavazos, 1997; Toledo y Ordóñez, 1998). Sin embargo, dada la alta marginación social y el bajo nivel de vida de sus pobladores, han sido perturbadas por incidencia continua de prácticas inmoderadas e inadecuadas de explotación de los recursos agua, suelo, biota y de la propia dinámica de los procesos biológicos y ecológicos que rigen en estos ecosistemas; las prácticas como la ganadería y agricultura extensiva, la tala inmoderada, la contaminación, etc., han traído como consecuencia la transformación de estas zonas en ambientes frágiles, poco productivos, inestables, con suelos erosionados, con un deterioro casi total de su cubierta vegetal y sin posibilidad de recuperación natural a mediano plazo (Velasco-Molina, 1991; Maldonado, 1993; Valiente, 1996; Cavazos, 1997; Montaña y Monroy, 2000).

La zona semiárida del Estado de Hidalgo, en la que se encuentran los agostaderos del Valle de Actopan no es la excepción al problema mencionado; en estos agostaderos la principal actividad económica que se desarrolla es la ganadería extensiva, seguida de una agricultura de temporal de subsistencia y de la tala inmoderada con fin de transformar a los ecosistemas semiáridos en terrenos agrícolas o en potreros. Los matorrales-pastizales que componen estos agostaderos son el tipo de vegetación que sustenta dichas actividades, estando integrada por diversas plantas de lento crecimiento y escasa cobertura. En los últimos años, debido al aumento de la población humana, se ha intensificado su explotación, con la excesiva extracción de leña y de especies útiles, con la conversión matorral-zona agrícola y con el sobrepastoreo de los agostaderos a expensas de la destrucción extensiva de la vegetación natural.

El deterioro de los agostaderos del Valle de Actopan resultado de los factores ya mencionados que tienen su principal incidencia en una continua y acelerada pérdida de la cubierta vegetal, la cual también repercute en la erosión del suelo, disminución de la fertilidad del mismo y en alteraciones al ciclo hidrológico de estos ecosistemas; por ello, recuperar la cubierta vegetal de estos agostaderos, aún en pequeña escala, es hoy una tarea prioritaria y básica para poder emprender un plan de manejo de los recursos naturales implicados, lo que permitirá sacar de la marginación ecológica, social y económica a los pobladores de esta región e incorporar a

estas áreas al modelo de desarrollo sostenible del país, el cual tiene como base la conservación de los recursos naturales.

Por otro lado, en la búsqueda de alternativas para la recuperación de la cubierta vegetal de los agostaderos del Valle de Actopan, se han realizado trabajos previos sobre flora, caracterización física y química de los suelos, germinación de algunas especies, estudios del establecimiento de *Bouteloua gracilis* mediante nodrizaje vegetal, micrositios naturales y artificiales e implementando microinvernaderos (Cruz, 1992; López, 1992; Díaz, 1993; Soriano y López, 1994; García, s.f.; López y Ramírez, 1996; Avilés y Cortés, 1997), todos estos trabajos se orientan hacia el estudio de la vegetación en relación a la dinámica hídrica, sin embargo, entre ellos, los dirigidos a estudiar el establecimiento de algunas especies de plantas, reportan que existe alguna condición limitante en el suelo que impide tener resultados exitosos en el establecimiento vegetal, dicha condición puede estar asociada al papel que juega la microbiota edáfica; esta es otra de las razones por las cuales se propuso en este trabajo el estudio de uno de sus componentes, los hongos micorrizógenos arbusculares, que están directamente relacionadas con las plantas y se les ha reconocido como uno de los elementos determinantes de la estructura y dinámica de los ecosistemas y de vital importancia en las prácticas orientadas a la recuperación de la cubierta vegetal (Schwab y Reeves, 1981; Francis y Read, 1994; Allen, 1994; Frías-Hernández, 1998; Barea 1998), dado que el beneficio que le proporcionan a las plantas puede favorecer el establecimiento de las mismas en sitios sin vegetación.

PROBLEMÁTICA

La problemática de recuperar la cubierta vegetal de los agostaderos del Valle de Actopan debe abordarse a partir de comprender la estructura (composición) y función (dinámica) del proceso biológico o ecológico a emplear para tal fin. Bajo esta perspectiva, la problemática planteada en este trabajo se enmarcó en dos aspectos centrales; el primero en conocer y comparar la abundancia y diversidad de hongos micorrizógenos presentes en los suelos provenientes de "islas de fertilidad" generadas por los mezquites arbustivos de dos agostaderos semiáridos, caracterizados por tener una diferente cobertura vegetal, diferente densidad de mezquites y de

otras especies, de manera tal que uno de estos se consideró más perturbado que el otro. El segundo aspecto aborda la evaluación y comparación de la potencialidad inoculante de los hongos micorrizógenos del suelo proveniente de las islas de fertilidad de ambos agostaderos usando a *Bouteloua curtipendula* (Michx) Torr. como una especie de gramínea sensora micotrófica (Ochoa de la Rosa y Morales, 1999 comun. pers.), que se encuentra en forma natural en los agostaderos en bajas densidades y con poblaciones dispersas, que coloniza espacios abiertos, es decir no recurre a formar parte de las islas de fertilidad, lo que permitirá caracterizar la potencialidad del inóculo micorrízico del suelo proveniente de la condición "isla", conforme a los beneficios proporcionados a la planta sensora.

Bajo estos dos aspectos, se determinó y cuantificó el efecto de la potencialidad del inóculo de los hongos micorrizógenos arbusculares provenientes del suelo de las islas de fertilidad, sobre *Bouteloua curtipendula* (especie sensora), como una alternativa para favorecer el establecimiento de gramíneas en áreas abiertas y fundamentar así, el papel ecológico tanto de las islas de fertilidad como de los hongos micorrizógenos en las prácticas de recuperación de la cubierta vegetal de estos agostaderos y dar respuesta a las siguientes preguntas: (1) ¿cuál es la composición y semejanza de la microbiota micorrízica arbuscular de los dos agostaderos con diferente perturbación de su cubierta vegetal?, (2) ¿cuál es el efecto del disturbio de la vegetación sobre los hongos micorrizógenos de ambos agostaderos?, (3) ¿cuál es la funcionalidad de las "islas de fertilidad" generadas por *Prosopis laevigata* arbustivo en estos agostaderos respecto a los hongos micorrizógenos y la utilidad de ambos en la recuperación de su cubierta vegetal?, (4) ¿cuál es la potencialidad del inóculo de los hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de las islas de fertilidad que favorecería el establecimiento y repoblamiento de gramíneas que se encuentran de manera natural en sitios abiertos? y (5) De las proporciones y condiciones de suelo a manejar ¿cuál de ellas permite una mejor respuesta de las gramíneas de acuerdo a la funcionalidad de las micorrizas? y que por lo tanto, permitirá generar un inóculo específico o multiespecífico que asegure el repoblamiento de la vegetación y de la propia microbiota micorrizogena arbuscular en sitios sin o con poca cobertura vegetal en estos agostaderos.

HIPÓTESIS

El mezquite (*Prosopis laevigata*) es una especie característica de los agostaderos semiáridos del Valle de Actopan que mejora las condiciones de fertilidad del suelo bajo su copa formando "islas de fertilidad", por lo que favorece la abundancia y diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). De esta forma, cuando la cobertura vegetal y el suelo han sido degradados, el suelo proveniente de estas "islas" posee una alta potencialidad inóculante, que favorece la colonización micorrizica de muchas especies, entre ellas algunas gramíneas que no recurren a la condición isla de fertilidad, que pueden ser especies clave en el proceso de recuperación de la cubierta vegetal en sitios abiertos. *Bouteloua curtipendula* es una gramínea que cumple con dicha condición y que por ser de rápido crecimiento puede ser usada como una especie sensora para caracterizar la potencialidad de los HMA provenientes de las islas de fertilidad.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Caracterizar el efecto de la potencialidad del inóculo, de los hongos micorrizógenos arbusculares, del suelo proveniente de las islas de fertilidad de *Prosopis laevigata* de dos agostaderos con diferente grado de perturbación de su cubierta vegetal, sobre *Bouteloua curtipendula* gramínea no recurrente de la condición isla.

Objetivos particulares

- Evaluar la abundancia y diversidad de esporas en suelo dentro y fuera de las islas de fertilidad en ambos agostaderos en época de secas.
- Evaluar en condiciones controladas mediante *Bouteloua curtipendula* como especie sensora, no recurrente de la condición "isla", la potencialidad del inóculo del suelo proveniente de las islas de fertilidad de ambos agostaderos.
- Determinar el efecto de la perturbación entre los agostaderos en estudio respecto a la abundancia y diversidad de esporas y potencialidad del inóculo del suelo proveniente de las islas de fertilidad.

ZONA DE ESTUDIO

El presente trabajo se desarrolló en la zona semiárida del estado de Hidalgo en la región del Valle del Mezquital, el cual comprende a su vez varias zonas, una de las cuales es el Valle de Actopan que es la región más seca y más al norte de la región del mezquital, en este Valle se ubican los municipios de Santiago de Anaya y González-Ortega (a 2.5 Km. de Santiago de Anaya), en donde se encuentran los agostaderos considerados en este estudio (Cuadro 5 y Figura 2).

El Valle de Actopan se localiza entre los paralelos 20° 21' y 20° 25' latitud norte y 98° 54' y 98° 11' longitud oeste, con una altitud promedio de 1950 msnm. El Valle es una cuenca de origen lacustre que ocupa las depresiones que se han formado entre el relieve montañoso de la Sierra de Pachuca. La formación geológica a la que pertenece el Valle de Actopan es la formación Tarango (Tg), el afloramiento rocoso corresponde a rocas sedimentarias del mesozoico sobre las cuales sobreyacen rocas volcánicas del terciario (aluviones y conglomerados), estos materiales rocosos constituyen el material parental de los suelos, los cuales son someros.

El clima esta determinado principalmente por el patrón general de circulación atmosférica que caracteriza a esta latitud, el cual se acentúa por la orografía, los tipos de clima en la clasificación de Köppen, modificados por García (1978) son seco templado, BS1k(w'')w(i')g' y seco semi-cálido BS0k(w'')w(i')g, con régimen de lluvias en verano con un periodo de sequía intraestival, régimen de temperatura mensual máxima en primavera. Ambos climas tienen temperatura media anual entre 16 y 20 °C y una precipitación media anual de 550 mm concentrada en los meses de junio a septiembre, seguida por un periodo de sequía de 6 a 8 meses. La vegetación de acuerdo con Rzedowski (1994) corresponde al de un matorral con elementos de matorral espinoso crasicalescente (véase Soriano y López, 1994).

Agostadero 1. Santiago de Anaya.

En este sitio se encuentra una comunidad vegetal que aún se puede considerar como conservada, dado que esta conformada por un matorral arbustivo con elementos dominantes como mimosas, opuntias y con abundancia de mezquites de tipo arbustivo, dicha cubierta vegetal es densa, con un estrato herbáceo dominado por gramíneas, el suelo es somero, poco erosionado y muy pedregoso, existiendo la práctica de sobrepastoreo y algunos claros abiertos para la agricultura ya

abandonados. Cabe mencionar que en este sitio las islas de fertilidad de mezquite se llegan a traslapar con otras especies y frecuentemente no se encuentran bien delimitadas.

Agostadero 2. González – Ortega.

En este sitio existe una comunidad vegetal más perturbada con respecto al agostadero 1 dado que la cubierta vegetal es irregular, poco densa y dispersa, con la presencia de muchos claros, es decir, suelo desnudo completamente y erosionado (formación de cárcavas y caminos). El estrato predominante es el arbustivo dominado por mezquite (*Prosopis laevigata*) y mimosas, no existe estrato herbáceo más de que el encontrado debajo de los arbustos, aunque existen algunas plantas ruderales. En el sitio las islas de fertilidad están bien definidas no se traslapan con otras especies ya que se encuentran más espaciadas. La distancia entre cada arbusto es en promedio de 9 a 10 mts., el suelo es de partículas muy finas, suelto, sin materia orgánica superficial, no pedregoso, en grandes superficies desnudo y por lo tanto fácilmente erosionable. En este sitio también hay una mayor posibilidad de convertir estas áreas en zonas agrícolas, debido a que es una zona plana con acumulación de suelo, e incluso están presentes en más de un 40% que las que se encuentran en el agostadero de Santiago de Anaya considerado como el menos degradado, es decir más conservado en cuanto a su cubierta vegetal.

La caracterización de la vegetación de cada agostadero se encuentra registrada y analizada en la primera parte de los resultados de esta misma tesis, razón por la cual los párrafos anteriores sólo hacen una breve y superficial descripción.

AGOSTADEROS	LOCALIZACIÓN	COORDENADAS GEOGRÁFICAS	ALTITUD (m s.n.m.)
Santiago de Anaya (SA)	A 1 Km de la cabecera municipal de Santiago de Anaya, con rumbo a González-González.	Latitud 20° 23' 49'' N Longitud 98° 58' 09'' W	2085
González-Ortega (GO)	Sobre la carretera a Santiago de Anaya, pueblo de González-Ortega a 0.5 Km al sur-este	Latitud 20° 22' 11'' N Longitud 98° 58' 40'' W	2020

Cuadro 5. Ubicación y características de los sitios de muestreo de los agostaderos semiáridos en estudio.

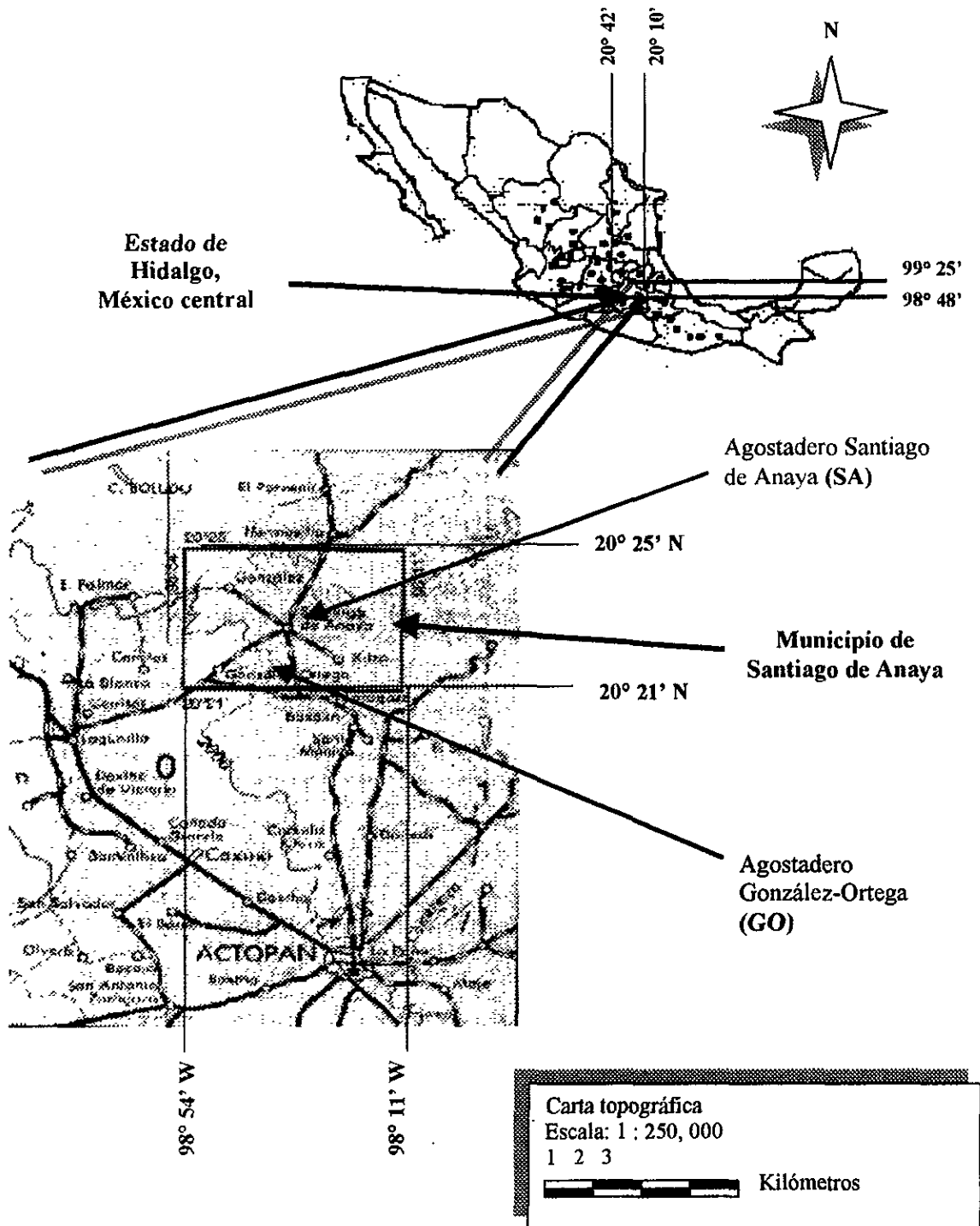


Figura 2 Mapa de la ubicación geográfica de la zona en estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

La metodología se dividió en cuatro fases, la primera fase fue la parte de campo que comprendió la elección y caracterización ecológica de los dos agostaderos con la finalidad de tener parámetros para definir el grado de perturbación entre uno y otro (Cuadro 6), además incluyó la elección de las islas de fertilidad y las colectas de suelo tanto dentro de la isla de fertilidad como fuera de ella en ambos agostaderos.

La segunda fase fue de trabajo en el laboratorio, en ella se realizó la evaluación de la abundancia y diversidad de esporas en suelo de las islas de fertilidad y en suelo fuera de estas para cada agostadero.

La tercera fase comprendió la parte experimental en invernadero e implicó la evaluación del inóculo potencial de las micorrizas arbusculares del suelo proveniente de las islas de fertilidad para ambos agostaderos.

En la cuarta fase se realizaron las comparaciones entre los agostaderos de acuerdo a las variables planteadas y el análisis de los resultados.

A continuación se desglosa la metodología detallada para cada una de las tres fases, indicándose en cada una el tipo de procedimiento y diseño de muestreo experimental elegido. Además, la descripción de la metodología va acompañada de un esquema general del método y de cuadros complementarios que se presentan en el ANEXO I.

FASE UNO

Elección de sitios y muestreo en campo

Se realizaron recorridos por diversos agostaderos y se eligió dos de ellos para el muestreo en los mismos, ambos con diferente grado de conservación de su cubierta vegetal, el primer agostadero (Santiago de Anaya (SA)), se consideró menos perturbado que el segundo (González-Ortega (GO)). En ambos agostaderos, se aplicó la técnica de transectos (trazando transectos equidistantes, paralelos y transversales a la pendiente, norte-sur, este-oeste con dos repeticiones) para determinar la diversidad, equitatividad, densidad, abundancia, la cobertura y el valor de importancia de los arbustos de mezquite y de otras especies (ver Anexo I y Magurran, 1988; Brower y Zar, 1990; Franco, *et al.*, 1991). Asimismo, se colectó suelo de los claros (donde no hay

vegetación) para determinar algunas propiedades físicas y químicas (Cuadro 7) que sirvieron como indicadores de perturbación (Raina y Sen, 1991; Kumar, 1992) (véase Cuadro 6).

De manera paralela se eligió a la especie promotora de "islas de fertilidad", dicha especie es el comúnmente llamado mezquite (*Prosopis laevigata*), de acuerdo a estas dos elecciones, se seleccionaron 20 individuos de mezquite de forma arbustiva con características semejantes como: altura, ancho de la copa y su no-interacción del dosel con algún otro arbusto; de esos 20 individuos se eligieron al azar (función random) sólo 10 individuos (10 islas de fertilidad) en cada agostadero.

Una vez elegidas las islas de fertilidad, la colecta de suelo se realizó dentro de las islas de fertilidad y fuera de estas en cuatro diferentes direcciones (cuadrantes) y en tres puntos dentro de cada isla comenzando en el centro de la isla (pegado al tronco del arbusto), en la parte borde de la isla y en un punto intermedio entre estos dos. De esta manera, en cada una de las islas hubo 12 muestras de suelo que se depositaron en una sola bolsa para formar una muestra compuesta de forma tal que al final sólo hubo 10 muestras compuestas de suelo dentro de la isla de fertilidad y 10 muestras compuestas de suelo fuera de la isla de fertilidad para cada agostadero (véase Fig. 2). La profundidad a la cual se tomaron las muestras el suelo fue de aproximadamente 10 cm. eliminando de la superficie de este los residuos vegetales antes de la colecta, esta se realizó con un cilindro metálico de 3 cm de diámetro interno, que se introdujo en forma vertical. Las muestras se conservaron en bolsas de plástico y se mantuvieron a bajas temperaturas (4 – 10 °C) para su posterior procesamiento en laboratorio, tanto para la cuantificación de esporas, evaluación inóculo potencial y la determinación de algunas propiedades físicas y químicas que se indican en el Cuadro 7.

<ul style="list-style-type: none"> • Núm. de especies • Cobertura de las especies • Abundancia, densidad y diversidad de especies • Densidad de mészquites • Valor de importancia del mezquite • Núm. de claros o áreas descubiertas • Distancia planta-planta de la especie dominante 	<ul style="list-style-type: none"> • Dominancia de especies ruderales • Propiedades físico-químicas del suelo proveniente de sitios descubiertos de vegetación • Evidencia de pastoreo • Núm. de áreas abiertas al cultivo en el agostadero • Presencia – ausencia de evidencias de erosión
---	--

Cuadro 6. Algunas variables que permiten valorar la degradación de la cubierta vegetal de zonas áridas y semiáridas (Raina y Sen, 1991; Kumar, 1992; Vogt, *et al.*, 1997).

FASE DOS

Fase de laboratorio I

En esta fase se hizo la determinación de las propiedades físicas y químicas de los suelos (Cuadro 7) colectados en campo y que provenían de diferentes condiciones. También se realizó la evaluación de esporas en suelo tanto proveniente de las islas de fertilidad como de la parte externa a estas, el método que se empleó fue el de tamizado, decantación y gradiente de densidad en húmedo. El método consistió en hacer una suspensión con 100 g de suelo en 2 lts. de agua, que se agita vigorosamente (5 min) y se deja reposar (5 min), la suspensión se pasa a través de tamices (apertura de maya de menor a mayor en 44, 105, 225 μm) y se lava con abundante agua (se repite 3 veces este procedimiento). El tamizado se colecta en una probeta y se le agrega glicerina al 50% y se agita (reposar 45 min) el sobrenadante se pasa por un tamiz, se lava con agua destilada, se colecta el tamizado y se lee la muestra en un microscopio estereoscopio para la identificación y cuantificación del número de esporas, tipos morfológicos (color o estructuras morfológicas visibles) y montaje de las esporas en portaobjetos para la determinación de géneros, morfo-especies, tipos morfológicos y de algunas especies (de acuerdo con: Schenck y Pérez, 1990).

PROPIEDADES A DETERMINAR	TÉCNICA A USAR
Textura	Hidrómetro Bouyoucus (Foth, 1980)*
Densidad aparente	Probeta*
Materia orgánica	Método de Walkley y Black *
Carbono orgánico	A partir de materia orgánica*
Conductividad eléctrica (CE.) (sales solubles)	Conductímetro (Jackson, 1950)*
pH	Potenciométrico relación 1:2 en agua*
Fósforo disponible	Olsen (1954)*
Nitrógeno total	Microkjendhal (Bremner, 1965)*
Carbonatos solubles	Agua destilada*
Capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE)	Calculado*
Calcio (Ca^{++}), Magnesio (Mg^{++}), Potasio (K^{+})	Acetato de amonio 1N pH 7. Absorción atómica*

Cuadro 7. Propiedades físicas y químicas evaluadas en el suelo colectado.

* Manual de procedimientos analíticos para análisis de suelos y plantas. IRENAT Postgraduados (1996).

FASE TRES

Fase de invernadero y laboratorio II

En esta parte se realizó la evaluación del inóculo potencial de las micorrizas arbusculares del suelo proveniente de las islas de fertilidad y de fuera de estas para ambos agostaderos. Para esto la potencialidad del inóculo (IP) se determinó en raíces de plantas de *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr., que sirvió como especie sensora (Cuadro 8) (Rodríguez, 1998), estas fueron germinadas y crecidas durante 3 meses en condiciones de invernadero (véase las condiciones en ANEXO II) en macetas de 1 Kg. de capacidad que contenían suelos diluidos (25 y 50 %) y concentrados (0%, control - 100%, suelo completo) tanto de las islas de fertilidad como de fuera de estas para ambos agostaderos, las diluciones se prepararon en una matriz compuesta por suelo arenoso + arena de mármol previamente esterilizada durante una hora diaria en autoclave durante tres días (Schwab y Reeves, 1981; Jasper, *et al.*, 1991; Frías-Hernández, 1998, 1999 comun. pers). Uno de los suelos concentrados con sólo el suelo matriz (0%, control o testigo) llevó un filtrado de cada condición o tratamiento que permitió introducir el componente microbiano nativo pero libre de micorrizas arbusculares, para asegurar así aún más la acción de estas en los demás tratamientos y diluciones (Roldan-Fajardo, 1994) (véase ANEXO I, Cuadro 2).

CARACTERÍSTICAS	
Botánicas	Ecológicas para emplearla
Clasificación taxonómica Reino Vegetal División Tracheophyta Clase Angiospermae Subclase Monocotiledoneae Grupo Glumiflora Orden Graminales Familia Poaceae (Gramineae) Género <i>Bouteloua</i> Especie <i>Bouteloua curtipendula</i>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Se encuentra de forma natural en la zona, aunque sus poblaciones se encuentran dispersas y su abundancia es baja. ➤ Tienen un valor forrajero medio y protege al suelo de la erosión. ➤ Sus poblaciones requieren ser recuperadas como parte de la cubierta vegetal útil de los agostaderos del Valle de Actopan. ➤ Es una especie no recurrente de la condición "isla de fertilidad", encontrándose de manera natural en sitios abiertos, es decir descubiertos de vegetación arbórea o arbustiva densa; condición que de acuerdo con Cruz (1996) y Avilés y Cortés (1997) es particular de zacates con metabolismo C4 cuyo crecimiento se ve restringido cuando los arbustos densos le cubren de los rayos solares.
Nombre común: Zacate banderita Excelente pasto de verano y para pastoreo de invierno es regular; con una distribución en la mayoría de las entidades de México.	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Al ser una especie no recurrente de la condición "isla" permitirá caracterizar el IP de las MA real para especies ajenas a las islas de fertilidad y de las condiciones microambientales que estas les proporcionan, de manera que esta clase de gramíneas puedan tener mayor éxito al ser establecidas en áreas sin vegetación.

Cuadro 8. Características que justifican y describen la especie sensora empleada en la evaluación de la potencialidad del inóculo (IP) del suelo de las islas de fertilidad de ambos agostaderos.

Al final de los 3 meses las raíces de las plantas se procesaron para evaluar el porcentaje de colonización micorrícica arbuscular y se cuantificó el inóculo potencial por el método propuesto por Liu y Luo (1994), reportando el número de propágulos por gramo de suelo para cada caso.

En las raíces colectadas del experimento del inóculo potencial se cuantificó el porcentaje de colonización radical por micorrizas arbusculares (%LRC por MA), tomando en cuenta la longitud total de la raíz. Este método de evaluación de la colonización micorrícica esta conformado de los siguientes pasos:

1. **Determinación de la longitud total de las raíces.**

Este parámetro se calculó mediante el método de las intersecciones utilizado por Tennant (1976) y por Giovannetti y Mosse (1980). Este método indica tomar una muestra homogeneizada de raíz la cual se corta en secciones de aproximadamente 1 cm de largo. Posteriormente se toma una submuestra de 0.10 – 0.11 gramos y se coloca en una caja Petri cuadrículada (cada cuadro con 1 cm por lado). Se adiciona suficiente agua para cubrir parcialmente las raíces y se agita para obtener una buena distribución. Las intersecciones entre raíces y líneas se cuentan horizontal y verticalmente, el valor obtenido se sustituye en la fórmula:

$$\text{LRT (cm)} = (\text{Peso fresco de la raíz/peso de submuestra}) * \text{Núm. de Intersecciones totales}$$

2. **Preparación de raíces (Phillips y Hayman, 1970).**

a) **Clareó**

Las raíces libres de suelo se colocaron en cápsulas esterilizables, en un vaso de precipitados al que se le agrega suficiente KOH al 10% para cubrirlas. Se procedió a calentar (en un autoclave) por 10 minutos bajo 10 libras de presión. El KOH fue retirado y las cápsulas con las raíces se enjuagaron con agua destilada.

b) **Blanqueo**

Se agregó peróxido de hidrógeno (H_2O_2) al 10% en suficiente cantidad para que cubriera las raíces durante 3 minutos, pasado ese tiempo se procedió a enjuagar con agua destilada.

c) **Acidificación**

Las raíces se cubrieron con HCl al 10% (1:4) durante 8 minutos, se eliminó el ácido y sin enjuagar se procedió a la tinción.

d) Tinción

Las cápsulas que contenían las raíces se cubrieron con una solución colorante (azul de tripano 0.05 % en lactoglicerol) y se calentaron en autoclave por 10 minutos a 10 libras de presión.

e) Decoloración

El colorante en exceso se eliminó decolorando las raíces con lactoglicerol limpio, mediante un baño maría a 93 °C. durante un tiempo de 6-8 minutos.

3. Evaluación del porcentaje de colonización micorrízica total de las raíces (Véase Ferrera-Cerrato, *et al.*, 1993).

Se colocaron las raíces coloreadas y teñidas en cajas Petri con suficiente lactoglicerol. En un portaobjetos se montaron 20 segmentos de raíz de aproximadamente 1 cm, paralelamente unos a otros. Sobre las raíces se adicionaron gotas de lactoglicerol, se colocaron los cubre objetos, en todas se eliminaron las burbujas y cada laminilla se selló con esmalte. Para realizar la evaluación se observó al microscopio con el aumento de 40X y 100X, se efectuaron tres pasajes equidistantes por laminilla de forma ortogonal a los segmentos.

Al revisar el campo óptico donde se encontraba un segmento que contenía hifas, vesículas, esporas y/o arbusculos, número de entradas de hifas a la raíz independientemente de la intensidad de la micorrización se le dió el valor de uno para la evaluación total y por estructuras. El porcentaje de colonización endomicorrízica por estructura y total tomando en cuenta el total de raíz infectada se obtuvo mediante las siguientes fórmulas:

$$\text{Longitud radical total colonizada} = \frac{\left[\frac{\text{No. de segmentos colonizados}}{\text{No. de segmentos totales}} * 100 \right] * \text{LRT}}{100}$$

$$\% \text{ de colonización radical total} = \frac{\text{No. de segmentos colonizados}}{\text{No. de segmentos totales}} * 100$$

$$\% \text{ de Colonización por vesículas} = \frac{\text{No. de segmentos con vesículas}}{\text{No. de segmentos totales}} * 100$$

$$\% \text{ de colonización por arbusculos} = \frac{\text{No. de segmentos con arbusculos}}{\text{No. de segmentos totales}} * 100$$

4. Variables evaluadas en el experimento de invernadero.

Durante el experimento se registraron algunos parámetros morfológicos como: altura de la planta, número de hojas, área foliar, número y diámetro de los tallos, concentración de clorofila (clorómetro SPAD-502), etc. y al final del experimento se determinó en las plantas la biomasa total (fresca y seca), concentración y acumulación de fósforo en planta (parte aérea e hipógea), entre otros que sirvieron como indicadores de la efectividad de la micorrización, con el objeto de caracterizar el inóculo potencial de cada condición de suelo (Cuadro 9).

El diseño experimental implementado fue un arreglo factorial con 4 tratamientos, 4 diluciones y 5 repeticiones lo que dió un total de 80 unidades experimentales aleatorizadas completamente.

PLANTA				SUELO
Parte aérea	Tiempo	Raíz	Tiempo	Para las 4 condiciones
Altura (cm)	5 quincenas	% de longitud colonizada (LRC)	Cosecha	Propiedades físicas y químicas (Cuadro 7)
No. de tallos y hojas, área foliar ♣	5 quincenas	Longitud total	Cosecha	Abundancia de esporas
Grosor del tallo	5 quincena	Biomasa fresca y seca	Cosecha	Diversidad de géneros, tipos morfológicos, morfo-especies o especies de esporas
Biomasa aérea fresca	Cosecha	No. de plantas con raíz colonizadas	Cosecha	
Biomasa aérea seca	Cosecha	Eficiencia de uso de fósforo ** (3)	Cosecha	
Biomasa seca total	Cosecha			
% de concentración y acumulación fósforo en tejido vegetal ⊗	Cosecha	% de concentración y acumulación fósforo en tejido vegetal ⊗	Cosecha	
Clorofila (SPAD-502) en hojas*	Cosecha			
Eficiencia de la planta**	Cosecha			
Relación raíz /vástago				
No. de plantas				

Cuadro 9. Variables a evaluar en plantas de *B. curtipendula* y en el suelo a fin de evaluar la potencialidad del inóculo (IP), caracterización y efecto del suelo de las islas de fertilidad de ambos agostaderos.

*Véase: Rodríguez, *et al.*, 1998 y Bullock y Anderson, 1998

♣ Medidor digital e integrador de área foliar. El cálculo implicó el área foliar total por planta, esto es la suma del área foliar de cada hoja.

⊗ El método para determinar fósforo en plantas (parte aérea e hipógea) fue micro-kjeldhal Vanadato-molibdato (IRENAT, 1996)

** Los índices de eficiencia fueron (Marschner, 1995; Cruz, 2000, comun. pers.):

- 1) Eficiencia de la planta (IE): Furlani y Filho (1990)++
- 2) Eficiencia de la raíz (IER): Jones (1989)++
- 3) Eficiencia de uso de fósforo (IEU de P): Rao (1995)++

Con las variables registradas se calculó el Índice de Respuesta a la Micorrización (IRM), por medio del cual se estimó el efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares sobre la ganancia de peso seco total de las plantas. La fórmula empleada fue:

$IRM = [(PST_{Total\ M} - PST_{Total\ NM}) / PST_{Total\ Mayor\ peso}] * 100$; en donde PST = Peso seco total, M = planta de un tratamiento con micorrizas, NM = planta de un tratamiento sin micorrizas, esto es una planta control del mismo tratamiento y * = indica multiplicación.

5 Cuantificación de la potencialidad del inóculo de las micorrizas arbusculares del suelo.

El potencial de un inóculo se define como el potencial de una cantidad específica de inóculo (núm. de propágulos vigorosos y viables) que causa la colonización de una raíz de una planta bajo condiciones estándar. En este caso la potencialidad del inóculo del suelo se cuantificó a partir del número total de esporas, vesículas, hifas, puntos de hifas conectadas con las raíces, y longitud total de raíz previamente cuantificados en las en las placas observadas en el microscopio. La fórmula a emplear será:

$$IP = (N \times W \times K) + S \quad \text{ó} \quad IP = (N \times L) + S$$

Donde; N = número de vesículas y/o esporas en raíz y entre puntos de hifas conectadas con raíz, W = peso fresco de raíz, K = longitud de raíz por unidad de peso de raíz, L = longitud total de la raíz y S = números de esporas en el suelo (Liu y Luo, 1994).

FASE CUATRO

Fase de gabinete (análisis de datos)

En esta última fase, se analizó la diversidad micorrícica al considerar el número y la abundancia de los géneros especies, morfo-especies (especies diferentes del mismo género pero no identificadas) y/o tipos morfológicos (esporas diferenciadas sólo por color y forma) de esporas dentro y fuera de las islas de fertilidad y entre cada agostadero elegido y con diferente grado de perturbación de su cobertura vegetal.

Las comparaciones entre las islas de fertilidad y los agostaderos se realizaron mediante el cálculo del índice de Shannon-Wiener (H') (Ver Anexo I. Se eligió como el mejor índice de

acuerdo con Mouilloty y Leprêtre, 1999) para calcular la diversidad de esporas (tipos morfológicos encontrados, cada tipo se consideró como una especie diferente, sólo para fines prácticos de interpretación), para cada tratamiento (Brower y Zar, 1990; Franco *et al.*, 1991). La comparación estadística entre los índices de diversidad (H') calculados se hizo mediante la prueba de t-student (Magurran, 1988).

Para los datos de las variables registradas durante y al final del trabajo de campo y del experimento en invernadero se analizó su distribución de frecuencias para explorar y probar el supuesto de distribución normal. Cuando fue necesario, los datos se ajustaron mediante Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) (Salgado, 2000); mientras que el supuesto de homogeneidad de varianzas se probó mediante la prueba F-fischer seguida de una comparación de medias (antes de realizar el ANDEVA) por la prueba de t-student (STATA, 1999), esto con la finalidad de hacer resistente la comparación entre medias mediante el ANDEVA (John y Hunt, 1983; Alvarez-Santiago, *et al.*, 1996; Montgomery, 1991; Underwood, 1998).

Para predecir el comportamiento de los datos de las variables de biomasa seca total de las plantas (BST), acumulación total de fósforo en planta (ACUMTP), respecto a la longitud radical colonizada (LRC) por MA y al potencial de inóculo del suelo (IP) de cada condición en un rango de dilución del 100% al 0%; se realizaron análisis de regresión ajustadas a un modelo lineal en el paquete estadístico STATA (1999).

Finalmente, los datos de todas las variables se analizaron en el paquete estadístico SAS (1985) con análisis de varianza (ANDEVA) seguido de una prueba de diferencias de medias de comparación múltiple Tukey (DHS) (para los datos originales) o Bonferroni (para los incrementos y datos transformados). (Martínez, 1990; Montgomery, 1991; Salgado, 1992; Infante y Zaráte, 1997). Los incrementos de las variables se calcularon respecto al control (testigo), estos implican una ganancia cuando la planta crece en una condición de suelo dada o se coloniza por MA un cierto porcentaje. La fórmula empleada convierte el incremento de la planta control a cero (sin ganancia) y la ganancia de las plantas no control es decir, crecidas en alguna condición de suelo, se registró en un rango de 1 a 100%. La fórmula fue:

$100 - [(PCx \cdot 100) / PNCx]$ en donde: PCx = planta control con filtrado de la condición de suelo "x" (DIF ó FIF de SA ó GO); PNCx = planta no control (de cualquier dilución de suelo) de la misma condición de suelo "x" que la planta control (véase una fórmula similar en Carrillo-García, *et al.* 2000).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización de la vegetación y estado de perturbación de los agostaderos

Los resultados respecto a la caracterización de la vegetación muestran que el agostadero semiárido ubicado en Santiago de Anaya (SA), cuenta con una comunidad vegetal conformada por una cubierta vegetal arbustiva más conservada respecto a la cubierta vegetal que presenta el agostadero ubicado en González-Ortega (GO). En efecto, el agostadero de Santiago tiene una mayor riqueza de especies (16 spp.) que casi duplica a la que presenta el agostadero de González-Ortega (9 spp.); esto se refleja en el índice de diversidad (Shannon-Wiener H') el cual es 1.5 veces mayor para el primer agostadero que para el segundo. La equitatividad (Krebs, 1995) de especies es también mayor en 0.12 veces en el SA, más lo importante de este dato, en conjunto con el índice de similitud de Sorensen que es del 48% entre comunidades y de 16.19% de similitud de especies, es que respaldan las diferencias estadísticas encontradas entre los índices de diversidad de ambos agostaderos, lo que permite tener la certeza de que son condiciones ecológicamente diferentes (Cuadro 10).

AGOSTADERO	Índice de diversidad (H')	Índice de diversidad máxima (H'_{max})	Equitatividad (E)	Coefficiente de similitud de Sorensen, entre ambas comunidades
Santiago de Anaya SA	2.526 (0.789) a	2.773	0.911	0.48 (48%) con % de similitud de especies de 16.194
González-Ortega GO	1.739 (0.368) b	2.197	0.792	
Índices de diversidad diferentes t- student = 7.648 de $P \leq 0.0001$ a 0.05 gl = 173.95				

Cuadro 10. Valores promedio de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), diversidad máxima (H'_{max}) y equitatividad (E) para los dos agostaderos semiáridos en estudio. Mediante valores de presencia-ausencia (0,1), las letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con la prueba de Tukey a $P \leq 0.05$.

Las especies con mayor valor de importancia (Cuadro 11) (en orden descendente) en el agostadero SA son: *Prosopis laevigata*, *Karwinskia humboldiana*, *Opuntia imbricata*, *Mimosa biuncifera* y *Bouvardia ternifolia*; de estas especies Soriano y López (1994) reportan a *Bouvardia ternifolia* como característica de los matorrales crassicaules más conservados de Santiago de

Anaya y a *Karwinskia humboldiana* como la especie con la mayor densidad como se reporta también en este trabajo para el SA. Por su parte, en el agostadero GO las especies más importantes son: *Prosopis laevigata*, *Mimosa depauperata*, *Condalia mexicana*, y *Opuntia imbricata*, en donde la especie *Mimosa depauperata*, con el segundo valor de importancia, es la que presenta la mayor densidad y junto con *Opuntia imbricata* son especies que indican perturbación (García-Sánchez, comun. pers.).

Lo anterior hace notar que las comunidades vegetales de ambos agostaderos comparten algunas especies, entre ellas *Prosopis laevigata* (mezquite) quien ocupa el primer lugar de importancia en las dos comunidades y el segundo sitio en densidad (número de individuos por hectárea). Sin embargo, el valor de importancia que presenta el mezquite es mayor en la comunidad vegetal del agostadero de González-Ortega (71.16%), valor que supera en casi el doble al valor de importancia de 47.15% registrado en la comunidad del agostadero de Santiago de Anaya, lo cual no sólo indica que el mezquite de estas zonas debió ser la especie dominante como lo plantea Cruz (1992), sino que además lo establece como el elemento estructural de la comunidad que podría ser más importante en el mantenimiento y funcionamiento de ambos agostaderos y tal vez el más resistente a los cambios en la composición y riqueza de especies, ya que su mayor valor de importancia se registró en el agostadero que presenta una reducida diversidad de especies. Además del mezquite, las otras especies que los agostaderos comparten son: *Opuntia imbricata*, *Condalia mexicana*, *Mimosa depauperata* y *Opuntia robusta*; de las cuales las últimas tres en conjunto con el mezquite, presentan los valores de importancia mayores en el agostadero de González-Ortega y sólo una (*Opuntia imbricata*) y el mezquite también presenta un valor de importancia alto en el otro agostadero.

Se registraron especies como: *Opuntia leptocaulis*, *Mimosa sp2* y *Opuntia lindheimeri* que sólo se encuentran con baja densidad y cobertura en el agostadero de González-Ortega, estas son especies indicadoras de perturbación, al igual de *M. depauperata* y *O. imbricata* por lo que su presencia sugiere un alto grado de deterioro en la vegetación de este agostadero; por otra parte, si sus bajas densidades marcaran su tendencia a desaparecer o ser más vulnerables a la degradación también se concluiría que la comunidad vegetal de González-Ortega tienen una alta perturbación (Cuadro 2).

Aunque no se tomaron muestras del estrato herbáceo, los recorridos por ambos agostaderos revelaron en González-Ortega la ausencia de una capa de herbáceas importante en

los espacios abiertos entre los arbustos, encontrándose sólo especies ruderales y algunas gramíneas dispersas en ellos, aunque en una densidad mayor se encontraban colonizando las zonas bajo el dosel del mezquite (los datos para este estrato del agostadero pueden consultarse en Cruz, 1992); mientras que en el agostadero de Santiago si hay una carpeta de herbáceas dominada por gramíneas más o menos homogénea que cubre un 80% de suelo aún en la época de secas.

ESPECIES	AGOSTADEROS					
	Santiago de Anaya (*1024 m ²)			González-Ortega (*2304 m ²)		
	Número de individuos	Cobertura relativa	Índice del valor de importancia (%)	Número de individuos	Cobertura relativa	Índice del valor de importancia (%)
<i>Opuntia sp 1</i>	4	4.44	13.95	-	-	-
<i>Mimosa sp 1</i>	2	6.10	10.98	-	-	-
<i>Opuntia imbricata</i>	7	14.99	31.64	5	11.90	26.12
<i>Mimosa biuncifera</i>	10	6.26	24.77	-	-	-
<i>Karwinskia humboldiana</i>	17	5.98	38.53	-	-	-
<i>Opuntia cartabrigensis</i>	1	6.99	9.37	-	-	-
<i>Condalia mexicana</i>	6	4.70	17.64	22	8.17	53.81
<i>Opuntia robusta</i>	4	2.93	11.13	5	4.92	15.75
<i>Bouvardia ternifolia</i>	9	2.39	21.17	-	-	-
<i>Opuntia sp 2</i>	2	4.47	7.91	-	-	-
<i>Cytracemun tetramerum</i>	3	3.04	10.18	-	-	-
<i>Mimosa depauperata</i>	2	1.26	11.03	28	9.51	68.81
<i>Opuntia leptocaulis</i>	-	-	-	7	7.89	22.72
<i>Prosopis laevigata</i>	13	17.60	47.15	19	19.45	71.16
<i>Acacia shaffneri</i>	2	12.63	16.06	-	-	-
<i>Eupatorium espinoscrun</i>	7	10.90	19.71	-	-	-
<i>Agave sp</i>	5	6.55	18.44	2	-	-
<i>Mimosa sp 2</i>	-	-	-	1	7.11	9.95
<i>Opuntia lindheimeri</i>	-	-	-	2	8.60	12.47
Totales	94	111.23	309.66	91	77.55	280.79
Total de especies	16			9		

Cuadro 11. Valores de importancia y coberturas relativas de las especies que componen las comunidades vegetales de los agostaderos en estudio. Los * indican el área total de muestreo.

Los datos que se presentan en los Cuadros 11 y 12 para cada una de las especies, indican que la comunidad vegetal del Agostadero de Santiago tiene un mejor estado de conservación respecto a la comunidad del agostadero de González-Ortega el cual, dadas las diferencias significativas encontradas entre los datos, presenta un estado de perturbación mayor. Los valores

de distancia entre los arbustos (individuos) y entre los mezquites de SA muestran que las plantas de mezquite y de las otras especies que componen el estrato arbustivo están más cercanas unas de otras en comparación con GO en donde las plantas se encuentra a distancias promedio mayores, que van de los 5.57 a los 6.0 metros y en donde los mezquites se separan hasta 19.35 metros entre ellos (Cuadro 12 y 13).

Los valores promedio obtenidos para la distancia entre las plantas, densidad y cobertura de las especies ponen en evidencia que el agostadero González-Ortega tiene una mayor área de suelo descubierta sin el efecto positivo de la vegetación arbustiva generando grandes claros, esto es vegetación dispersa y en parches como resultado de la perturbación, lo que implica que el suelo también se encuentra en un estado de degradación mayor, sometido a los agentes de erosión, pues una disminución en la cantidad de plantas arbustivas, raíces, materia orgánica entre otras, favorece no solo la erosión sino la pérdida de fertilidad como lo señalan Bocco y García-Oliva (1992) y Montaña y Monroy (2000).

En sentido estricto, los resultados de este estudio a nivel de comunidad, sugieren que la comunidades vegetales de los agostaderos SA y GO tienen un estado de conservación ampliamente diferente, en donde SA tienen una comunidad vegetal más conservada y que protege al suelo favoreciendo su fertilidad, mientras que el GO presenta un estado de perturbación significativamente mayor.

Dentro de estas comunidades vegetales, se encuentra el mezquite que es la especie de interés de este trabajo, razón por la cual es necesario puntualizar el estado de conservación de la población de mezquite en cada agostadero.

La población de mezquite del agostadero de Santiago, presenta individuos que en promedio son más altos (2.96 m), tienen una amplitud promedio de dosel de 4.25 m², que con relación a una hectárea cubre el doble de área de suelo que los mezquites de González-Ortega cuyo promedio de amplitud de dosel es de 2.74 m². En efecto, los individuos de mezquite, de este último son medio metro menos altos (2.46 m), la población en conjunto cubre un 41% menos área de suelo, la densidad de individuos por hectárea es 28.6% menor y la distancia en metros entre un individuo de mezquite y otro es 1.6 veces mayor es decir, los mezquites se encuentran separados entre 7 y 8 metros en promedio (Cuadro 13). Estos datos indican que el agostadero de González-Ortega tiene una mayor presencia de claros y una mayor cantidad de suelo sin la influencia del mezquite, suelo que como se puede ver en los cuadros 2 y 3 se encuentra sin el

efecto de otras plantas arbustivas, pues éstas son poco abundantes y su diversidad de especies es baja.

Especies/parámetro	Densidad (Indv. ha ⁻¹)		Cobertura (m ²)		Distancia media planta-planta (m)	
	SA	GO	SA	GO	SA	GO
<i>Opuntia sp 1</i>	100	0	1.073	0	1.64	0
<i>Mimosa sp 1</i>	50	0	1.475	0	1.2	0
<i>Opuntia imbricata</i>	175	61	1.066	1.26	1	14.52
<i>Mimosa biuncifera</i>	250	0	1.16	0	1.06	0
<i>Karwinskia humboldiana</i>	425	0	1.263	0	0.57	0
<i>Opuntia cartabrigensis</i>	25	0	1.69	0	1.75	0
<i>Condalia mexicana</i>	150	268	1.116	1.231	1.3	4.75
<i>Opuntia robusta</i>	100	61	0.956	0.578	0.57	29.88
<i>Bouvardia ternifolia</i>	225	0	0.5	0	1.2	0
<i>Opuntia sp 2</i>	50	0	1.08	0	1.75	0
<i>Cyrtacemun tetramerum</i>	75	0	1.013	0	4.7	0
<i>Mimosa depauperata</i>	50	342	0	1.228	1.1	19.07
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0	85	0	1.113	3.1	5.6
<i>Prosopis laevigata</i>	325	232	4.453	2.7423	1.3	5.4
<i>Acacia shaffneri</i>	50	0	3.05	0	11.2	0
<i>Eupatorium espinoscrun</i>	175	0	0.475	0	0	0
<i>Agave sp</i>	125	24	1.325	0	0	0
<i>Mimosa sp 2</i>	0	12	0	1.07	0	8.59
<i>Opuntia lindheimeri</i>	0	24	0	1.27	0	2.3
Promedio	a (147)	a (123)	a (1.140)	b (0.486)	a (1.57)	b (5.57)

Cuadro 12. Valores promedio de abundancia, cobertura y distancia planta-planta de las especies asociadas con mezquite en los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO).

Las letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con la prueba de tukey (HSD) $P \leq 0.05$.

El área total de muestreo para SA = 1024 m² y para GO = 2304 m²

Los datos anteriores sugieren que de las dos poblaciones analizadas, la población de mezquites de Santiago de Anaya tienen un mejor estado de conservación. Sin embargo, tanto en este agostadero como en el de González-Ortega cada individuo de mezquite, y más aún la población, debe contribuir de acuerdo con Tiedemann y Klemmedson (1973a y b), Virginia y Jarrell (1983), Reynolds, *et al.* (1999) y Carrillo-García, *et al.* (1999) al aporte de humedad, materia orgánica, nutrientes al suelo y se convierten en elementos que juegan un papel importante en el incremento de la fertilidad del suelo de estos agostaderos (Cuadro 15). Ellos, en conjunto con los demás elementos del estrato arbustivo, protegen el suelo de la erosión y contribuyen a restablecer los balances hídricos y de nutrientes en el ecosistema. Ahora bien, en el agostadero González-Ortega el mezquite, dado que son pocos los demás elementos arbustivos, juega un papel mucho más importante en la recuperación de la fertilidad del suelo, pues este elemento de la vegetación es quien incrementa la cantidad de materia orgánica y nutrientes,

hasta igualar y en algunos casos superar, el nivel de fertilidad del suelo sin el efecto del mezquite del agostadero de Santiago de Anaya, en otras palabras, esto señala al mezquite como una opción viable para la conservación del suelo y su fertilidad.

Agostadero (sitio)	Mezquite (<i>Prosopis laevigata</i>)			
	Cobertura (m ² ha ⁻¹)	Densidad (Indv. ha ⁻¹)	Altura promedio (m)	Distancia planta- planta (m)
Santiago de Anaya (SA) (*1024 m ²)	212.07 a	325a	2.9587 a	11.65 b
González-Ortega (GO) (*2304 m ²)	126.63 b	232 b	2.4630 b	19.35 a

Cuadro 13. Valores promedio de las características de la población de mezquite en cada agostadero. Las letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas a $P \leq 0.05$ (Tukey HSD comparación múltiple)
Los * indican el área total de muestreo en cada agostadero.

El estrato arbóreo y/o arbustivo de las comunidades vegetales es uno de los componentes estructurales y funcionales más importantes de los ecosistemas semiáridos, pues son estos quienes actúan como “bombas ecológicas” (*sensu lato* Montaña, *et al.*, enviado a Interciencia), ya que son especies: refugio de una amplia diversidad de biota y microbiota, extractoras de agua y nutrientes, modificadoras de microclima, formadoras de islas de fertilidad y, por consecuencia se convierten en uno de los principales responsables de la dinámica del ecosistema, principalmente de aquellos impactados por actividades antropogénicas o fenómenos naturales.

Dada la dependencia entre la vegetación arbustiva y el suelo, se puede asumir cual es el estado de perturbación del suelo de los agostaderos semiáridos en estudio, ya que eliminar la vegetación arbustiva, en particular el mezquite, no es sólo quitar un arbusto, sino que se crean, modifican o eliminan condiciones favorables y necesarias para la sobrevivencia y evolución natural de otras especies asociadas y de los recursos del ecosistema.

Con relación a esto, al analizar las propiedades físicas y químicas del suelo sin vegetación (fuera de la isla de fertilidad = FIF) y del suelo bajo el efecto del mezquite (dentro de la isla de fertilidad = DIF), los valores obtenidos del análisis para ambas condiciones del suelo muestran ser diferentes para cada uno de los agostaderos, tanto en suelo sin vegetación como en suelos asociados al mezquite.

PROPIEDADES	VALORES ENCONTRADOS	
	Suelo de Santiago de Anaya	Suelo de González -Ortega
pH (1: 2 en agua)	7.70	8.30
Conductividad eléctrica (dSm ⁻¹)	0.56	1.22
Porcentaje de materia orgánica	4.15	1.88
Porcentaje de carbono orgánico	2.38	1.08
Porcentaje de nitrógeno total	0.14	0.07
Relación C:N	17.0	15.42
Fósforo disponible (ppm)	19.20	12.70
Potasio (cmol kg ⁻¹)	0.53	0.37
Calcio (cmol kg ⁻¹)	52.13	71.70
Magnesio (cmol kg ⁻¹)	16.50	17.90
Textura	Migajón - Arcilloso	Migajón - Arcilloso
Densidad aparente (g cm ⁻³)	1.25	1.30

Cuadro 14. Valores de las propiedades físicas y químicas de los suelos sin vegetación en los agostaderos.

Los resultados del Cuadro 14 indican que el suelo del agostadero de Santiago sin el efecto del mezquite, pero con una mayor cobertura vegetal del estrato arbustivo y composición de especies, cuenta con mejores niveles de materia orgánica y nutrimentos, pues suelo tiene un 2.2% más de materia orgánica, 1.5 veces más fósforo disponible, 2.0 veces más nitrógeno total y 1.2 veces más magnesio y potasio aunque menor presencia de calcio que el suelo del agostadero González-Ortega

En este sentido, el suelo del primer agostadero puede caracterizarse por una mayor dominancia de los procesos microbianos y de degradación de compuestos orgánicos en la disponibilidad de nutrimentos, es decir, tiene un mayor control biológico edáfico de la dinámica de nutrimentos; en otras palabras, este suelo puede poseer una mayor cantidad de microorganismos, mayores contenidos de carbono orgánico y disponibilidad de fósforo (véase en el Cuadro 14 que el fósforo disponible y el % de carbono orgánico es mayor). Sin embargo, aunque la relación C:N es menos estrecha, la cantidad de energía disponible para los procesos microbianos es mayor y esta dada por un alto contenido de materia orgánica y nitrógeno.

Los altos contenidos de magnesio y más aún de calcio que se presentan en los suelos sin vegetación de ambos agostaderos, pero sobre todo en el suelo del agostadero González-Ortega (suelo expuesto a la erosión), juegan un papel importante en la disminución de las formas disponibles de fósforo, debido a que son los principales cationes a los cuales se unen los fosfatos en suelos con pH neutros, además de que las formas disponibles también disminuyen conforme decrece el potencial hídrico del suelo como sucede en las regiones áridas y semiáridas; esto ya ha sido reportado en suelos con pH neutros de otras regiones semiáridas (Agbenin y Tiessen, 1994), por lo que es de esperarse que independientemente del estado de perturbación de la cubierta

vegetal, en particular del estrato arbustivo y del contenido de materia orgánica que presenten los suelos de los dos agostaderos en estudio, el fósforo será un elemento limitante para el establecimiento, crecimiento y desarrollo de las plantas.

Un ejemplo que contrasta con las propiedades edáficas que actualmente presenta el suelo del agostadero González-Ortega es el trabajo que realizó en este agostadero García-Sánchez (1990, datos sin publicar), el cual muestra que las propiedades físicas y químicas del suelo como materia orgánica y nutrimentos (fósforo disponible, nitrógeno total, potasio, magnesio y calcio) superaban en 1.6 veces los valores de materia orgánica y nutrimentos que actualmente se reportan para este mismo agostadero en el Cuadro 14, lo que indica que 10 años después el suelo perdió nutrimentos, materia orgánica y que tal pérdida debe estar asociada a una disminución de la cobertura vegetal, que por el estado de fertilidad que presentaba el suelo pudo ser más similar a la que hoy presenta el agostadero de Santiago.

CARACTERÍSTICAS	VALORES ENCONTRADOS EN CADA CONDICIÓN DE SUELO DE LOS AGOSTADEROS			
	Santiago de Anaya		González-Ortega	
	DIF	FIF	DIF	FIF
PH (1:2 en agua)	7.23	7.9	7.2	8.0
Conductividad eléctrica (dSm ⁻¹)	1.50	0.54	1.46	1.22
Materia orgánica (%)	7.55	2.79	2.63	1.61
Carbono orgánico (%)	4.33	1.61	1.52	0.93
Nitrógeno total (%)	0.18	0.12	0.16	0.09
Relación C:N	24.0	13.4	9.5	10.3
Fósforo disponible (ppm)	19.6	11.43	16.24	11.50
Potasio (cmol kg ⁻¹)	0.92	0.50	0.38	0.41
Magnesio (cmol kg ⁻¹)	12.73	16.44	15.38	17.45
Calcio (cmol kg ⁻¹)	66.5	67.9	65.3	72.6
Carbonatos solubles en agua (cmol kg ⁻¹)	0.51	0.51	0.68	0.59
Densidad aparente (g cm ⁻³)	1.07	1.26	1.25	1.29
Textura	Migajon Arcilloso		Migajon Arcilloso	
Arena (%)	34	38.7	39.6	33.3
Limo (%)	31	25.6	33.6	29.6
Arcilla (%)	35	35.7	27	37
Hongos micorrizógenos arbusculares (Esporas/100 g de suelo seco)	4411	2915	3203	2574
Bacterias y otros microorganismos (abundancia)	++++	++	+++	+

Cuadro 15. Características físicas, químicas y biológicas de los suelos (época de secas) provenientes de las islas de fertilidad de Mezquite (*Prosopis laevigata*) (DIF = dentro de la isla de fertilidad) y de las áreas abiertas (FIF = fuera de la isla de fertilidad) de dos agostaderos semiáridos del Valle de Actopan, Hidalgo, México.

(+ = valor cualitativo: +, menor a +++++, mayor)

Por otra parte, el trabajo de García-Sánchez (*Op. cit.*) sugiere que los individuos arbustivos de mezquite contribuyen a incrementar el estado de fertilidad del suelo en el agostadero, ya que estos forman islas de suelo fértil con hasta 3 o 4 veces más contenido de materia orgánica y nutrimentos que el suelo sin vegetación o sin el efecto del mezquite, tal y como lo reportan para el desierto de Arizona Tiedemann y Klemmedson (1973a y b), para el desierto de Sonora Virginia y Jarrell (1983), para el Norte de Coahuila García-Espino, *et al* (1989), Cruz (1996) y Frías-Hernández (1998) para el Norte de Guanajuato y Reynolds, *et al.* (1999) para el sur de Nuevo México.

En este sentido, los valores de las propiedades físicas y químicas del suelo de la isla de fertilidad de mezquite, que se reportan el Cuadro 15 para ambos agostaderos, sugieren a los individuos de mezquite como una especie generadora de un importante almacén de fertilidad edáfica, ya que en ambos agostaderos incrementan considerablemente la fertilidad del suelo hasta niveles óptimos. De esta manera, el suelo de los dos agostaderos, con la presencia del mezquite y bajo su influencia, supera con el doble (de 1 a 2 veces) los contenidos de materia orgánica y nutrimentos que presenta el suelo sin el efecto de esta importante leguminosa arbustiva.

La isla de fertilidad de mezquite (DIF), puede caracterizarse, en condiciones de perturbación, como un elemento estructural del ecosistema que se caracteriza por una mayor regulación biológica-edáfica de la dinámica de nutrientes; de esta manera, el suelo DIF de ambos agostaderos, pero especialmente ante condiciones de perturbación, debe poseer también una alta actividad de microorganismos ya posee altos contenidos de carbono orgánico, nitrógeno como "motor" energético y un alto contenido de fósforo disponible. La relación C:N al comparar los suelos DIF vs FIF de ambos agostaderos (Cuadro 15), parecería, igual que en el suelo sin vegetación (Cuadro 14), ser más favorable en suelos FIF de GO, sin embargo, el cociente de esta relación puede estar afectado por la diversidad de los grupos microbianos (*e.i.* ectomicorrizas, bacterias, actinomycetes, celulíticos, protolíticos, etc.) que es reducida en el suelo FIF de ambos agostaderos y que sólo se favorece en la condición DIF.

Al comparar las condiciones para ambos agostaderos (Cuadro 15), es notorio que las propiedades físicas y químicas se ven modificadas en más de una unidad y que el contenido de materia orgánica y nutrimentos se incrementa en un gradiente que va, de menor a mayor, del suelo sin el efecto del mezquite en el agostadero González-Ortega, hasta el suelo con el efecto del mezquite en el agostadero de Santiago de Anaya. El gradiente indica al suelo sin vegetación

del agostadero de González-Ortega como el más perturbado, dado su menor estado de fertilidad, en donde la presencia de islas de fertilidad generadas por el mezquite, son una importante opción que le permite al suelo de este agostadero incrementar sus niveles de materia orgánica, carbono orgánico y nutrimentos hasta llegar a ser semejantes a los niveles que puede presentar el suelo sin el efecto del mezquite del agostadero de Santiago, lo que indica que dichas islas son un mecanismo que le permite recuperar al suelo del agostadero de González-Ortega su fertilidad y contrarrestar de forma natural su perturbación.

Si una de las principales limitantes para el desarrollo y crecimiento de las plantas es la disminución de las formas disponibles de fósforo por la presencia de cationes como el calcio, la influencia del mezquite sobre el suelo de ambos agostaderos permite incrementar la disponibilidad de fósforo al disminuir la cantidad de cationes calcio, los cuales al asociarse con las formas disponibles lo inmovilizan. Por otra parte, dado que el suelo bajo el dosel del mezquite tiene un alto contenido de materia orgánica también posee mayor fuente de energía (nitrógeno, sustratos y carbono orgánico) para los grupos microbianos como los simbioses endomicorrícicos, las bacterias u otros microorganismos quienes, por consecuencia, se presentan en mayor cantidad en suelo bajo el dosel del mezquite, como lo muestra este estudio de forma cualitativa (Cuadro 15), estos grupos microbianos contribuyen a su vez a incrementar la tasa de movilización y disponibilidad de fósforo. Esto ya fue reportado por Tiedemann y Klemmedson, (1973b) quienes a pesar de no encontrar diferencias en el contenido de fósforo, entre un suelo bajo el dosel del mezquite y otro fuera del dosel, atribuyen a la microbiota edáfica haber encontrado la mayor disponibilidad de este elemento en el suelo bajo la influencia del mezquite.

Los resultados sugieren que los agostaderos en estudio presentan diferencias significativas en el estado de perturbación, de la cubierta vegetal y del suelo y, que el mezquite y las otras especies de alto valor de importancia son especies clave en la composición estructural de ambas comunidades ya que por sus atributos ecológicos y biológicos juegan un papel importante en el funcionamiento de ambos agostaderos.

Es necesario señalar, que el estado de perturbación de la cobertura vegetal y del suelo puede estar asociado a la susceptibilidad de perturbación que pueda tener a su vez cada elemento del relieve; en dos sentidos: 1) la ubicación topográfica de los sitios con respecto a las actividades antropogénicas es decir, sitios con pendientes de mayor ángulo de inclinación, como ocurre con el agostadero de Santiago de Anaya, serán menos susceptibles a actividades de manejo regional

como por ejemplo la intensidad de pastoreo o la transformación a terrenos de cultivo; en cambio sitios con pendientes menos inclinadas o de depósito, como sucede en el agostadero de González-Ortega, tendrán una mayor susceptibilidad a ser perturbados. En este punto cabe agregar que una perturbación a un sitio más accidentado topográficamente, como Santiago de Anaya, implica un mayor impacto en la dinámica y estructura del agostadero con cambios ecológicamente más graves y muy probablemente irreversibles. 2) aquellos sitios que por la situación antes mencionada mantengan su cobertura vegetal arbustiva que proteja al suelo, tendrán mayor capacidad de almacenamiento de nutrimentos con mecanismos de protección para reducir su pérdida por erosión, lixiviación o percolación, tales como: un rápido crecimiento de la biomasa microbiana y una alta producción de raíces finas, que mejoran las características de fertilidad del suelo, benefician la dinámica de nutrientes en el suelo del ecosistema y evitan la alteración y perturbación biológica de las comunidades vegetales. Esto es, en el suelo de un agostadero semiárido con mayor cobertura vegetal, en este caso arbustiva, que favorece una mayor cantidad de materia orgánica y nitrógeno total beneficia a la biomasa microbiana la cual podría jugar un papel importante como almacén y disponibilidad de nutrientes en el suelo, debido a que existe una mayor cantidad de energía disponible para los procesos microbianos por el mayor contenido de materia orgánica y nitrógeno.

En conclusión, la comunidad vegetal y el suelo del agostadero de Santiago tienen un estado de conservación mejor beneficiado por una mayor riqueza y diversidad de especies y densidad de mezquites, por un estado de fertilidad edáfico favorable y por una mayor cantidad de grupos microbianos y propágulos (esporas e hifas) de endomicorizas; mientras que el agostadero González-Ortega estaría en la posición contraria que implica a los indicadores edáficos reportados por Vogt, *et al.* (1997) para considerar a un ecosistema como perturbado. Por su parte, cada individuo de mezquite se encuentra funcionando, en ambos agostaderos como “bombas” que incrementan el nivel de fertilidad del suelo, cuya función es aún más importante en el agostadero de González-Ortega cuyo suelo es menos fértil y cuya cubierta vegetal está más perturbada.

Diversidad y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares

Diversidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

Dada la importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares en los ecosistemas naturales, es importante identificar y conocer la abundancia de estos endófitos antes de intentar abordar y esclarecer el potencial biológico y ecológico que poseen en un ecosistema, comunidad vegetal, sistema remanente o en una planta en particular.

En este estudio se encontró un total de 9 morfo-especies de hongos micorrizógenos arbusculares, de las cuales dos fueron identificadas hasta el nivel de especie (*sensu lato* L. Varela, comun. pers.). Cuatro de las morfo-especies pertenecen a la familia Glomaceae y al género *Glomus*, una a la familia Acaulosporaceae genero *Acaulospora* y Cuatro a la familia Gigasporaceae de las cuales dos son del género *Gigaspora* y las restantes al género *Scutellospora* (Cuadro 16, véanse algunos ejemplos en la Figura 3).

		AGOSTADEROS			
Familias	Especies	Santiago de Anaya (SA)		González-Ortega (GO)	
		DIF	FIF	DIF	FIF
Glomaceae	<i>Glomus sp. 1</i>	X	X	X	X
	<i>Glomus sp. 2</i>	X	X	X	
	<i>Glomus sp. 3</i>		X		X
	<i>Glomus sp. 4</i>	X		X	
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora denticulata</i>	X			
Gigasporaceae	<i>Gigaspora sp. 1</i>			X	
	<i>Gigaspora sp. 2</i>			X	
	<i>Scutellospora sp. 1</i>	X			
	<i>Scutellospora gregaria</i>			X	
Total de especies y morfo-especies		5	3	6	2

Cuadro 16. Presencia de morfo-especies y especies de hongos micorrizógenos arbusculares dentro de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y fuera de la isla de fertilidad (FIF), para ambos agostaderos.

En el Cuadro 16 se muestra que los suelos de la isla de fertilidad, en ambos agostaderos, presentan más morfo-especies de las cuales las compartidas por los agostaderos, para esta condición, pertenecen a la familia Glomaceae; mientras que las especies y/o morfo-especies no compartidas son de la familia Acaulosporaceae y una especie de la familia Gigasporaceae, para el caso del agostadero de Santiago; mientras que tres de esta última familia se encuentran sólo en el agostadero de González-Ortega. Por su parte, los suelos sin el efecto de la isla de

fertilidad, suelos sin vegetación en ambos agostaderos, presentaron el menor número de morfo-especies correspondientes a la familia Glomaceae con sólo dos especies compartidas.

De los géneros de la familia Glomaceae, *Glomus sp. 1* se encontró en ambos agostaderos tanto en suelo de la isla de fertilidad como de áreas abiertas por lo que podría considerarse más generalista, el *Glomus sp. 2* también está en los dos agostaderos pero no en la condición de fuera de la isla de González-Ortega y las morfo-especies de este género también compartidas por los agostaderos pero en condiciones de suelo distintas son *Glomus sp. 3* que sólo se encuentra específicamente en suelo sin el efecto del mezquite y *Glomus sp. 4* que se encuentra en suelo asociado al mezquite.

De la familia Acaulosporaceae se encontró una especie (*Acaulospora denticulata*), la cual se presentó únicamente en el agostadero de Santiago que tiene la comunidad vegetal más conservada y en suelo bajo el efecto del mezquite. En el mismo agostadero y en esta condición de suelo se presentó la morfo-especie *Scutellospora sp. 1* de la familia Gigasporaceae. El suelo de isla de fertilidad del sitio con la cobertura vegetal menos conservada, González-Ortega, presentó dos morfo-especies y una especie (*Scutellospora gregaria*) pertenecientes a la familia Gigasporaceae, estas al igual que la especie *Acaulospora denticulata* y la morfo-especie *Scutellospora sp1* en el agostadero de Santiago, son especies no compartidas entre estos agostaderos y que sólo se encuentran en el suelo asociado a los individuos mezquite.

Las fluctuaciones de presencia-ausencia de las especies encontradas, por condición de suelo y por agostadero, deben estar relacionadas, en primer termino al grado de perturbación que presenta la cubierta vegetal de estos agostaderos, lo que lleva a pensar que las especies del género *Glomus* son las más resistentes al disturbio, debido a su mayor presencia, frecuencia y abundancia en número de individuos y especies como lo reporta Frías-Hernández (1998) para los ecosistemas semiáridos del Norte de Guanajuato en México, esto debido al efecto de protección que ofrece el mezquite al suelo ya que se favorece el mantenimiento de la diversidad de especies y morfo-especies de estos endófitos. En segundo término, Allen (1989) y Sanders (1993) sugieren que existen patrones estacionales en la formación de micorrizas que pueden cambiar entre años y épocas, pues estos endófitos no sólo están relacionados con la fenología de las plantas, lo que podría explicar porque en áreas sin el efecto del mezquite, con poca vegetación o sin vegetación como en el agostadero de González-Ortega hay una menor presencia de especies, morfo-especies y número de esporas, sino que además, responden a la presencia de plantas

micotróficas, y las especies de estos HMA tienen su propio ciclo biológico con épocas específicas de producción de esporas; por lo que los resultados aquí descritos, sugieren continuar este trabajo mediante un estudio de diversidad, abundancia y distribución estacional de los HMA para estos agostaderos en los suelos con y sin el efecto del mezquite, con la finalidad de entender las fluctuaciones de la presencia o ausencia de estos endófitos según la condición de suelo en que se reportan (Cuadro 16).

Abundancia de esporas y tipos morfológicos (color y forma) de HMA.

El suelo del agostadero de Santiago de Anaya (SA) presentó un número de esporas de HMA significativamente mayor al que presenta el agostadero de González-Ortega (GO), aunque el número de tipos morfológicos no es diferente entre ambos agostaderos. Lo primero se atribuye a que el SA tiene una mayor diversidad vegetal con diferentes estadios fenológicos, de desarrollo y crecimiento a la que pueden asociarse los HMA para aumentar la producción de esporas, ya que de acuerdo con Giovannetti (1985) y Brundrett (1991) entre otros, el número de esporas se incrementa conforme la planta requiere de su asociación para tener un mayor éxito ecológico. Lo segundo indica, que los tipos morfológicos no son un buen indicador de la cantidad de especies o morfo-especies, ya que los caracteres utilizados para diferenciarlos (color y forma) pueden corresponder a una misma especie en diferente estado de desarrollo o maduración y no a especies diferentes, incluso al utilizar alguna clave para identificar las especies se observa que estas usan no sólo al color como criterio de clasificación y que por ejemplo este puede presentarse en más de una especie en distinto estado de madurez.

El Cuadro 17 y las Gráficas 1a y 1b indican que las islas de fertilidad del agostadero de SA contienen la mayor cantidad de esporas y de tipos morfológicos de HMA que es significativamente diferente a las cantidades encontradas en isla de fertilidad del agostadero en GO. Esto sugiere que el suelo de las islas de fertilidad en ambos agostaderos son el almacén o sumidero de un número significativamente mayor de esporas en cantidad y variedad de tipos morfológicos que los suelos fuera de la isla de fertilidad, esto es sin el efecto del mezquite. Los suelos sin el efecto de esta leguminosa presentan no sólo una baja presencia de especies o morfo-especies, sino además un 33% menos esporas y un 30% menos tipos morfológicos en el agostadero de SA; mientras que el agostadero de GO también presentan un 19.98 % menos

esporas y un 42% menos de tipos morfológicos, con respecto a los suelos bajo el dosel del mezquite.

A pesar de no existir diferencias significativas en el número de tipos morfológicos por agostadero, los resultados muestran ser diferentes en el número de estos por condición de suelo (DIF y FIF), así como en los índices de diversidad cuyos valores señalan al suelo de la isla de fertilidad del agostadero de GO como el más diverso, valor que es significativamente mayor al valor de diversidad de tipos morfológicos encontrada en el suelo fuera de la isla de este mismo agostadero. El agostadero de SA no mostró diferencias significativas en el índice de diversidad de tipos morfológicos entre el suelo asociado al mezquite y el suelo de los sitios abiertos, sin embargo, los índices calculados para ambas condiciones de suelo de este agostadero, si muestran ser significativamente menores respecto al índice de diversidad calculado para el agostadero de GO en el suelo asociado al mezquite (Cuadro 17).

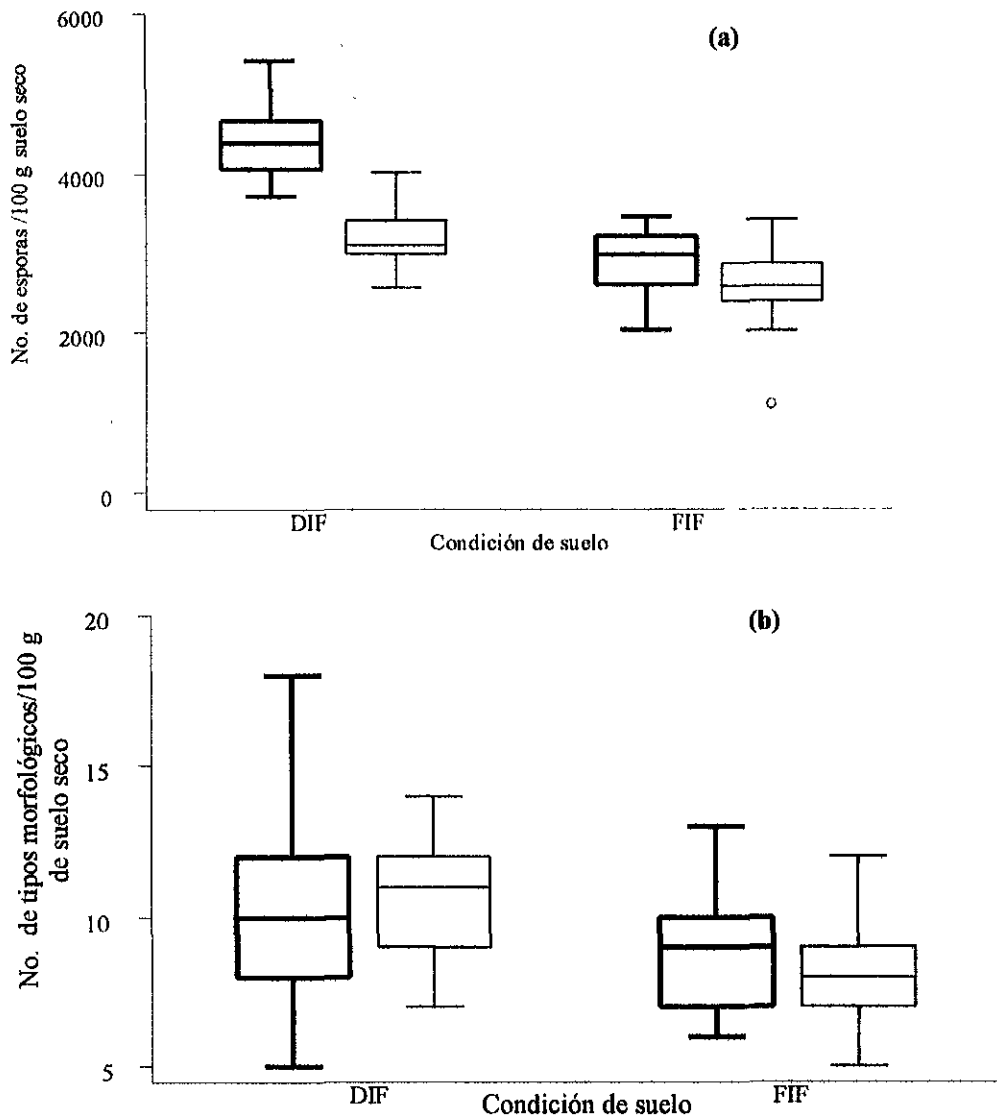
	AGOSTADEROS			
	Santiago de Anaya (SA)		González-Ortega (GO)	
	DIF	FIF	DIF	FIF
Diversidad de la vegetación (H')*	2.526 a		1.739 b	
Especies y morfo-especies	5	3	6	2
No. de esporas/100 g de suelo seco	4411 a	2915 b	3206 c	2574 d
No. de tipos morfológicos	17 a	12 b	14 c	8 d
Diversidad de TM (H') *	2.174 b	2.123 b	2.420 a	1.763 c

Cuadro 17. Total de especies, morfo-especies, tipos morfológicos (TM) y número de esporas de HMA bajo el mezquite (DIF) y en sitios abiertos (FIF) para cada agostadero.

Letras diferentes indican diferencias significativas con la prueba de Tukey (DHS) $P \leq 0.05$ y para los * con t-student con $P = 0.001$

El deterioro de las comunidades vegetales y del suelo repercute en una disminución de los propágulos de HMA (esporas e hifas extra radicales) e influye en la abundancia y distribución de las esporas (Evans and Miller, 1990; Jasper, *et al.*, 1991; Allsopp y Stock, 1994; Abbott y Gazey, 1994), esto fortalece la idea de que la isla de fertilidad del mezquite actúa como refugio de las esporas de estos hongos ante condiciones de perturbación de la cubierta vegetal. De esta manera, las islas de fertilidad de ambos ecosistemas proporcionan factores físicos, químicos y biológicos de los cuales, de acuerdo con Abbott y Gazey (1994), depende la abundancia de las esporas de HMA. Explicar, bajo condiciones de campo, como pueden ser las alteraciones en el pH, la concentración de fósforo, la radiación solar, etc., modificar el número de esporas y/o la riqueza

de HMA en función de sus características fisiológicas y de las plantas hospederas, es una perspectiva que se debe abordar para esclarecer y explicar la abundancia y presencia de especies asociadas al suelo con y sin el efecto del mezquite.



Gráfica 1. Número promedio (Tukey (HDS) $p < 0.001 \pm ES$) de esporas (a) y tipos morfológicos (b) de hongos micorrizógenos arbusculares por 100 g de suelo seco para cada agostadero y condición de suelo (DIF, dentro de la isla de fertilidad; FIF, fuera de la isla de fertilidad).

● Sitio 1 = Santiago de Anaya (SA)

■ Sitio 2 = González-Ortega (GO)

Un total de 17 de los 18 tipos morfológicos que se describen en el ANEXO III, fueron registrados en suelo de la isla de fertilidad para el agostadero de SA, de ellos 12 se encontraron

también fuera de la isla de fertilidad, el tipo 9 es el que se encontró en menor frecuencia (1.15%) y asociado únicamente a la condición isla de fertilidad; mientras que para el agostadero de González-Ortega en el suelo de la isla de fertilidad se encontraron 14 de los 18 tipos morfológicos registrados y sólo 8 se presentaron en el suelo fuera de la isla. Los porcentajes de abundancia y presencia de cada tipo morfológico, indican en general, una mayor cantidad de tipos morfológicos en las islas de fertilidad y señalan como la más pobre condición al suelo de fuera de la isla de González-Ortega y, como puntos intermedios relativamente similares las condiciones de suelo fuera de la isla de Santiago y dentro de la isla de González-Ortega (Cuadros 17 y 18)

Si se superponen la presencia de las morfo-especies (Cuadro 16), la cantidad de esporas y tipos morfológicos (Cuadro 17 y Gráfica 1a y 1b) y la presencia y abundancia de estos últimos por condición (Cuadro 18), se observa que la condición de suelo de la isla de fertilidad de González-Ortega tienen una alta cantidad de esporas, que es menor a la misma condición de Santiago de Anaya, pero esta posee más especies (al menos 3 que no se presentan en ninguna otra condición de suelo), sólo 14 tipos morfológicos pero 7 de ellos abundan entre un 6 y 19% mientras que la misma condición de suelo en Santiago sólo tiene 5 tipos que fluctúan entre el 6 y 23%

Smith y Read (1997) y Varela (comun. pers.) señalan que no basta con tener una gran cantidad de esporas en un suelo para ser usado como inóculo, sino que además, el suelo debe contener la mayor diversidad de especies posible es decir, un suelo que contenga muchas esporas de una o dos especies de HMA (del mismo género o de diferente) será menos factible como inóculo que un suelo con una cantidad de esporas menor pero con mayor diversidad de especies, pues bajo esta perspectiva poseerá un potencial biológico mayor para inducir la simbiosis de estos hongos con un mayor número y diversidad de plantas y con ello favorecer el éxito ecológico de estas y de ellos mismos.

Al respecto Chamizo, *et al.* (1998), identificaron un consorcio de especies del género *Glomus*, que como tal demuestra ser más eficiente para beneficiar a las plantas, pero sólo puede conservar su eficiencia y actuar en forma conjunta. En este sentido, el suelo de la isla de fertilidad del agostadero de González-Ortega podría resultar ser un mejor agente inoculante que las condiciones fuera de la isla de ambos agostaderos e incluso que la condición de suelo de la isla del agostadero de Santiago de Anaya. De esta manera, los resultados sugieren que el grado de

perturbación de la cubierta vegetal reduce el número y la diversidad de esporas en el suelo, pero que la presencia del mezquite ayuda a mantener la diversidad y número de especies y esporas de HMA propiciando suelos con un mayor potencial multispecífico de estos hongos.

Tipos morfológicos*	AGOSTADEROS			
	Santiago de Anaya (SA)		González-Ortega (GO)	
	DIF	FIF	DIF	FIF
T1	1027 (23.2)	720 (24.6)	620 (19.3)	676 (26.2)
T2	936 (21.1)	540 (18.5)	455 (14.2)	328 (12.7)
T3	787 (17.8)	325 (11.1)	332 (10.3)	372 (14.4)
T4	0	290 (9.94)	0	157 (6.09)
T5	420 (9.51)	0	347 (10.8)	312 (12.1)
T6	397 (8.91)	0	295 (9.21)	147 (5.71)
T7	63 (1.43)	277 (9.49)	47 (1.47)	465 (18.0)
T8	129 (2.92)	126 (4.32)	225 (7.02)	0
T9	51 (1.15)	0	0	0
T10	112 (2.53)	42 (1.44)	198 (6.18)	120 (4.67)
T11	115 (2.6)	193 (6.62)	0	0
T12	102 (2.3)	0	149 (4.65)	0
T13	12 (0.27)	287 (9.84)	123 (3.84)	0
T14	91 (2.06)	0	127 (3.96)	0
T15	82 (1.86)	52 (1.79)	0	0
T16	47 (1.06)	5 (0.18)	98 (3.06)	0
T17	41 (0.93)	62 (2.13)	102 (3.19)	0
T18	4 (0.09)	0	88 (2.76)	0
Totales	4411 (100%)	2915 (100%)	3206 (100%)	2574 (100%)

Cuadro 18. Abundancia total y (en %) de tipos morfológicos de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares dentro de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y fuera de ellas (FIF), para ambos agostaderos. *Los tipos morfológicos se describen en el ANEXO III junto con las especies y morfo-especies.

La presencia de un solo género, la baja diversidad de especies, morfo-especies, tipos morfológicos y la menor cantidad de esporas que presentan los suelos sin el efecto del mezquite y sin vegetación se atribuye, por un lado, a que los sitios sin la influencia del mezquite son más susceptibles al proceso erosivo, que es un factor de perturbación natural o inducido que

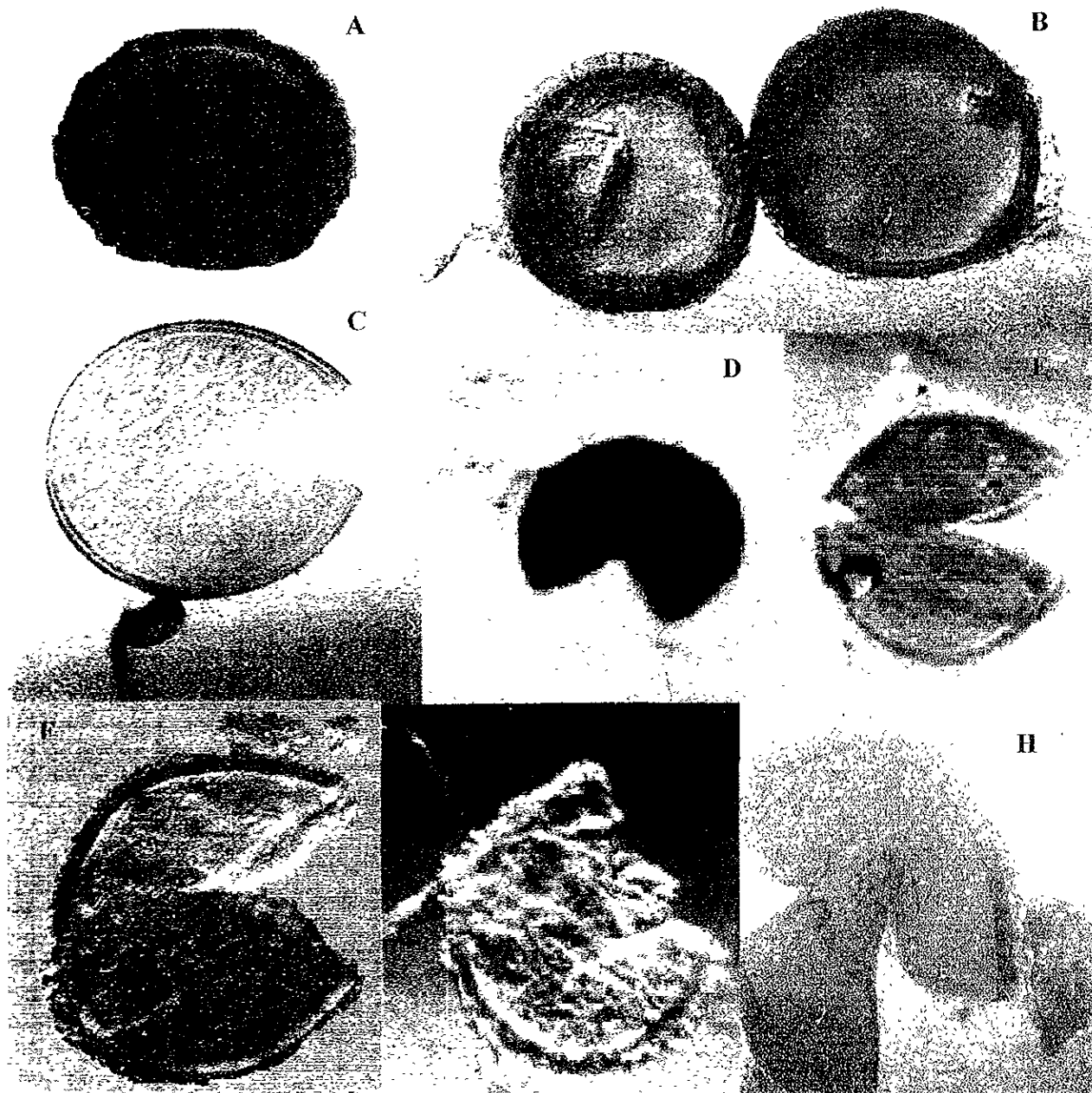


Figura 3. Algunos ejemplos de las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares identificadas.

FOTO (40x): A y B = *Glomus* sp1, C = *Acaulospora* sp, D = *Glomus* sp2, E = *Scutellospora* sp1. Las esporas no indicadas (F, G, H) sólo son ejemplos de los tipos morfológicos encontrados. La espora G muestra hifas y las esporas B y C muestran su hifa. de sostén.

Amaranthus y Trappe (1993) señalan como una causa importante de la reducción del número de esporas de estos endófitos; por el otro se atribuye el decremento en la cantidad y diversidad de esporas de estos hongos a una disminución en la diversidad de especies vegetales, a una mayor perturbación de la cubierta vegetal y por consecuencia del suelo. De este modo, el agostadero con

menos vegetación y con la mayor cantidad de claros, en este caso González –Ortega, muestra que mientras haya menos plantas para que los HMA se asocien y se reproduzcan, menor es la cantidad y diversidad de esporas de estos microorganismos, en esta condición la presencia de islas de fertilidad formadas por el mezquite favorece una mayor diversidad de plantas asociadas a su dosel, como lo reporta Cruz (1992) para esta zona y Cruz *et al.*, (1997) para la zonas semiáridas de Guanajuato, lo que explica que el suelo proveniente de la isla de este agostadero posea una mayor cantidad y diversidad de HMA.

En contraste el agostadero de SA, cuya cubierta vegetal esta más conservada y tiene mayor riqueza de especies arbustivas, contiene la mayor cantidad de esporas de HMA en áreas con y sin el efecto del mezquite. En este agostadero, el suelo bajo el dosel del mezquite no presenta una diversidad de tipos morfológicos diferente al suelo de las áreas abiertas, aunque si una mayor presencia de especies y morfo-especies. La no diferencia en cantidad de tipos morfológicos puede atribuirse a que una alta diversidad de especies vegetales favorece no sólo la mayor producción de esporas, sino también la diversidad de estadios de madurez de ellas, lo que puede ocurrir con los tipos morfológicos que se registran en este trabajo.

La diversidad de tipos morfológicos en el suelo sin el efecto del mezquite, para el agostadero de SA, es mayor al compararse con la diversidad registrada en la misma condición de suelo para el agostadero de González-Ortega, sin embargo, la diversidad que registra el suelo sin vegetación es menor al compararse con la del suelo asociado al mezquite. Esto no sorprende, pues las islas de fertilidad además de ser un “refugio azaroso” importante en ambos agostaderos para las esporas, pero sobre todo en González-Ortega que es el más perturbado, albergan una diversidad vegetal mayor bajo su dosel lo que favorece la diversidad de esporas de HMA. Las islas de fertilidad con la presencia de los HMA parecen responder en este caso mejor en los sitios donde su función ecológica y su potencial biológico sean más útiles, esto es, en suelo como el que presenta el agostadero de González-Ortega: pobre en fósforo disponible y otros nutrientes, con una alta tasa de evaporación, baja humedad edáfica por la carencia de una carpeta vegetal continua, entre otras características ambientales, que exigen que las pocas o únicas plantas que ahí se encuentran o que sean introducidas se asocien con los HMA, ya que estos endófitos son una alternativa para que las especies vegetales toleren o evadan las condiciones de estrés ambiental o edáfico producto de la perturbación a la comunidad vegetal o al ecosistema.

Vilariño y Arines (1991), Jasper *et al.* (1994) y Schreiner y Bethlenfalvay (1995), señalan que los disturbios naturales o antropogénicos del suelo (sequías, fuego, sobrepastoreo, desmontes, desforestación, labranza excesiva, fertilización, etc.) reducen notablemente la presencia de propágulos de HMA en el suelo, lo cual puede ocurrir en los suelos sin vegetación de los agostaderos en estudio, en los que la presencia del mezquite arbustivo, que forma la isla de fertilidad, es el último recurso natural del agostadero, que además de contribuir a mantener la fertilidad del suelo y la diversidad de los HMA, frena la perturbación del edáfica y se convierte en una fuente ecológicamente potencial para mantener o recuperar la comunidad vegetal y microbiana en estos agostaderos.

En el sentido de detener la perturbación de la comunidad vegetal o de recuperar la poblaciones vegetales y de HMA, el suelo asociado al mezquite, dada su mayor diversidad de géneros, especies y abundancia de esporas, promete ser una excelente fuente de masificación multiespecífica de HMA, a fin de producir un inóculo de estos endófitos que pueda servir para inducir la simbiosis micorrícica arbuscular en las plantas nativas de estos agostaderos, para así poder repoblar los sitios abiertos, *i.e.* sin vegetación, con plantas que lleven como ventaja estar asociadas a la micorriza arbuscular y enfrentar el estrés edáfico que se presenta en los agostaderos perturbados.

Los resultados de este estudio muestran también un gradiente de respuesta de los HMA respecto al grado de perturbación de la cubierta vegetal, este va desde la isla de fertilidad en el agostadero de SA, caracterizado como el más conservado a la condición de suelo fuera de la isla del agostadero GO cuya cubierta vegetal arbustiva es la menos conservada. El gradiente encontrado permite concluir que a medida que aumenta la perturbación, decrece la densidad de esporas de HMA, lo cual ya fue señalado por Stutz y Morton (1996) para otros ecosistemas semiáridos y, que el mezquite se convierte en una importante fuente de almacén no sólo en cantidad de esporas, como lo señalan Call y Roundy (1991) para algunos arbustos, para las plantas arbustivas del noroeste de Nuevo México y Frías-Hernández (1998, 1999) en los mezquites de las zonas semiáridas de Guanajuato; sino que además es un "bum" en diversidad de especies, morfo-especies y tipos morfológicos de HMA; de manera tal la presencia de esta leguminosa juega un papel importante en la conservación natural de la microbiota edáfica (HMA) cuya importancia en la sucesión ecológica y en la estructura de la vegetación, ya ha sido estudiada por otros autores (Francis y Read, 1994; Jacobson, 1997; Titus y del Moral, 1998b).

Efecto de los HMA y potencial de inóculo del suelo asociado al mezquite y de áreas adyacentes sobre el desarrollo de *Bouteloua curtipendula*. ("zacate banderita")

Respuesta morfológica de B. curtipendula a los HMA del suelo proveniente de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas adyacentes sin vegetación (FIF).

a) "Banderita" en suelos control y completos (100%)

Las plantas control crecidas en suelo estéril, con filtrado de diferente condición de suelo (DIF y FIF) por agostadero (Santiago de Anaya = SA y González-Ortega = GO) y sin la presencia de HMA presentaron diferencias no significativas a $P > 0.05$ Tukey, en número y diámetro de tallos, número de hojas totales, área foliar total y clorofila total. Sin embargo, en altura total sí hubo diferencias significativas con $P \leq 0.05$ Tukey (Cuadro 19). Entre los controles, de ambos agostaderos, los valores de las variables mencionadas son mayores para las plantas que crecieron con filtrado de suelo que provenía de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y menores para aquellas con filtrado del suelo fuera de la isla de fertilidad (FIF).

Al comparar las mismas variables, en plantas control entre condiciones y entre agostaderos, se detectó un gradiente que señala a las plantas crecidas en suelo DIF de SA como las más favorecidas y a las crecidas en el suelo FIF de GO como las menos (Cuadro 19). Las primeras son en promedio significativamente más altas, presentaron más tallos con mayor grosor, generaron 20 hojas más con una área de 17.1 cm^2 mayor y un 49% más de clorofila total. El gradiente señala dos condiciones intermedias, en las que las plantas con filtrado FIF de SA y con filtrado DIF de GO son similares en las variables morfológicas ya mencionadas, en donde las segundas fueron ligeramente más altas, con igual número de tallos pero en promedio más gruesos y con una hoja más, aunque su área foliar es 9 cm^2 menor y con un 35.4% menos contenido de clorofila.

Las diferencias en las variables morfológicas de banderita entre unidades control, aunque no significativas a excepción de la altura, sugieren un efecto favorable de los nutrientes solubles y de la actividad de grupos microbianos distintos a los HMA. Al respecto, algunos autores señalan una alta actividad de grupos microbianos (que favorecen la solubilidad y disponibilidad de nutrientes) como las bacterias y los actinomicetes, (Andrade, *et al.*, 1997; Filion, *et al.* 1999; Aguilera, *et al.*, 1999; Frías-Hernández, 1998; Frías-Hernández, *et al.*, 1999)

en el suelo de las islas de fertilidad de algunos arbustos de *Adesmia sp.* y *Prosopis laevigata*, lo que apoya la sugerencia de explorar el efecto de otros grupos microbianos, que el suelo DIF de mezquite pueda contener, sobre el desarrollo de banderita o alguna otra especie, pues al detectar algún beneficio de ellos a esta u otras especies, podrían en conjunto con los HMA formar inóculos "múltigrupo microbiano", extraídos de los suelo DIF, los cuales al asociarse a las plantas favorezcan el establecimiento de estas y por lo tanto la recuperación de la vegetación en zonas perturbadas.

La respuesta morfológica de las plantas crecidas en suelos completos y diluidos se analizó por el cálculo del incremento respecto al control de cada condición, ya que de esta manera se resta el efecto del filtrado y se aísla el efecto de los HMA sobre banderita; los valores promedio reales con su respectivo análisis estadístico, que es similar al de los incrementos en algunos casos, pueden consultarse en el Cuadro 19.

Las plantas de banderita, crecidas en suelos completos (100%, condición actual, Abril, 1999), en todos los tratamientos (SA DIF+, SA FIF+ y GO DIF-, GO FIF-) tuvieron una ganancia, respecto al control, en todas las variables morfológicas analizadas las cuales variaron significativamente ($P \leq 0.05$, Bonferroni) de cero (Cuadro 20). De estas, las que crecieron en suelo de SA (agostadero con la vegetación arbustiva menos perturbada), que provenían de la DIF presentaron, una ganancia de altura significativamente mayor, la cual disminuye de forma no significativa en un 2% en plantas que crecieron en suelo FIF del mismo agostadero. En cambio las plantas en suelo DIF de GO son un significativo 29.4% menos altas, aunque esta condición de suelo beneficia en un 2.3% (N.S. $P > 0.05$) la altura de las plantas, respecto a las que crecieron en suelo FIF de GO, cuya condición fue la más perturbada.

El incremento de tallos y de su grosor fue también diferente de cero en todos los tratamientos. Las plantas crecidas en suelo DIF y FIF de SA obtuvieron respectivamente un 78% y un 76% más tallos, respecto a su control, con una diferencia no significativa del 2% entre estas condiciones de suelo; mientras que la diferencia de 3.5% en el grosor de los tallos fue significativamente menor para las plantas crecidas en la condición de suelo FIF. El menor número y grosor de tallos fue para las plantas crecidas en suelo FIF de GO, las cuales presentaron un incremento, respecto a su control, del 62.9% en cantidad de tallos y un 37.8% en grosor; las plantas de esta condición tuvieron una disminución importante del 11.6% de tallos con un grosor menor de 0.7% que fue no significativo respecto a las plantas que crecieron en suelo DIF de este

mismo agostadero y que presentaron un incremento similar, en cantidad de tallos, al de las plantas en suelo DIF y FIF de SA y en grosor de tallos a la condición FIF de SA.

Variable de respuesta	Sitio y condición de suelo	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Altura total (cm)	SA DIF+	156.2 A(a)	140.2 B(a)	130.6 B(a)	55.6 C(a)
	SA FIF+	112.2 A(b)	64.5 B(b)	97.2 A(ab)	42.4 C(bc)
	GO DIF-	68.0 A(c)	58.4 A(b)	58.6 A(c)	44.2 B(b)
	GO FIF-	52.0 B(d)	58.0 A(b)	43.6 CB(c)	35.0 C(c)
No. de tallos	SA DIF+	16.0 A(a)	10.0 B(a)	6.4 C(a)	3.4 D(a)
	SA FIF+	12.1 A(b)	9.6 A(a)	3.4 B(b)	2.8 B(a)
	GO DIF-	11.0 A(b)	5.8 B(b)	4.8 B(ab)	2.8 C(a)
	GO FIF-	7.0 A(c)	5.4 B(b)	4.0 BC(b)	2.6 C(a)
Diámetro de los tallos (mm)	SA DIF+	0.90 A(a)	0.66 B(a)	0.66 B(a)	0.52 C(a)
	SA FIF+	0.75 A(b)	0.52 CB(a)	0.64 B(a)	0.46 C(a)
	GO DIF-	0.78 A(b)	0.60 B(a)	0.66 B(a)	0.48 C(a)
	GO FIF-	0.74 A(b)	0.58 A(a)	0.68 A(a)	0.46 B(a)
No. de hojas totales	SA DIF+	102.0 A(a)	98.6 AB(a)	57.8 B(a)	30.4 B(a)
	SA FIF+	78.0 A(b)	46.2 B(b)	30.4 C(b)	10.6 D(a)
	GO DIF-	78.0 A(b)	47.6 B(b)	30.4 C(b)	11.2 D(a)
	GO FIF-	28.8 A(c)	24.4 B(c)	16.6 BC(c)	10.4 C(a)
Área foliar Total (cm ²)	SA DIF+	65.6 B(a)	78.5 A(a)	47.3 C(a)	39.9 C(a)
	SA FIF+	68.4 A(a)	42.5 BC(b)	33.1 C(a)	28.5 C(a)
	GO DIF-	37.3 A(b)	43.6 B(b)	35.2 C(a)	19.5 D(a)
	GO FIF-	16.4 C(c)	38.3 A(b)	47.7 A(a)	22.8 CB(a)
Clorofila Total por Unidad de Área (Unidades SPAD-502)	SA DIF+	21432.8 A(a)	18276.5 AB(a)	5321.3 B(a)	2676.9 C(a)
	SA FIF+	16390.9 A(a)	7985.3 B(ab)	2800.4 C(a)	1727.5 C(a)
	GO DIF-	8875.9 A(b)	4336.7 B (c)	4334.2 B(a)	1115.9 C(a)
	GO FIF-	2026.5 B (c)	6747.8 A(b)	3495.2 B(a)	1075.9 C(a)

Cuadro 19. Promedios de las variables morfológicas de respuesta de *Bouteloua curtipendula* a los HMA del suelo de cada agostadero (SA= Santiago de Anaya, += Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se usó la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

Las hojas de las plantas son la estructura primordial para la síntesis de fotosintatos de los cuales se nutren los HMA como simbioses. El comportamiento de esta variable indica que en las condiciones de suelo, donde hay una mayor cantidad y diversidad de HMA y disponibilidad de nutrimentos, las plantas presentaron una mayor ganancia de número de hojas. En todos los

tratamientos hubo ganancia de hojas respecto al control, en donde la peor condición de suelo, esto es FIF de GO presentó plantas con un promedio sólo 28.8 hojas y la mejor, DIF de SA, 102 hojas por planta; mientras que las condiciones intermedias: DIF de GO y FIF de SA presentaron un promedio igual de 78 hojas por planta. Los incrementos, respecto al control, que variaron entre 85 y 86%, fueron no significativos entre las condiciones de suelo de SA y DIF de GO pero, la condición FIF de GO presentó un significativo 22% menos hojas respecto a las condiciones anteriores. Es necesario señalar, que plantas de mayor altura y con más tallos presentaron más hojas aunque con un área foliar menor.

Las plantas que crecieron en las condiciones de suelo FIF de SA y DIF de GO, presentaron los mayores incrementos en el área foliar por planta, que fueron entre 1 y 1.4 veces más altos respecto al control. Por su parte, las plantas en suelos DIF de SA y FIF de GO, tuvieron los incrementos en área foliar más bajos, incluso en ganancia respecto al control (Cuadro 20). El comportamiento de esta variable puede estar marcando la plasticidad fenotípica de la especie para responder a un cambio brusco en la perturbación del suelo y en la cantidad y diversidad de los HMA, ya que las plantas con la mayor área foliar, con posibilidades de una más alta elaboración de fotosintatos, podrían estar más asociadas a los HMA, pues para SA el suelo FIF es más pobre en nutrimentos y materia orgánica respecto al suelo DIF, y para GO el suelo DIF puede ser una condición de último recurso que al presentar a los HMA permite aún un buen desarrollo de plantas como banderita. De esta manera, las plantas con menor área foliar, como las que crecieron en suelo DIF de SA, pueden estar menos asociadas a estos endófitos y emplear sus nutrimentos y fotosintatos en incrementar su altura y tallos; mientras que las plantas que crecieron en suelo FIF de GO, presentaron un área foliar menor porque se benefician poco de los HMA ya que estos han disminuido sus poblaciones y diversidad por el proceso de perturbación del suelo.

Los incrementos en la cantidad de clorofila total por unidad de área foliar en cada planta, respecto a su control, indica ser entre 7 y 8.5 veces más alta para aquellas plantas que crecieron en suelo DIF y FIF de SA y para DIF de GO, mientras que las crecidas en suelo FIF de GO disminuyen significativamente en un 41% su contenido de clorofila. Esto apoya la idea de una mayor actividad fotosintética en plantas crecidas en un suelo más fértil como el suelo FIF de SA, o bien de una condición de mayor fertilidad como el suelo DIF en ambos agostaderos.

Las variables morfológicas indican que en todos los tratamientos hubo ganancia de peso respecto a los controles. Las plantas que reflejaron una mayor incorporación de biomasa son aquellas que crecieron en suelos DIF, ya que su desarrollo morfológico fue mejor que las crecidas en suelo FIF. En SA, que es el sitio con el estrato arbustivo más diverso y con el mayor contenido de nutrimentos en el suelo en particular fósforo, las plantas de "banderita" se benefician, morfológicamente de manera similar, si crecen en suelo DIF o FIF; mientras que cuando crecen en suelo de GO son beneficiadas casi de forma similar a las anteriores sólo si crecen en suelo DIF. Esto implica que los HMA de los suelos completos de la isla de fertilidad de mezquite en GO juegan un papel fundamental para obtener plantas de "banderita" con características morfológicas similares a las de un sitio menos perturbado como SA.

b) Efecto de la dilución (50 y 25%) de las diferentes condiciones de suelo sobre "banderita"

Si el suelo DIF o FIF de los agostaderos en estudio, de su condición actual (100%), se perturbara en un 50% y 25% reduciéndose la cantidad de HMA ¿cómo sería la respuesta morfológica de *banderita*?

En el Cuadro 19 se observa que, en todos los tratamientos, al diluir un suelo al 50% y más aún al 25% ocurre una disminución de los parámetros morfológicos evaluados en las plantas de *banderita*. Sin embargo, los valores son aún superiores al control detectándose una ganancia diferente de cero, aunque en algunos casos no significativa ($P > 0.05$), sobretodo en suelo al 25%. Las tendencias del efecto de las diluciones se observan en la Gráfica 2 y los porcentajes de incremento respecto a cada control por condición de suelo en el Cuadro 20.

Las plantas crecidas en suelo DIF de SA al 50% disminuyen su incremento de altura un 4.1% (N.S. $P > 0.05$, Bonferroni) y en suelo al 25% un significativo 7.0% respecto al suelo completo, pero las plantas crecidas en estas diluciones presentan una altura no significativa, pues incrementan entre 1.4 y 1.5 veces respecto a su control.

El suelo DIF de GO, al 50% y al 25% permitió el desarrollo de plantas más pequeñas en un 35.7% y un 33.1% respectivamente respecto a las que crecieron en suelo DIF de SA igualmente diluido; sin embargo, estas plantas no son diferentes en incremento de altura entre los suelos diluidos, pero si son significativamente menos altas en un 10.4% respecto a los suelos completos.

Incremento (%)	Sitio y condición de suelo	Diluciones de suelo (%)		
		100	50	25
Altura total Gráfica 2a	SA DIF+	64.4(1.8)A(a)	60.3(1.5)AB(a)	57.4(1.4)B(a)
	SA FIF+	62.2(1.6)A(a)	34.3(0.8)B(b)	56.3(1.3)A(a)
	GO DIF-	35.0(0.5)A(b)	24.6(0.3)B(b)	24.3(0.3)B(b)
	GO FIF-	32.7(0.4)A(b)	39.6(0.6)A(b)	19.7(0.02)B(b)
No de tallos Gráfica 2b	SA DIF+	78.8(3.7)A(a)	66.0(1.9)B(ab)	47.0(1.0)C(a)
	SA FIF+	76.8(3.3)A(a)	71.0(2.4)A(a)	17.6(0.2)B(c)
	GO DIF-	74.5(2.9)A(a)	51.7(1.2)B(b)	41.6(0.7)C(a)
	GO FIF-	62.9(1.6)A(b)	51.0(1.0)B(b)	35.0(0.5)C(b)
Diámetro de los tallos Gráfica 2c	SA DIF+	42.2(1.4)A(a)	21.2(0.2)B(a)	21.2(0.8)B(a)
	SA FIF+	38.7(0.6)A(b)	11.5(0.1)C(a)	28.1(0.4)B(a)
	GO DIF-	38.5(0.6)A(b)	20.0(0.2)B(a)	27.3(0.4)B(a)
	GO FIF-	37.8(0.6)A(b)	20.3(0.3)B(a)	32.4(0.5)A(a)
No. de hojas totales Gráfica 2d	SA DIF+	86.9(6.6)A(a)	86.2(6.2)A(a)	76.5(3.0)B(a)
	SA FIF+	86.4(6.3)A(a)	77.1(3.4)B(b)	65.1(2.0)C(b)
	GO DIF-	85.6(5.9)A(a)	76.5(3.3)B(b)	63.2(1.7)C(b)
	GO FIF-	63.8(1.8)A(b)	57.4(1.3)A(c)	37.4(0.5)A(c)
Área foliar total Gráfica 2e	SA DIF+	39.1(0.6)B(b)	49.2(1.0)A(a)	15.6(0.2)C(c)
	SA FIF+	58.3(1.4)A(a)	32.9(0.5)B(b)	63.5(2.0)A(a)
	GO DIF-	47.7(0.9)B(a)	55.3(1.2)A(a)	44.6(1.0)B(b)
	GO FIF-	40.5(0.7)B(b)	37.7(0.6)B(b)	52.0(1.0)A(ba)
Clorofila total (Unidades SPAD) Gráfica 2f	SA DIF+	87.5(7.0)A(a)	85.4(6.0)A(a)	49.7(1.0)B(b)
	SA FIF+	89.5(8.5)A(a)	78.4(3.6)B(b)	38.3(0.6)C(b)
	GO DIF-	87.4(7.0)A(a)	74.3(3.0)B(b)	74.2(3.0)B(a)
	GO FIF-	47.0(0.7)A(b)	38.4(0.6)B(c)	28.0(0.3)B(c)

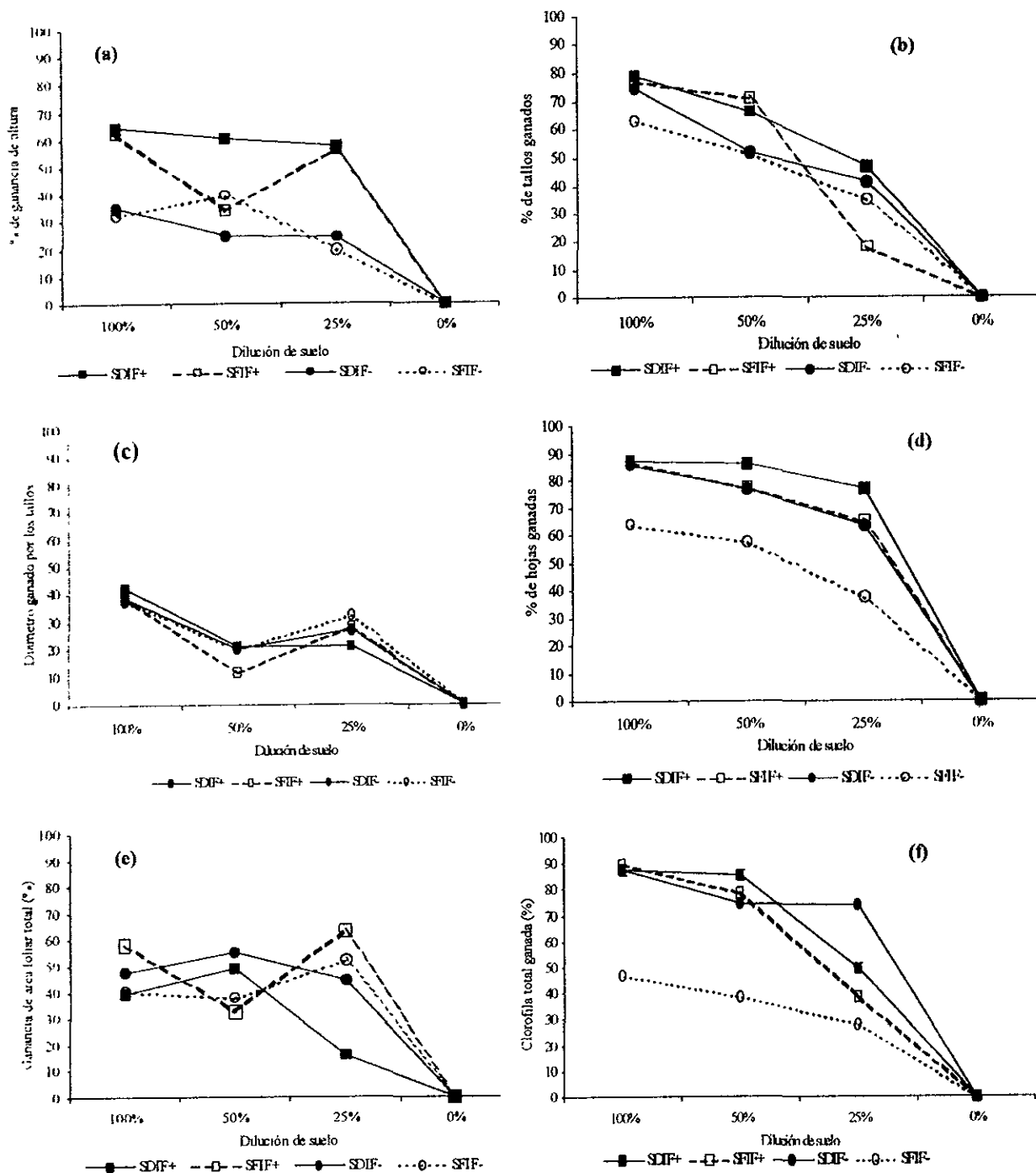
Cuadro 20. Incrementos (%) de las variables morfológicas de *Bouteloua curtipendula*, respecto al control y (número de veces incrementadas) como respuesta a diferentes densidades (diluciones de suelo: 100% a 0%) de HMA del suelo proveniente de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de sitios fuera de ella (FIF), para los agostaderos Santiago de Anaya (SA y signo + = con vegetación menos perturbada) y González-Ortega (GO y signo - = con vegetación más perturbada). Las letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** indican diferencias entre diluciones de una misma condición; para este análisis estadístico se usó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

Las plantas que crecieron en el suelo FIF al 50% de SA presentaron un 26% menos altura, que fue diferente, al de las que crecieron en suelo DIF. Las plantas en la condición de suelo FIF al 25% presentan un incremento en altura del 56.3% que es un 22% mayor al que presentaron

cuando crecieron en suelo al 50% y no diferente de las que crecieron en suelos completos. La tendencia de las plantas en incremento de altura para el suelo de SA de la condición FIF al 25%, es muy similar a la detectada para las plantas en suelo FIF de GO al 50%, sólo que estas resultaron con un incremento en altura del 15% que fue diferente de las que crecieron en suelo DIF del agostadero y de un 20% más respecto a las que crecen el suelo diluido al 25%.

Las tendencias de los incrementos en altura (Gráfica, 2a), indican que perturbar el suelo DIF de SA y reducir la cantidad de HMA implica un decremento más rápido en la altura de las plantas; en cambio el suelo DIF de GO ante condiciones de perturbación parecería ofrecer una mayor resistencia a la perturbación, pues al 50 ó 25% de su estado actual favorece y aún mantiene una mayor altura de las plantas de banderita. Por su parte, la perturbación del suelo FIF de SA disminuye el desarrollo de la planta, a tal grado que, es probable que al perturbarse el suelo hasta un 25%, disminuyendo la cantidad de HMA y de nutrimentos, los pocos endófitos que aún quedan, dada la demanda nutrimental de las plantas por fósforo, sean más eficientes y beneficien en altura a banderita, lo mismo podría estar ocurriendo en el caso de las plantas que crecieron en suelo de GO de la condición FIF al 50%, sólo que como este sitio es más perturbado con respecto a SA, la dilución del suelo al 50% es la que marca el límite de recuperación y acción de los HMA ante condiciones de perturbación y es equivalente al suelo FIF al 25% de SA. La explicación de esta tendencia se sustenta aún más por los valores y las tendencias de los datos de área foliar, que como se analiza más adelante, implican un área foliar total mayor para las plantas crecidas en suelo FIF al 25% de SA y suelo FIF al 50% de GO.

La cantidad de tallos por planta disminuyó ($P \leq 0.05$, Tukey) entre los suelos diluidos y a mayor dilución respecto al suelo completo. En el suelo al 50%, las plantas con mayor incremento de tallos fueron las que crecieron en suelo FIF de SA (5%), respecto a las que crecieron en suelo DIF del mismo agostadero y un 20% más respecto a las que crecieron en suelo DIF de GO, cuyo incremento fue similar al de las que crecieron en suelo FIF de GO. En el suelo al 25%, las plantas con la mayor ganancia de tallos son las del suelo DIF en ambos agostaderos, mientras las que crecieron en suelo FIF tuvieron incrementos menores ($P \leq 0.05$ Bonferroni). La tendencia de este parámetro, por tratamiento (Gráfica 2b), sugiere para el suelo DIF de GO una mayor resistencia a la perturbación, respecto a al suelo DIF y FIF de SA, ya que aunque perturbar el suelo al 50% afecta por igual a las plantas el descenso en número de tallos es más drástico entre suelos diluidos de DIF y FIF en SA con respecto a GO.



Gráfica 2. Respuesta de *Bouteloua curtipendula* en incremento (% de ganancia respecto al control) de las variables morfológicas: altura (a), No. de tallos (b), grosor de los tallos (c), No. de hojas (d), área foliar (e) y clorofila total (f) en cada condición de suelo dentro de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y fuera de ella (FIF), para los agostaderos Santiago de Anaya (+ = vegetación menos perturbada) y González-Ortega (- = vegetación más perturbada); así como su respuesta al efecto de dilución de cada suelo. Las diluciones (100% a 0%) implican diferente abundancia y diversidad de HMA. La significancia estadística entre los valores de incremento se pueden consultar en el Cuadro 20.

Las plantas crecidas en suelos diluidos presentan una disminución significativa ($P \leq 0.05$, Bonferroni) en el incremento del grosor de los tallos en todas las condiciones de suelo respecto a las que crecieron en suelos completos (véase Gráfica 2c). Las plantas en suelo diluido al 50% de todas las condiciones presentan valores de grosor de tallos ligeramente menores respecto a las que crecieron en suelo al 25% quienes obtuvieron el mayor grosor de tallos en todas las condiciones de suelo, pues no se detectaron diferencias significativas entre ellas en el grosor de los tallos.

El número de hojas totales y su incremento por planta y tratamiento disminuye por el efecto de la dilución de suelo, lo que implica que la biomasa foliar se ve afectada de forma negativa y significativa ($P \leq 0.05$, Bonferroni) si las condiciones de suelo, en todos los tratamientos, se perturbara al 50% y 25% de su condición actual. La disminución para banderita, en el número de hojas ya ha sido reportada para otras especies que disminuyen sus estructuras foliares cuando la densidad de un inóculo puro disminuye o cuando el suelo con HMA se somete a una perturbación natural como el fuego o la erosión (Adelman y Morton, 1986; Vilariño y Arines, 1991; Amaranthus y Trappe, 1993).

El incremento de hojas en las plantas que crecieron en suelo DIF de SA disminuye un 0.7% sin un efecto significativo en el suelo al 50%, pero la planta si presentó una reducción importante en ganancia de hojas cuando el suelo se diluyó al 25%, que fue respecto a la dilución anterior un 9.7% y respecto al suelo completo un 10.4%; mientras que las plantas que crecieron en el suelo FIF de este mismo agostadero disminuyen el número y el incremento de sus hojas de forma más drástica de un 86.4% en el suelo completo a un 77.1% en suelo al 50% y a un 65.1% en suelo al 25%.

Las plantas crecidas en suelo de GO, indican en general, que el suelo permite el desarrollo de plantas con una menor cantidad de hojas. De esta manera, las plantas en suelo DIF de GO disminuyen ($P \leq 0.05$ Bonferroni), respecto a las que crecen en suelo completo, el número de hojas ganadas respecto a su control tanto en suelo al 50% como al 25%, tienen un descenso del 9.1% y 22.4% respectivamente. Por su parte las plantas de banderita, en suelo FIF de este agostadero, disminuyen aún más drásticamente la cantidad de hojas. Los datos originales se presentan en los Cuadros 19 y 20 y las tendencias de los incrementos en el número de hojas en las plantas de cada condición de suelo se representan en la Gráfica 2d.

El área foliar total de las plantas que crecieron en suelo de SA disminuyó de manera similar en cualquiera de las dos condiciones (DIF y FIF) y en las dos diluciones (50 y 25%) respecto al suelo completo; en cambio las que crecen en suelo de GO, también de ambas condiciones, presentan valores similares a las que crecieron en el suelo del otro agostadero y disminuyen significativamente entre diluciones y respecto al suelo completo. Sin embargo, las plantas crecidas en suelo FIF de ambos agostaderos se ven favorecidas en los incrementos de área foliar cuando el suelo se diluye hasta un 25% (véase la tendencia en la Gráfica 2e), lo que implica que las plantas de banderita en un suelo perturbado, cuando aún son colonizadas por HMA estas se ven favorecidas por la asociación. Esto sugiere la posibilidad de que los endófitos sean más activos en condiciones de perturbación y por lo tanto demanden una mayor cantidad de fotosintatos (compuestos carbonados), lo que obliga un mayor intercambio bidireccional entre las plantas y los hongos aunque no pueda ser suficiente y morfológicamente favorable para la planta en otras palabras, la planta podría estar en un “desequilibrio de respuesta mutualista” con su simbionte en el cual la planta da más de lo que recibe, que tal vez no dependa directamente del endófito sino de algún factor edáfico como la textura, el pH, la cantidad de nutrimento y/o nivel de agua y materia orgánica del suelo.

La cantidad de clorofila total por planta señala al suelo DIF de SA como el mejor sustrato que al actuar como inóculo de HMA permite el desarrollo de banderita con la mejor actividad fotosintética, ya que su incremento en un suelo al 50% es muy similar al que presentaron las plantas en suelo completo de esta misma condición. En la condición de suelo FIF de este mismo agostadero, la clorofila de las plantas disminuye en su incremento respecto al suelo completo y entre diluciones, pero las que crecieron en suelo de GO de la condición DIF al 50%, con un incremento del 35% más que las del suelo FIF con sólo el 38.4%, tienen un decremento respecto al suelo completo pero no respecto al suelo diluido al 25%.

Las tendencias en clorofila total por planta y condiciones de suelo (Gráfica 2f), sugieren al suelo FIF de GO como la condición que menos favorece a la planta, y a los suelos DIF y FIF de SA, como los que menos favorecerían el incremento de clorofila en banderita ante un efecto de perturbación; mientras que el suelo DIF de GO es quien ofrece un mayor beneficio en incrementar y mantener el nivel de clorofila en la planta ante condiciones de perturbación.

En todos los tratamientos (SA DIF, SA FIF y GO DIF, GO FIF) hubo un incremento en los parámetros morfológicos analizado respecto a los controles, que disminuyeron del suelo

completo y entre diluciones. Las tendencias detectadas en los incrementos de los parámetros morfológicos evaluados, respecto a la dilución desde el suelo completo (100%) hasta el suelo más diluido (25%), están significativamente ($P \leq 0.01$) correlacionadas con la presencia de HMA asociados a las plantas (la micorrización se analiza más adelante) sólo en el suelo DIF de ambos agostaderos (Cuadro 21). Sin embargo, no existe una correlación significativa para algunas de estas variables en las plantas crecidas en suelo FIF de SA pero sí en suelo FIF de GO, lo que sugiere que un suelo sin el efecto del mezquite y perturbado ante un aumento en la perturbación permite el desarrollo de plantas, que necesariamente se necesitan asociar con los HMA que aún existan, para poder tolerar morfológicamente el estrés de perturbación al que se somete el suelo.

Parámetro (planta) ⁻¹	Santiago de Anaya (SA)				González-Ortega (GO)			
	DIF+		FIF+		DIF-		FIF-	
	r	P ≤	r	P ≤	r	P ≤	r	P ≤
Altura	0.817	0.000	0.141	0.588	0.708	0.000	0.778	0.000
No. de tallos	0.928	0.000	0.403	0.107	0.693	0.001	0.466	0.063
Diámetro de los tallos	0.889	0.000	0.200	0.440	0.712	0.000	0.397	0.115
No. de hojas totales	0.861	0.000	0.415	0.097	0.622	0.004	0.399	0.117
Área foliar total	0.199	0.143	0.261	0.310	-0.111	0.658	0.214	0.408
Clorofila total	0.577	0.009	0.443	0.074	0.306	0.216	0.419	0.0941

Cuadro 21. Coeficiente de correlación (r) para la Longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) y las variables de respuesta morfológica de las plantas de *Bouteloua curtipendula* (banderita) crecidas suelo proveniente de las islas de fertilidad de Mezquite (DIF) y de las áreas abiertas (FIF) de los agostaderos en estudio (nótese un + en el agostadero SA y un - en el agostadero GO, que hace referencia a += sitio más conservado y - = menos conservado). Los valores r (Pearson) y P corresponden a un rango que va desde un suelo completo con un 100% de HMA (condiciones actuales) hasta un suelo con el 0% de estos endófitos (condiciones de perturbación total). Los valores de P son significativos con $P \leq 0.01$.

Respecto a la respuesta morfológica de una planta ante la densidad o presencia de los HMA, se ha señalado que la respuesta del parámetro morfológico (v.gr la altura o el No. de hojas) no necesariamente debe ser atribuido directamente a una mayor asociación de estos endófitos (Gavito y Varela, 1995; Varela, comun. pers., 2000) para con la planta, sino que la respuesta puede estar condicionada por la plasticidad fenotípica (Sanders y Fitter, 1992b; Díaz, 1993) de la especie ante condiciones de estrés ecológico-edáfico. Por ejemplo, la producción constante de hojas requiere de altas concentraciones de nutrimentos y luz, por lo que los suelos

con baja cantidad de nutrimentos permiten el desarrollo de plantas con una producción foliar baja pero con una alta capacidad de mantenimiento de las hojas (Jordan, 1985; Jasper *et al.*, 1991). El sentido del ejemplo, es lo que ocurrió con la alta producción de hojas en las plantas de banderita crecidas en suelo de SA y con el menor número de hojas en las plantas crecidas en suelo de GO, agostaderos en donde las plantas en el suelo con el mayor estado de fertilidad (DIF) presentan la mayor cantidad de hojas.

Al analizar la producción de hojas, el área foliar expuesta que mientras mayor sea implica un mantenimiento alto de la planta, y la cantidad de clorofila implicada con el desarrollo de banderita, los datos indican desde el punto de vista energético que mantener una hoja es más redituable que producir una nueva donde la disponibilidad de recursos es baja y que un mantenimiento alto implica una mayor capacidad fotosintética, la cual no se mide directamente mediante las unidades SPAD (al respecto véase: Peryea y Kammereck, 1997). que puede deberse a un funcionamiento interno de respuesta de la plantas, que al asociarse con los HMA se puede favorecer para enfrentar condiciones de perturbación. Sin embargo, es aún oscuro atribuir a la planta o al simbiote un determinado y/o particular patrón de respuesta morfológica, quedando la pregunta: ¿Podrían (cuánto, cómo y en que especies) los HMA moldear la plasticidad fenotípica de respuesta de una planta ante condiciones de perturbación?

En el sentido de la pregunta, este trabajo ofrece resultados parciales, pues usar un inóculo multiespecífico, aún con respuestas no conocidas como los suelos de estos agostaderos, no permitiría responder una pregunta que requiere de probar inóculos específicos o consorcios de inóculos con respuestas simbióticas benéficas y bien caracterizadas (Gavito y Varela, 1985; Chamizo, *et al.*, 1998). Por esta razón, al analizar la respuesta morfológica de banderita a los HMA, sólo permitió detectar algunos patrones fenotípicos, en altura, tallos u hojas por separado, que podrían ser moldeados por su asociación con los HMA, pero que sólo en conjunto (*v gr.* biomasa total, contenido de fósforo, etc.) pueden indicar un beneficio real y más preciso a las plantas de esta especie ante su asociación con los HMA de la mejor condición de suelo por y de cada agostadero.

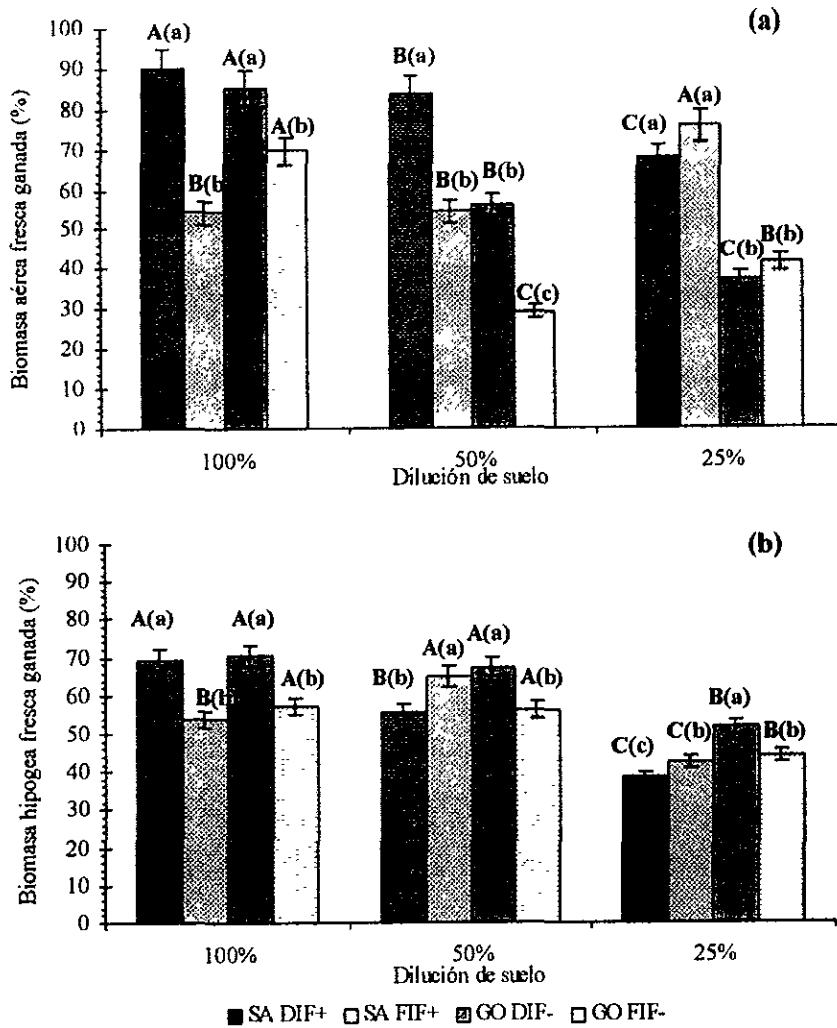
Distribución de la biomasa fresca de B. curtipendula como respuesta a los HMA del suelo DIF de mezquite y FIF.

a) Biomasa fresca de las plantas en suelos control y completos

Las plantas crecidas en el suelo control con filtrado de cada condición de suelo (SA DIF, SA FIF y GO DIF, GO FIF), tuvieron una incorporación aérea de biomasa fresca que no fue estadísticamente diferente ($P > 0.05$, Tukey) entre los controles; en contraste la biomasa fresca de la parte hipógea (raíces) de las plantas crecidas en suelo DIF de SA si fue diferente ($P \leq 0.05$, Tukey) a la que incorporaron las plantas de los otros controles. Sin embargo, es necesario señalar que todas las plantas control incorporaron biomasa fresca en la parte aérea que registró pesos diferentes, pero aunque no significativos, los valores mayores son para aquellas que crecieron en el suelo con filtrado DIF de ambos agostaderos (Cuadro 22).

Esas pequeñas diferencias entre las plantas control, continúan indicando al igual que con las respuestas morfológicas, un efecto diferente de los filtrados de cada condición de suelo, lo que sugiere que la cantidad de nutrimentos solubles y la actividad de otros grupos microbianos se hace presente y contribuye de manera diferente a la incorporación de biomasa y de agua en las plantas según el estado de fertilidad, perturbación y procedencia del filtrado de suelo. Al respecto Roldan-Fajardo (1994) ya había detectado algunos microorganismos, como bacterias promotoras del crecimiento o actinomicetes, que participan por separado o en conjunto con los HMA para promover una mayor incorporación de biomasa, razón que complementa lo detectado en la respuesta morfológica de banderita y apoya la idea de explorar el efecto de otros grupos microbianos sobre el desempeño ecológico de esta especie, sobre todo aquellos que se encuentran en las islas de fertilidad del mezquite.

Las plantas de banderita que crecieron en suelos completos (100%) que provenían de FIF de SA y GO tuvieron una menor y muy similar incorporación de biomasa fresca aérea respecto a las crecidas en suelo DIF. Por su parte, las plantas en suelo DIF de SA tuvieron la mayor biomasa fresca aérea, que superó significativamente en un 39.4% a las que crecieron en suelo DIF de GO y en un 12.3% a las del suelo FIF tanto de SA como de GO. En lo que respecta a la biomasa fresca de la raíz, las plantas en el suelo DIF de SA obtuvieron la mayor biomasa fresca que supera con un significativo 35.4% a las plantas en suelo DIF de GO y en un 54.34% a las que crecieron en suelo FIF de SA y GO, que a su vez no son diferentes entre agostadero (Cuadro 22).



Gráfica 3. Porcentaje de incremento (\pm ES) respecto al control, de la biomasa fresca de la parte aérea (a) y de la raíz (b) de plantas de *Bouteloua curtipendula* crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO). Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

Las plantas en suelo DIF de SA tuvieron un incremento de biomasa fresca aérea (Gráfica 3a) del 90.1% que no fue diferente del 85% registrado para las plantas en suelo DIF de GO, aunque sí menor. En contraste, las plantas en suelo FIF de SA con un incremento de biomasa fresca aérea del 54.3% presentaron una menor y no significativa incorporación de biomasa fresca respecto a las plantas en suelo FIF de GO que tuvieron un incremento del 69.6%.

Para la biomasa fresca de raíz (Gráfica 3b), el incremento de las plantas en suelo DIF de SA con el 69.3% respecto al de las plantas en el suelo DIF de GO con 70.3% no fue significativo, lo que implica una ganancia similar entre estas dos condiciones de suelo; mientras que las plantas en suelo FIF de SA tuvieron un incremento del 53.7% que es significativamente menor al que presentan las plantas DIF de SA y GO, pero no diferente del incremento de 69.6% de las plantas en suelo FIF de GO.

Cabe hacer notar que las plantas crecidas en el suelo FIF de GO (respecto al FIF de SA) tuvieron mayor biomasa aérea y aquellas que crecieron en suelo DIF y FIF de GO presentaron el mayor incremento de biomasa hipógea, esto implica que las plantas de banderita en un suelo más perturbado como GO tienden a almacenar una mayor cantidad de agua en su tejidos, lo cual puede estar relacionado, por un lado con el tipo de metabolismo (C4) que presentan, pues hay que recordar que es una especie no recurrente de la isla de fertilidad (Díaz, 1993; Cruz, *et al.*, 1997; Avilés y Cortés, 1997) y por el otro con que al asociarse con los HMA esta simbiosis sea más necesaria para la captación de agua (Sieverdín, 1991; Cui y Nobel, 1992; Abbott y Gazey, 1994; Jacobson, 1997) cuando las plantas se encuentran en condiciones de mayor perturbación (Jasper *et al.* 1991; Frías-Hernández, 1998). De lo anterior cabe preguntarse, de acuerdo con Montaña, *et al.* (enviado a *Terra*) ¿cuál sería, para contrastar con banderita, la respuesta de una gramínea con metabolismo C3 en la presencia de HMA en suelo con diferente perturbación?

b) Efecto de la dilución de los suelos completos sobre la biomasa fresca de banderita

En los suelos diluidos al 50% el incremento de la biomasa fresca aérea por planta es del 83.7% para banderita en suelo DIF de SA y del 56% para las del suelo DIF de GO; mientras que las crecidas en suelo FIF de SA presentaron un incremento del 54.3% y las del suelo FIF de GO de un 29.2%. De estos suelos FIF SA y DIF GO no son diferentes en la ventaja que podría obtener banderita al ganar más contenido de agua en tejido. En suelo al 25% el incremento de biomasa fresca aérea por planta fue del 67.5% para las plantas que crecieron en suelo DIF de SA y del 37.2% para las del suelo DIF de GO; en contraste las plantas en suelo FIF de SA tuvieron un incremento del 75.4% y las del suelo FIF de GO del 41.4%, incrementos que no fueron significativamente diferentes de los que presentaron las plantas del suelo DIF.

Las plantas que crecieron en suelo DIF tienden a tener una ganancia significativamente menor de biomasa fresca aérea conforme aumenta la dilución del suelo (Gráfica 3a). De esta

manera, las plantas en el suelo DIF de SA respecto a las del suelo completo disminuye un 6.5% en un suelo al 50% y un 22.6% en un suelo al 25%; mientras que las plantas en el suelo DIF de GO disminuyen más drásticamente su incremento de biomasa fresca aérea en un 29.3% en el suelo al 50% y en un 48.1% en el suelo al 25% de su condición actual. En contraste las plantas que crecieron en suelo FIF al 50% de SA presentaron una ganancia similar a la que presentaron las plantas en suelo completo, pero en suelo al 25% estas tienen un incremento significativo de biomasa fresca del 21.1%; mientras que las que crecieron en suelo FIF de GO si disminuyen drásticamente en suelo al 50% un 40.4%, pero incrementan la incorporación de biomasa fresca en un 12.2% cuando crecen en suelo al 25% de esta misma condición de suelo.

El comportamiento de la biomasa fresca aérea de banderita, en respuesta a las diferentes condiciones de suelo, sugiere que mientras mayor sea el estado de perturbación del suelo la planta debe establecer con los HMA una simbiosis que se convierte en sumamente necesaria para que la planta obtenga e incorpore una mayor cantidad de agua en su tejido conforme el nivel de perturbación del suelo es más drástico.

La incorporación de biomasa fresca en la parte hipógea, respecto a la incorporación en la parte aérea, fue menor en las plantas que crecieron en suelo DIF, esto es en la mejor condición, mientras que las plantas en suelo FIF al 100% obtuvieron una mayor, pero no significativa, incorporación de biomasa fresca en la raíz, las plantas de esta misma condición de suelo incrementaron ligeramente su biomasa fresca en parte hipógea cuando el suelo se diluye al 50% y la disminuyeron cuando se diluye al 25%.

La biomasa fresca en parte la hipógea de las plantas crecidas en suelo DIF disminuye significativamente conforme aumenta la dilución del suelo (Gráfica 3b). De esta manera, las plantas en el suelo DIF de SA sólo tuvieron un incremento del 55.7% en suelo diluido al 50%, el cual disminuye respecto a las plantas en suelo completo un 13.6%, este incremento disminuyó aún más hasta el 38.2% cuando el suelo se diluye al 25%. Por su parte, las plantas en suelo DIF de GO disminuyen su incorporación de biomasa fresca sólo un 3%, que no es significativo respecto a las plantas en suelo completo, hasta adquirir un 67.3% que es significativamente mayor en un 15.8% al que presentaron las plantas en suelo al 25%. En contraste las plantas en suelo FIF de SA al 50% se favorecen en un 11.1%, respecto a las que crecieron en suelo completo de esta misma condición, hasta adquirir una incorporación del 64.8% que no es diferente de la que presentaron las plantas en suelo DIF de GO pero, las plantas crecidas en suelo

FIF de SA al 25% sólo obtuvieron un 42.4% de ganancia respecto a su control. Las plantas en suelo FIF de GO al 50%, con un 56.1% de biomasa fresca en la raíz, no se ven afectadas respecto a las que crecen en suelo completo, pero cuando crecen en suelo al 25% se afecta esta variable al disminuir su incorporación un 12.3%.

En general, las plantas que crecen en un suelo DIF que se somete a una perturbación se afectan de forma negativa en la incorporación de biomasa fresca en parte aérea y de manera aún más drástica en parte hipógea, lo que implica que el efecto de perturbación de los HMA de estas condiciones de suelo tiene mayores consecuencias en minimizar la incorporación de agua a las plantas de banderita. En lo que respecta a las plantas en suelo FIF, estas fueron más favorecidas por los HMA en la incorporación de biomasa fresca aérea cuando la perturbación incrementa, lo que sugiere que la simbiosis mutualista entre estos endófitos y banderita adquiere una mayor importancia en la adquisición de agua cuando disminuyen los recursos en un suelo con mayor perturbación, esto ya sea indicado para los ambientes perturbados (Abbott y Gazey, 1994) en Selvas Bajas y regiones desérticas (Medve, 1984; Wallace, 1987; Jasper, *et al.*, 1991; Ming y Hui, 1999).

Distribución de la biomasa seca de B. curtispindula como respuesta a los HMA del suelo DIF de mezquite y FIF.

a) Biomasa seca de las plantas en suelos control y completos

La biomasa seca de las plantas control tanto aérea como hipógea no fue afectada por el filtrado de suelo y resultó ser similar para todos los controles, aunque los valores de peso seco de la parte aérea ligeramente mayores, son para aquellas que crecieron en suelo DIF de SA y en parte hipógea para las del suelo DIF y FIF de este mismo agostadero (Cuadro 22).

Las plantas que crecieron en suelos completos DIF incorporaron la mayor cantidad de biomasa seca aérea, mientras que las crecidas en suelo FIF incorporaron la menor cantidad (Cuadro 22). El incremento de banderita en parte aérea, para esta variable, cuando crece en suelo DIF de SA fue de 88.7% y en suelo DIF de GO del 87.2%, valores que no son diferentes y que implican una respuesta similar de la planta cuando se desarrolla en suelos completos que provienen de la isla de fertilidad. En contraste, las plantas en suelo FIF de SA tuvieron un incremento del 63.2% que fue no diferente del 65% que obtuvieron las plantas en suelo FIF de

GO, sin embargo, la ganancia de biomasa seca de estas plantas es en promedio un 23% significativamente menor al de las plantas en suelo DIF (Gráfica 4a).

La incorporación de biomasa seca en la raíz de banderita fue mayor cuando las plantas crecen en suelo DIF y menor cuando crecen el FIF, siendo el suelo DIF y FIF de SA en donde la planta obtiene mayor peso seco de raíz (Cuadro 22). El incremento de biomasa seca en la parte hipógea de banderita crecida en suelo DIF de SA fue del 72.9% y en suelo DIF de GO del 60%, valores significativamente diferentes y que sugieren como la mejor condición de suelo a DIF de SA. Las plantas en suelo FIF de SA presentaron un incremento del 24.3% que fue 48.6% menor a las que crecieron en suelo DIF de este agostadero; en cambio las que crecieron en suelo FIF de GO con un incremento del 50% sólo disminuyen un 10% de las del suelo DIF (Gráfica 4b). Esto indica que la incorporación de biomasa seca de la parte hipógea se ve más afectada por la perturbación del suelo y de los HMA en un sitio más conservado, como el agostadero de SA, que en un sitio más perturbado como el agostadero de GO.

b) Efecto de la dilución de los suelos completos sobre la biomasa seca de banderita

El menor peso seco de parte aérea fue para las plantas que crecieron en suelo DIF diluido al 25%, este decremento fue significativo respecto a las que crecieron en suelo al 50% y en suelo completo. Sin embargo, las plantas en suelo al 50% no se vieron afectadas cuando crecen en suelo DIF de SA, pero sí cuando crecen en suelo DIF de GO. En contraste, las plantas en suelo FIF disminuyen su peso seco cuando crecen en suelo diluido al 50% (efecto significativo para las plantas en suelo FIF de SA pero no para las del suelo FIF de GO), pero lo aumentan cuando crecen en suelo FIF diluido al 25% (Cuadro 22), lo que puede sugerir una mayor participación de los HMA en el proceso de captación de nutrientes y en el incremento de la biomasa seca de la planta.

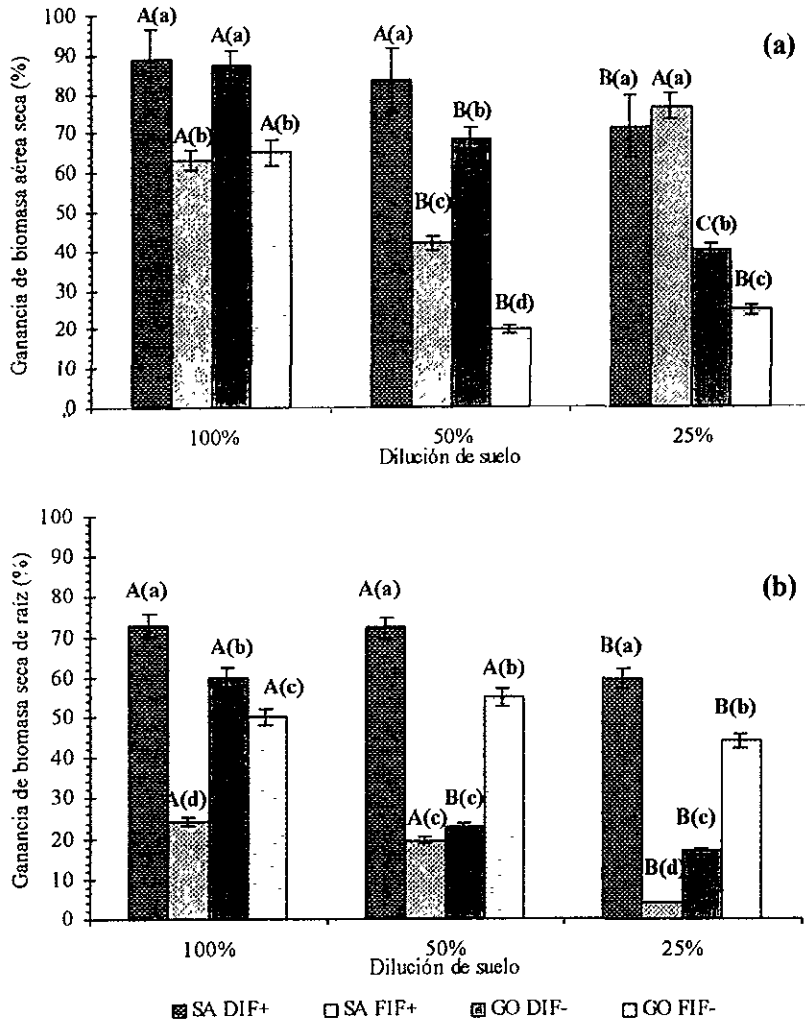
La Gráfica 4a presenta el efecto de la dilución del suelo sobre el incremento de biomasa seca aérea en banderita. Los valores indican, que las plantas en suelo DIF de SA disminuye menos drásticamente su biomasa seca en parte aérea conforme el suelo se diluye, esto es, el efecto de la perturbación es menor; de esta forma las plantas en suelo DIF de SA al 50% disminuyen su incremento un 5.4% en suelo completo y un 17.3% en suelo al 25%. Mientras que las plantas en suelo DIF de GO, incorporan una cantidad significativamente menor de biomasa

seca conforme aumenta la perturbación del suelo, disminuyendo respecto a las plantas en suelo completo un 18.8% en suelo diluido al 50% y un 47.2% en suelo al 25% de su estado actual.

Variable de respuesta	Sitio y condición de suelo*	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Peso fresco de parte aérea (g)	SA DIF+	37.17 A (a)	22.71 B (a)	11.42 B (a)	3.78 C (a)
	SA FIF+	3.53 B (c)	3.65 B (b)	6.50 A (b)	1.69 B (a)
	GO DIF-	14.62 A (b)	5.02 B (b)	3.56 B (b)	2.28 C (a)
	GO FIF-	5.62 A (c)	2.47 B (b)	2.96 B (b)	1.73 C (a)
Peso seco de parte aérea (g)	SA DIF+	14.11 A (a)	9.65 A (a)	5.60 B (a)	1.60 B (a)
	SA FIF+	1.92 A (b)	1.25 B (b)	2.92 A (b)	0.70 B (a)
	GO DIF-	4.73 A (b)	1.97 B (b)	1.01 B (b)	0.60 B (a)
	GO FIF-	2.02 A (b)	0.87 B (b)	0.93 B (b)	0.70 C (a)
Peso fresco de raíz (g)	SA DIF+	15.31 A (a)	10.60 B (a)	7.62 BC (a)	4.72 C (a)
	SA FIF+	4.12 A (b)	5.41 A (b)	3.33 B (b)	1.95 C (b)
	GO DIF-	5.42 A (b)	4.92 B (b)	3.36 C (b)	1.60 D (b)
	GO FIF-	4.20 A (b)	4.11 A (b)	3.23 A (b)	1.81 A (b)
Peso seco de raíz (g)	SA DIF+	0.96 A (a)	0.93 A (a)	0.64 A (a)	0.26 B (a)
	SA FIF+	0.33 A (b)	0.31 A (b)	0.26 A (a)	0.25 A (a)
	GO DIF-	0.50 A (a)	0.26 B (b)	0.24 B (a)	0.20 B (a)
	GO FIF-	0.28 A (b)	0.31 A (b)	0.25 A (a)	0.14 A (a)
Relación R:PA	SA DIF+	0.08 A (a)	0.14 A (a)	0.13 A (a)	0.16 A (a)
	SA FIF+	0.21 A (a)	0.35 A (a)	0.19 A (a)	0.90 A (a)
	GO DIF-	0.11 A (a)	0.16 A (a)	0.26 A (a)	0.20 A (a)
	GO FIF-	0.19 A (a)	0.36 A (a)	0.27 A (a)	0.29 A (a)

Cuadro 22. Promedio de biomasa fresca y seca de parte aérea (PA) y raíz (R) y la relación R:PA de *Bouteloua curtipendula* por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se usó la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

Por su parte, las plantas en suelo FIF al 50% de ambos agostaderos disminuyen la incorporación de biomasa seca en un 21.5% en el suelo de SA y en un 45.5% en suelo de GO, donde el efecto de perturbación repercute más drásticamente sobre esta variable pero, las plantas de esta condición de suelo incrementan su biomasa seca un 34.8% en suelo FIF de SA y un 5.2% en suelo FIF de GO cuando el suelo se diluye al 25%.



Gráfica 4. Incremento (%), respecto al testigo, de la biomasa seca de la parte aérea (a) y de la raíz (b) de plantas de *Bouteloua curtipendula* crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas fuera abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO). Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

La incorporación de biomasa seca en la parte hipógea de banderita se afectó significativamente por la dilución del suelo cuando las plantas crecieron en suelo FIF de SA y en suelo DIF de GO. En cambio cuando estas crecieron en suelo DIF de SA, la biomasa seca de raíz disminuye significativamente sólo cuando el suelo se diluye al 25% y las que crecen en suelo FIF de GO se benefician en un 4.8% si están en el suelo diluido al 50%, aunque este beneficio no sea

significativo. En esta misma condición de suelo, banderita decrece significativamente su incremento en esta variable cuando crece en el suelo más diluido (25%) (Gráfica 4b).

El peso seco de las plantas con valores menores al peso fresco en todas las condiciones de suelo, sugiere una acumulación de agua en tejido, que se ve favorecida por la perturbación del suelo en todas las condiciones (DIF y FIF en ambos agostaderos), pero más aún cuando crecen en suelos que no provenían de la isla de fertilidad (FIF) (incluidos los suelos completos) hasta los suelos más diluidos. Esto ratifica que los HMA juegan un papel más importante, para la captación de agua por la planta, en los ambientes con mayor perturbación como ya ha sido señalado como una generalidad de estos endófitos por Smith y Read (1987) y como un recurso importante de las plantas de los ecosistemas áridos y semiáridos por Frías-Hernández (1998) y Carrillo-García, *et al.* (1999). Las plantas más afectadas esto es, con menos incorporación de agua, fueron las de los suelos DIF completos, los cuales contaban con mayores recursos (nutrimentos y materia orgánica que retenía el agua) disponibles, por lo que la planta se vuelve metabólicamente menos eficiente en la acumulación y uso de agua y se convierten en más susceptibles al efecto de la perturbación.

Las plantas en suelo DIF, de ambos agostaderos, fueron más afectadas por el efecto de perturbación simulado (dilución), con una tendencia a disminuir la incorporación de biomasa seca tanto en parte aérea como hipógea. Esta tendencia sugiere que al perturbar el suelo asociado al mezquite, que implicaría desaparecer esta leguminosa en cualquiera de los dos agostaderos, los HMA del suelo disminuyen significativamente su potencial biológico para establecer una simbiosis estable y activa que permita a las plantas tener un incremento mayor de biomasa y producir una mayor cantidad de materia orgánica, que posteriormente favorezca la fertilidad del suelo de los agostaderos.

En comparación, las plantas en suelo FIF de ambos agostaderos tienden a disminuir su biomasa seca, tanto de parte aérea como hipógea, si el suelo se perturbara al 50%, pero cuando este se perturba hasta el 25% de su condición original, las plantas podrían establecer una relación mucho más estrecha con los HMA, ya que el nivel de materia orgánica, fósforo y otros nutrimentos decrece conforme la perturbación aumenta, de manera que las plantas de banderita y otras especies en condiciones de perturbación extrema tienden a demandar una mayor cantidad de nutrimentos, aumentando su eficiencia de acumulación y su eficiencia metabólica (Gourley, *et al.*, 1993; Smith y Read, 1997; Cruz, comun. pers., 2000), la cual se complementa con la

simbiosis micorrícica arbuscular (Montaña *et al.*, (enviado a *Terra*) y se refleja finalmente en la planta con un a respuesta que tiende a incrementar la cantidad de biomasa seca, aunque el incremento no sea tan altamente significativo como la respuesta que puede alcanzar una planta en suelo que proviene de la isla de fertilidad.

Distribución de la biomasa seca total, cociente de biomasa raíz/parte aérea (R:V) e Índice de respuesta la micorrización (IRM) de B. curtispindula.

a) Cociente de biomasa seca de raíz/parte aérea (R:PA) de banderita en suelos control, completos y diluciones

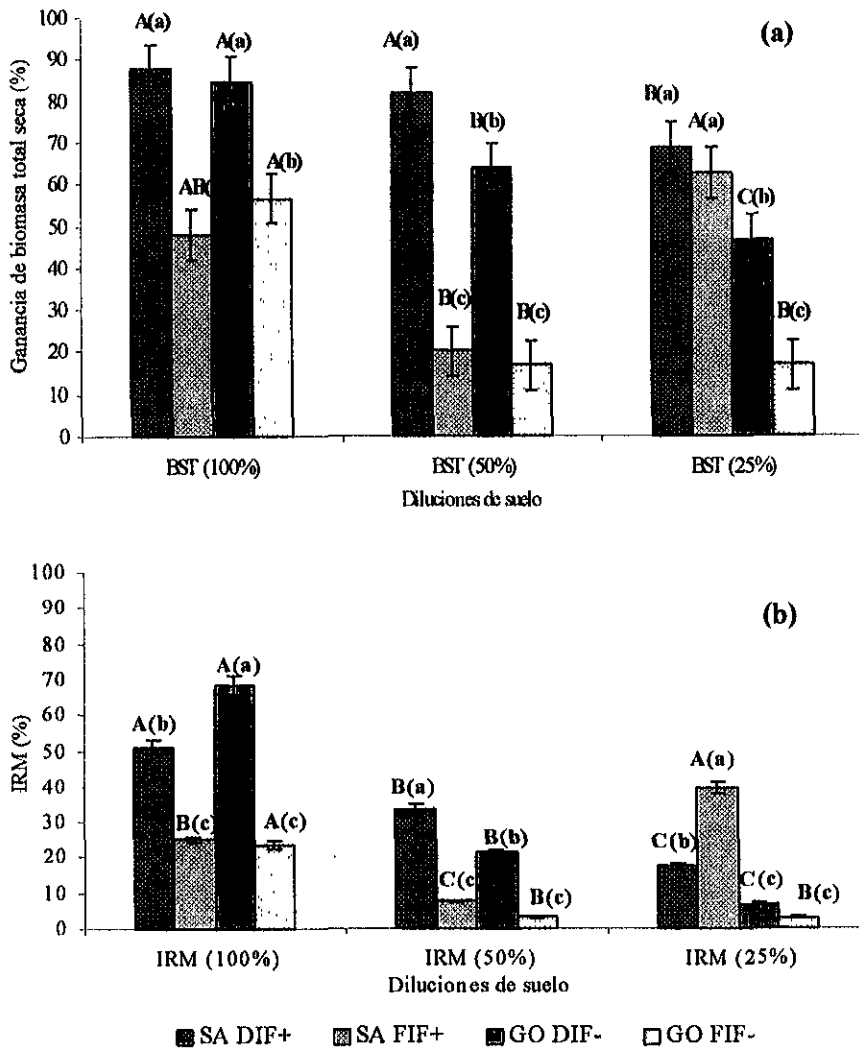
La relación biomasa seca raíz/biomasa seca parte aérea permite analizar la distribución de la biomasa seca total de una planta como respuesta de su plasticidad fenotípica a condiciones experimentalmente comparables.

Los valores que resultan de evaluar el cociente R:PA para las plantas crecidas en las cuatro condiciones de suelo se pueden observar en el Cuadro 22. Los valores indican ser mayores en las plantas del suelo control, los cuales no fueron significativamente diferentes entre los controles pero se debe hacer notar que las plantas con filtrado DIF de SA al igual que las crecidas en suelo con filtrado DIF de GO presentaron los menores cocientes respecto a las plantas con filtrado FIF.

Las plantas en suelo completo DIF de SA y DIF de GO presentaron los cocientes R:PA menores, respecto a las que crecieron en suelo FIF de cada agostadero, este patrón persistió pese al efecto de dilución, valores que incluso incrementaron cuando banderita creció en suelo diluido al 50% y disminuyeron un poco, respecto a las de esta dilución, cuando crecieron en el suelo diluido al 25% FIF e incrementaron en el suelo DIF al 25%, de manera que las plantas en el suelo más diluido (25%) son las que presentaron los cocientes mayores (Cuadro 22)

El hecho de que el cociente R:PA sea mayor conforme aumenta la perturbación del suelo, implica que la producción de biomasa radical aumenta por unidad de biomasa de la parte aérea, lo que sugiere que las plantas en suelo FIF y en mayores condiciones de perturbación producen más biomasa radical que aérea, en efecto esto es explicable pues las plantas fueron más pequeñas, con menor número de hojas respecto a las plantas DIF. La tendencia del menor cociente a mayor estado de perturbación fue indicado para banderita por Díaz (1993), quien sometió a la especie a

al. (1989). En este sentido, este trabajo deja dos preguntas por contestar: si el taxón fúngico es diferente ¿cuál de los suelos completos aumentaría más rápido la producción de esporas ante condiciones de perturbación? y ¿qué especies de plantas de la zona resultan ser más beneficiadas por los endófitos de cada condición de suelo completo?



Gráfica 5. Incremento (%) de la biomasa seca total (BST) respecto al testigo (a) e índice respuesta a la micorrización (IRM) (b) de plantas de *Bouteloua curtipendula* crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas fuera abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA+) y González-Ortega (GO-). Letras (minúsculas) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las mayúsculas las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

a) *Efecto de la dilución de los suelos completos sobre la biomasa seca total y el IRM de banderita.*

En los suelos DIF el IRMA de banderita decrece significativamente conforme el suelo se diluye, en otras palabras, la asociación de las plantas con los HMA se ve fuertemente afectada por la perturbación. Ese decremento se refleja en una disminución significativa de la biomasa seca total cuando las plantas crecen en suelo diluido al 50% pero, cuando crecen en un suelo aún más diluido, pese a la disminución del IRMA, estas ya no disminuyen significativamente en el suelo al 25% del estado actual (Cuadro 23).

Las plantas más afectadas en su asociación con los HMA por la perturbación son las del suelo DIF de GO. De esta manera, en la Gráfica 5 podemos observar que las plantas en suelo DIF de SA al 50% incrementaron su biomasa seca total el 81.9%, que respecto al suelo completo disminuyó sólo un 5.7%; mientras que las crecidas en suelo DIF de GO al 50% disminuyen un 20.9% hasta obtener un incremento del 63.7%. Esta tendencia a disminuir el incremento de biomasa es aún más drástica cuando crecen en suelo DIF al 25%, en donde las plantas de esta condición en SA tuvieron una ganancia del 68.7% que disminuye 13.2% respecto al suelo al 50% y 18.9% respecto al suelo completo; en contraste las plantas de GO ganaron en suelo al 25% un 46.7% que es un 17% menor que las del suelo al 50% y un 37.9% menor que las plantas en el suelo completo.

Por otra parte, cuando las plantas crecen en suelo FIF presentan, respecto a las plantas en suelo DIF, los valores menores de IRMA y biomasa seca total (Cuadro 23). Sin embargo, estas se ven afectadas cuando el suelo completo se diluye al 50% de su estado actual, de manera que la simbiosis de banderita con los HMA disminuye drásticamente y refleja su efecto en una disminución de la cantidad e incremento de biomasa seca total. En este sentido, las plantas en suelo FIF de SA al 50% tuvieron una ganancia de biomasa seca total del 20% que disminuyó un 27.8%, respecto al suelo completo; mientras que las plantas en suelo FIF de GO disminuyen el 39.8% hasta un incremento del 16.7%. Sin embargo, cuando el suelo FIF de SA se diluyen hasta el 25% las plantas incrementaron su IRMA (Cuadro 23) y su biomasa seca total un 42.5%, respecto al suelo al 50% y un 14.7% respecto al suelo completo; en contraste las plantas en suelo FIF de GO al 25% se tuvieron una ganancia de biomasa no significativamente diferente y correspondida por un IRMA similar a las del suelo al 50% (Gráfica 5).

Variable de respuesta	Sitio y condición de suelo*	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Biomasa seca total (g)	SA DIF+	15.31 A (a)	10.52 AB (a)	6.11 B (a)	1.92 C (a)
	SA FIF+	2.33 A (b)	1.57 B (b)	3.26 A (b)	1.21 B (a)
	GO DIF-	5.27 A (b)	2.29 B (b)	1.58 BC (b)	0.88 C (a)
	GO FIF-	2.36 A (b)	1.27 B (b)	1.29 B (b)	1.0 B (a)
IRM (%)	SA DIF+	51.0 A (b)	33.51 B (a)	17.33 C (b)	0.31 D (a)
	SA FIF+	24.90 B (c)	7.62 C (c)	39.30 A (a)	0.07 C (a)
	GO DIF-	68.2 A (a)	21.22 B (b)	6.71 C (c)	0.71 D (a)
	GO FIF-	23.40 A (c)	3.03 B (c)	2.97 B (c)	0.36 C (a)
IE (%)	SA DIF+	33.37 A (a)	18.52 B (a)	11.08 B (a)	5.18 C (a)
	SA FIF+	8.79 A (c)	7.34 A (b)	10.66 A (a)	9.80 A (a)
	GO DIF-	37.34 A (a)	21.29 BC (a)	16.34 C (a)	9.36 D (a)
	GO FIF-	19.92 A (b)	7.74 B (b)	8.10 B (a)	13.20 C (a)
IER (%)	SA DIF+	14.50 A (a)	7.87 B (a)	3.90 B (b)	0.48 C (a)
	SA FIF+	4.67 AB (b)	1.97 B (b)	8.61 A (a)	0.31 C (a)
	GO DIF-	5.04 A (b)	2.40 AB (b)	0.84 B (c)	0.14 C (a)
	GO FIF-	2.93 A (c)	0.44 B (b)	0.46 B (c)	0.48 B (a)

Cuadro 23. Promedio de biomasa seca total, índice de respuesta a la micorrización (IRM), índice de eficiencia de la planta (IE) y de la raíz (IER) de *Bouteloua curtipendula* por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (minúsculas) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las mayúsculas las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se usó la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

Lo anterior aclara que banderita responde más intensamente a establecer una simbiosis con los HMA cuando esta crece en condiciones de perturbación extremas, patrón que se corresponde tanto con el comportamiento de los parámetros morfológicos evaluados por separado como con la ganancia de biomasa fresca y seca total. La producción de biomasa seca total por planta se favorece más cuando estas crecen suelo DIF, lo cual ya ha indicado Carrillo-García, *et al.* (2000) para otras plantas como el Cactus Gigante de Baja California, sin embargo el autor encuentra que el cactus no se coloniza por los HMA y sugiere que su crecimiento se puede deber algún otro grupo microbiano como *Azospirillum sp* como después lo demuestra (Carrillo-García, *et al.*, 2000). Esta comparación indica dos situaciones: (1) que en los suelos completos los HMA pueden interactuar con otros microorganismos para formar con el suelo DIF un "inóculo

múltiplo” y (2) que el efecto de los HMA es mayor cuando la perturbación de la vegetación y suelo del agostadero aumentan, aún cuando los endófitos sean del suelo DIF. De este último caso se deduce que el suelo de las islas de fertilidad en el agostadero más perturbado, GO, también se ve afectado por la perturbación y disminuye sus recursos, por lo que las plantas crecidas en esta condición están obligadas a asociarse con los HMA; lo que implica que una planta como banderita, que requiera de la simbiosis y que además se encuentre con una determinada cantidad de esporas de HMA altamente diversos, se beneficiará en su producción de biomasa seca total tanto como una planta que crezca y se colonice por MA de un suelo rico en recursos como el de un sitio menos perturbado, como el agostadero de SA.

Respecto a la funcionalidad de los HMA y de la isla de fertilidad otros trabajos han indicado un efecto positivo de estas para con las plantas que crecen en esta condición de suelo (Frias-Hernández, 1998; Aguilera, *et al.*, 1999; Frías-Hernández, *et al.*, 1999; Carrillo-García, *et al.*, 1999; Stock, *et al.*, 1999), ellos han comparado esta funcionalidad respecto a suelos agrícolas o a zonas sin vegetación del mismo agostadero al que pertenecen las isla de fertilidad, sin embargo, ninguno ha intentado establecer los límites o importancia de la funcionalidad respecto a la perturbación entre agostaderos impactados en distinto grado. En esta perspectiva, este trabajo sugiere una mayor funcionalidad de la isla de fertilidad al favorecer la diversidad y cantidad de HMA y al demostrar la utilidad de estos endófitos como un inóculo que favorece a las plantas como banderita ante condiciones de perturbación.

Hasta el momento los resultados, en valores reales e incrementos, de las variables morfológicas y de biomasa por cada condición de suelo, con una cantidad y diversidad de HMA diferente, en cada agostadero se corresponde con una respuesta de la planta a la micorrización, la cual se evaluó mediante el IRM que implica la estimación del efecto de los HMA sobre la producción de biomasa seca total de las plantas. En sentido, en los siguientes apartados se analiza el grado de asociación de banderita con los HMA y su efecto sobre la nutrición fosfatada de esta planta

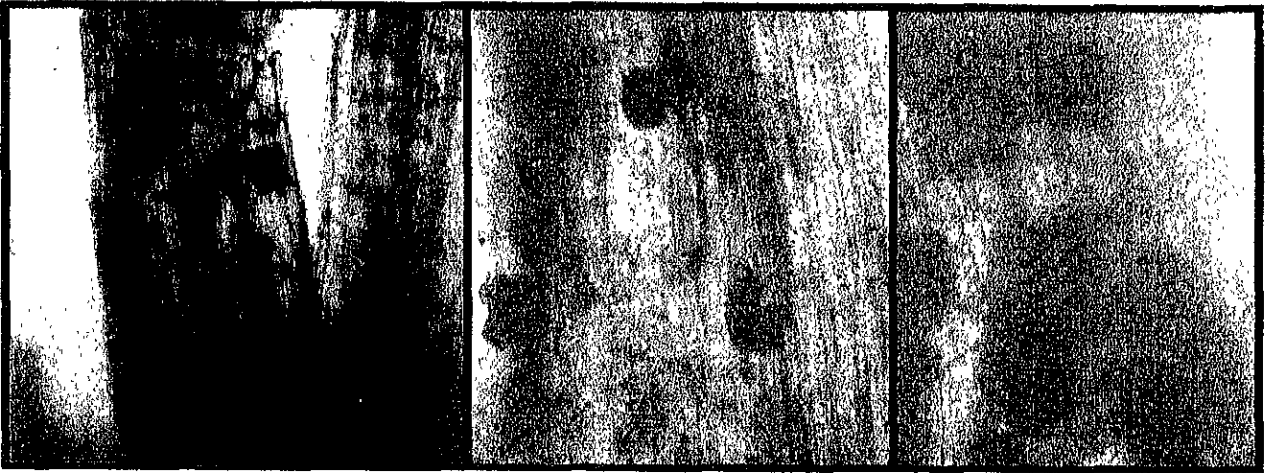


Figura 4. Raíces de *Bouteloua curtipendula* (banderita) colonizadas por micorrizas arbusculares (MA). FOTO: A = fragmento de raíz colonizada por hifas y esporas de MA (10X), B y C = Algunas esporas e hifas de MA en la raíz (40X).



Figura 5. Plantas de *Bouteloua curtipendula* (banderita) crecidas en suelo proveniente de la isla de fertilidad de Mezquite (DIF) y de áreas adyacentes sin vegetación (FIF) de los agostaderos Santiago de Anaya (SA, macetas amarillas) y González-Ortega (GO, macetas rojas ?). FOTO: A = panorámica del experimento, B = comparación de plantas en suelo FIF de SA vs FIF de GO, C = comparación de plantas en suelo DIF de SA vs DIF de GO, D = plantas en suelo DIF de SA, E = comparación entre plantas en suelo control DIF y FIF de SA vs DIF y FIF de GO, F = comparación de plantas control (0%) y diluciones 25%, 50% y 100% del suelo DIF de SA.

Colonización Micorrizica arbuscular (MA) de B. curtispindula en las distintas condiciones de suelo (DIF y FIF) de los agostaderos.

a) Micorrización arbuscular de banderita en suelos control y completos

Las plantas en suelo control presentaron los más bajos porcentajes de colonización MA total, arbusculos, vesículas e hifas; que no fueron *significativamente diferentes* entre las plantas control con filtrado de diferente condición de suelo. Sin embargo, estos datos indican que el suelo control, además del filtrado, también tuvo la presencia de HMA, pero en cantidades menores. Estos valores de micorrización (Cuadro 24) y del IRM (Cuadro 23) de las plantas fueron muy similares entre cada control, por lo que su efecto debió ser también similar entre las plantas, este postulado que implica una colonización similar entre las plantas control, sugiere que la pequeña variación detectada en la respuesta morfológica y en la biomasa seca total de las plantas control se debió al efecto de los otros componentes del filtrado (nutrimentos solubles y otros grupos microbianos) y no precisamente a los HMA que llegaron a colonizar la raíz, más sin embargo, el efecto de estos endófitos se eliminó al calcular en las de otras plantas el incremento, respecto al control, para cada una de las variables.

El Cuadro 24 presenta los porcentajes de micorrización arbuscular total para las plantas de banderita que crecieron en suelos completos. La micorrización arbuscular total registrada para banderita en los suelos DIF de SA y GO supera en promedio en un 51.6% el porcentaje de micorrización natural registrado para las plantas de banderita de algunos otros agostaderos cercanos a los estudiados, ya que esta especie sólo se coloniza por MA un 40% de manera natural (Ochoa-De la Rosa y Morales, 2000 comun. pers.)

Los resultados indican, que las plantas en suelos completos DIF fueron más micorrizadas que las del suelo FIF. Pero las plantas en suelo DIF del agostadero más perturbado (GO) se micorrizaron en un 16.3% más que las del agostadero menos perturbado (SA), lo que se corresponde con el IRMA calculado y sugiere, que la respuesta en el incremento de biomasa seca total de banderita en suelo DIF de un sitio más perturbado depende más fuertemente de los HMA. Por su parte, las plantas en suelo DIF de SA se asocian con los HMA de manera similar a las que crecen en suelo FIF de este mismo agostadero, pues la asociación disminuye no significativamente en un 12.1%; en contraste las plantas en suelo FIF de GO presentaron una

micorrización significativamente menor (37.8% menos), que la presentada en las plantas en suelo DIF de GO.

Los porcentajes de MA en banderita, para los suelos completos sugieren una mayor importancia de la isla de fertilidad, para generar un inóculo de HMA más efectivo sobre banderita, en el agostadero más perturbado, ya que estos endófitos se asocian y contribuyen más fuertemente para obtener plantas con una mayor cantidad de biomasa seca.

Variable de respuesta	Sitio y condición de suelo	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Micorrización arbuscular total (%)	SA DIF+	72.3 A (b)	63.0 B (a)	59.2 B (a)	5.0 C (a)
	SA FIF+	60.2 A(bc)	62.5 A (a)	57.7 A (a)	4.0 B (a)
	GO DIF-	87.6 A (a)	69.0 B (a)	46.0 C (a)	4.0 D (a)
	GO FIF-	49.8 A (c)	61.4 A (a)	56.5 A (a)	3.5 B (a)
Arbúsculos (%)	SA DIF+	16.0 A (b)	21.5 A (b)	22.0 A (ac)	1.0 B (a)
	SA FIF+	31.0 A (a)	18.0 AB (b)	14.0 B (a)	3.0 C (a)
	GO DIF-	48.5 A (a)	51.0 A (a)	49.0 A (bc)	2.0 B (a)
	GO FIF-	28.0 A (b)	24.0 A (a)	33.0 A (c)	2.0 B (a)
Vesículas (%)	SA DIF+	17.0 A (b)	20.5 A (a)	23.0 A (a)	4.0 B (a)
	SA FIF+	14.8 A (b)	16.0 A (b)	21.2 A (a)	1.0 B (a)
	GO DIF-	24.5 A (a)	20.0 A (a)	17.0 A (b)	3.5 B (a)
	GO FIF-	18.4 A (b)	18.5 A (b)	13.3 A (b)	1.0 B (a)
Hifas (%)	SA DIF+	39.0 A (a)	43.5 A (b)	36.8 A (b)	0
	SA FIF+	20.5 A (b)	25.5 A (c)	29.0 A (b)	8.0 B (a)
	GO DIF-	44.0 A (a)	42.0 A (b)	30.2 A (b)	1.0 B (a)
	GO FIF-	31.5 A (ab)	65.0 B (a)	54.0 B (a)	1.2 C (a)
Esporas en raíz (%)	SA DIF+	7.0 A (b)	14.0 B (a)	14.0 B (a)	0
	SA FIF+	6.0 A (b)	6.0 A (b)	10.0 A (a)	0
	GO DIF-	12.0 A (a)	13.0 A (a)	11.0 A (a)	1.0 B
	GO FIF-	7.0 A(b)	1.0 B (c)	0	0

Cuadro 24. Promedio de colonización micorrizica arbuscular de *Bouteloua curtipendula* por agostadero (SA= Santiago de Anaya, += Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se uso la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

El Cuadro 25 muestra que las plantas con la menor longitud radical fueron las del suelo FIF, longitud que no fue diferente para las plantas de esta condición de suelo entre agostaderos, aunque si ligeramente mayor para las del suelo FIF de GO. La longitud radical colonizada por MA en las plantas FIF de cada agostadero no fue diferente, pero sí fue micorrizada significativamente menor respecto a la raíz de las plantas DIF. La menor colonización radical de estas plantas debe estar explicada por una menor presencia de géneros, tipos morfológico y morfo-especies para esta condición de suelo (Cuadros 16, 17 y 18). Por otra parte, Bolan (1991), reporta para el género *Bouteloua* y en específico para *Bouteloua gracilis* una baja micorrización arbuscular cuando hay una alta presencia de fitato de calcio y de otros compuestos que se forman con el calcio en suelos áridos, al respecto se debe recordar que los suelos FIF en ambos agostaderos tienen una mayor cantidad de cationes calcio, mientras que los suelos de las islas de fertilidad reducen la presencia de este catión (ver Cuadros 14 y 15), lo que implicaría que la baja colonización en las plantas de *B. curtipendula* (banderita) en suelos FIF se debe, además de la poca cantidad y diversidad de esporas de HMA, a que las esporas de estos endófitos pueden calcificarse y reducir su viabilidad en esta condición. Si este proceso ocurre, entonces se justifica aún más la necesidad de inducir la colonización de plantas de bandera con un inóculo de HMA multiespecífico que provenga del suelo de la isla de fertilidad de mezquite.

La cantidad de arbusculos en las raíces de las plantas indica una mayor actividad de la simbiosis en el intercambio de nutrimentos, una mayor cantidad de hifas implica una raíz que explora un volumen mayor de suelo y la cantidad de vesículas una mayor reserva de fósforo y otros micronutrimentos (Valdés, 1989; Koide, 1991; Sanders y Fitter, 1992a; Smith y Read, 1997). En este sentido, aunque las diferencias detectadas no fueron significativas, la simbiosis HMA- bandera en suelo DIF de GO y FIF de SA se puede considerar como más activa respecto a la que presentaron las plantas en suelo DIF de SA y FIF de GO; sin embargo, la simbiosis con la mayor cantidad de vesículas es para las plantas en suelo DIF de cada agostadero, quienes tuvieron también una mayor cantidad de hifas que fue significativamente diferente de la que presentaron las plantas en suelo FIF (Cuadro 24). Estos resultados sugieren, que la efectividad de la simbiosis en el intercambio de nutrimentos es menor en dos límites: (1) cuando el suelo es más fértil, esto es su nivel de materia orgánica y nutrimentos es alto, como el suelo DIF de SA y (2) cuando el suelo es muy poco fértil o altamente perturbado. Respecto al primer límite, ya se ha señalado que cuando el nivel de nutrimentos disponibles para la planta es alto la funcionalidad de

la micorriza arbuscular (MA) disminuye (Hayman, 1982; Duke, *et al.*, 1994; Gavito y Varela, 1995; Montaña, 1999), mientras que en el segundo límite, el nivel de fertilidad puede ser tan bajo que el endófito capta nutrimentos que no están disponibles por la gran cantidad de calcio o por que estos se han perdido dada la falta de una cubierta vegetal que los proteja y los recicle, en otras palabras, tanto el HMA como el nivel de nutrimentos se ven altamente afectados por el proceso erosivo (Amaranthus y Trappe, 1993).

Variables de respuesta	Sitio y condición de suelo	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Longitud radical total (LRT) (cm)	SA DIF+	1040.5 A (a)	711.3 B (a)	401.5 C (a)	191.7 C (a)
	SA FIF+	244.4 A (b)	309.4 A (b)	134.5 A (b)	85.0 A (a)
	GO DIF-	480.7 A (b)	150.2 C (b)	255.9 B (ab)	118.7 C (a)
	GO FIF-	283.8 A (b)	267.1 A (b)	166.9 A (b)	86.6 A (a)
Long. radical colonizada (LRC) por MA (cm)	SA DIF+	750.7 A (a)	452.3 B (a)	218.5 C (a)	10.6 D (a)
	SA FIF+	153.3 A (c)	191.6 A (ab)	73.5 B (b)	3.8 C (a)
	GO DIF-	377.9 A (b)	105.9 B (b)	115.3 B (b)	4.1 C (a)
	GO FIF-	133.6 A (c)	167.5 A (b)	95.3 B (b)	6.3 C (a)
No. de esporas En 1 Kg de suelo	SA DIF+	44114 A (a)	22057 B (a)	11028 C (a)	0
	SA FIF+	29161 A (c)	14580 B (c)	7290 C (b)	0
	GO DIF-	32034 A (b)	16017 B (b)	8008 C (b)	0
	GO FIF-	24843 A (d)	12411 B (d)	6210 C (c)	0

Cuadro 25. Longitud radical total y longitud radical colonizada por micorrizas arbusculares (MA) de *Bouteloua curtipendula* ("banderita") y efecto de la dilución del suelo sobre la cantidad de esporas de HMA respecto a cada agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (minúsculas) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las mayúsculas las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se usó la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

La cantidad de vesículas e hifas, indican que cuando la raíz de banderita tiene una baja cantidad de arbusculos (suelo DIF de SA y FIF de GO), esto es ocurre un menor intercambio de nutrimentos, la MA almacena una baja cantidad de fósforo y explora por medio de sus hifas un volumen similar de suelo. En contraste, las plantas en suelo FIF de SA tienen un comportamiento similar al de las del suelo DIF de SA en reserva de fósforo, a pesar de tener una mayor presencia de arbusculos, esto sugiere que esta condición de suelo, que se somete a una perturbación mayor por estar fuera de la isla de fertilidad, contiene aún un nivel alto de nutrimentos y fósforo

disponibles para la planta, pues le permite al hongo almacenar fósforo y explorar menos suelo ya que presenta una baja cantidad de hifas, pero a la vez el intercambio de nutrimentos se atribuye a que la planta comienza a detectar el efecto de perturbación dado por una reducción de la cantidad de nutrimentos, particularmente fósforo y materia orgánica, respecto al nivel que presenta el suelo DIF.

El Cuadro 24 indica que hay una mayor cantidad de esporas en la raíz de banderita cuando las plantas crecen en suelo DIF de GO, mientras que cuando crecen en cualquiera de las condiciones de suelo de SA o en el suelo FIF de GO, la cantidad de esporas en raíz es menor y muy similar. Esto se atribuye a que el suelo DIF de GO tiene una mayor diversidad de esporas, de las cuales la especie *Glomus intraradix* puede ser una de las más abundantes.

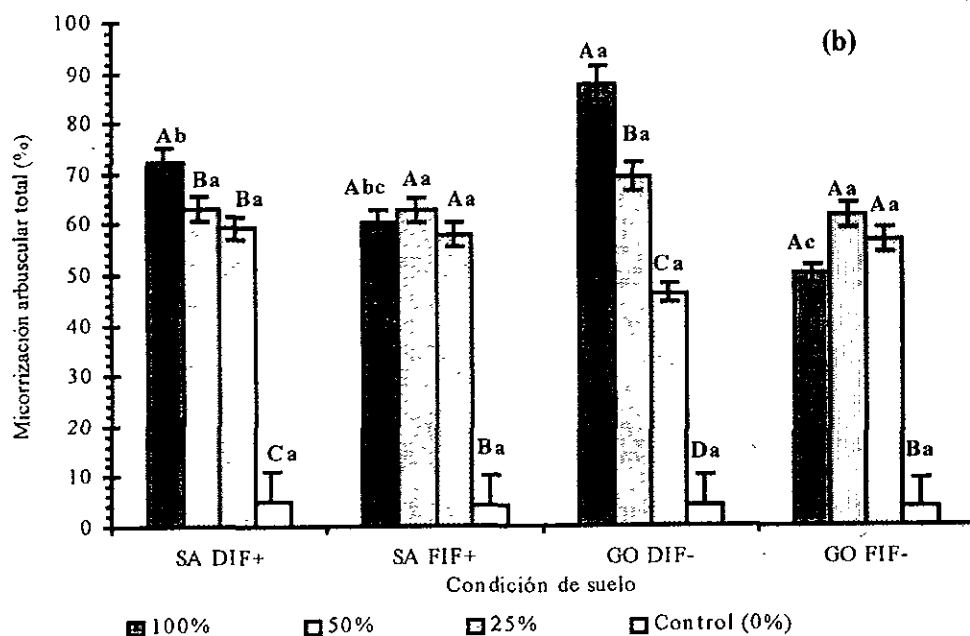
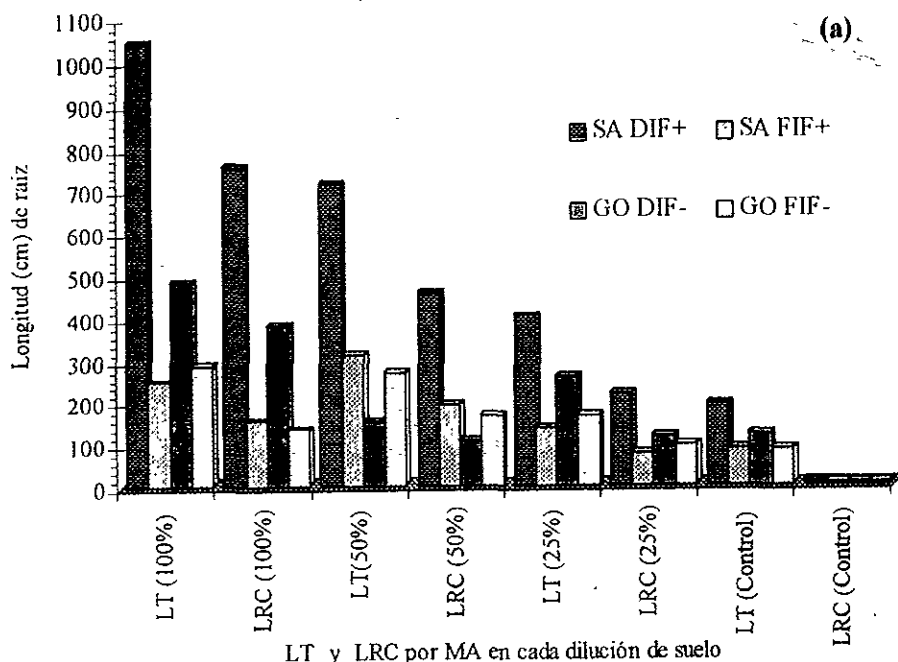
Los resultados de colonización para las plantas en suelos completos señalan como más importante a la condición de suelo DIF de GO, lo que implica por un lado, que en un inóculo no sólo basta la cantidad de HMA sino la diversidad de esporas por géneros, especies, morfoespecies, tipos morfológicos o de la presencia y mayor abundancia de alguna especie o consorcio de especies y por el otro, que la funcionalidad de la isla de fertilidad, para que los HMA del suelo colonicen y contribuyan al bienestar de una planta adquiere una mayor importancia en los agostaderos más perturbados; mientras que esta funcionalidad, que no deja de ser importante, no es tan clara en un sitio menos perturbado, pues en efecto, un agostadero como SA con su cubierta vegetal más conservada, presenta mecanismos más estables como una mayor cantidad de raíces finas y biomasa microbiana favorecida en su actividad por un alto contenido de materia orgánica, carbono y nitrógeno en el suelo, que en conjunto protegen a los nutrimentos y los mantienen disponibles y en un reciclaje continuo para las plantas. En cambio en un agostadero más perturbado, como en GO, las micorrizas con sus hifas y vesículas pueden ser el último recurso para la protección y almacenamiento de nutrimentos en el suelo y para favorecer la fertilidad del agostadero y la sobrevivencia de las plantas.

b) Efecto de la dilución en cada condición suelo, de los agostaderos en estudio, sobre la micorrización arbuscular de banderita

Las tendencias del efecto de la perturbación (modelado por la dilución del suelo, véase en el Cuadro 25 como disminuye significativamente la cantidad de esporas cuando el suelo se diluye) sobre el porcentaje de colonización total y la longitud radical colonizada se observan en las

Gráficas 6a y 6b y en los Cuadros 24 y 25. Estas indican una disminución significativa en todos los tratamientos (condiciones de suelo), en donde la perturbación del suelo DIF de GO tiene un efecto más drástico sobre la colonización MA total y sobre la longitud radical colonizada de banderita, pues esta disminuye, respecto al suelo completo, un 18.6% en suelo diluido al 50% y un 41.6% en suelo a sólo el 25% de su estado actual; mientras que en el suelo DIF de SA disminuye menos drásticamente un 9.3% en suelo al 50% manteniéndose la colonización al disminuir no significativamente un 3.8% respecto a esta dilución y un 13.1% respecto al suelo completo cuando las plantas crecen en un suelo diluido al 25% de su estado actual. En contraste, la micorrización total y la longitud radical colonizada en las plantas de banderita que crecieron en suelo FIF incrementan, en suelo diluido al 50%, un 2.3% para SA y un 11.6% para GO pero, en el suelo más diluido (25%) disminuyen un 4.8% para SA y un 4.9% para GO. La no diferencia entre las condiciones FIF implica que la MA en estas plantas sigue siendo un factor importante ante condiciones de perturbación y, la diferencia detectada en suelo DIF señala que las condiciones más estables, es decir menos perturbadas, tanto entre sitios (SA) como entre condiciones de suelo (DIF de GO) son las más susceptibles y vulnerables ante una perturbación, sobre todo en un sitio que ha sufrido un continuo impacto como el agostadero de GO.

Lo anterior sugiere dos vertientes, por una parte que la isla de fertilidad es un elemento sustancial para producir un inóculo nativo al agostadero que sea capaz de favorecer a una planta como banderita y por la otra, que ante una perturbación el inóculo de la isla de fertilidad es mucho más vulnerable a perder su efectividad, de manera que su capacidad para colonizar y favorecer a una planta podría llegar a ser incluso menor que la de un inóculo de que provenga de los suelos FIF y actualmente perturbados. De esto surgen las siguientes preguntas: ¿hay una respuesta adaptativa de estos endófitos para con las plantas ante un proceso de perturbación o es un caso particular para banderita? si la respuesta se presenta y es positiva ¿que especies de HMA logran esta adaptación o coevolución, que permite que la colonización se mantenga en las plantas ante un efecto de perturbación?, ante esta segunda pregunta hay que señalar que el suelo FIF de ambos agostaderos tiene menos esporas, una menor diversidad y que el género predominante es *Glomus sp.*, lo que sugiere como hipótesis que es este el género endófito más importante, predominante, resistente y por lo tanto adaptado a la perturbación pero, saber entonces ¿cuál es el mecanismo de adaptación? es otro reto para la investigación en la ecología evolutiva de las



Gráfica 6. Efecto de la perturbación del suelo (\pm ES) sobre: la longitud total de la raíz (LT), la longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) (a) y el porcentaje de micorrización arbuscular total (b) de las plantas de *Bouteloua curtipendula* en suelo completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (DIF) y de las áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO). Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple (DHS) Tukey con $P \leq 0.05$.

comunidades vegetales asociadas con los HMA de los agostaderos áridos y semiáridos con distinto grado de perturbación vegetal y edáfica.

Con el efecto negativo que la perturbación genera sobre la colonización micorrícica arbuscular total de banderita en suelo DIF, la presencia de arbusculos aumenta en un promedio no significativo del 5.75% en suelo de SA diluido al 50% y 25% y en suelo de GO al 50% y 25% incrementa un 1.5% en un promedio también no significativo. En contraste, las plantas en suelo FIF de SA disminuyen significativamente conforme a la dilución en un 13% en suelo al 50% y un 17% en suelo al 25%; mientras que en el suelo FIF de GO disminuyen no significativamente un 4% en suelo al 50% e incrementan un 5% en suelo al 25% de su estado actual. Esto indica que los HMA tienden a un mayor intercambio de nutrimentos para con las plantas en el suelo DIF, a pesar de que estas se ven más afectadas en su micorrización por la perturbación; mientras que las plantas en suelo FIF, que mantienen su colonización pese a la perturbación, tienen una simbiosis micorrícica menos efectiva en intercambio de nutrimentos. Si recordamos que en la discusión del efecto que los HMA tenían sobre la morfología y biomasa de banderita, se habló de una "respuesta mutualista desequilibrada", que algunos autores como Champin, 1987 y Smith y Read (1997) proponen como la ruta "más parasitismo que mutualismo", entonces se puede atribuir que la MA en condiciones de perturbación invierte mayor energía en extender sus hifas y obtener nutrimentos, pero dado que los nutrimentos son pocos el intercambio que se lleva a cabo es mucho menor, respecto al que pueden obtener las plantas en un suelo más fértil como el DIF o DIF de SA.

Además se observa que el porcentaje de vesículas (Cuadro 24) ante la perturbación es similar al que presentaron las plantas en suelo completo esto es, no hubo un efecto significativo de la dilución. Por su parte, la MA en plantas crecidas en el suelo DIF, que es el más afectado, tienden a incrementar el número de esporas ante la perturbación, lo que sugiere que el hongo tiene una respuesta no sólo a buscar nutrimentos (hifas, véase el Cuadro 24), a mantenerlos almacenados (vesícula) y a aumentar su intercambio para con la planta, sino que además invierte energía en tratar de recuperar su población (reproducirse) y en asegurar su progenie y diversidad genética para un tiempo posterior que presente las condiciones adecuadas para volver a colonizar una nueva planta. En contraste la MA, en las plantas en suelo FIF, ante la perturbación, mantienen sus reservas de nutrimentos, incrementan significativamente la presencia de hifas en búsqueda de más nutrimentos y colonizan lo más posible a la raíz para explorar más volumen de

suelo, pero no invierten energía para la producción de esporas, lo que implica que las plantas en un suelo FIF perturbado tenderían con el tiempo no sólo a desaparecer sino que ¡aún más grave! podrían estar contribuyendo a eliminar a los HMA que aún existen. En otras palabras, esa "respuesta mutualista desequilibrada" que aparentemente afecta más a la planta, a la larga repercute más gravemente en el endófito, ya su hospedero le obliga a tomar una estrategia forzada y a invertir más energía en mantener a su hospedero y menos en mantener a su población. El comportamiento de la MA puede ser lógico si se considera que de no mantener (nutrir) al último hospedero que tiene en un suelo perturbado, el endófito también se arriesga a mantenerse por mucho tiempo (tal vez infinito) como espora y deteriorarse o a ser depredado cuando ya no haya ninguna planta para colonizar, por ello seguramente elige la opción de reproducirse casi nada y de continuar vivo pese a las condiciones de estrés ecológico-edáfico en las que se encuentre.

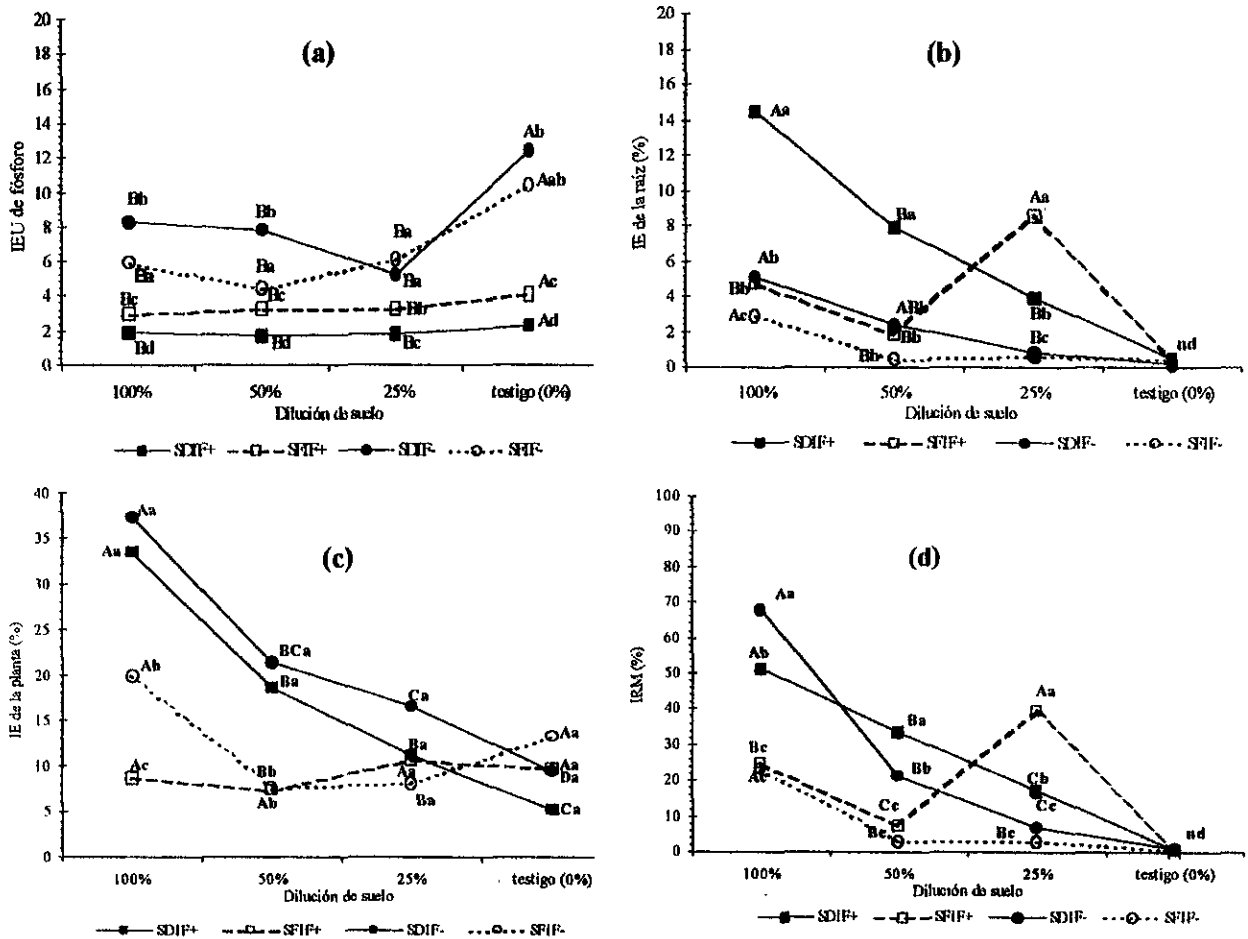
Nutrición fosfatada de las plantas de B. curtispindula crecidas en las diferentes condiciones de suelo (DIF y FIF) de cada agostadero.

a) Nutrición fosfatada de banderita en suelos control y completos.

Las plantas en suelo control con filtrado DIF de SA concentraron y acumularon mayor cantidad de fósforo en parte aérea, que fue significativamente mayor respecto a las plantas control del suelo con filtrado de las otras condiciones; mientras que la acumulación y concentración en parte hipógea no fue significativamente diferente entre plantas control.

La variación detectada para las plantas control en la cantidad de fósforo en parte aérea, es explicada por la diferencia de la concentración de nutrientes solubles, que incluso fue cualitativa al momento de aplicar el filtrado. Sin embargo, el hecho de que la diferencia se refleje en la parte aérea y no en la raíz implica que posiblemente una microbiota distinta a los HMA tiene un papel importante en incrementar la absorción de nutrientes, ya que los altos valores de acumulación no se corresponden con ninguno de los índices de eficiencia. En cambio las plantas control con filtrado DIF y FIF de SA se favorecen en la acumulación y concentración de fósforo en parte aérea, en comparación con las plantas DIF y FIF de GO, quienes no presentaron diferencias significativas en contenido de fósforo para sus partes aérea e hipógea. Por otro lado, el efecto de los HMA en los controles se podría considerar nulo, pues hay que recordar que estas

plantas respondieron de manera similar tanto en el IRM como en colonización total (Cuadro 26). Nótese que la planta sin asociarse con las micorrizas arbusculares, incrementa su eficiencia conforme disminuye la cantidad de fósforo soluble en el filtrado, lo que se corresponde con la eficiencia de uso de fósforo.



Gráfica 7. Índice de eficiencia de uso de fósforo (%IEU P) (a), eficiencia de la raíz (IER) (b), eficiencia de la planta (%IE) (c) e índice respuesta a la micorrización (%IRM) (d) de plantas de *Bouteloua curtipendula* crecidas en suelos completos (100%) y diluidos (50% y 25%) provenientes de las islas de fertilidad de mezquite (SDF) y de áreas fuera abiertas (SFIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA con + con vegetación arbustivas menos perturbada) y González-Ortega (GO con - vegetación más perturbada). Letras (minúsculas) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las mayúsculas las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

Ante la tendencia anterior, cabe señalar que las plantas control presentaron los valores de mayor eficiencia en el uso de fósforo. Estos fueron significativamente más altos para las plantas con filtrado del suelo GO (Cuadro 26). De esta manera, la eficiencia de la raíz de estas plantas

fue mayor para el suelo DIF de SA y FIF de GO, condiciones que parecen ser el límite de un suelo fértil y uno menos fértil. La eficiencia total de las plantas se incrementa de la condición DIF de SA hasta la condición FIF de GO pasando por las condiciones intermedias DIF de GO y FIF de SA (Cuadro 23 y 26). La tendencia de los índices de eficiencia de las plantas control se observan en las Gráficas 7a, 7b y 7c.

Variable de respuesta	Sitio y condición de suelo	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
Concentración de fósforo en parte aérea (mg/g. tejido)	SA DIF+	0.53 B (a)	0.62 A (a)	0.56 AB (a)	0.45 C (a)
	SA FIF+	0.34 A (b)	0.28 B (b)	0.29 B (b)	0.20 C (b)
	GO DIF-	0.11 B (d)	0.13 A (c)	0.16 A (c)	0.07 B (c)
	GO FIF-	0.15 A (c)	0.17 A (c)	0.14 B (c)	0.07 B (c)
Concentración de fósforo en raíz (mg/g. tejido)	SA DIF+	0.08 A (b)	0.05 B (b)	0.07 B (b)	0.04 C (a)
	SA FIF+	0.07 A (b)	0.05 A (b)	0.06 A (b)	0.05 A (a)
	GO DIF-	0.12 A (a)	0.07 B (b)	0.07 B (b)	0.04 C (a)
	GO FIF-	0.15 A (a)	0.17 A (a)	0.14 A (a)	0.07 B (a)
Acumulación de fósforo en parte aérea (g/planta)	SA DIF+	7.46 A (a)	6.03 A (a)	3.06 B (a)	0.72 C (a)
	SA FIF+	0.65 A (b)	0.33 B (b)	0.88 A (b)	0.13 B (b)
	GO DIF-	0.55 A (b)	0.26 B (b)	0.16 B (b)	0.04 C (b)
	GO FIF-	0.27 A (b)	0.15 B (b)	0.13 B (b)	0.06 C (b)
Acumulación de fósforo en raíz (g/planta)	SA DIF+	0.08 A (a)	0.05 A (a)	0.02 B (a)	0.01 B (a)
	SA FIF+	0.02 A (b)	0.02 A (a)	0.01 A (a)	0.01 A (a)
	GO DIF-	0.05 A (b)	0.02 B (a)	0.02 B (a)	0.007 C (a)
	GO FIF-	0.04 A (b)	0.05 A (a)	0.03 A (a)	0.01 A (a)
IEU de P (%)	SA DIF+	1.84 B (d)	1.65 B (d)	1.73 B (c)	2.24 A (d)
	SA FIF+	2.93 B (c)	3.21 B (c)	3.24 B (b)	4.16 A (c)
	GO DIF-	8.29 B (a)	7.78 B (a)	5.19 B (a)	12.41 A (ab)
	GO FIF-	5.89 B (b)	4.43 B (b)	6.10 B (a)	10.38 A (a)

Cuadro 26. Contenido de fósforo en tejido vegetal e índice de eficiencia de uso de fósforo (IEU de P) de *Bouteloua curtipendula* por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + = Sitio menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad). La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA. Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se usó la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

Las plantas en suelo completo, a pesar de que los valores del Cuadro 26 parecen indicar una mayor concentración y acumulación de fósforo en la parte aérea de plantas crecidas en suelo de SA; al calcular el incremento en la concentración y/o acumulación de este nutriente, por

planta respecto al control, se observan tendencias contrarias en la ganancia de fósforo, tanto en tejido vegetal (concentración) como en la biomasa seca por planta (acumulación), sobre las que finalmente se realizó esta discusión dado que tales tendencias en el incremento restan el posible efecto de los controles.

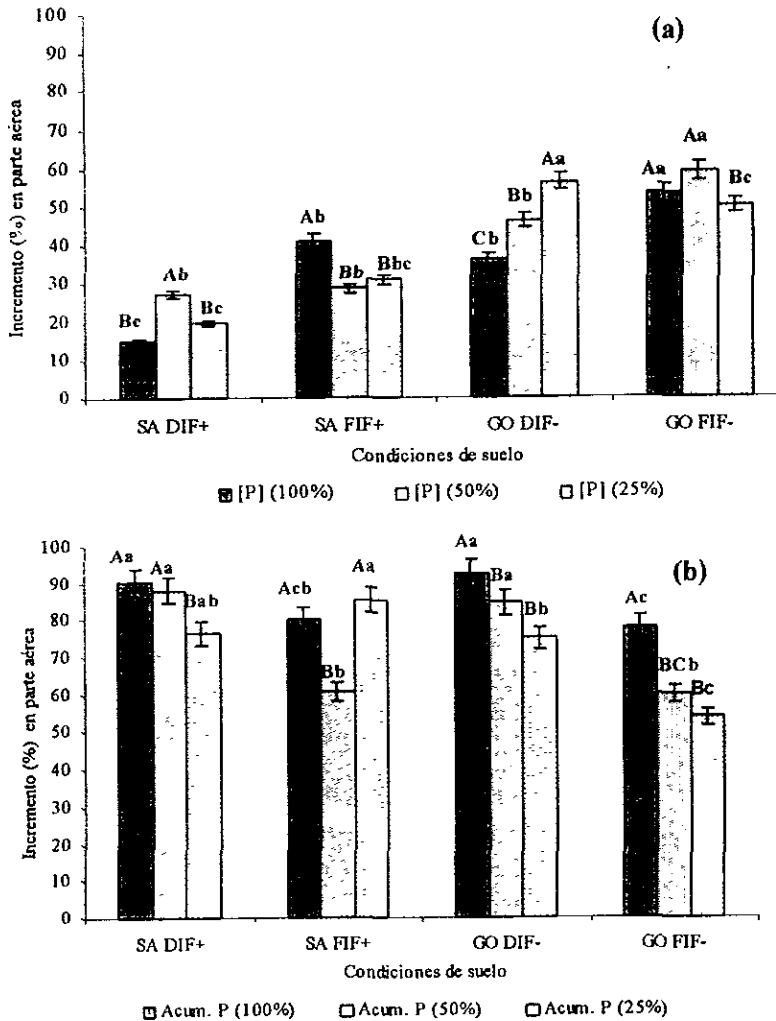
En el suelo completo banderita, incrementa su concentración de fósforo en la parte aérea cuando crece en suelo FIF y la disminuye cuando crece en el suelo DIF, en un 26.1% en suelo de SA y un 16.9% en suelo de GO. Las plantas con la mayor concentración son las del suelo FIF de GO (53.3%) seguidas por el suelo FIF de SA (41.2%) (Gráfica 8a). En la acumulación de fósforo en la parte aérea por planta, los resultados indican una tendencia contraria, que señala un efecto de dilución del nutrimento, por lo que las plantas en suelo DIF acumularon la mayor cantidad respecto a las del suelo FIF. Sin embargo, cuando banderita creció en suelo FIF de SA disminuye no significativamente un 10.4% respecto a las del suelo DIF que presentaron una ganancia de acumulación del 90.4%; por su parte las plantas en suelo FIF de GO presentaron una disminución no significativa en ganancia de acumulación de fósforo en un 14.9% (Gráfica 8b).

La concentración de fósforo en la raíz de banderita, tiene una tendencia contraria a la concentración en parte aérea (Gráfica 9a), ya que cuando las plantas crecieron en suelo DIF ganaron la mayor concentración de fósforo, respecto a las plantas crecidas en suelo FIF. Las plantas en suelo DIF de SA tuvieron una ganancia del 50% que superó significativamente en un 21.4% a las plantas en suelo FIF de este agostadero; mientras que las plantas en suelo DIF de GO con una ganancia del 66.7% superaron a las de la condición FIF con un significativo 13.7%.

La acumulación de fósforo en raíz tuvo la misma tendencia que la concentración (Gráfica 9b), en la cual las plantas en suelo DIF de SA con un incremento en acumulación (respecto al control) del 87.5% superan a las plantas FIF del mismo agostadero con un significativo 37.5%; mientras que las plantas de la condición DIF del suelo de GO con una ganancia del 86% superaron con un significativo 11% a las plantas de la condición de suelo FIF proveniente de este agostadero.

Las tendencias en la concentración de fósforo para banderita en suelo completo, indican que las plantas más micorrizadas, de mayor tamaño y ganancia de biomasa seca total, concentran más fósforo en la raíz y menos en la parte aérea, esta tendencia se comparte para las plantas en suelo de ambos agostaderos pero, las plantas en el agostadero más perturbado (GO) concentra

aún más fósforo en su raíz y en la parte aérea respecto a las plantas en suelo de SA, esta mayor concentración se corresponde con una mayor presencia de arbusculos, vesículas e hifas en la raíz.



Gráfica 8. Efecto de la perturbación del suelo sobre el incremento (%) respecto al control, \pm ES) de la concentración [P] (a) y la acumulación (Acum P) (b) de fósforo en la parte aérea de *Bouteloua curtipendula* con distinto grado de colonización micorrícica arbuscular. Las plantas crecieron en suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO). Letras (minúsculas) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las mayúsculas las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

Esto sugiere que la micorriza arbuscular (MA), en plantas crecidas en suelo DIF y FIF de GO, tiene una mayor actividad en la captación de fósforo y en la producción de biomasa seca. Esta mayor eficiencia de la MA, de acuerdo con: Amijee, *et al.* (1993) Smith y Read (1997),

Frias-Hernández (1998), Dickson, *et al.* (1999) y Facelli, *et al.* (1999) se debe a que la planta esta sometida a un mayor estrés por fósforo cuando el suelo o la vegetación se ha sometido a un alto grado de perturbación, como sucede con GO (véase la primera parte de los resultados de esta misma tesis).

La acumulación de fósforo en banderita, tanto de parte aérea como de la parte hipógea, cuando las plantas crecen en suelo completo, la ganancia de este nutrimento es similar para las de suelo DIF y para las que crecen en suelo FIF esto es, los resultados se pueden agrupar en dos: (1) plantas en suelo DIF de SA y en suelo DIF de GO y (2) plantas en suelo FIF de SA y FIF de GO (Gráfica 8b y 9b), pese a que un suelo sea más fértil que otro. En este sentido, el trabajo demuestra que cuando banderita se asocia con los HMA bajo condiciones de perturbación, la simbiosis se convierte en un complemento importante en su nutrición con fósforo. La explicación a esto, se puede encontrar al contrastar estos resultados con el índice de eficiencia de banderita (Cuadro 23) y con el índice de eficiencia de uso de fósforo (Cuadro 26); en donde se observa que la planta es más eficiente en cualquiera de la dos condiciones de suelo de GO, lo que sugiere que la MA en banderita y otras plantas contribuye de alguna manera a complementar la eficiencia interna (fisiológica específica y/o genotípica) de la plantas como lo propone Montaña, *et al.* (*enviado a Terra*) al comparar la micorrización de plantas de maíz con una eficiencia genotípica diferente. Ante esto hay que recordar que banderita presenta un metabolismo C4 y por lo tanto preguntarse ¿qué pasaría con los zacates u otras plantas que presente un metabolismo C3?, ¿cuáles serian las tendencias y su comportamiento a la micorrización y a la perturbación?, contestar estas preguntas es importante, ya que banderita por el metabolismo que tiene no recurre de manera natural a la condición de suelo DIF, mientras que los zacates con metabolismo C3 sí lo hacen, lo que implica hasta el momento proponer a banderita asociada a los HMA del suelo DIF de GO como una especie capaz de establecerse en suelo FIF de este agostadero pero, a su vez señala otras preguntas como: ¿qué especies y con que metabolismo al entrar en simbiosis con los HMA responden de mejor manera a los HMA de los suelos DIF?, ¿cuál es más resistente a la perturbación? y ¿cuál respondería mejor a establecerse en condiciones abiertas?

La posibilidad de alguna especificidad entre los HMA asociados a especies C3 o C4, puede ser posible ya que estos endófitos tienen una respuesta diferente en el metabolismo del

carbono que recibe de su hospedero. Esta posibilidad fue discutida con B. Bago^{*} (2000 comun pers.) quien sugiere explorar, de acuerdo a este trabajo y con Montaña *et al.* (*enviado a Terra*), la posible relación mono-específica entre plantas con distinto metabolismo y los HMA. Las implicaciones de esta opción en la rehabilitación y manejo de las comunidades vegetales de los ecosistemas están sumamente ligadas a la captura, ciclaje del carbono como fuente energética para otros grupos microbianos y plantas y con la estabilidad del ecosistema.

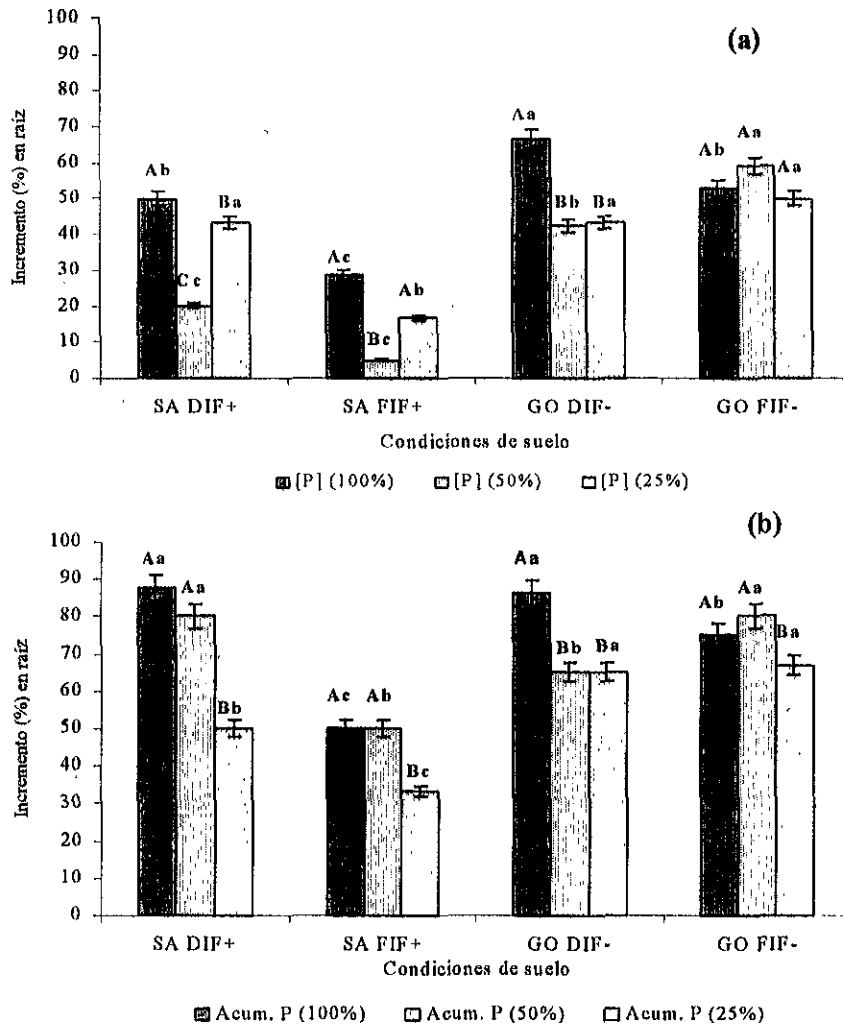
b) Efecto de la dilución del suelo sobre la nutrición fosfatada de banderita

La concentración de fósforo ganada en la parte aérea (Gráfica 8a) de banderita, cuando creció en suelo DIF de SA diluido al 50%, aumentó un 11.5% y disminuyó respecto a esta dilución un 7.8%, manteniéndose superior (4.5%) a la que presentaron las plantas del suelo completo, cuando crecieron en el suelo más diluido. La concentración de fósforo, en las plantas del suelo FIF de SA al 50%, disminuye en un 13.6% ($P \leq 0.05$) e incrementa un 2.4% (N.S. $P \geq 0.05$) en el suelo al 25%. Este patrón indica que banderita en el suelo de SA, con un porcentaje similar de micorrización arbuscular, al asociarse con los HMA, se ve favorecida en el incremento de la concentración de fósforo cuando crece en suelo DIF diluido al 50%, es decir, la simbiosis que establece con estos endófitos ayuda a la planta a obtener fósforo cuando el suelo asociado al mezquite se perturba pero, en contraste, cuando banderita crece en suelo FIF de SA se favorece poco ya que tiende a disminuir ante la perturbación, lo que sugiere que la simbiosis en la obtención de fósforo es menos funcional, resultado que se corresponde con una disminución en la cantidad de arbusculos (Cuadro 24).

El comportamiento de la concentración de fósforo en la parte hipógea de banderita en el suelo DIF de SA es un patrón contrario, esto es cuando aumenta la concentración en parte aérea disminuye en la raíz, ocurriendo el mismo patrón para las plantas en suelo FIF del mismo agostadero pero con una concentración significativamente menor. Este patrón se corresponde con un incremento en la cantidad de vesículas de MA en la raíz y una reducción en la presencia de arbusculos cuando la perturbación aumenta. Esto explica que cuando hay pérdida de nutrientes en un suelo perturbado, como en la condición FIF, el endófito tiende a aumentar sus reservas de

^{*} Berta Bago. (sept. 2000) Estación Experimental de Zaidin-Granada España, Reunión Iberoamericana y III Simposium Nacional sobre Simbiosis Micorrízica. Guanajuato, México.

fósforo que posteriormente intercambiará con su hospedero disminuyendo la intensidad de intercambio, en otras palabras la MA nivela o regula el intercambio de nutrientes.



Gráfica 9. Efecto de la perturbación del suelo sobre el incremento (%) respecto al control, \pm ES) de la concentración [P] (a) y la acumulación (Acum. P) (b) de fósforo en la raíz de *Bouteloua curtipendula* con distinto grado de colonización micorrícica arbuscular. Las plantas crecieron en suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de áreas abiertas (FIF) de los agostaderos de Santiago de Anaya (SA) y González-Ortega (GO). Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple de Bonferroni con $P \leq 0.05$.

Las plantas en suelo DIF de GO aumentan significativamente su concentración de fósforo en parte aérea un 9.8% en suelo al 50% y un 19.9% en suelo al 25%; disminuyéndola en la raíz un 24.4% en suelo al 50% y un 23.7% en suelo al 25% con forme la dilución es mayor y respecto

a las plantas en suelo completo (Gráfica 8a). En contraste las plantas en suelo FIF de GO aumentan la concentración de este nutrimento, tanto en parte aérea como hipógea un 5.5% y un 50% respectivamente cuando crecen en suelo diluido al 50%, disminuyéndola en suelo al 25% en parte aérea un 8% y en parte hipógea un 9% respecto a la que crecen en suelo al 50%. Las tendencias en concentración de fósforo para las plantas en las condiciones del suelo de GO, reiteran por un lado el importante papel de juegan las MA's para aumentar el fósforo en tejido vegetal cuando la perturbación del suelo incrementa y por el otro, la mayor efectividad y eficiencia de la MA del suelo DIF de GO ante un incremento en las condiciones de perturbación.

La acumulación de fósforo en banderita en suelo DIF de SA y DIF de GO marca una tendencia a disminuir, tanto en parte aérea como en parte hipógea, a medida que el suelo se diluye. La disminución es más drástica para las plantas en el suelo DIF de GO.

La ganancia de fósforo acumulado en la parte aérea (Gráfica 8b) disminuye un no significativo 2.3% para las plantas en suelo DIF de SA diluido al 50% y cuando se diluye hasta el 25% disminuye un 13.9%, esto con respecto a las plantas en suelo completo. Las plantas en suelo DIF de GO diluido al 50% disminuyen significativamente, respecto a las plantas en suelo completo, un 8.1% y en suelo al 25% un 17.7%. La acumulación de fósforo en la parte hipógea (Gráfica 9b) de las plantas en suelo DIF de SA disminuye un 7% y no se afecta en el suelo diluido al 50%, pero cuando crecen en el diluido al 25% si ocurre una reducción importante del 37.5%; mientras que cuando banderita crecen en la condición FIF de SA disminuye su ganancia en acumulación de fósforo respecto al control en un 21% ($P \leq 0.05$ Tukey) que después se mantiene para las plantas en la dilución al 25% de la condición edáfica actual.

Las plantas en suelo FIF de SA acumularon la menor cantidad de fósforo en la raíz, la cual sólo disminuyó un significativo 16.7%, respecto al suelo completo y al diluido al 50%, cuando el suelo se diluye hasta el 25%. En contraste las raíces de las plantas en suelo FIF de GO acumulan más fósforo y cuando el suelo se diluye al 50% incrementa con un 5% no significativo para después disminuir con un significativo 12.5% al crecer en el suelo al 25%. El fósforo acumulado en parte aérea de banderita disminuye cuando el suelo FIF se diluye al 50%; de manera que las plantas en suelo de SA con esta dilución acumulan un 19.4% y las que crecen en suelo de GO un 17.8% menos fósforo. Sin embargo, el comportamiento se invierte cuando las plantas crecen en suelo FIF diluido al 25%, ya que en el suelo de SA estas incrementan la acumulación de fósforo un significativo 24.7% hasta alcanzar una acumulación incluso similar a

la de banderita en suelo FIF completo; por su parte las plantas en suelo GO disminuyen su acumulación un 17.8% respecto a la plantas en suelo completo y un 23.9% respecto a las que crecieron en suelo diluido al 25% de su condición actual.

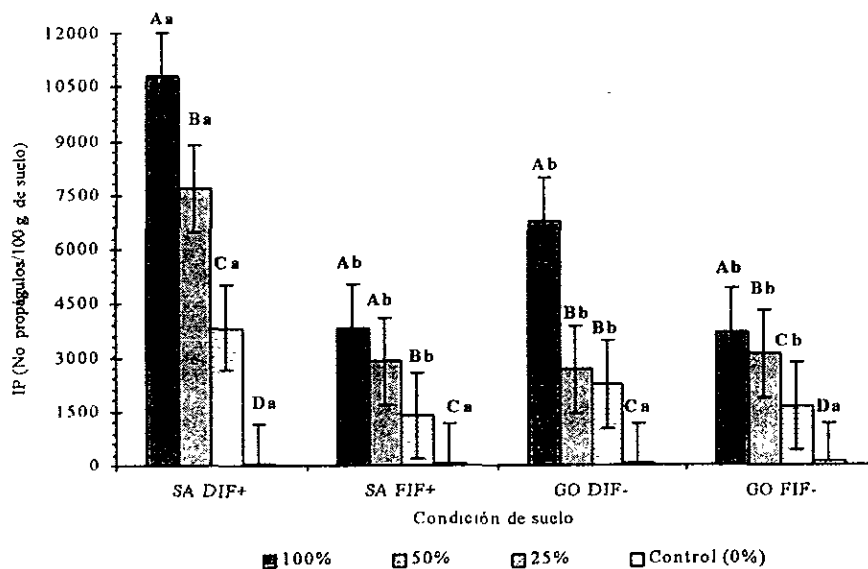
Los resultados sugieren que un efecto negativo de la perturbación sobre el suelo y los HMA obliga una simbiosis, entre los endófitos del suelo y banderita, que juega un papel mucho más importante conforme incrementa la perturbación. En este sentido, la efectividad del hongo en la captura de nutrimentos es mayor en las condiciones DIF y FIF del agostadero GO o sea el más perturbado. Sin embargo, se detectó un efecto de dilución de fósforo en la planta, este se debió a que cuando banderita crece en condiciones de menor perturbación y mayor fertilidad, como el suelo de SA y se asocia con los HMA la planta cuenta con mayores recursos que le permiten incrementar su cantidad de biomasa seca total la cual al multiplicarse por la concentración de fósforo la respuesta se invierte, esto es no necesariamente toda la respuesta en incremento de biomasa se debió a la MA, sino también a una mayor disponibilidad de nutrimentos.

Por su parte las plantas en el suelo del agostadero más perturbado, concentraron y acumularon más fósforo al asociarse con los HMA, que implica que las plantas usan más eficientemente el nutrimento (véase Cuadro 23) para la producción de biomasa seca total al incrementar la perturbación del suelo. En otras palabras, la eficiencia de la planta en la captación de fósforo, bajo condiciones de perturbación (baja disponibilidad de fósforo y poca cantidad de materia orgánica) se complementa e incrementa cuando esta se asocia a los HMA.

Potencial del inóculo de HMA de los suelos DIF y FIF de los agostaderos en estudio, evaluado mediante la especie sensora: B. curtispindula.

El suelo control tuvo un potencial de inóculo (IP) bajo, que no difirió a pesar del filtrado, lo que se reflejó en banderita con una micorrización total similar. En esta perspectiva, el IP de los suelos control es la última variable que aparta el posible efecto de la MA sobre las variaciones detectadas para las demás variables de las plantas control, lo que ratifica y señala una vez más como los responsables de esa variación a los diferentes niveles de nutrimentos solubles y a los grupos microbianos funcionales por condición de suelo. De manera que, este parámetro es uno de los más fuertes que sugiere la exploración del efecto de otros grupos microbianos asociados al suelo DIF ó FIF sobre banderita, ya que con ello se genera una posibilidad para la elaboración de

inóculos múltigrupo microbiano funcional que tenga un efecto favorable sobre plantas como banderita con el fin de favorecer su respuesta a condiciones de perturbación. Al respecto algunos autores ya han mencionado la factibilidad de que otra microbiota interactue con los HMA positivamente y de que favorezca el crecimiento y desarrollo de las plantas ante condiciones de estrés ecológico-edáfico (Roldan-Fajardo, 1994; Frías-Hernández, 1998; Fillion, *et al*, 1999, Sánchez-Colín, (1999) comun. pers.; Varela, (2000) comun. pers.; García-Oliva, (2000) comun. pers.).



Gráfica 10. Efecto de la perturbación sobre el Potencial de inóculo (IP = No. de propágulos por 100g de suelo, \pm ES) de los HMA del suelo de la isla de fertilidad de mezquite (DIF) y de las áreas abiertas (FIF) de los agostaderos Santiago de Anaya (SA + cobertura vegetal menos perturbada) y González-Ortega (GO – cobertura vegetal más perturbada). Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se utilizó la prueba de comparación múltiple Tukey con $P \leq 0.05$.

a) Potencial de inóculo de los HMA en suelos completos

El cuadro 27 presenta los resultados de la evaluación del potencial de inóculo para cada una de las condiciones de suelo (DIF y FIF) por agostadero. Estos indican que el suelo DIF por agostadero tiene el potencial de inóculo (IP) más alto, de ellos DIF de SA es 1.6 veces el potencial de DIF de GO, lo que implica una drástica reducción en el potencial que se le atribuye al efecto de perturbación mayor que presenta el agostadero de GO. Cuando se comparan las condiciones FIF de SA con FIF de GO se obtuvo que el agostadero más perturbado reduce su

potencial en 156.6 propágulos por cada 100g de suelo seco, lo que sugiere que dado que esta reducción no es diferente ($P = 0.05$, Tukey) el suelo FIF ya perturbado es menos vulnerable a reducir su potencial, tal vez haya algún proceso de resistencia por parte de los endófitos; mientras que los HMA del suelo DIF ante un efecto de perturbación es mucho más vulnerable a reducir su potencial.

Al comparar la reducción de IP entre el suelo DIF y FIF de los agostaderos por separado, se deduce que DIF de SA tiene un potencial que es 64.3% superior al FIF; en contraste el suelo DIF de GO supera al FIF en un 54.6%, lo que ratifica lo encontrado por Frías-Hernández (1998) a coincidir con él en que el mezquite juega un papel importante para conservar el potencial de los HMA en cualquier agostadero, pero sobre todo en los más perturbados. Sin embargo, el método que se empleó en este caso (Liu y Luo, 1994) y el del Número Más Probable (Alexander, 1965) que han empleado otros autores (Schwab y Reeves, 1981; Frías-Hernández, 1998, entre otros) no consideran, para los inóculos multiespecíficos, que una potencialidad cuantitativamente alta, sesgada por la gran cantidad de esporas totales y/o viables, no necesariamente se refleja sobre un efecto positivo para la planta sino que la potencialidad depende también de la diversidad de géneros y especies de HMA en cada suelo u inóculo, como lo sugiere este trabajo. Bajo esta perspectiva, los métodos hasta ahora empleados son efectivos para evaluar la potencialidad de cepas específicas ó multiespecíficas de HMA como inóculos bien identificados, pero no existe ningún método para la evaluación real del potencial de inóculo de los HMA en suelo natural.

b) Efecto de la dilución sobre el potencial de inóculo de los HMA de cada condición de suelo

El IP de cada condición de suelo se afectó conforme el suelo completo se diluyó, esto indica que a medida que ambos agostaderos se sometan a un efecto de perturbación de la vegetación y suelo, los endófitos reducirían su potencial de inóculo cuantitativo. Los efectos de la dilución sobre el IP (Gráfica 10) señalan como más grave un efecto de perturbación en la condición de suelo DIF de SA ya que el IP disminuye drásticamente a medida que el suelo se diluye, esta reducción, respecto al suelo completo, fue del 28.9% cuando el suelo se diluye al 50% y del 64.4% en suelo diluido al 25%. En contraste el suelo DIF de GO reduce su potencial de inóculo también significativamente en un 60.5% cuando el suelo se diluye al 50% pero el potencial del inóculo se estabiliza cuando el suelo se diluye hasta el 25% reduciéndose un 66.9% respecto al suelo completo y sólo un 6.3% no significativo respecto al suelo diluido al 50% (Cuadro 27).

Los suelos FIF reducen su potencial de inóculo de forma entre ellos y respecto a las condiciones DIF por el efecto de dilución. Sin embargo, los HMA del suelo completo FIF al someterse a un efecto de perturbación tiende a disminuir el su potencial más lentamente pero, con una tendencia de desaparecer por completo, ya que la reducción del IP de esta condición en suelo en el agostadero de SA, respecto al del suelo completo, fue del 25.1% en suelo al 50% y del 64.1% en suelo al 25%. Una tendencia similar presentó el suelo FIF de GO el cual al diluirse al 50% reduce su IP un 16.4% y al diluirse hasta el 25% de su estado actual un 44.4%, más nótese que la reducción en suelo FIF de GO es un poco más lenta ante condiciones de perturbación.

Variables de respuesta	Sitio y condición de suelo	Dilución de suelo (%)			
		100	50	25	Control 0
IP (No. de propágulos/ 100 g de suelo)	SA DIF+	10782.1 A (a)	7666.7 B (a)	3834.3 C (a)	64.5 D (a)
	SA FIF+	3834.8 A (b)	2870.7 A (b)	1378.7 B (b)	63.9 C (a)
	GO DIF-	6743.7 A (b)	2663.5 B (b)	2235.5 B (b)	49.7 C (a)
	GO FIF-	3678.2 A (b)	3075.9 B (b)	1633.2 C (b)	71.0 D (a)

Cuadro 27. Potencial de inóculo de los HMA promedio por agostadero (SA= Santiago de Anaya, + Sitio = menos perturbado y GO = González-Ortega, - Sitio más perturbado) y condición de suelo (DIF = Dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF= fuera de la isla de fertilidad), evaluado mediante *Bouteloua curtipendula*. La dilución de suelo implica diferentes especies y densidades de esporas de HMA Letras (**minúsculas**) diferentes indican diferencias significativas entre condiciones de suelo, mientras que las **mayúsculas** las indican entre diluciones de una misma condición, para ello se uso la prueba de comparación múltiple Tukey (DHS) con $P \leq 0.05$.

En otros estudios ya se señaló un efecto significativo en la disminución del IP de los HMA y en la longitud radical colonizada por MA en las plantas (Schwab y Reeves, 1981; Liu y Luo, 1994; Frías-Hernández, 1998). De igual forma algunos estudios indican que el IP de los HMA y de otros grupos microbianos se ve afectado por factores topográficos y por el grado de perturbación de la vegetación (Jasper, *et al.*, 1991; Carrillo-García, *et al.*, 1999 y 2000, García-Oliva, *cumun. pers.*). Al respecto hay que recordar que en el primer apartado de los resultados se indicó que el agostadero SA era un sitio más conservado, respecto al de GO, posiblemente por su posición en el relieve y sus características topográficas, lo que explica que los HMA posean un mayor potencial como inóculo indicado por dos situaciones: (1) la influencia de posición topográfica en la dinámica de los nutrimentos en relación a los HMA, lo cual no se ha probado en este caso y (2) que el suelo de SA posee una cubierta vegetal en mejor estado, que dada su

posición topográfica, retiene una mayor cantidad de nutrientes disponibles para las plantas, por lo que los endófitos de este sitio invierte una mayor cantidad de energía en incrementar el número de propágulos (vesículas en raíz, hifas, esporas, fragmentos de raíces colonizadas) y menor energía en nutrir a las plantas, lo cual no implica que no sean importantes o que actúen como parásitos, sino que estos al tener una mayor cantidad de nutrientes edáficos disponibles son menos eficientes o complementan sólo ligeramente la eficiencia natural de las plantas. En contraste, un agostadero como GO, con una perturbación mayor dada su posición topográfica, el HMA posiblemente invierte más energía en nutrir e incrementar la eficiencia de las plantas ante una baja dinámica y disponibilidad de nutrientes y agua y mucho menos energía en incrementar su potencial como un inóculo efectivo para colonizar una nueva raíz. En otras palabras, la estrategia del hongo sería mantener vivo y nutrir a su hospedero y gastar menor energía en buscar nuevos hospederos, los cuales podrían ser muy escasos como sucede en condiciones naturales en GO.

Es necesario indicar que el potencial de los HMA en un suelo completo natural de diferente procedencia esta influenciado y determinado por sus características de fertilidad del suelo, origen e historia evolutiva y biogeográfica de las plantas, de la topografía y de los propios HMA. En este sentido, algunos trabajos indican que hay diferentes tipos de inóculos específicos de HMA que tienen un efecto significativo sobre el crecimiento de las plantas, por lo que su potencial biológico es diferente. Para el caso de los inóculos multiespecíficos, como el suelo usado en este trabajo, el potencial biológico de cada inóculo de HMA en cada condición de suelo también fue diferente cuantitativamente pero, al considerar la diferente diversidad de endófitos en cada inóculo, el trabajo sugiere que el factor diversidad es determinante para que la MA refleje su potencial biológico y ecológico sobre la planta con efecto importante y favorable en su desarrollo y establecimiento, sobre todo ante condiciones de perturbación extrema. Además de que un inóculo multiespecífico y natural que provenga de las islas de fertilidad de mezquite es mucho más efectivo para las plantas (en este caso C4) aunque su potencial biológico en términos cuantitativos aparentemente sea menor.

Relación entre algunas variables de respuesta de B. curtispindula a las diferentes condiciones (DIF y FIF) de suelo de los agostaderos.

La relación entre las variables más importantes de respuesta de banderita a las diferentes condiciones de suelo respecto a la LRC por MA y al IP se presentan en Cuadro 28. Las variables fueron analizadas mediante modelos de regresión múltiple, los cuales incluyen a los suelos completos con sus diluciones y describen ecuaciones con un nivel de significancia de $P \leq 0.01$ y un coeficiente de correlación y determinación (r) *Pearson*. Las ecuaciones y sus coeficientes permiten predecir la respuesta de banderita a la micorrización y al IP ante un efecto de perturbación del suelo y de su potencial de inóculo real de HMA. Los datos de cada ecuación indican un efecto significativo de la dilución del suelo (perturbación simulada) sobre los HMA, el potencial de cada suelo y sobre la respuesta en la ganancia de biomasa seca total (BST), la respuesta a la micorrización (IRM) y la acumulación y concentración total de fósforo.

Los resultados (Cuadro 28) indican una mayor correlación entre la biomasa seca total y la LRC por MA de banderita cuando las plantas crecen en suelo DIF de ambos agostaderos, esta correlación supera a la que presentaron las plantas en suelo FIF. Del análisis de regresión cabe destacar una mayor dependencia de la longitud radical colonizada por MA al número de esporas cuando banderita creció en suelo DIF de GO seguida de manera descendente por las plantas en suelo FIF de GO. Sin embargo, hay que recordar que estas condiciones de suelo contenían las más bajas densidades de esporas, lo que sugiere que la eficiencia de las esporas de HMA para colonizar la raíz no depende de la cantidad sino de la diversidad, ya que estas condiciones de suelo tuvieron la mayor diversidad de morfo-especies y de tipo morfológicos de esporas. Esta sugerencia reitera y fortalece dos ideas ya discutidas anteriormente: (1) que no basta con muchos propágulos para decir que un suelo es un buen inóculo de HMA, sino que además, se debe considerar la diversidad de géneros y especies implicada y (2) que la diversidad de esporas y la cantidad son sinónimo de un suelo que puede actuar como inóculo de calidad sí y sólo sí este desempeña un papel favorable para la planta ante condiciones de perturbación.

La Gráfica 11c indica que en el suelo de cada agostadero mientras mayor sea el número de propágulos de HMA mayor será la LRC por MA. Se observa también, que el agostadero más perturbado (GO), a pesar de tener menor número de propágulos, su colonización es mayor, -

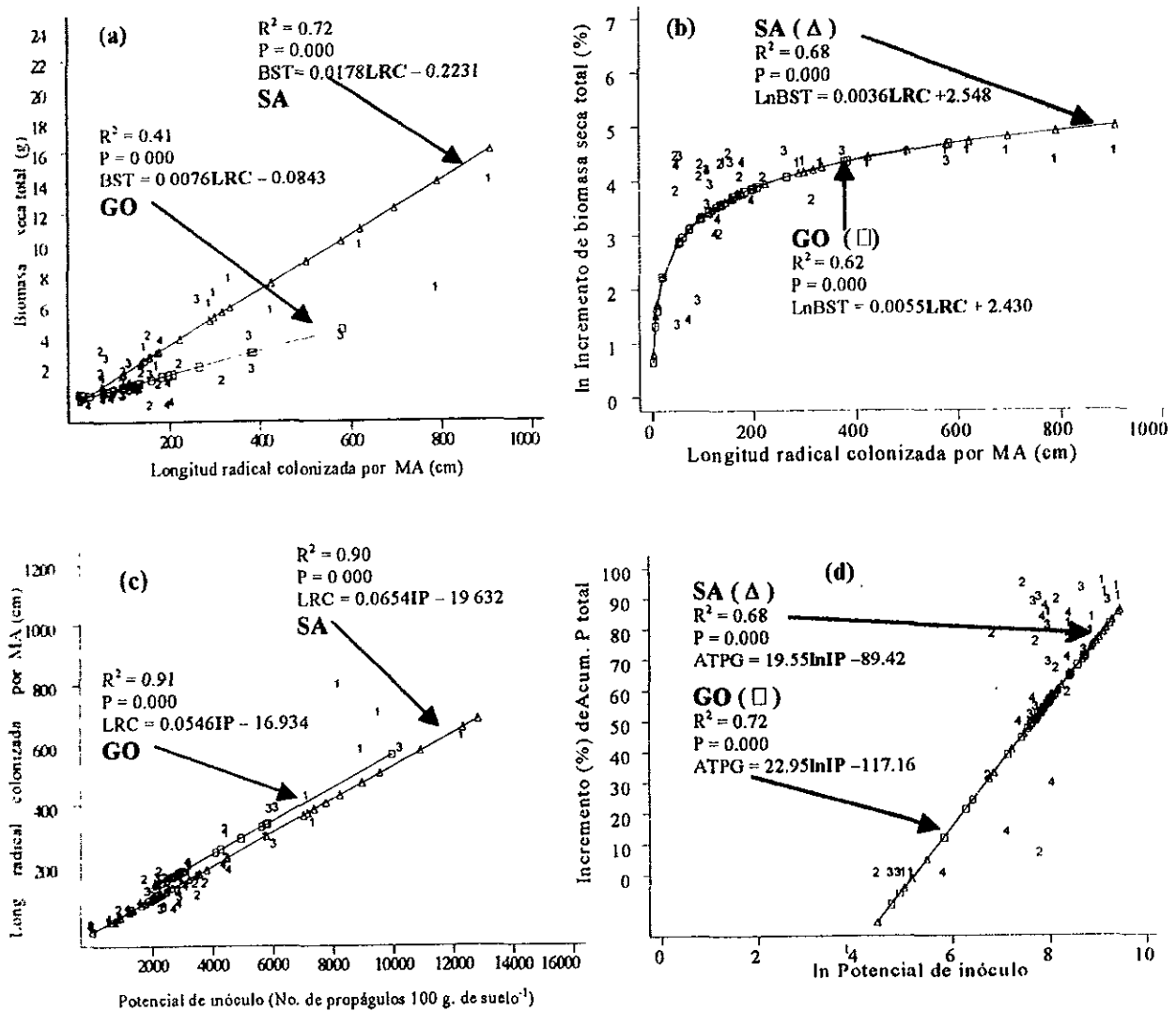
Parámetro	Santiago de Anaya (SA)				González-Ortega (GO)			
	DIF+		FIF+		DIF-		FIF-	
	r ²	P ≤	r ²	P ≤	r ²	P ≤	r ²	P ≤
BST ^a vs LRC ^b	0.68	0.000	0.39	0.025	0.49	0.003	0.28	0.020
BST vs lnIP ^c	0.67	0.000	0.39	0.015	0.54	0.000	0.32	0.039
BST vs MA ^d	0.45	0.001	0.13	0.100	0.49	0.000	0.07	0.259
BST vs ACUMT P ^e	0.97	0.000	0.92	0.000	0.93	0.000	0.93	0.000
IRM ^f vs LRC	0.76	0.000	0.12	0.201	0.52	0.001	0.07	0.291
LRC vs IP	0.89	0.000	0.77	0.000	0.93	0.000	0.81	0.000
MA vs IP	0.63	0.000	0.50	0.001	0.56	0.001	0.46	0.003
LRC vs IER	0.45	0.005	0.10	0.700	0.37	0.034	0.10	0.210
ACUMT P vs IP	0.68	0.000	0.34	0.070	0.70	0.000	0.61	0.002
CONCT P ^g vs IP	0.45	0.016	0.50	0.010	0.37	0.034	0.72	0.000
ACUMT P vs LRC	0.77	0.000	0.33	0.083	0.64	0.002	0.33	0.053
ACUMT P vs MA	0.49	0.010	0.38	0.030	0.66	0.002	0.13	0.250
CONCT P vs LRC	0.34	0.047	0.32	0.081	0.26	0.090	0.57	0.004
CONCT P vs MA	0.70	0.000	0.61	0.003	0.20	0.140	0.68	0.001
ACUMT P vs %ARB ^h	0.08	0.360	0.28	0.075	0.47	0.013	0.57	0.040
CONCT P vs %ARB	0.49	0.010	0.73	0.000	0.52	0.007	0.26	0.050
ACUMT P vs NESP ⁱ	0.72	0.000	0.16	0.19	0.63	0.001	0.63	0.002
LRC vs NESP	0.52	0.003	0.40	0.010	0.78	0.000	0.47	0.006

Cuadro 28. Regresiones entre las variables de respuesta de las plantas de *Bouteloua curtipendula* sembradas en las diferentes condiciones de suelo (DIF = dentro de la isla de fertilidad de mezquite y FIF = áreas abiertas), cuyos valores r² y P corresponden a un rango que va desde un suelo completo con un 100% de HMA (condiciones actuales) hasta un suelo con el 0% de estos endófitos (condiciones de perturbación total). Los valores de P son significativos con P ≤ 0.05 mediante un análisis de regresión ortogonal (r, Pearson) y ofrecen el valor de confianza bajo un modelo ajustado linealmente para predecir el efecto de la perturbación sobre los HMA.

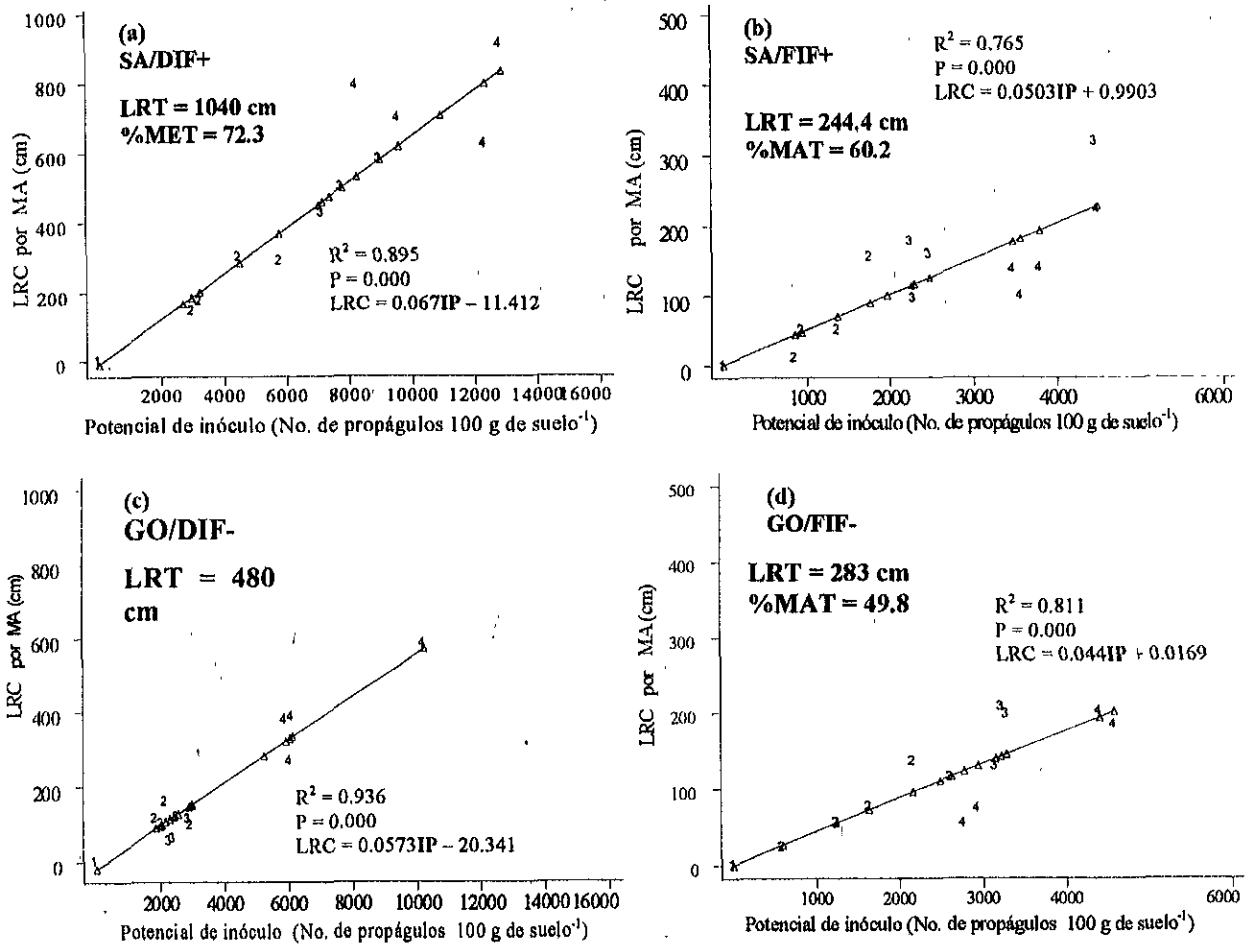
a = Biomasa seca total ganada (g), b = Longitud radical colonizada por MA (cm) (transformada a ln), c = Potencial de inóculo (no. propágulos 100 g de suelo⁻¹), d = % micorrización total (datos transformados a arco-coseno y logaritmo natural), e = acumulación total de fósforo en tejido vegetal (g planta⁻¹), f = Índice de respuesta a la micorrización, g = Concentración total de fósforo en tejido vegetal (g planta⁻¹), h = % de arbusculos en raíz (logaritmos naturales), i = No. de esporas en 100 g de suelo.

comportamiento que se le atribuye también a que el suelo DIF de GO tiene la mayor diversidad de esporas. Lo anterior se demuestra si en la misma Gráfica (11a) se hace notar que la raíz de banderita en suelo de GO con menos propágulos se puede colonizar más que la raíz de banderita en suelo SA aún cuando el número de propágulos pueda ser el mismo. Las tendencias por separado se observan en las Gráficas 12 a,b,c y d, en donde las ecuaciones de las condiciones de

suelo DIF y FIF para GO tienen un coeficiente de correlación mayor, respecto a las DIF y FIF de SA, lo que indica una mayor dependencia de la raíz de banderita a colonizarse más en un agostadero con mayor perturbación como GO.



Gráfica 11. Relación entre el suelo de cada sitio (agostaderos: SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega) con dos condiciones diferentes de suelo por agostadero (SA= 1= asociado a mezquite y 2 = zonas abiertas; GO = 3 = asociado a mezquite y 4 = zonas abiertas) y las plantas de *Bouteloua curtipendula*. La gráfica (a) muestra la relación entre la longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) y el incremento de biomasa seca total (BST), la gráfica (b) indica la relación entre la LRC por MA y el incremento (%) de biomasa seca total, la gráfica (c) indica la relación entre la LRC por MA y el potencial de inóculo (IP) de cada suelo y la gráfica (d) muestra la relación entre el potencial de inóculo de cada suelo y el incremento (%) en la acumulación total de fósforo (ATPG). La probabilidad significativa para todos los valores de r , Pearson es menor o igual a 0.01.

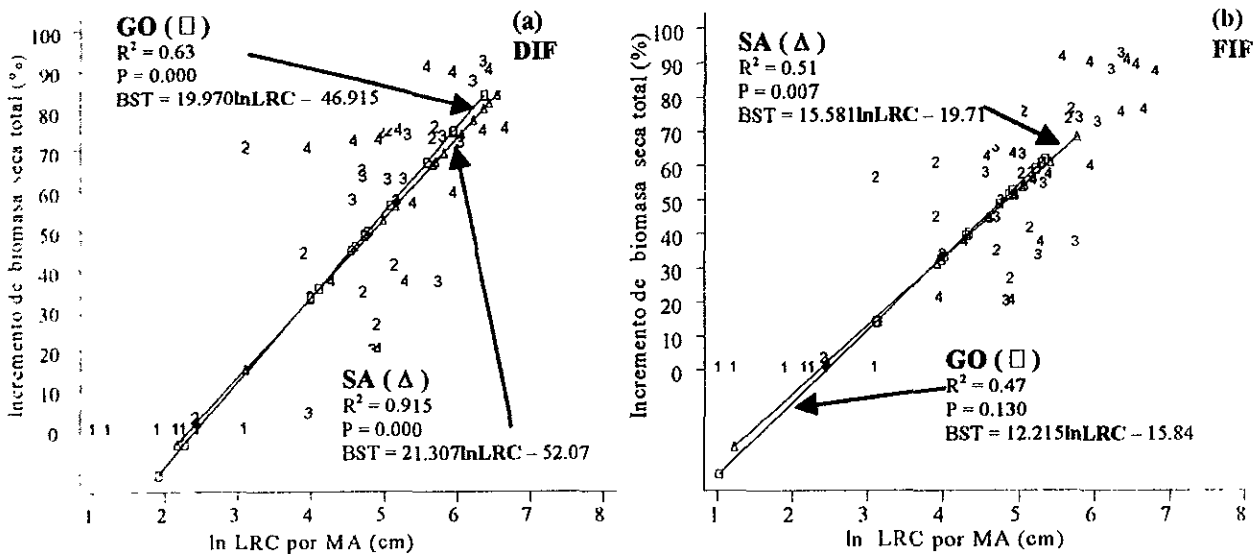


Gráfica 12. Relación entre la longitud radical colonizada (LRC) por MA de las plantas de *Bouteloua curtipendula* y el potencial de inóculo (IP) de cada condición de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas, el signo +,- implican el estado de conservación de la cubierta vegetal arbustiva de cada agostadero (SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega). Las ecuaciones de cada gráfica (a,b,c,d) permiten predecir la relación LRC vs IP, bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r, Pearson menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos. Las diluciones esta indicadas en cada gráfico por los números (1 = 0%, 2 = 25%, 3 = 50%, 4 = 100%).

LRT = longitud radical total y %MAT = % de micorrización total.

La correlación positiva detectada entre la LRC por MA y el IP ya fue indicada por Liu y Luo (1994) y Frías-Hernández (1998). El primer trabajo la indica para inóculos mono-específicos asociados a una planta de respuesta conocida y el segundo para un suelo considerado como inóculo multispecífico; ambos sugieren que los inóculos de HMA tienen un alto potencial por que colonizan mucho la raíz de una planta e incrementa el número de propágulos viables

(esporas, vesículas en raíz, fragmentos de raíz colonizada, hifas), sin embargo, a diferencia de este trabajo, ninguno de los dos eligen el potencial en función de los beneficios que la planta hospedera pueda alcanzar independientemente del potencial evaluado en cantidad de propágulos y porcentaje de colonización.

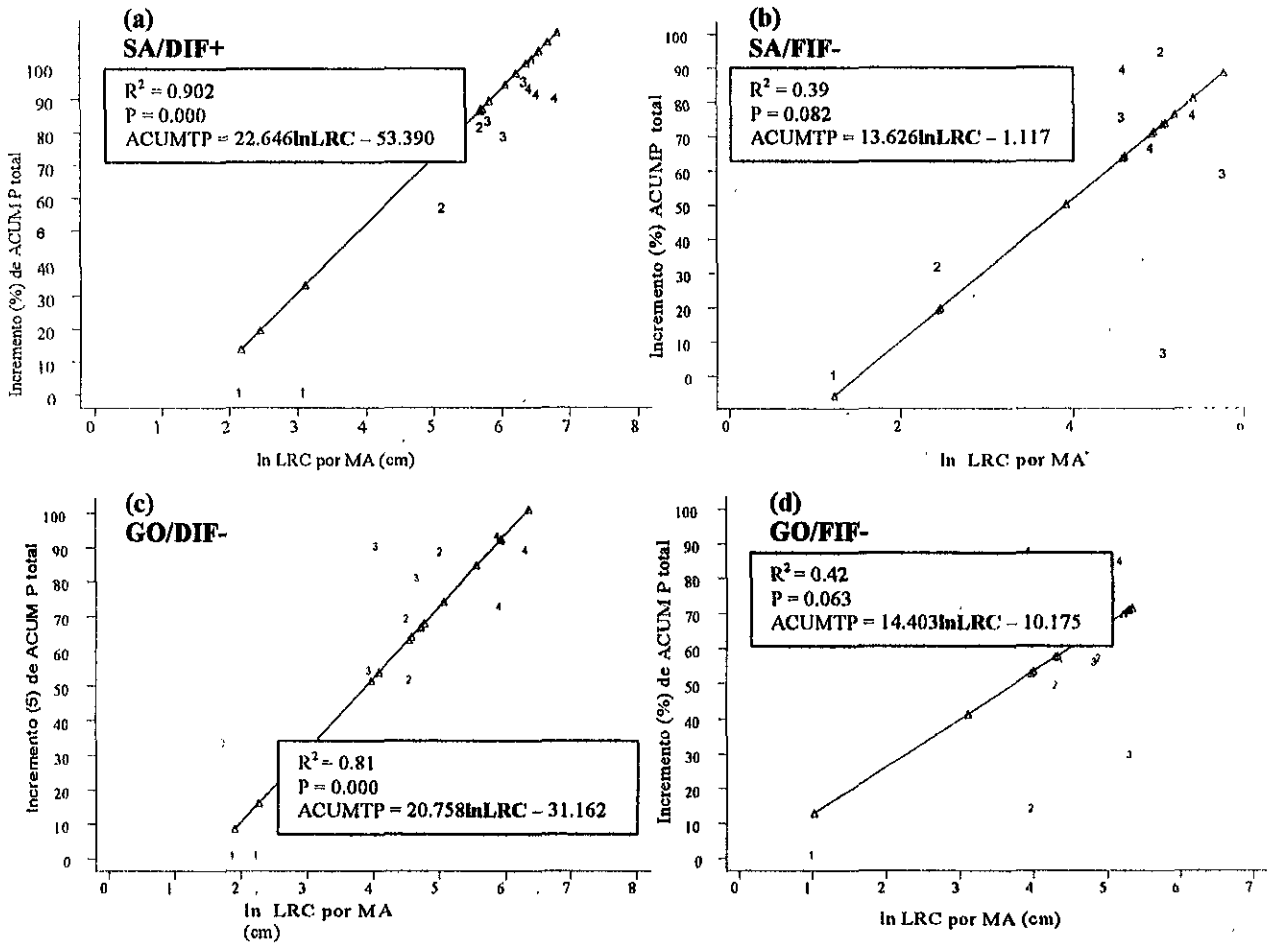


Gráfica 13. Relación entre el incremento de biomasa seca total (BST) de *Bouteloua curtipendula* y la longitud radical colonizada (LRC) por MA para cada uno de los agostaderos (SA= Santiago de Anaya y GO= González-Ortega) y de las condiciones de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas). Las ecuaciones de las rectas de cada gráfica (a y b) permiten predecir la relación BST vs LRC por MA, bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r , $Pearson$ menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos. Las diluciones están indicadas en cada gráfico por los números (1 = 0%, 2 = 25%, 3 = 50%, 4 = 100%).

La relación entre la BST y la LRC por MA son altamente dependientes cuando banderita crece en suelo DIF (Gráfica 13a) y el grado de dependencia disminuye cuando crece en suelo FIF (Gráfica 13b). La Gráfica 11a indica que mientras mayor sea la LRC por MA mayor será la biomasa de las plantas pero, cuando se determina la relación entre la ganancia de biomasa de las plantas por condición de suelo (Cuadro 28) o por agostadero (Gráfica 11b) resulta que las plantas tienen una ganancia similar.

La tendencia de las plantas a incrementar su biomasa seca total de igual forma, respecto a las plantas control, independientemente del estado de perturbación del agostadero, indica que el suelo DIF en GO, que es el agostadero más perturbado, contiene HMA con una mejor respuesta a condiciones de perturbación que podría estar explicada o por la ya mencionada diversidad de

esporas o bien por una mayor eficiencia de los endófitos a la captación de fósforo, la cual incrementa y complementa la eficiencia de la propia planta, permitiéndole a banderita soportar o tener una mayor plasticidad a condiciones de estrés nutrimental. La respuesta fenotípica puede estar dada por el macollamiento, ensanchamiento y alargamiento de las hojas, a un mayor contenido de clorofila, menor número de tallos, entre otras características que permiten a la especie hacer un uso más eficiente del fósforo, favorecer a sus simbiontes y soportar condiciones de estrés ecológico-edáfico.



Gráfica 14. Relación entre la Acumulación total de fósforo (ACUMTP) en plantas de *Bouteloua curtipendula* y con una longitud radical colonizada (LRC) por MA en cada condición de suelo (DIF = asociado a mezquite y FIF = zonas abiertas, el signo +,- implican el estado de conservación de la cubierta vegetal arbustiva de cada agostadero) de los agostaderos (SA = Santiago de Anaya y GO = González-Ortega). Las ecuaciones de cada gráfica (a,b,c,d) permiten predecir la relación ACUMTP vs LRC por MA bajo un modelo lineal con probabilidad significativa para todos los valores de r , $Pearson$ menor o igual a 0.01, en un rango que va de un suelo con un 100% de HMA (estado actual) hasta un suelo completamente diluido, esto es un 0% de estos endófitos. Las diluciones esta indicadas en cada gráfico por los números (1 = 0%, 2 = 25%, 3 = 50%, 4 = 100%). \ln = logaritmo natural

Así como ocurre con la BST, la acumulación total de fósforo (ACUMTP) en banderita es también mayor cuando el IP aumenta (véase el comportamiento por sitio en la Gráfica 11d) o la LRC (Gráfica 14 a,b,c,d). Sin embargo, la ganancia de fósforo en cada planta respecto al control fue similar, agrupando la respuesta entre las condiciones DIF (DIF SA similar a DIF GO) y FIF (FIF SA similar FIF GO) de cada agostadero.

La ecuación de la Gráfica 11d, que muestra la relación entre el IP y la ACUMTP, es más consistente para GO que para SA, esto señala que a pesar de que las plantas tuvieron una ganancia en acumulación de fósforo similar la ACUMTP en banderita crecida en suelo GO depende más del IP, esto es, en un sitio perturbado, aunque el potencial de inóculo sea menor (Cuadro 27) el fósforo que la planta puede acumular depende más de la micorriza arbuscular (MA). Esto reitera que es más importante el inóculo de HMA de un suelo cuando hay una mayor diversidad de estos endófitos y no cuando su cantidad es alta, lo que resalta la importancia de la isla de fertilidad de mezquite en el agostadero perturbado (GO), pues esta favorece tanto la cantidad como la diversidad de estos endófitos ante condiciones de perturbación de la vegetación y del suelo.

El coeficiente de correlación es más consistente para las condiciones de SA que para las de GO, lo que sugiere que la acumulación no sólo depende de la micorrización sino también de la cantidad de nutrimentos, y en condiciones naturales seguramente también de la dinámica, dependiendo del nivel de fertilidad del suelo.

Lo anterior a su vez indica que la eficiencia de los HMA y la dinámica funcional para con su hospedero debe estar influenciada por el nivel de fertilidad del suelo, lo que implicaría que mientras el nivel de fertilidad sea alto la eficiencia y la importancia de la formación de MA en las plantas disminuye, como sucede en SA donde el nivel de fósforo es 1.8 veces mayor. Por su parte, en un suelo menos fértil, como en GO, la importancia de la MA y de la isla de fertilidad aumenta. Este comportamiento ya ha sido sugerido por: Hayman (1982), Koide (1991), Duke, *et al.* (1994), Gavito y Varela, (1995) y Montaña (1999) autores que sugieren, una menor colonización micorrízica cuando el nivel de fertilidad, por fósforo en el suelo es alto, aunque para este caso se deberá conocer cual es la dinámica natural del fósforo en cada agostadero, como se afecto con la perturbación y como se relaciona con la dinámica del nitrógeno y del carbono, dado que estos otros dos nutrimentos son la fuente energética para que los HMA y otros

microorganismos participen en descomposición y mineralización de la materia orgánica y en la liberación y disponibilidad de nutrientes para las plantas.

Entender los procesos implicados con la dinámica del fósforo, en condiciones naturales y de perturbación, es una parte sustancial que debe correlacionarse con la presencia, el potencial de inóculo, la eficiencia y la diversidad de HMA; con la finalidad de esclarecer las tendencias de ganancia de BST, ACUMTP y CONCTP en las plantas que este trabajo detectó.

CONCLUSIONES

- La perturbación de los agostaderos reduce la diversidad de la vegetación, modificando a su vez significativamente la presencia de los HMA en el suelo, su potencial biológico real para asociarse y para favorecer a una planta, su abundancia y su diversidad de géneros, especies y/o morfo-especies y de tipos morfológicos.
- El mezquite arbustivo en condiciones naturales genera “islas de fertilidad” en el suelo bajo su dosel, manifestándose no sólo en el incremento de humedad, materia orgánica o nutrientes sino también al ser núcleos que concentran una alta abundancia de HMA. Estas islas en condiciones de perturbación favorecen el nivel de fertilidad del suelo y la cantidad y diversidad de HMA en comparación con los sitios abiertos, por lo que se deben considerar para los agostaderos semiáridos como un elemento de equilibrio ecológico ante condiciones de perturbación.
- La presencia del mezquite arbustivo y la formación de islas de fertilidad adquieren una mayor importancia y funcionalidad en los agostaderos que han sido severamente perturbados, como en González-Ortega, ya que se convierten en reservas de una mayor abundancia y diversidad de HMA que conservan aún un potencial biológico alto, para asociarse con una planta y favorecerle al ayudarlo a responder a condiciones de estrés ecológico-edáfico. Estas islas se convierten ante condiciones de perturbación, en el último elemento de la “caja de pandora” por la simple razón de ser las fabricas naturales de suelo y de inóculos multiespecíficos de HMA, los cuales al asociarse a las plantas como banderita favorecen su establecimiento en áreas abiertas. Con este punto se demuestra como positiva la hipótesis de este trabajo.
- Ante el efecto de perturbación los HMA del suelo responden a la hipótesis de “disturbio intermedio” de Connell (1978, citado por Meffe, y Carroll) la que plantea que a una baja y alta tasa de disturbio en el ecosistema la diversidad disminuye. En este sentido, el suelo DIF y FIF de SA (baja perturbación) y el suelo FIF de GO (mayor perturbación) son menos diversos en HMA, mientras que el suelo DIF de GO que es un punto intermedio tiene la mayor diversidad de estos endófitos. La correspondencia de los HMA de DIF GO con la hipótesis de Connell sugiere al suelo DIF de GO como una opción importante no sólo como un inóculo más diverso, sino como los núcleos iniciales capaces de recuperar las poblaciones de estos endófitos en los suelos ya perturbados y con ello favorecer la recuperación de la cubierta vegetal.

- Al demostrar la funcionalidad de las islas de fertilidad y de los HMA en los agostaderos perturbados se fortalece el concepto de las "bombas ecológicas" que fue el punto de partida para sustentar la hipótesis de este trabajo.
- Los HMA del suelo proveniente de las islas de fertilidad del mezquite arbustivo, en los agostaderos de Santiago de Anaya y de González-Ortega, favorecen el crecimiento y desarrollo de *B. curtispindula* (banderita) permitiendo obtener plantas con mayor altura, biomasa seca, hojas, tallos, entre otras características que no se podrían alcanzar sin usar endófitos de esta procedencia o con los endófitos del suelo de áreas sin vegetación, esto es, de fuera de la isla de fertilidad. Con esto se demuestra que es factible inducir la asociación entre los HMA de las islas de fertilidad y las gramíneas que de manera natural no recurren a la condición "isla".
- El suelo que como inóculo permite obtener plantas con mayor porte (altura, biomasa, hojas, tallos, etc.) es el que proviene del agostadero más conservado y que puede ser indistintamente DIF ó FIF. Sin embargo, ante condiciones de perturbación el suelo DIF resulta ser el mejor inóculo.
- El potencial de inóculo de HMA en cada suelo se afecta significativamente con la perturbación, más sin embargo, la funcionalidad o efecto que este pueda tener sobre las plantas no depende sólo de la cantidad sino de la diversidad. Al considerar la composición y diversidad de especies de estos endófitos, se espera que aunque el potencial de inóculo de un suelo sea bajo el efecto de estos sobre su hospedero puede ser tan favorable para la planta como el efecto que podría tener un inóculo con un potencial mayor.
- Al preparar un inóculo multiespecífico natural es recomendable usar suelos completos que provengan de la isla de fertilidad de mezquite. Sin embargo, si se quiere reducir la cantidad de suelo en la preparación se recomienda usar suelo DIF de SA y de GO en una dilución al 25% como una cantidad mínima. Usar una cantidad de suelo menor como los 100g que algunos autores recomiendan, se corre el riesgo de no obtener resultados tan favorables que pueden ser muy similares a los que se obtendrían al preparar un inóculo FIF, ya que el suelo DIF, sobre todo del agostadero más conservado (SA) al diluirlo ocurrió un descenso drástico del potencial biológico, en la micorrización y en la respuesta morfológica de banderita.
- Los HMA son más importantes y funcionales para la planta cuando el suelo se diluye hasta el 25% de su estado actual, es decir, cuando la perturbación aumenta. En este sentido, los HMA

de los suelos DIF al colonizar las raíces (formar MA) en banderita son más funcionales en el suelo de GO y menos en SA; sin embargo, las plantas de SA adquirieron un mayor tamaño que implica más agua, biomasa seca, fósforo en tejido, etc. en comparación con las plantas crecidas en suelo de GO. Esto sugiere la siguiente hipótesis: “la plasticidad fenotípica de las especies y su eficiencia para adquirir nutrimentos podría ser moldeada como una respuesta de la planta a condiciones de perturbación y a su asociación con los HMA”.

- En el caso de los suelos FIF, la MA en banderita se considero como una “respuesta mutualista desequilibrada” en la que el hongo recibe mayores beneficios de su hospedero de los que le puede aportar, esta característica difirió de lo que se conocía como “especie de parasitismo” porque el hongo, funcionalmente hace todo lo posible ante perturbación, por adquirir nutrimentos pero su funcionalidad se ve limitada por la extrema baja fertilidad del suelo.
- Dado que los HMA de las islas de fertilidad benefician a las plantas que no recurren de manera natural a la condición isla (plantas C4 como banderita), es posible que estas especies una vez asociadas a estos endófitos puedan establecerse en suelos perturbados y áreas sin vegetación a fin de recuperar sus poblaciones y proteger al suelo. Esto también sugiere que los HMA podrían también asociarse y beneficiar a plantas no herbáceas que al igual que banderita, al establecerse en suelos sin vegetación y perturbados, permitan recuperar no sólo la diversidad florística de estos agostaderos sino también las poblaciones y la diversidad de HMA en el suelo, los cuales a su vez se asociarían a nuevas plantas y acelerarían la sucesión en las comunidades vegetales del agostadero.
- Los resultados sugieren que usar como inóculo los HMA del suelo natural sobre una planta y trasladarlo de un agostadero a otro (*v. gr.* DIF de SA a FIF de GO), podría ser un error mientras no se demuestre la existencia de un proceso de adaptación (genérico, específico, multiespecífico o de consorcio) de los HMA a las condiciones edáficas en que se han originado. Si se intentaran trasladar cualquiera de los inóculos de un sitio a otro tendría que ocurrir un proceso de domesticación (*sensu lato* R. García-Sánchez) antes de proceder a reincorporar plantas micorrizadas con un inóculo diferente al sitio de origen. En otras palabras, un programa de rehabilitación de la vegetación por medio de la simbiosis micorrízica debe considerar el uso nativo de esta microbiota edáfica para ser exitoso y sobre todo no alterar el funcionamiento original del ecosistema.

- Propagar y purificar un inóculo multiespecífico que provenga del suelo de las islas de fertilidad de los agostaderos estudiados o bien usar el suelo como tal para inducir la colonización MA en plantas herbáceas, leñosas y crasas, características de estos agostaderos semiáridos, que sean capaces de frenar el deterioro de suelo y con un potencial ecológico y productivo redituable, es una prioridad que permitiría recuperar la cubierta vegetal de los agostaderos del Valle de Actopan.
- Finalmente, este estudio tiene dos posibles implicaciones comerciales:
 - (1) La biológica y ecológica, que indica a las islas de fertilidad como reservas de diversidad de los HMA, quienes a su vez y en conjunto con las islas, juegan un papel importante para mantener la diversidad vegetal, regular los ciclos biogeoquímicos y conservar la biodiversidad de los ecosistemas semiáridos.
 - (2) La económica, que sugiere a las islas de fertilidad, de los agostaderos cuya vegetación se ha perturbado, como una fuente para la elaboración (producción) de inóculos multiespecíficos de HMA nativos, los cuales pueden propagarse y ser usados y reincorporados a sistemas de trasplante cuya finalidad sea el establecimiento vegetal e inducir la sucesión ecológica para recuperar la vegetación en suelos perturbados bajo un manejo sustentable.

En otras palabras, los HMA nativos a los sistemas semiáridos pueden ser comercializados bajo una visión de manejo y conservación de los recursos naturales de estas zonas bajo la filosofía del desarrollo sustentable.

ESTUDIOS SUBSECUENTES RECOMENDABLES

Este trabajo permitió explorar bajo el modelo que propone, “las bombas ecológicas”, algunos efectos de los HMA provenientes de las islas de fertilidad de mezquite sobre *B. curtispindula* ante condiciones de perturbación, pero, es necesario realizar los siguientes estudios que pueden complementar, contrastar, aclarar, confirmar o depurar algunas de las conclusiones emanadas de esta investigación. Bajo esta perspectiva es recomendable:

- 1) Conocer la influencia de la perturbación y de las islas de fertilidad del mezquite sobre la dinámica de nutrientes, particularmente: fósforo, nitrógeno, carbono, calcio y magnesio. La dinámica debe ser estudiada espacial (relieve) y temporalmente (épocas), ya que debe estar ampliamente relacionada con la funcionalidad de las MA y con los HMA.
- 2) Estudiar ¿cuál es el efecto de los HMA del suelo de las islas de fertilidad sobre las especies C3, que a diferencia de las C4 como banderita, si recurren a la condición isla? Este es otro de los retos para evaluar la funcionalidad de la MA y la respuesta de estas plantas a la perturbación, a la diversidad de hongos y su posibilidad de establecerse en sitios abiertos.
- 3) Probar si la diversidad de HMA en el suelo de acuerdo a su procedencia (agostadero: más conservado vs más perturbado) moldean la respuesta fenotípica de las plantas, es recomendable. Sin embargo es necesario primero purificar el inóculo y conocer su composición de géneros y especies.
- 4) Explorar la colonización natural y la diversidad de las plantas que crecen en suelo de la isla de fertilidad de mezquite y en suelo sin vegetación, separándolas de acuerdo a su metabolismo (C3 y C4), haciendo una comparación entre agostaderos con distinto grado de perturbación, sería un trabajo que complementaría ampliamente al presente.
- 5) Probar el inóculo de HMA de los suelos de la isla de fertilidad sobre plantas de las zonas bajo condiciones de campo es un estudio que ratificaría la factibilidad de estos endófitos sobre el establecimiento y sobrevivencia de las plantas ante condiciones de perturbación. Para esto responder lo siguiente sería prioritario: cuando trasplanto plantas C3 ó C4 (herbáceas, arbóreas, crasas o arbustivas) micorrizadas con HMA DIF de SA a áreas abiertas FIF de SA o de GO ¿qué ocurre? Pero, si uso el inóculo del suelo DIF de GO sobre esas mismas plantas y las trasplanto en las mismas condiciones ¿qué ocurre?

- 6) Explorar el modelo de las “bombas ecológicas” probando el efecto de otros grupos microbianos (bacterias, actinomycetes u otros microorganismos) por separado, por consorcios (específicos, multiespecíficos o múltigrupo) o en conjunto con los HMA sobre las plantas con el fin de favorecer su establecimiento y sobrevivencia ante condiciones de perturbación es otro gran reto.
- 7) Probar cuáles son los efectos y mecanismos involucrados en la absorción de agua y de otros nutrimentos (como el carbono y nitrógeno) en plantas C3 y C4 asociadas con los HMA provenientes de las islas de fertilidad de mezquite, es una vía prioritaria para evaluar la importancia de estos endófitos en el establecimiento de estas plantas ante condiciones de perturbación del suelo y la vegetación.
- 8) Un complemento al presente trabajo es probar el efecto de especie vegetal formadora de islas de fertilidad (leguminosa *vs* no leguminosa; anual *vs* perenne; arbórea *vs* arbustiva, leguminosa fijadora de N₂ *vs* leguminosa no fijadora, etc.) sobre la dinámica de nutrimentos, la diversidad y potencial de los HMA (u otros grupos microbianos) asociados al suelo de las islas; así como evaluar la micorrización natural y el efecto potencial de inóculo de cada suelo sobre plantas C3 y C4 en primer lugar bajo condiciones de invernadero y, en segundo en condiciones de campo. Este punto permitiría conformar y evaluar selectivamente plantas e inóculos multiespecíficos y múltigrupo que generaren un beneficio (en el desarrollo, competitividad, uso de nutrimentos, establecimiento, sobrevivencia, etc.) mayor para sus hospederos nativos a los agostaderos y que favorezcan la sucesión ecológica, la dinámica biogeoquímica y por lo tanto el mantenimiento y la diversidad biológica de los propios ecosistemas áridos y semiáridos.

LITERATURA CITADA

- Abbott, L. K. and C. Gazey (1994) "An ecological view of the formation of VA mycorrhizas". *Plant and Soil* 159: 69-78.
- Abbott, L. K. and A. D. Robson (1991) "Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas". *Agriculture, Ecosystems y Environment*. 35:124-150.
- Adelman, M. J. and J. B. Morton (1986) "Infectivity of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi: influence of host-soil diluent combinations on MPN estimates and percentage colonization". *Soil Biol. Biochem.* 18(1): 77-83
- Agbenin, J. O. and Tiessen (1994) "Phosphorus transformations in a toposequence of Lithosols and Cambisols from semi-arid northeastern Brazil" *Geoderma* 62: 345-362.
- Aguilera, L. E.; J. LR. Gutiérrez; P. L. Meserve (1999) "Variation in soil micro-organisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwelli* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall" *Journal of Arid Environments* 42: 61-70.
- Alexander, M (1965) "Most-Probable-Number Method for Microbial Populations". Deto. Agronomy; Cornell University, Ithaca, New York. Págs. 1467-1472.
- Alexander, M. (1994) "Introducción a la microbiología del suelo" AGT Editor, S.A. 491 pp.
- Alvarez-Santiago, S.; F. García-Oliva; L. Varela (1996) "Analysis of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization data with a logistic regression model". *Mycorrhiza* 6: 197-200.
- Allen, A. F. and E. B. Allen (1992) "Development of mycorrhizal patches in a successional Arid Ecosystem". En: D J Read; D. H. Lewis; A. H. Fitter and I. J. Alexander (edtrs.) *Mycorrhizas in Ecosystems* Cambridge pp. 164-169.
- Allen, E. B. (1989) "The restoration of disturbed arid landscapes with apecial reference to mycorrhizal fungi". *Journal Arid Environ.* 17: 279-286.
- Allen, E. B (1994) "Patterns and regulation of Mycorrhizal plant and fungal diversity". *Plant and Soil.* 170:447- 462.
- Allen, M (1991) " The ecology of mycorrhizae" Cambridge University Press. E. U.
- Allsopp, N. and W. D. Stock (1994) "VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristic and disturbance regimen in three lowland plant communities in the south-western Cape, South Africa" *Ecology* 82: 271-279.
- Amaranthus, M. P. and J. M. trappe (1993) " Effects of erosion on ecto- and VA-mycorrhizal inoculum potential of soil folloeing forest fire in southwest Oregon". *Plant and Soil.* 150: 41-49.
- Amijee, F.; D P Stribley and P. W. Lane (1993) "The susceptibility of roots to infection by an arbuscular mycorrhizal fungus in relation to age and phosphorus supply". *New phytologist.* 128: 581-586.
- Andrade, G.; K. L. Mihara; R. G. Linderman and G. J. Bethlenfalvay (1997) "Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi". *Plant and Soil.* 192: 71-79.
- Aronson, J.; E. Le Floch; C. Floret; C. C. Ovalle & R. Pontanier (1993a) "Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiárid regions I. A view from the south". *Restoration Ecology.* 1: 8-17.

- Aronson, J.; E. Le Floch; C. Floret; C. C. Ovalle & R. Pontanier (1993b) "Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiárid regions II. Case studies in Chile, Tunisia and cameroon". *Restoration Ecology*. 1: 168-187.
- Avilés, M. S. y J. C. Cortés (1997) "Establecimiento del Zacate navajita azul (*Buteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. Ex. Stud) A través del nodrizaje vegetal, en un agostadero semiárido del Valle de Actopan, Edo. Hidalgo". Tesis de Licenciatura en Biología. FES Zaragoza UNAM 89 pp.
- Azcón-G, C. y J. M. Baera (1980) "Micorrizas" *Investigación y Ciencia*. No. 47. 8 - 16.
- Barea, J. M. (1998) "Biología de la rizosfera" *Investigación y Ciencia*. 74-81
- Barea, J. M. and C. Azcón-Aguilar (1983) "Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plant". In: *Advances in Agronomy*. (Ed. N. C. Brady) Academic Press New York. Págs 1-54.
- Bethlenfalvay, G. J.; R. L. Franson; M. S. Brown and K. L. Mihara (1989) "The *Glycine-Glomus-Bradyrhizobium* symbiosis. IX. Nutritional morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*". *Physiol. Plant*. 76: 226-232.
- Bocco, G. and F. García-Oliva (1992). "Researching gully erosion in Mexico" *Soil and Water Conservation Society*. Vol. 47. No. 5. pp. 365 - 367.
- Bolan, N. S. (1991) "A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants". *Plant and Soil* 134: 189-207.
- Brower, J. E. and J. H. Zar (1990) "Field and laboratory methods for general ecology" Company publishers. USA. pp. 1994.
- Brundret, M; N. Bougher; B. Dell; T. Grove and N. Malajczuc (1996) "Working with Micorrizas in Forestry and Agriculture" ACIAR. Australia 374 pp.
- Bullock, D. G. and D. S. Anderson (1998) "Evaluation of Minolta SPAD-502 chlorophyll meter for nitrogen management in corn". *Journal of plant nutrition* 21(4): 741-755.
- Call, C. A. and B. A. Roundy (1991) "Perspectives and processes in revegetation of arid and semiarid rangelands" *Juornal of Range Management* 44(6) 543-549.
- Camargo, R. S. L. (1998) "Etude de la mycorhisation de trois légumineuses et de deux graminées". Tesina de Diplôme d'études approfondies (DEA) Biologie de L'évolution et Ecologie. Montpellier Francia. 46 pp.
- Capaccio, L. C. M. and J. A. Callow (1982) "The enzymes of polyphosphate metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizas". *New Phytol*. 91: 81-91.
- Carrillo-García, Á. ; J.L. León de la Luz; Y. Bashan; G. J. Bethlenfalvay (1999) "Nurse Plants Mycorrhizae, and Plant Establishment in a Disturbed Area of the Sonoran desert" *Restoration Ecology* 1(4): 321-335.
- Carrillo-García, A.; Y. Bashan; G. J. Bethlenfalvay (2000) "Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur" *Pant and Soil* . 218: 207-214.
- Cavazos, D. R. (1997) "Uso Múltiple de los Agostaderos en el Norte de México" *Rev. Ciencia Forestal en México*. Enero-junio Vol. 22(81):3-26.
- Clapperton, M. J. and D. M. Reid (1992) "A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density". *New Phytol*. 116: 227-234.

- Cruz, R. J. A. (1992) "Interacciones entre los estratos arbóreo y arbustivo con la vegetación herbácea en una zona de matorral en el valle de Actopan, Hidalgo". Tesis para obtener el grado de Biólogo. Escuela Nacional de Estudios Profesionales "Zaragoza" UNAM México. pp.83.
- Cruz, R. J. A. (1996) "Evaluación de las condiciones microclimáticas, edáficas y de vegetación bajo el dosel de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex Wild) M. C. Johnst., en un agostadero semiárido del norte de Guanajuato". Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. pp. 100.
- Cruz, R. J. A.; E. García-Moya; J. T. Frías-Hernández; G. Montesinos y J.L. Flores (1997) "Influencia de los mezquites en la composición y cobertura de la vegetación herbácea de un agostadero semiárido del Norte de Guanajuato". *Boletín de la Soc. Bot. México*. 61: 21-30
- Cui, M. and P. Nobel (1992) "Nutrient status, water uptake and exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi". *New Phytol.* 122: 643-649.
- Chamizo, A.; R. Ferrera-Cerrato; L. Varela (1998) "Identificación de especies de un consorcio del género *Glomus*". *Revista Mexicana de Micología* 14: 37-40.
- Champin, F. S.III, A. J. Bloom; C. B. Field and R. H. Waring (1987) "Plant responses to multiple environmental factors". *BioScience* 37: 49-57.
- Charley, J. L. and N. E. West (1977) "Micro-patterns of nitrogen mineralization activity in soils of some arid-dominated semi-desert ecosystems of UTAH". *Soil Biol. Biochem.* 9, 357-365.
- Díaz, C. T. (1993) "Fenología comparativa de cuatro especies perennes del estrato herbáceo sometidas a limitantes hídricas". Tesis de licenciatura en Biología. ENEP "Zaragoza" UNAM. 51 pp.
- Dickson, S.; S. E. Smith and A. Smith (1999) "Characterization of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Allium porrum*: colonization, plant growth and phosphate uptake". *New Phytol.* 144: 163-172.
- Diop, T. A.; C. Plenchette; G. Strullu; M. Gueye and B. Dreyfus. (1993) "Acacias del Sahel una esperanza para la agricultura" *Mundo Científico* No. 152 Vol. 1. 1061 – 1063.
- Duke, S. E.; R. B. Jackson and M. M. Caldwell (1994) "Local reduction of mycorrhizal arbuscule frequency in enriched soil microsites". *Canadian Journal Botany.* 72: 998-1001.
- Evans D. G. and M. H. Miller (1990) "The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize". *New Phytologist* 114: 65 – 71.
- Facelli, E.; J. M. Facelli; S. E. Smith and M. J. McLaughlin (1999) "Interactive effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis, intraspecific competition and resource availability on *Trifolium subterraneum* cv. Mt. Barker". *New Phytologist.* 141: 535-547.
- Fagg, C. W. and J. L. Stewart (1994) "The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments". *Journal of Arid Environments.* 27: 3-25.
- FAO. 1996. "Conservación y uso sostenible de la biodiversidad de zonas áridas y semiáridas de América Latina y el Caribe". Estudios de caso. Serie: Zonas áridas y semiáridas No. 8. Santiago de Chile. 77-97 pp.
- Ferrera, C. R.; Ma. C. González y Ma. N. Rodríguez. (1993) "Manual de Agromicrobiología" Trillas. México pp. 141.
- Fillion, M.; M. St-arnaud and A. Fortin (1999) "Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms". *New Phytologist.* 141: 525-533.

- Fisher C. R.; D. P. Janos; D. A. Perry and P. Sollins (1994) "Mycorrhizal inoculum potentials in tropical secondary succession". *Biotropica* 26(4): 369 – 377.
- Francis, R. and D. J. Read (1994) "The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure". *Plant and Soil*. 159: 11-25.
- Franco, J. *et al.* (1991) "Manual de Ecología" Trillas. México. pp 266.
- Frías Hernández, J. T. ; A. L. Aguilar-Ledezma; J. A. Balderas; Gutiérrez-Juárez; J. J. Alvarado-Gil; J.J. Castro; H. Vargas; A. Albores and L. Dendooven (1999) "Soil Characteristic in Semiarid Highlands of Central Mexico as Affected by Mesquite Trees (*Prosopis laevigata*)" *Arid Soil Research and Rehabilitation* 13: 305-312.
- Frías-Hernández J. T. (1998) "Papel del Mezquite *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex. Wild) M.C. Johnston. En la sustentabilidad de un ecosistema semiárido" Tesis Doctoral en biotecnología de plantas. Irapuato, Gto. México. pp 192.
- Frías-Hernández J. T. (1999) "Evaluación del inóculo potencial en suelos con especies de plantas sensoras". Comunicación personal. Instituto de Ciencias Agrícolas Universidad de Guanajuato.
- Galindo, A. S. y García-Moya, E. (1986) "Usos del Mezquite (*Prosopis L.*) en el Altiplano Potosino". Centro de Botánica. *Agrociencia* 63: 7-15.
- Ganje A. C.; K. K. Brown and G. S. Sinclair (1993) Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession". *Functional Ecology* 7:616 – 622.
- García- Espino G.; J. R. Reynaga; J. G. Medina y R. Jasso (1989) Características físicas y químicas de suelos de islas de fertilidad y áreas adyacentes de Mezquite (*Prosopis glandulosa* Torr.) en un matorral mediano espinoso en el norte de Coahuila" *Agraria Revista Científica UAAAN*. 1(5): 39-47.
- García, E. (1978) "Modificaciones al sistema de clasificación climática Köppen. 2ª edc. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- García-Moya E. and C. M. Mckell (1970) "Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community" *Ecology*. 51(1): 81-88.
- García-Sánchez, R. (s.f.) "Establecimiento de *Bouteloua gracilis* y *Bouteloua curtipendula* en cuatro tipos de micrositios inducidos en un agostadero semiárido de Santiago de Anaya". Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- García-Sánchez, R. (1990, datos sin publicar) "Efecto del mezquite sobre las propiedades edáficas del agostadero semiárido de González-Ortega, en el Valle de Actopan Hidalgo, México. Reporte técnico de laboratorio, FES Zaragoza, UNAM. 57 págs.
- Gavito, E. M. and L. Varela (1995) "Response of "criollo" maize to single and mixed species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi". *Plant and Soil* 176: 101-105.
- Gianinazzi-Pearson, V. Y. and S. Gianinazzi (1983) "The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots". *Plant and Soil*. 71: 197-209.
- Giovannetti, M. and B. Mosse (1980) "An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots" *New Phytol*. 84: 489-500.
- Giovannetti, M. (1985) "Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and Endogonaceus spores in a maritime sand dune". *Transactions of British Mycology Society*. 84: 679-684.

- González-Chávez, M. C. y R. Ferrera-Cerrato (1996) "Ecología de la endomicorriza vesículo arbuscular en un agroecosistema sostenible de maíz en el trópico húmedo de México". *Micol. Neotrop. Apl.* 9: 53-66.
- Gourley, J. P.; D. L. Allan and M. P. Russelle (1993) "Defining phosphorus efficiency in plants" *Plant and Soil* 155/156: 289-292.
- Hayman, D. S. (1982) "Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi". *Phytopathology*. 72(8): 1119-1125.
- Hayman, D. S. (1983) "The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.* 61(3). 944-963
- Infante, S. y G. P. Zarate. (1997) "Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario" Trillas 1020 pp.
- IRENAT- Colegio de Postgraduados (1996) "Manual de procedimientos analíticos para análisis de suelos y plantas" Programa de calidad e intercalibración de análisis de suelos y plantas. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. México. 40 pp.
- Jacobson, K. M. (1997) "Moisture and substrate stability determine VA-mycorrhizal fungal community distribution and structure in an arid grassland". *Journal of Arid Environments* 35: 59-75.
- Jasper, A. and A. Davy (1993) "Root characteristics of native plant species in relation to the benefit of mycorrhizal colonization for phosphorus uptake". *Plant and Soil* 155/156: 281-284.
- Jasper, D. A.; L. K. Abbott and A. D. Robson (1991) "The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types". *New Phytol.* 118. 471-476.
- Jhon, T. V. and H. W. Hunt (1983) "Statistical treatment of VAM infection data". *Plant and Soil* 73: 307-313.
- Jordan, C. F. (1985) "Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Principles and their application in management and conservation". John Wiley and Sons, New York.
- Jungk, A.; B. Seeling and J. Gerke (1993) "Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere". *Plant and Soil* 155/156: 91-94.
- Klironomos, J. and W. B. Kendrick (1993) "Research on mycorrhizas: trends in the past 40 years as expressed in the MYCOLIT database" *New Phytol.* 125: 595-600.
- Koide, R. T. (1991) "Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection". *New Phytologist*. 117: 365-386.
- Koide, R. T. and P. Schreiner (1992) "Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43: 557-581.
- Krebs, J. C. (1995) "Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance". Harper & Row Publisher. New York. 679 pp.
- Kumar, S. (1992) "Assessment of vegetation degradation: Status of methodological research". *Annals of Arid zone*. 31(1): 53.62.
- Lara, V. (1987) "Estudio de la Endomicorriza (V-A) en los Agroecosistemas de las Zonas Áridas y Semiáridas del Altiplano Potosino Zacatecano". Tesis de Licenciatura. UNAM. México. 115 pp.
- Liu, R. J. and Luo X. S. (1994) "A new method to quantify the inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi". *New Phytol.* 128. 89-92.

- López, M. y M. Ramírez (1996) "Estudio de la germinación y el establecimiento del Zacate Navajita, *Bouteloua gracilis* (H. B. K.) LAG.". Reporte de Investigación de Servicio Social para obtener el título de Biólogo. FES "Zaragoza" UNAM. 75 pp.
- López, R. (1992) "Rehabilitación de la cubierta vegetal en el Valle de Actopan, Edo. Hidalgo". Informe de Servicio Social. Laboratorio de Zonas Áridas. ENEP "Zaragoza" UNAM. 35 pp.
- Luna-S ávarez, S. ; J. Frias-Hernández; V. Olalde; M. Luna; L. Dendooven (1998) "Características del suelo como efecto del arbusto Gatuño (*Mimosa biuncifera*) en el Altiplano Mexicano". Memorias del 29º. Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Tapachula Chiapas, México. Pág. 169.
- Magurran, A. E. (1988) "Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton.
- Maldonado, A.L. (1993). "Manejo de la cubierta vegetal de las zonas áridas de México" SARH. INIFAP. *Bol. Divul.* Núm 75. 34 pp.
- Mares, M. A.; F. A. Enders; J. M. Kingsolver; J. L. Neff y B. B. Simpson. (1977) "*Prosopis* as a niche component", En: Simpson, B.B. (ed): mesquite. Its biology in two deserts shrub ecosystems. U.S. IBP synthesis series 4 Dowden, Hutchinson Ross, inc. E.U. p. 123-149.
- Marschner, H. (1992) "Nutrient dynamics at the soil-root interface (Rhizosphere)". En: D. J. Read; D. H. Lewis; A. H. Fitter and I. J. Alexander (edtrs.) *Mycorrhizas in Ecosystems* Cambridge pp. 3-12.
- Marschner, H. (1995) "Mineral nutrition of higher plants". Second ed. Academic. Press. London.
- Martínez, G. A. (1990) "Diseños experimentales, métodos y elementos de teoría" Trillas. México. 924 pp.
- Medve, R. J. (1984) "The Mycorrhizae of pionner species in disturbed ecosystems in western Pennsylvania". *American Journal of Botany*. 71(6): 787-794.
- Meffe, G. K.; C. R. Carrol and Contributors (1997) "Principles of Conservation Biology". Sinauer Associates, INC. Publishers USA. 728 pp.
- Ming, T. and C. Hui (1999) "Effects of arbuscular mycorrhizal fungi alkaline phosphatase activities on *Hippophae rhamnoides* drought-resistance under water stress conditions". *Trees* 14: 113-115.
- Montaña, N. M (1999) "Colonización micorrizica arbuscular (MA) y eficiencia de uso de fósforo y nitrógeno en trigo, triticale y maíz cultivados en un Andisol del municipio de Villa de Allende Edo. México". Informe de investigación de Servicio Social, realizado en el Laboratorio de Edafología y Nutrición Vegetal. Facultad de Estudios Superiores "Zaragoza" UNAM. México. pp. 78.
- Montaña, N. M. G. Ochoa-De la Rosa; R. García-Sánchez (2000) "islas de fertilidad y micorrizas arbusculares: bombas ecológicas para recuperar la vegetación en ecosistemas áridos y semiáridos" . *Enviado a Interciencia*.
- Montaña, N. M. y A. Monroy (2000) "Conservación ecológica de suelos en zonas áridas y semiáridas de México" *Ciencia y Desarrollo*. 26(154): 26-37. México.
- Montaña, N. M.; V. Quiroz y G. Cruz (s. f.) "Colonización micorrizica arbuscular (MA) y fertilización mineral de genotipos de maíz y trigo cultivados en un Andisol". *Enviado a Terra*.
- Montgomery, D. C. (1991) "Design and analysis of experiments". John and Wiley Sons. New York.
- Morales, G. E. F. (1994) "Clave taxonómica del género *Prosopis* l. en ambiente multimedia". Tesis de licenciatura en Biología. UNAM. FES Zaragoza. México 60 pp.

- Morton, J. B. (1988) "Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: clasification, nomenclature and identification". *Mycotaxon* 32: 267-324.
- Morton, J. B. (1990) "Evolutionary relationships among arbuscular mycorrhizal fungi in the Endogonaceae" *Mycologia*. 82: 192-207.
- Moullot, D. and A. Leprêtre (1999) "A comparison of species diversity estimators". *Res. Popul. Ecol.* 41: 203-215
- Moyersoen, B.; A. H. Fitter and I. J. Alexander (1998) "Spatial distribution of ectomycorrhizas and arbuscular mycorrhizas in Korup National Park rain forest, Cameroon, in relation to edaphic parametres". *New Phytologist*. 139: 311-320
- Ochoa de la Rosa, G. y Morales-Gómez, E. F. (en preparación) "Importancia de las micorrizas vesículo-arbusculares en la rehabilitación de las zonas áridas degradadas". Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM. 15 pág.
- Palacios, R. A. (1998) "Los mezquites mexicanos: biodiversidad y distribución geográfica" Depto. De Ciencias Biológicas, FCEN-UBA, Buenos Aires Argentina, Doc. Inédito 13 pp. Material proporcionado por J. Frias-Hernández, Fac. Ciencias Agrícolas Guanajuato, México.
- Pereyra, F. J. and R. Kammereck (1997) " Use Minolta SPAD-502 Chlorophyll meter to quantify the effectiveness of mid-summer trunk injection of iron on chlorotic pear trees" *Journal of Plant Nutrition* 20(11): 1457-1463.
- Phillips, J.M and D. S. Hayman (1970) "Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55: 158-160.
- Porter, W. M. (1979) "The most probable number method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil" *Aust. J. Soil. Res.* 17, 515-519.
- Raina, P. and Sen A. K. (1991) "Soil degradation studies under different land use system in an arid environment" . *Annals of Arid zone*. 30(1): 11-15.
- Rathore, V. P. and H. P. Singh (1995) "Quantification and correlation of vesicular-arbuscular mycorrhizal propagules with soil properties of some mollisols of northern India". *Mycorrhiza* 5: 201-203.
- Ravnskov, S.; J. Larsen; P. Olsson and I. Jakobsen (1999) "Effects of various organic compounds on growth and phosphorus uptake of an arbuscular mycorrhizal fungus". *New Phytologist*. 141: 517-524.
- Renaut, J.; H. Marion-Espinasse and J. L. Lacrampe (1986) "Influence des champignons endomycorhizogènes vésiculo-arbusculares et de *Rhizobium leguminosarum* sur la croissance d'une gesse pérenne: *Lathyrus latifolius* L". *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 23(3): 249-257.
- Reynolds, J. F.; R. A. Virginia; P. R. Kemp; A. G. De Soyza and D. C. Tremmel (1999) " Impact of drought on desert shrubs effects of seasonality and degree of resource island development" *Ecological Monographs* 69(1) 69-106.
- Rillig, M. C ; C. B. Field and M. F. Allen (1999) "Fungal root colonization responses in natural grasslands after long-term exposure to elevated atmospheric CO2". *Global Change Biology*. 5: 577-585.
- Rodríguez, C. B. (1998) " Gramíneas forrajeras de zonas áridas: Distribución y características". Universidad Autónoma de Chapingo. México. 122 pp.

- Rodríguez, Ma. N.; G. Alcántar; A. Aguilar; J. D. Etchevers; J. A. Santizó (1998) "Estimación de la concentración de nitrógeno y clorofila en tomate mediante un medidor portátil de clorofila" *Terra*. abril-junio 16(2): 135-141.
- Roldan-Fajardo, B. E. (1994) "Effect of indigenous arbuscular mycorrhizal endophytes on the development of six wild plants colonizing a semi-arid area in south-east Spain". *New Phytol.* 127:115-121.
- Rose, S. L. (1981) "Vesicular-arbuscular endomycorrhizal associations of some desert plants of Baja California" *Canadian Journal of Botany* 59: 1057-1060.
- Rzedowski J. (1988) "Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosac, Mimosoide) en Norteamérica". *Acta Botánica*. 3: 7-19
- Rzedowski, J. (1994) "Vegetación de México" Limusa. 432 pp.
- Salgado, H. I. (2000) "Métodos estadísticos no paramétricos de suavización para análisis de datos biológicos" Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. 122 pp.
- Salgado, U. I. H. (1992) "El análisis exploratorio de datos biológicos: fundamentos y aplicaciones" Ediciones Marc. México FES Zaragoza UNAM 243 pp.
- Sanders, F. E. and N. A. Sheikh (1983) "The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems". *Plant and Soil*. 71: 223-246.
- Sanders, I. (1993) "Temporal infectivity and specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species". *Oecologia* 93: 349-355.
- Sanders, I. and A. H. Fitter (1992a) "The ecology and functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. I. Seasonal patterns of mycorrhizal occurrence and morphology". *New phytologist*. 120: 517-524.
- Sanders, I. and A. H. Fitter (1992b) "The ecology and functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. II. Nutrient uptake and growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal plants in a semi-natural grassland". *New phytologist*. 120: 517-524.
- SAS Institute, Inc. (1985) SAS/stat user's guide, release 6.03 de. SAS NC.
- Schenck, N. C. e Y. Pérez (1990) "Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi". 3a ed. Sinergistic Publications, Gainesville.
- Schreiner, R and G. J. Bethlenfalvay (1995) "Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture" *Critical Review in Biotechnology*. 15(3-4): 271-285.
- Schwab, S. and Reeves (1981) "The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. III. Vertical distribution of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza inoculum potential". *American Journal of Botany* 68(10): 1293 - 1297.
- Schwab, S. M.; J. Menge and P. B. Tinker (1991) "Regulation of nutrient transfer between host and fungus in vesicular-arbuscular mycorrhizas". *New Phytologist*. 117: 387-398.
- Sieverding, E. (1991) "Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza management in tropical agrosystems". Technical Cooperation Eschborn. Federal Republic of Germany. 17-69.
- Smith, S. E. y D. J. Read (1997) "Mycorrhizal symbiosis" Academic. Press., San Diego.

- Smith, S. E. and V. Gianinazzi-Pearson (1988) "Physiological interrelations between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plant". *Ann. Rev. Plant Mol. Biol.* 39: 221-224.
- Soriano, M. A. y M. M. López (1994) "Flora y relaciones fitogeográficas del Valle de Actopan, Hidalgo" Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores "Zaragoza" UNAM México. pp. 94.
- STATA (1999) Versión 6.0. Corporation Stata 702, University Drive. East. College Station, Texas 77840 USA.
- Stock, W. D.; T. S. Dlamini and R. M. Coeling (1999) "Plant induced fertile islands as possible indicators of desertification in a succulent desert ecosystem in northern Namaqualand, South Africa" *Plant Ecology* 142: 161-167.
- Stutz, C. J. and J. B. Morton (1996) "Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems" *Can. J. Bot.* 74(3): 1883-1889.
- Subramanian, K. S. and C. Charest (1999) "Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions". *Mycorrhiza* 9: 69-75.
- Sylvia D. M. (1990) "Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mine land reclamation". *Agriculture Ecosystems and Environment* 31: 253 – 261.
- Tapia, P. F. (1999) "Con mezquites ... ¡Buen provecho! Periódico *Humanidades (UNAM)* 182: 17-18.
- Tarafdar, J. C. and Praven-Kumar (1996) "The role of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi on crop, tree and grasses grown in an arid environment". *Journal of Arid Environments.* 34: 197-203.
- Tennant, D. (1976) "A test of a modified line intersect method of estimating root length". *Journal of Ecology.* 63:995-1001.
- Tester, M.; S. E. Smith; F. A. Smith (1987) "The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants" *Canadian Journal Botany.* (65): 419-431.
- Tiedemann, A. R. And J. O. Klemmedson (1973a) "Effect of Mesquite on Physical and Chemical Properties of the Soil" *Journal of Range Management* 26(1):27-29.
- Tiedmann, A.R. y J.O. Klemmedson. (1973b) "Nutrient availability in desert grassland soil under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas". *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37: 107-110.
- Tisserant, B.; V. Brenac; N. Requena; P. Jeffries and C. Dodd (1998) "The detection of *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) forming mycorrhizas in three plants, at different stages of seedling development, using mycorrhiza-specific isozymes". *New Phytologist.* 138: 225-239.
- Titus, J. H. and R. Del Moral (1998a) "Vesicular-arbuscular mycorrhizae influence Mount St. Helens pioneer species in greenhouse experiments" *Oikos.* 81: 495-510.
- Titus, J. H. and R. Del Moral (1998b) "The role of mycorrhizal fungi and microsites in primary succession on Mount St. Helens". *American Journal of Botany.* 85(3): 370-375.
- Toledo, V.M. y Ma. J. Ordóñez (1998) "El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres". En: Ramamoorthy, T.P.; R. Bye; A. Lot y J. Fa (comp.) *Diversidad Biológica de México* Instituto de Biología UNAM. México. 791 pp
- Turner, S. and C. F. Friese (1998) "Plant-mycorrhizal community dynamics associated with a moisture gradient with a rehabilitated prairie fen. *Restoration Ecology.* 6: 44-51.

- Underwood, A. J. (1998) "Experiments in Ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance" Cambridge University Press. 504 pp.
- Valdés, M. (1989) "Aspectos ecofisiológicos de las micorrizas". *Boletín de la Soc. Bot. de México* 49: 19-30.
- Valiente- Banuet, A. (1996) "La conservación de los desiertos: un desafío" *Ocelotl Revista Mexicana de la Conservación PRONATURA* Vol. 4. : 34-37.
- Varela, L. y A. Estrada-Torres (en prensa) "El papel de los microorganismos de la rizósfera y de la micorriza en la absorción de nutrimentos minerales y agua" Documento enviado como capítulo de un libro de próxima aparición en el CYCY, Yucatán México. pp. 147-160.
- Velasco-Molina, A. (1991) "Las zonas áridas y semiáridas sus características y manejo". Limusa. México. 725 pp.
- Vilarriño, A. and J. Arines (1991) "Numbers and viability of vesicular-arbuscular fungal propagules in field soil samples after wildfire". *Soil Biol. Biochem.* 23(11): 1083-1087.
- Virginia, R. A. and W. M. Jarrell (1983) "Soil properties in a Mesquite-dominated Sonoran desert ecosystem". *Soil SCI. SOC. AM. J.* 47: 138-143.
- Vogt, T. ; G. Gordon; F. Wargo; T. Vogt and colaboradores. (1997) "Detecting resistance and resilience of ecosystems" en: *Ecosystems balancing Science with management*, Springer. Págs. 187 – 267.
- Wallace, L. L. (1987) "Mycorrhizas grasslands: interactions of ungulates, fungi and drought". *New Phytologist*. 105: 619-632.
- Whitford, W. G.; J. Anderson; P. M. Rice. (1997) "Stemflow contribution to the fertile island effect in creosotebush, *Larrea tridentata*" *Journal of Arid Environments* 35: 451-457.

☐ El autor pone a disposición de los lectores interesados el banco bibliografía sobre islas de fertilidad y hongos micorrizógenos arbusculares, que consta de todos los artículos citados (168) y 100 artículos más, relacionados con el tema de esta tesis. La revisión bibliográfica data del año 1965 al año 2000 además de los documentos sin publicar, inéditos y sometidos a consideración editorial.

E- mail: nmma76@yahoo.com

ANEXO I

Figuras y cuadros complementarios a la metodología

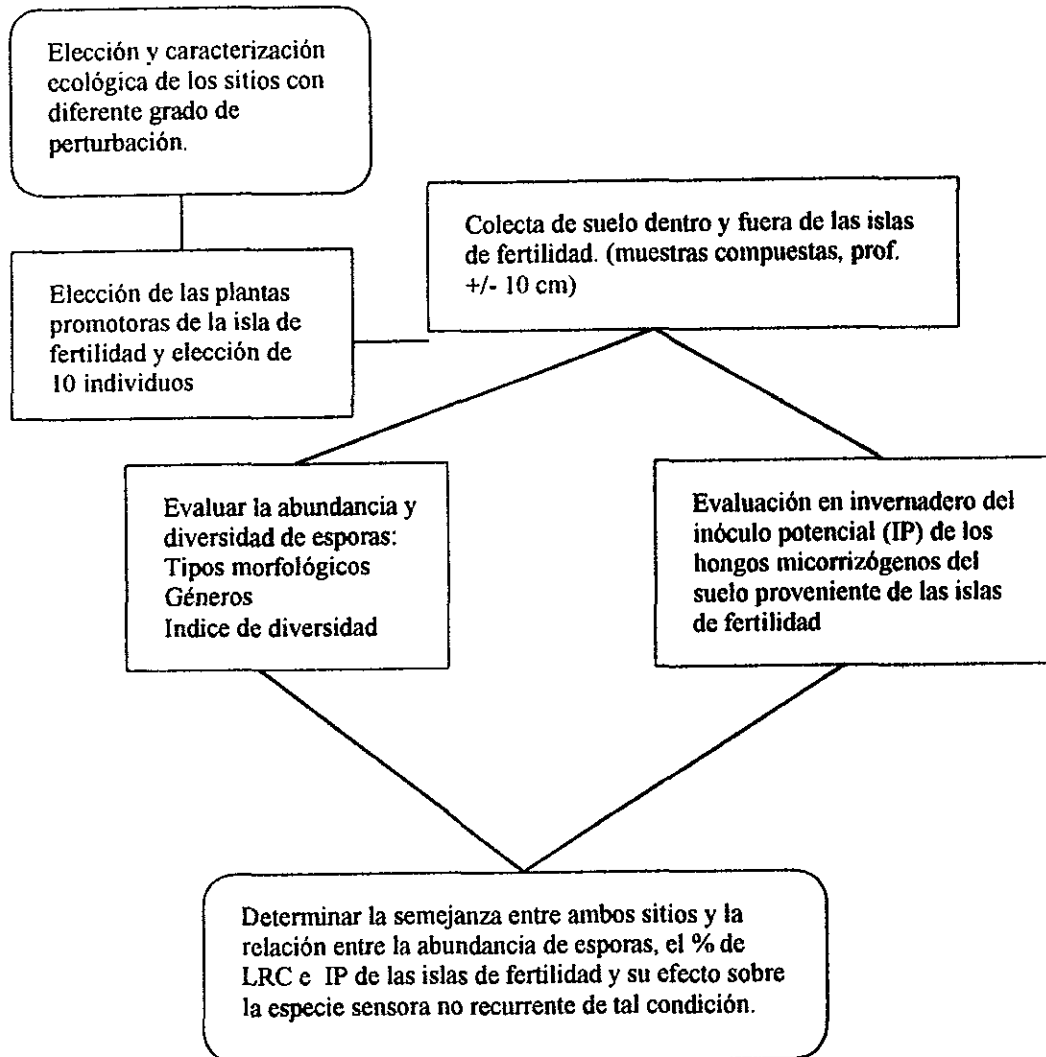


Fig. 1. Esquema general de la metodología.

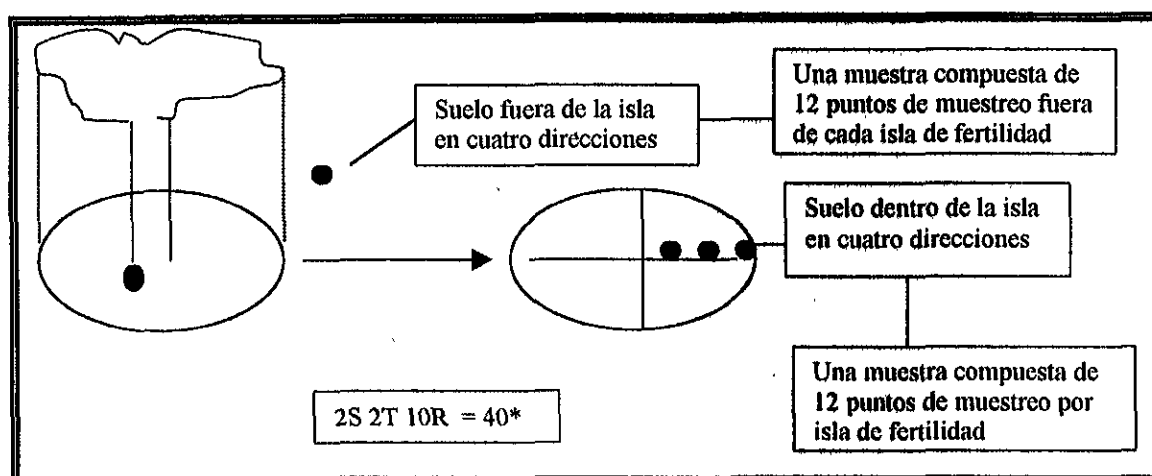
Diseño experimental

Tratamientos

Agostadero más conservado Santiago de Anaya (SA)		Agostadero menos conservado González-Ortega (GO)	
Dentro de la isla de fertilidad	Fuera de la isla de fertilidad	Dentro de la isla de fertilidad	Fuera de la isla de fertilidad
DIFS+ (1)	FIFS+ (2)	DIFS- (3)	FIFS- (4)

Cuadro 1. Distribución de los tratamientos. +, agostadero más conservado y -, agostadero menos conservado.

Muestreo de suelo



Elección de las islas de fertilidad

- Se ubicó la especie promotora de la isla de fertilidad, caracterizada por semejanza de tamaño (altura), cobertura del dosel de los arbustos que generan la isla.
- Cada isla de fertilidad elegida dependiendo del arbusto elegido estuvo bien delimitada y no traslaparse con el dosel de otros individuos.
- El muestreo del suelo y elección de las islas de fertilidad representativas del sitio se realizó por medio de transectos con orientaciones transversales, norte-sur y este-oeste.
- Número de árboles de mezquite elegidos fue mayor a 20 individuos
- Se seleccionaron 10 islas de fertilidad al azar.
- El muestreo del suelo fuera de la isla se realizó en sitios descubiertos de vegetación.

Evaluación en invernadero de la potencialidad del inóculo de los hongos micorrizógenos arbusculares del suelo proveniente de las islas de fertilidad de ambos agostaderos.

Cuadro 2. Preparación de las diluciones.

Dilución %	Suelo gramos	Arena estéril gramos
0	0	1000*
25	250	750
50	500	500
100	1000	0

*Con un filtrado del suelo de cada tratamiento, que asegura la no presencia de micorrizas arbusculares, pero que introduce las poblaciones microbianas nativas al inóculo (Roldan-Fajardo, 1994)

Tratamientos	DIFS+	FIFS+	DIFS-	FIFS-
# Muestras	10	10	10	10
Muestras compuestas	5	5	5	5

4T 4D 5R = 80 macetas

Especie sensora: *Bouteloua curtipendula*

Evaluación del % de LRC por MVA

Determinación el inóculo potencial, en número de propágulos (esporas, esporas en raíz y % de LRC por MVA)

(método de Liu y Luo, 1994)

Fórmulas empleadas para el cálculo de:

1 Índice de diversidad de Shannon-Wiener (Krebs, 1995): $H' = - \sum_{i=1}^s (p_i)(\ln p_i)$

Donde: p_i = proporción de la muestra total de la i ésima especie; s = núm. de especies y; \ln = logaritmo base e

2 Equitatividad (Krebs, 1995): $E = H'/H' \text{ máx}$

Donde: $H' \text{ máx}$ = Índice de diversidad máxima; $H' \text{ máx} = \ln s$

3. Índice del Valor de Importancia (Brower y Zar, 1990): Se obtuvo sumando los valores de cobertura, abundancia y frecuencia relativa (*e.i.* porcentual) para cada especie.

ANEXO II

Datos sobre el experimento en invernadero

Fecha de siembra: 5 de Julio de 1999

Fecha de cosecha: 8 de Octubre de 1999

Cuadro 3. Datos de germinación de las semillas de *Bouteloua curtipendula*

	Temperatura Promedio (°C)	No. de semillas*/ lote	% de germinación	No. días de la siembra al inicio de la germinación	No. de días en que se alcanzó el % de germinación
En caja petri, bajo condiciones de invernadero	31 °C	50	92%	1 día (24 hrs)	5
En caja petri en la cámara de crecimiento	Min. 13 °C Máx. 32 °C	50	93.6%	2 días (53 hrs)	5

* Las semillas se pusieron a germinar y se sembraron sin glumas, sin embargo, se desinfectaron por 2 min. en HCl diluido.

Cuadro 4. Condiciones de temperatura y humedad durante el experimento

	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
Temperatura promedio (°C)	Min. 14 Máx. 37	Min. 11 Máx. 34	Min. 9 Máx. 31	Min. 8 Máx. 27
Húmedad (riego en mm aplicados por unidad experimental)*	200	250	250	150-200
Tipo de agua aplicada	destilada	destilada	destilada	destilada

* la cantidad de agua aplicada se considera un riego seco, sólo a capacidad de campo, el cual Díaz (1993) trabajó para esta misma especie bajo condiciones de invernadero.

ANEXO III (ver fotos figura 3, pág 66)

Descripción de los tipos morfológicos y de las morfo-especies

Se encontraron 18 tipos morfológicos y 2 especies que a continuación se describen:

a) Tipos morfológicos:

Tipo 1. Esporas grandes y pequeñas de color negro de forma redonda, globosa y subglobosa con algunas con hifa de sostén. Se encontraban en forma solitaria y eran las más abundantes en el tamiz de 44mm y de menor abundancia en el tamiz de 125 μ m.

Tipo 2. Esporas grandes (más abundantes en el tamiz de 125) de color miel claro a oscuro de forma redonda o elíptica y globosas, ocupaban el segundo lugar de abundancia después de las de color negro, al microscopio presentaban hasta tres paredes laminares.

Tipo 3. Esporas muy grandes de color café, forma redonda y globosas, ocupaban el tercer sitio en abundancia, al microscopio una sola pared laminada y muy gruesa y su apariencia resulta ser muy compacta.

Tipo 4. Esporas pequeñas de color verde limón, con una forma elíptica subglobosa, en ocasiones presentaba una forma claviforme con un aspecto de su contenido muy denso, abundaban en suelo que provenía de la zona fuera de la isla de fertilidad del agostadero de Santiago de Anaya.

Tipo 5. Esporas de color blanco lechoso, de forma globosa y elípticas, se encuentran en forma individual Su apariencia es de esporas sucias.

Tipo 6. Esporas de color amarillo, de forma globosa a subglobosa, raramente elípticas.

Tipo 7. Esporas de color blanco muy transparente (hialinas), de un aspecto muy brillante y con una forma que variaba de globosa a subglobosa. Abundaban el tamiz de 44 mm.

Tipo 8. Esporas de color amarillo-limón a un amarillo pálido, se encontraban individualmente en forma globosa y de tamaño muy pequeño, su aspecto era el de una superficie lisa.

Tipo 9. Esporas de color Fiusa, se encontraban individualmente, su forma era subglobosa, su tamaño era regular pues se encontraban sólo en el tamiz de 105 mm y sólo se encontraron en la condición dentro de la isla de fertilidad en el agostadero de Santiago.

Tipo 10. Esporas de color Rojizo, de forma globosa, de un tamaño muy grande y de apariencia de esporas sucias o infestadas.

Tipo 11. Esporas de color blanco, muy compactas de apariencia sucia con hifa de sostén curvada y de tamaño muy pequeño.

Tipo 12. Esporas de forma bulviforme a veces globosas, una apariencia hialina con presencia de hifas de sostén.

Tipo 13. Esporas que presentaban escudo, de tamaño muy grande a mediano (se encontraban en el tamiz 125 y 105 mm), de forma globosa y color café claro.

Tipo 14. Esporas de forma globosa a subglobosa de color amarillo o de anaranjado a rojizas, de tamaño medio, con apariencia de esporas infestadas y al microscopio con muchas ornamentaciones.

Tipo 15. Esporas de color negro, se presentaban en agregados con hifas alrededor y con apariencia de una mora.

Tipo 16. Esporas de forma alargada que se presentaban en conjuntos de 8-10 con una hifa de aspecto transparente unidad a cada espora.

Tipo 17. Esporas de forma claviforme y alargada, color amarillo a café que se presentaban en agregado que parecían la mitad de una naranja.

Tipo 18. Esporocarpos de color negro, café, miel y rojizos, de forma globosa, subglobosa y ovoide, algunos con hifas de sostén.

b) Morfo-especies. Fueron diferenciadas como diferentes especies dentro de un mismo género (Schenck y Pérez 1990), sin embargo no fueron identificadas. Estas sólo se diferenciaron por las características generales de los géneros.

c) Especies.

Acaulospora denticulata. Sieverding y Toro (1987) *Angewandte Botanik* 61: 217-223. En Schenck y Pérez (1990) pág. 69.

Esporas de color amarillo pardo a dorado, formadas individualmente en el suelo, de forma globosa a subglobosa, con un contenido hialino, presenta ornamentaciones que la caracterizan y la distinguen otras esporas.

Scutellospora gregaria. Koske y Walker (1985) *Mycologia* 77: 702-720. En Schenck y Pérez (1990) pág. 241.

Esporas formadas individualmente en el suelo, presentan un bulbo suspensor ecentrico, tienen una forma que va de globosa a subglobosa, color rojo pálido a rojo oscuro. Presenta dos grupos de paredes, el primero compuesto de una pared sencilla y el segundo de una pared laminada.

NOTAS