



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

**Influencia de Hongos Micorrizógenos
Arbusculares (HMA) sobre el desarrollo de
Agave salmiana (Agavaceae) y *Opuntia
streptacantha* (Cactaceae) en condiciones de
invernadero**

**T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
LUIS ALBERTO LUNA CAMACHO**

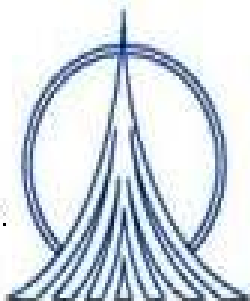
**UNIDAD DE INVESTIGACIÓN
EN ECOLOGÍA VEGETAL**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARCADIO MONROY ATA

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE 2005

Investigación realizada con financiamiento de CONACYT (clave: SEMARNAT-2002-C01-668) y de la UNAM, a través de la DGAPA (Proyecto PAPIIT No. IN-235402)





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.

DEDICATORIAS

Dedico esta tesis y todo mi esfuerzo a:

Agradezco a Dios por permitirme realizarme como persona y sobre todo por darme una gran familia.

A mi papá, a quien le tengo una gran admiración y respeto, porque ha sido un padre ejemplar y un buen amigo. Agradezco a mi padre no solo por darme la vida, sino porque me dio la oportunidad de decidir mi futuro y siempre estuvo cerca para ayudarme cuando más lo necesite. No tengo con que agradecerte todo los sacrificios que has realizado por mí solo estas palabras que nacen de mi corazón te quiero papá.

A mi mamá, a quien le doy gracias por darme la vida y por estar a mi lado en todos los momentos más difíciles de mi vida. Gracias madre mía por levantarme en mis caídas, gracias por tus palabras de aliento. Este paso que doy en mi vida es gracias a ti, a tu esfuerzo y desvelos. Solo me resta decirte que te quiero y que tu y mi papá son lo más valioso que tengo en mi vida.

A mi hermano, de quien recibí apoyo incondicional en todo momento y de quien aprendí a nunca rendirme, gracias hermano. A su familia, en especial, a mis sobrinos Abraham y Nashely, quienes me apoyaron a la realización de este trabajo.

A Michele-Ek por apoyarme a la realización de este trabajo, por estar siempre con mígo en las buenas y en las malas y por todo el amor que nos une.

A mi primo Genaro Camacho, a quien lo considero como mi hermano, gracias por tu apoyo incondicional.

A toda mi familia por ser parte fundamental de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Arcadio Monroy Ata, por la ayuda en la elaboración de este trabajo, así como por su apoyo durante el mismo.

Un especial agradecimiento a los Profesores Ramiro y Armando por su apoyo y dedicación en la revisión y corrección de este trabajo, así como, a sus valiosas sugerencias, las cuales sirvieron para enriquecerlo.

Al Dr. Javier Álvarez, por el apoyo prestado.

Al los que formaron y forman parte del laboratorio de Ecología, en particular a Maribel, Roberto y Mariano quienes siempre mostraron disponibilidad para ayudarme.

A mis amigos con quienes compartí momentos que recordare toda mi vida.

ÍNDICE

I. Resumen	1
II. Introducción	2
III. Marco teórico	4
3.1. Asociación micorrícica	4
3.2. Micorrizas	4
3.2.1. Origen	4
3.2.2. Clasificación de las micorrizas	6
3.2.3. Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA)	8
3.2.4. Colonización de la raíz y anatomía de los HMA	8
3.3. Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) y Restauración Ecológica	10
3.3.1. El papel de los hongos micorrizógenos arbusculares en ambientes áridos y semiáridos	10
3.3.2. Importancia de los hongos micorrícicos en cactáceas y agaváceas	11
3.3.2.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	12
3.3.2.2. <i>Agave salmiana</i>	14
3.4. Zona de estudio	17
IV. Justificación científica	19
V. Problemática	21
VI. Hipótesis	22
VII. Objetivos	23
7.1. Objetivo general	23
7.2. Objetivos particulares	23
VIII. Material y Método	24
8.1. Análisis de semillas	24
8.2. Preparación de inóculo	25
8.3. Preparación de macetas	25
8.4. Inoculación y trasplante	25

8.5. Transpiración de las plántulas	26
8.6. Porcentaje de supervivencia	28
8.7. Tasa relativa de crecimiento (TRC)	28
8.8. Biomasa total y cociente R/V	28
8.9. Eficiencia en el uso del agua (WUE)	29
8.10. Potencial hídrico	29
8.11. Colonización micorrícica	30
8.12. Diseño experimental	31
IX. Resultados y Discusión	32
9.1. Parámetros físicos y químicos del suelo empleado en <i>Opuntia streptacantha</i>	32
9.2. Parámetros físicos y químicos del suelo empleado en <i>Agave salmiana</i>	33
9.3. Temperatura y humedad	34
9.4. Germinación	36
9.5. Supervivencia	39
9.5.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	39
9.5.2. <i>Agave salmiana</i>	41
9.6. Colonización micorrízica	43
9.7. Evapotranspiración real (ETR) y transpiración (TP) acumulada	46
9.7.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	46
9.7.2. <i>Agave salmiana</i>	48
9.8. Crecimiento	50
9.8.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	50
9.8.2. <i>Agave salmiana</i>	53
9.9. Biomasa y uso eficiente del agua (WUE)	57
9.9.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	57
9.9.2. Uso eficiente del agua	61
9.9.3. <i>Agave salmiana</i>	63
9.9.4. Uso eficiente del agua	67
10.0. Potencial hídrico	69
10.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	69

10.2. <i>Agave salmiana</i>	70
10.1. Cuadro final de los resultados más relevantes de <i>Opuntia streptacantha</i> y <i>Agave salmiana</i>	71
X. Conclusiones	72
XI. Recomendaciones	73
XII. Literatura citada	74
XIII. Anexos	84

RESUMEN

Uno de los principales problemas ecológicos a nivel mundial, es la degradación de los suelos, siendo los ecosistemas áridos y semiáridos los más afectados. En este trabajo se estudió la influencia de los Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) en el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) y *Agave salmiana* (Agavaceae), las cuales son plantas suculentas y perennes que medran especialmente en zonas áridas y semiáridas. Sin embargo, estos sitios tienen una cubierta vegetal sobreexplotada, por lo que actualmente se busca reintroducir la vegetación propia de estos ambientes. Por ello, el objetivo de esta investigación fue establecer el efecto de la inoculación del suelo con HMA sobre la tasa de crecimiento (TRC), potencial hídrico caulinar, eficiencia del uso del agua (WUE) y el cociente (biomasa radical)/(biomasa vástago), en *O. streptacantha* y *A. salmiana* en condiciones de invernadero. Las preguntas iniciales fueron: ¿Cuál es la influencia de la micorrización con HMA de plántulas de *O. streptacantha* y *A. salmiana* sobre el crecimiento y desarrollo en condiciones de invernadero?. Las semillas de ambas especies se colectaron en el Valle de Actopan, Estado de Hidalgo, México; el sustrato empleado fue una mezcla de suelo con arena sílica, en relación 1:1 (v/v); para el experimento se conformaron dos lotes de 100 macetas por especie, las cuales se dividieron de acuerdo al siguiente diseño experimental: para *O. streptacantha* se inocularon 50 macetas con hongos micorrizógenos arbusculares (M+); es decir, 1150 g de suelo-arena sílica esterilizados y 50 g de suelo con inóculo; asimismo, a 50 macetas se les adicionaron 1200 g de sustrato estéril (M-) y para *A. salmiana* se inocularon 50 macetas con hongos micorrizógenos arbusculares (M+): 1350 g de suelo-arena sílica esterilizado y 50 g de suelo con inóculo y a 50 macetas se les adicionaron 1400 g de suelo-arena sílica estéril (M-). Así, se cultivaron 200 plántulas durante 8 meses con riego a capacidad de campo en un invernadero. Las variables de respuesta fueron altura, diámetro, cobertura mayor y menor, evapotranspiración y transpiración de las plántulas, las cuales se registraron semanalmente, y el potencial hídrico caulinar, el coeficiente raíz/vástago (R/S), uso eficiente del agua (WUE) y la tasa relativa de crecimiento (TRC), las cuales se evaluaron al final del periodo de cultivo.

Los resultados de los tratamientos micorrizados de *O. streptacantha* y *A. salmiana* muestran diferencia significativas ($p < 0.05$), en varias semanas en la altura y el diámetro o cobertura mayor y menor, debido a la influencia de los HMA. Asimismo, la inoculación produjo, en ambas especies, un aumento de la tasa relativa de crecimiento, biomasa de vástago y raíz (tanto húmeda como seca), además se incrementó el uso eficiente del agua, a diferencia de las plántulas sin micorriza. También se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), en los tratamientos micorrizados, en la supervivencia (80 y 90%), cociente raíz/vástago (0.1054 y 0.0301) y el potencial hídrico caulinar (-0.8 y -0.38 MPa) de *O. streptacantha* y *A. salmiana* respectivamente; sin embargo, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la evapotranspiración y transpiración de las plántulas de ambas especies. Por lo anterior, se concluye que la inoculación con HMA de plántulas de las especies estudiadas promueve un mayor crecimiento y una eficiencia del uso del agua más elevada, lo que facilitaría su establecimiento en programas de restauración ecológica de zonas áridas determinadas.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales problemas ecológicos a nivel mundial, es la degradación de los suelos, debido a la disminución de la fertilidad y al deterioro de las propiedades físicas y biológicas de este sustrato; esto constituye un gran obstáculo para la regeneración de los ecosistemas. Asimismo, la perturbación de las comunidades vegetales naturales es resultado de la sobre-explotación y manejo inadecuado de sus recursos, debido a un desconocimiento de los procesos ecológicos que se dan en las comunidades bióticas (Montaño, 2000).

México es uno de los países más fuertemente afectados por la erosión del suelo (Oropeza, 1995), cuyo grado depende de la cobertura de la vegetación, la pendiente, litología, orden de suelo y además el tipo del sistema erosivo. Este fenómeno consiste, de forma general, en un conjunto de procesos donde las partículas de suelo son removidas de su lugar por diversos agentes, entre ellos el agua y el viento. Además, extensas superficies del país están ocupadas por suelos degradados, debido a procesos como la salinización (Montaño y Monroy, 2000), produciendo a nivel edáfico: retención de agua, disminución de la porosidad y aumento en la compactación.

Las comunidades vegetales que integran a los ecosistemas áridos y semiáridos del territorio nacional, ocupan alrededor del 60% de su superficie, albergando una gran biodiversidad (6000 especies de plantas); dentro de estos ecosistemas los matorrales xerófitos son los más extendidos de la región centro-norte del país ocupando aproximadamente un 40% del territorio (Rzedowski, 1978). Las actividades más frecuentes y redituables en estos ecosistemas son la agricultura, ganadería extensiva, tala inmoderada, las cuales aunadas a las condiciones climáticas como sequías prolongadas, intenso calor y suelos poco desarrollados, han dado como resultado una cubierta vegetal dispersa, perturbada, con baja capacidad de recuperación natural (García y Monroy, 2002. Comunicación personal) y con pérdida de fertilidad del suelo (Allen, 1999).

En este sentido, la restauración ecológica puede detener el proceso de deterioro del suelo, por medio del establecimiento de una nueva cubierta vegetal (Vázquez y Batis, 1996), la cual evita el proceso de erosión, dado que reduce la velocidad cinética del viento y del agua de lluvia al chocar con las hojas de las plantas; así mismo, la vegetación facilita la infiltración hídrica, además de que éstas aportan materia orgánica al suelo, favoreciendo la formación de agregados (del Val, 1989), asegurando así el crecimiento de más vegetación original, para lograr rehabilitar el suelo con una composición florística similar al ecosistema presente antes de la perturbación, mediante la reconstrucción de la diversidad vegetal preexistente (Peña, 2002).

Una apropiada reintroducción de cubierta vegetal debe tomar en cuenta la relación con simbiontes del suelo, además de la selección de micrositios en suelos apropiados para permitir un rápido crecimiento de las raíces y así su establecimiento (Bainbridge, 1990). En estas simbiosis, los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) desempeñan un papel determinante, 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; Fisher *et al.*, 1994; Titus y Del Moral, 1998), incrementar la resistencia a la sequía (Roldán-Fajardo, 1994), aumentar la funcionalidad en la adquisición de nutrientes, principalmente fósforo (Gange *et al.*, 1993), proporciona mayor protección contra patógenos,

además de incrementar la resistencia contra diferentes tipos de estrés (Nakano *et al.*, 2001; Azcón y Barea, 1996; Guttenberger, 2000). Por su parte el fitobionte, que puede ser colonizado a los pocos días de emergencia de la radícula (Robson *et al.*, 1994), da a cambio compuestos de carbono (fotosintatos) y le proporciona un nicho ecológico protegido de los fenómenos del antagonismo microbiano en la rizósfera (Azcón y Barea, 1980; Robson *et al.*, 1994; Mukerji, 1996; Varma, 1998; Guttenberger, 2000; Mukerji y Chamola, 2000).

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman asociaciones simbióticas con el 83% de las dicotiledóneas, 79% de las monocotiledóneas o con cualquier gimnosperma que se haya investigado (Varma, 1998), siendo el tipo de asociación más común en los sistemas naturales (Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996).

En la zona semiárida de Hidalgo hay dos especies que son codominantes: *Agave salmiana* (Agavaceae) y *Opuntia streptacantha* (Cactaceae); siendo ambas nativas de zonas semiáridas, por lo que con este estudio se pretende aportar elementos que permitan restablecer poblaciones de estas especies, con fines de restauración de la vegetación en áreas semiáridas degradadas.

MARCO TEÓRICO

Asociación micorrícica

Simbiosis significa vivir juntos. La simbiosis de la planta-hongo es uno de los tipos más comunes encontrado en el reino Plantae. En este reino se ha observado la simbiosis desde las algas hasta las angiospermas.

En 1887, Antón de Bary acuñó el término simbiosis, que definió en la frase “la vivencia compartida de diferentes organismos”; él consideró dos clases de simbiosis; la simbiosis parasitaria (en la cual el organismo se beneficia a través de otro miembro de la organización) y la simbiosis mutualista (en la cual todos los organismos están involucrados dando origen a un beneficio compartido) (Ville *et al.*, 1996).

Se considera que la simbiosis tiene un gran potencial evolutivo, ya que posibilita a los organismos a adquirir nuevas características en la forma y propiedades de los asociados, las cuales proveen una ventaja frente a sus competidores o depredadores. La simbiosis fue de crucial importancia en la evolución de los eucariontes, con particular referencia en la mitocondria y los cloroplastos (Mukerji y Chamola, 2000).

Existe una innumerable cantidad de relaciones simbióticas en el planeta. Sin embargo, la simbiosis existente entre las plantas terrestres y los Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) es el tipo más común en los sistemas naturales, estableciendo simbiosis con el 80% de las especies de las plantas superiores (Mukerji y Chamola, 2000; Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996).

Micorrizas

Origen

La historia de la micorriza arbuscular se remonta hace unos 400 millones de años, en el período Devónico. Evidencias fósiles (Taylor *et al.*, 1995) y moleculares (Simon *et al.*, 1993) apuntan a esta época como el principio de la asociación entre antecesores de las actuales plantas terrestres y de los actuales hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) (Cigomicota, orden Glomales) (Morton y Benny, 1990). El hecho de que, en la actualidad, más de 95% de plantas terrestres formen micorrizas arbusculares en condiciones naturales (Trappe, 1987) da una idea del éxito de la asociación, de la que ambos organismos se benefician.

Varias hipótesis han surgido para proponer el origen del antecesor del micobionte, pero se piensa que es un grupo monofilético. Pirozynski y Malloch (1975) (tomado de Morton, 1998) sugirieron que éste surgió a partir de la simbiosis de una alga semiacuática y un hongo oomicete, sin embargo Morton (1990) no aceptaba la idea de un antecesor oomicete y propone a un Cigomicete saprobio de, quizá, un hábitat más terrestre. Esta hipótesis es apoyada por las

afinidades morfológica y moleculares de un Gigomicete con linaje *Glomus* del género (*Glomaceae*) (Morton, 1998) (figura 1).

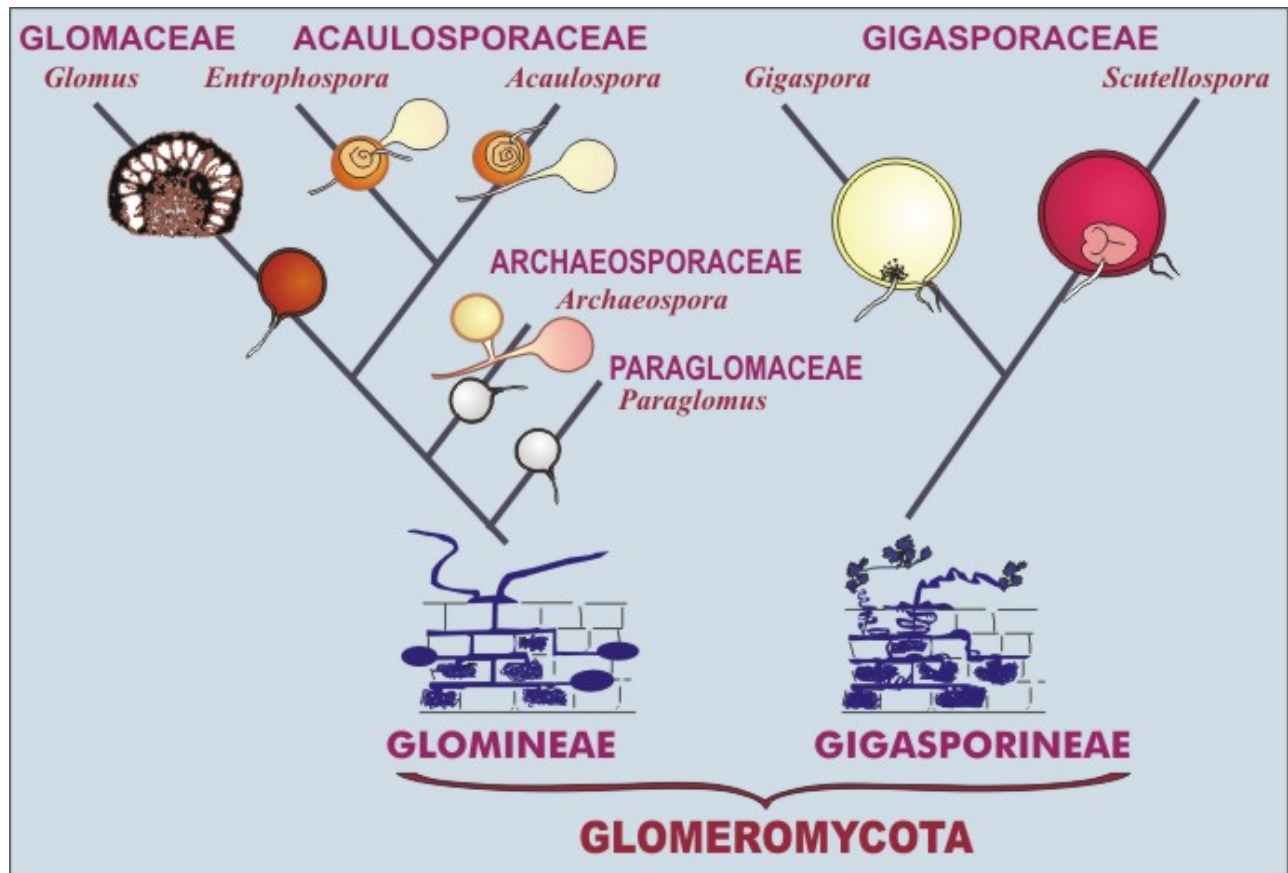


Fig. 1. Filogenia de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA).

Independientemente de cómo y a partir de dónde ocurrió la asociación micorrícica, sí quedan claras las partes que componen esta asociación: 1) la raíz, 2) la estructura fúngica en asociación interna con la raíz y 3) el micelio externo (Lambers *et al.*, 1998); en esta asociación tanto la raíz como el hongo viven una relación simbiótica en que ambas partes tienen beneficios. Dicha relación ayuda a la dinámica y adquisición de nutrientes por las plantas (Jakobsen *et al.*, 1994; Read *et al.*, 1992), mientras que el 10 y el 20% de la fotosíntesis neta de una planta es requerida para la formación, mantenimiento y funcionamiento de las estructuras de los hongos micorrícicos (Jakobsen y Rosendahal, 1990).

La asociación micorrícica normalmente aumenta el crecimiento de la planta por medio de una mayor absorción de agua y nutrientes (Jakobsen *et al.*, 1994); además, las micorrizas ofrecen resistencia a las plantas contra patógenos (Dehne, 1986), aumentan la tolerancia al déficit de agua a través de las hifas externas (Hardie y Leyton, 1981) y ayudan a la planta hospedera a tener un mejor crecimiento, así como un efecto favorable en su reproducción (Lu y Koide, 1994).

MARCO TEÓRICO

Clasificación de las micorrizas

La clasificación de las micorrizas es morfológica y se basa en el sitio que ocupa el micelio fúngico en su asociación con la raíz de la planta; en general se pueden dividir en tres grupos: ectomicorriza, ectendomicorriza y endomicorriza. Con base en los grupos de hongos y plantas que establecen la asociación Harley y Smith (1983), subdividieron a la ectendomicorriza en arbutoide y monotropeide y a la endomicorriza en ericoide, orquideoide y arbuscular (figura 2).

1) Ectomicorrizas: se caracterizan por una modificación de la raíz y porque el hongo la encierra en un denso manto compuesto por un gran número de hifas que rodean a las células del endófito; esta asociación simbiótica se forma frecuentemente entre raíces de gimnospermas y angiospermas y los hongos involucrados son Basidiomicetes, Ascomicetes y Cigomicetos. Se pueden localizar en bosques de árboles y en áreas arbustivas (Lambers *et al.*, 1998).

2) Ectendomicorrizas: su colonización provoca pocos cambios en la morfología de la raíz, formando un manto cortical interno y penetran intercelularmente en el córtex.

a) Arbutoide: el hongo forma un manto, red de Hartig e hifas intercelulares. Estos hongos son pertenecientes a los Ascomicetes y Basidiomicetes y coloniza miembros del orden Ericales.

b) Monotropeide: el hongo forma un manto fúngico, hifas intracelulares e intercelulares y haustorios. Estos hongos pertenecen a los Ascomicetes y Basidiomicetes y colonizan al género *Monotropa*.

c) Ectendomicorriza: el hongo forma en algunos casos un manto, presenta hifas intercelulares e intracelulares. Estos hongos pertenecen a los Ascomicetes y colonizan a las Gimnospermas y Angiospermas.

3) Endomicorrizas o endotróficas: dentro de este grupo existen tres tipos característicos: orquidioides (Rosendhal *et al.*, 1992), ericoides y vesículo-arbusculares, siendo las últimas las más importantes, por su mayor distribución geográfica, predominando en praderas, sistemas agrícolas, ambientes áridos y semiáridos y frecuentemente en selvas tropicales (Brundrett, 1991; Allen *et al.*, 1995), además son muy abundantes en la naturaleza y propias de las plantas de interés en este proyecto.

a) Orquideoide: el hongo penetra intracelular e intercelularmente y forma enrollamientos hifales. Estos hongos pertenecen a los Basidiomicetes y Deuteromicetes y colonizan a la familia Orchidaceae.

b) Ericoide: el hongo penetra intracelular e intercelularmente y forma enrollamientos hifales. Estos hongos pertenecen a los Ascomicetes y Basidiomicetes y colonizan a miembros del orden Ericales.

c) Arbuscular: el hongo penetra intracelular e intercelularmente y forma arbuscúlos. Estos hongos son pertenecientes a los Cigomicetos y colonizan a Briofitas, Pteridofitas, Gimnospermas y Angiospermas.

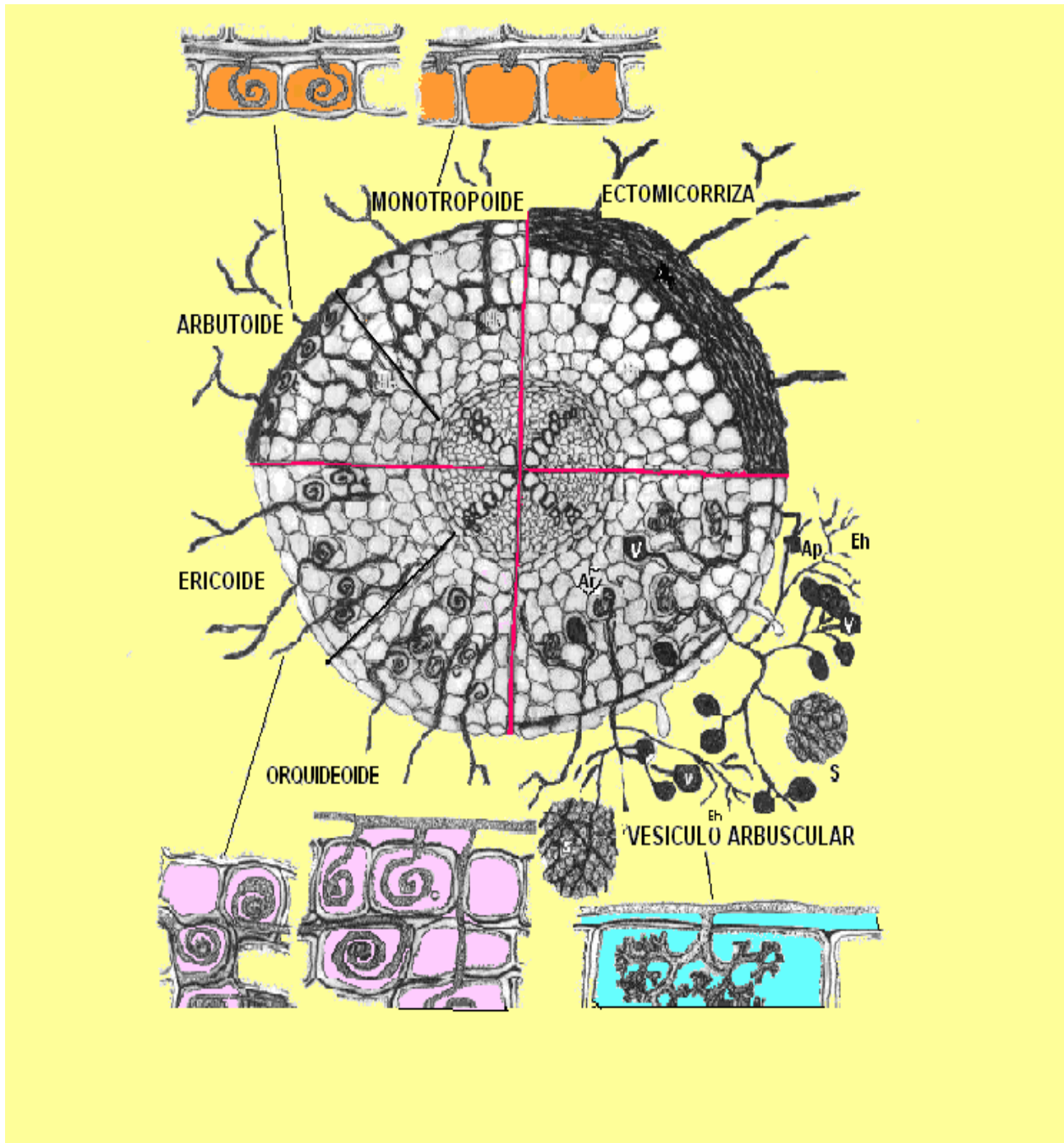


Fig. 2. Clasificación de micorrizas (micorriza vesículo-arbuscular, ectomicorriza y ectendomicorriza), propuesta por Harley y Smith (1985). Donde **Ap** es el apresorio. **Eh** es la hifa extraradical. **V** son vesículas. **Ar** son arbusculos intracelulares en células corticales. **S** es la espora de un hongo micorrizógeno arbuscular.

Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA)

Todos los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pertenecen al orden Glomales que contiene cerca de 150 especies dentro de los géneros *Glomus* (*Glomaceae*), *Acaulospora* y *Entrophospora* (*Acaulosporaceae*), *Gigaspora* y *Scutellospora* (*Gigasporaceae*) (figura 1). El grupo más grande y mejor investigado de HMA, es el género *Glomus*, representado por 79 especies. Sin embargo Schüßler y colaboradores (2001) los elevan al nivel de Phylum: Glomeromycota, más relacionado con Basidiomycota y Ascomycota que con Cigomicota. Aunque esta última propuesta todavía está en discusión en la comunidad científica.

Los hongos micorrizógenos arbusculares presentan una amplia distribución, ya que se encuentran en hábitats terrestres, y son capaces de asociarse con la mayoría de las raíces de Angiospermas, Gimnospermas, Pteridofitas y Briofitas. Dicha asociación puede ser tanto facultativa como obligada por parte de las plantas, dependiendo de sus características particulares (Allen, 1991; Honrubia *et al.*, 1992). Hay notables excepciones como las plantas de las familias Brassicaceae, Chenopoiaceae y Cyperaceae que casi no presentan micorrización (Newman y Reddell, 1987). La diversidad de estos hongos depende de varios factores como los son: el área de estudio, la estación del año, las características edáficas, además, del grado de perturbación de la vegetación (González-Chávez *et al.*, 2001).

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), como componentes importantes del suelo en todos los continentes (salvo en la Antártida), 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).

Colonización de la raíz y anatomía de los HMA

Los HMA forman estructuras en las raíces de la planta hospedera tales como hifas, arbusculos y vesículas, mientras que en la parte extrarradical incluyen hifas y esporas. Los arbusculos son estructuras intrincadas, con zonas que contienen carbono, agua y minerales que son transferidos a la planta y el hongo (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988). Generalmente la aparición de dichas estructuras dependerá del tipo de hospedero; la vida media de los arbusculos es, en promedio, de 13 a 18 días en especies no leñosas y de 30 a 40 días en especies leñosas (Bécard y Piché, 1992). Las vesículas son estructuras intracelulares redondas, elípticas o irregulares, formadas por un hinchamiento de la hifa entre y dentro de las células corticales, las vesículas se consideran estructuras de almacenamiento del hongo, ya que contienen lípidos (Brown y King, 1984). La principal función de las hifas externas es el incremento de la superficie de contacto de la planta y el flujo de agua y nutrimentos y adquiere mayor importancia en ecosistemas donde hay deficiencias de éstos (Harley y Smith, 1983) (figura 3).

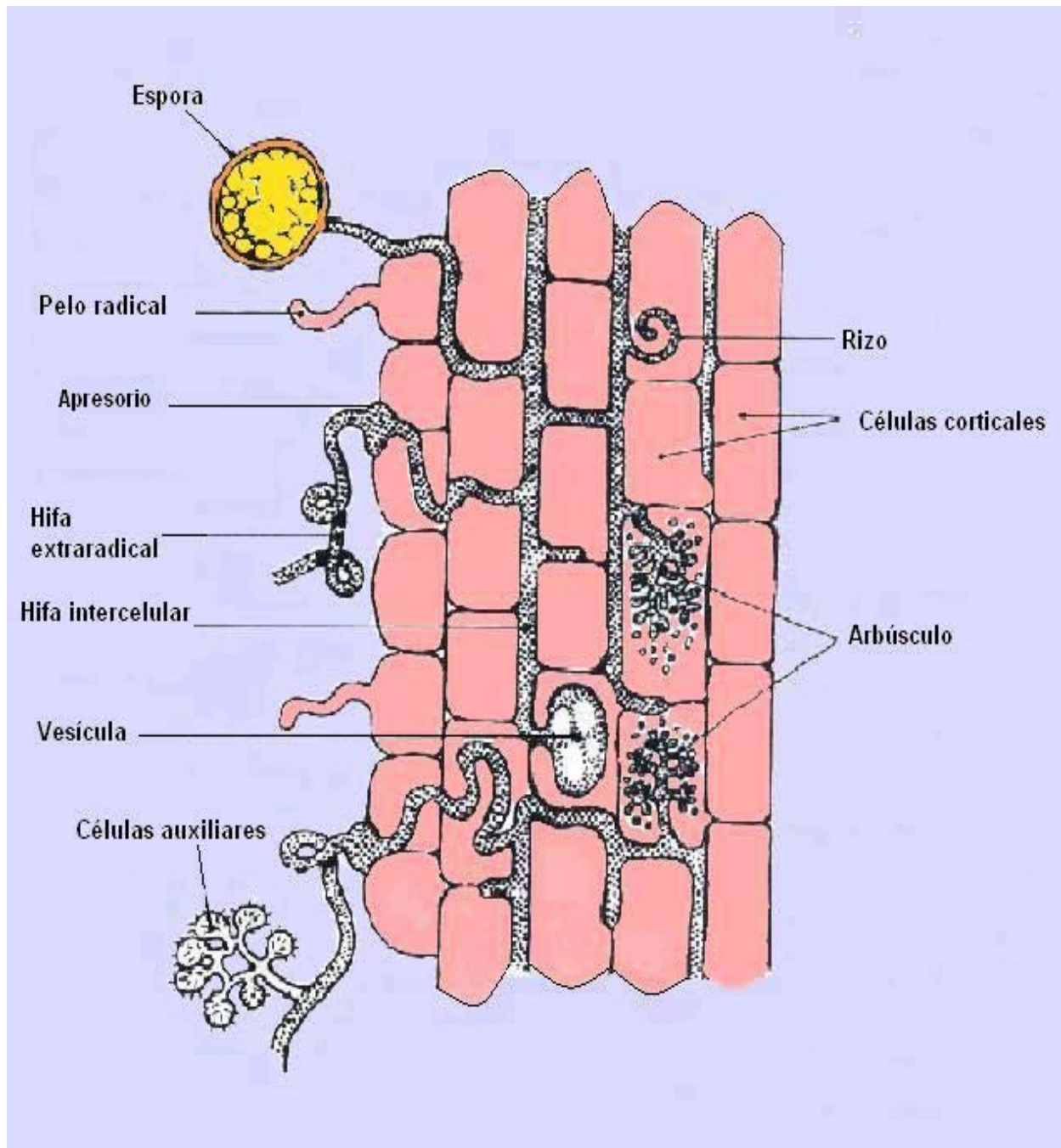


Fig. 3. Sección longitudinal de una raíz representando esquemáticamente el establecimiento y formación de una micorriza arbuscular. Modificada por Brundrett *et al.*, 1994.

La micorriza arbuscular se ha reportado como un factor biótico importante en el desarrollo de especies vegetales, adquiriendo mayor importancia en el establecimiento y supervivencia de las plántulas y ayudando a la incorporación de nutrientes en el hospedero (Marschener y Dell, 1994). Por lo tanto, los HMA son determinantes de la estructura de las comunidades vegetales (Camargo-Ricalde, 2001).

Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) y Restauración Ecológica

Los hongos micorrizógenos arbusculares, elementos de la microbiota edáfica, son considerados especies clave que juegan un papel importante en la estructuración y funcionamiento de las comunidades vegetales.

Cuando se busca recuperar ecosistemas degradados, se pueden utilizar tres técnicas: 1) la restauración, con el fin de llegar a la condición original del sitio; 2) la rehabilitación, donde se incluyen algunas especies exóticas para superar la degradación (con fines ecológicos y económicos) y 3) la recuperación, donde se utilizan sólo especies exóticas (con fines también ecológicos y económicos) (Lamb *et al.*, 1997).

Un factor importante para el éxito de la restauración, está determinado por el uso de herramientas biológicas que aseguran el establecimiento de las especies, como también, una mayor velocidad de crecimiento y madurez. En este sentido, los microorganismos edáficos juegan un papel preponderante debido a su gran diversidad y funciones en el suelo, así como por los beneficios que generan para otros organismos, por las interacciones que sostienen con ellos, como la interacción mutualista que se registra entre hongos y raíces (Sylvia, 1998). En los ecosistemas naturales, las micorrizas participan en el mantenimiento de la diversidad y la estructura de las comunidades (Read, 1993), ocasionando un relajamiento en la competencia con pastos y malezas, colonizadoras de pastizales y acahuals abandonados, al promover el establecimiento y ventajas competitivas de plántulas bajo condiciones nutricionales limitantes (Allen, 1991; Gange *et al.*, 1993).

El papel de los hongos micorrizógenos arbusculares en ambientes áridos y semiáridos

México, tiene alrededor de 125 millones de hectáreas de zonas áridas y semiáridas, es decir, alrededor de un 60% del territorio nacional (Rzedowzki, 1978). Una de las características de estos 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 disminuye su disponibilidad cuando el potencial hídrico del suelo decrece o por formar compuestos de calcio, que también abundan en este tipo de suelos; esta característica, aunada 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 (Montaño, 2000).

Hay pocas investigaciones con respecto a la fisiología y ecología de los hongos micorrícicos en ecosistemas desérticos y semidesérticos (Rundel y Nobel, 1991). Sin embargo, la micorriza arbuscular de la clase Cigomicete, orden Glomales, del género *Glomus*, se ha encontrado relacionada con las raíces de la familia Cactaceae y Agavaceae (Nobel, 1988). Esta simbiosis mutualista puede ser ventajosa para aquellas plantas que habitan zonas áridas, en donde el fósforo está en formas insolubles, provocando que los iones de este elemento se encuentren en baja disponibilidad, además de que los suelos tienen poca humedad (Nava *et al.*, 1997). Es frecuente que las plantas vivan en condiciones de perturbación ambiental en las zonas

áridas y semiáridas, por lo que en estos ecosistemas la micorriza es fundamental (Ferrera-Cerrato, 1983). Al parecer los efectos de la micorriza arbuscular en las cactáceas son: incrementar la longitud de las raíces, propiciar mayor capacidad de exploración de los recursos del suelo, favorecer la biomasa radical y facilitar la absorción de agua y nutrimentos.

La pérdida por erosión altera las propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo. Estos cambios drásticos en el ambiente pueden disminuir, de una manera importante, la formación de la micorriza. La micorriza arbuscular contribuye de manera significativa a la estabilidad del suelo, ya que los hongos producen grandes cantidades de hifas que ayudan a mantener unidas las partículas del suelo. Los suelos erosionados tienen índices muy bajos de fertilidad, limitando el potencial benéfico de la inoculación micorrícica; a pesar de lo anterior, la inoculación con HMA es una propuesta para ayudar a la rehabilitación de estas áreas (Sylvia y Williams, 1992).

Importancia de los hongos micorrícicos en cactáceas y agaváceas

En las regiones áridas y semiáridas es común observar plantas xerófitas, de las cuales, las más persistentes a condiciones severas de sequía son las suculentas, en las que el agua se almacena en hojas, tallos o raíces crasos. En éstas no hay absorción de agua en períodos de sequía, pero después de la lluvia pueden formarse raicillas de corta duración que absorben la humedad (Grime, 1982).

Las cactáceas y las agaváceas son plantas suculentas y perennes, especialmente adaptadas para las zonas áridas y semiáridas. En primera instancia, las cactáceas no compiten adecuadamente en hábitats donde otras plantas pueden sobresalir más que ellas creándoles sombra profunda, no tienen tolerancia al frío y generalmente no crecen en suelo salinos; además, los factores bióticos como la polinización y herbívora pueden tener efectos drásticos que limiten su abundancia y distribución, sin embargo la asociación que existe entre cactáceas y agaváceas se presenta entre un 70 y un 30% según la localidad (Gibson y Nobel 1990). Por otro lado, durante la época de sequía, junto con las plantas caudocifolias, se encuentran sometidos a un estrés hídrico y por lo tanto, se dificulta la absorción de los nutrimentos, sin embargo, debe tomarse en cuenta que los cactus y los agaves son perennes y esto les hace más difícil su supervivencia en el período de sequía.

Al parecer, los efectos de la micorriza arbuscular en los cactus y agaves son, promover el incremento de la longitud de las raíces, propiciar mayor capacidad de exploración de los recursos del suelo, favorecer la cantidad de biomasa radical y facilitar la absorción de agua y nutrimentos. Sin embargo, aún se necesitan más resultados para estimar la influencia de la micorriza arbuscular en cactáceas y agaváceas (Rincón *et al.*, 1993).

Opuntia streptacantha

Opuntia streptacantha Lemaire, comúnmente conocido como “nopal cardón”, pertenece al género *Opuntia* y a la familia Cactaceae. Su origen es de zonas áridas y semiáridas del centro y norte de México. Su crecimiento y su distribución está íntimamente relacionado con las condiciones climáticas, por lo que se puede presentar cultivado en áreas reducidas con microclimas y condiciones semejantes a las áreas de distribución natural. Las poblaciones más importantes de esta especie se encuentran en la zona árida del Altiplano Mexicano, comprendiendo a los estados de: Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Aguascalientes y Zacatecas, hasta el Valle de México. También existen en los estados de Puebla y Oaxaca. Esta especie de nopal se distribuye en forma natural en México, en una superficie aproximada de 3.8 millones de hectáreas, alcanzando hasta 600 ejemplares por hectárea (INIF, 1981).

La especie se desarrolla naturalmente y/o artificialmente en condiciones con precipitación de unos 400 mm de lluvia anual, aunque puede soportar precipitaciones más bajas. Las temperaturas medias anuales son de 18.7 °C, y las extremas de 50 y -2 °C, con presencia de heladas en los meses de noviembre a febrero y eventualmente en marzo. Las temperaturas bajas perjudican a la planta, principalmente a las pencas o cladodios jóvenes; esta especie es funcional en suelos de origen coluvial con profundidades entre 10 y 40 cm. Los colores predominantes son gris y café, el contenido de piedras y grava se mantiene entre 30 y 50%. La textura de los suelos es principalmente migajón arenoso, limoso o de textura franca. El pH varía de 5.4 a 8.3, correspondiendo los valores más bajos a suelos de origen ígneo. La altura sobre el nivel del mar donde prospera esta especie es muy variable; en la parte central del país se desarrollan en alturas que varían de 1800 a 2700 msnm, por lo que es considerada como una especie característica del semiárido de las zonas altas. Se distribuye en sectores planos de valles, en laderas bajas, medias e inclusive, en las partes altas y cimas de cerros de escasa altura, en exposiciones bien soleadas.

Uno de los valores e importancia de esta especie es como planta forrajera para el ganado, cuyas características favorables son: precocidad, desarrollo vegetativo, cladodios o pencas con pocas espinas, resistente a plagas y enfermedades, alto valor nutritivo y una excelente fuente de agua para lugares muy áridos. La tuna o fruto del nopal constituye otra alternativa la cual se puede utilizar como alimento en forma directa o para la extracción de subproductos como el queso de tuna, jugo de tuna, la melcocha, colorantes, anticorrosivos, miel, jalea, colonche y pulque. De la semilla es posible extraer aceite comestible que puede ser empleado en la dieta humana.

Esta especie es una planta suculenta, espinosa, corpulenta, de hábito arborescente de 2 - 5 m de altura con tronco bien definido de más de 65 cm de diámetro, con floración abundante de colores llamativos de color amarillo hasta anaranjadas. El fruto es de una baya globosa de 5 cm de diámetro de color rojo oscuro o amarillento, llamado “tuna cardona”. Las raíces centrales son pivotantes y profundas. La floración se presenta en los meses de marzo a mayo, prolongándose en ocasiones hasta junio. La fructificación y cosecha empieza en los meses de julio hasta septiembre, dependiendo de las condiciones climáticas, especialmente de la precipitación. Las plantas son tolerantes a altas temperaturas mínimas extremas cercanas a cero o bajo cero produciendo severos daños. Por lo general, se recomienda agregar materia orgánica o fertilizantes en áreas bajo cultivo. La planta tiene una amplia capacidad colonizadora aunque en plantaciones requiere de ciertas labores como limpia del terreno y poda de las plantas. Los frutos son muy apetecidos por aves y roedores (INIF - SARH - CONAZA, 1981).

Opuntia streptacantha se reproduce básicamente en forma vegetativa mediante la plantación de pencas o cladodios, esta se debe hacer en épocas de secas, dejando las pencas secar en periodos de 15 a 30 días antes de ser plantadas para evitar la pudrición. Tiene un alto grado de prendimiento y capacidad invasora en terrenos degradados y erosionados (Rodríguez, 1980).

Entre las plagas más comunes de esta especie están los insectos depredadores como el picudo barrenador (*Cactophagus spinolae* Gyll), cuyas larvas devoran los tejidos internos de la planta construyendo galerías. Otro de los insectos es el gusano blanco del nopal (*Lanifera cyclades* Ducre), que deposita los huevesillos en las pencas al nacer las larvas, perforan la parte interna de la planta, la cual se debilita hasta producir su muerte. Otras plagas son el gusano cebra (*Olycella nephelepsa* Dyar), el picudo de las espinas (*Cylindrocapturus biradiatus* Champs), la chinche roja (*Heperolabops gelastops* Kirkalev) y la grana cochinilla (*Dactylopius indicus* Green).



Fig. 4. *Opuntia streptacantha* Lem. **A** y **B** especie totalmente desarrollada en campo. **C** flor de la especie.

Agave salmiana

Uno de los principales problemas en cuanto a taxonomía del género *Agave* fue situarlo en la familia a la que pertenecía, ya que, aun cuando se clasificó dentro de Agavaceae, existían referencias bibliográficas que lo incluían en otras familias (Vázquez, 1977).

Hutchinson (1973), incluyó en la familia Agavaceae al género *Agave*; los géneros que incluyen esta familia pertenecían a las Liliaceae y las Amarilidaceae. Este autor argumenta que el carácter ínfero o súpero del ovario se le ha dado demasiada importancia en la taxonomía de las monocotiledóneas, y propone otros caracteres, como el tipo de inflorescencia y hábito, que son mucho más importantes que la posición del ovario en la distinción de las familias propuestas por Engler-Pranti (1930) y Bentham-Hooker (1883); estos caracteres nos dan una mejor agrupación de géneros aislados o cercanos de las diferentes familias.

La presencia de inflorescencia escamosa umbelada, con un involucro de dos a más brácteas membranosas (rara vez una sola), es un carácter de Amarilidaceae. En cambio, las Liliaceae nunca tiene una verdadera umbela; el carácter distintivo para separar a las agaváceas de las liliáceas es su hábito arborescente. Las Agavaceae casi nunca tienen bulbos, a la manera de muchas *Liliaceae*, y su inflorescencia nunca es una umbela como en las amarilidáceas.

El género *Agave*, cuyo nombre viene del griego y significa “admirable”. Berger (1915) propone que México es el centro de origen del género y que su distribución se localiza principalmente en las zonas áridas y semiáridas de México y Norteamérica. En el continente Americano se reportan aproximadamente 310 especies, de las cuales en México existen 272, por ello se considera a este país como centro de origen del género.

En cuanto las características botánicas del género son plantas perennes, rizomatosas, de tallos acaules, hojas grandes dispuestas en roseta y suculentas-fibrosas que terminan en una espina; los márgenes de las hojas presentan pequeñas espinas ganchudas o rectas; inflorescencia en espiga o panoja con escapo largo semileñoso; las flores son de color amarillo verdoso, protándricas con perianto infundiliforme de tubo de longitud variable y seis segmentos casi iguales; seis estambres filamentosos filiformes, más largos que los segmentos del perigonio, con anteras amarillentas; ovario ínfero trilocular, tricarpelar, con placentación axilar, multiovilada; fruto capsular leñoso alargado, dehiscente con 3 alas con numerosas semillas aplanadas algo triangulares de testa negra (Conzatti, 1947; Gómez Pompa, 1963; Gentry, 1978 y 1982).

Los agaves son monocárpicos, semelparos, esto es, que sólo tienen una floración al cabo de la cual la planta muere. Aun cuando exista alta producción de semilla en la reproducción sexual, debido a su gran depredación y también a que las condiciones de germinación no son siempre muy adecuadas, su reproducción es principalmente en forma asexual (por hijuelos).

Agave salmiana pertenece al género *Agave*, los cuales son plantas medianas a grandes, con tallo corto y grueso, rosetas fuertes de 1.5-2.0 m de altura; hojas de 1-2 m de longitud por 20-35 cm de ancho, linear-lanceoladas, acumunadas, carnosas y gruesas, color verde a glauco-grisáceo, cóncavas a acanaladas en la cara interior y profundamente convexas en la base, el ápice sigmoidalmente curvado; margen repando, algunas veces mamilado; dientes muy largos en la parte media, de 5 a 10 mm de longitud, se parados de 3-5 cm, color café grisáceo, la cúspide recta

a recurva desde la base; espina larga, fuerte, tubulada, de 5 a 10 cm de longitud, color café oscuro-grisáceo, acanaladas ampliamente por arriba de la mitad de su longitud, largamente decurrente, algunas veces hasta la mitad de la hoja la cual presenta un margen córneo grueso; inflorescencia una panícula fuerte de 7 a 8 m de altura, escapo floral con brácteas grandes y succulentas; flores de 80-110 mm de longitud, amarillas y con el ovario de color verde, gruesas y carnosas; ovario de 50-60 mm de longitud, grueso, cilíndrico, no estrechado del cuello; tubo infundibuliforme, de 21 a 24 mm de longitud por 15 a 20 mm de diámetro, con pared gruesa; tepalos desiguales, lanceolados, doblados hacia el interior, los extremos de 21 a 25 mm de largo por 6 mm de ancho, los internos de 2 a 3 mm más cortos; filamentos de 57 a 70 mm de longitud, insertos arriba de la mitad del tubo; antera de 30 a 35 mm de longitud, amarillas, excéntricas; cápsulas de 5.5-7.0 cm de largo por 2.0-2.2 cm de diámetro, estipitadas, leñosas, color café; semillas de 8-9 por 6-7 mm, negras deprimidas, triangulares con el embrión recto y el endospermo carnoso. Este agave se conoce comúnmente como: akamba, maguey pinto, maguey de pulque y maguey manso (Granados, 1993).

El gran maguey pulquero, crece conspicuamente sobre grandes regiones de tierra en el Altiplano Central de México, frecuentemente a lo largo de las carreteras cercanas a la Ciudad de México y en los estados de Michoacán, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla y Morelos. Esta área del agave es aproximadamente de 350 km de ancho (E-W) y 10 km (W-E) de Jalisco a Tehuacan. Este agave forma parte de la asociación *Acacia-Opuntia-Agave*. El cultivo de este maguey prospera en condiciones de temperatura que va desde los 13.6 hasta 17.8 °C (clima templado o frío) y precipitaciones, desde los 360 hasta los 1000 mm. La altura a la que se desarrolla esta especie es de los 1230 a 2460 metros sobre el nivel del mar (msnm); los agaves pulqueros prosperan en suelos con estratos calcáreos, suelos rojos (alfisoles) y áridos, las texturas predominantes en los lugares donde se desarrollan los agaves son: franco-arenoso, franco-arcilloso y areno-limoso. Requieren suelos bien drenados, en general son suelos pobres con una capa arable muy delgada (30 a 90 cm), o terrenos pedregosos y de ondulaciones con poca pendiente; el pH en el que se encuentra comúnmente está comprendido entre: 6.3-7.8; sin embargo, se ha encontrado de 4.9-9.4 mostrando síntomas de desarrollo anormal.

Agave salmiana es utilizado principalmente para la extracción de agua miel y una serie de elementos que son utilizados como fuente de alimento y usos domésticos: como pulque, aguamiel, atole de agua miel, pan de pulque, como forraje, las pencas se usan como tejas para techar casas, se extrae fibra para tejido y vestuario y se usan como cercas vivas.



Fig. 5. *Agave salmiana*. **A** y **B** *Agave salmiana* con tallo floral. **C** Flor de *Agave salmiana*. **D** Quiote con flor de *Agave salmiana* y en la parte inferior izquierda *Opuntia streptacantha* Lem.

Zona de estudio

La zona de trabajo donde se recolectaron las semillas de *Agave salmiana*, *Opuntia streptacantha* y el suelo utilizado en el experimento, se ubica en el sur del Altiplano Mexicano, en una zona semiárida perteneciente al municipio de Santiago de Anaya en el estado de Hidalgo, el cual se localiza entre los paralelos 20° 21' y 20° 25' latitud norte y 98° 54' y 98° 11' longitud oeste, a una altitud de 2059 msnm, en la parte más alta del Valle de Actopan, el cual forma parte del Valle del Mezquital. Limita al norte con los municipios de Cardonal, Ixmiquilpan y Meztlán; al sur con San Salvador y Actopan; al oeste con Chilcuautla, Ixmiquilpan y San Salvador; al oeste con la Sierra de Actopan (figura 6).

Las semillas de *Agave salmiana* y *Opuntia streptacantha* fueron recolectadas en la localidad de Xitzio, ubicada en las coordenadas: 20° 22' 30" de latitud norte y 98° 56' 13" de longitud oeste, del Valle de Actopan.

El suelo utilizado para hacer la mezcla suelo-arena sílica 1:1 utilizada en las unidades experimentales, de *Agave salmiana* y *Opuntia streptacantha*, fue recolectado en el municipio de Santiago de Anaya, localizado en el Valle de Actopan, Hidalgo, en las coordenadas: 20° 23' 28" de latitud norte y 99° 01' 22" de longitud oeste.

Clima

El clima del Valle de Actopan está determinado principalmente por el patrón general de circulación atmosférica que caracteriza a esta latitud, el cual es acentuado por su orografía. La altitud es la determinante primordial de la temperatura. Los tipos de clima, son BS₁K(w'')w(i')g y BS₀k(w'')w(i')g semiáridos templados con régimen de lluvias de verano con un período de sequía intraestival, régimen de temperaturas con poca oscilación y con temperatura mensual máxima en primavera. Ambos climas tienen temperatura media anual entre 16° y 20°C y 550 mm de precipitación media anual, concentrada en los meses de junio a septiembre, seguida por un periodo de sequía de 6 a 8 meses (García y Monroy, 2002).

Vegetación

La vegetación de la zona es selva baja representada por bosque cauducifolio espinoso (árboles de talla baja <15 m, espinosos, principalmente leguminosas) y matorral espinoso crasicauléscente. Las especies que se encuentran como dominantes fisonómicas del estrato arbóreo son *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia streptacantha* y *Prosopis laevigata*. En el estrato arbustivo sobresalen *Acacia* spp., *Mimosa biuncifera*, *Agave* spp., *Eupatorium spinosarum*, *Opuntia imbricata*, *O. leptocaulis*, *O. robusta* y *Condalia mexicana*. En el estrato herbáceo son frecuentes *Bouteloua curtipendula*, *B. hirsuta*, *Echinocereus cinerascens*, *Enneapogon desvauxii*, *Eragrostis* spp., *Ferocactus* spp., *Leptochloa dubia*, *Mammillaria* spp., *Muhlenbergia repens*, *Jatropha dioica* y *Physalis* sp. (García y Monroy, 2002).

JUSTIFICACIÓN CIENTÍFICA

Las zonas áridas y semiáridas ocupan entre el 50 y 70% del territorio nacional (Rzedowski, 1978; Maldonado, 1993). El clima de estas zonas se caracteriza por precipitaciones escasas y erráticas, alta evaporación debido a las elevadas temperaturas del día, baja humedad atmosférica, alto albedo y grandes oscilaciones en el calentamiento del suelo. Estas condiciones unidas a las características topográficas locales y a las propiedades físico-químicas del suelo resultan en un escaso desarrollo de la cubierta vegetal (Rzedowski, 1978).

Las comunidades vegetales presentes en las zonas áridas y semiáridas del centro y norte del país conforman el 80% de las áreas de pastoreo. En la zona semiárida del Estado de Hidalgo, la principal actividad económica es la ganadería extensiva, seguida de una agricultura de temporal, donde parte de la vegetación natural es desmontada para transformar a estos ecosistemas en terrenos agrícolas. Los matorrales y pastizales abiertos son el tipo de vegetación que sustenta la actividad ganadera, la cual es permanente durante casi todo el año, a diferencia de la estacionalidad de la vegetación, la cual está integrada por diversas plantas, forrajeras y no palatables, arbustivas y herbáceas, que generalmente presentan un crecimiento estacional y escasa cobertura. En los últimos años debido al aumento de la población humana, se ha intensificado su explotación, provocando la excesiva extracción de las especies útiles, el sobrepastoreo y el avance de la frontera agrícola a expensas de la destrucción extensiva de la vegetación natural. Por esta razón es de vital importancia realizar estudios que generen conocimientos útiles para conservar estos ecosistemas deteriorados y facilitar la restauración ecológica de las áreas perturbadas.

La inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares puede ser una alternativa a realizar la reintroducción de plantas en las zonas áridas ya que favorecen las relaciones hídricas, protegen las raíces contra ataques de parásitos, reducen los efectos de alelopatía producidos por plantas vecinas, ayudan a resistir condiciones de estrés producidas por la sequía, la salinidad del suelo, metales pesados, aumento en la temperatura del suelo, por inundaciones y aumentan las probabilidades de establecimiento de las plántulas y supervivencia de las mismas, ya que también proporcionan ventajas al hospedero frente a otras plantas competidoras por los mismos recursos (Azcón y Barea, 1980; Robson *et al.*, 1994; Azcón y Barea, 1996; Mukerji, 1996; Corkidi y Rincón, 1997; Cuenca *et al.*, 1998; Varma, 1998; Guttenberger, 2000; Mukerji y Chamola, 2000). Además, la presencia de HMA influye sobre la actividad de microorganismos en el suelo (Bagyaraj, 1990; Andrade *et al.*, 1997) aumentando el número de especies bacterianas y actinomicetes en la rizósfera (Krishna *et al.*, 1982; Ames *et al.*, 1984, tomado de Abdel-Fattah y Mohamedin, 2000). Por esta razón, los hongos micorrizógenos arbusculares son de vital importancia para garantizar el éxito cuando se lleva a cabo la restauración ecológica de la vegetación de cualquier comunidad natural.

Se han realizado relativamente pocos estudios acerca del efecto que tienen los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), sobre las especies de zonas áridas y semiáridas. Sin embargo las cactáceas y agaváceas juegan un papel muy importante en estos ecosistemas, ya que contribuyen, a la conservación de la fauna edáfica en la época de sequía y ayudan a mantener la red hifal de hongos micorrizógenos, que es tan importante en los ecosistemas maduros. Son especies de lento crecimiento y se ha demostrado que algunas cactáceas son altamente

dependientes de la asociación micorrícica, sobre todo en la época de sequía, en la cual mantienen un alto porcentaje de colonización (Allen *et al.*, 1998; Rincón *et al.*, 1993).

Los estudios acerca de la influencia que tiene la simbiosis micorrícica en dos especies nativas de zonas áridas y semiáridas: *Agave salmiana* (Agavaceae) y *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) han sido limitados, pues poco se conoce acerca del efecto de los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) sobre la tasa relativa de crecimiento, producción de biomasa, porcentaje de micorrización y la eficiencia en el uso del agua (WUE).

PROBLEMÁTICA

Cuando los hongos micorrícicos colonizan las raíces de las plantas causan efectos benéficos a éstas. Los beneficios más reconocidos son: incremento en el crecimiento y mayor tolerancia a condiciones adversas (Smith y Read, 1997). La explicación a estos incrementos se ha atribuido a la mayor incorporación de nutrimentos, principalmente fósforo (Davies *et al.*, 1992). Adicionalmente a este efecto nutricional, se ha reportado que las plantas micorrizadas mejoran sus relaciones hídricas (Davies *et al.*, 1996). Además se ha demostrado que en algunas plantas micorrizadas también aumentan su tasa fotosintética (Aguilera-Gómez *et al.*, 1999; Bethlenfalvay *et al.*, 1987). Sin embargo, aún no se conoce completamente el efecto que tienen las micorrizas, por ello sigue siendo escasa la información donde se describa la influencia de la micorrización sobre el desarrollo de *Agave salmiana* (Agavaceae) y de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae). Basándose en lo anterior se planteó responder a las siguientes preguntas:

¿La micorrización con HMA de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) y de *Agave salmiana* (Agavaceae) favorece significativamente su crecimiento y desarrollo en condiciones de invernadero?

Después de ocho meses de cultivo en invernadero:

- ★ ¿Cuál será el efecto de los HMA sobre la proporción de biomasa entre la raíz y el vástago de *Agave salmiana* y de *Opuntia streptacantha*?
- ★ ¿Qué efecto tienen los HMA sobre la tasa de crecimiento de *Agave salmiana* y de *Opuntia streptacantha*?
- ★ ¿Cuál será la efectividad de la colonización micorrícica en raíces de *Agave salmiana* y de *Opuntia streptacantha*?
- ★ ¿Variará el potencial hídrico caulinar de las plántulas de *Agave salmiana* y de *Opuntia streptacantha* en presencia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)?
- ★ ¿Cuál es el efecto que tiene la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en la eficiencia en el uso de agua (WUE) de *Agave salmiana* y de *Opuntia streptacantha*?

HIPÓTESIS

La escasez de agua que se presenta en ambientes áridos y semiáridos y la consecuente disponibilidad limitada de nutrimentos, traen como consecuencia que se inhiba el crecimiento de la vegetación, debido a que el potencial hídrico del suelo es insuficiente para sustentar el desarrollo vegetal; en este caso, las hifas son más eficientes para la absorción de agua que las raíces mismas, por lo que la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares, en condiciones de invernadero, proporcionarán a *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*, un incremento en la supervivencia, evapotranspiración, transpiración, biomasa, coeficiente raíz/vástago, eficiencia en el uso del agua, potencial hídrico caulinar, para sustentar el crecimiento y desarrollo de estas especies en ambientes áridos y semiáridos.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Medir el efecto de la inoculación del suelo con Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA), sobre la tasa de crecimiento y la producción de biomasa en *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) y *Agave salmiana* (Agavaceae) en condiciones de invernadero.

OBJETIVOS PARTICULARES:

En condiciones de invernadero:

1) Determinar la eficiencia en el uso del agua o WUE (Water Use Efficiency) de plantas micorrizadas y no micorrizadas de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*.

2) Evaluar los parámetros relacionados con el desarrollo vegetal tales como son la producción de biomasa húmeda y biomasa seca y el cociente (biomasa radical)/ biomasa aérea) que se generarán al final del periodo de invernadero, tanto en las plantas micorrizadas como en las no micorrizadas.

3) Cuantificar al término de 8 meses, el porcentaje de colonización micorrícica de la cactácea (*Opuntia streptacantha*) y compararla con el porcentaje de colonización del agave (*Agave salmiana*).

4) Evaluar, durante 8 meses, el establecimiento y la supervivencia de plantas micorrizadas y no micorrizadas de *Opuntia streptacantha* y de *Agave salmiana*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Análisis de semillas

La capacidad de las semillas para germinar y producir una planta normal, es el principal atributo a considerar para evaluar su calidad y potencial. Es importante resaltar, que la eficacia y el éxito de la producción de plantas en el vivero y su establecimiento posterior en la plantación, dependen en gran medida de la calidad de la semilla que se utiliza (De la Garza, 1994).

El propósito del análisis de semillas es emitir, con una estimación precisa, la capacidad del los lotes de semillas para producir plantas sanas, vigorosas y adecuadas para la plantación en campo (Wilan, 1991).

Las determinaciones que se realizaron en el laboratorio a los lotes de semillas de *Opuntia streptacantha* y de *Agave salmiana* provenientes de Xitzio, Hidalgo fueron las siguientes:

Opuntia streptacantha y *Agave salmiana*

- ❖ Porcentaje de germinación en relación al tiempo (número promedio de días para que emerja la radícula y la plúmula).

Las pruebas de germinación de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*, se llevaron a cabo en cajas de Petri de 90 mm de diámetro, provistas de tapa. Se colocó agar al 10% sobre la base de las cajas y algodón húmedo respectivamente.

Se trabajó con una muestra de 300 semillas por especie, las cuales antes de ponerse a germinar, se desinfectaron con una solución de hipoclorito de sodio al 10%, manteniéndose en continua agitación durante 10 minutos, se lavaron después con agua destilada, se secaron a temperatura ambiente. En el caso de *Opuntia streptacantha* fueron escarificadas con ácido sulfúrico concentrado durante 3 minutos; este método se estableció después de varios tratamientos pregerminativos utilizando ácido sulfúrico concentrado a diferentes tiempos (1, 3, 5, 10 minutos y un control, en el cual se utilizó agua destilada), con la finalidad de eliminar la latencia de las semillas y estimular su germinación. Mientras que para *Agave salmiana* no se utilizó ningún tratamiento pregerminativo, ya que la semilla no presenta latencia. Por último se subdividieron en grupos de 50 (*Opuntia streptacantha*) y 25 (*Agave salmiana*) semillas por caja (Camacho, 1994).

Se colocaron las semillas en las cajas a una distancia entre ellas de 1.5 cm, se taparon y se mantuvieron en condiciones de luz y a temperatura de 30 °C. Se hicieron conteos diarios para la observación de la emergencia de la radícula y plúmula; así mismo, se registraron las plantas normales, anormales y semillas invadidas por hongos.

La germinación se reportó como porcentaje de la semilla que produjo plántulas normales: Con los datos obtenidos se realizó una curva de porcentaje de germinación contra tiempo.

$$\% \text{ de germinación} = \frac{\text{No. de semillas germinadas}}{\text{No. de semillas totales}} \times 100$$

Colecta y preparación del suelo

El suelo fue recolectado en Santiago de Anaya, Hidalgo. Una vez en el laboratorio (invernadero), el suelo fue tamizado para después hacer una mezcla homogénea del suelo con arena sílica en relación 1:1 (v/v) para facilitar la infiltración de agua. Una vez que estuvo mezclado el suelo, se esterilizó con calor húmedo y 15 libras de presión por pulgada cuadrada, durante dos horas a una temperatura de 120° C en una autoclave.

Producción del inóculo

El cultivo en recipientes con suelo como sustrato proporciona un ambiente favorable para más de 95% de especies vegetales y hongos formadores de simbiosis (Ferguson y Woodhead, 1992). Para micorizar las plantas de este proyecto se usó un inóculo proveniente de un suelo maduro y con vegetación poco perturbada de la zona de estudio, mediante la masificación de esporas de dos especies vegetales: *Lycopersicon esculentum* (jitomate Saladed) y *Lolium multiflorum* (pasto Rye grass). El inóculo inicial fue obtenido de suelo recolectado en Santiago de Anaya. A partir de esto se obtuvo un inóculo de 76 esporas en 50 gramos de suelo. Los géneros encontrados corresponden a *Glomus* entre este posiblemente la especie *Glomus intraradices* y *claroideo* y posiblemente del género *Acaulospora* (Peña, 2002).

Preparación de Macetas

Se colocaron las semillas necesarias en macetas de 1500 g de capacidad, con la mezcla de suelo de la zona de estudio y arena sílica, para tener una planta por unidad experimental. Las macetas son de plástico, las cuales se desinfectaron con alcohol y benzaldehído. A cada una de las macetas se les colocó una bolsa de plástico para facilitar el movimiento de la planta al final del experimento en el momento del transplante.

Inoculación y Transplante

Se conformaron lotes de 100 macetas por especie, las cuales se dividieron de acuerdo al siguiente diseño experimental: 50 macetas se inocularon con hongos micorrizógenos arbusculares (M+): 1150 g de suelo-arena sílica esterilizado y 50 g de suelo con inóculo y a 50 macetas se les adicionaron 1200 g de suelo-arena sílica estéril (testigo: M-).

MATERIAL Y MÉTODOS

En el cuadro 1 se muestra el tratamiento de riego que se aplicó una vez por semana a las 100 unidades experimentales de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*.

Tratamientos	Riegos semanales (% de agua del suelo a capacidad de campo)	
	Semana 1	Semana 2 – 35
M -	100%	100%
M+	100%	100%

Cuadro 1. Tratamientos de riego aplicado a los dos tratamientos (M-: M+) y a ambas especies.

El primer riego se inició antes de transplantar las plántulas, el día 11 de febrero del 2005, en el caso de *Opuntia streptacantha* y el día 4 de Marzo del 2005 para *Agave salmiana*, con la finalidad de que las plántulas no padecieran estrés por este factor. Posteriormente se dejó reposar el suelo durante un periodo de 3 horas, pasado este tiempo se prosiguió al transplante. A la cantidad de agua inicial, solo se repuso la cantidad de agua pérdida semanalmente, hasta los niveles indicados en el cuadro 1. Para realizar esto se determinó la cantidad de agua necesaria para llevar al suelo de las macetas a capacidad de campo y una vez transcurrida la primer semana, se pesaron al azar 10 macetas (5: M – y 5: M +), después se calculó el promedio de agua perdida (evapotranspiración) pesando las macetas antes de cada riego y por diferencia de peso obtener la cantidad de agua que se repondría en las 100 unidades experimentales de cada especie.

La cantidad total de agua irrigada para *Opuntia streptacantha* fue de 3106 ml y de *Agave salmiana* de 3309 ml (por unidad experimental), lo que equivale a 376 mm y 400 mm de H₂O respectivamente. Para poder determinar la transpiración de las plántulas, se utilizaron 5 macetas sin plántula para cada especie (control del riego).

Transpiración de las plántulas

La transpiración de las plántulas se calculó restando a la evaporación del control, la evapotranspiración real medida en el mismo periodo de tiempo, que es el total de agua perdida por evaporación y transpiración de la plántula, en las 50 macetas de cada tratamiento:

$$TP = ETR - EC$$

En donde:

TP = Transpiración de la planta

ETR = Evapotranspiración real

EC = Evaporación del control

La evapotranspiración real es la cantidad de agua perdida semanalmente por evaporación del suelo de la maceta más la transpiración de la planta, y se calculó pesando a las macetas después del riego y restando el peso de las mismas antes del riego de la semana siguiente:

$$ETR = PIS - PFS$$

En donde:

PIS = Peso al inicio de la semana (después de cada riego)

PFS = Peso al final de la semana (antes del riego)

La evaporación del control EC se determinó pesando las 5 macetas sin plántula después del riego y restando el peso de las mismas antes del riego de la semana siguiente:

$$EC = PCIS - PCFS$$

En donde:

PCIS = Peso del control al inicio de la semana (después de cada riego)

PCFS = Peso del control al final de la semana (antes del riego siguiente)

Medición de variables de respuesta semanales de las plántulas

Cuadro 2. Variables de respuesta registradas semanalmente de ambas especies.

Semanalmente se registraron los siguientes parámetros por especie:	
<i>Opuntia streptacantha</i>	<i>Agave salmiana</i>
Altura	Altura
Diámetro	Cobertura mayor
Cantidad de agua transpirada	Cobertura menor
Temperatura	Número de pencas
Humedad	Cantidad de agua transpirada
	Temperatura
	Humedad

La altura y el diámetro (cobertura mayor y menor) se tomaron a partir del primer día del transplante con ayuda de un vernier o con una regla metálica.

Porcentaje de Supervivencia

Para calcular el porcentaje de supervivencia se dividieron el número de plántulas supervivientes (por cada uno de los dos tratamientos) al final del experimento, entre el número inicial de individuos.

$$\% \text{ Supervivencia} = \text{PS} / \text{PI} \times 100$$

En donde:

PS = Número de plántulas al final del experimento

PI = Número de plántulas al inicio del experimento

Al final del experimento

A los ocho meses en el invernadero se evaluó la tasa relativa de crecimiento (TRC) (Hunt, 1982), el potencial hídrico, peso húmedo y seco de raíz-vástago, proporción de biomasa raíz-vástago (BV/BR), porcentaje de colonización micorrícica de las raíces y eficiencia en el uso del agua (WUE).

Tasa Relativa de Crecimiento

La tasa de crecimiento (TRC) de las plántulas, o RGR por sus siglas en inglés (Relative Growth Rate), es una variable muy útil para evaluar el desempeño de una especie ante cualquier condición ambiental que pueda afectar su crecimiento. Esta determinación se realizó mediante el modelo de crecimiento exponencial, el cual describe adecuadamente la fase inicial del desarrollo vegetal (Charles-Edwards *et al.*, 1986). La fórmula empleada fue la siguiente:

$$\text{RGR} = [\ln(\text{altura final en mm}) - \ln(\text{altura inicial en mm})] / [\text{Tiempo (días)}]$$

por lo que las unidades de la tasa relativa de crecimiento son: [(mm/mm)/d] o [d⁻¹].

Biomasa total y cociente R/V

La biomasa seca total de las plantas y el cociente: (biomasa radical) / (biomasa aérea) o raíz/vástago (R/V) o proporción R/S, por sus siglas en inglés (Root/Shoot), fue calculado después de cosechar las plántulas al final del periodo de crecimiento en el invernadero. Para esto las plántulas cosechadas se extrajeron cuidadosamente de las macetas para no perder las raicillas, se lavaron con agua corriente, se cortó la raíz del brote y se pusieron a secar durante 48 h en un horno a 80 °C para obtener el peso seco de la parte aérea, raíz y total. Se utilizó una balanza analítica (marca Ohaus, modelo IP15KS). Finalmente se calcularon las medias de la biomasa seca total y del cociente R/V para los tratamientos micorrizados y los no micorrizados. Cabe señalar que al momento de sacrificar las plántulas, se tomaron y pesaron las raíces más delgadas para obtener el porcentaje de micorrización.

Eficiencia en el uso del agua

La eficiencia en el uso del agua o WUE por sus siglas en inglés (Water Use Efficiency), se define como la proporción entre la materia seca producida y el consumo de agua en un periodo determinado (Salisbury y Ross, 1994); este cociente es importante en las plantas de zonas áridas y semiáridas ya que muestra qué especies o bajo que condiciones producen más biomasa por unidad de agua consumida, es decir qué plantas son más eficientes para producir biomasa bajo condiciones hídricas limitantes. Asimismo la eficiencia en el uso del agua se puede estimar a partir de la pérdida de agua por transpiración acompañada de manera forzosa a la toma de CO₂ en los estomas de la planta (Nobel, 1998). Se definió la eficiencia en el uso del agua a partir del siguiente índice:

$$WUE = (\text{g de biomasa seca total}) / (\text{kg de agua total irrigada})$$

Las unidades de WUE son (g biomasa/kg agua). Para llevar a cabo esta determinación, se midió semanalmente la cantidad de agua evapotranspirada por cada uno de los dos tratamientos en las dos especies. Posteriormente se sacrificaron 5 plántulas por cada tratamiento y por cada especie, se pesaron y se calculó la biomasa en peso seco dejando secar en la estufa a 50 °C durante 48 horas; por último se dividieron los gramos de masa seca obtenida entre el total de agua irrigada en las unidades experimentales a lo largo de las 35 semanas.

Potencial Hídrico

El potencial hídrico, se refiere a la energía libre contenida o potencial químico de las moléculas de agua en el suelo, en la planta, en las células y en la atmósfera (Kramer, 1974). Para determinar el potencial hídrico caulinar de la plántula, dos horas antes, se cubrieron las unidades experimentales con bolsas de plástico de color negro colocándolas dentro de una caja de cartón. Posteriormente se selló la caja y se colocó en un lugar oscuro, para simular la noche. Para determinar esta variable se utilizó la cámara de Schollander (figura 7). Se sacrificaron al azar 5 plántulas por tratamiento y por especie; se cortó la parte aérea desde la base del tallo y se colocó en un tapón de goma, el cual se insertó en la parte superior del aparato, de modo que la parte del vástago quedará dentro de la cámara y la base del tallo quede dentro del tapón de goma y quedando una parte de este hacia el exterior (el tapón de goma sirve para que el gas inerte, en este caso nitrógeno, no escape de la cámara). En el caso de *Agave salmiana* se cortó un segmento de penca la cual se colocó en una adaptación del tapón de goma, colocando un poco de silicón en el tapón alrededor de la penca (con el silicón se evitó el escape del gas inerte de la cámara), posteriormente se aseguró la parte superior de la cámara girándola para que quedara sellada. Una vez sellada la cámara, se inyectó nitrógeno gaseoso a presión para después abrir lentamente la válvula que deja pasar el gas hacia la cámara, para generar una presión que induce a la formación de una burbuja en la base del tallo o penca de la plántula, en ese momento se detiene el paso del gas y se toma la lectura de la presión; las unidades de presión que tiene la cámara son libras por pulgada cuadrada y bars. Por último, se transforman las unidades de presión que tiene la cámara a unidades de megapascales, ya que son las unidades de presión comúnmente usadas en fisiología vegetal. La conversión se realiza con base en la siguiente fórmula:

$$\text{MPa} = \text{bar} (0.10)$$

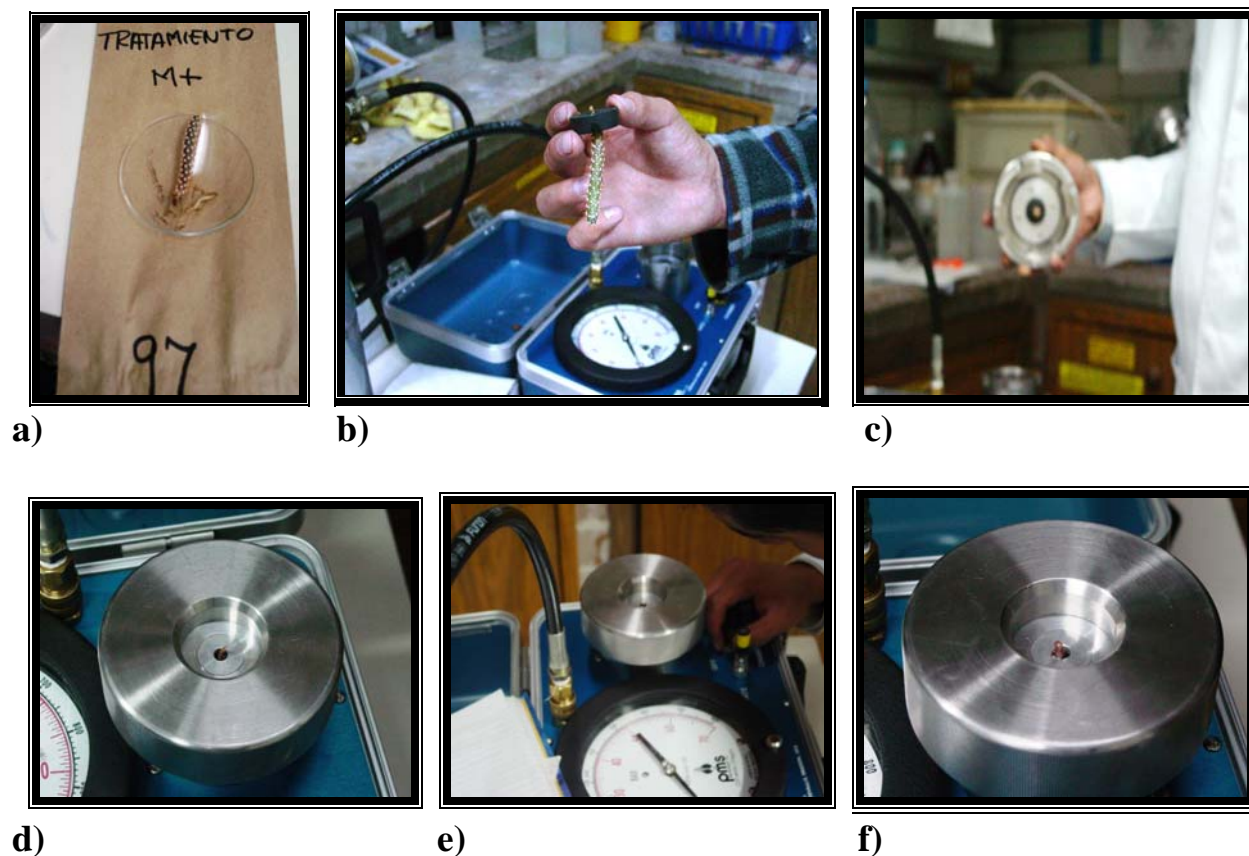


Fig. 7. Determinación del potencial hídrico caulinar de las plántulas de *Opuntia streptacantha* mediante la cámara de Schollander. a) Separación de el vástago, b) Colocación de la plántula en el tapón de goma, c) Colocación del tapón de goma en la tapa de la cámara, d) Ajuste de la tapa en la cámara, e) Funcionamiento del mecanismo y lectura del manómetro y f) Formación de burbuja en la base del tallo.

Colonización micorrícica (%)

Para determinar la colonización micorrícica se utilizó la técnica de Phillips y Hayman (Ferrera *et al.*, 1993), que consiste en clareo, blanqueo, acidificación, tinción y decoloración.

Clareo. 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 horno de microondas de la marca SHARP modelo carrusel II durante 3 minutos. El KOH fue retirado y las cápsulas con las raíces se enjuagaron con agua destilada.

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.

Acidificación. Las raíces se cubrieron con HCl al 10% durante 3 minutos, se eliminó el ácido y sin enjuagar se procedió a la tinción.

Tinción. Las cápsulas que contenían las raíces se cubrieron con una solución colorante (azul de tripano 0.05% en lactoglicerol) y se calentaron nuevamente en el horno de microondas por 2 minutos.

Decoloración. El colorante en exceso se eliminó decolorando las raíces con lactoglicerol limpio.

Montaje. Se cortaron pedazos de ± 1 cm de raíz y colocándolos paralelamente en los portaobjetos, hasta un total de diez por portaobjeto; se prepararon 5 portaobjetos por tratamiento y por especie, posteriormente se observan en el microscopio y se cuenta el número de secciones colonizadas con arbusculo y se divide entre el número de secciones totales multiplicando por cien para obtener el porcentaje de colonización micorrízica.

$$\% \text{ de colonización total} = (\text{N}^\circ \text{ de segmentos colonizados} \times 100) / (\text{N}^\circ \text{ de segmentos totales})$$

Diseño Experimental

El experimento se realizó en un invernadero de la FES-Zaragoza, con un diseño experimental consistente en un ANOVA de dos factores de la siguiente manera: dos especies x dos tratamientos de micorrización (con y sin inóculo) x 50 repeticiones de cada tratamiento = 200 unidades experimentales.

El diseño del experimento, desde el punto de vista estadístico, fue por medio de una ANOVA de una vía, con todas las posibles fuentes de variación o de influencia controladas y solo hay efecto del factor en estudio con dos tratamientos. Esta es una técnica que con base en varianzas permite comparar las 2 medias de los tratamientos en estudio para decir si todas son iguales, sin embargo esta técnica nunca dice cuáles son los pares de medias diferentes, para lo cual se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de medias, como la de Tukey, técnica que básicamente establece un valor mínimo comparativo, si la resta de un par de medias es mayor a este valor entonces son estadísticamente diferentes y si la resta es menor entonces se consideran semejantes. En cuanto al análisis estadístico de la supervivencia y colonización micorrízica fue por medio de comparaciones de proporciones.

Los criterios de interpretación están dados por los valores de P-Value, proporcionados por el programa Statgrafics plus versión 5.0. Si el valor de P-Value es menor a 0.05 se tiene estadísticamente diferencia significativa entre tratamientos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros físicos y químicos del suelo empleado en *Opuntia streptacantha*

Los parámetros físicos del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo y los métodos empleados, se señalan en el cuadro 3.

P A R A M E T R O S F I S I C O S			
Propiedad	Valor		Método
	M -	M +	
Densidad Aparente (D.A.) g/cc	1.52	1.58	Probeta
Densidad Real (D.R.) g/cc	2.59	2.61	Picnómetro
Espacio Poroso (EP %)	40.82	38.74	
Arcilla (%)	33.43	33.00	Bouyoucos
Limo (%)	32.47	32.23	Bouyoucos
Arena (%)	34.10	34.77	Bouyoucos
Clasificación Textural	Franco arcilloso	Franco arcilloso	
Materia orgánica (González, 2003)	2.93	*	Técnica Walkey-Black

Cuadro 3. Parámetros físicos del suelo no micorrizado (M -) y micorrizado (M +), utilizado en las unidades experimentales de *Opuntia streptacantha*.

* Parámetro no registrado.

Los parámetros químicos del suelo provenientes del municipio Santiago de Anaya, Hidalgo y los métodos empleados, se señalan en el cuadro 4. Algunos parámetros se tomaron de Escalante (1995).

P A R A M E T R O S Q U I M I C O S			
Propiedad	Valor		Método
	M -	M +	
pH	8.61	8.39	Potenciómetro
Salinidad (ds/m ⁻¹)	5.20	3.18	Conductivímetro
Conductividad Eléctrica (CE dS/m ⁻¹) (Escalante, 1995)	0.18	*	Conductivímetro
Calcio (Ca ppm) (Escalante, 1995)	4.186	*	Versenato
Potasio (K ppm) (Escalante, 1995)	181	*	Espectroflamometría
Sodio (Na ppm) (Escalante, 1995)	63	*	Espectroflamometría
Magnesio (Mg ppm) (Escalante, 1995)	553	*	Versenato
Fósforo (P ppm) (Escalante, 1995)	13	*	Olsen
Amonio (NH ₄ ppm) (Escalante, 1995)	15	*	Microkjeldahl

Cuadro 4. Parámetros químicos del suelo no micorrizado (M -) y micorrizado (M +), utilizado en las unidades experimentales de *Opuntia streptacantha*

* Parámetros no registrados

Parámetros físicos y químicos del suelo empleado en *Agave salmiana*

Los parámetros físicos del suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo y los métodos empleados, se señalan en el cuadro 5.

P A R A M E T R O S F I S I C O S			
Propiedad	Valor		Método
	M -	M +	
Densidad Aparente (D.A.) g/cc	1.53	1.51	Probeta
Densidad Real (D.R.) g/cc	2.48	2.32	Picnómetro
Espacio Poroso (EP %)	37.77	31.83	
Arcilla (%)	33.72	33.84	Bouyoucos
Limo (%)	31.30	31.82	Bouyoucos
Arena (%)	34.98	34.32	Bouyoucos
Clasificación texturaza	Franco arcilloso	Franco arcilloso	
Materia orgánica (González, 2003)	2.93	*	Técnica Walkey-Black

Cuadro 5. Parámetros físicos del suelo no micorrizado (M -) y micorrizado (M +), utilizado en las unidades experimentales de *Agave salmiana*.

* Parámetro no registrado.

Los parámetros químicos del suelo provenientes del municipio Santiago de Anaya, Hidalgo y los métodos empleados, se señalan en el cuadro 6. Algunos parámetros fueron determinados por Escalante (1995).

P A R A M E T R O S Q U I M I C O S			
Propiedad	Valor		Método
	M -	M +	
pH	8.5	8.17	Potenciómetro
Salinidad (dS/m ⁻¹)	2.91	4.03	Conductivímetro
Conductividad Eléctrica (CE dS/m ⁻¹) (Escalante, 1995)	0.18	*	Conductivímetro
Calcio (Ca ppm) (Escalante, 1995)	4.186	*	Versenato
Potasio (K ppm) (Escalante, 1995)	181	*	Espectroflamometría
Sodio (Na ppm) (Escalante, 1995)	63	*	Espectroflamometría
Magnesio (Mg ppm) (Escalante, 1995)	553	*	Versenato
Fósforo (P ppm) (Escalante, 1995)	13	*	Olsen
Amonio (NH ₄ ppm) (Escalante, 1995)	15	*	Microkjeldahl

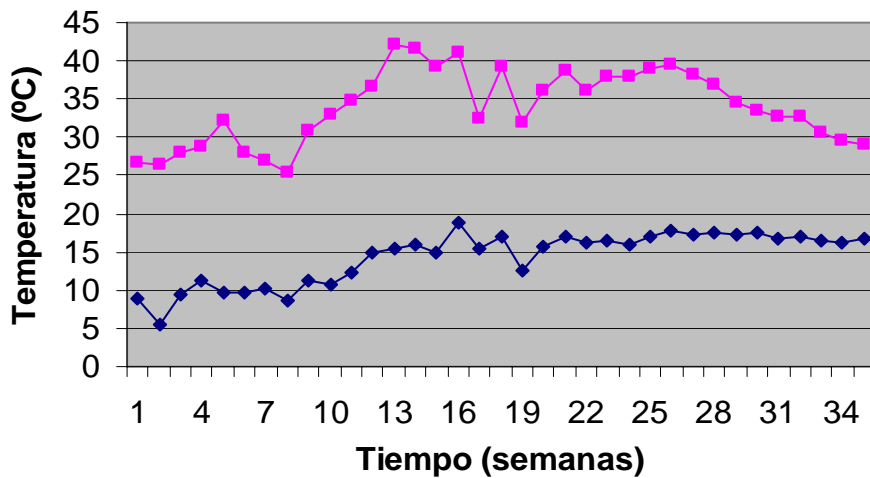
Cuadro 6. Parámetros químicos del suelo no micorrizado (M -) y micorrizado (M +), utilizado en las unidades experimentales de *Agave salmiana*.

* Parámetros no registrados.

La fase experimental se realizó en un invernadero de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Campus II (UNAM), con orientación norte-sur, en la zona oriente de la Ciudad de México, del 11/Febrero/2004 al 13/Octubre/2004 (*Opuntia streptacantha*) y del 4/Marzo/2004 al 3/Noviembre/2004 (*Agave salmiana*), abarcando los periodos estacionales de invierno, primavera y verano, correspondiendo así a ambas especies, 35 semanas de la fase de invernadero.

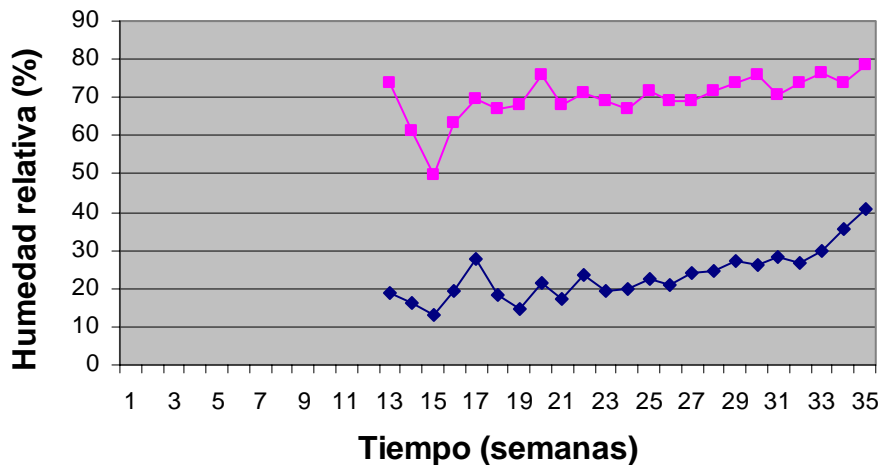
Temperatura y Humedad

Las temperaturas y humedades máximas y mínimas de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* fueron registradas diariamente a lo largo del experimento. Obteniendo semanalmente un promedio, tal y como se muestran en las figuras 8, 9 y 10, 11 respectivamente.



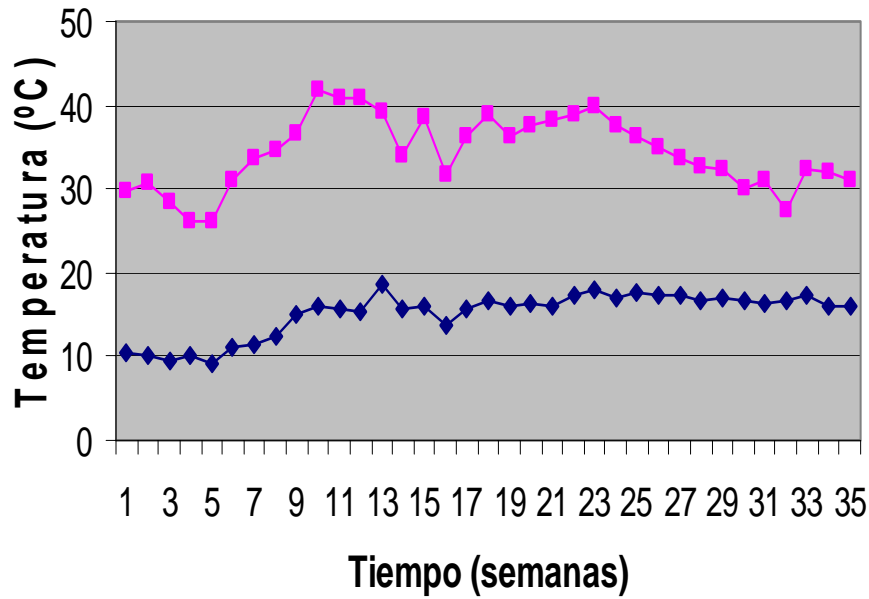
Semana	Mes
1 – 3	febrero
4 – 8	marzo
9 – 12	abril
13 – 16	mayo
17 – 21	junio
22 – 25	julio
26 – 29	agosto
30 – 34	septiembre
35	octubre

Fig. 8. Promedio semanal de temperaturas máximas (■) y mínimas (◆) registradas, en el bancal donde se cultivó *Opuntia streptacantha* durante 35 semanas en el periodo de estudio de febrero-octubre de 2004.



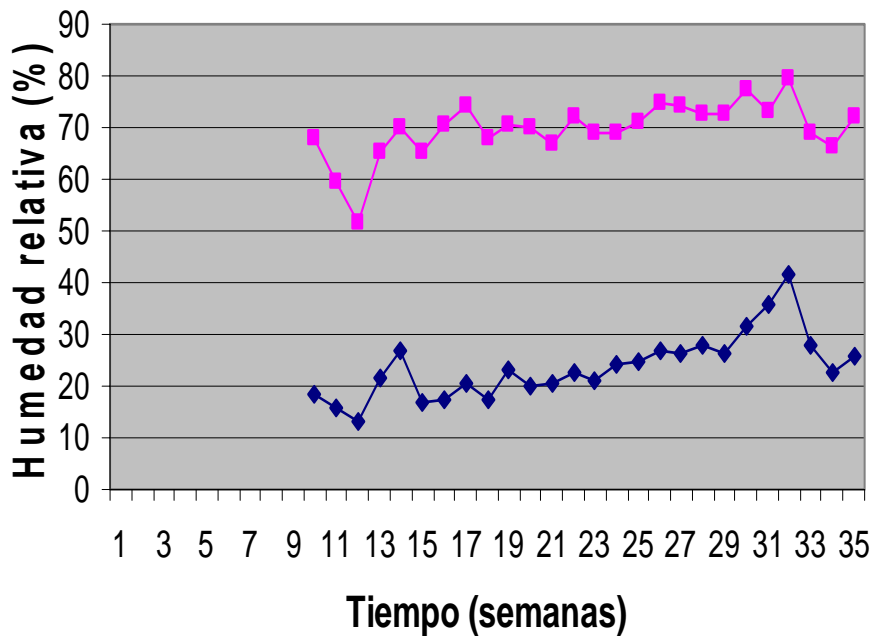
Semana	Mes
1 – 3	febrero
4 – 8	marzo
9 – 12	abril
13 – 16	mayo
17 – 21	junio
22 – 25	julio
26 – 29	agosto
30 – 34	septiembre
35	octubre

Fig. 9. Promedio semanal de humedad máxima (■) y mínima (◆) registrada, en el bancal donde se cultivó *Opuntia streptacantha* a partir de la semana 13 en el periodo de mayo-octubre de 2004.



Semanas	Mes
1 – 4	marzo
5 – 9	abril
10 – 13	mayo
14 – 17	junio
18 – 22	julio
23 – 26	agosto
27 - 31	septiembre
32 - 35	oct-nov

Fig. 10. Promedio semanal de temperaturas máximas (■) y mínimas (◆) registradas, en el bancal donde se cultivó *Agave salmiana* durante 35 semanas en el periodo de estudio de marzo-noviembre de 2004.



Semanas	Mes
1 – 4	marzo
5 – 9	abril
10 – 13	mayo
14 – 17	junio
18 – 22	julio
23 – 26	agosto
27 - 31	septiembre
32 - 35	oct-nov

Fig. 11. Promedio semanal de humedad máxima (■) y mínima (◆) registrada, en el bancal donde se cultivó *Agave salmiana* a partir de la semana 10 en el periodo de marzo-noviembre de 2004.

Germinación

Se realizaron diferentes tratamientos para eliminar la latencia de las semillas de *Opuntia streptacantha* (escarificación con H_2SO_4 concentrado con exposiciones de 1, 3, 5 y 10 min), ya que la inmersión con ácido sulfúrico concentrado incrementa la germinación en algunas especies de *Opuntia* (Potter *et al.*, 1984). El tratamiento de escarificación con H_2SO_4 a 3 minutos fue el de mayor porcentaje de germinación que se presentó entre los tratamientos (Figura 12).

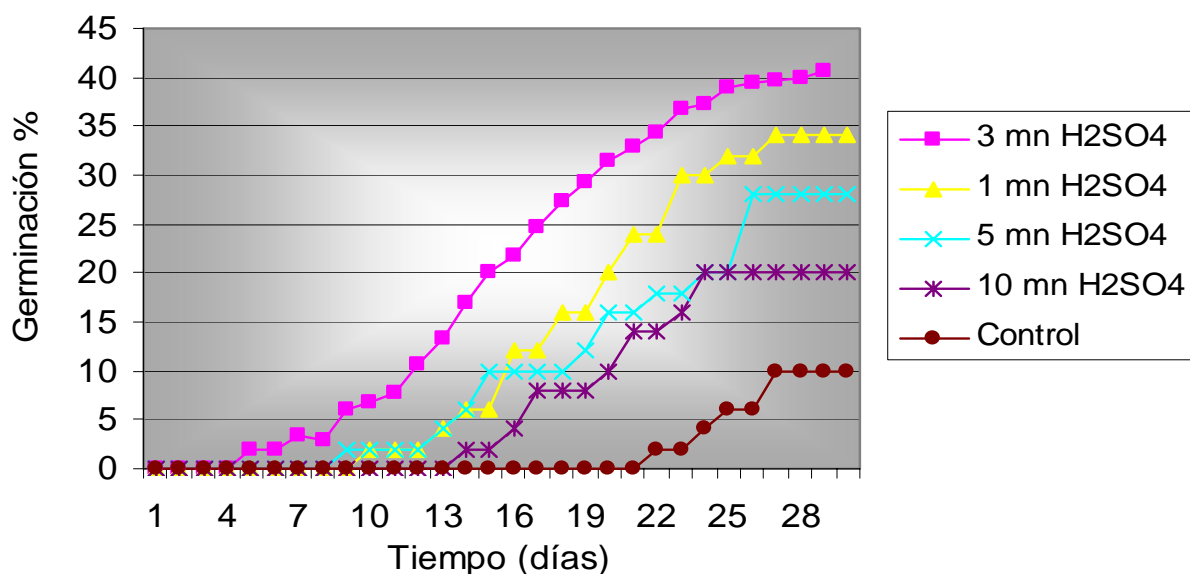


Fig. 12. Porcentaje de germinación acumulada en los diferentes tratamientos de *Opuntia streptacantha*.

El porcentaje de germinación de las semillas de *Opuntia streptacantha* fue bajo (40%), ya que las semillas de especies de *Opuntia* normalmente presentan latencia (Baskin y Baskin, 1977). Esta latencia puede ser innata, forzada o impuesta, dada por factores ambientales como temperatura, luz, agua (Vleeshouwers *et al.*, 1995; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000) y por efecto de una cubierta dura e impermeable en la semilla que impide la hidratación. Estos factores son determinantes en la germinación de las cactáceas, ya que para las plantas de zonas áridas y semiáridas, las condiciones de crecimiento son desfavorables y la germinación sólo se realiza cuando hay una gran cantidad de agua disponible, como sucede durante una temporada de lluvias prolongada o después de que la testa se ha roto por efecto del tránsito por el aparato digestivo de dispersores, la fracturación debida a cambios drásticos de temperatura o por erosión de la testa. En casos documentados con respecto a cactáceas, Mandujano *et al.*, (1997), reportan que las semillas de *Opuntia rastrera* presentan latencia innata, en la cual el embrión se encuentra inmaduro, por lo que la tasa de germinación no varía significativamente cambiando el tipo de escarificación, sustrato o cantidad de luz, a que fueron sometidas y solamente se incrementa el porcentaje de germinación con la edad de las semillas; Olivera-Carrillo *et al.*, (2003), demostraron que las semillas de *Opuntia tomentosa* presentaban latencia, la cual fue superada con pocos minutos (5 min) de escarificación con H_2SO_4 y González (2003), reporta que las semillas de *Opuntia streptacantha* presentan bajos niveles de germinación (14%), debido a la latencia innata y a la edad de la semilla.

Debido a la baja tasa de germinación de *Opuntia streptacantha*, fue necesario incrementar el número de semillas que se utilizaron para germinar, con la finalidad de tener las plántulas necesarias para llevar a cabo el experimento (figura 13).



Fig. 13. Plántulas de *Opuntia streptacantha* con edades de entre 20 y 50 días

Agave salmiana

Las semillas de *Agave salmiana* comenzaron su germinación a los 2 días, de tal modo que al cabo de 20 días se obtuvo un porcentaje de germinación del 80% (figura 14) con temperaturas de 26 a 29 °C; esto indica que la germinación fue alta, ya que varios estudios reportan que la germinación se reduce por abajo del 50% a temperaturas de 10 °C y se incrementa a temperaturas moderadas. En condiciones favorables de humedad, la germinación también aumenta (Granados, 1993), por lo que fue necesario mantener las cajas Petri con el algodón permanentemente húmedo, con agua destilada, en condiciones de luz natural y temperatura ambiental.

Las semillas de esta especie son de testa blanda y endospermo carnosos por lo que no presentan ningún tipo de latencia, lo cual facilita la germinación sin ningún tipo de tratamiento pregerminativo (figura 15).

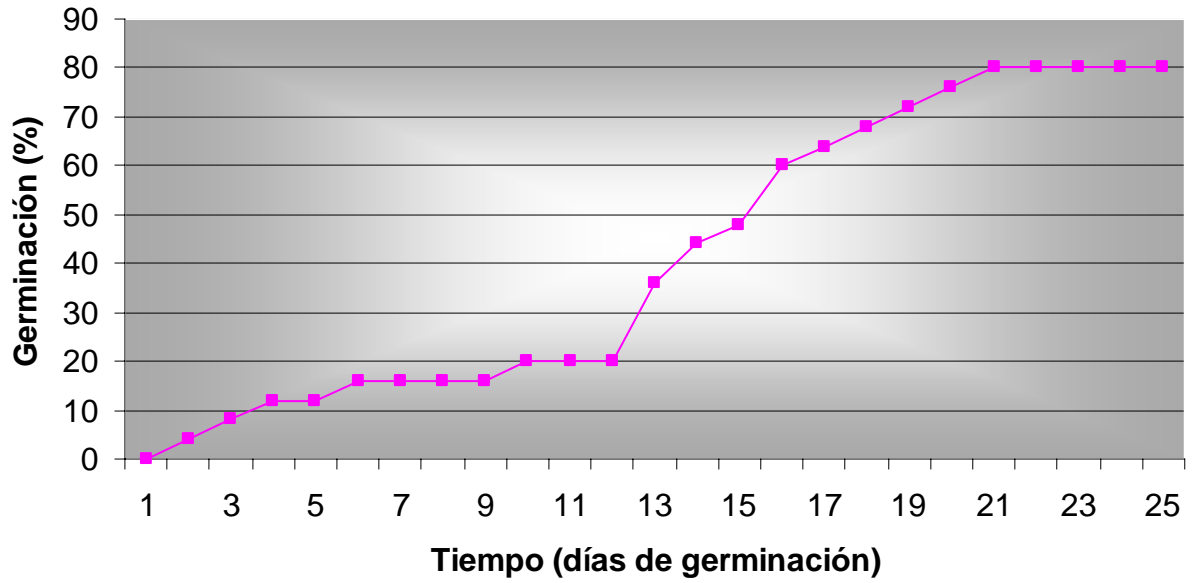


Fig. 14. Porcentaje de germinación de semillas de *Agave salmiana*.



Fig. 15. Plántula de *Agave salmiana* con edad de 35 días.

Supervivencia

Opuntia streptacantha

La supervivencia entre los tratamientos fue la siguiente: para el tratamiento no micorrizado (M-), la supervivencia fue de 44% y para el tratamiento micorrizado (M+) fue de 80%, observándose diferencias significativas mediante comparaciones de dos proporciones ($p = 0.05$) (Cuadro 7).

Tratamiento	Total de individuos	No. de supervivientes	% de supervivencia
M -	50	22	44
M +	50	40	80

Cuadro. 7. Supervivencia de los tratamientos de *Opuntia streptacantha* al final del experimento.

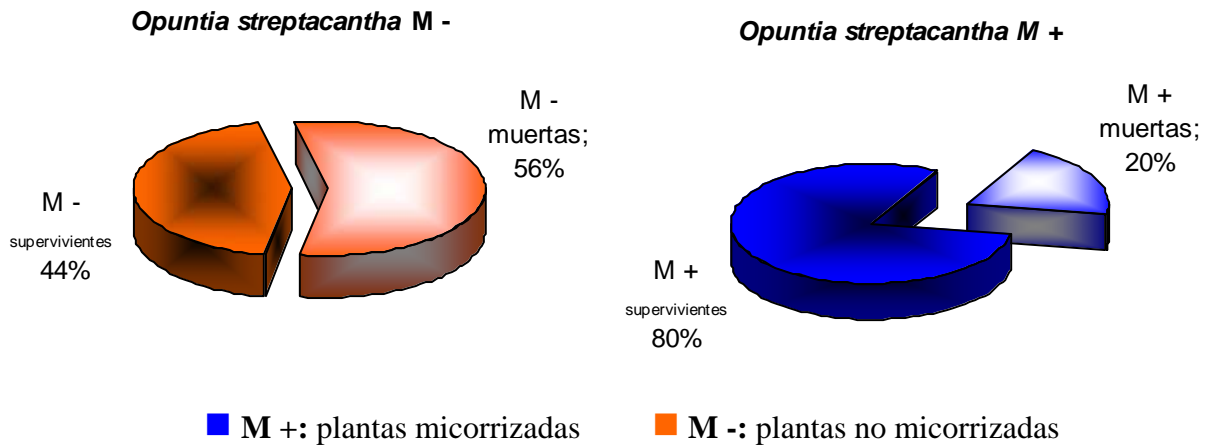


Fig. 16. Porcentaje de supervivencia al final del experimento de ambos tratamientos.

El bajo porcentaje de supervivencia (figura 16) de las plántulas para el tratamiento no micorrizado (M-), es debido a que las plántulas no se establecieron después del transplante a las macetas y también, probablemente, por las altas temperaturas registradas a lo largo del experimento, ya que provocan desecación y degradación de pigmentos fotosintéticos. Una forma de solventar la situación es el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), que se caracteriza por estar altamente adaptadas a condiciones de sequía, altas temperaturas y poseer características que incluyen: almacenamiento de agua en el tallo, la baja permeabilidad de la epidermis y la capacidad de las células para resistir la deshidratación. Sin embargo, al momento de la germinación, las plántulas de la subfamilia Cactoideae presentan un metabolismo C_3 , las cuales son sensibles a amplios rangos de temperatura y son dos a tres veces menos eficaces en el aprovechamiento del agua respecto a las CAM. El metabolismo C_3 de las plántulas cambia a CAM conforme aumenta la edad; este comportamiento se asocia a las plántulas de mayor edad, ya que pueden tolerar sequías y altas temperaturas prolongadas debido a su alta razón volumen/área. En los cactus y los agaves, la permeabilidad de la epidermis al agua tiende a disminuir a medida que el espesor de la cutícula aumenta con la edad, por lo que las plantas adultas pueden tolerar sequías y altas temperaturas de muchos meses, hasta años y por eso la situación de las plántulas de menor edad se torna más difícil, ya que son las primeras etapas de desarrollo en las que las poblaciones son más susceptibles (Altesor *et al.*, 1992). El crecimiento de las plántulas del tratamiento micorrizado (M +) ocurrió bajo las mismas condiciones que los tratamientos no micorrizados (M-), sin embargo

la diferencia en la supervivencia (figura 16) entre ambos tratamientos tal vez se deba a la participación de los hongos micorrícicos, ya que éstos proporcionan resistencia a condiciones ambientales estresantes como baja tensión de agua, pH y temperaturas extremas (Harley y Smith, 1983).

La elevada fluctuación diurna de la temperatura en el invernadero generó algunos efectos: desecación de las plántulas por disminución de la humedad del suelo, disminuyendo el agua disponible para las raíces, la cual es sumamente importante para la supervivencia de las plántulas (Nobel, 1998). En contraste, algunas unidades experimentales tuvieron temporalmente el suelo muy húmedo, lo cual favoreció la contaminación con hongos patógenos en ambos tratamientos (M- y M+) (figura 17). La diferencia en supervivencia entre los tratamientos probablemente se deba a la micorrización, ya que funciona como control biológico contra los patógenos del suelo, debido a que el hongo micorrizógeno arbuscular (HMA) y el patógeno comparten y compiten por un nicho común en las raíces del hospedero, además incrementan la absorción de agua y mejoran la nutrición de las plantas e inducen cambios anatómicos y morfológicos en las raíces. Es por ello que puede ser considerado como un agente de control biológico, ya que protege al vegetal del ataque patogénico (Azcón, 2000; Azcón y Barea, 1996).



Fig. 17. Plántulas muertas y en mal estado de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos a lo largo del experimento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Agave salmiana

La supervivencia entre los tratamientos fue del 78% para el tratamiento no micorrizado (M-) y para el tratamiento micorrizado (M+) fue de 90%, observándose diferencias significativas mediante comparaciones de dos proporciones ($p = 0.05$) (Cuadro 8).

Tratamientos	Total de individuos	No. de supervivientes	% de supervivencia
M -	50	39	78
M +	50	45	90

Cuadro. 8. Supervivencia de los tratamientos de *Agave salmiana* al final del experimento.

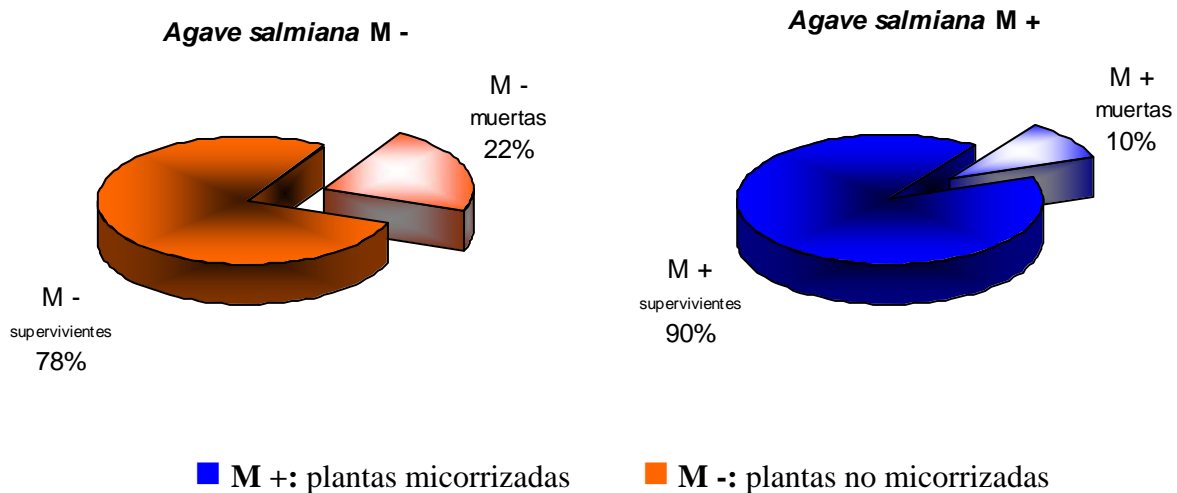


Fig. 18. Porcentaje de supervivencia de *Agave salmiana*.

El porcentaje observado para el tratamiento no micorrizado fue alto en comparación con el mismo tratamiento reportado en *Opuntia streptacantha*, sin embargo se observó un 22% (figura 16 y Cuadro 7) de plántulas muertas; probablemente esto se debió a que las plántulas no se establecieron después del trasplante a las macetas y a las altas temperaturas, (figura 19) aunque éstas transcurrieron de manera gradual y no fueron tan variables y abruptas como las reportadas para *Opuntia*. El factor temperatura es importante desde el punto de vista fisiológico, ya que determina la apertura de los estomas y por ende el intercambio gaseoso (Granados, 1993).

El crecimiento de plántulas de *Agave salmiana* es óptimo cerca de los 13 y hasta los 20 °C, ya que son temperaturas mensuales máximas en primavera, características del hábitat donde medra esta especie (García y Monroy, 2000; Granados, 1993); en este trabajo se observaron temperaturas que oscilan entre 8 a 45 °C, por lo que el efecto temperatura fue trascendente en la supervivencia de esta especie. Sin embargo, para los tratamientos micorrizados (M+), presentan un alto porcentaje de supervivencia (90%) (figura 18), debido a que los *Agaves* son plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), el cual contribuye a la supervivencia de las mismas, al promover un mecanismo de recirculación interna de CO₂ en condiciones de temperaturas extremas, que evita la inhibición del aparato fotosintético cuando el cierre estomático total impide

la absorción de CO₂ externo; además, la vía CAM contribuye a la producción de materia orgánica y crecimiento de la planta (Medina, 1987) y posiblemente a la participación de los hongos micorrizógenos arbusculares, proporcionando resistencia a condiciones ambientales estresantes como baja tensión del agua, pH y temperaturas extremas (Harley y Smith, 1983).



Fig. 19. Plántulas muertas de *Agave salmiana* de ambos tratamientos a lo largo del experimento.

Colonización micorrícica

El porcentaje de colonización micorrícica de *Opuntia streptacantha* para el tratamiento M+ fue de 56% y tuvo una diferencia significativa ($p < 0.00$ ANOVA) frente al tratamiento M-, el cual fue de 4.4% (Figura 20).

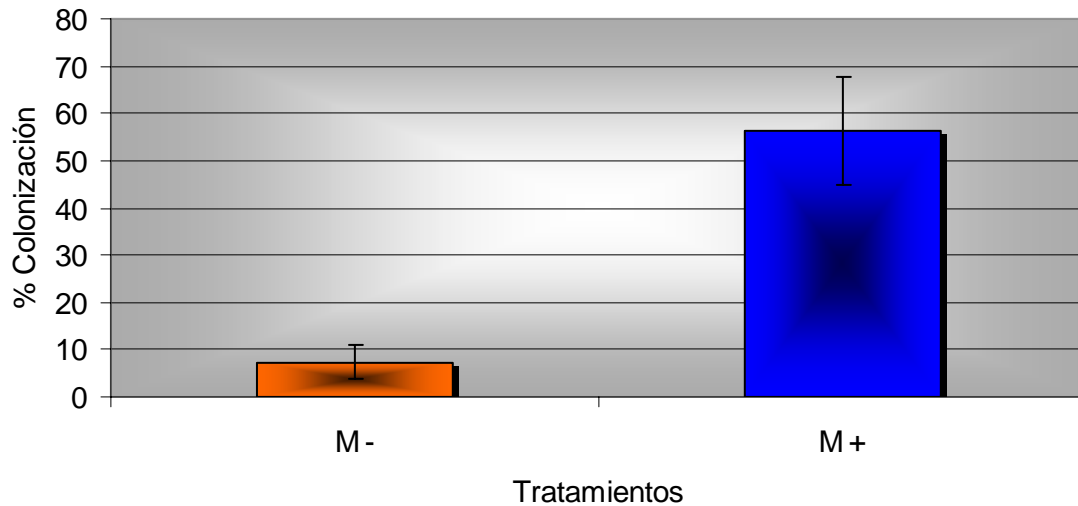


Fig. 20. Porcentaje de colonización micorrícica de *Opuntia streptacantha*.

El porcentaje de colonización micorrícica de *Agave salmiana* para el tratamiento M+ fue de 80% y tuvo una diferencia significativa ($p < 0.000$ ANOVA) frente al tratamiento M-, el cual fue de 6.6% (figura 21).

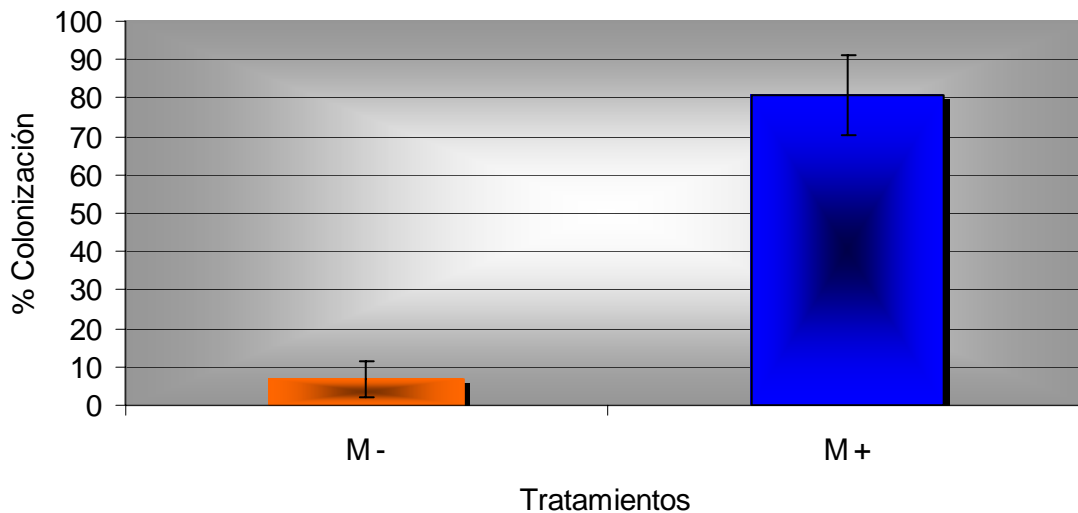


Fig. 21. Porcentaje de colonización micorrícica de *Agave salmiana*.

El grado de colonización micorrícica depende de varios factores, entre ellos está la compatibilidad genética en los hongos simbios con el hospedero, exudados de la raíz, pH, salinidad, la temperatura y la humedad. La colonización micorrícica arbuscular se ha encontrado relacionada con las raíces de la familia *Cactaceae* y *Agavaceae* (Nava *et al.*, 1997; Nobel, 1998), de entre las cuales se han estudiado la interacción de la micorriza con tres especies de magueyes y cactus: *Agave deserti*, *Ferocactus acanthodes* y *Opuntia fucus-indica*, en el noroeste del desierto sonorense, observándose en 2 a 11% la micorrización, siendo un nivel muy bajo de colonización en comparación con plantas cultivadas en condiciones controladas, en las que se da con frecuencia una colonización de 60% (Nobel, 1998), muy semejantes a las observadas en *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* (figuras 20 y 21).

El sistema radical de estas dos especies es superficial, además de contar con una consistencia carnosa o engrosada almacenadora de agua (Bravo y Sánchez, 1991). Esto proporciona una ventaja a los HMA para colonizar y penetrar las raíces. Sin embargo, esto también muestra el grado de dependencia de las plántulas hacia el hongo para su supervivencia, la cual aumenta al máximo la eficiencia de su sistema radical cuando se asocia simbióticamente con los HMA, obteniendo más nutrientes y agua, al tiempo que aumenta el volumen de exploración del suelo. Con respecto a la temperatura Klopatek *et al.*, (1998) mostraron que en suelos con temperaturas altas existe una reducción en la formación de los HMA (Abbott y Robson 1991). Esto explica por qué el tratamiento M+ de *Opuntia streptacantha* presentó un porcentaje de colonización menor al M+ de *Agave salmiana*, a pesar de que los dos tratamientos se les aplicó la misma cantidad de inóculo con la misma densidad de esporas. Al respecto la morfología de las raíces también pueden estar involucradas ya que difieren de manera considerable, además las raíces del tratamiento M+ de *Opuntia streptacantha* (figura 22) presentaron menos biomasa que las del tratamiento M+ de *Agave salmiana* (figura 23) por lo que el área de infección es menor. Respecto a los tratamientos no micorrizados M-, de ambas especies, la colonización no fue significativa, por lo que no alteró los resultados obtenidos.

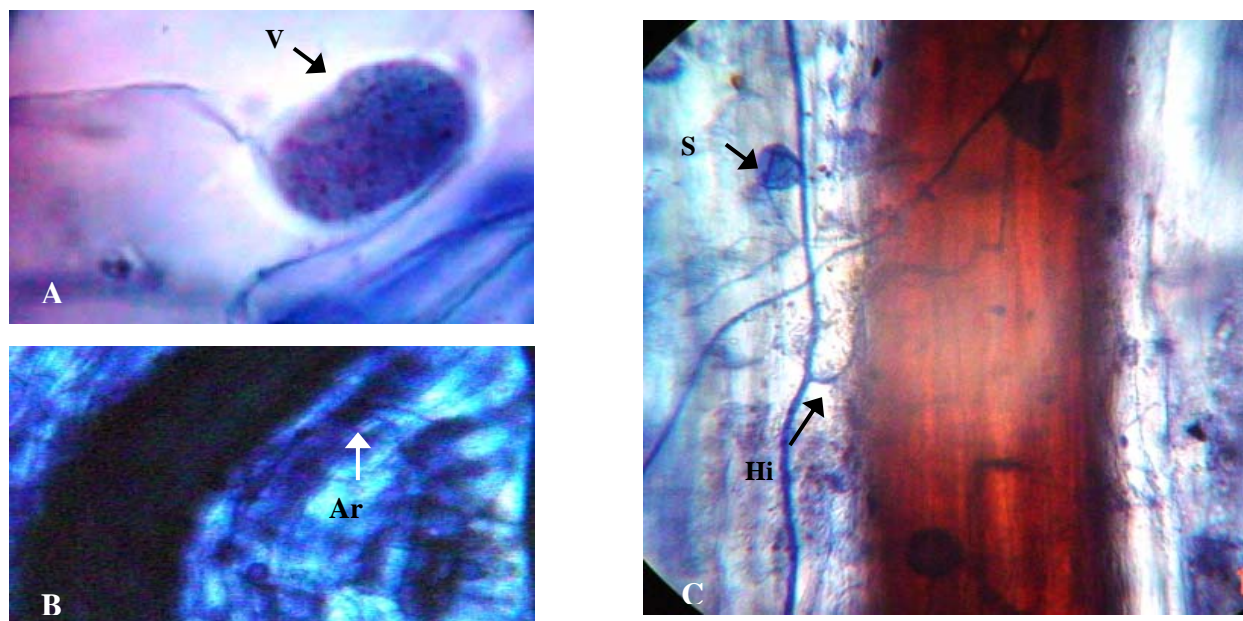


Fig. 22. Raíces de plántulas de *Opuntia streptacantha* colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares. **A.** Vesícula (V) **B.** Arbúsculo (Ar) **C.** Espora (S) e Hifa intercelular (Hi).

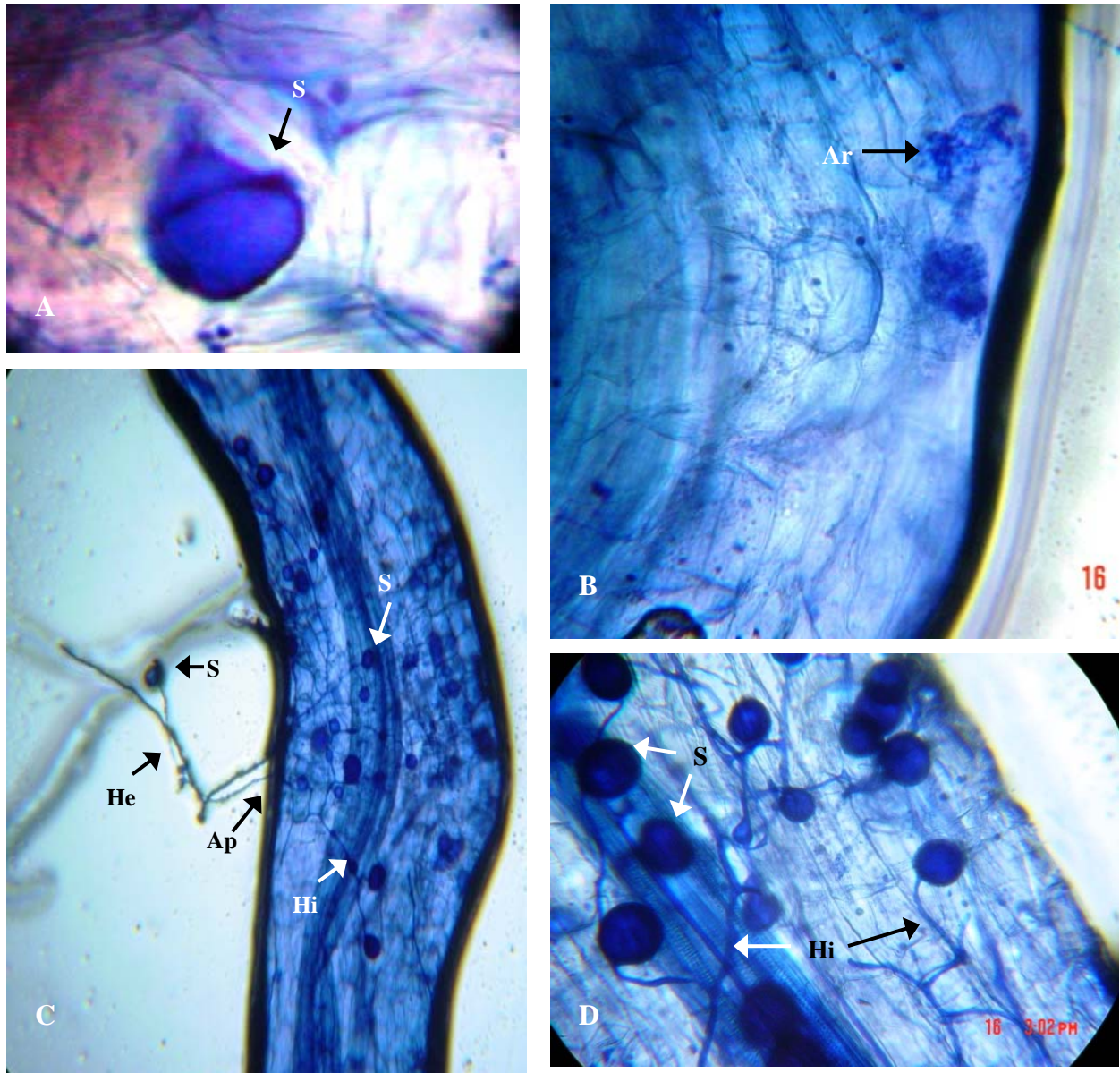


Fig. 23. Raíces de plántulas de *Agave salmiana* colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares. **A.** Espora (S) **B.** Arbúsculo (Ar) **C.** Espora (S), Hifa extraradical (He), Apresorio (Ap) e Hifa intracelular (Hi) **D.** Esporas (S) e Hifas intercelulares (Hi).

Evapotranspiración real (ETR) y Transpiración (TP) acumuladas

Opuntia streptacantha

En la evapotranspiración real (ETR) acumulada no se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento no micorrizado (M-) y el micorrizado (M+), ya que ambos presentaron un ETR similar, (figura 24), esto se debe a que la transpiración de las cactáceas es limitada, debido a sus estrategias adaptativas (fisiológicas y morfológicas) a ecosistemas áridos como el metabolismo CAM. Por esta razón la evapotranspiración real acumulada del tratamiento no micorrizado (M-) fue de 372.56 mm, 3 mm más que el tratamiento micorrizado (M+), el cual fue de 369.56 mm, datos que en la figura 24, no alcanzan a percibirse.

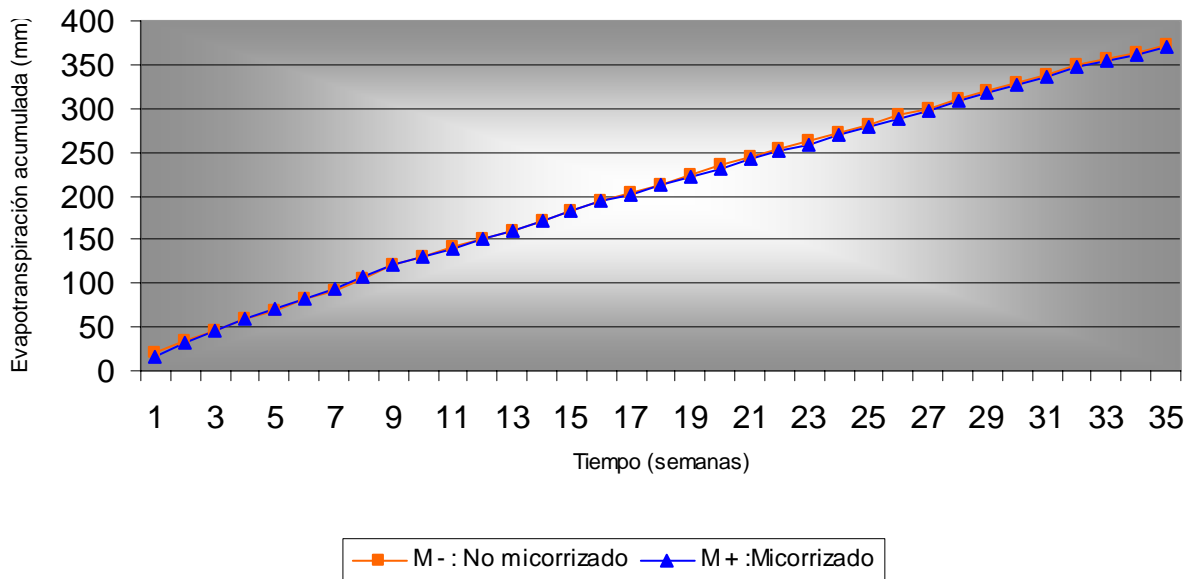


Fig. 24. Evapotranspiración acumulada en milímetros (mm) de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos durante las 35 semanas de experimentación en invernadero. El total de agua irrigada en ambos tratamientos fue de 376 mm.

En la transpiración real por semana y acumulada tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0.1992$). En la figura 25 y 26 se observa un aumento en la transpiración de el tratamiento no micorrizado (M-), a diferencia del tratamiento micorrizado (M+). Existen diversos factores que afectan a la transpiración tanto ambientales como los que comprenden a la planta, por ejemplo, entre ellos está la temperatura, humedad, radiación, déficit de agua, conductancia e inclusive, hasta la reducción de la transpiración mediante cambios morfológicos y anatómicos de las plantas (Medina, 1977). De entre los factores que afectan a la transpiración en este experimento, probablemente sean la temperatura y la humedad máximas y mínimas, ya que son inversamente proporcionales, es decir cuando la temperatura aumenta la humedad baja y viceversa, esto conlleva al aumento o disminución del CO_2 de la atmósfera, el cual es acumulado por la plántula durante la noche para su uso diurno en la fotosíntesis y de manera simultanea, conservar el agua almacenada en los tallos por el cierre de los estomas durante el día. Lo anterior explica por que el tratamiento sin micorriza transpira más, debido probablemente a un déficit en la tasa fotosintética, lo que puede conducir a una toma mayor de CO_2 por la plántula durante

un periodo más largo del día, por tal motivo el crecimiento vegetal requiere de la apertura estomatal para la toma de bióxido de carbono, que esta acompañada por la inevitable pérdida de agua de las plántulas (transpiración), además que la evaporación del agua en el interior de los tallos es un proceso de enfriamiento, así si la transpiración disminuye también la temperatura de las plántulas. En cuanto al tratamiento con micorriza (M+), no requiere transpirar durante el día, debido a que las hifas de los HMA aumentan el área de absorción de agua por parte de las raíces, además de incrementar la tasa fotosintética y aumentar la conducción estomática de la planta hospedera incrementando como consecuencia la toma de CO₂.

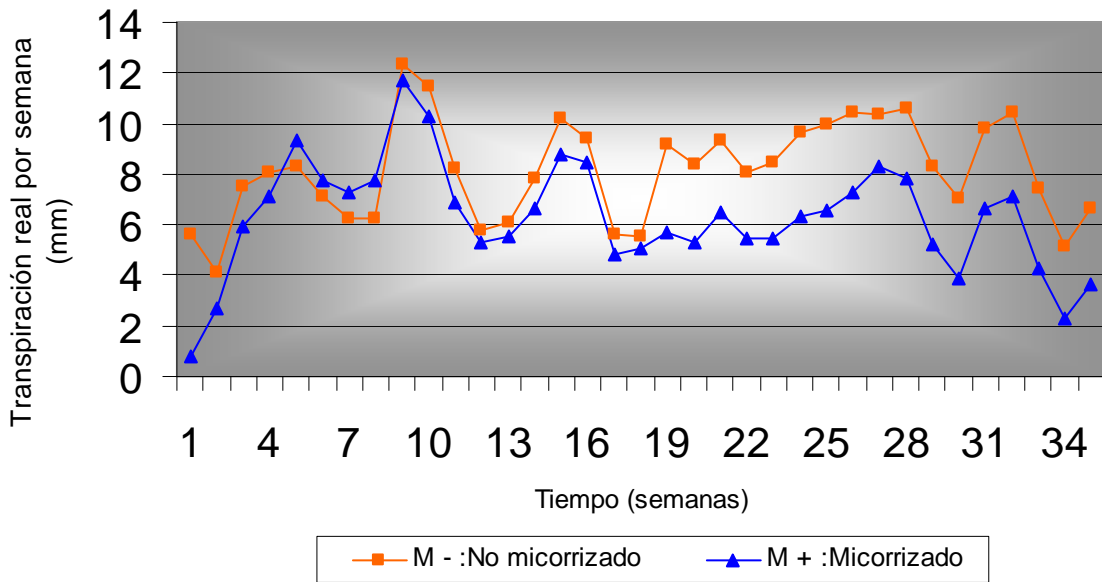


Fig. 25. Transpiración real por semana en milímetros (mm) de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos durante las 35 semanas de experimentación en invernadero.

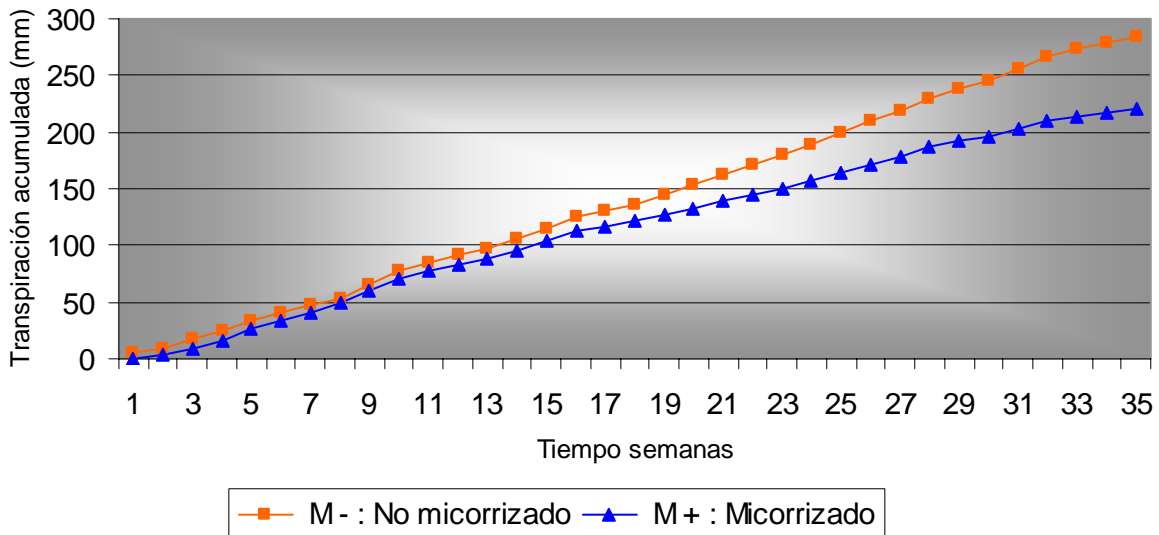


Fig. 26. Transpiración acumulada en milímetros (mm) de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos durante 35 semanas de experimentación en invernadero.

Agave salmiana

En la evapotranspiración real (ETR) acumulada no se encontraron diferencias significativas ($p = 0.8594$) entre el tratamiento no micorrizado (M-) y el micorrizado (M+), ya que ambos presentaron un ETR similar (figura 27), esto se debe a que la transpiración de las Agavaceas es limitada debido a la interrelación entre la anatomía y la fisiología para la conservación del agua de las plántulas CAM, ya que es crucial para su éxito ecológico en ecosistemas áridos y semiáridos. Por esta razón la evapotranspiración total del tratamiento micorrizado (M+), fue de 388.4 mm, 4.3 mm más que el tratamiento no micorrizado (M-) el cual fue de 384.1 mm, datos que en la figura 27, no alcanzan a percibirse.

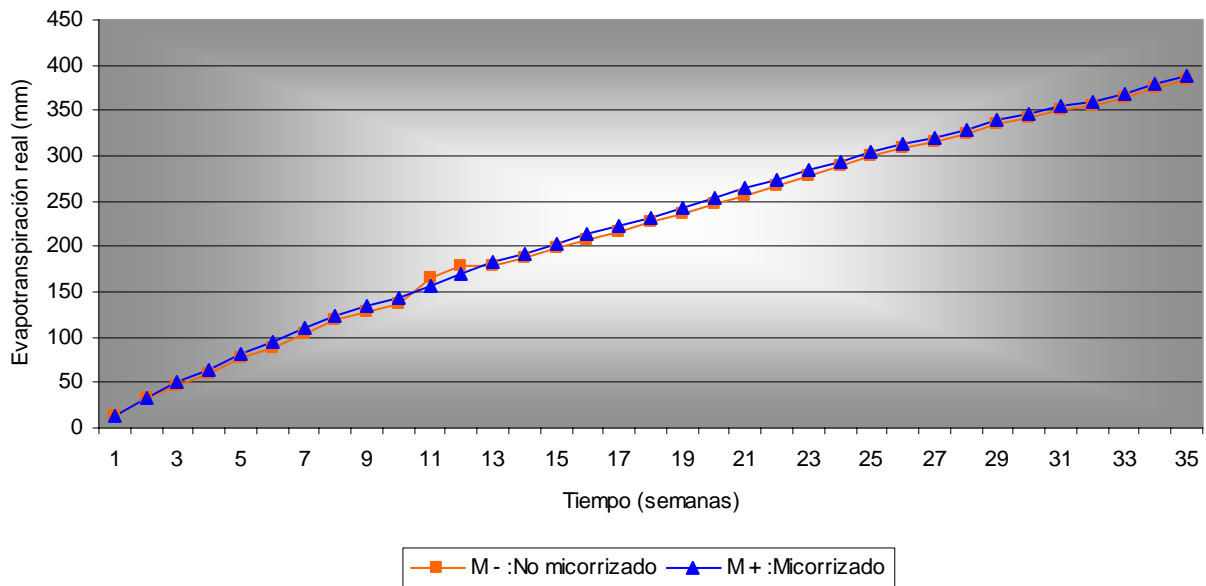


Fig. 27. Evapotranspiración acumulada en milímetros (mm) de *Agave salmiana* de ambos tratamientos durante las 35 semanas de experimentación en invernadero. El total de agua irrigada a ambos tratamientos fue de 400 mm.

En cuanto a la transpiración real por semana y acumulada, se encontraron diferencias significativas ($p = 0.0000$ y $p = 0.0017$ respectivamente) entre el tratamiento no micorrizado (M-) y el micorrizado (M+). En las figuras 28 y 29 se observa que la transpiración por semana y transpiración acumulada del tratamiento micorrizado (M+) es mayor, en comparación con los tratamientos no micorrizados (M-), esto se debe a la presencia de las hifas de los hongos micorrícicos arbusculares, ya que aumentan el área de absorción de agua y la toma de nutrientes por parte de las raíces. De manera similar, los pelos radicales incrementan el área de contacto con las partículas del suelo y también pueden aumentar la toma de nutrientes razón por la cual incrementan la tasa fotosintética y aumentan la conducción estomática atribuida a la demanda de fotosintatos por el hongo. Por lo tanto, existe un aumento en la transpiración de los tratamientos micorrizados (M+), así como un aumento en la conductividad hidráulica de las raíces para la toma de agua, al facilitar el movimiento de ésta de la superficie de la raíz a la endodermis (Nobel, 1998), de tal forma que en los tratamientos no micorrizados (M-) el movimiento de agua a la raíz es bajo en comparación con los tratamientos micorrizados causando

la disminución de la transpiración. Al final, de las 35 semanas de experimentación en invernadero, la transpiración acumulada total para el tratamiento micorrizado (M+) fue de 347.88 mm obteniendo una diferencia de 149.99 mm más que el tratamiento no micorrizado (M-) que fue de 197.89 mm, casi el doble agua transpirada por los tratamientos micorrizados (figura 29).

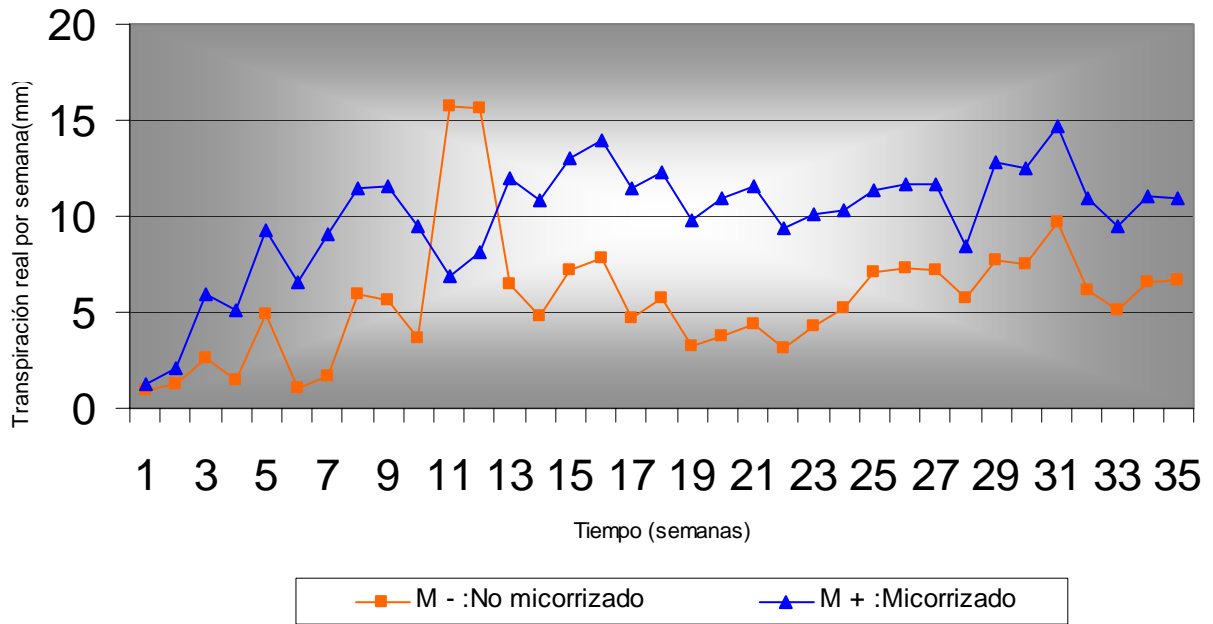


Fig. 28. Transpiración real por semana en milímetros (mm) de *Agave salmiana* de ambos tratamientos durante las 35 semanas de experimentación en invernadero.

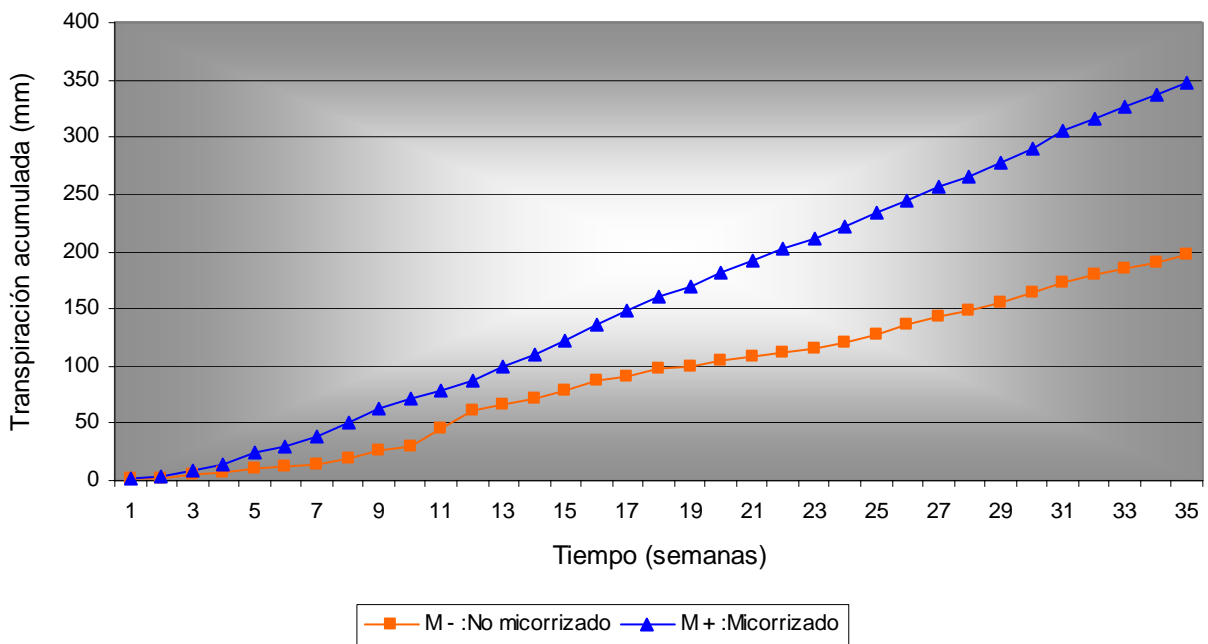


Fig. 29. Transpiración acumulada en milímetros (mm) de *Agave salmiana* de ambos tratamientos durante las 35 semanas de experimentación en invernadero.

Crecimiento

Opuntia streptacantha

La figura 30 presenta los resultados obtenidos sobre la altura de la parte aérea en las plántulas de *Opuntia streptacantha* del tratamiento no micorrizado (M-) y del tratamiento micorrizado (M+) a lo largo de las 35 semanas de experimentación en condiciones de invernadero. El efecto de los hongos micorrícicos arbusculares mostró diferencia significativa en la altura de las plántulas M+, a diferencia de las plántulas M-, solo en las semanas 13 y 14 ($p = 0.0413$ y $p = 0.0308$ respectivamente). A partir de la semana 15 y hasta el final del experimento (35 semanas), las plántulas del tratamiento no micorrizado (M-) alcanzaron un tamaño similar a las plántulas micorrizadas (M+), inclusive se observó (figura 30) un aumento en la altura de las plántulas no micorrizadas (M-), en comparación con las plántulas micorrizadas entre las semanas 24 y 33, no encontrando estadísticamente diferencia significativa a lo largo de éste tiempo. Cabe señalar que el tratamiento micorrizado (M+) vuelve a incrementar la altura de la parte aérea de las plántulas, a partir de las semanas 34 y 35. Sin embargo, la mayor altura se encontró en plántulas inoculadas (M+) (Cuadro 9), pero no hubo estadísticamente una diferencia significativa entre tratamientos.

En cuanto al diámetro, de manera general, ambos tratamientos no presentan diferencia significativa. Sin embargo el tratamiento micorrizado (M+) presenta un aumento en el diámetro alcanzando diferencias significativas ($p < 0.05$) desde la semana 4 hasta la 18, mientras que en el tratamiento no micorrizado (M-), se observa un aumento en el diámetro desde la semana 23 hasta la 29, no encontrando estadísticamente diferencia significativa a lo largo de éste tiempo. Cabe señalar que las plántulas del tratamiento micorrizado (M+) vuelven a incrementar su diámetro, a partir de las semanas 30 y 35 (figura 31). Sin embargo, cuando no se encontró diferencia significativa entre tratamientos, el mayor diámetro se presentó en plántulas inoculadas (M+).

La tasa relativa de crecimiento (TRC) del tratamiento micorrizado (M+), fue mayor que la del tratamiento no micorrizado (M-) (Cuadro 9), pero estadísticamente no hubo diferencia significativa entre tratamientos ($p = 0.5159$), debido al crecimiento tan lento de esta especie impidiendo encontrar diferencias significativas en un periodo de tiempo tan corto.

Con base en los resultados de altura, diámetro y tasa relativa de crecimiento (TRC), se puede decir que aunque no hubo diferencias significativas entre tratamientos, si se observó una tendencia en el incremento del crecimiento de las plántulas del tratamiento micorrizado (M+) el cual es atribuido al efecto de los hongos micorrícicos arbusculares ya que benefician a la longitud radical (figura 40 y 41), incrementan la absorción de minerales necesarios para el crecimiento vegetal, principalmente P y N (Marschner, 1990), además del Cu, Zn (Gnekow y Marschner, 1989), S (Buwalda *et al.*, 1983), K (Dissing y Jensen, 1983) y B (Jodice *et al.*, 1981), ello debido a que los pelos radicales y la hifa de la raíz fuera del hongo incrementa el área de contacto con las partículas del suelo, aumentando la toma de nutrimentos y transportándolos hasta el hospedero, por lo que se sugiere con base a los resultados que la simbiosis micorrícica permite a la plántula de *Opuntia streptacantha* ser capaz de regular su crecimiento y suministrar los nutrimentos requeridos para la altura (semana 13 y 14), diámetro (4 hasta la 18) y el sistema radical cuando la plántula lo requiera debido a su plasticidad ante las diferentes variaciones ambientales.

Tratamiento	Altura inicial (mm)	Altura Final (mm)	Tasa relativa de crecimiento (días ⁻¹)
M -	8.4181	50.1363	0.00725166 (a)
M +	8.4375	51.3500	0.00746241 (a)

Cuadro 9. Tasa relativa de crecimiento y promedio de altura inicial y final en milímetros (mm) de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos.

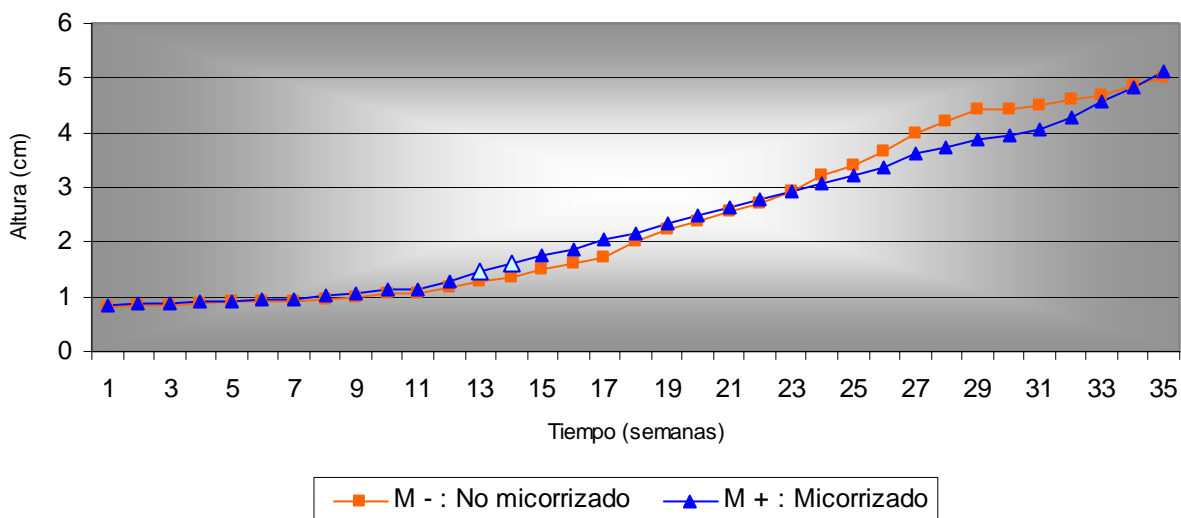


Fig. 30. Altura de *Opuntia streptacantha* obtenida a lo largo del experimento. Δ Representa diferencia significativa ($p < 0.05$).

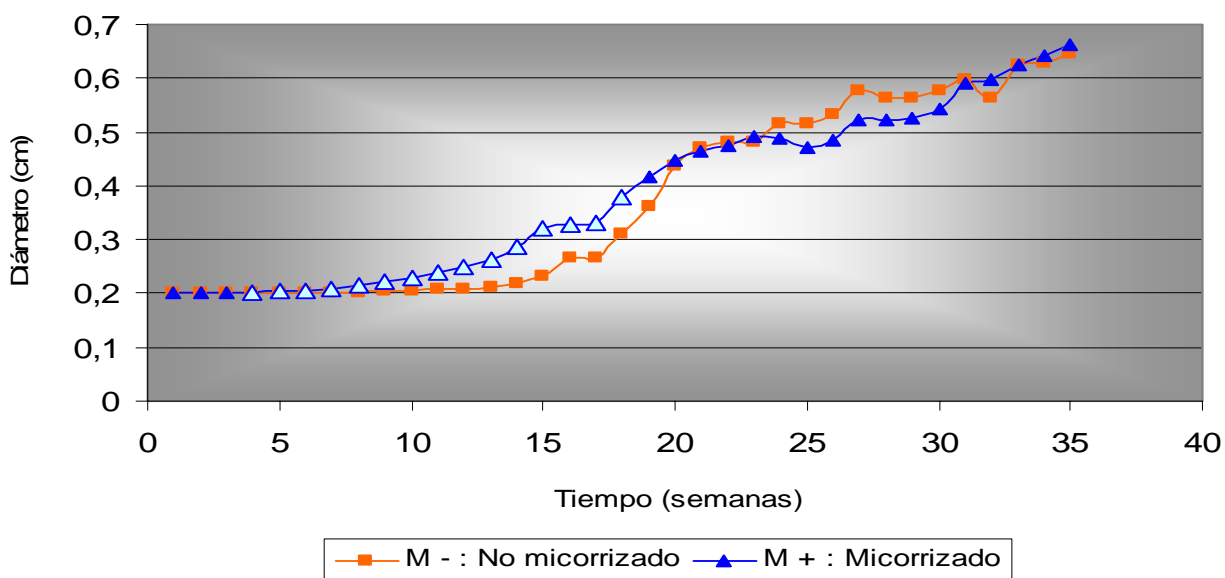


Fig. 31. Diámetro medio semanal de *Opuntia streptacantha* obtenidas a lo largo del experimento. Δ Representa diferencia significativa ($p < 0.05$).

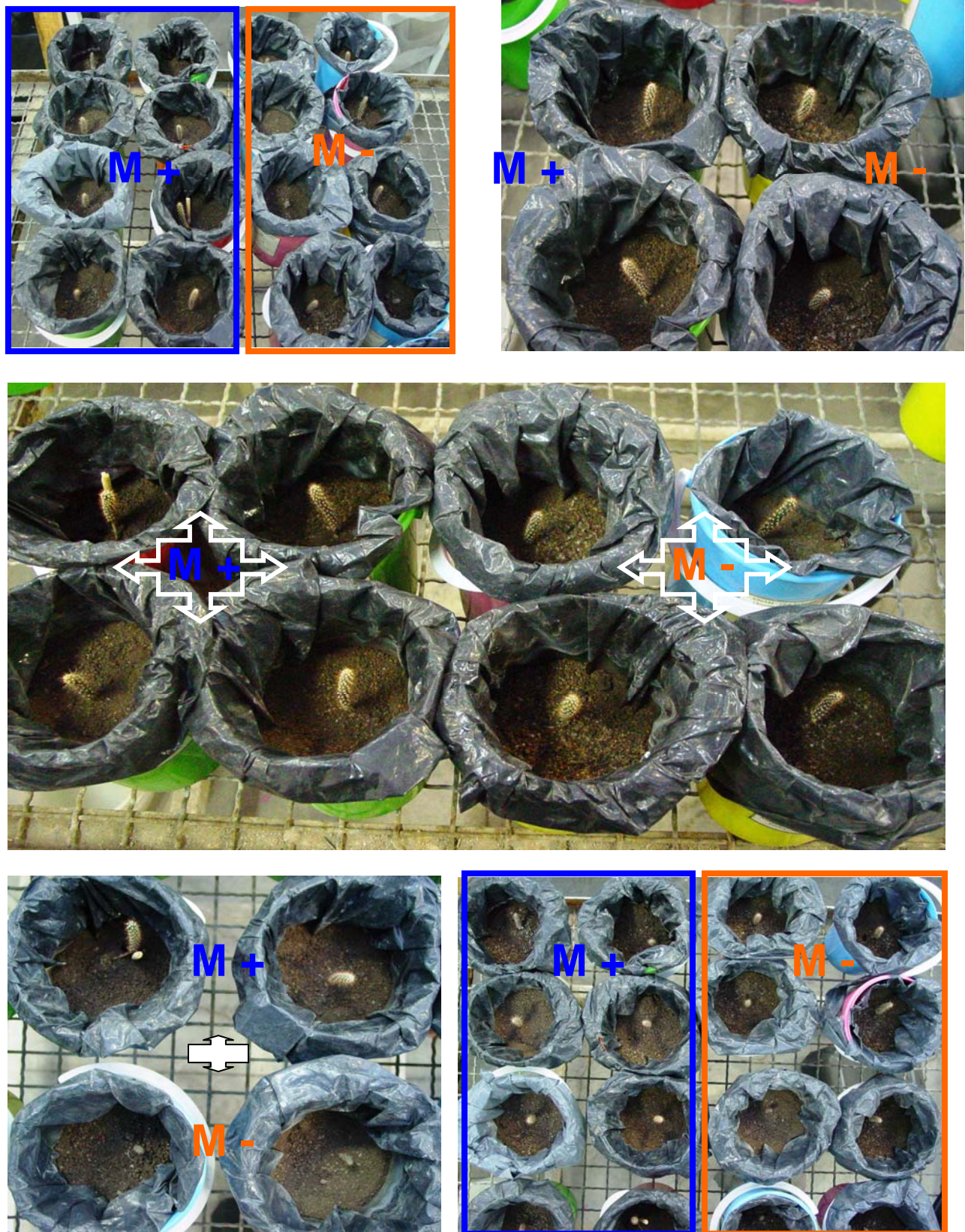


Fig. 32. Plántulas de *Opuntia streptacantha* del tratamiento micorrizado (M+) y no micorrizado (M-) al final de las 35 semanas de experimentación.

Agave salmiana

La altura del tratamiento micorrizado (M+) tuvo diferencia significativa frente al tratamiento no micorrizado (M-), a partir de la semana 5 hasta la 11 ($p < 0.05$). De la semana 12 hasta la 29, la altura de las plántulas micorrizadas se manifestó en forma más lenta, por lo que en estas semanas el análisis estadístico no presentó diferencia significativa ($p > 0.05$). Sin embargo, a partir de la semana 30 hasta la 35 (final del experimento), la altura de las plántulas del tratamiento micorrizado (M+), incrementaron nuevamente su altura, observándose estadísticamente una diferencia significativa (figura 33).

Respecto a la cobertura mayor, presenta diferencia significativa en el tratamiento micorrizado (M+) ($p < 0.05$), a partir de la semana 13. Entre las semanas 14 y 30 la cobertura mayor de las plántulas micorrizadas muestra un ligero crecimiento, por lo que en estas semanas no se presenta diferencia significativa ($p > 0.05$) entre tratamientos. Sin embargo, de la semana 31 hasta la 35 (final del experimento), la cobertura mayor del tratamiento micorrizado (M+), vuelve a incrementarse, en comparación con el tratamiento no micorrizado (M-), presentando estadísticamente diferencia significativa (figura 34). En cuanto a la cobertura menor (figura 35), comenzó a registrarse a partir de la semana 17, debido a que se requieren tres pencas como mínimo. El análisis estadístico presenta diferencias significativas en las plántulas micorrizadas (M+) en la semana 18, en cuanto a las siguientes semanas (19 hasta la 27) no se presenta diferencia significativa entre tratamientos. Sin embargo, estadísticamente desde la semana 28 hasta la 35, hay una diferencia significativa del tratamiento micorrizado (M+).

La tasa relativa de crecimiento (TCR), no presenta diferencia significativa entre tratamientos ($p = 0.1694$) (cuadro 10). A pesar de que no se observó estadísticamente diferencia significativa con respecto al factor micorriza, se apreció una tendencia donde el tratamiento micorrizado (M+) presentó la mayor tasa relativa de crecimiento y el tratamiento no micorrizado (M-) los valores menores. Esto indica, que debido probablemente a un periodo de tiempo tan corto, no pueda establecerse una diferencia significativa.

En las primeras semanas (1 hasta 3), no existió diferencia significativa en el crecimiento de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*. Este resultado está dado a que en las etapas iniciales de desarrollo de las plántulas la simbiosis hongo-hospedero atraviesa por una etapa parasítica, caracterizada por la no existencia del reconocimiento plántula-microorganismo (Marschner *et al.*, 1996), lo que hace que no se aprecie ningún efecto del hongo sobre la plántula durante esta fase inicial de crecimiento. Según los resultados descritos anteriormente donde no se observó efecto de la inoculación sobre el crecimiento de ambas especies, ya que a partir de la semana 4 y 5 (figuras 31 y 33) en el caso de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* respectivamente, la colonización se hace efectiva, estableciéndose la simbiosis hongo-hospedero y produciéndose los efectos positivos sobre las plántulas, ya que durante esta fase simbiótica, se produce un aumento del crecimiento y desarrollo de la plántula debido al incremento del volumen radical y a una mayor capacidad y eficiencia en la absorción de nutrientes, provocado por la presencia de hifas externas del hongo en las raíces colonizadas por lo que se sugiere con base al análisis de resultados de las figuras 33, 34 y 35 que la simbiosis micorrícica también permite a la plántula de *Agave salmiana* ser capaz de regular su crecimiento y suministrar los nutrimentos requeridos para la altura (semana 5 hasta la 11), cobertura mayor (semana 13), cobertura menor (semana 18) y el sistema

radical cuando la plántula lo requiera debido a su plasticidad ante las diferentes variaciones ambientales.

Tratamiento	Altura inicial (mm)	Altura Final (mm)	Tasa relativa de crecimiento (días ⁻¹)
M -	28.3512	44.1282	0.00211301 (a)
M +	29.6177	53.9355	0.00243527 (a)

Cuadro 10. Tasa relativa de crecimiento y promedio de altura inicial y final en milímetros (mm) de *Agave salmiana* de ambos tratamientos.

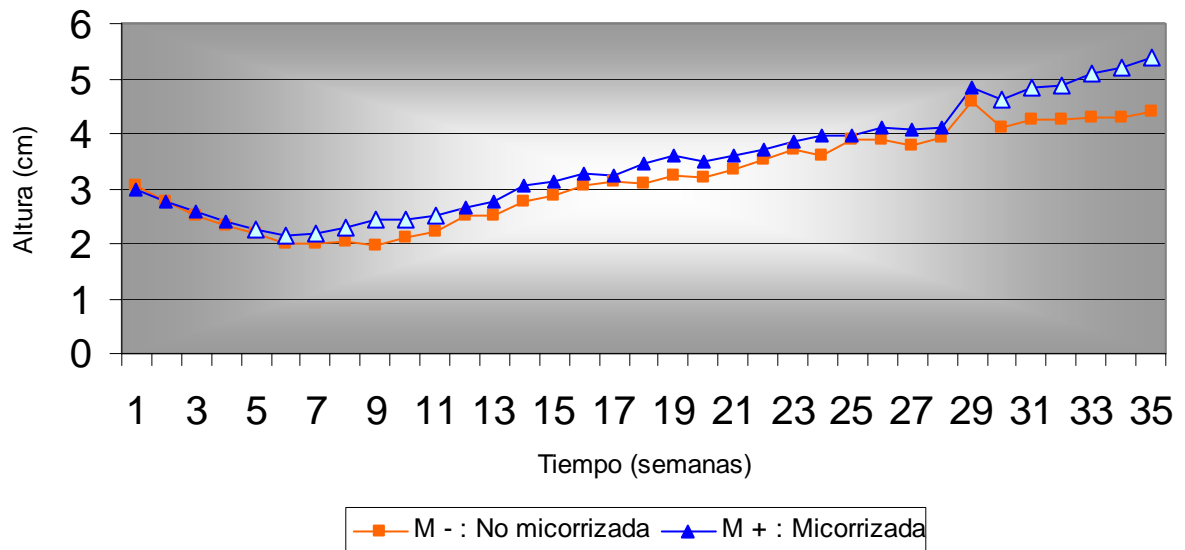


Fig. 33. Promedio semanal de altura de *Agave salmiana* a lo largo del experimento. △ Representa diferencia significativa ($p < 0.05$).

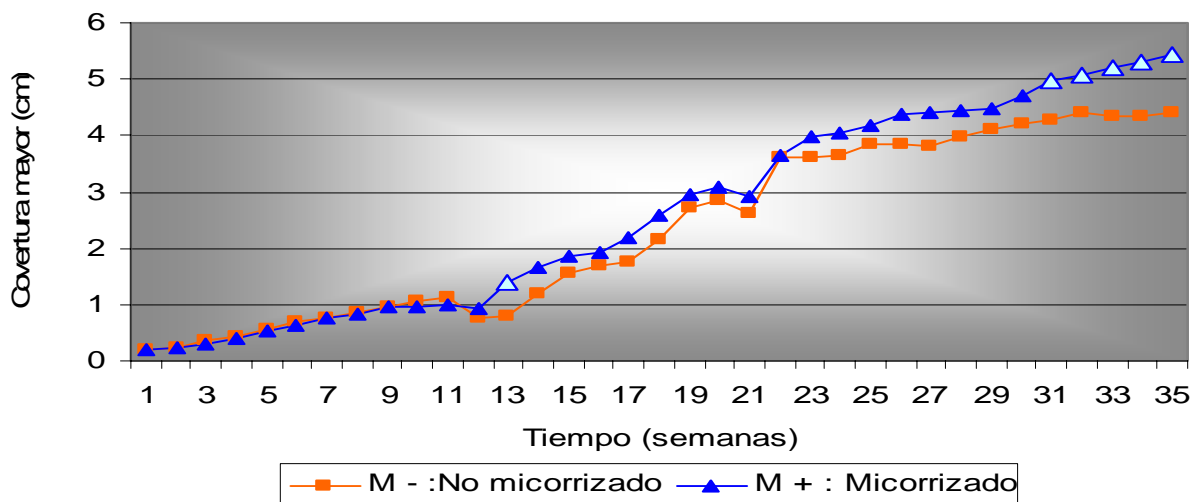


Fig. 34. Promedio semanal de la cobertura mayor de *Agave salmiana* a lo largo del experimento. △ Representa diferencia significativa ($p < 0.05$).

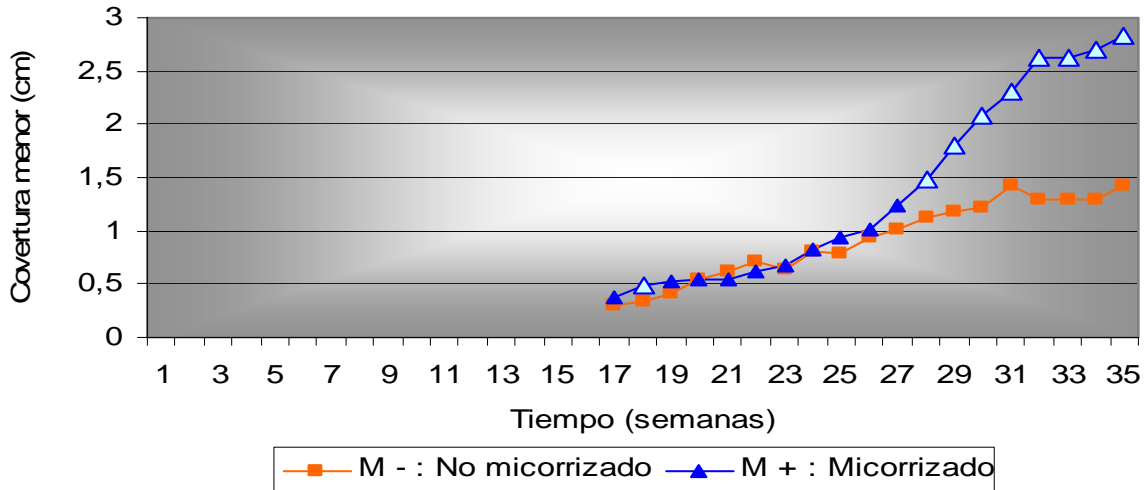


Fig. 35. Promedios semanales de la cobertura menor de *Agave salmiana* a lo largo del experimento. Δ Representa diferencia significativa ($p < 0.05$).

Agave salmiana es una especie, que se desarrolla un poco más rápido que *Opuntia streptacantha*, debido a ello se pueden observar diferencias significativas en los resultados de crecimiento de *A. salmiana*, puesto que las plántulas micorrizadas (M+) a diferencia, de las no micorrizadas (M-) (figura 37), presentan una clara diferencia significativa a partir de la semana 30 hasta la 35 en el caso de la altura, en cuanto a la cobertura mayor entre la semana 31 hasta la 35 y para la cobertura menor entre la semana 28 hasta la 35, debido probablemente al efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares los cuales favorecen la absorción de nutrientes y el reflejo de ello, es el aumento de la altura, cobertura mayor y cobertura menor, lo interesante de estos aumentos, es que ocurren casi en las mismas semanas, la razón de esto probablemente se deba, a que *Agave salmiana* presenta simetría radial aproximada, es decir que el aumento en la altura, la cobertura mayor y la cobertura menor son proporcionales entre sí, como sin micorriza. (Figura 36).

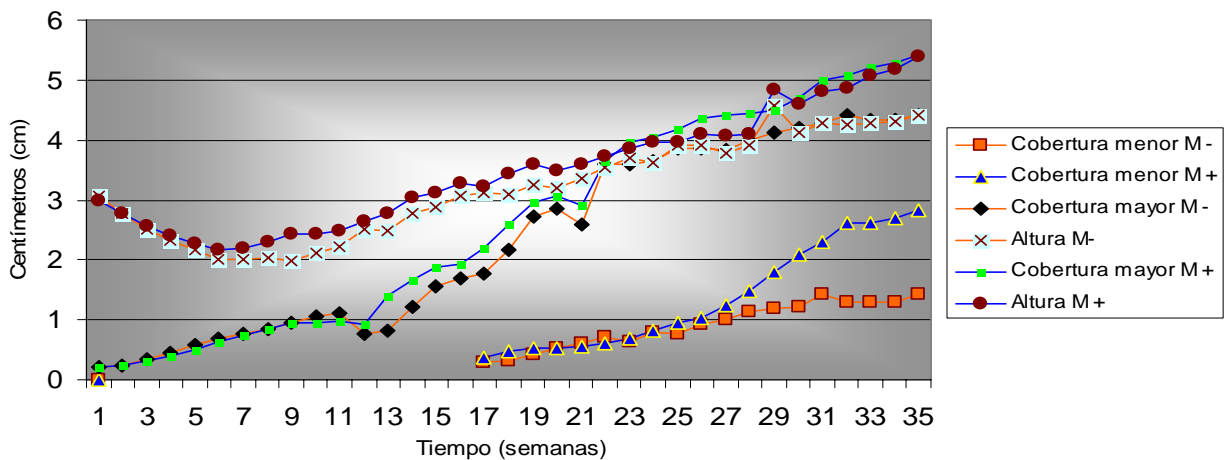


Fig. 36. Correlación de promedios semanales de altura, cobertura mayor y menor. Línea azul — representa a los tratamientos micorrizados (M+) y la línea anaranjada — a los no micorrizados (M-).



Fig. 37. Plántulas de *Agave salmiana* del tratamiento micorrizado (M+) y no micorrizado (M-) al final de las 35 semanas de experimentación.

Biomasa y uso eficiente del agua (WUE)

Opuntia streptacantha

Los resultados de la biomasa húmeda y seca, están relacionados a los obtenidos en crecimiento; en el cuadro 11 se muestran los resultados de estas variables, tanto de la biomasa del vástago como de la raíz, así como el cociente raíz/vástago o root/shoot (R/S) y el uso eficiente del agua (WUE).

Tratamiento	Peso húmedo (g)		Peso seco (g)		Cociente Raíz/Vástago R/V	Agua irrigada (kilogramos)	WUE (g/Kg H ₂ O irrigada)
	Vástago (V)	Raíz (R)	Vástago (V)	Raíz (R)			
M -	0.7469	0.0433	0.4465	0.0045	0.010078 (a)	3.106	0.145245 (a)
M +	0.9303	0.1745	0.6092	0.0063	0.103414 (b)	3.106	0.198218 (a)

Cuadro 11. Promedio de peso húmedo y seco en gramos de las plántulas de *Opuntia streptacantha* de ambos tratamientos, así como el cociente raíz/vástago, el total de agua irrigada durante el experimento y la eficiencia en el uso del agua (WUE). Letras diferentes muestran diferencia significativa.

La producción de biomasa aérea húmeda y seca (figura 40 y 39), en el tratamiento micorrizado (M+) fue mayor que la del tratamiento no micorrizado (M-), sin embargo, no se produjo estadísticamente diferencia significativa ($p = 0.4104$ y $p = 0.4451$, respectivamente). Al respecto Augé, (2001) y Rincón *et al.*, (1993), mencionan que los hongos micorrizógenos incrementan el potencial de su hospedero para explotar los recursos del suelo, además de alterar el intercambio de gases, potencial hídrico y la producción de biomasa tanto aérea como radical. En cuanto a la producción de biomasa total (biomasa aérea + biomasa radical) (figura 42 y 43), los resultados fueron muy parecidos a los anteriores.

En cuanto a la biomasa radical húmeda y seca (figuras 40 y 41), se observa que no hay diferencia significativa ($p = 0.2848$ y $p = 0.1739$, respectivamente), entre tratamientos. Sin embargo, la mayor biomasa húmeda y seca se observó en las plántulas inoculadas. Este aumento de biomasa en la raíz puede correlacionarse con la micorrización, puesto que afecta también el incremento del desarrollo del sistema radical del hospedero, incrementando los sitios de intercambio, por lo que la planta tiene que aumentar la producción de raíces laterales finas, que son colonizadas por las hifas de los hongos micorrizógenos arbusculares encargadas de absorber los nutrientes minerales necesarios para el crecimiento (Augé, 2001; Rincón *et al.*, 1993).

La asignación de crecimiento hacia raíz o tallo, evaluada por la proporción raíz/vástago, presentó diferencia significativa entre tratamientos ($p = 0.0275$, ANCOVA) (figura 44). Debido, a que el tratamiento micorrizado (M+) a diferencia del tratamiento no micorrizado (M-), presenta los valores más altos a consecuencia probablemente de el efecto de los HMA, ya que hacen más eficiente lo mencionado por Rundel y Nobel, (1991) y Nobel, (1988) que la razón raíz/tallo en agaves (0.04 a 0.15) y cactus (0.08 a 0.14), es muy baja, debido a que estas especies son excelentes para conservar agua y que sus tallos las pueden almacenar, por lo que aparentemente no

requieren de un sistema radical extenso para la captura de agua y nutrientes. Por tal motivo se puede observar que el tratamiento micorrizado (M+) fue superior en cuanto a la biomasa del vástago y raíz húmeda, seca y total, es decir, que la cantidad de biomasa de la raíz de el tratamiento micorrizado (M+) es proporcional a el tamaño y cantidad de biomasa del vástago, esto implica que la cantidad de raíz producida sea menor (proporcionalmente hablando) en el tratamiento no micorrizado (M-).

Vástago

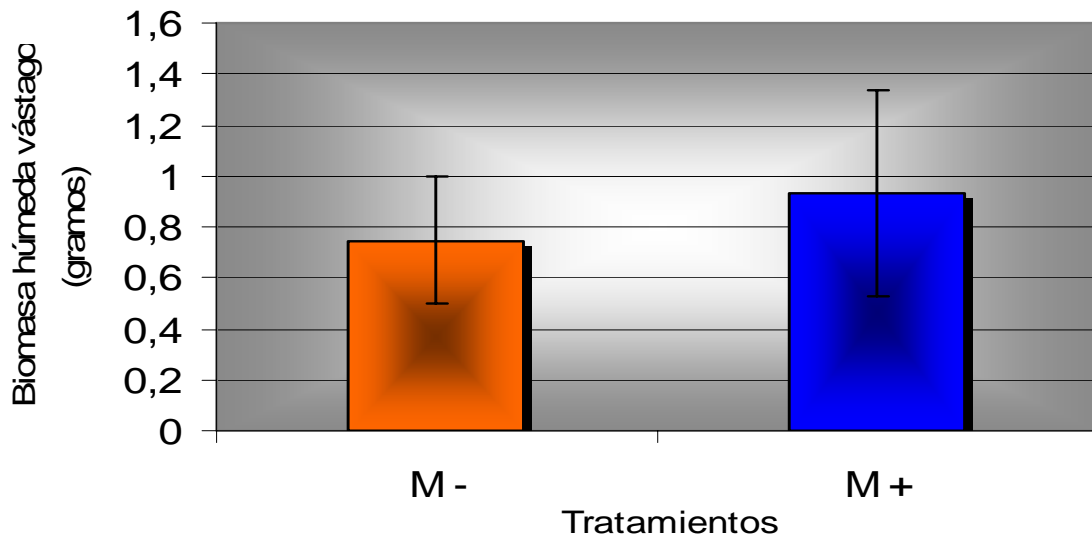


Fig. 38. Biomasa húmeda del vástago de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

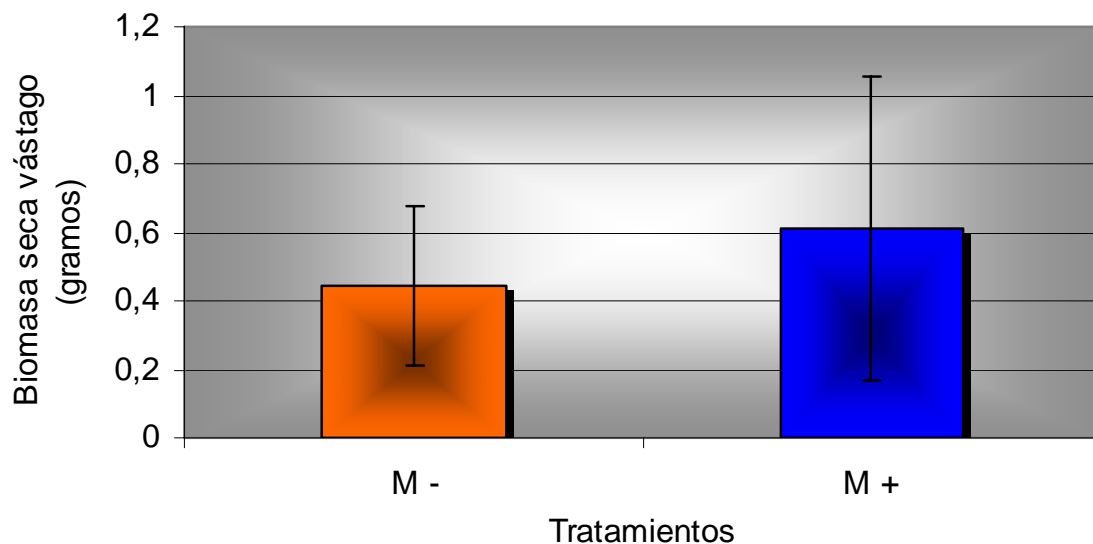


Fig. 39. Biomasa seca del vástago de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

Raíz

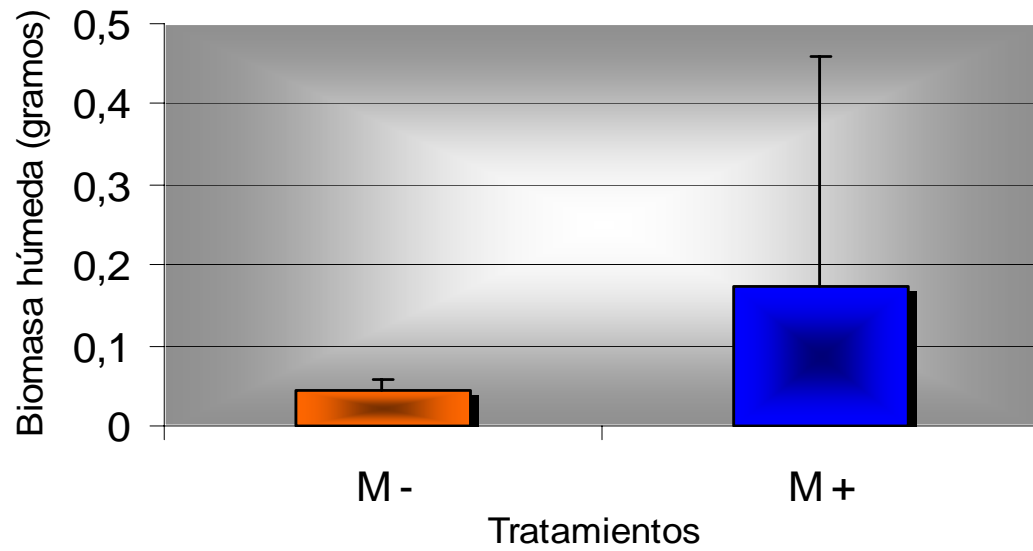


Fig. 40. Biomasa húmeda de la raíz de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

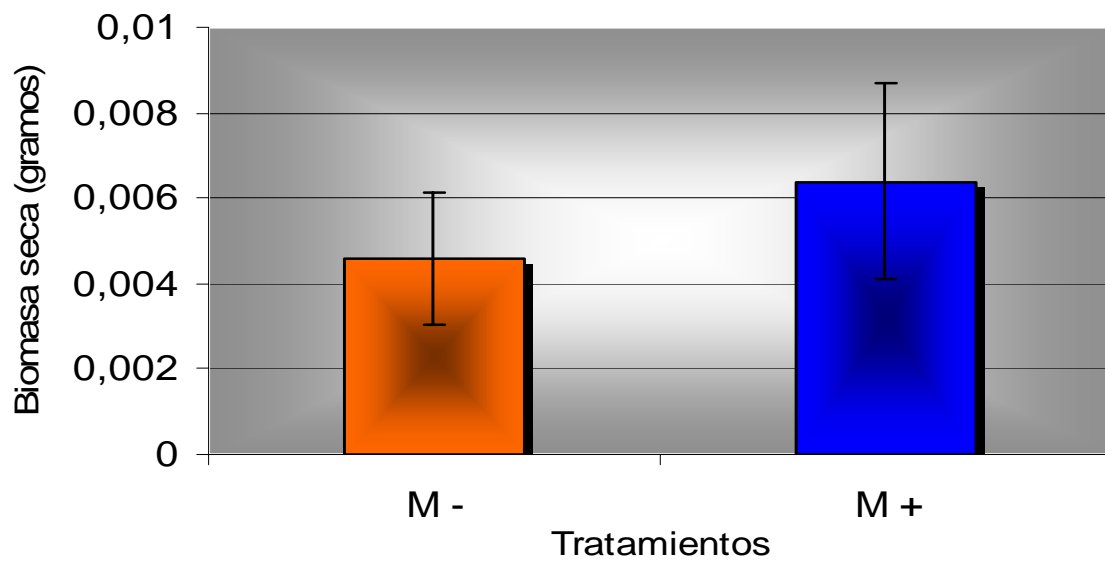


Fig. 41. Biomasa seca de la raíz de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

Total

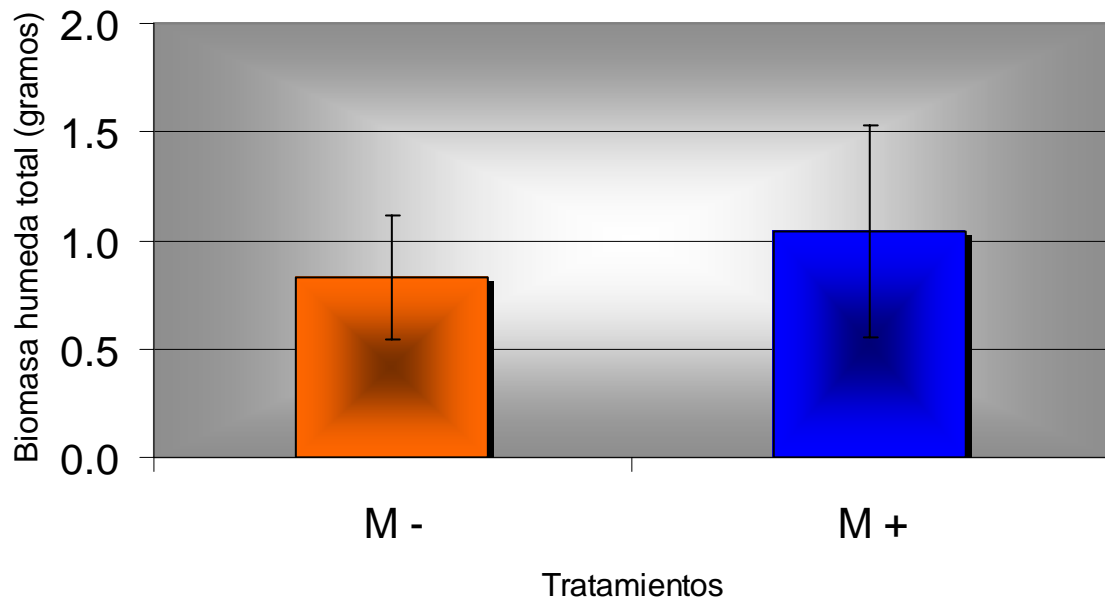


Fig. 42. Biomasa húmeda total de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

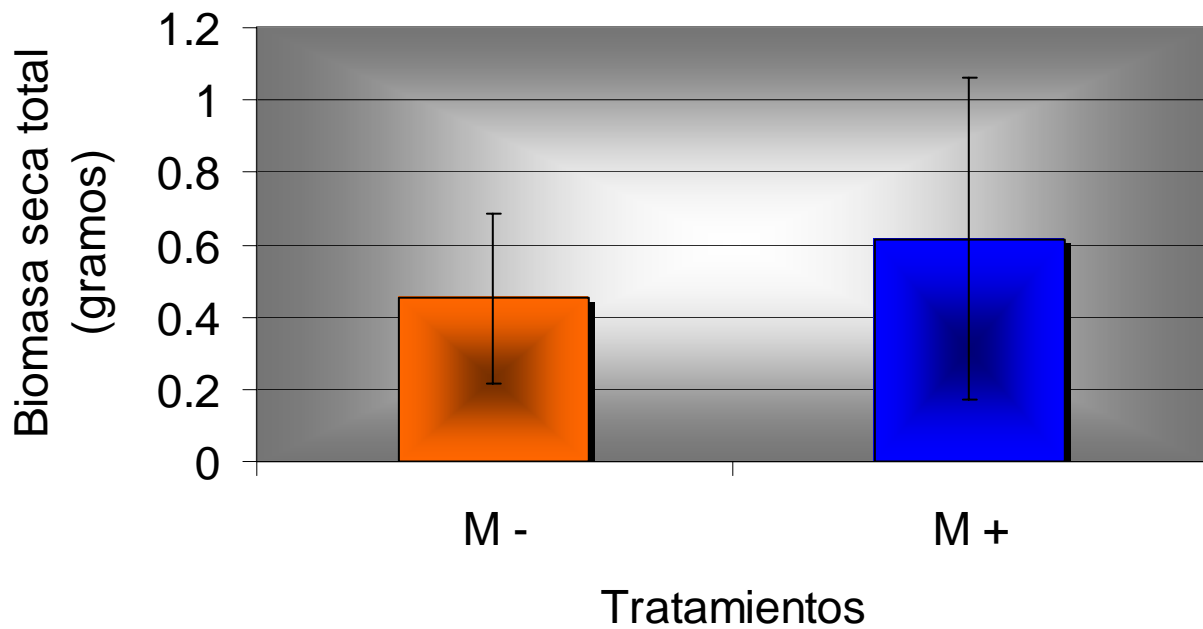


Fig. 43. Biomasa seca total de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento.

Raíz-Vástago

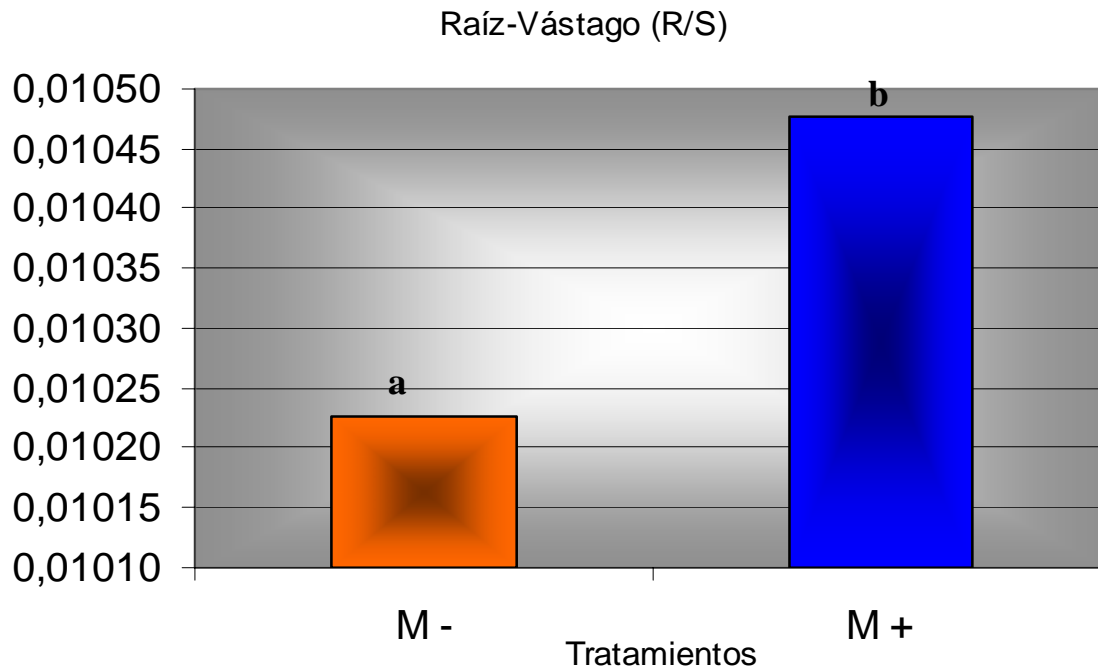


Fig. 44. Relación del cociente raíz/vástago de *Opuntia streptacantha* obtenida al final del experimento. Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

Uso eficiente del agua (WUE)

En cuanto a el uso eficiente del agua (WUE), los resultados muestran que el tratamiento micorrizado (M+), produce 0.1982 g de biomasa seca por cada litro de agua irrigada, 0.053 g más de biomasa que el tratamiento no micorrizado (M-), el cual presentó una producción de biomasa de 0.1452 g (Cuadro 11). Esto probablemente se debe a que las plántulas de *Opuntia streptacantha* pueden obtener más eficientemente los recursos, principalmente fósforo y agua, cuando se encuentran asociados con hongos micorrizógenos arbusculares (Rincón *et al.*, 1993), lo que se refleja en un aumento en la cantidad de biomasa producida por unidad de agua irrigada. Aún cuando las plántulas micorrizadas producen más biomasa que las plántulas no micorrizadas, no hay estadísticamente una diferencia significativa entre tratamientos.

Los hongos micorrizógenos arbusculares son muy importantes en el uso eficiente del agua de las plántulas de *Opuntia streptacantha*, ya que permiten a la plántula regular su transpiración de manera eficiente y además proporcionan un aumento en la absorción de agua, debido a los pelos radicales y a la hifa de la raíz fuera del hongo. También, incrementan eficientemente la conductancia estomática, la toma de CO₂ de la atmósfera y la tasa fotosintética, durante la cual el CO₂ incorpora los productos útiles a la plántula para su crecimiento, además de proporcionar al hospedero minerales de difícil disponibilidad (Guttenberger, 2000; Nobel, 1998; Varma, 1998; Azcón y Barea, 1996), por lo que la influencia de los HMA, proporciona un incremento en la cantidad de biomasa producida por unidad de agua irrigada (figura 45).

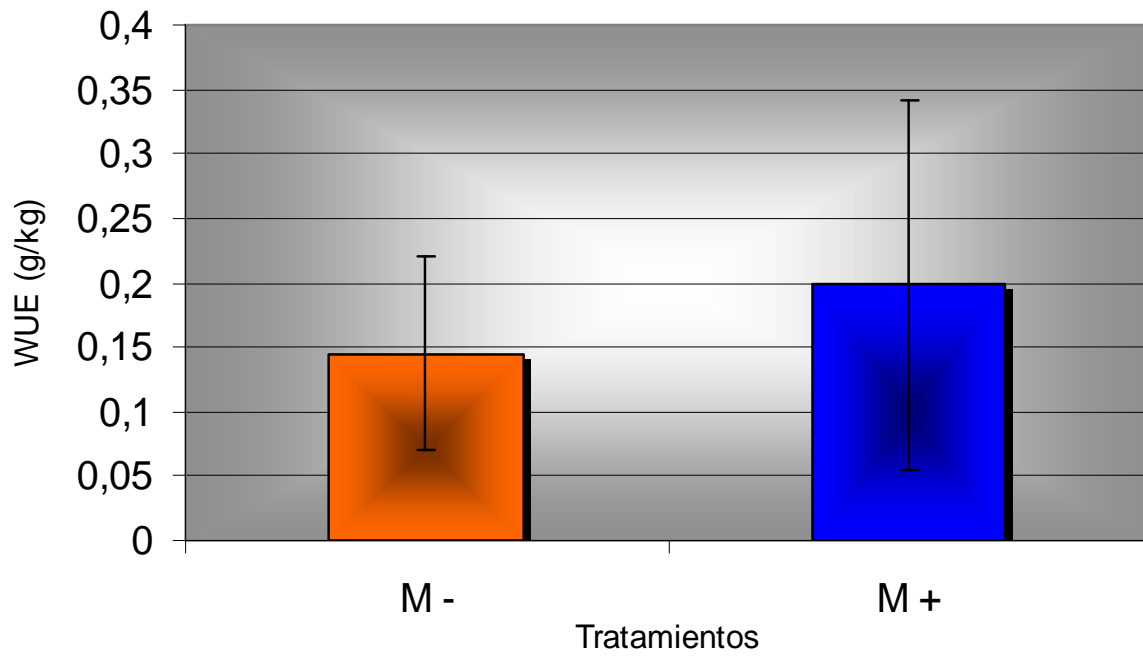


Fig. 45. Uso eficiente del agua (WUE) de *Opuntia streptacantha* al final del experimento.

Agave salmiana

Los resultados de la biomasa húmeda y seca, están relacionados a los obtenidos en crecimiento; en el cuadro 12 se muestran los resultados de estas variables, tanto de la biomasa del vástago como de la raíz, así como el cociente raíz/vástago o root/shoot (R/S) y el uso eficiente del agua (WUE).

Tratamiento	Peso húmedo (g)		Peso seco (g)		Cociente Raíz/Vástago R/V	Agua irrigada (kilogramos)	WUE (g/Kg H ₂ O irrigada)
	Vástago (V)	Raíz (R)	Vástago (V)	Raíz (R)			
M -	1.2515	0.0715	0.4903	0.007(a)	0.014606 (a)	3.309	0.150335 (a)
M +	3.6096	0.2612	0.6661	0.020(b)	0.030173 (b)	3.309	0.208375 (a)

Cuadro 12. Promedio de peso húmedo y seco en gramos de las plántulas de *Agave salmiana* de ambos tratamientos, así como el cociente raíz/vástago, el total de agua irrigada durante el experimento y la eficiencia en el uso del agua (WUE). Letras diferentes muestran diferencia significativa.

Claramente se puede observar que el tratamiento micorrizado (M+) fue superior en cuanto a biomasa húmeda y seca, de la raíz y del vástago a diferencia del tratamiento no micorrizado (M-). Para la producción de peso húmedo del vástago y de la raíz el tratamiento micorrizado fue el mejor con 3.6096 g y 0.2612 g respectivamente, 2.3581 g y 0.1897 g de biomasa húmeda de vástago y raíz más que el tratamiento no micorrizado. A pesar de que el tratamiento con micorriza (M+) produjo más del doble de biomasa húmeda del vástago ($p = 0.0848$) (figura 46) y de raíz ($p = 0.0515$) (figura 48), no se observa estadísticamente una diferencia significativa en comparación con el tratamiento sin micorriza (M-).

En cuanto a biomasa seca del vástago y de la raíz el tratamiento micorrizado (M+) también fue el mejor, con 0.6661 g y 0.0201 g respectivamente, 0.1758 g y 0.013 g de biomasa seca de vástago y raíz más que el tratamiento no micorrizado (M-). A pesar de que el tratamiento con micorriza presentó los valores más altos de biomasa seca, no se observó estadísticamente una diferencia significativa en la biomasa seca del vástago ($p = 0.5430$) (figura 47), pero si presentó diferencia significativa la biomasa seca de la raíz ($p = 0.0082$) (figura 49) del tratamiento micorrizado (M+). Además, al comparar la cantidad de biomasa radical con la cantidad de biomasa aérea por medio del cociente conocido como raíz/vástago se observó diferencia significativa entre el tratamiento micorrizado y el no micorrizado ($p = 0.0234$) (figura 50), probablemente por un aumento del crecimiento y desarrollo del vegetal debido a un desarrollo del volumen radical y a una mayor capacidad y eficiencia en la absorción de nutrientes, provocado por la presencia de hifas externas del hongo en las raíces colonizadas, lo cual es una estrategia eficiente para la captación de agua, ya que evade la sequía al acumular reservas hídricas en sus tejidos, asimismo incrementa sus posibilidades de establecimiento y supervivencia.

Vástago

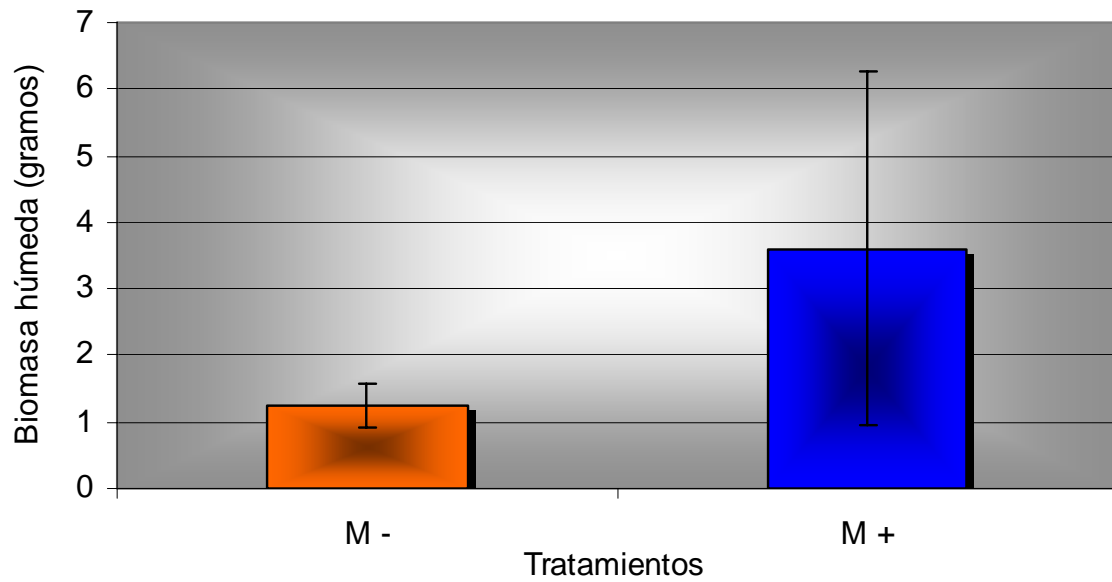


Fig. 46. Biomasa húmeda del vástago de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

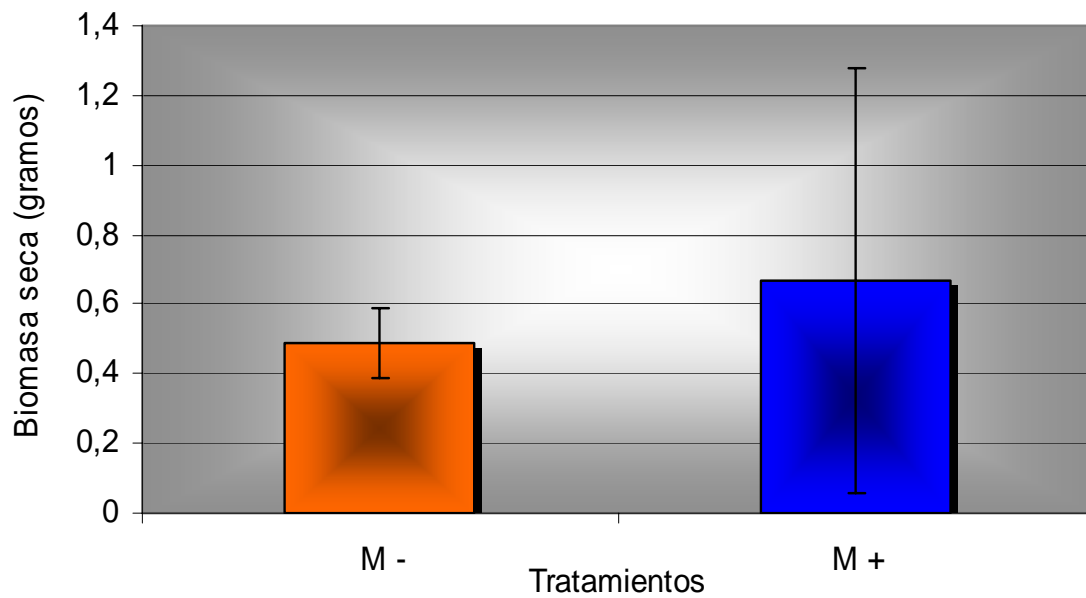


Fig. 47. Biomasa seca del vástago de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

Raíz

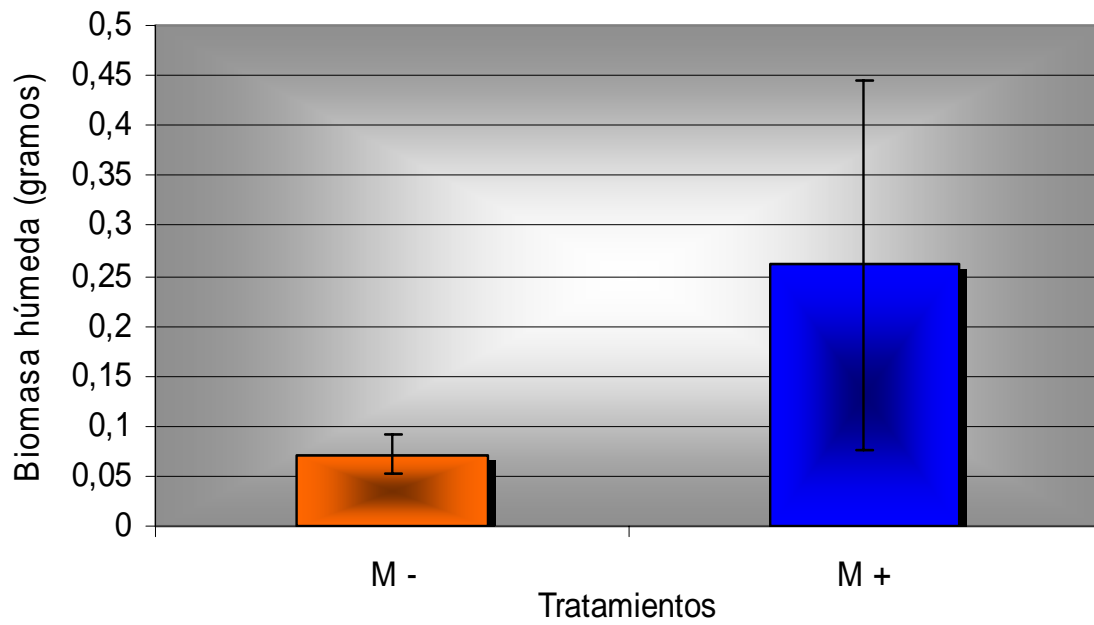


Fig. 48. Biomasa húmeda de la raíz de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

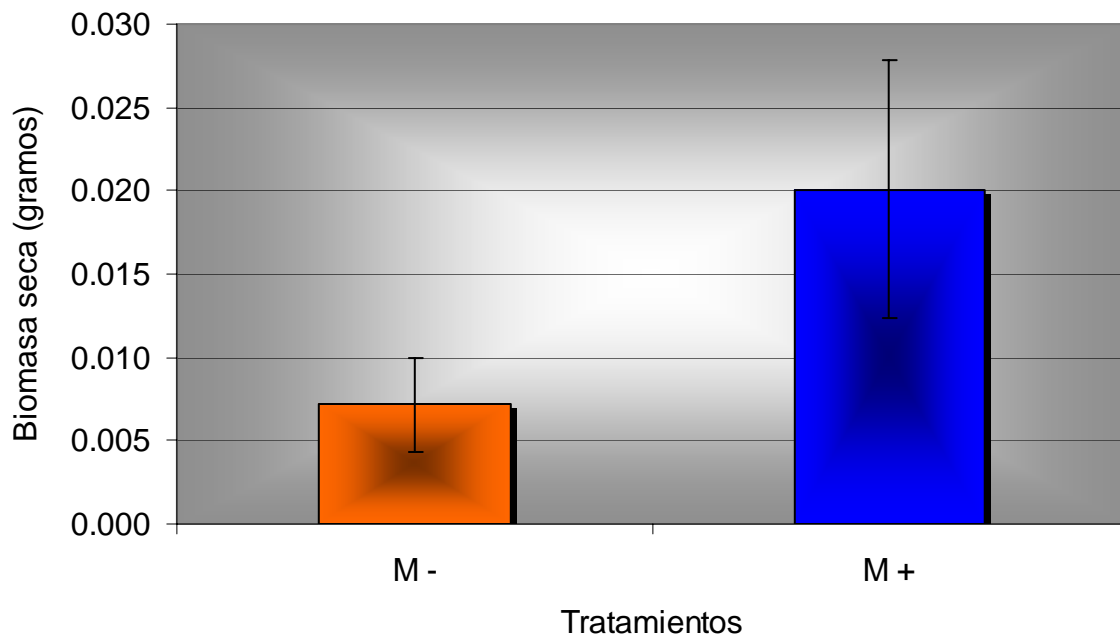


Fig. 49. Biomasa seca de la raíz de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

Total

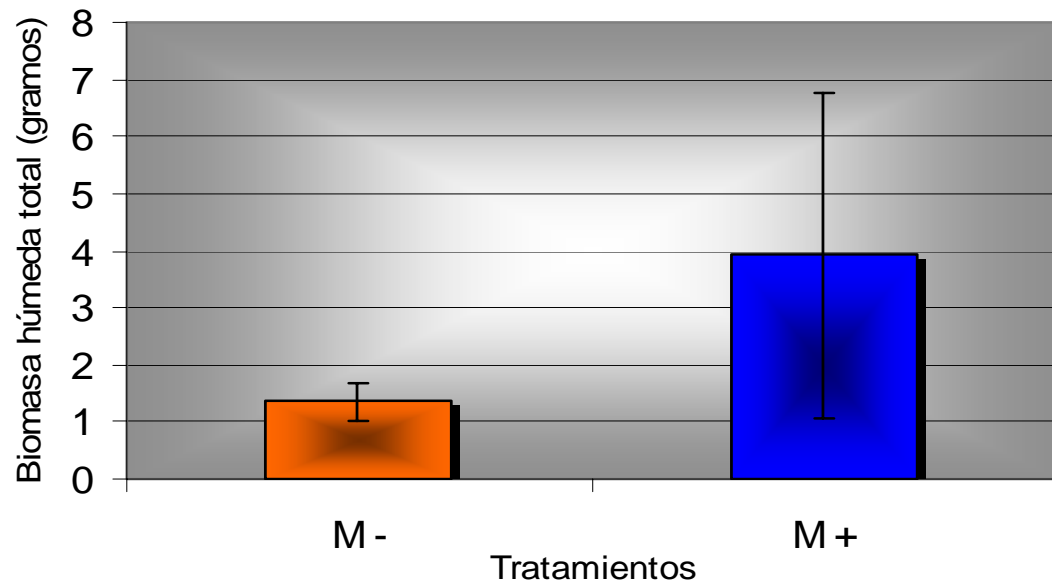


Fig. 50. Biomasa húmeda total de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

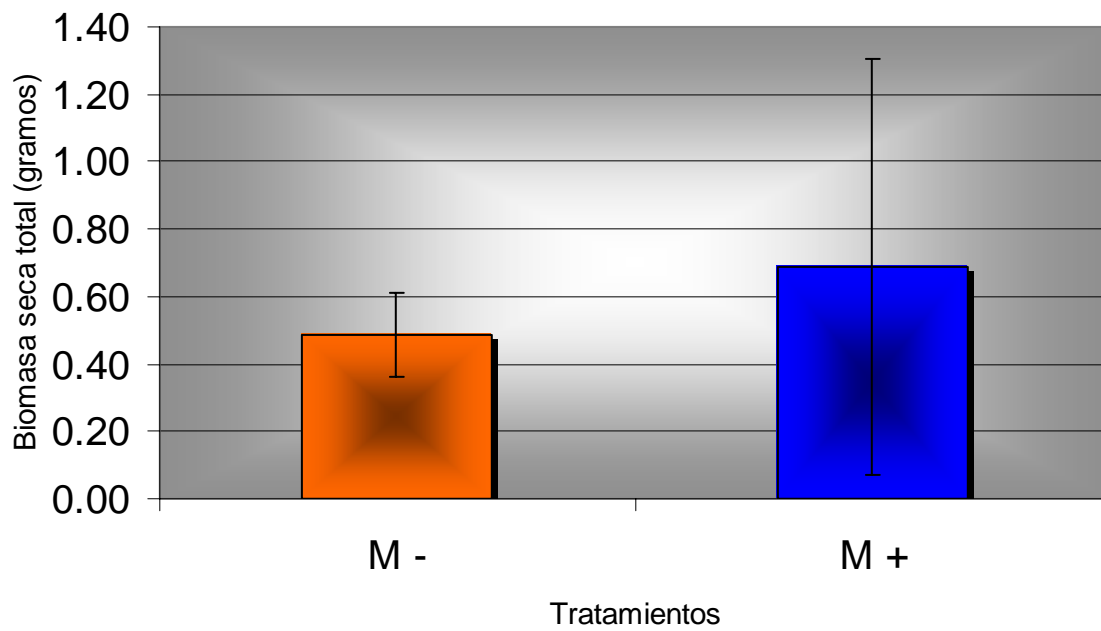


Fig. 51. Biomasa seca total de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento.

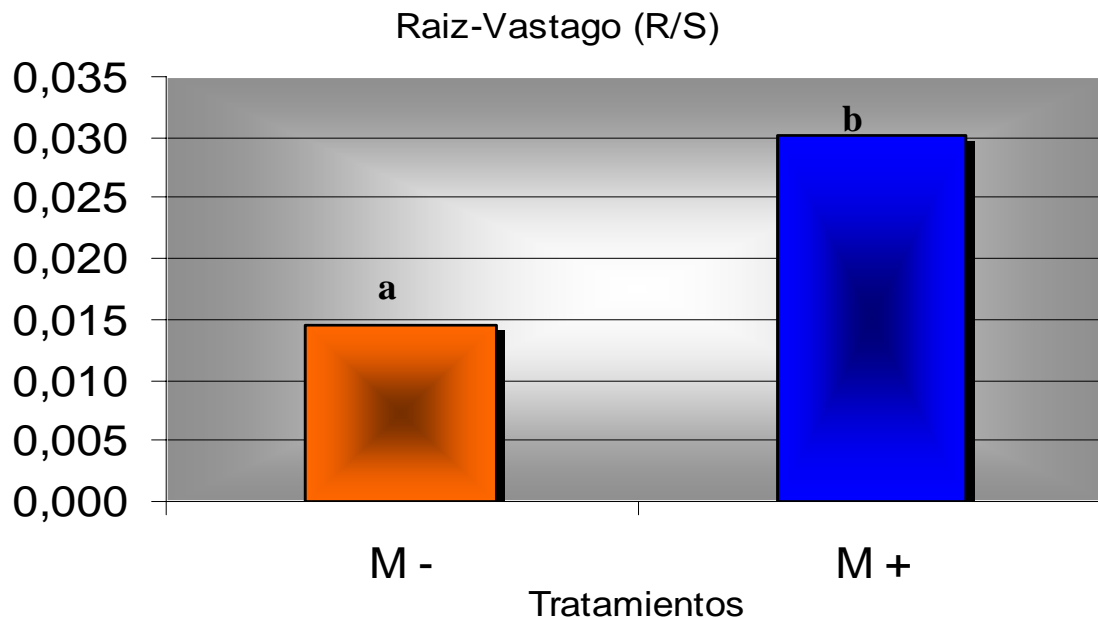


Fig. 52. Relación del cociente raíz/vástago de *Agave salmiana* obtenida al final del experimento. Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$).

Uso eficiente del agua (WUE)

En relación a la eficiencia en el uso del agua (WUE), la producción de biomasa por unidad de agua consumida resulta sustancialmente incrementada por la micorrización, observándose en este tratamiento (M+) un valor de 0.2083 g de biomasa seca por cada litro de agua irrigada, mientras que para el tratamiento no micorrizado (M-), se observó un valor de 0.15033 g (Cuadro 12). Con base en lo anterior la diferencia entre tratamientos es de 0.05804 g más de biomasa seca para el tratamiento con micorriza. Sin embargo, al analizar estadísticamente los resultados no se observa una diferencia significativa ($p = 0.4419$). Al respecto, Monson, (1989) propone que en el ciclo CAM, la fijación de CO_2 respirado, debido a la apertura estomática durante la noche junto con la asimilación del CO_2 atmosférico durante el día y en combinación con la asociación con hongos micorrizógenos arbusculares incrementan el uso eficiente del agua (Augé, 2001), a la vez que un incremento en el balance neto de carbono. Esto se ha logrado por la reducción en costos en la tasa de ganancia de carbono, ya que está relacionada a la capacidad de almacenamiento de agua en la planta.

La profundidad a la que se encuentran las raíces es más o menos la misma en agaves que en cactus, pero la morfología radical difiere de manera considerable. *Agave salmiana* como monocotiledónea se caracteriza por tener raíces relativamente rectas que se originan en la base del tallo y su sistema radical tiene un desarrollo mucho más rápido que el de *Opuntia streptacantha*, un ejemplo de ello es el *Agave mapisaga*, de tres años de edad (emparentado con *Agave salmiana*)

que tiene alrededor de 30 raíces principales con una media de 50 cm de largo (Nobel, 1998), por esta razón el tratamiento micorrizado (M+) de *Agave salmiana*, en comparación al tratamiento micorrizado (M+) de *Opuntia streptacantha* presenta los valores más altos, llegando a presentar diferencia significativa en la biomasa seca de la raíz.

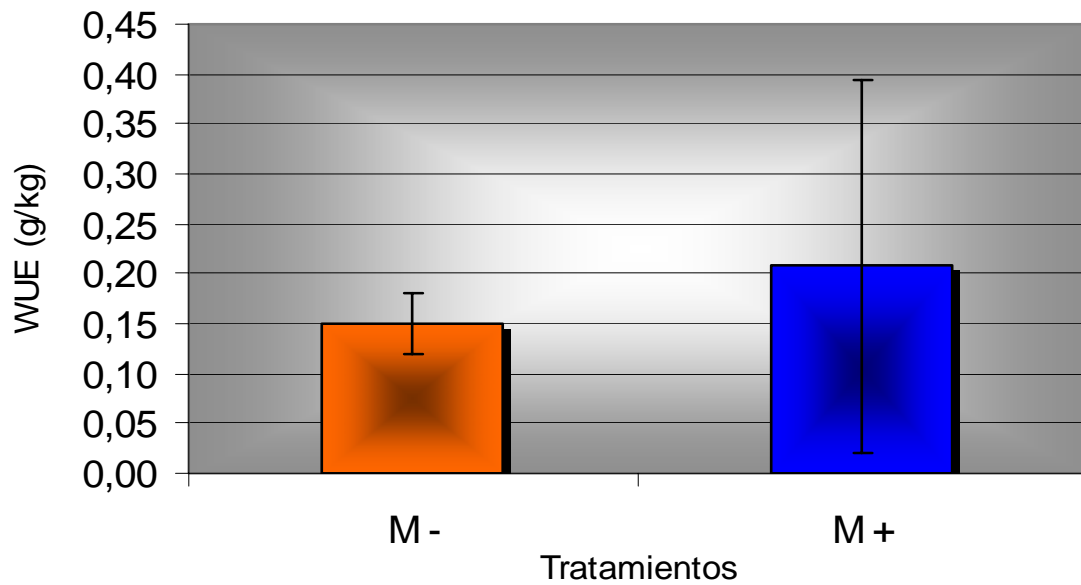


Fig. 53. Uso eficiente del agua (WUE) de *Agave salmiana* al final del experimento.

Potencial hídrico

Opuntia streptacantha

Los fisiólogos vegetales usan el término potencial hídrico (Ψ) para referirse a la energía libre contenida o potencial químico de las moléculas de agua en el suelo, en la planta, en las células y en la atmósfera (Kramer, 1974). El potencial hídrico registra una medida del grado de hidratación de la planta. El valor registrado por el potencial hídrico es negativo, debido a que el potencial de soluto ejerce una tensión de afinidad al agua, por lo tanto se convierte en un valor negativo, y mientras sea más alto el valor obtenido, más agua tienen disponible las plántulas para el proceso de fotosíntesis y la formación de carbohidratos.

Los cactus y los agaves presentan fluctuaciones diarias y estacionales de potencial hídrico realmente pequeñas; por que al abrir sus estomas por la noche tienen tasas bajas de pérdidas de agua; por su gran capacidad para almacenar agua y por la baja permeabilidad de la epidermis con su cutícula serosa. En cuanto a el potencial hídrico caulinar obtenido en el tratamiento micorrizado (M+) fue de -0.8 MegaPascales y para el tratamiento no micorrizado (M-) fue de -1.01 MegaPascales (figura 54) observándose una diferencia significativa entre los tratamientos ($p = 0.0499$). Estos resultados muestran que el grado de hidratación del tratamiento con micorriza es mayor al del tratamiento sin micorriza, debido probablemente a que la simbiosis micorrícica mejora la conductividad hidráulica de la raíz para la toma y flujo de agua, aumentando las probabilidades de supervivencia, ya que es crucial para su éxito ecológico en zonas áridas y semiáridas (González, 2003), por lo que se recomienda utilizar a los hongos micorrizógenos arbusculares como herramienta en la reintroducción de especies que habiten en zonas con suelos de difícil disponibilidad de agua y temperaturas elevadas.

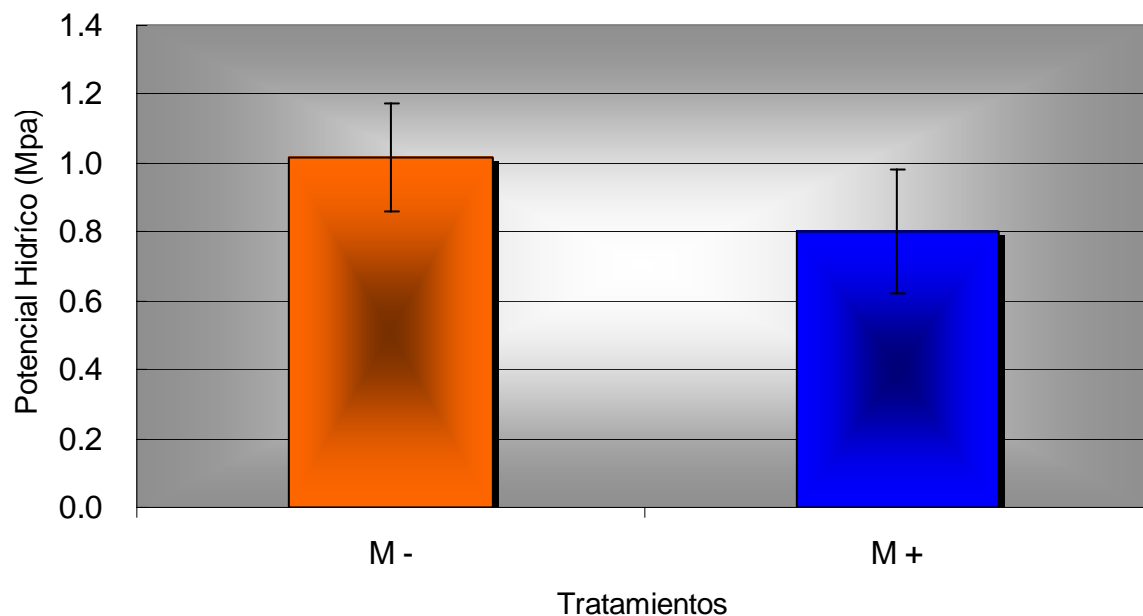


Fig. 54 Potencial hídrico de *Opuntia streptacantha* al final del experimento.

Agave salmiana

A partir de una ANOVA de dos factores ($p = 0.0002$), se encontraron diferencias significativas para el potencial hídrico caulinar entre el tratamiento micorrizado (M+) y el no micorrizado (M-). Los resultados del tratamiento con micorriza presentan un valor de -0.3 MegaPascales, mientras que el tratamiento sin micorriza presenta un valor de -0.74 MegaPascales (figura 55). Estas diferencias fueron producto de la micorrización, ya que la asociación de hongo-hospedero incrementa la cantidad de agua y de minerales disponibles para la planta, debido al desarrollo del volumen de contacto de su sistema radical con el suelo.

Como consecuencia de un mayor grado de hidratación y un eficiente uso del agua de las plántulas micorrizadas (M+), presentan mayor cantidad de biomasa de vástago y raíz, tanto en peso húmedo y seco, provocando valores más altos de altura, cobertura mayor y cobertura menor que los observados en las plántulas no micorrizadas (M-).

El estudio hecho en *Agave lechuguilla* realizado por Nobel y Quero, (1986) mencionan que el estado hídrico es una variable de respuesta muy importante ya que todas las pencas se desarrollan durante una época del verano y luego disminuye este desarrollo. Por esta razón, el potencial hídrico y los HMA son muy importantes para las plantas, sobre todo cuando se encuentran en condiciones de sequía o para elevar la productividad de una especie.

El estudio hecho en *Agave lechuguilla* realizado por Nobel y Quero, (1986) mencionan que el estado hídrico es una variable de respuesta muy importante ya que todas las pencas se desarrollan durante una época del verano y luego disminuye este desarrollo. Por esta razón, el potencial hídrico y los HMA son muy importantes para las plantas, sobre todo cuando se encuentran en condiciones de sequía o para elevar la productividad de una especie.

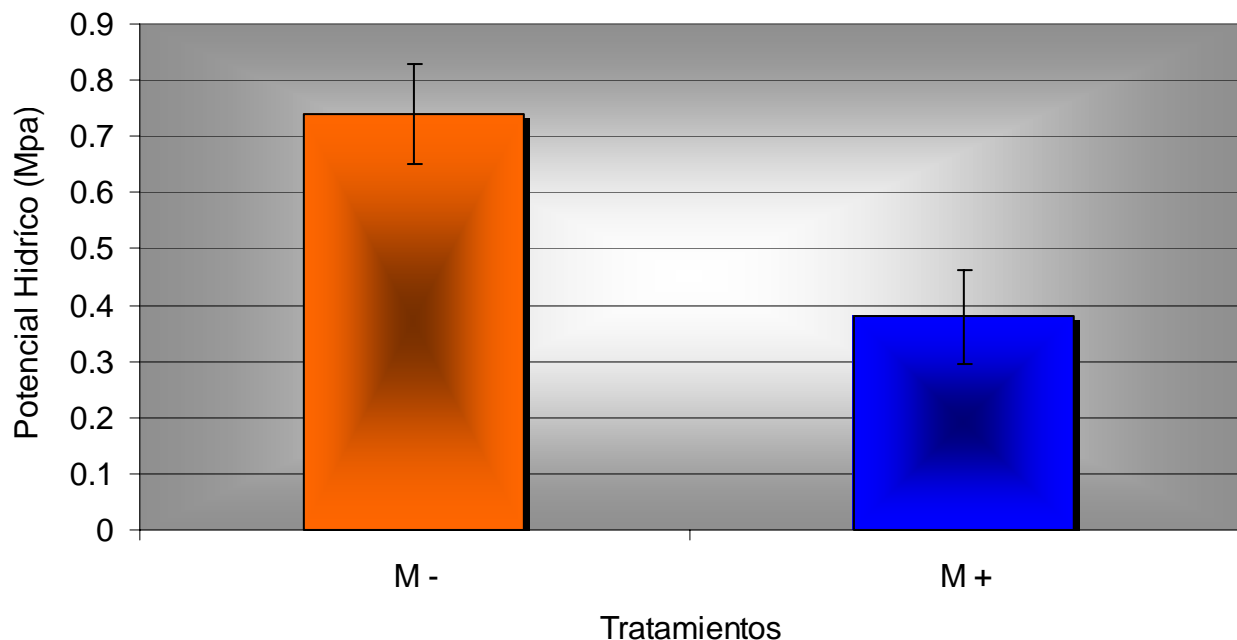


Fig. 55. Potencial hídrico de *Agave salmiana* al final del experimento.

Cuadro final de los resultados más relevantes de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*.

Especie		<i>Opuntia streptacantha</i>		<i>Agave salmiana</i>		Observaciones
		M -	M +	M -	M +	
Tratamiento	Variable					
% de germinación		40	40	80	80	<i>Op.st.</i> Bajo porcentaje <i>Ag.sa.</i> Alto porcentaje
% de supervivencia		44	80	78	90	La variabilidad de temperaturas afecto más a la supervivencia de <i>Op. st.</i> que a <i>Ag. sa.</i>
% de colonización		4.4	56	6.6	80	<i>Op. st.</i> Bajo porcentaje de colonización. <i>Ag. sa.</i> Alto porcentaje de colonización.
Evapotranspiración real acumulada (mm)		372.56	369.56	384.1	388.4	La evapotranspiración real acumulada entre tratamientos de cada especie fue muy similar.
Transpiración acumulada (mm)		284.94	219.84	197.89	347.88	En el TM+ de <i>Op. st.</i> y <i>Ag. sa.</i> es más eficiente la transpiración a diferencia de los TM-.
Crecimiento Altura (mm)		A _i = 8.4 A _f = 50.1	A _i = 8.4 A _f = 51.3	A _i = 28.3 A _f = 44.1	A _i = 29.6 A _f = 53.9	<i>Op. st.</i> p < 0.05 en las semanas 13 y 14. <i>Ag. sa.</i> p < 0.05 a partir de las semanas 5 hasta 11 y de la 30 hasta la 35.
Crecimiento Diámetro (mm)		D _i = 0.2 D _f = 0.64	D _i = 0.2 D _f = 0.66	C _m ⁱ = 0.2 C _m ^f = 4.4	C _m ⁱ = 0.2 C _m ^f = 5.4	<i>Op. st.</i> p < 0.05 de la semana 4 hasta 18. <i>Ag. sa.</i> p < 0.05 a partir de las semanas 13 y 31 hasta la 35.
Tasa relativa de crecimiento (TCR) (días ⁻¹)		0.0072	0.0074	0.0021	0.0024	Los valores de la TCR de ambas especies en los TM+ son mayores a diferencia de los TM-.
Biomasa vástago (g)	Húmeda	0.746	0.930	1.251	3.609	Los valores más altos de ambas especies corresponden a los TM+.
	Seca	0.445	0.609	0.490	0.666	
Biomasa raíz (g)	Húmeda	0.043	0.174	0.071	0.261	Los valores más altos de ambas especies corresponden a los TM+. En cuanto a la biomasa seca de la raíz de <i>Ag. sa.</i> presenta un valor significativamente menor p < 0.05.
	Seca	0.004	0.006	0.007	0.020	
Biomasa total (g)	Húmeda	0.8299	1.039	1.351	3.913	Los valores más altos de ambas especies corresponden a los TM+.
	Seca	0.4511	0.6163	0.484	0.686	
Coeficiente Raíz/Vástago (R/S)		0.0100	0.1054	0.0146	0.0301	En los TM+ de ambas especies se desarrolla más el sistema radical que el vástago por la influencia de los HMA.
Uso eficiente del agua (WUE) (g/Kg De H ₂ O irrigada)		0.1452	0.1982	0.1503	0.2083	Los TM+ de ambas especies incrementan el uso eficiente del agua.
Potencial hídrico Ψ caulinar (MPa)		-1.01	-0.8	-0.74	-0.38	Los TM+ de ambas especies incrementan significativamente el potencial hídrico caulinar.

Op. st. = *Opuntia streptacantha*, *Ag. sa.* = *Agave salmiana*, TM+ = Tratamiento micorrizado, TM- = Tratamiento no micorrizado, A_i = Altura inicial, A_f = Altura final, D_i = Diámetro inicial, D_f = Diámetro final, C_mⁱ = Cobertura mayor inicial, C_m^f = Cobertura mayor final, MPa = Megapascuales. Presenta diferencia significativa.

CONCLUSIONES

El uso de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado durante 3 minutos, eliminó la latencia de las semillas de *Opuntia streptacantha*, en un periodo de tiempo más corto incrementando el porcentaje de germinación en un 40%, respecto al control y a las exposiciones de 1, 5 y 10 minutos de ácido.

La micorrización favorece el establecimiento y la supervivencia de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* en condiciones de suelo a capacidad de campo; la micorrización permite hasta un 80 y 90% respectivamente, en un periodo de 8 meses, abarcando los periodos estacionales de invierno, primavera y verano en condiciones de invernadero.

El porcentaje de colonización por HMA aumenta en función de la longitud de la raíz en *Opuntia streptacantha* (56%) y *Agave salmiana* (80%), debido a que los Agaves tienen un sistema radical más grande que el de los Cactus.

La inoculación con HMA hace más eficiente la evapotranspiración real (ETR) y la transpiración de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* en condiciones de invernadero, durante un periodo de 35 semanas.

La simbiosis micorrícica arbuscular permite a las plántulas de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana*, ser capaces de regular su crecimiento y suministrar los nutrimentos requeridos para la altura, diámetro o cobertura mayor o menor y raíz, cuando la plántula lo requiera, debido a que ambas especies presentan plasticidad ante las diferentes variaciones ambientales, así como en presencia o no de micorrización.

Las plántulas asociadas al hongo micorrizógeno arbuscular de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* presentan, mayor crecimiento y tasa de crecimiento (TRC) comparado con las plántulas sin micorriza.

Las plántulas de los tratamientos micorrizados (M+) de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* presentan más biomasa del vástago y de la raíz, tanto húmeda como seca, a diferencia de los tratamientos no micorrizados (M-).

Las plántulas de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* que se encuentran asociadas a HMA aumentan su coeficiente raíz/vástago o root/shoot, debido a la inhibición del crecimiento del vástago en algunas semanas y a que parte del carbono obtenido por la fotosíntesis es almacenado en los tejidos de la raíz.

La micorrización en plántulas de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* aumentan, el uso eficiente del agua (WUE) y el potencial hídrico caulinar (Ψ), ya que proveen de agua a las plantas, por esta razón, probablemente aumente el establecimiento de ambas especies en zonas semiáridas.

RECOMENDACIONES

Es conveniente evaluar la inoculación de *Opuntia streptacantha* y *Agave salmiana* en diferentes periodos estacionales, ya que las condiciones ambientales pueden afectar la influencia de los HMA

Se debe evaluar las respuestas de la plántula durante un periodo de tiempo más largo, puesto que son especies de un crecimiento relativamente lento, donde el beneficio de la asociación micorrícica no se refleja en un periodo de tiempo tan corto de manera significativa, en parámetros de crecimiento, evapotranspiración, transpiración, tasa relativa de crecimiento, uso eficiente del agua y biomasa.

También, se puede mencionar que hasta ahora, una limitante de este trabajo fue el bajo establecimiento en las primeras semanas de *Opuntia streptacantha*, lo cual puede superarse mediante pruebas de germinación de las semillas en condiciones ambientales de temperatura y humedad del invernadero.

LITERATURA CITADA

- Abbott, L. K. y Robson, A. D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *J. Agric. Ecos. Envir.* 35:121-150.
- Abdel-Fattah, G. M. y Mohamedin, A. H. 2000. Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradencis*) an *Streptomyces coelicolor* and their effects on sorghum plants grow in soil amended with chitin of brown scales, Springer-Verlag. *Biol Fertil Soils.* 32:401-409.
- Aguilera-Gomez, L., F. T. Davies, Jr., V. Olalde-Portugal, S. A. Duray y L. Phavaphutanon. 1999. Influence of Phosphorus stress and endomycorrhiza on gas exchange, plant growth and mycorrhizal development of chile ancho pepper (*Capsicum annuum* L. cv. San Luis). *Rev. Photosynthetica.* 36:441-449.
- Allen, E. B. 1999. La restauración de zonas áridas perturbadas con especial referencia a los hongos micorrícicos. En: Orellana, R., Escamilla, J. A. y Larqué-Savedra, A. (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos.* CICY, Yucatán, México. pp. 167-177.
- Allen, E. B., Rincón E, Allen M., Pérez-Jiménez A. y Huante P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in México. *Biotropica.* 30(2):261-27.
- Allen, E. B., Allen, M. F., Helem, D. T., Trappe, J. M., Molina, R. y Rincón, E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. pp. 47-62.
- Allen, E. B. 1994. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant Soil.* 170:447-462.
- Allen, M. F. 1991. *The ecology of mycorrhizae.* Cambridge University Press. N.Y. pp.184.
- Altesor, A., Ezcurra, E. y Silva, C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica,* 13(6):777-783.
- Ames, R. N., Reid, C. P. P. y Ingham, E. R. 1984. Rhizosphere, bacterial population responses to root colonization by a vesicular-arbuscular fungus, *New Phytology.* 96:555-563
- Andrade, G., Mihura, K. L., Linderman, R. G. y Bethlenfalvay, G. J. 1997. Bacteria from the rhizosphere and hyphosphere soils on different arbuscular-mycorrhizal fungi, *Plant Soil.* 192: 71-79.
- Augé, R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis, Springer-verlag, *Mycorrhiza* 11: 3-42.

- Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrícica y su restauración con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular*. pp. 1-15.
- Azcón, C. A. y Barea, J. M. 1996. Arbuscular Mycorrhizae as Biological Control of Soil-Borne Plant Pathogens: an Overview of the Mechanisms Involved, Springer-Verlag. 6:457-464.
- Azcón, G. C. y Barea, J. M. 1980. Micorrizas. *Investigación y Ciencia*. 47:8-16.
- Bagyaraj, D. J. 1990. Biological Interactions between VA-Mycorrhizal fungi and other beneficial soil organisms en: Jalali B. L. y H. J. Chand (eds), *Proceedings of the national conference on Mycorrhiza*, Haryana Agricultural University. Haisar 14-16 Feb, India. pp. 76-77.
- Bainbridge, D. A. 1990. The restoration of agricultural lands and drylands. En: Berger J.J (ed). *Environmental restoration, science and strategies for restoring the earth*. Island Press. E.U. pp. 4-13.
- Baskin, J. M., y Baskin, C. C. 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *Journal of the Tennessee Academy of Science* 52, 118-122.
- Bécard, G. y Piché, Y. 1992. Establishment of VA mycorrhizae in root organ culture: Review and proposed methodology. In: Norris, J.R., Read, D.J. and A.K. Varma (eds.). *Methods in Microbiology* Vol. 24. Academic Press, UK. pp. 89-108
- Bethlenfalvay, G. L., Brown, M. S., Mihara, K. L. y Stafford, A. E. 1987. *Glycine-Glomus-Rhizobium* symbiosis. V. Effects of mycorrhiza on nodule activity and transpiration in soybeans under drought stress. *Plant Physiology*. 85:115-119.
- Bravo, H. y Sánchez, H. 1991. *Las cactáceas de México*. Tomo 1. UNAM. México.
- Brown, M. F. y King, E. J. 1984. Morphology and histology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. pp. 15-21 in N. C. Schenck. editor, *Methods and Principles of Mycorrhizal research*. American Phytopathological Society, St. Paul. Minnesota, USA.
- Brundrett, M. C. 1991. Mycorrhizae in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21:171-313.
- Brundrett, M. C. 1994. Mycorrhizal fungus propagules in the jarrah forest. I. Seasonal study of inoculum levels. *New Phytologist* 127:159-546.
- Buwalda, J. G., Stribley, D. P. y Tinker, P. B. 1983. Increased uptake of anions by plants with vesicular arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil* 71: 463-467.

- Camacho, M. F. 1994. Pruebas de germinación y viabilidad. En semillas forestales. INIF-CENID-COMEF. México. pp. 110-117.
- Camargo-Ricalde, S. L. 2001. Arbuscular mycorrhizae fungi diversity related to plant diversity. En Prensa.
- Charles-Edwards, D. A., Doley, D. y Rimmington, G. M. 1986. Modelling plant growth and development. Academic Press. Marrickville, Australia. pp. 10-14.
- Conzatti, C. 1947. Flora taxonómica mexicana. Tomo 2. Talleres Gráficos de la Nación. México, D.F.
- Corkidi, L. y Rincón, E. 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the gulf of México, Springer-Verlag 7: 17-23.
- Cuenca, G., Z. De Andrade, G. Escalante. 1998. Arbuscular micorrizas in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands, Springer-Verlag, Biol Fertil Soils 26: 107-111.
- Davies, F. T., Jr., Svenson, S. E. y J. C. Cole, L. Phavaphutanon, S. A. Duray, V. Olalde-Portugal, C. E. Meier, y S. H. Bo. 1996. Non-nutritional stress acclimation of mycorrhizal woody plants exposed to drought. Tree Physiology. 16:985-993.
- Davies, F. T., Jr., Potter, J. R. y Liderman, R. G. 1992. Micorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. J. Plant Physiology. 139:289-294.
- Dehne, H.W. 1986. Development of VA mycorrhizal fungi and interactions with *K Cochliobulus sativus* in roots of gramineae. En Physiological and Genetical Aspects of micorrhizae. (ed. By V. Gianinazzi-Person y S. Gianinazii), pp. 773-779. INRA. París.
- De la Garza y López L. M. D. P. 1994. Análisis físico de semillas en laboratorio. En: semillas forestales. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. División Forestal. Centro de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento en Ecosistemas Forestales. México. pp. 103-109.
- del, Val, J. 1989. Factores de erosión. Investigación y Ciencia. 152:72-81.
- Dissing, J. y Jensen, A. 1983. Influence of vesicular –arbuscular mycorrhizae fungi on growth and uptake of various nutrients as well as uptake ratio of fertilizer P for Lucerne (Medicago sativa). Plant and Soil 70: 165-172.
- Escalante, G. L. 1995. Caracterización y evaluación de las condiciones microambientales asociadas a microsítios que favorecen la germinación y establecimiento de *Bouteloa gracilis* (H.B.K.) Lag. En un agostadero de Santiago de Anaya, del Valle

- de Actopan, Estado de Hidalgo. Tesis profesional de biólogo . ENEP-Zaragoza. UNAM
- Evans, D. G. y Miller, M. H. 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.
- Ferguson, J. J. y Woodhead, S. H. 1992. Production of endomycorrhizal inoculum. A. Increase and maintenance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Pp 47-54. In: Schenck, N.C. (ed.). *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society Press. St Paul, MN. USA.
- Ferrera Cerrato, R., González, M. C. y Rodríguez, M. M. 1993. *Manual de Agromicrobiología*. Trillas. México. pp. 53-91.
- Ferrera-Cerrato, R. 1983. La micorriza vesículo-arbuscular en los diferentes agroecosistemas. 13-17. In: *Simposium La sequía y su Impacto*. Colegio de Postgraduados, Montecillos, Edo de México.
- Fisher, C. R., Janos, D. P., Perry, D. A. y Sollins, P. 1994. Mycorrhizal inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica*. 26(4): 369-377.
- Gange, A. C., Brown, V. K. y Sinclair, G. S. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Func. Ecol.* 7: 616-622.
- García, S. R. y Monroy, A. 2002. *Plantas de los Agostaderos de Santiago de Anaya, Hidalgo*, No publicado.
- Gentry, H.S. 1978. *The agaves of Baja California*. California Academy of Sciences, No. 130.
- Gentry, H.S. 1982. *Agaves of Continental North America*. University of Arizona Press; Tucson, Az.
- Gibson, A. C. y Nobel, P. S. 1990. *The Cactus Primer*, Harvard University Press, Cambridge, p. 285.
- Gnekow, M. A. y Marschner, H. 1989. Role of VA-mycorrhiza in growth and mineral nutrition of apple (*Malus pumila var. domestica*) rootstock cuttings. *Plant and Soil* 119:285-293.
- Gómez-Pompa, A. 1963. "El genero *Agave*". En: *Órgano de la sociedad mexicana de cactología*. Vol. III. No. 1.
- González-Chávez, Ma. Del C., Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. 2001. Biodiversidad funcional de los hongos micorrícicos arbusculares en zonas áridas y semiáridas. En *Presa*.

- González, C. F. 2003. Influencia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* Lem. sometidas a sequía, en condiciones de invernadero. Tesis profesional de Biólogo. FES Zaragoza, UNAM.
- Granados, S. D. 1993. Los agaves de México. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Grime, P. J. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas. Limusa. México. p. 39.
- Guttenberger, M. 2000. Arbuscules of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inhabit an Acidic Compartment Within Plant Roots, Springer-Verlag 211:299-304.
- Hardie, K y Leyton K. 1981. The influence of vesicular-arbuscular micorriza on growth and water relations of red clover. En phosphate deficient soil. New Phytologist. 89:599-284.
- Harley J. L. y Smith, S. E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Londres. pp. 483.
- Honrubia, M., Torres, P., Díaz, G. y Cano, A. 1992. Manual para micorrizar plantas en viveros forestales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, Murcia.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Analysis. Statistical checklist 4. Institute of territorial ecology. The lavenham Press, LTD., Suffolk, pp. 1-25.
- Hutchinson, J. 1973. The families of flowering plants. Vol. II. Monocotyledons. Oxford University Press.
- INIF. 1981. Estudio ecológico dasonómico de las zonas áridas del Norte de México.- Publicación especial N° 2. pp. 10.
- INIF - SARH - CONAZA. 1981. El Nopal. Publicación especial N°. 34, México.
- Jakobsen, I., Joner E. J., y Larsen J. 1994. Hyphal phosphorus transport, a keystone to mycorrhizal enhancement of plant growth. En impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems, S. Gianinazii y H. Schuepp (eds). Birkhäuser verlag, Basel, pp. 133-146.
- Jakobsen I., Rosendal, L. 1990. Carbon flow into soil and extremal hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. New Phytology. 115:77-83.
- Jodice, R., Nappi, P. y Luzzati, A. 1980-81. Influenza delle micorrize vesicolo-arbuscolari e della sostanza organica sulla nutrizione borica del girasole. Allionia 24: 43-48.
- Klironomos, J. y Kendrick, W. B. 1993. Research on mycorrhizas: trends in the past 40 years as expressed in the MYCOLIT database. New Phytology. 125:595-600.
- Klopatek, C. C, DeBano, L. F. y Klopatek J. M. 1998. Effects of simulated FIRE on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon-juniper woodland soil. Plant and soil. 109:245-9.

- Kramer, P. 1974. Relaciones hídricas de suelos y plantas, una síntesis moderna. EDUTEX, México.
- Krishna, J. R., Balakrishna, A. N. y Bagyoraj, D. J. 1982. Interaction between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and *Streptomyces cinnamomeus* and their effects on finger millet. *New Phytology* 92:401-405.
- Lamb, D., J. Parrotta, R. Keenan y N. Tucker. 1997. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. En: Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. Laurance W.F. and R.O. Bierregaard (eds.). The University of Chicago Press. Chicago. pp. 366-385.
- Lambers, H. Chapin III F. S. y Pons T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer. pp. 590.
- Lu, X. y Koide, R. T. 1994. Effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytology*. 128:211-218.
- Maldonado, A. J. L. 1993. Manejo de la cubierta vegetal en las zonas áridas de México. INIFAP. Coyoacán. México. Boletín Divulgativo No. 75.
- Mandujano, M., Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in The Southern Chihuahuan desert, *Journal of arid environments* 36:259-266.
- Marschner, H., Kirkby, E. A. y Cakmak, I. 1996. Effects of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photo-assimilates and cycling of mineral nutrients. *Journal Exp. Botany*. 47; 1255-1263.
- Marschner, H. y Dell, B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and soil* 159: 89-102.
- Marschner, H. 1990. Mineral nutrition of higher plants. 4ª reimpression. Academia Press, Estados Unidos. pp. 465-476.
- Medina, E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Rev. Biol. Trop*; 35(supl. 1):55-70.
- Medina, E. 1977. *Introducción a la ecofisiología vegetal*. Ed. O.E.A. Washington. USA.
- Montaño, N. M. 2000. Potencialidad de los hongos micorrizógenos arbusculares de las islas de fertilidad de Mezquite (*Prosopis laevigata*) de dos agostaderos semiáridos del valle de Actopan, México central un enfoque ecológico para recuperar la vegetación. Tesis profesional de Biólogo. FES Zaragoza, UNAM.
- Monson, R. K. 1989. On the evolutionary pathways resulting in C₄ photosynthesis and crassulacean acid metabolism (CAM). *Adv. Ecol. Res.* 19:57-110.

- Montaño, N. M. y Monroy, A. 2000. Conservación ecológica de suelos en zonas áridas y semiáridas de México. *Ciencia y Desarrollo* 154: 26-37.
- Morton, J. B. 1998. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identificación: *Mycotaxon*. XXXII, pp. 267-324.
- Morton, J. B. y Benny, G. L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with and emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- Morton, J. B. 1990. Evolutionary relationships among arbuscular mycorrhizal fungi in the endogonaceae. *Mycologia* 82: 192-207.
- Mukerji, K. G. y Chamola, B. P. 2000. *Mycorrhizal Biology*, Kluwer Academic I Plenum Publishers, United States.
- Mukerji, K. G. 1996. *Concepts in Mycorrhizal Research*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Nakano, A., K. Takahashi, R. T. Koide, M. Kimura. 2001. Determination of the Nitrogen Source for Arbuscular Mycorrhizal Fungi By ^{15}N Application to Soil and Plants, *Springer-Verlag* 10:267-273
- Nava, G., J. A., Luna-Zendejas, H., Estrada-Torres, A. y Marínez, J. L. P. 1997. Condición micorrízica de algunas cactáceas del estado de Tlaxcala. Pp. 256 In: VI Congreso Nacional de Micología. IX Jornadas Científicas. Tapachula, Chiapas.
- Newman, E. I., y Reddell, P. 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist* 106: 745-751.
- Nobel, S. Park. 1998. *Los incomparables Agaves y Cactus*. Editorial trillas. México. D.F.
- Nobel, S. Park. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. University of California Los Angeles. Cambridge University Press. pp. 37.
- Nobel, S. Park y Quero, E. 1986. Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana*. In: *Agricultural and Forest Meteorology* 39: 319-334.
- Oropeza, J. L. 1995. México uno de los países más afectados por la erosión del suelo, en *La Jornada Ecológica*, suplemento del periódico la jornada, año 3, núm. 33,5 de enero, pp. 22.
- Olivera-Carrillo, Y., Márquez-Guzmán, J., Barradas, L. V., Sánchez-Coronado, E., Orozco-Segovia, A. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacto from the México valley. *Journal arid of environments* 55:29-42.

- Peña, C. J. 2002. Influencia de los hongos micorrícicos arbusculares en el establecimiento de *Mimosa biuncifera* *benth.* bajo condiciones de invernadero. Tesis profesional de Biólogo. FES Zaragoza, UNAM.
- Pirozynski, K. A. y Malloch, D. W. 1975. The origin of land polants : a matter of mycotropism. *BioSystems* 6:153-164.
- Potter, R. L., Petersen, J. L., Ueckert, D. N. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. To temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Science* 32:106-110.
- Read, D. J. 1993. Plant-microbes mutualism and community structure. En: *Biodiversity and Ecosystems Function*. E.D. Schwize y H.A. Mooney (eds.). *Ecology Studies* 99, Springer-Verlang N.Y. 181-209.
- Read, D. J., Lewis D.H., Fittere A.H. y Alexander I.J. 1992. *Mycorrhizas in Ecosystems*. C.A.B. International. Cambridge. pp. 418.
- Rincón, E., P. Hunte y J. Ramírez. 1993. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomasa production by the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Mycorrhiza* 3: 79-81.
- Robson, A. D., L. K. Abbott, N. Malajczuc. 1994, *Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture, and Forestry*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Rodríguez, E. 1980. Crecimiento y productividad de *Opuntia streptacantha* Lem. en el Ejido de Pardo. S.L.P. En: *Primera Reunión Nacional sobre Ecología, Manejo y Domesticación de las Plantas Útiles del Desierto*. INIF. Monterrey, México. p. 527.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of arid environments*, 44:85-104.
- 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 Phytology*. 127:115-121.
- Rosendahl S, Rosendahl CN, Sochting U. 1992, Distribution of VA mycorrhizal endophytes amongst plants from a Danish grass land community. *Agric Ecosyst Environ* 29: 329-335.
- Rundel, P. W. y Nobel, P. S. 1991. Structure and fuction in dessert root systems. Pp. 349-378. In: D. Atkinson (ed.). *Plant root growth: An ecological perspective*. Blackwell, Scientific Publications.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa. México.

- Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México. D.F.
- Schubler, A., Schwarzott, D. y Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycology. Research.* 105:1413-1421.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizal management in tropical agrosystems. Technical Cooperation Eschborn. Federal Republic of Germany. 17-69.
- Simon, L., J. Bousquet, R. Lévesque y M. Lalonde. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67-691.
- Smith, S. E., y Gianinazzi-Pearson, .V. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Reviews of plant Physiology and plant Molecular Biology* 39: 221-244.
- Smith, S. E. y Read, D. J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego.
- Sylvia, D. M. 1998. Applications and technologies for AM fungi. Pp. 21-26. *In: R. Zulueta R., M. A. Escalona A. y D. Trejo A. (eds.). Avances de la investigación micorrízica en México.* Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- Sylvia, D. M y Williams, E. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae environmental stress. pp. 101-124. *In: G.J. Bethlenfalvay and R.G. Linderman (eds.). Mycorrhizae in sustainable agriculture.* ASA Special Publication Number. Madison, WI.
- Sylvia, D. M. 1990. Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal. *Agriculture Ecosystems and Environments.* 31:253-261.
- Taylor, T. N., Remy, W., Hass, H. y Kerp, H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the early devonian. *Mycologia.* 87: 560-573.
- Titus, J. H. y del Moral, R. 1998. Vesicular-arbuscular mycorrhizae influence mount St. Helens pioneer species in greenhouse experiments. *Oikos.* 81:495-510.
- Trappe, J. M. 1987. Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. Pp 5-25 *In G.R. Safir, editor, Ecophysiology of VA Mycorrhizal plants.* CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Varma, A. 1998. *Mycorrhiza Manual*, Springer-Verlag, Germany.
- Vázquez, R. A. 1977. Estudio citogenético y variación en una población de *Agave atrovirens* kart. Tesis. UNAM.

- Vázquez, Y. C. y Batis, A. I. 1996. La restauración de la vegetación, Árboles exóticos vs Árboles nativos, *Ciencias* 43:16-23.
- Ville, C., Martín, D. W., Berg, L. R. y Solomon, E. P. 1996. *Biología*, 3ª ed, Interamericana-McGraw Hill, México.
- Vleeshouwers, L., Brouwrneester, H. y Karsen, C. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83:1031-1037.
- Wilan, R. L. 1991. *Guía para la manipulación de semillas forestales*. Estudios FAO, Montes 20/2. Roma, Italia. 502 p.

ANEXOS

Opuntia streptacantha

Cuadro 13. Anova de un factor para la supervivencia de ambos tratamientos al final del experimento.

Analysis of Variance for % supervivencia - Type III Sums of Squares

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value

MAIN EFFECTS					
A:tratamiento	648,0	1	648,0		
RESIDUAL	0,0	0			

TOTAL (CORRECTED)	648,0	1			

Cuadro 14. Anova de dos factores para la colonización micorrícica.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value

Between groups	6721,54	1	6721,54	85,96	0,0000
Within groups	625,514	8	78,1893		

Total (Corr.)	7347,05	9			

Cuadro 15. Anova de dos factores para la evapotranspiración acumulada.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value

Between groups	10249,8	1	10249,8	1,68	0,1992
Within groups	414632,0	68	6097,54		

Total (Corr.)	424882,0	69			

Cuadro 16. Anova de dos factores para la altura en la semana 13 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value

Between groups	0.925444	1	0.925444	4.28	0.0413
Within groups	21.2144	98	0.216473		

Total (Corr.)	22.1398	99			

Cuadro 17. Anova de dos factores para la altura en la semana 14 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	1.32202	1	1.32202	4.81	0.0308
Within groups	25.2903	92	0.274895		
Total (Corr.)	26.6123	93			

Cuadro 18. Anova de dos factores para la altura en la semana 35 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.209059	1	0.209059	0.10	0.7539
Within groups	126.497	60	2.10828		
Total (Corr.)	126.706	61			

Cuadro 19. Anova de dos factores para el diámetro en la semana 4 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.000049	1	0.000049	4.10	0.0455
Within groups	0.00117	98	0.0000119388		
Total (Corr.)	0.001219	99			

Cuadro 20. Anova de dos factores para el diámetro en la semana 18 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.0811468	1	0.0811468	5.64	0.0203
Within groups	1.00705	70	0.0143864		
Total (Corr.)	1.08819	71			

Cuadro 21. Anova de dos factores para el diámetro en la semana 35 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.00442617	1	0.00442617	0.30	0.5852
Within groups	0.881909	60	0.0146985		
Total (Corr.)	0.886335	61			

Cuadro 22. Anova de dos factores para la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC).

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	6,3038E-7	1	6,3038E-7	0,43	0,5159
Within groups	0,0000885665	600,00000147611			
Total (Corr.)	0,0000891969	61			

Cuadro 23. Anova de dos factores para la biomasa húmeda del vástago.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.100998	1	0.100998	0.74	0.4104
Within groups	1.36812	10	0.136812		
Total (Corr.)	1.46912	11			

Cuadro 24. Anova de dos factores para la biomasa seca del vástago.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.0794301	1	0.0794301	0.63	0.4451
Within groups	1.25669	10	0.125669		
Total (Corr.)	1.33612	11			

Cuadro 25. Anova de dos factores para el uso eficiente del agua (WUE).

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,00841833	1	0,00841833	0,64	0,4419
Within groups	0,131309	10	0,0131309		
Total (Corr.)	0,139728	11			

Cuadro 26. ANCOVA de dos factores para el cociente raíz/vástago (R/S).

Analysis of Variance for Vastago - Type III Sums of Squares

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
COVARIATES					
Raiz sec	0,545382	1	0,545382	6,90	0,0275
MAIN EFFECTS					
A:Tratamientos	0,00297512	1	0,00297512	0,04	0,8505

RESIDUAL	0,711307	9	0,0790342
----------	----------	---	-----------

TOTAL (CORRECTED)	1,33612	11
-------------------	---------	----

All F-ratios are based on the residual mean square error.

Cuadro 27. Anova de dos factores para el potencial hídrico caulinar.

Analysis of Variance					
Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,140833	1	0,140833	4,97	0,0499
Within groups	0,283333	10	0,0283333		
Total (Corr.)	0,424167	11			

Agave salmiana

Cuadro 28. Anova de dos factores para la colonización micorrícica.

Analysis of Variance					
Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	13717,4	1	13717,4	212,77	0,0000
Within groups	515,775	8	64,4719		
Total (Corr.)	14233,2	9			

Cuadro 29. Anova de dos factores para la evapotranspiración acumulada.

Analysis of Variance					
Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	322,286	1	322,286	0,03	0,8694
Within groups	804990,0	68	11838,1		
Total (Corr.)	805312,0	69			

Cuadro 30. Anova de dos factores para la transpiración real por semana

Analysis of Variance					
Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	321,377	1	321,377	32,46	0,0000
Within groups	673,291	68	9,90134		
Total (Corr.)	994,668	69			

Cuadro 31. Anova de dos factores para la transpiración real acumulada

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	85077,4	1	85077,4	10,71	0,0017
Within groups	540369,0	68	7946,61		
Total (Corr.)	625447,0	69			

Cuadro 32. Anova de dos factores para la altura en la semana 1 del experimento.

ANOVA Table for Altura by Tratamiento

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,16	1	0,16	3,71	0,0568
Within groups	4,22156	98	0,0430772		
Total (Corr.)	4,38156	99			

Cuadro 33. Anova de dos factores para la altura en la semana 5 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,262144	1	0,262144	6,07	0,0155
Within groups	4,23353	98	0,0431993		
Total (Corr.)	4,49568	99			

Cuadro 34. Anova de dos factores para la altura en la semana 11 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	1,73976	1	1,73976	4,93	0,0287
Within groups	34,5697	98	0,352752		
Total (Corr.)	36,3095	99			

Cuadro 35. Anova de dos factores para la altura en la semana 12 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.488601	1	0.488601	1.03	0.3123
Within groups	46.4156	98	0.473628		
Total (Corr.)	46.9042	99			

Cuadro 36. Anova de dos factores para la altura en la semana 29 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	1.37488	1	1.37488	1.10	0.2977
Within groups	106.43	85	1.25212		
Total (Corr.)	107.805	86			

Cuadro 37. Anova de dos factores para la altura de la semana 30 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	5,07871	1	5,07871	5,95	0,0169
Within groups	70,8885	83	0,854079		
Total (Corr.)	75,9672	84			

Cuadro 38. Anova de dos factores para la altura de la semana 35 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	19,8001	1	19,8001	18,47	0,0000
Within groups	86,8542	81	1,07227		
Total (Corr.)	106,654	82			

Cuadro 39. Anova de dos factores para la cobertura mayor de la semana 13 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	8.48812	1	8.48812	11.07	0.0012
Within groups	74.4052	97	0.767064		
Total (Corr.)	82.8933	98			

Cuadro 40. Anova de dos factores para la cobertura mayor de la semana 31 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	10,5784	1	10,5784	5,21	0,0250
Within groups	168,38	83	2,02867		
Total (Corr.)	178,958	84			

Cuadro 41. Anova de dos factores para la cobertura mayor de la semana 35 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	20,7524	1	20,7524	6,76	0,0111
Within groups	251,885	82	3,07177		
Total (Corr.)	272,638	83			

Cuadro 42. Anova de dos factores para la cobertura menor de la semana 18 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0.077381	1	0.077381	5.47	0.0393
Within groups	0.155619	11	0.0141472		
Total (Corr.)	0.233	12			

Cuadro 43. Anova de dos factores para la cobertura menor de la semana 28 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	2.05476	1	2.05476	5.95	0.0175
Within groups	22.4467	65	0.345333		
Total (Corr.)	24.5014	66			

Cuadro 44. Anova de dos factores para la cobertura menor de la semana 35 del experimento.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	28,7424	1	28,7424	22,14	0,0000
Within groups	76,5802	59	1,29797		
Total (Corr.)	105,323	60			

Cuadro 45. Anova de dos factores para la biomasa húmeda de la raíz.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,0899652	1	0,0899652	5,23	0,0515
Within groups	0,137566	8	0,0171957		
Total (Corr.)	0,227531	9			

Cuadro 46. Anova de dos factores para la biomasa seca de la raíz.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,000418609	1	0,000418609	12,20	0,0082
Within groups	0,000274592	8	0,000034324		
Total (Corr.)	0,000693201	9			

Cuadro 47. Anova de dos factores para la biomasa húmeda del vástago.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	13,9018	1	13,9018	3,87	0,0848
Within groups	28,754	8	3,59426		
Total (Corr.)	42,6559	9			

Cuadro 48. Anova de dos factores para la biomasa seca del vástago.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,0772993	1	0,0772993	0,40	0,5430
Within groups	1,5325	8	0,191562		
Total (Corr.)	1,6098	9			

Cuadro 49. Anova de dos factores para la biomasa húmeda total.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	16,3996	1	16,3996	3,96	0,0818
Within groups	33,1325	8	4,14157		
Total (Corr.)	49,5321	9			

Cuadro 50. Anova de dos factores para la biomasa seca total.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,102759	1	0,102759	0,52	0,4923
Within groups	1,58775	8	0,198469		
Total (Corr.)	1,69051	9			

Cuadro 51. ANCOVA de dos factores para el cociente raíz/vástago (R/S).

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,00208617	1	0,00208617	7,81	0,0234
Within groups	0,00213804	8	0,000267255		
Total (Corr.)	0,00422421	9			

Cuadro 52. Anova de dos factores para el uso eficiente del agua (WUE).

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,00813689	1	0,00813689	0,46	0,5183
Within groups	0,142607	8	0,0178259		
Total (Corr.)	0,150744	9			

Cuadro 53. Anova de dos factores para el potencial hídrico caulinar.

Analysis of Variance

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Between groups	0,324	1	0,324	43,20	0,0002
Within groups	0,06	8	0,0075		
Total (Corr.)	0,384	9			