



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACIÓN ESTACIONAL Y ESPACIAL EN LA COLONIZACIÓN POR HONGOS
MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN ALGUNAS ESPECIES VEGETALES DE LA
RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL D.F. MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

IRENE SANDOVAL GONZÁLEZ



DIRECTORA DE TESIS: M. en C. IRENE SÁNCHEZ GALLÉN

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



DEDICATORIA

DEDICADA ESPECIALMENTE:

A mi hijo, Ricardo, por que tú, le das sentido a mi vida, ¡te amo!.

A Mis Padres, Irene González y Héctor Sandoval, por que nunca dudaron en que llegara este momento.

A mis hermanos, Héctor, Ivonne e Ivan.

Y finalmente a mí, por que a pesar de todo, lo logré.

AGRADECIMIENTOS

A la M. en C. Irene Sánchez Gallén por su participación es éste trabajo como directora, por sus comentarios y dedicación, de igual manera a la M. en C. Patricia Guadarrama Chávez por sus valiosas contribuciones en todos los aspectos, por lo que estoy profundamente agradecida ¡Muchas gracias a las dos!, al Biol. Oswaldo Núñez, por su ayuda incondicional para la realización de este manuscrito.

A los sinodales, Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, Dr. Arcadio Monroy Ata, y la M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas, por su valioso tiempo y dedicación, para revisar y corregir el escrito, por sus sugerencias y ayuda incondicional, las cuales sirvieron para enriquecerlo.

A la M. en C. Gabriela Montes por su ayuda y paciencia en la parte estadística, a la M. en C. Lupita Barajas por su valiosa amistad.

A los que formaron y forman parte del Laboratorio de Ecología, a aquéllos que ayudaron en el campo pedregoso, Ricardo Vargas, M. en C. Irene Sánchez, M. en C. Paty Guadarrama, Biol. Oswaldo Núñez, Biol. Juan Gaxiola, y a quienes con sus palabras de aliento y comentarios ayudaron a la realización de éste trabajo.

Muy en especial quisiera mencionar al Biol. Marco Romero, por su apoyo y ayuda en todo momento para resolver mis dudas con los programas de computación.

A Paty Guadarrama, Irene Sánchez y Oswaldo Núñez, por su paciencia para enseñarme a observar y cuantificar las estructuras en el microscopio, por toda la metodología necesaria para su función, por todo el apoyo tan valioso y mostrarme el mundo de la simbiosis micorrízica.

A ustedes mamá y papá, por que gracias a su amor infinito, palabras de aliento y ayuda incondicional, lo logré, jamás podré pagarles todo lo que han hecho por mí. ¡Los quiero!.

A mis hermanos, Héctor, Ivonne e Ivan, por sus palabras de ánimo, y por su ayuda infinita en todos los aspectos de mi vida, por compartir juegos, buenos y malos momentos, risas y llanto, ¡los quiero!.

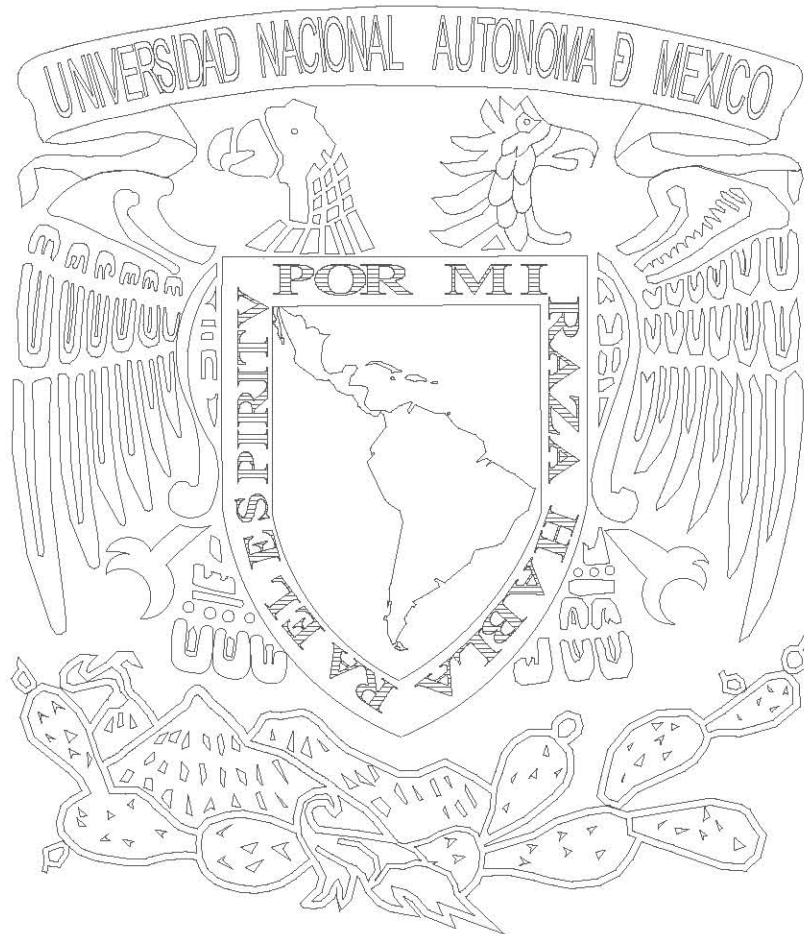
Muy en especial a la Dra. Silvia Castillo y a la Biol. Yuriana Martínez, por proporcionarme las fotografías de las especies del Pedregal.

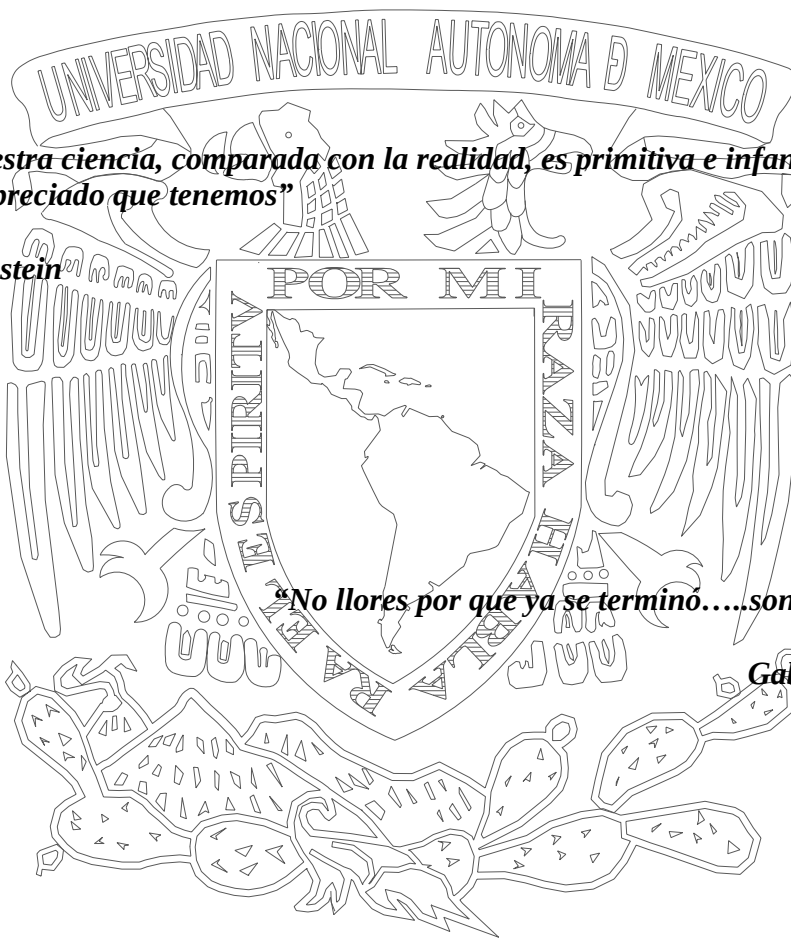
Al Arq. Héctor Sandoval González, por su ayuda en la realización del mapa, esquema de las estructuras micorrízicas y editar las fotografías.

Al M. en C. Jerónimo Reyes, por sus comentarios, de las especies del Pedregal.

A todos y cada uno de los compañeros, con los que compartí aulas y prácticas de campo.

Muy en especial a mi querida “Alma Mater” la Universidad Nacional Autónoma de México (U. N. A. M.), por abrigarme en sus instalaciones, en donde tuve la fortuna de conocer a catedráticos e investigadores, que le dan sentido a la ciencia en este país.





“Toda nuestra ciencia, comparada con la realidad, es primitiva e infantil...y sin embargo es lo máspreciado que tenemos”

Albert Einstein

“No llores por que ya se terminó.....sonrié, por que sucedió”

Gabriel García Márquez

ÍNDICE

RESUMEN	
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
1. Generalidades de los hongos micorrizógenos arbusculares.....	3
2. Factores que afectan el porcentaje de colonización micorrízica.	3
3. Proceso de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares.....	6
4. Estructuras fúngicas desarrolladas en la colonización.....	7
5. Tipos de colonización micorrízica arbuscular.....	10
6. Variación estacional en la colonización por hongos micorrizógenos.....	11
7. Presencia de los HMA en sustratos volcánicos.....	13
8. HMA presentes en matorrales xerófilos y zonas áridas.....	15
9. Trabajos realizados en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel con HMA.....	17
HIPÓTESIS	18
OBJETIVOS	18
ZONA DE ESTUDIO	19
1. Aspectos geológicos.....	20
2. Topografía.....	20
3. Suelos.....	21
4. Clima.....	21
5. Vegetación.....	23
MATERIAL Y MÉTODO	24
1. Trabajo de campo.....	24
2. Trabajo de laboratorio.....	26
3. Cuantificación del porcentaje de colonización.....	33
4. Análisis de Resultados.....	34
RESULTADOS	
1. Porcentaje de colonización micorrízica total global evaluando especie, estación y microambiente.....	35
2. Porcentaje de colonización micorrízica total por especie, estación y microambiente.....	40
3. Porcentaje de colonización micorrízica total por estructura para cada especie.....	42
DISCUSIÓN	
1. Porcentaje global de colonización micorrízica total para estación, sitio y especie.....	56
2. Porcentaje de colonización micorrízica total analizando al interior de cada especies.....	58
3. Porcentaje de colonización micorrízica total por estructura.....	61
CONCLUSIONES	62
PERSPECTIVAS	63
LITERATURA CITADA	64

RESUMEN

La asociación mutualista que se establece entre las raíces vegetales y los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) del suelo confiere, a las plantas, beneficios en varios aspectos como incremento en biomasa y supervivencia, resistencia a la sequía, incremento en la adecuación, tolerancia a las lluvias ácidas y conservación del suelo, entre otros. La colonización por estos hongos dentro de las raíces es un parámetro que mide esta relación mutualista y se ha propuesto que puede variar en función de varios factores abióticos y bióticos. En esta investigación se determinó si el porcentaje de colonización por HMA, en siete especies vegetales de un matorral xerófilo con sustrato volcánico, es modificado por la distribución anual de la precipitación, estación de secas y de lluvias, y por la heterogeneidad espacial, sitio plano y sitio abrupto, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, ubicado en México, D.F. Las hipótesis que se plantearon fueron: 1) la variación estacional afecta la fenología de la planta y, por lo tanto, se espera un efecto en el porcentaje de colonización y 2) la variación topográfica de los sitios genera características microambientales diferentes, por lo que se espera que el porcentaje de colonización por HMA se modifique en función de ellas. Se realizaron dos muestreos, uno en estación de secas y otro en lluvias, se eligieron dos zonas de la Reserva, con dos lugares cada una; para cada lugar se tuvieron dos sitios planos y dos sitios abruptos, teniendo en total ocho sitios, se seleccionaron dos individuos adultos de cada una de las siete especies a estudiar (*Verbesina virgata*, *Echeveria gibbiflora*, *Senecio praecox*, *Buddleia cordata*, *Rynchelytrum repens*, *Opuntia tomentosa* y *Piqueria trinervia*), se colectaron sus raíces finas, se llevaron al laboratorio y se tiñeron con azul de tripano para luego proceder a obtener el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular por estructura y total mediante el método de MacGonigle *et al.* (1990), se aplicó un análisis de varianza de tres factores evaluando estación, sitio y especie, para posteriormente aplicar la prueba de Tukey, con el fin de agrupar las medias iguales.

Los resultados muestran que, con respecto al porcentaje de colonización total, tanto la estación como el sitio no generaron diferencias significativas, pero la especie sí. La prueba de Tukey formó tres grupos, uno con *R. repens* (con el menor porcentaje de colonización), el segundo con *V. virgata*, *E. gibbiflora*, *S. praecox* y *O. tomentosa* y el tercero con *B. cordata* (con el mayor porcentaje de colonización).

Asimismo, el ANdeVA presentó diferencias significativas en la interacción estación/especie ($p < 0.001$) y mostró que *R. repens* en lluvias presentó el menor porcentaje de colonización total y que *B. cordata* en lluvias presentó el mayor. Se encontró que las hifas fueron la estructura fúngica con mayor porcentaje de colonización, después las vesículas y con valores muy bajos los arbusculos, ovillos y esporas, que sólo se presentaron en algún sitio o estación para cada especie de planta. Al analizar la forma de crecimiento y de vida se forman tres grupos, que, relacionándolos con el porcentaje de colonización total, se observa que éste varía de menor a mayor, de hierbas a árboles, respectivamente; esto puede implicar que aquellas formas de crecimiento o de vida con mayores necesidades de mantenimiento, arbustos y árboles o fanerofitas, no podrían sostenerse si no fuera por la asociación micorrízica, ya sea en la estación de lluvias o en la de secas, mientras que las hierbas tienden a perder la parte aérea durante la estación de secas y, por lo tanto, sus requerimientos nutricionales se restringen sólo a la estación de lluvias.

INTRODUCCIÓN

El 85% de las familias vegetales presenta asociación, en sus raíces, con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (Dickson, 2004) y se le denomina micorriza arbuscular. Los HMA son simbioses obligados y aseptados, pertenecientes al Phylum Glomeromicotina (Schüßler *et al.*, 2001) y las raíces pueden ser de un gran número de plantas vasculares y no vasculares. Esta asociación se basa en un intercambio bidireccional de nutrientes, la planta le proporciona al hongo compuestos derivados de la fotosíntesis en forma de azúcares así como un hábitat; mientras que el hongo incrementa la superficie de absorción, nutrientes minerales como fósforo y calcio a la planta, en ambientes con estrés hídrico le confiere ventaja ya que logra absorber más agua, además la planta puede enfrentar a los patógenos y herbívoros y recibir hormonas que secreta el hongo (Smith y Read, 1997).

1. Relación del medio ambiente, plantas y colonización micorrízica

Las características del medio ambiente que influyen sobre las plantas también lo hacen sobre los HMA, afectando su abundancia en la rizósfera y la colonización dentro de sus raíces. Por ejemplo, la precipitación diferencial altera la fenología vegetal al mismo tiempo que la de los HMA con los que están asociados (Giovannetti, 1985; Gavito, 1991; Luna, 1997); la temperatura, por su parte, cuando alcanza valores alrededor de los 30 °C, favorece los porcentajes de colonización que se pueden incrementar hasta en un 15% (Furlan y Fortin, 1973); la luz es un factor que puede reducir los porcentajes de colonización de manera indirecta ya que si se suprime la fotosíntesis, los productos fotosintéticos decrecen (Redhead, 1975). Otro factor es el agua, sobre todo en zonas donde el estrés hídrico puede ser muy importante para determinar el establecimiento de las plantas, los HMA confieren ventaja para tolerar la sequía a través del aumento en la extensión de las hifas extrarradicales y así poder captar el agua y otros nutrientes (Bago *et al.*, 2000). A concentraciones altas de nitrógeno y fósforo en el suelo, la colonización, se reduce o inhibe, debido a que la planta hospedera es menos dependiente del hongo y cambia la cantidad de exudados en las raíces (Mosse y Phillips, 1971; Hayman *et al.*, 1975).

Dentro de los factores bióticos que afectan la colonización se encuentra la densidad de propágulos micorrícicos, a bajos niveles de éstos, por ejemplo en suelos erosionados, puede resultar que se observen bajos porcentajes de colonización, pero se necesitaría evaluar la efectividad de dichos propágulos (Allen, 1988); otro factor biótico son los exudados de la raíz que pueden afectar la germinación de esporas, la extensión, ramificación y orientación de los tubos germinativos y los procesos de colonización (Espinosa-Victoria, 2000).

Las variaciones de estos factores tanto espacial como temporalmente, también puede influir sobre el porcentaje de colonización, de esta forma es de esperarse que en diferentes microambientes donde se establecen diferentes especies vegetales se observen porcentajes de colonización diferenciales (Titus y Tsuyuzaki, 2002). Por ejemplo en el monte Hokkaido en Japón, en sitios planos no se encontraron propágulos, sin embargo, no se observaron bajos niveles de colonización en las especies ahí establecidas y, en algunos casos, se observó una alta colonización en grietas, de esto se concluye que no hubo diferencias significativas entre micrositios con respecto a la colonización (Titus y Tsuyuzaki, 2002).

Por todo lo anterior, la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel es un lugar interesante para el estudio de la relación entre heterogeneidad espacio-temporal y colonización micorrícica del matorral xerófilo establecido sobre un sustrato volcánico con una edad de aproximadamente 2000 años.

ANTECEDENTES

1. Generalidades de los hongos micorrizógenos arbusculares

La presencia de asociaciones en las raíces de las plantas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), le da a éstas una serie de beneficios, a nivel evolutivo, ecológico y fisiológico. En el primer caso, posiblemente estos hongos jugaron un papel determinante en la colonización del medio terrestre por parte de las plantas ya que se ha observado la presencia de hifas cenocíticas y ramificadas a manera de arbusculos y estructuras semejantes a esporas en raíces fósiles de *Rhynia*, *Asteroxylon* y *Lycopodium*, que se asemejan mucho a las características morfológicas que se observan actualmente en el género *Glomus*, lo que pone en evidencia la existencia de la simbiosis desde el periodo Ordovícico, hace 460-455 millones de años (Redecker *et al.*, 2000). En el nivel ecológico, algunos de los beneficios son el incremento en la adecuación (crecimiento, supervivencia y/o reproducción) (Janos, 1992), resistencia a la sequía (Allen y Boosalis, 1983) y defensa contra patógenos (Linderman, 1980). Además de contribuir a la conservación del suelo a través de la formación de agregados proporcionando estabilidad a la estructura de éste (Augé *et al.*, 1987b; Bago *et al.*, 2000). A nivel fisiológico, provocan cambios relacionados con la elasticidad de las hojas y la mejora de su potencial de turgencia, las plantas pueden mantener los estomas cerrados por más tiempo y con ello hay una disminución en la tasa de transpiración, lo que en ambientes áridos constituye una ventaja (Augé *et al.*, 1987a); asimismo, contribuyen a tolerar la lluvia ácida y los metales pesados gracias a que las vesículas y células auxiliares pueden acumular elementos químicos dañinos (Leyval *et al.*, 1997; Cuenca *et al.*, 2001; Whitfield *et al.*, 2004).

2. Factores que afectan el porcentaje de colonización micorrícica

2.1. Factores físicos

La temperatura es un factor importante para el incremento de la colonización micorrícica ya que se ha observado que a temperaturas cercanas a los 30°C, el porcentaje de colonización se puede incrementar hasta en un 15% (Furlan y Fortín, 1973). Por otro lado, la colonización puede decrecer cuando la temperatura excede los 30 °C (Bowen, 1987) y es letal para los hongos micorrizógenos a los 40°C (Bendavid-Val *et al.*, 1997).

Los porcentajes de colonización se ven reducidos en situaciones donde se suprime la fotosíntesis debido a que los HMA obtienen su fuente de carbono a partir de los productos fotosintéticos, es decir, que en una alta intensidad de luz fotosintéticamente activa disponible, la colonización es alta porque la tasa fotosintética aumenta y como consecuencia los productos fotosintéticos disponibles para los hongos arbusculares también (Redhead, 1975).

El agua es otro factor que determina el grado de colonización micorrícica arbuscular ya que en condiciones de sequía los HMA proporcionan una mayor tolerancia a la sequía a través del micelio que explora el suelo, asegurando una mayor captación de agua y fósforo que se encuentra en bajas cantidades en forma soluble (Allen y Boosalis, 1983). La estacionalidad es otro factor importante ya que se ha observado que en estación de secas el número de esporas es alto en el suelo y el porcentaje de colonización bajo y, viceversa; además, una alta colonización en las raíces puede estar seguida por un número alto de esporas en el suelo en la siguiente estación (Fontenla, *et al.*, 1998; Escudero y Mendoza, 2004).

2.2. Factores químicos

Se ha observado que a concentraciones altas de nitrógeno en el suelo, se reduce o inhibe la colonización por HMA ya que afecta la cantidad de exudados en las raíces (Mosse y Phillips, 1971; Hayman, 1975) y que estos exudados pueden regular la adhesión, penetración y colonización de estos hongos en las raíces de las plantas (Espinosa-Victoria, 2000).

Se ha encontrado que a altas concentraciones de fósforo se reduce o inhibe la colonización por HMA debido a que una de las funciones principales de la asociación micorrícica es la captación de nutrimentos, entre ellos el fósforo (Jamil *et al.*, 2003). Pequeñas adiciones de fósforo, en plantas con déficit de este elemento, incrementan el porcentaje de colonización, posiblemente porque estimulan el crecimiento de los HMA (Same *et al.*, 1983).

El pH del suelo presenta variaciones y, como respuesta a ellas, las propiedades del suelo cambian; algunas especies de HMA pueden presentar adaptaciones al medio y ser diferentes en su capacidad de micorrización a diversos intervalos de pH. Se ha observado que a pH neutro o cercano al neutro entre 6 y 7, los HMA pueden tener un mejor desarrollo

(Bagyaraj, 1991) aunque algunas especies están adaptadas a pH ácidos (Azcón-Aguilar y Barea, 1980). Algunas especies de hongos están restringidas a un pH del suelo ácido o alcalino; por otra parte, no se ha encontrado relación con el pH del suelo y la densidad de las esporas de hongos micorrizógenos en el suelo (Martín y Stutz, 2004).

2.3. Factores bióticos

Los bajos niveles de propágulos de HMA en la micorrizósfera pueden ocasionar bajos porcentajes de colonización aunque se necesitaría evaluar la efectividad de la densidad de propágulos del suelo (Allen, 1987). Es importante señalar que el suelo adyacente a la raíz recibe el nombre de rizósfera y, en el caso de que dicha zona se encuentre colonizada por hongos micorrizógenos arbusculares, se usa el término de micorrizósfera (Garbaye, 1991).

El tipo de raíz de la planta es muy importante en la adquisición de nutrimentos y en el desarrollo de la colonización micorrícica. Las raíces de tipo magnolioide se caracterizan por tener un diámetro mayor a 1.5 mm, poco desarrollo de pelos radicales y alta colonización micorrícica, mientras que las raíces de tipo graminoide se caracterizan por tener raíces con un diámetro promedio entre 0.01 mm y 0.05 mm, alta propagación de raíces laterales y rápido crecimiento de pelos radicales y baja colonización micorrícica (Baylis, 1975).

Conocer el porcentaje de colonización, por hongos micorrizógenos arbusculares, puede indicar la efectividad de la relación simbiótica o el grado de dependencia de la planta hacia el hongo para su supervivencia y esto se puede utilizar como criterio para el mantenimiento y conservación de suelos, propagación de plantas y en nutrición vegetal, entre otros; existe todavía mucho por investigar para poder entender aparentes contradicciones de este tipo de estudios, por ejemplo hay algunas especies vegetales que se han reportado como no micotróficas y en otros estudios se reportan con altos porcentajes de colonización micorrícica, ejemplo de ello es el género *Lupinus* sp. (Sánchez-Colín *et al.*, 2000).

El papel de la asociación se puede ver influenciada por otro grupo de microorganismos como las bacterias, formando la llamada “simbiosis tripartita”, ambos simbios, las bacterias y los hongos micorrizógenos necesitan del suministro de carbono por parte del vegetal, y éste a su vez recibe nutrientes y agua. La planta, con estos simbios, incrementa su capacidad fotosintética y a este balance se le conoce como

“compensación fotosintética”. Asimismo, las bacterias pueden activar la germinación de propágulos, la formación de puntos de entrada o el desarrollo de la simbiosis micorrícica (Azcón, 2000).

Estudios han demostrado que la especie de planta hospedera influye en la colonización de los HMA (Janos, 1980; Gianinazzi-Pearson, 1996); la planta puede estimular, dependiendo de sus requerimientos nutricionales, la penetración del HMA y el grado de colonización dentro de sus raíces (Koide, 1993) debido a que existen diversas señales moleculares, como los exudados radicales, que son compuestos orgánicos solubles y volátiles, algunos son los llamados flavonoides, que afectan la germinación de esporas, la extensión, ramificación y orientación de los tubos germinativos, así como los procesos de colonización, debido a que funcionan como atrayentes y son el origen de señales genéticas que regulan a los hongos micorrizógenos (Bécard y Piché, 1989; Espinosa-Victoria, 2000). Se ha observado que la composición de los exudados de la raíz de cebolla (*Allium cepa* L.) en suelo con bajo nivel de fósforo, incrementa la formación de apresorios y se acelera el desarrollo de la colonización por HMA de *Gigaspora margarita* (Keitaro y Hashimoto, 1998).

Por otro lado, se ha visto que en las plantas no micotróficas, como las de la familia Brassicaceae, los exudados radicales, los isotiocianatos, tienen una actividad antifúngica debida a los glucosinolatos que les permiten eliminar cualquier contacto con los HMA (Ocampo *et al.*, 1986; Schreiner y Koide, 1993; Espinosa-Victoria, 2000).

Dependiendo de su respuesta fisiológica a la colonización, las especies de plantas hospederas, se clasifican en familias no micotróficas (aquéllas que no forman micorrizas), micorrícicas facultativas (aquéllas en que el hospedero puede sobrevivir con o sin colonización) y micotróficas obligadas (en las cuales el hospedero requiere de las micorrizas para elevar su potencialidad de accesibilidad a los recursos) (Janos, 1980).

3. Proceso de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares en raíces

Durante el proceso de colonización ocurren dos eventos (Bago *et al.*, 2000):

- a) Precolonización: se caracteriza por la presencia de propágulos en la micorrizósfera.
- b) Colonización: donde se desarrollan una serie de estructuras de expansión, almacenamiento e intercambio de nutrientes dentro de la raíz y de exploración en el suelo.

a) Precolonización.

Este evento puede llevarse a cabo por tres vías, las cuales pueden ocurrir de manera independiente o conjunta:

- 1) A través de la germinación de esporas viables bajo condiciones de humedad y temperatura favorables, el tubo germinativo de la espora se desarrolla y reconoce a la raíz susceptible de ser colonizada, asimismo se ha observado que los exudados radicales pueden regular la adhesión, penetración y colonización (Espinosa-Victoria, 2000). La hifa que emerge se desarrolla y en caso de no encontrar una raíz susceptible, se retrae y la espora del hongo permanece latente hasta encontrar otra raíz.
- 2) Contacto entre raíces, esto se da a través de la raíz ya colonizada de una planta, que al encontrar en la rizósfera raíces de otra planta que es susceptible, el micelio reconoce la raíz de la otra planta, forma un apresorio, que es una estructura de presión que rompe la epidermis y así penetra y comienza su expansión dentro de la raíz de la planta que interceptó.
- 3) A través de un fragmento de micelio viable presente en la rizósfera, el cual al tener contacto con una raíz susceptible, formará un apresorio y penetrará la raíz.

b) Colonización.

La hifa proveniente de una espora o de una raíz, al entrar en contacto con la pared de una nueva raíz, forma un apresorio que penetra hacia las células de la corteza radical y con sus proyecciones rompe la pared celular, invaginándose hacia las células epidérmicas provocando un ensanchamiento en ellas, esto genera cambios dentro de la estructura laminar, en los microfilamentos y microtúbulos, debido a la secreción de enzimas fúngicas como pectinas. Sin embargo, los mecanismos de reconocimiento entre la hifa y la raíz aún no se describen en su totalidad.

4. Estructuras fúngicas desarrolladas en la colonización

Las estructuras fúngicas que se desarrollan después de que el endófito coloniza la raíz se dividen en intrarradicales, las que se producen dentro de la raíz, y en extrarradicales, las que se encuentran en la micorrizósfera (Smith y Read, 1997): Las de tipo intrarradical abarcan arbuscúlos, hifas, vesículas y ovillos, mientras que las extrarradicales incluyen células auxiliares, esporas, hifas y micelio (Figura 1).

4.1. Intrarradicales

4.1.a. Arbúsculos

La presencia de arbuscúlos le da el nombre de micorriza arbuscular a la asociación, son ramificaciones finas de hifas que invaginan la membrana plasmática de las células y son estructuras de intercambio; se ha observado que su formación es importante para el crecimiento hifal extrarradical ya que al desarrollarse, dentro de la raíz, como consecuencia hay un incremento de hifas extrarradicales: En general, se ha reportado que la duración del ciclo arbuscular es de 7 a 14 días (Smith y Read, 1997). Investigaciones realizadas con ayuda del microscopio electrónico han revelado cierta relación nutricional, bidireccional, entre las células de la raíz del hospedero y las membranas arbusculares, lo que indica la importancia de estas estructuras en el intercambio de nutrimentos (Nemec, 1987).

Harris y Elder (1987) sugieren que cuando las hifas no están especializadas para realizar el intercambio de nutrimentos los arbuscúlos realizan esa función ya que se han encontrado componentes de carbono entre los arbuscúlos y las células de la raíz. El transporte de los nutrimentos puede ser controlado por un gradiente de concentración de los mismos, por la permeabilidad de la interfase o por la actividad de mecanismos altamente específicos. Los arbuscúlos son característicos de dos géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* y de algunas especies de *Glomus* (Smith y Read, 1997).

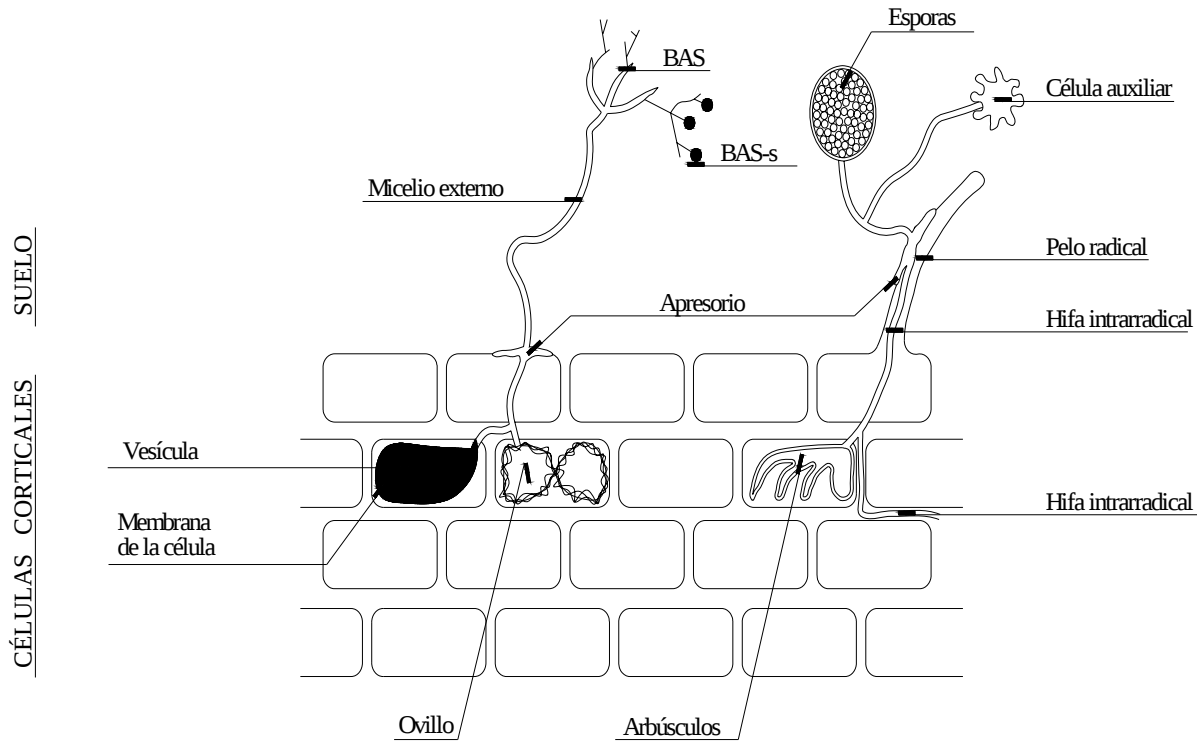


Figura 1. Estructuras que forman los hongos micorrizógenos arbusculares, en un corte longitudinal de raíz. BAS= Estructuras ramificadas de absorción, BAS-s= esporas asociadas a BAS (basado en Bago *et al.* 2000).

4.1.b. Hifas

Son estructuras que se encuentran intracelularmente y fuera de la raíz y que algunas veces actúan como propágulos. Crecen longitudinalmente en los espacios intercelulares y presentan un rápido desarrollo, sus paredes son de quitina y quitosano; el micelio extrarradical puede ser viable hasta por más de un año (Smith y Read, 1997).

Las hifas internas y externas tienen características metabólicas diferentes que determinan una dualidad fisiológica entre ambos tipos. Las hifas intrarradicales pueden tener afinidad por la glucosa y fructosa y, por lo tanto, las pueden convertir en trialosa, glucógeno o lípidos de reserva (Bago *et al.*, 2000). Mientras que las hifas externas no metabolizan la glucosa o fructosa, su energía metabólica proviene sólo de los productos transportados y sintetizados por el micelio interno (triacilglicéridos, glucógeno y trialosa)

por lo que, se presume, puede ser una causa de que el hongo micorrizógeno arbuscular no se desarrolle en vida libre (Bago *et al.*, 2000).

Recientemente, Bago *et al.* (2000) señalaron que las hifas extrarradicales llamadas “hifas exploradoras” de primer orden, se ramifican formando un ángulo de 45°, se extienden en forma radial y tridimensional alrededor de la raíz hospedera siendo cada vez más finas y al terminar la ramificación se forman unas estructuras similares a un “árbol”. Las hifas secundarias y terciarias se ramifican en forma irregular y forman estructuras ramificadas de absorción llamadas “BAS”(Branched Absortion Systems), que son similares a los arbusculos; su desarrollo indica que la micorriza arbuscular se ha establecido; su contenido celular está constituido por mitocondrias, cuerpos proteicos, núcleos, vacuolas, cuerpos polivesiculares y actividad de succinato deshidrogenasa, por lo que se proponen como sitios de captación de nutrimentos, tomando en cuenta que pueden ser sitios de transferencia, además, a partir de ellas se forman esporas que se reconocen como “BAS-s” (esporas asociadas a estructuras ramificadas de absorción).

4.1.c. Vesículas

Son estructuras intrarradicales, su función es de almacenamiento ya que contienen lípidos; Jabaji *et al.* (1984) encontraron en estas estructuras un 58% de masa seca, 44.5% de glicolípidos y esfingolípidos, 25.5% de lípidos neutrales y 24.2% de fosfolípidos. También se ha mencionado que son “esporas” internas o estructuras de reproducción ya que en estudios realizados con *Glomus intraradices* se observó que las vesículas desarrollan hifas dentro de la raíz. En otros estudios se hallaron hifas capaces de formar vesículas intrarradicales en *Glomus fasciculatum*, *Glomus monosporum* y *Gigaspora calospora* que crecen más de cinco centímetros y salen a la micorrizósfera (Biermann y Linderman, 1983). Las vesículas son características de los géneros *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora* y *Entrophospora* (Smith y Read, 1997).

4.1.d. Ovillos

Son enrollamientos hifales intrarradicales, se ha sugerido que pueden ser sitios de intercambio de nutrimentos pues se ha detectado actividad de ATPasa en sus alrededores lo que indica que puede haber transferencia de nutrimentos y agua (Smith y Read, 1997). Son característicos de la micorriza tipo *Paris* (Ver 5.2) (Gallud, 1905 en Smith y Read, 1997).

4.2. Extrarradicales

4.2.a. Células auxiliares

Se han observado estructuras extrarradicales, en forma de vesículas pequeñas, ornamentadas y agrupadas en racimos, que se cree que su función es de almacenamiento. Son características de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* (Smith y Read, 1997).

4.2.b. Esporas

Son los propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares más importantes por su resistencia a condiciones adversas (Abbott y Robson, 1991); contienen en su interior miles de núcleos, las esporas de algunas especies aparentemente pueden sobrevivir sin que germinen de 4 a 10 semanas a 38°C fuera de la raíz (Smith y Read, 1997); los exudados de la raíz, como flavonoles que son metabolitos secundarios, afectan la germinación de las esporas, la pueden inducir o inhibir (Espinosa-Victoria, 2000). Estas estructuras son de tipo extrarradical aunque se han observado esporas del hongo *Glomus intraradices* dentro de las raíces.

5. Tipos de colonización micorrícica arbuscular

Se proponen dos tipos de micorriza arbuscular (Gallud, 1905 en Smith y Read, 1997). Aunque según estudios realizados por Dickson (2004) los tipos de micorriza, pueden ser confusos y su morfología depende de la especie de planta hospedera y del hongo que la colonice, así como de los factores ambientales y de la disponibilidad de nutrimentos, entre otros.

5.1 Tipo *Arum*

La colonización es rápida, es más común en plantas cultivadas, se caracteriza por tener un arreglo constante en la raíz, es decir, las hifas intercelulares crecen longitudinalmente entre las células corticales y están distribuidas homogéneamente, presentan arbúsculos muy abundantes que se extienden a lo largo de la raíz, se originan de las hifas intrarradicales. Se pueden desarrollar ovillos en las zonas exodérmicas de la raíz, aunque no son comunes; algunas de las familias de plantas, que presentan este tipo son Poaceae; aunque también presenta formas intermedias de *Arum* y *Paris* (Smith y Read, 1997), Asteraceae, Arecaceae (Palmae), Euphorbiaceae, Boraginaceae y Fabaceae (Fisher y Jayachandran, 2005).

5.2. Tipo *Paris*

La colonización es lenta, se sugiere que este tipo es el más común en las comunidades vegetales naturales, se observa en hierbas y árboles, su arreglo es muy variable, las hifas se desarrollan en los espacios intracelulares, se caracteriza por formar numerosos enrollamientos hifales que reciben el nombre de ovillos; los arbuscúlos son pequeños, menos abundantes y esparcidos que en el tipo *Arum*; algunas de las familias vegetales que presentan este tipo son Poaceae, aunque también presenta formas intermedias de *Arum* y *Paris* (Smith y Read, 1997), Umbelliferae y algunas especies de la familia Annonaceae y Smilacaceae (Fisher y Jayachandran, 2005).

6. Variación estacional en la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares

La variación estacional es el principal factor que afecta a los propágulos micorrízicos; Giovannetti (1985) encontró que la variación en el tiempo de las condiciones ambientales influye sobre la colonización y la producción de esporas de HMA así como en la fenología de las plantas hospederas, de esta forma, la reproducción en el hospedero, es decir, la producción de flores y frutos, influye directamente sobre la asociación micorrícica, debido a los requerimientos de nutrientes del hospedero durante el periodo reproductivo.

Algunos estudios al respecto se han hecho con especies cultivadas. Por ejemplo, Gavito (1991) observó una disminución en el porcentaje de colonización a lo largo del ciclo de la planta, al estudiar cuatro cultivos de maíz en el volcán La Malintzin, Tlaxcala, para determinar la dinámica de la asociación y el porcentaje de colonización micorrícica. En marzo, al iniciar la siembra, el mayor porcentaje de colonización correspondió a las hifas, durante la floración del maíz se desarrollaron arbuscúlos y vesículas, para la senescencia de la planta se observaron algunas vesículas y pocas hifas. El porcentaje de colonización disminuyó en el mes de diciembre, cuando la planta concluyó su ciclo de vida. La autora propone que al disminuir la producción de raíces nuevas, la planta de maíz asigna mayor cantidad de recursos a la floración y fructificación, esa explicación puede ser una de las razones de la reducción en el porcentaje de colonización asignando más recursos para el intercambio de nutrientes con la planta, produciendo más vesículas y arbuscúlos y así llegar a un punto de equilibrio, entre la producción de raíces y la colonización, a la mitad del ciclo de la planta, posteriormente comienza a disminuir la producción de raíces y a aumentar la cantidad de esporas en la rizósfera.

Luna (1997) realizó un estudio de la variación estacional de los hongos micorrizógenos arbusculares en agrosistemas de la región del Volcán La Malintzin, Tlaxcala, sembrando una leguminosa, haba (*Vicia faba* L.), alverjón (*Pisum sativum* L.) o frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), después de introducir una gramínea, maíz (*Zea mays*). El número de esporas varió en los tres cultivos debido a la fenología del hospedero, en el momento de la siembra se encontró un número bajo de esporas hasta la floración, después se incrementó hasta alcanzar el mayor número de esporas en la etapa de maduración de los frutos. El autor concluyó que las leguminosas son más dependientes de los hongos micorrizógenos que las gramíneas, esto se explica principalmente por la morfología del sistema radical, el cual es poco extenso, lo que conlleva a una menor eficiencia en la absorción de los nutrimentos en ausencia de asociaciones micorrícicas.

Por otra parte, un estudio en comunidades bióticas naturales realizado por Rivera (2001) con seis cactáceas (entre ellas, *Opuntia excelsa* y *Opuntia puberula*,) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, donde hay una estación de secas muy marcada, tuvo el objetivo de describir la dinámica micorrícica en estas especies, se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de colonización con relación al tiempo y la distancia de la base al extremo de la raíz. En los periodos de lluvias se registraron los valores más altos para el porcentaje de colonización y los más bajos en el periodo de secas en las especies. Se observó que el porcentaje de colonización de arbusculos y vesículas fue bajo en el mes de marzo (secas), aumentando en julio, con un máximo en septiembre. Las hifas, en marzo, tuvieron el porcentaje mayor de colonización el cual, bajó en el verano. La autora concluye que el porcentaje de estructuras cambia en el tiempo en función de la estacionalidad del sitio y el mayor porcentaje de una estructura fúngica no coincide con las otras ya que las estructuras fúngicas se alternan en el tiempo. Por ejemplo, al inicio de la estación de lluvias el porcentaje de hifas aumentó en *O. excelsa*, por lo que corresponde al porcentaje de vesículas y arbusculos, en general, fue aumentando hasta alcanzar su máximo porcentaje al inicio del verano para arbusculos y al finalizar dicha estación de vesículas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resultados del porcentaje de colonización total obtenidos para seis especies de cactáceas en Chamela, Jalisco en tres estaciones diferentes (Rivera, 2001).

Especie	Secas	Lluvias iniciales	Lluvias finales
<i>Opuntia excelsa</i>	entre 8% y 10%	entre 35% y 53%	entre 70% y 85%
<i>Opuntia puberula</i>	entre 8% y 10%	entre 35% y 53%	entre 70% y 85%

Xulei *et al.* (2002) realizaron una investigación en el desierto de Negev en Israel, el objeto de este estudio fue describir la dinámica temporal y espacial de los HMA que se encuentran bajo un arbusto perenne, *Zygophyllum dumosum*, relacionada con las condiciones abióticas, los porcentajes de colonización totales variaron entre 13.7 % y 30.1% y entre 28.3% y 30.1%, fuera y bajo el dosel, respectivamente. Las hifas fueron las más abundantes; los autores explican que en las zonas desérticas las hifas son importantes en la absorción eficiente de nutrimentos y del agua durante la estación de secas cuando la disponibilidad de agua es baja o nula y éstas pueden explorar más allá del área de la raíz. La colonización por arbuscúlos osciló a lo largo del estudio con valores altos de la base de la raíz a los 10-20 cm de distancia, durante invierno y primavera; los niveles de colonización bajaron en otoño y nuevamente aumentaron en invierno.

Concluyen que los patrones de distribución de las raíces y la disponibilidad de nutrimentos bajo las plantas pueden tener un efecto en la abundancia y colonización de los HMA con base en diferencias espaciales y temporales.

7. Presencia de los HMA en sustratos volcánicos

Los trabajos realizados con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) sobre sustratos volcánicos son muy pocos hasta el momento, pero han dejado clara la importancia que tienen en el establecimiento de las especies vegetales.

Allen (1987) realizó un estudio en el sustrato volcánico del Monte Santa Helena, en el estado de Washington en Estados Unidos, después de la erupción volcánica ocurrida en 1980, y observó que los HMA, pueden influir en el establecimiento y composición de las comunidades vegetales; sin embargo, el establecimiento de la asociación depende de que las esporas se movilicen a través de viento y animales, por ejemplo, la ardilla (*Thomomys*

talpoides) y algunas especies de hormigas determinan la movilidad y el patrón de invasión de los hongos en la comunidad. En los dos años siguientes a la erupción del volcán las plantas y los HMA se establecieron; en particular, los vectores de dispersión de los HMA fueron el viento, agua y animales que transportan los propágulos a largas distancias. El autor observó al microscopio las raíces de las plantas que se colectaron y encontró que todas las plantas presentaban micorrización de tipo arbuscular, con respecto al porcentaje de colonización no se encontraron diferencias significativas entre los sitios ni entre estaciones.

Gemma y Koske (1990), en Hawaii, realizaron un estudio en varios sustratos volcánicos de algunas islas de diferentes edades después de una erupción volcánica, colectaron las raíces de 29 especies de plantas vasculares y encontraron un alto porcentaje de colonización micorrícica arbuscular en todas las especies de las diferentes islas, 23 de las 29 especies de plantas vasculares presentaron colonización por HMA (Cuadro 2).

Cuadro 2. Porcentajes de colonización total de HMA por familias y especies de plantas encontradas en Hawai y que coinciden con las de este estudio (Gemma y Koske, 1990).

Año de la erupción	Familia	Especie	%colonización total
1938	Poaceae	<i>Andropogon virginicus</i>	100%
1959	Asteraceae	<i>Dubautia cilolata</i>	80%
		<i>Dubautia scabra</i>	70%
	Loganiaceae	<i>Buddleia asiatica</i>	100%
1973	Asteraceae	<i>D. scabra</i>	35%
1979	Asteraceae	<i>D. scabra</i>	35%
	Loganiaceae	<i>B. asiatica</i>	50%

Los autores concluyen que el porcentaje de colonización, en forma general, aumentó conforme se incrementó la edad del sitio donde ocurrió la erupción y señalan que las plantas pioneras no necesariamente son micorrícicas.

Bingyum *et al.* (2000) estudiaron, en un sustrato volcánico desértico al sureste del Monte Fuji, Japón, cinco especies de plantas herbáceas para observar el porcentaje de colonización y la distribución de las esporas en diversas altitudes que van de 1550 a 1930 ms.n.m; una de las familias que estudiaron y que coincide con la estudiada en el Pedregal de San Ángel es la familia Asteraceae con la especie *Cirsium purpuratum*, que se colectó en las cuatro altitudes, la cual tuvo un porcentaje de colonización de 84%(+/- 7) a 1500 m. s. n. m. de 86.8% (+/- 5.6) a 1600 ms.n.m. de 97.5% (+/- 1.9) para 1700 ms.n.m. y 23% (+/- 8.6) para 1900 ms.n.m., siendo diferente significativamente la altitud de 1900 ms.n.m. de las otras. Los autores señalan que esta especie presentó una colonización tipo *Arum* y *Paris* con hifas intercelulares, arbuscúlos y vesículas. Los autores concluyen que el porcentaje de colonización disminuye significativamente al aumentar la altitud de las zonas.

Titus y Tsuyuzaki (2002) realizaron un estudio en el monte Hokkaido en Japón, en una erupción volcánica reciente, ocurrida en 1996; ellos estudiaron la colonización micorrícica en seis especies de plantas en relación con seis micrositios: plano, grieta, cerca de una roca, parches de *Carex* sp. de *Polygonum* sp. y de *Salix* sp. Los resultados encontrados indican que la especie *Carex oxyandra* no presentó micorrización por HMA, *Agrostis scabra* y *Campanula lasiocarpa* sí presentaron colonización. En todos los micrositios se estudió a *A. scabra* y los niveles de colonización para esta especie no variaron entre micrositios. Para *C. lasiocarpa* cerca de la roca, hubo más hifas que en los micrositios de *Polygonum* sp., en las grietas y parches de *Carex* sp., aunque *C. lasiocarpa* presentó más arbuscúlos que en los parches de *Polygonum* sp. Los autores concluyen que las especies de plantas difieren en cuanto a sus preferencias de hábitat para su establecimiento y difieren en la colonización micorrícica dependiendo del micrositio en el que estén establecidas. Los micrositios pueden tener pocos efectos en los niveles de colonización micorrícica; por ejemplo, en los sitios planos no se encuentran propágulos y no se observaron bajos niveles de colonización en *C. lasiocarpa* y *Penstemon* sp. En algunos casos se observó una alta colonización en grietas, por lo que las diferencias entre los micrositios pueden afectar la distribución de las plantas debido a que hay diferencias en cuanto a la disponibilidad de nutrimentos, luz y propágulos micorrícicos.

8. HMA presentes en matorrales xerófilos y zonas áridas

Schmidt y Scow (1986) trabajaron en un matorral xerófilo, realizaron muestreos en diferentes comunidades vegetales en la Isla Santa Cruz de las Islas Galápagos, con el objetivo de determinar el porcentaje de colonización micorrícica en las raíces de especies presentes en diferentes tipos de vegetación (zona árida o xerófila, zona de transición y zona de agricultura). Ellos encontraron que en la zona xerófila y en la de transición la colonización micorrícica en las raíces de las especies de árboles fue casi nula; esto puede estar dado por la discontinuidad de la acumulación en el grosor del suelo en las zonas áridas ya que esto puede ser una barrera que bloquea el contacto entre raíces para iniciar la colonización. La contabilización de esporas y los porcentajes de colonización fueron generalmente más altos en las regiones húmedas de la isla (zona de agricultura).

Cuadro 3. Familias que se estudiaron en las Isla Galápagos y que coinciden con las del Pedregal, y sus respectivos porcentajes de colonización por estructura fúngica.

Zona	Familia	Especie	%colonización		
			arbúsculos	vesículas	total
<i>Scalesia</i>	Asteraceae	<i>Scalesia pedunculata</i>	53%	9%	62%
<i>Miconia</i>	Asteraceae	<i>Jaegaria gracilis</i> (no arbórea)	48%	0%	48%
Helechos	Compositae	<i>J. gracilis</i>	96%	0%	96%
	Poaceae	<i>Paspalum</i> sp. (no arbórea)	65%	32%	97%

Por otro lado, cabe mencionar que Bashan *et al.* (1999) realizaron un estudio en el desierto de Sonora con el fin de analizar el suelo y las raíces de algunas cactáceas (entre ellas *Opuntia cholla*) que crece dentro y fuera del dosel del mezquite *Prosopis articulata*, encontraron que la presencia de esporas en el suelo era baja en contraste con los altos porcentajes de colonización micorrícica de las raíces y raramente encontraron vesículas o arbúsculos siendo las hifas más abundantes. Estos resultados sugieren que el potencial de inóculo en estas tierras del desierto se mantiene en las capas superiores por medio de fragmentos de raíces que contienen hifas en lugar de esporas.

Por su parte Reyes-Quintanar *et al.* (2000) determinaron el porcentaje de colonización micorrícica en la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* y en leguminosas arbóreas en suelos no erosionados y erosionados en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. En el suelo poco pedregoso, donde el desarrollo radical de las cactáceas es superficial, se encontró un 60% de colonización, en el suelo más o menos pedregoso y arenoso un 50% y en el suelo muy pedregoso y con rocas fosilíferas menos arenoso un 33%. Los autores explican que el sustrato pudo influir en la formación y desarrollo de la micorriza y que las raíces de las cactáceas pueden ser una desventaja para abrirse camino en un suelo pedregoso y duro y por el contrario, la consistencia de las raíces de las leguminosas les permite adentrarse con mayor facilidad; en el suelo pedregoso sin rocas fosilíferas en donde abundan matorrales de *Mimosa* sp. y *Prosopis* sp., se observó un 57% de colonización. Proponen que la densidad de la vegetación puede influir en la colonización ya que se encontró mayor cantidad de materia orgánica en donde abundan los matorrales que favorecen el desarrollo del sistema radical de las cactáceas adultas y que evitan la compactación del suelo. Además, la ausencia de rocas fosilíferas repercute en una disminución en las sales minerales que puede ser otro factor que influye en la colonización por HMA. Los autores concluyen que el porcentaje de colonización micorrícica en zonas erosionadas y no erosionadas fue más alto en cactáceas, que en leguminosas y que un factor que puede influir es el sistema radical de las cactáceas ya que presentan una consistencia carnosa o engrosada que almacena agua a diferencia de la consistencia leñosa de las raíces de leguminosas.

9. Trabajos realizados en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel con HMA

Hernández-Cuevas *et al.* (2003) realizaron un estudio con el objetivo de identificar las especies de hongos micorrizógenos arbusculares que se encuentran en la Reserva del Pedregal de San Ángel; colectaron suelo de diferentes sitios dentro de la Reserva y encontraron que cinco de los seis géneros que se conocen estaban presentes: *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora*, de los cuales 18 especies fueron de *Glomus*, 12 de *Acaulospora*, una de *Entrophospora*, una de *Gigaspora* y tres de *Scutellospora*.

Guadarrama *et al.* (datos no publicados) realizaron una investigación después de un incendio y observaron que tanto la colonización micorrícica de las raíces, así como la población de hongos micorrizógenos arbusculares, no se ve afectada, esto se pudo deber a

que las plantas se regeneran por rebrotes ya que el bulbo, rizoma y tallo sobreviven al fuego y los hongos micorrizógenos también; por otro lado, las especies que se propagan por semilla sólo pueden ser colonizadas por el inóculo, que está en baja densidad en el suelo, por lo tanto, su colonización será lenta y las pone en desventaja con respecto a las primeras, los autores señalan que, el micelio, las raíces colonizadas secas, vesículas y esporas funcionan en el Pedregal como propágulos micorrícicos.

HIPÓTESIS

Dado que la variación estacional afecta la fenología de las plantas, se espera que el porcentaje de colonización presente dentro de las raíces, tanto total como por estructuras fúngicas, cambie en función de esa variable, obteniendo un porcentaje de colonización mayor durante las lluvias, estación en que se reproduce la mayor cantidad de plantas en este sitio.

Ya que la variación topográfica de los sitios provoca características microambientales diferentes, se espera que el porcentaje de colonización por HMA se modifique en función de ella, siendo mayor en sitios abruptos, donde es mayor la humedad y cantidad de nutrimentos.

OBJETIVOS

1. Objetivo general

Describir la dinámica de la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares en las raíces de algunas especies vegetales de un matorral xerófilo sobre un sustrato volcánico en relación a la heterogeneidad espacial y temporal.

2. Objetivos particulares

- (1) Determinar el efecto de la precipitación diferencial, secas y lluvias, en el porcentaje de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares en siete especies vegetales (*Piqueria trinervia*, *Senecio praecox*, *Verbesina virgata*, *Opuntia tomentosa*, *Echeveria gibbiflora*, *Buddleia cordata* y *Rhynchelytrum repens*) presentes en ambos sitios, plano y abrupto, de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.
- (2) Determinar las variaciones de la colonización micorrícica de siete especies vegetales en dos microambientes, plano y abrupto, de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

ZONA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel que se localiza dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria, México, D.F. Se encuentra enclavada en la mitad meridional de la República Mexicana, al sur de la capital del país, limita al sur-oeste con la Cuenca del Valle de México, al oeste con la Sierra de las Cruces y al Sur con el macizo central del Ajusco (Rzedowski, 1954). Sus coordenadas geográficas son $19^{\circ}18'31''$ y $19^{\circ}19'17''$ latitud Norte, $99^{\circ}10'20''$ y $99^{\circ}11'52''$ longitud Oeste, a una altitud de 2200 a 2700 m s.n.m. (Castillo-Argüero *et al.*, 2004) (Figura 2).

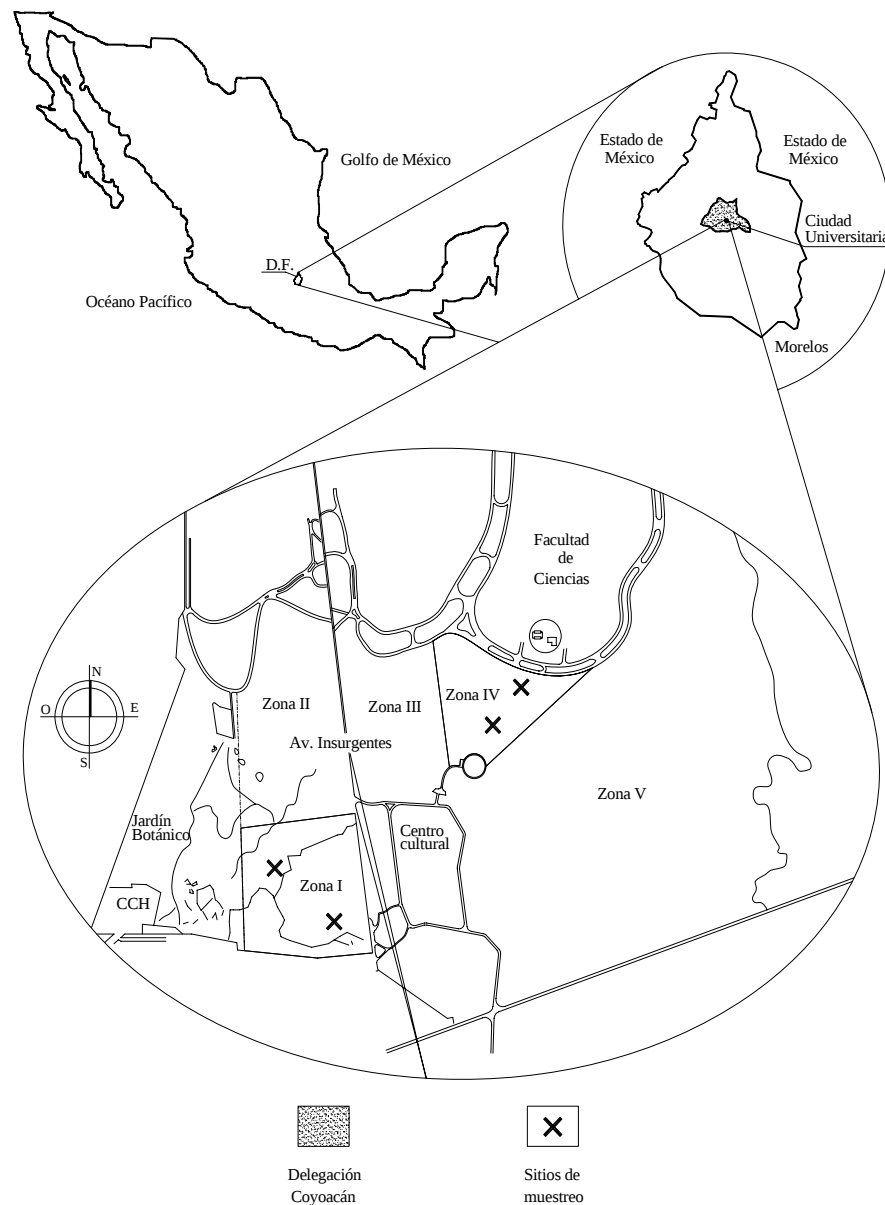


Figura 2. Mapa donde se ubican las zonas de estudio y los sitios de muestreo (elaborado por el Arq. H. Sandoval)

1. Aspectos geológicos

La parte más baja del derrame lávico del Volcán Xitle y conos adyacentes se conoce con el nombre de El Pedregal de San Ángel, el cual contaba con una extensión original de 80 km² de longitud. En la actualidad abarca una extensión de 237.3 ha (UNAM, 2005).

Estudios recientes sugieren que la edad del Pedregal es aproximadamente de 1670 ± 35 años (Siebe, 2000). Sus límites altitudinales abarcan de los 2 250 m s.n.m. hasta los 3 100 m s.n.m. (Álvarez *et al.*, 1982). La roca de este derrame lávico, es un basalto de olivino y piroxeno (Badilla, 1977), variando el espesor de las lavas entre 50 cm y 10 m (Enciso de la Vega, 1979), el manto en su superficie superior e inferior presenta un gran número de pequeñas oquedades que son el resultado del desprendimiento de gases durante su enfriamiento, la superficie de lava es en general muy rugosa (Rzedowski, 1954).

2. Topografía

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, tiene una topografía muy accidentada, lo que implica una heterogeneidad espacial en forma de hondonadas, hoyos, grietas, planos, etc. (Rzedowsky, 1954; Alvarez *et al.*, 1982). Para Cano-Santana (1994) la variación en la topografía permite diferenciar dos tipos de sitios contrastantes, planos y abruptos.

2.a. Sitios planos

Se encuentran en áreas poco accidentadas son terrenos completamente planos o con promontorios rocosos de menos de 1.5 m de altura o con hondonadas poco pronunciadas, o bien, con grietas y hoyos de menos de 1.5 m de profundidad. Presentan una baja acumulación de suelo y éste es poco profundo; en estos sitios la tasa de velocidad sucesional es baja. El estrato arbóreo está ausente o poco desarrollado lo que provoca un ambiente “abierto” con baja humedad, temperatura diurna variable, alta velocidad del viento y alta radiación solar a nivel del suelo. La proporción de sitios planos en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel es de 59.7% (Cano-Santana, 1994).

2.b. Sitios abruptos

Se encuentran en áreas con una topografía muy accidentada, con grietas y hoyos profundos y/o con altos promontorios rocosos y con variaciones en el terreno mayores a 1.5 m. Son sitios con alta acumulación de suelo y más desarrollado, así como con una tasa de velocidad sucesional alta. El estrato arbóreo está presente y bien desarrollado, lo que

provoca un ambiente “cerrado” con alta humedad, temperatura diurna constante, baja velocidad del viento y baja radiación a nivel del suelo. La proporción de sitios abruptos en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel es de 40.3% (Cano-Santana, 1994).

3. Suelos

Los suelos son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, generados por erosión eólica y/o por acarreo de origen aluvial y/o humano, que se acumulan en grietas, fisuras y depresiones, su espesor no sobrepasa los pocos centímetros, pero se presentan diferencias de acuerdo a la topografía del lugar (Rzedowski, 1954), la profundidad promedio del suelo es de 4.5 ($\pm$ 0.27) cm. (Cano-Santana y Meave, 1996). Presentan cantidades elevadas de materia orgánica, donde se encuentran en estado combinado potasio y calcio, son pobres en nitrógeno y fósforo disponibles, lo que se explica por la abundante materia orgánica. La relativa riqueza de potasio y calcio se debe al origen volcánico de las partículas acarreadas por el viento, pues estos iones provienen probablemente de la descomposición de feldespatos. La abundancia de limo está cuantitativamente relacionada con la cantidad de materia orgánica y señala la gran importancia de los restos vegetales en la constitución mecánica del suelo (Rzedowski, 1954).

4. Clima

El Pedregal de San Ángel presenta un clima templado, sin estación fría pronunciada, propios de las planicies altas de regiones tropicales y subtropicales (Rzedowski, 1954). El clima es Cb (w_o)(w)(i')g que corresponde a un clima templado subhúmedo con lluvias en el verano (García, 1964). En el Pedregal de San Ángel existe una estacionalidad muy marcada con una temporada seca de noviembre a mayo y una lluviosa de junio a octubre. Presenta una precipitación total anual de 870 mm, la temperatura máxima del año corresponde al mes de mayo y la mínima a enero (Rzedowski, 1954). Los vientos soplan en dirección norte-noroeste, aunque los más fuertes provienen del noroeste (Rzedowski, 1954). En el año de 1997 (fecha en la que se realizó este estudio) la temperatura máxima mensual en promedio correspondió al mes de junio (18.82 °C) y la mínima a enero (11.85 °C). La distribución anual de la precipitación total registrada fue de 733 mm, el 89% correspondió a los meses de mayo a octubre y el 11% restante de noviembre a abril, estación de secas (Fuente: Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, UNAM) (Figura 3).

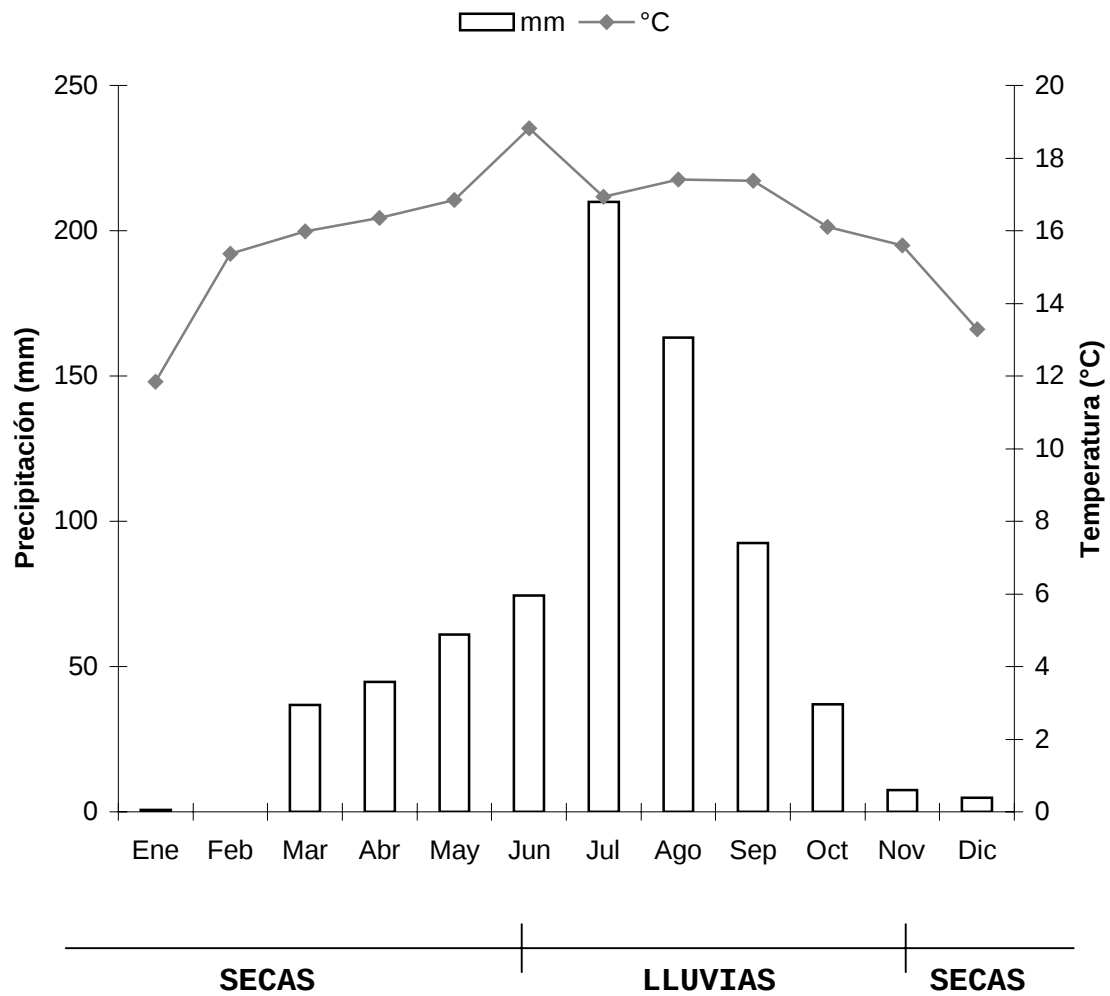


Figura 3. Climograma que muestra los datos de precipitación y temperatura correspondientes al año de 1997 (Fuente: Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, UNAM). Temperatura media mensual en líneas, precipitación total mensual en barras.

5. Vegetación

La vegetación presente en la Reserva Ecológica se clasifica dentro de los matorrales xerófilos, está constituida por 337 especies, pertenecientes a 74 familias y 193 géneros, de los cuales 22 corresponden a la clase Pteridophyta, 249 a Magnoliopsida y 66 a Liliopsida , la familia con más especies es Asteraceae con 74, le sigue Poaceae con 23 y Fabaceae con 22 (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). De todas ellas, *Verbesina virgata* (Asteraceae), *Muhlenbergia robusta* (Poaceae), *Buddleia cordata* (Loganiaceae) y *Dahlia coccinea* (Asteraceae) contribuyen con el 52% de la productividad primaria neta aérea (Cano-Santana, 1994). El Pedregal de San Ángel es característicamente estacional, la aparición de muchas especies herbáceas anuales y efímeras ocurre sólo en la temporada de lluvias (Cano-Santana, 1994). Se le denomina una asociación Senecionetum praecosis, debido a que la especie más conspicua es *Senecio praecox* que ocupa toda la porción baja del Pedregal a 2 250 m s.n.m. y cubre aproximadamente la mitad de la superficie original del derrame (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

MATERIAL Y MÉTODO

1 Trabajo de campo

1.1. Sitios de colecta

De las cuatro zonas de la Reserva, se seleccionaron dos (Figura 2), una frente a la Facultad de Ciencias (Zona IV) y otra a un costado del Jardín Botánico (Zona I). Dentro de éstas, se eligieron dos sitios, para cada sitio se delimitaron dos microambientes planos y dos abruptos, teniendo un total de ocho sitios de colecta. Asimismo, se realizaron dos muestreos, uno en estación de secas (febrero) y otro en estación de lluvias (octubre).

1.2. Especies de estudio

La selección de especies se basó en su dominancia en la vegetación y su presencia en ambos sitios (plano y abrupto), para permitir tener una apreciación comparativa entre sitios y estacionalidad. Se estudiaron siete especies de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, con respecto a *P. trinervia* sólo se colectó en estación de secas ya que en estación de lluvias no se pudo identificar en el campo debido a la presencia de una gran cantidad de hierbas.

Las características morfológicas de cada especie están resumidas en la Cuadro 4 y las fenológicas son descritas en la Cuadro 5.

Piqueria trinervia Cav. Hierba perenne, erguida, hasta 70 cm de altura, tallo ramificado cilíndrico verde-amarillento y frecuentemente rojizo; hojas opuestas con lámina lanceolada o angostamente ovada, borde serrado; flores con tubo corto, blanco con tinte rojizo. Se usa como planta ornamental (“hierba de San Nicolás”) y en medicina tradicional como febrífuga (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Senecio praecox (Cav) DC. Arbusto o planta arborescente caducifolia, candelabroforme, de 1 a 5 m de alto, glabro; tallos que parten de la base, erectos y succulentos, corteza de color gris claro; hojas dispuestas en fascículos y aglomeradas en el extremo de las ramas, inflorescencias en forma de cimas corimbiformes, flores liguladas amarillas, flores del disco amarillas (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Verbesina virgata Cav. Arbusto de 1 a 2.5 m de alto, erecto, tallos angostamente alados o sin alas, más o menos resinosos; hojas alternas, casi sésiles o con peciolos, limbo linear-lanceolado, a veces lustroso-resinoso en el haz; flores liguladas, láminas amarillas; flores del disco con corolas amarillas (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Opuntia tomentosa Salm-Dyck. Planta arbustiva o arborescente de 2.5 a 6 m de altura, con epidermis pubescente, con areolas distantes, provistas de 6 a 14 espinas, artículos obovados a elípticos verdes oscuros a verdes oscuros-grisáceos, flores tubulosas a rotáceas, fruto elipsoide a piriforme paredes exteriores con series de espirales de areólas distantes, gloquídeas con o sin espinas; semillas discordes, con arilo ancho amarillentas (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Echeveria gibbiflora DC. (“oreja de burro”). Planta glabra, con tallos gruesos hasta de 1 m de alto, que junto con la inflorescencia del mismo largo puede alcanzar hasta dos metros; hojas obovado-espátuladas dispuestas en una densa roseta en la parte superior del tallo, glaucas, tendiendo a enrojarse en toda la superficie; pedúnculo floral con hojas semejantes a las de la roseta, pero más reducidas, flores de color rojo y amarillo; semillas largamente oblongas (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Buddleia cordata Kunth. Es un árbol o arbusto de 1 a 20 m de alto, dioico, tallos tetragonales, hojas con margen entero serrado, venación muy prominente y pubescencia de pelos estrellados en el envés, textura coriácea; inflorescencia por grandes panículas terminales, flores blancas o amarillentas campanuladas; fruto ovoide-elipsoide con numerosas semillas aladas (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

Rhynchelytrum repens (Willd.) Hubb. Planta perenne, tallos erectos de 0.7 a 1 m de longitud, delgados, láminas foliares angostas, planas de 8 a 18 cm de longitud; panícula de color púrpura cambiando a rosa, plateada con la edad (Rzedowski y Rzedowski, 2001) (Figura 4).

1.3. Toma de raíces

Dentro de cada sitio, se seleccionaron dos individuos de cada una de las siete especies vegetales a analizar, se colectaron sus raíces finas asegurándose de que pertenecían a la especie seleccionada siguiendo el tallo de la planta hasta empezar a cavar e identificar su raíz principal.

En el caso de las especies arbóreas y arbustivas se realizó una excavación entre la roca volcánica hasta que se logró obtener una muestra de sus raíces secundarias que no estuvieran muy lignificadas, en el caso de las especies herbáceas se obtuvieron directamente ya que sus raíces se encontraron a poca profundidad.

Posteriormente, todas las muestras se guardaron en bolsas de plástico transparente con su respectiva etiqueta y se refrigeraron a -4°C hasta su procesamiento en el laboratorio.

2. Trabajo de laboratorio

2.1. Procesamiento de muestras

Las raíces obtenidas se lavaron cuidadosamente con agua corriente y se tiñeron con azul de tripano utilizando la técnica de Phillips y Hayman (1970). La cual consistió en lavar con agua corriente las raíces, agregar hidróxido de potasio (KOH) al 10% e introducir en baño maría de 10 a 15 minutos (si era necesario se dejaban más tiempo) hasta que las raíces tomaran una consistencia flexible. Posteriormente, se eliminó el KOH lavando con agua corriente, y en el caso de que las raíces presentaran suberización ó taninos (coloración café-rojizo) se agregó agua oxigenada alcalinizada (H_2O_2) al 3%, por 10 minutos y se lavó con agua corriente. Se agregó ácido clorhídrico (HCl) al 5% durante 10 minutos, se eliminó el exceso y se agregó el colorante, el cual se dejó reposar 24 horas antes de realizar las preparaciones.

El colorante se preparó en una probeta, para ello se colocaron 250 mL de agua destilada, se agregaron 500 mL de glicerina y 250 mL de ácido láctico, se aforó en un matraz a un litro y se agregaron 0.5 g de azul de tripano, conservando las siguientes proporciones: 1: 2: 1, agua, glicerina y ácido láctico.

Cuadro 4. Descripción de las características morfológicas de las especies que se estudiaron en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Familia	Especie	Forma de vida *Raunkiaer (1934)	Ciclo de vida °Castillo-Argüero <i>et al.</i> (2004)	Estrato	sitio plano ** Cano-Santana	sitio abrpto (1994)	Raíces (obs. pers.)	Tipo de raíz	Tipo de micorriza (obs. pers.)
Asteraceae	<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	Hemicriptofita*	°perene	hierba erecta	con poco suelo	presente	En secas, raíz ppal. delgada y larga con raíces secundarias en lluvias aumentan	Grami- noide	Paris
	<i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC	Fanerofita*	°perene	**arbusivo segunda especie dominante	en grietas hoyos hondonadas promontorios rocosos	presente	Secas bulbo subterráneo con pocas raíces secundarias, en lluvias aumentan raíces secundarias	Magno- loide	Paris-Arum
	<i>Verbesina virgata</i> Cav.	Fanerofita*	°perene	**domina arbustivo	mayor afinidad	presente	En lluvias aumentan raíces secundarias	Grami- noide	Paris-Arum
Cactaceae	<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dick	Fanerofita*	°perene	arbusto	con poco suelo	presente	En lluvias aumentan raíces secundarias	Magno- loide	Paris
Crassulaceae	<i>Echeveria gibbiflora</i> DC	Camefita *	°perene	hierba arrosetada ***domina el más bajo	con poco suelo	presente	De su tallo se diferencian las raíces secundarias quedando expuestas, en lluvias aumentan raíces secundarias	Magno- loide	Paris
Loganiaceae	<i>Buddleia cordata</i> Kunth	Fanerofita*	°perene	**domina el arbóreo	en grietas hoyos y hondonadas	presente	Profundas en estación de secas, pocas raíces secundarias, en lluvias aumentan raíces secundarias	Grami- noide	Paris
Poaceae	<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C.E.Hubb	Hemicriptofita*	°perene	hierba erecta	presente	presente	en estación de lluvias aumentan raíces secundarias	Grami- noide	Paris-Arum

*= Meave *et al.* (1994)

**= com. pers. M. en C. Jerónimo Reyes

Cuadro 5. Observaciones fenológicas para las siete especies de la Reserva del Pedregal de San Ángel que abarcan éste estudio. Febrero y octubre fueron los meses en que se realizó la colecta.

Especies	Meses											
	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>P. trinervia</i> * Cav.												
	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>S. praecox</i> * (Cav.) DC												
				X	X	X	X	X	X	X		
<i>V. virgata</i> * Cav.												
	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>O. tomentosa</i> ** Salm-Dick												
<i>E. gibbiflora</i> * DC												
	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>B. cordata</i> * Kunth												
	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>R. repens</i> * (Willd)C.E.Hubb.												
				X	X	X	X	X	X	X	X	
	florece											
	fructifica											
	X hojas											

 <i>Piqueria trinervia</i> Cav.	 <i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC	 <i>Verbesina virgata</i> Cav.
 <i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dick	 <i>Echeveria gibbiflora</i> DC	 <i>Buddleia cordata</i> Kunth
 <i>Rhynchelytrum repens</i> (Widd) C.E. Hubb	 Sitio abrupto	 Sitio plano

Figura 4. Fotografías de las especies estudiadas en el Pedregal y los dos tipos de sitios contrastantes.

3. Cuantificación del porcentaje de colonización micorrícica

Se cuantificó el porcentaje de colonización con el método de McGonigle *et al.* (1990), se revisaron segmentos de raíz de aproximadamente 1.5 cm de largo, para ello se realizaron preparaciones por individuo por estación y sitio, se colocaron 10 segmentos de raíz en un portaobjetos y se observaron al microscopio óptico 130 campos con el objetivo de 20X y algunas veces con el de 40X con la finalidad de distinguir mejor las estructuras fúngicas, se contabilizó cada estructura micorrizógena (hifas, vesículas, arbuscúlos, ovillos) que se encontrara en el campo y se obtuvo el porcentaje de colonización de cada estructura y el total. Esto se repitió en las muestras obtenidas de los diferentes sitios (plano y abrupto) y en las dos estaciones (secas y lluvias) para cada especie y su repetición. (Figura 5).

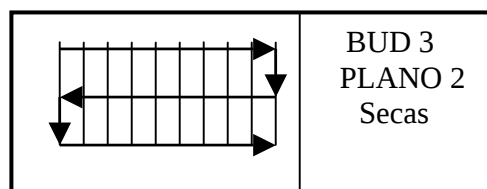


Figura 5. Lectura de las raíces para observar los campos, a un costado del portaobjetos se etiqueta marcando la especie, el sitio y la estación de muestreo.

El porcentaje de colonización para cada estructura y total se obtuvo con las fórmulas siguientes:

$$\begin{array}{l} \text{Porcentaje de colonización} \\ \text{para cada una de las} \\ \text{estructuras fúngicas} \\ \text{(hifas, vesículas} \\ \text{ovillos, etc)} \end{array} = \frac{\text{Número de segmentos con estructura fúngica}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$$

$$\begin{array}{l} \text{Porcentaje de colonización} \\ \text{total} \end{array} = \frac{\text{Número de segmentos colonizados}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$$

4. Análisis de resultados

Los porcentajes de colonización obtenidos se analizaron con un análisis de varianza factorial (ANDeVA) y la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey utilizando el paquete estadístico Statistica (StatSoft, 1998).

Se evaluaron para cada especie vegetal dos factores: estación (con dos niveles: secas y lluvias) y sitio (con dos niveles: abrupto y plano), también se hizo un análisis entre especie (*S. praecox*, *V. virgata*, *O. tomentosa*, *E. gibbiflora*, *B. cordata* y *R. repens*). Se recuerda que *P. trinervia*, sólo se colectó en una estación. Los porcentajes de colonización fueron analizados previamente para determinar si cumplían con los supuestos del análisis de varianza, si no fueron transformados (Cuadro 6).

Cuadro 6. Transformaciones llevadas a cabo en los porcentajes de colonización total, de hifas y vesículas por HMA de las siete especies de plantas para realizar el análisis de varianza factorial.

Especie	Total	Hifas	Vesículas
<i>P. trinervia</i>	Se colectó una estación		
<i>S. praecox</i>	Arcoseno	Arcoseno	Logaritmo natural
<i>V. virgata</i>	Logaritmo natural	Logaritmo natural	Logaritmo natural
<i>O. tomentosa</i>	Arcoseno	Raíz cuadrada	Logaritmo natural
<i>E. gibbiflora</i>	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada
<i>B. cordata</i>	Arcoseno	Arcoseno	Arcoseno
<i>R. repens</i>	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada

RESULTADOS

1. Porcentaje de colonización micorrícica total global evaluando especie, estación y microambiente

Todas las especies vegetales con que se realizó este trabajo presentaron colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), la colonización estuvo presente en todos los microambientes y en las diferentes estaciones y, en general, varió de 32% a 78% de colonización total global (Figura 6 y Cuadro 7).

En estación de secas, el porcentaje promedio de colonización total por especie fluctuó entre 32% y 90%, mientras que en lluvias estuvo entre 23% y 83 % (Figura 6).

Por microambiente, el sitio plano alcanzó los mayores porcentajes promedio de colonización total, variando entre 32% y 90% y el sitio abrupto tuvo los menores que fluctuaron entre 23% y 59% (Figura 6). Con respecto a *P. trinervia* sólo se colectó en estación de secas ya que en estación de lluvias no se pudo identificar en el campo debido a la presencia de una gran cantidad de pastos.

De acuerdo al ANDeVA, al comparar los tres factores, estación, sitio y especie no se encontraron diferencias significativas entre estaciones ni entre sitios pero sí entre especies. Asimismo, la interacción estación/especie fue la única significativa (Cuadro 8).

La prueba de Tukey, para el factor especie, formó tres grupos, el primero con *Rhynchelytrum repens*, el segundo *Verbesina virgata*, *Echeveria gibbiflora*, *Senecio praecox* y *Opuntia tomentosa* y el tercer grupo con *Buddleia cordata* (Figura 7); y para la interacción estación/especie se observa que *Rhynchelytrum repens*, en lluvias y secas, *Opuntia tomentosa* en secas, *Echeveria gibbiflora* en lluvias y *Verbesina virgata* en secas, se separan de *Verbesina virgata* en lluvias, *Echeveria gibbiflora* en secas, *Opuntia tomentosa* en lluvias y *Buddleia cordata* en secas y lluvias (Figura 8).

Cuadro 7. Porcentajes de colonización total, hifas, vesículas, arbúsculos, ovillos y esporas, para cada especie por estación (secas o lluvias) y sitios (abrupto o plano) (en gris porcentajes de colonización mayores y en negritas porcentajes menores). % colonización tt= porcentaje de colonización total.

Especie	Parámetro	secas		lluvias	
		abrupto	plano	abrupto	plano
<i>Piqueria trinervia</i>	% colonización tt	53.01 (±4.99)	61.09 (±7.54)		
	% hifas	47.84 (±4.5)	47.64 (±2.94)		
	% vesículas	3.55 (±0.52)	8.72 (±3.37)		
	% arbúsculos	0.10 (±0.10)			
	% ovillos	0.21 (±0.21)	0.75 (±0.41)		
	% esporas	0.21 (±0.14)	0.64 (±0.53)		
<i>Senecio praecox</i>	% colonización tt	47.52 (±4.44)	48.70 (±9)	49.56 (±8.76)	46.22 (±8.23)
	% hifas	37.66 (±4.28)	29.11 (±5.46)	41.97 (±7.20)	36.99 (±5.55)
	% vesículas	11.74 (±4.29)	12.60 (±3.67)	4.95 (±4.59)	5.06 (±2.60)
	% arbúsculos	0	0	0.21 (±0.21)	0.21 (±0.21)
	% ovillos	0	0	0.32 (±0.32)	0.53 (±0.53)
	% esporas	0.75 (±0.50)	4.95 (±2.83)	0	0
<i>Verbesina virgata</i>	% colonización tt	40.94 (±4.44)	34.69 (±3.65)	49.89 (±9.79)	67.34 (±8.59)
	% hifas	36.26 (±4.49)	24.29 (±3.34)	46.91 (±8.87)	59.28 (±6.30)
	% vesículas	3.66 (±10.28)	8.62 (±2.34)	0.86 (±0.28)	2.04 (±0.53)
	% arbúsculos	0	0.10 (±0.10)	0	0.32 (±0.22)
	% ovillos	0.32 (±0.22)	0.32 (±0.22)	0	0.21 (±0.21)
	% esporas	0.10 (±0.10)	0.32 (±0.22)	0	0
<i>Opuntia tomentosa</i>	% colonización tt	32.54 (±8.18)	39.22 (±11.55)	63.57 (±7.41)	73.49 (±8.67)
	% hifas	23.31 (±5.73)	25.51 (5.54)	50.94 (±3.16)	49.07 (±15.29)
	% vesículas	7.97 (±2.06)	14.43 (±5.85)	8.62 (±5.85)	5.81 (±3.47)
	% arbúsculos	0.64 (±0.64)	0	0	0
	% ovillos	0	0	0.21 (±0.21)	0.64 (±0.41)
	% esporas	0	0	0	0
<i>Echeveria gibbiflora</i>	% colonización tt	62.17 (±4.16)	52.69 (±9.36)	40.40 (±6.53)	43.53 (±11.50)
	% hifas	48.92 (±5.32)	33.81 (±5.63)	36.47 (±5.31)	35.33 (±7.63)
	% vesículas	10.02 (±1.54)	15.84 (±3.56)	0.96 (±0.57)	2.04 (±1.26)
	% arbúsculos	0.43 (±0.32)	0.10 (±0.10)	0.10 (±0.10)	0.21 (±0.14)
	% ovillos	0.43 (±0.28)	0.10 (±0.10)	0	0.64 (±0.53)
	% esporas	0.43 (±0.43)	0.32 (±0.15)	0.21 (±0.21)	0.53 (±0.53)
<i>Buddleia cordata</i>	% colonización tt	58.94 (±10.37)	89.87 (±5.36)	83.08 (±3.39)	80.81 (±2.60)
	% hifas	37.05 (±5.74)	60.81 (±3.89)	73.18 (±1.62)	68.77 (±3.86)
	% vesículas	18.85 (±5.22)	20.79 (±5.81)	4.41 (±1.85)	7.21 (±3.45)
	% arbúsculos	0.10 (±0.10)	0	0	0.21 (±0.21)
	% ovillos	0.53 (±0.27)	1.50 (±1.16)	0.24 (±0.14)	0.19 (±0.20)
	% esporas	0.21 (±0.14)	0.43 (±0.43)	0	0
<i>Rhynchelytrum repens</i>	% colonización tt	42.99 (±2.81)	32 (±5.74)	23.38 (±2.98)	31.78 (±6)
	% hifas	31.72 (±2.90)	23.56 (±4.96)	20.89 (±2.82)	27.75 (±4.44)
	% vesículas	10.02 (±2.48)	6.89 (±2.38)	1.61 (±0.64)	0.96 (±0.41)
	% arbúsculos	0	0	0	0.21 (±0.21)
	% ovillos	0.21 (±0.21)	0.75 (±0.41)	0.10 (±0.10)	0
	% esporas	0	1.83 (±1.83)	0	0

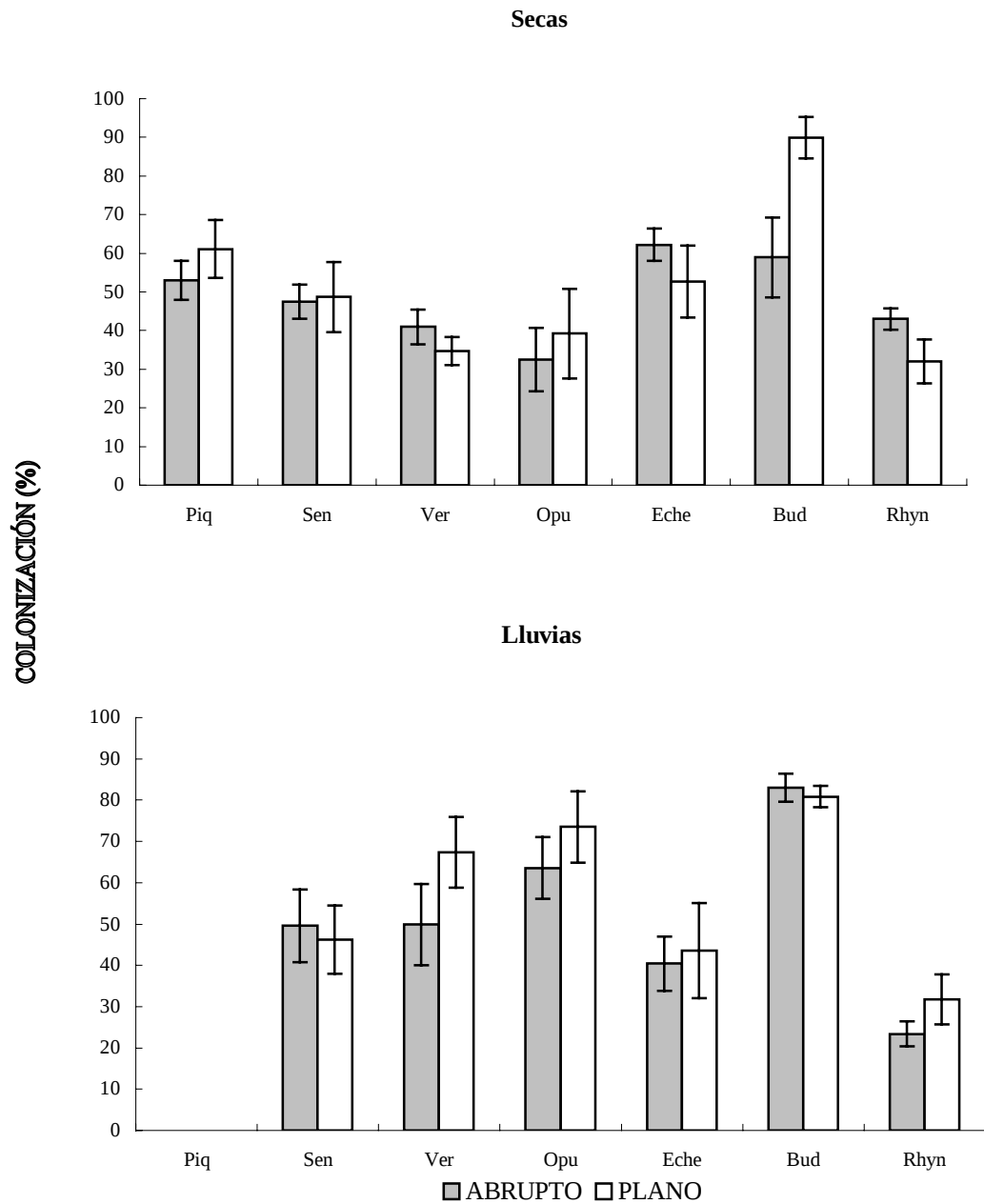


Figura 6. Porcentaje de colonización micorrícica total (± 1 E. E.) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia*, Sen= *S. praecox*, Ver= *V. virgata* Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Bud= *B. cordata*, Rhyn= *R. repens*. (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

Cuadro 8. Resultados del ANdeVA para los porcentajes de colonización total, donde: E= estación, S= sitio y Esp= especie.

Variable de respuesta	Factor	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	p
Colonización Total	E	4.834	1	4.834	2.364	n. s.
	S	1.58	1	1.58	0.772	n. s.
	Esp.	168.675	5	33.735	16.501	0.000***
	EXS	1.293	1	1.293	0.632	n. s.
	EXEsp.	56.54	5	11.308	5.531	0.000***
	SXEsp.	10.08	5	2.016	0.986	n. s.
	EXSXEsp.	20.96	5	4.192	2.05	n. s.
	Error	310.688	152	2.044		

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$, *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

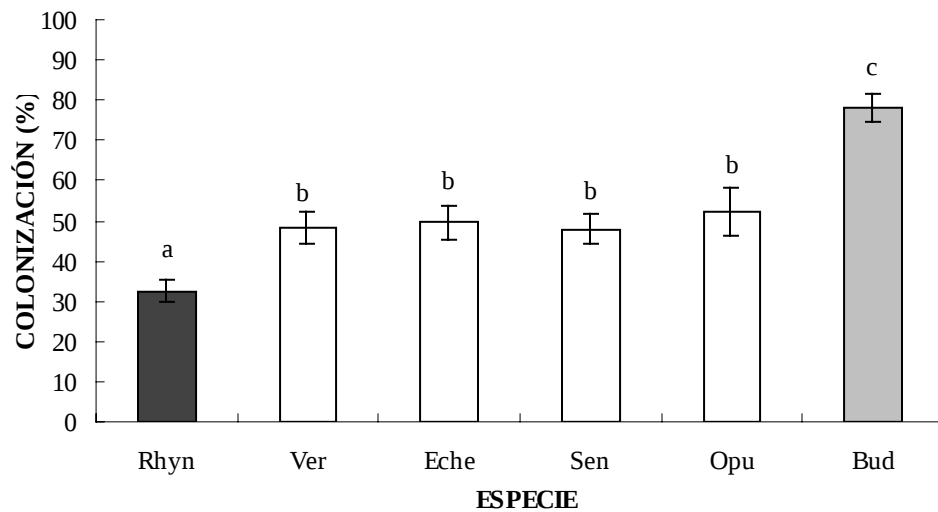


Figura 7. Porcentaje de colonización total promedio (± 1 E. E.) por especie; letras diferentes indican medias significativamente diferentes ($p < 0.05$), (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

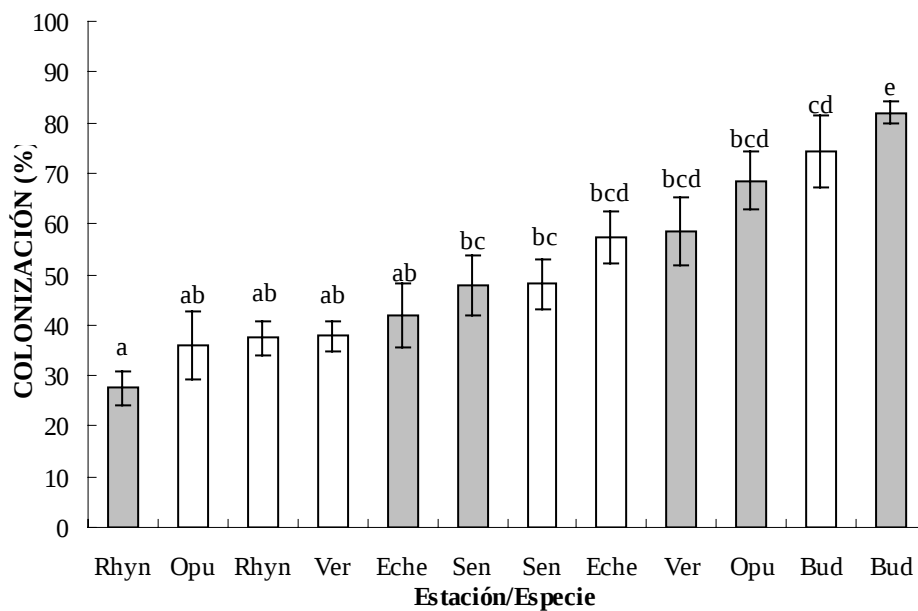


Figura 8. Porcentaje de colonización total promedio, de todas las estructuras observadas (± 1 E. E.) en función de la interacción estación/especie, letras diferentes indican medias significativas diferentes ($p < 0.005$), (± 1 E. E.)= más menos un error estándar
 ■ lluvias, □ secas.

2. Porcentaje de colonización micorrícica total analizado al interior de cada especie

a) *Piqueria trinervia*. El porcentaje promedio de colonización total para esta especie que sólo se colectó en estación de secas fluctuó entre 53% y 61%. Se encontró que el sitio plano fue el de mayor porcentaje de colonización (Figura 6).

b) *Senecio praecox*. Esta especie no tuvo fluctuaciones muy notorias en el porcentaje de colonización que varió entre 46% y 50% para ambos sitios y estaciones (Figura 6). Según el ANdeVA no se presentaron diferencias significativas para ninguno de los factores evaluados (Cuadro 9).

c) *Verbesina virgata*. El porcentaje de colonización fluctuó entre 34% y 67% (Figura 6). Según el ANdeVA se encontraron diferencias significativas entre estaciones correspondiendo los mayores valores para la estación de lluvias (Cuadro 9). En la interacción la prueba de Tukey mostró que lluvias/plano es diferente significativamente de los demás sitios.

d) *Opuntia tomentosa*. El promedio de colonización total global en esta especie fluctuó entre 32% y 73%. (Figura 6). La prueba de ANdeVA mostró diferencias significativas solamente entre estaciones (Cuadro 9), siendo la estación de lluvias la del mayor porcentaje de colonización.

e) *Echeveria gibbiflora*. El porcentaje promedio de colonización total global de esta especie fluctuó entre 40% y 62%, dependiendo del sitio y de la estación (Figura 6). El ANdeVA no mostró diferencias significativas para ningún factor ni interacción (Cuadro 9). Sin embargo la tendencia fue que la estación de lluvias mostró el menor valor del porcentaje de colonización total.

f) *Buddleia cordata*. Ésta especie obtuvo los mayores porcentajes de colonización ya que para sitios y estaciones fluctuó entre 59% y 90% (Figura 6). La prueba de ANdeVA indicó diferencias significativas entre estaciones siendo, la de lluvias la del mayor porcentaje (Cuadro 9).

g) *Rhynchelytrum repens*. El porcentaje promedio de colonización total en esta especie fluctuó entre 23% y 43% tanto en estaciones como sitios (Figura 6). Por su parte, el ANdeVA sí detectó diferencias significativas en estación e interacción. La estación de secas tuvo el mayor valor y la prueba de Tukey mostró que la interacción secas/abrupto presentó el mayor valor (Cuadro 9).

En resumen, los porcentajes de colonización fueron siempre más altos para *B. cordata*, le sigue *O. tomentosa*, *E. gibbiflora*, *S. praecox*, *V. virgata* con porcentajes de colonización semejantes y con el porcentaje de colonización total global más bajo para *R. repens*; la estación de lluvias presentó los valores más altos para *B. cordata*, *O. tomentosa* y *V. virgata*; el sitio no fue significativo para ninguna especie; con respecto a la interacción secas/abrupto, *R. repens* presentó los promedios más bajos.

Cuadro 9. Resultados del ANDeVA para los porcentajes de colonización total para todas las especies, donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie.

Especie	Factor	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	p	Nivel con la mayor media
<i>Senecio praecox</i>	E	1.554	1	1.554	0	n. s.	
	S	2.011	1	2.011	0.011	n. s.	abrupto
	E X S	1.377	1	1.377	0.078	n. s.	secas/abrupto
	Error	49.28	28	1.76			
<i>Verbesina virgata</i>	E	14.951	1	14.915	7.048	0.012*	lluvias
	S	1.264	1	1.264	0.57	n. s.	plano
	E X S	6.367	1	6.367	3.001	n. s.	lluvias/plano
	Error	59.388	28	2.121			
<i>Opuntia tomentosa</i>	E	1.558	1	1.558	12.57	0.004*	lluvias
	S	1.188	1	1.188	0.958	n. s.	plano
	E X S	5.848	1	5.848	0.047	n. s.	lluvias/plano
	Error	14.88	28	1.24			
<i>Echeveria gibbiflora</i>	E	12.647	1	12.647	4.147	n. s.	secas
	S	1.292	1	1.292	0.423	n. s.	plano
	E X S	1.288	1	1.288	0.422	n. s.	secas/abrupto
	Error	85.4	28	3.05			
<i>Buddleia cordata</i>	E	3.456	1	3.456	10.204	0.003**	lluvias
	S	1.021	1	1.021	0.3	n. s.	plano
	E X S	2.713	1	2.713	0.8	n. s.	secas/plano
	Error	95.032	28	3.394			
<i>Rynchelytrum repens</i>	E	60231	1	60231	4.556	0.041*	secas
	S	0.254	1	0.254	0.185	n. s.	abrupto
	E X S	6.156	1	6.156	4.501	0.042*	secas/abrupto
	Error	38.276	28	1.367			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$, *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

3. Porcentaje de colonización micorrícica por estructura para cada especie

3.1. Hifas

a) *Piqueria trinervia*

Los porcentajes promedio de colonización para le estación de secas sitio abrupto fue de 47.8% y sitio plano de 47.6% (Figura 9).

b) *Senecio praecox*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 29% y 42% para esta estructura fúngica (Figura 9). La prueba de ANdeVA no mostró diferencias significativas (Cuadro 10).

c) *Verbesina virgata*

El porcentaje promedio para sitio y estación fluctuó entre 24 % y 59%. (Figura 9). Según el ANdeVA se encontraron diferencias significativas entre estación ($p= 0.001$) (Cuadro 10) siendo estación de lluvias la que presentó el mayor porcentaje de colonización. La interacción también mostró diferencias significativas y la prueba de Tukey mostró que secas/plano es diferente a lluvias/plano ($p= 0.001$).

d) *Opuntia tomentosa*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 23% y 50%. Se observó el mayor porcentaje en estación de lluvias (Figura 9). La prueba de ANdeVA presentó diferencias significativas para estación con los valores mayores en lluvias (Cuadro 10).

e) *Echeveria gibbiflora*

El porcentaje promedio de colonización por sitio y estación fluctuó entre 33% y 48% (Figura 9). Según el ANdeVA no existieron diferencias significativas entre los factores y la interacción (Cuadro 10).El mayor valor correspondió a la estación de secas sitio abrupto.

f) *Buddleia cordata*

Los porcentajes promedio de colonización de esta estructura en los diferentes sitios y estaciones fluctuaron entre 37% y 73%. En estación de lluvias se presentó un aumento (Figura 8ª y b). El ANdeVA indicó diferencias significativas entre sitios, siendo el plano el de mayor valor y en la interacción estación/sitio, donde abrupto/secas fue diferente significativamente de todas las demás, con el menor valor (Cuadro 10) (Figura 9).

g) Rhynchrelytrum repens

Los porcentajes promedio de colonización por sitio y estación fluctuaron entre 20% y 31%, donde estación secas sitio abrupto fue mayor el porcentaje de colonización (Figura 9). Con respecto al ANDeVA no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 10).

Las hifas presentaron los porcentajes más altos en todas las especies. La estación de lluvias presentó los valores más altos, mientras que el sitio no generó diferencias significativas más que en *B. cordata* siendo el plano el que tuvo los porcentajes más altos. Por su parte, la interacción estación/especie fue significativa para *B. cordata* y *V. virgata* con los promedios mayores en lluvias/abrupto y lluvias/plano, respectivamente (Cuadro 10).

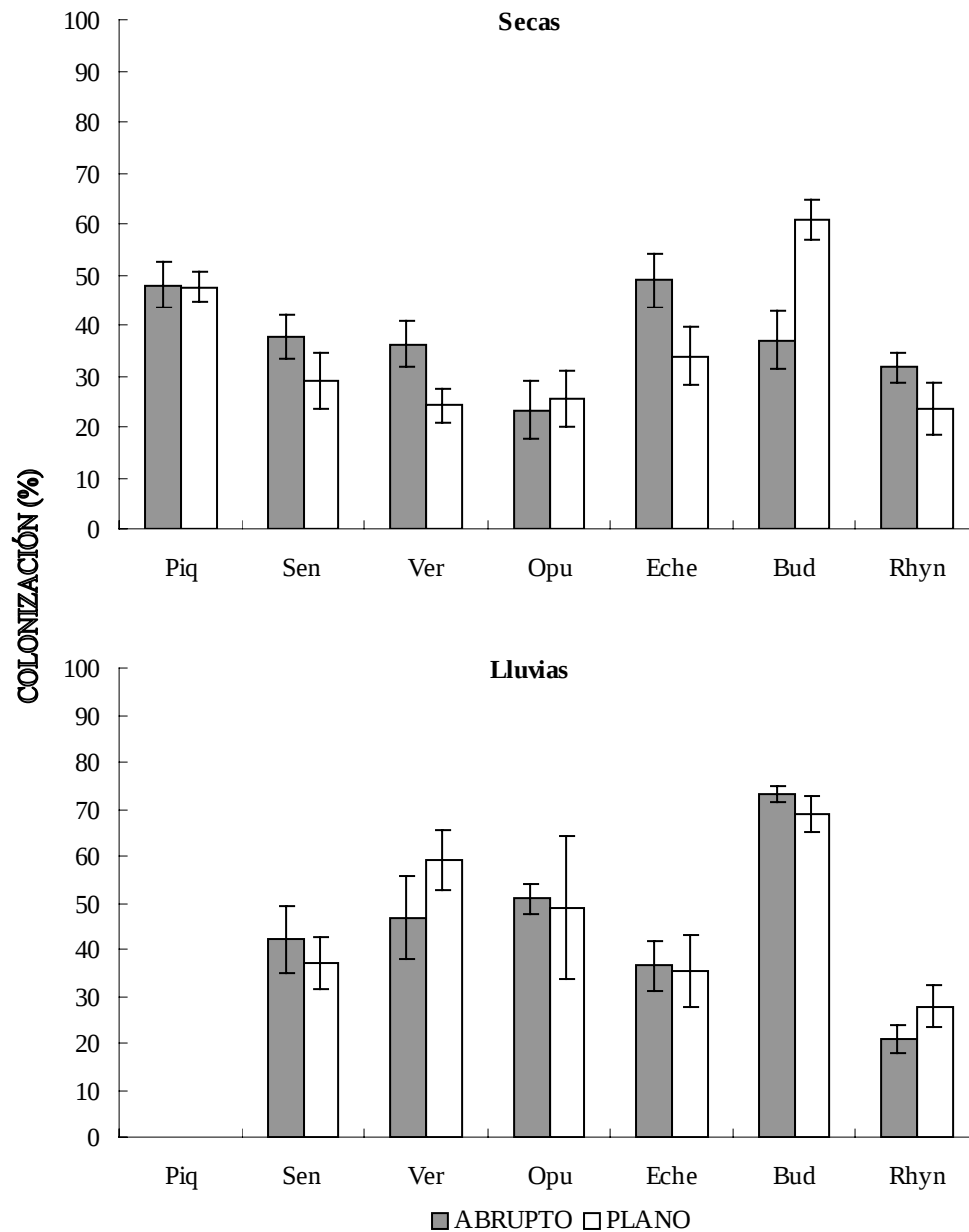


Figura 9. Porcentaje de colonización micorrícica total para hifas (± 1 E. E.) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia*, Sen= *S. praecox*, Ver= *V. virgata*, Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Bud= *B. cordata*, Rhyn= *R. repens*, (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

Cuadro 10. Resultados del ANDeVA para los porcentajes de colonización de hifas para todas las especies donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie

Especie	Factor	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	p	Nivel con la mayor media
<i>Senecio praecox</i>	E	1.166	1	1.166	1.227	n. s.	lluvias
	S	1.454	1	1.454	1.531	n. s.	abrupto
	E X S	1.684	1	1.684	0.177	n. s.	lluvias/plano
	Error	266	28	9.5			
<i>Verbesina virgata</i>	E	23.802	1	23.802	13.046	0.001**	lluvias
	S	0.016	1	0.016	0.009	n. s.	plano
	E X S	8.954	1	8.954	4.908	0.035*	lluvias/plano
	Error	51.072	28	1.824			
<i>Opuntia tomentosa</i>	E	16.17	1	16.17	5.77	0.033*	lluvias
	S	0.095	1	0.095	0.034	n. s.	plano
	E X S	0.7	1	0.7	0.25	n. s.	lluvias/abrupto
	Error	33.624	28	2.802			
<i>Echeveria gibbiflora</i>	E	2.07	1	2.07	1.024	n. s.	secas
	S	4.275	1	4.275	2.116	n. s.	abrupto
	E X S	2.04	1	2.04	1.001	n. s.	secas/abrupto
	Error	56.56	28	2.02			
<i>Buddleia cordata</i>	E	1.363	1	1.363	29.103	n. s.	lluvias
	S	2.614	1	2.614	5.58	0.025*	plano
	E X S	5.456	1	5.456	11.646	0.002**	lluvias/abrupto
	Error	131.18	28	4.685			
<i>Rynchelytrum repens</i>	E	87.877	1	87.877	0.723	n. s.	secas
	S	3.38	1	3.38	0.027	n. s.	abrupto
	E X S	451.531	1	451.531	3.714	n. s.	secas/abrupto
	Error	3403.624	28	121.558			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

3.2. Vesículas

a) *Piqueria trinervia*

Los porcentajes promedio de colonización para esta estructura en secas abrupto fueron de 3% y plano de 8% (Figura 10).

b) *Senecio praecox*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 5% y 12% para esta estructura fúngica (Figura 10). La prueba de ANdeVA no presentó diferencias significativas (Cuadro 11).

c) *Verbesina virgata*

El porcentaje promedio para sitio y estación fluctuó entre 0.8 % y 8.6%. (Figura 10).

Según el ANDEVA se encontraron diferencias significativas entre estación ($p= 0.001$) (Cuadro 10) siendo estación de secas la que presentó el mayor porcentaje de colonización.

La interacción también mostró diferencias significativas y la prueba de Tukey presentó que secas/plano es diferente a lluvias/plano ($p= 0.001$).

d) *Opuntia tomentosa*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 5% y 14%. Se observó un ligero aumento en estación de secas. (Figura 10). El ANdeVA no mostró diferencias significativas (Cuadro 11).

e) *Echeveria gibbiflora*

El porcentaje promedio de colonización por sitio y estación fluctuó entre 0.9% y 15%. Observándose en estación de secas el mayor porcentaje (Figura 10). La prueba de ANdeVA no presentó diferencias significativas (Cuadro 11).

f) *Buddleia cordata*

Los porcentajes promedio de colonización de esta estructura en los diferentes sitios y estación fluctuaron entre 4% y 20% (Figura 10). Según el ANdeVA hubo diferencias significativas en estaciones siendo la de secas la que presentó los mayores porcentajes (Cuadro 11).

g) *Rhynchrelytrum repens*

Los porcentajes promedio de colonización para esta estructura por sitio y estación fluctuaron entre 0.9% y 10%. En estación de secas sitio abrupto se presentó el mayor porcentaje (Figura 10). El ANdeVA no mostró diferencias significativas (Cuadro 11).

Las vesículas fueron la segunda estructura de porcentaje alto en todas las especies. La estación de secas presentó los valores más altos, mientras que el sitio plano fue significativo para *V. virgata* ya que tuvo los mayores porcentajes; con respecto a la interacción ésta no fue significativa para ninguna especie.

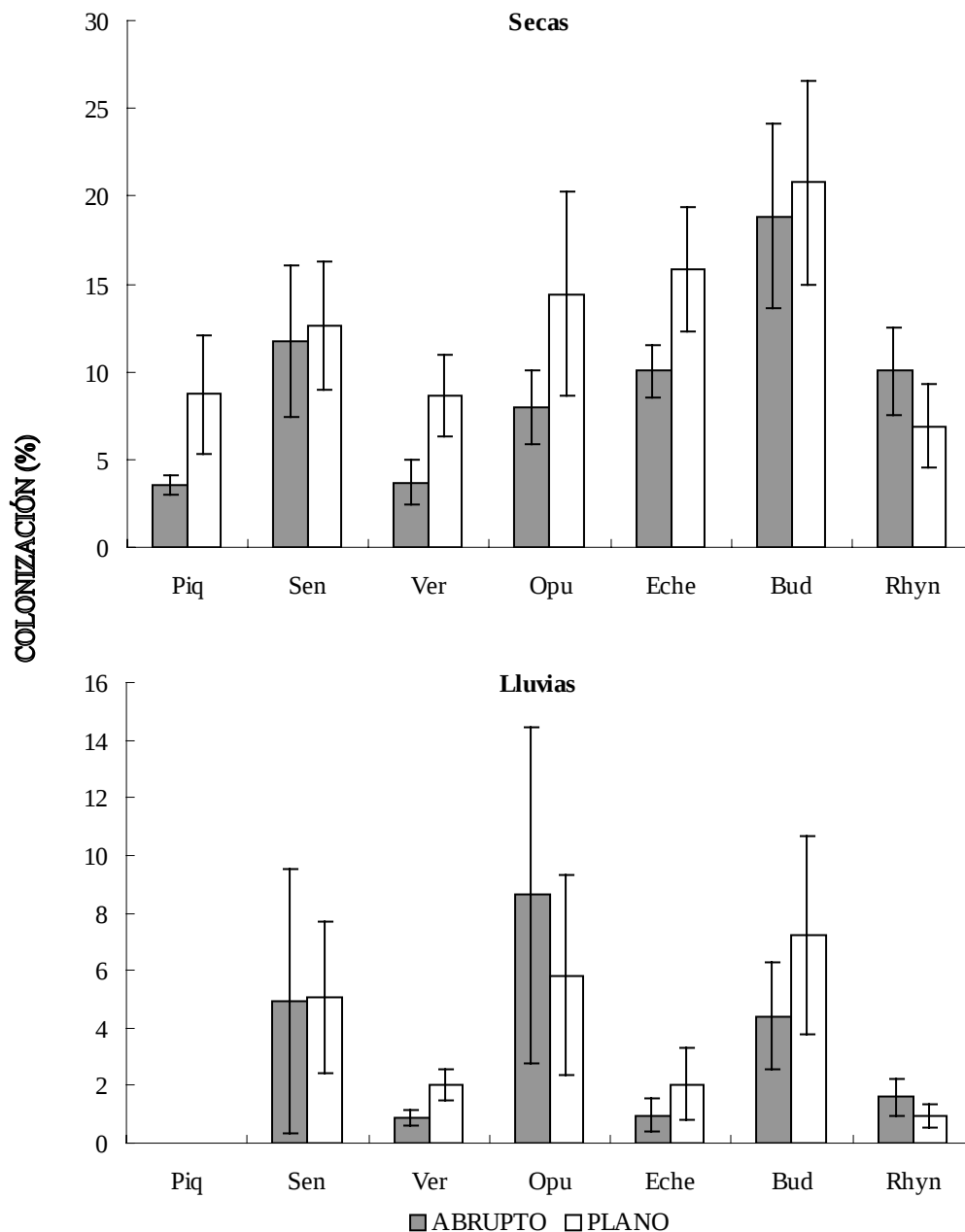


Figura 10. Porcentaje de colonización micorrícica total para vesículas (± 1 E. E.) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia*, Sen= *S. praecox* Verb= *V. virgata*, Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Bud= *B. cordata*, Rhyn= *R. repens* (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

Cuadro 11. Resultados del ANDeVA para los porcentajes de colonización de vesículas para todas las especies, donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie.

Especie	Factor	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	p	Nivel con la mayor media
<i>Senecio praecox</i>	E	2.612	1	2.612	10.03	0.003**	secas
	S	0.238	1	0.238	0.915	n. s.	plano
	E X S	0.006	1	0.006	0.025	n. s.	secas/plano
	Error	7.28	28	0.26			
<i>Verbesina virgata</i>	E	376.657	1	376.657	12.939	0.001**	secas
	S	186.406	1	186.406	6.403	0.017*	plano
	E X S	18.879	1	18.879	0.648	n. s.	secas/plano
	Error	815.024	28	29.108			
<i>Opuntia tomentosa</i>	E	3.318	1	3.318	2.564	n. s.	secas
	S	0.161	1	0.161	0.124	n. s.	plano
	E X S	0.473	1	0.473	1.356	n. s.	secas/plano
	Error	15.528	28	1.249			
<i>Echeveria gibbiflora</i>	E	2.07	1	2.07	1.024	n. s.	
	S	4.275	1	4.275	2.116	n. s.	
	E X S	2.04	1	2.04	1.001	n. s.	
	Error	56.56	28	2.02			
<i>Buddleia cordata</i>	E	1.469	1	1.469	13.778	0.000****	secas
	S	4.86	1	4.86	0.455	n. s.	plano
	E X S	1.47	1	1.47	0.137	n. s.	secas/abrupto
	Error	29.848	28	1.066			
<i>Rynchelytrum repens</i>	E	25.867	1	25.867	24.12	n. s.	secas
	S	1.716	1	1.716	1.6	n. s.	abrupto
	E X S	0.507	1	0.507	0.472	n. s.	secas/abrupto
	Error	30.016	28	1.072			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

3.3. Arbúsculos

a) *Piqueria trinervia*

Los porcentaje promedio para esta estructura fúngica sólo se presentaron en estación de secas abrupto con 0.10% (Figura 11).

b) *Senecio praecox*

Esta estructura fúngica sólo se presentó en estación de lluvias en ambos sitios con 0.2% para cada uno (Figura 11).

c) *Verbesina virgata*

Esta estructura solo se presentó en los sitios planos para estación de secas con 0.1 % y en estación de lluvias con 0.3 % (Figura 11).

d) *Opuntia tomentosa*

Los porcentajes promedio de colonización para esta estructura fúngica sólo se presentaron en estación de secas abrupto con 0.6% de colonización (Figura 11).

e) *Echeveria gibbiflora*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 0.1% y 0.4%. (Figura 11). Con respecto al ANDeVA no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 12).

f) *Buddleia cordata*

Esta estructura fúngica sólo se presentó en estación de secas en el sitio abrupto con un 0.1% y en estación de lluvias en el plano con un 0.2% (Figura 11).

g) *Rhynchelytrum repens*

Esta estructura solo se presentó en estación de lluvias y sitio plano con 0.2% (Figura 11).

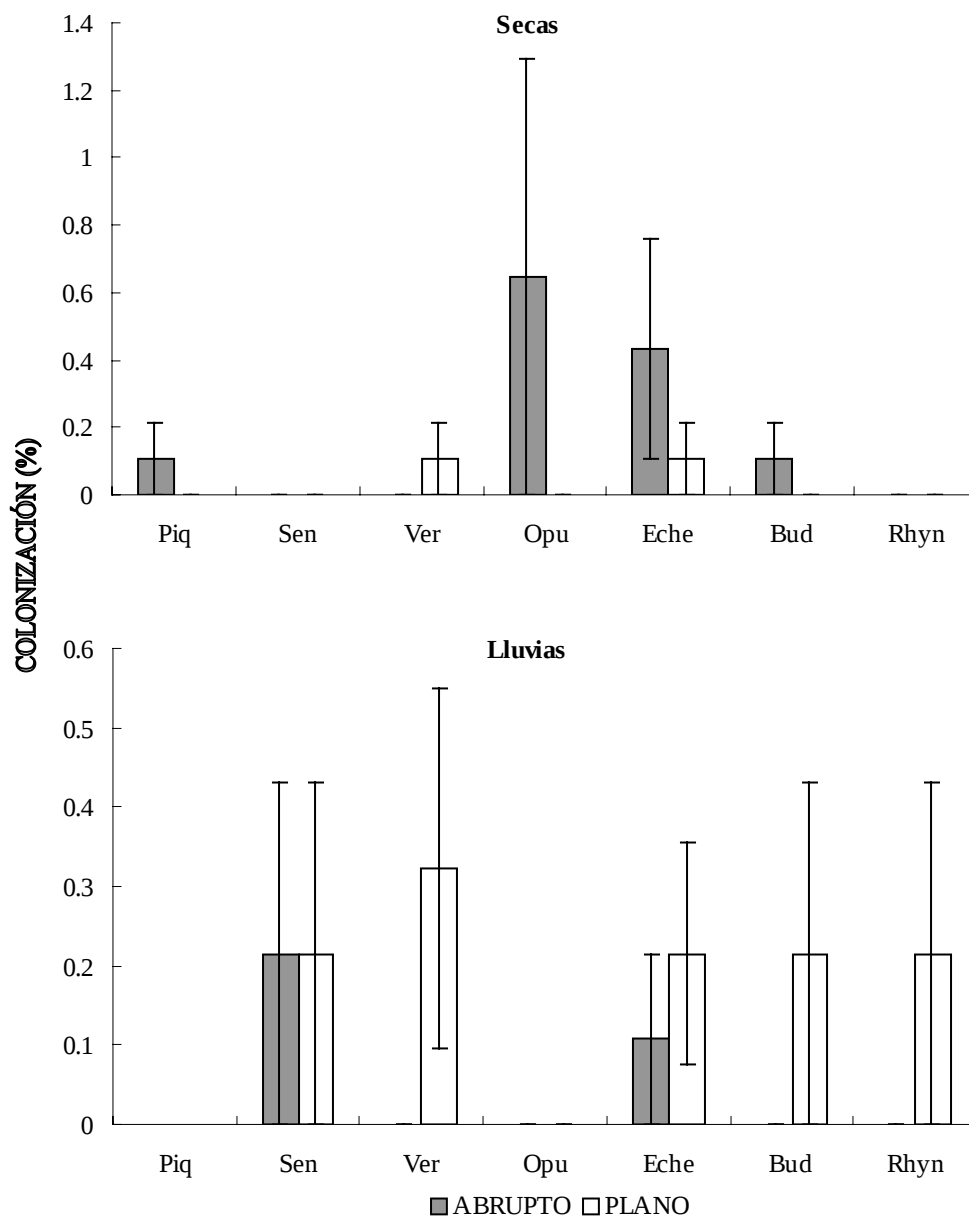


Figura 11. Porcentaje de colonización micorrícica total para arbusculos (± 1 E. E.) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia* Sen= *S. praecox*, Bud= *B. cordata*, Verb= *V. virgata*, Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Rhyn= *R. repens* (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

Cuadro 12. Resultados del ANDeVA para los porcentajes de colonización de arbúsculos, para la especie en la que se presentaron tanto en ambas estaciones como en ambos sitios, donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie.

Especie	Factor	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p	nivel con la mayor media
<i>Echeveria gibbiflora</i>	E	4.59	1	4.59	0.075	n. s.	secas
	S	4.59	1	4.59	0.075	n. s.	abrupto
	E X S	6.33	1	6.33	1.035	n. s.	secas/abrupto
	Error	171.164	28	6.113			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

3.4. Ovillos

a) *Piqueria trinervia*

Esta estructura micorrícica se observó en estación de secas para el sitio abrupto fue de 0.21% y para plano 0.75%.

b) *Senecio praecox*

Al igual que la anterior esta estructura sólo se presentó en estación de lluvias y en ambos sitios, en el sitio abrupto con 0.3 % y en el sitio plano con 0.5 % (Figura 12).

c) *Verbesina virgata*

Los porcentaje promedio para esta estructura en la estación de secas para ambos sitios fue de 0.3 %. En estación de lluvias se observó sólo en el sitio plano con 0.2 % (Figura 12).

d) *Opuntia tomentosa*

Esta estructura micorrícica sólo se presentó en estación de lluvias en ambos sitios en el abrupto tuvo 0.2% y en el plano 0.6% (Figura 12).

e) *Echeveria gibbiflora*

Los porcentajes promedio de colonización para esta estructura para sitio y estación fluctuaron entre 0.1% y 0.6%. (Figura 12). Con respecto al ANDeVA no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 13).

f) *Buddleia cordata*

Los porcentajes promedio para esta estructura para sitio y estación fluctuaron entre 0.2% y 1.5% (Figura 12). El ANDeVA no presentó diferencias significativas (Cuadro 13).

g) *Rhynchelytrum repens*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 0.1% y 0.5% (Figura 12). Con respecto al ANDeVA no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 13).

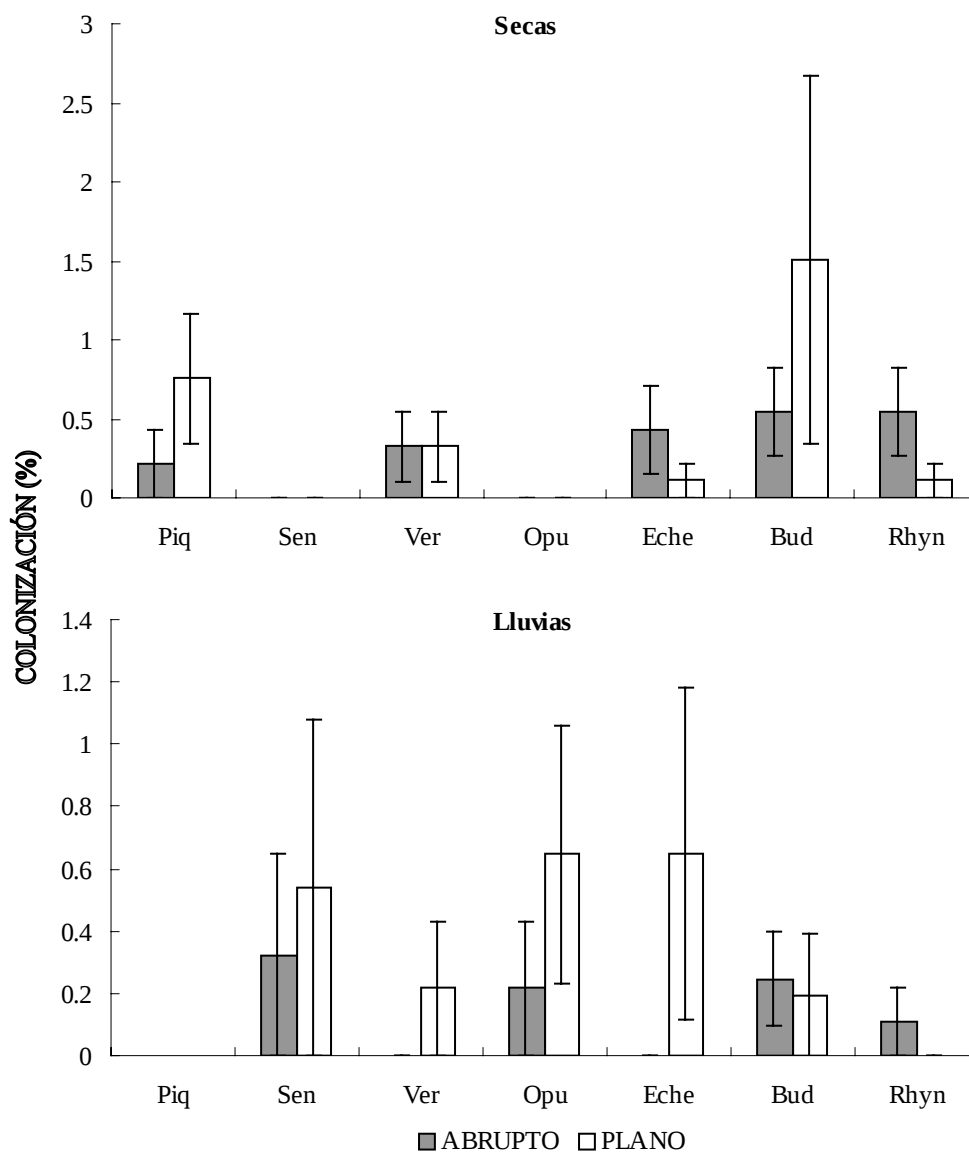


Figura 12. Porcentaje de colonización micorrícica total para ovillos (± 1 E. E.) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia*, Sen= *S. praecox* Verb= *V. virgata*, Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Bud= *B. cordata*, Rhyn= *R. repens* (± 1 E. E.)= más menos un error estándar.

Cuadro 13. Resultados del ANdeVA para los porcentajes de colonización de ovillos para la especie que en que se observó esa estructura para ambas estaciones y sitios, en donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie

Especie	Factor	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p	nivel con la mayor media
<i>Buddleia cordata</i>	E	3.247	1	3.247	2.026	n. s.	secas
	S	1.578	1	1.578	0.098	n. s.	plano
	E X S	5.425	1	5.425	0.338	n. s.	secas/plano
	Error	44.856	28	1.602			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

3.5. Esporas

a) *Piqueria trinervia*

Esta estructura fúngica se observó en estación de secas sitio plano con 0.21% y sitio abrupto con 0.64% (Figura 13).

b) *Senecio praecox*

Esta estructura sólo se presentó en estación de secas para ambos sitios, en el abrupto con .8 % y sitio plano con 5 % (Figura 13).

c) *Verbesina virgata*

Esta estructura sólo se observó en la estación de secas para el sitio abrupto 0.1 % y sitio plano con 0.3 % (Figura 13).

d) *Opuntia tomentosa*

No se observaron esporas ni en estaciones ni en sitios (Figura 13).

e) *Echeveria gibbiflora*

Los porcentajes promedio de colonización para sitio y estación fluctuaron entre 0.2% y 0.5 (Figura 13).

La prueba de ANdeVA no mostró diferencias significativas (Cuadro 14).

f) *Buddleia cordata*

Esta estructura dentro de las raíces sólo se presentó en estación de secas sitio abrupto con 0.2% y sitio plano con 0.4% (Figura 13).

g) *Rhynchrelytrum repens*

Esta estructura sólo se encontró en la estación de secas sitio plano con 1.8% de colonización (Figura 13).

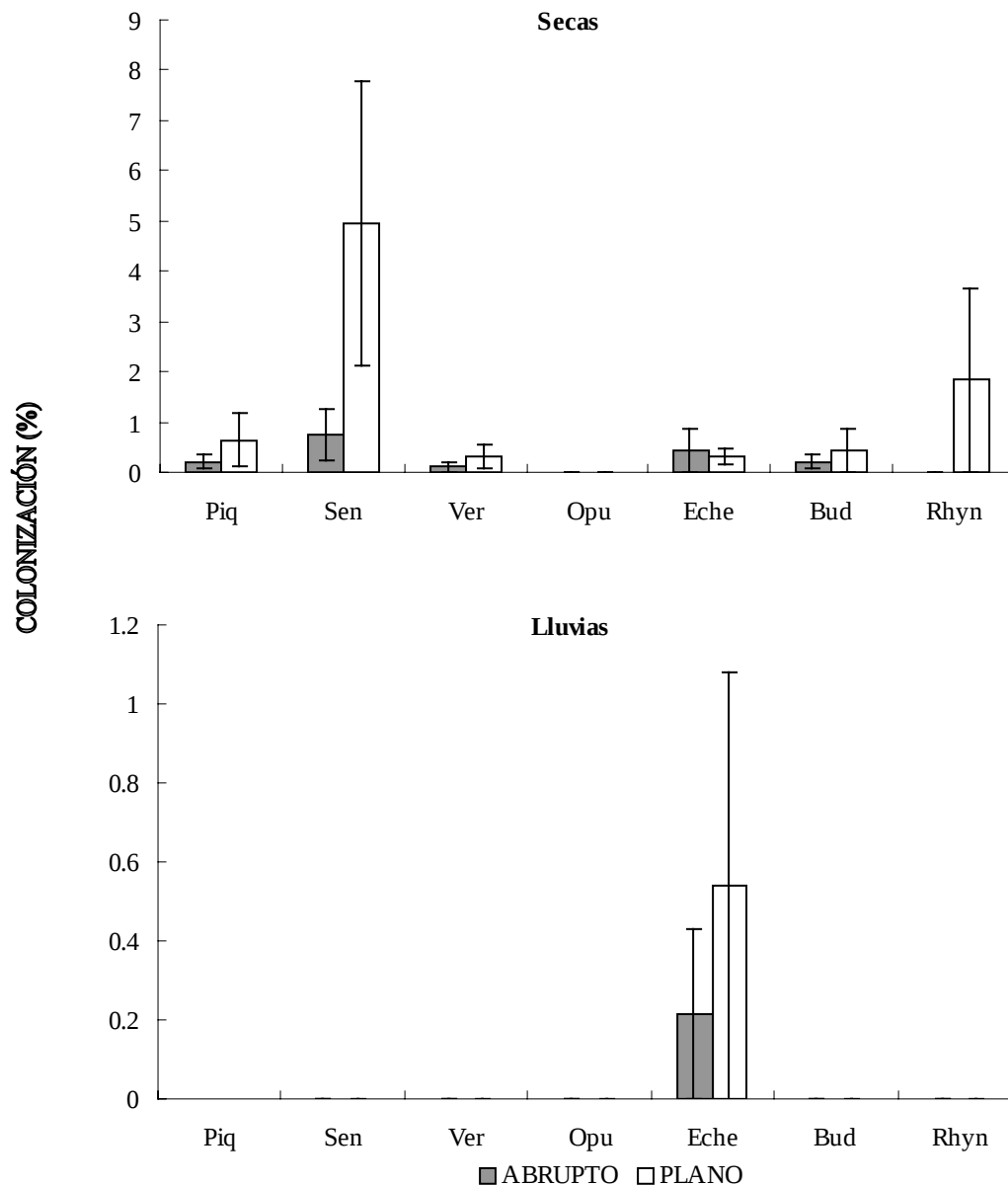


Figura 13. Porcentaje de colonización micorrícica total para esporas ($\pm 1E. E.$) para todas las especies, en los dos microambientes considerados, Donde: Piq= *P. trinervia*, Sen= *S. praecox*, Verb= *V. virgata*, Opu= *O. tomentosa*, Eche= *E. gibbiflora*, Bud= *B. cordata*, Rhyn= *R. repens* ($\pm 1E. E.$)= más menos un error estándar.

Cuadro 14. Resultados del ANDeVA para los porcentajes de colonización de esporas para la especie que en que se observó esa estructura para ambas estaciones y sitios, en donde: E= estación, S=sitio y Esp=especie

Especie	Factor	suma de cuadrados	gl	cuadrados medios	F	p	nivel con la mayor media
<i>Echeveria gibbiflora</i>	E	0.273	1	0.273	2.605	n. s.	secas
	S	0.252	1	0.252	2.405	n. s.	plano
	E X S	0.391	1	0.391	30727	n. s.	lluvias/plano
	Error	2.94	28	0.105			

nivel de significancia. n. s.= $p > 0.05$ *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$

DISCUSIÓN

1. Porcentaje de colonización micorrícica total global para estación, sitio y especie

Todas las especies analizadas presentaron colonización micorrícica, que alcanzó valores relativamente altos sin importar el caso, este resultado está muy relacionado con que la concentración de fósforo disponible en el suelo del Pedregal es muy baja (Rzedowski, 1954) y ello promueve la colonización micorrízica arbuscular (Guadarrama *et al.*, 2004) porque esta simbiosis constituye una ventaja ya que incrementa la absorción de nutrimentos (Reyes-Quintanar *et al.*, 2000) y, por lo tanto, el estado nutricional de las plantas.

Asimismo, el estrés ambiental que actualmente presenta la Reserva, principalmente causado porque se encuentra enclavada en una de las ciudades más pobladas y contaminadas del mundo, repercute en el desempeño de todas las especies que en ella habitan; en particular, la presencia de la micorriza arbuscular, durante la estación de lluvias, puede contribuir a evitar daños severos en la vegetación ya que el pH del suelo decrece debido a la adición de ácidos por las lluvias ácidas, los iones ácidos son retenidos en las vesículas y células auxiliares (Cuenca *et al.*, 2001), o también la micorriza puede contribuir a tolerar los metales pesados, actuando como un destoxificador, al almacenar los metales en sus hifas y vesículas (García *et al.*, 2000; Hernández-Acosta *et al.*, 2000), los mecanismos mediante los cuales lleva a cabo esto aún no están totalmente esclarecidos.

La distribución diferencial de la precipitación no generó diferencias significativas en el porcentaje total de colonización, contrario a lo que se esperaba ya que autores como Giovannetti (1985) y Gavito (1991) encontraron que esta variación temporal afectaba la fenología de las plantas y ello repercutía en sus niveles de colonización, hecho que ocurre al analizar cada especie por separado pero no de manera global. Esto es reflejo de que la asociación micorrízica arbuscular es muy importante tanto en la estación de secas como en la de lluvias; por ejemplo, durante la estación de secas esta relación puede contribuir a aminorar el estrés hídrico y favorecer la permanencia de las especies perennes. Y durante la estación de lluvias, ante la emergencia de muchas especies anuales de más rápido crecimiento, es un factor importante para que las especies perennes compensen la competencia por los recursos.

Por otro lado, el hecho de que no se hayan encontrado diferencias significativas entre sitios, está relacionado con que todas las especies vegetales, aquí analizadas, se presentaban en ambos tipos de sitios y, probablemente, debido a la alta movilidad de los

propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares por el viento, insectos o mamíferos, como es el caso de otras zonas volcánicas (Allen, 1987), la cantidad de inóculo es elevada sin importar el micrositio, lo que asegura la colonización.

Tanto el factor especie como la interacción estación X especie generaron diferencias significativas para el porcentaje de colonización total. Una de las razones de esta respuesta diferencial es la complementariedad funcional entre plantas y hongos (Cuenca, 2005 com. pers.). La complementariedad funcional es una característica de la micorriza arbuscular y se refiere al hecho de que, sin hablar de una especificidad ecológica, hay una relación fisiológica muy estrecha entre una especie de hongo y una de planta (Allen *et al.*, 2003; Hart *et al.*, 2003) que puede verse afectada por cambios en las condiciones ambientales. Es importante tomar en cuenta que la micorriza arbuscular es un mutualismo que se mantiene en el tiempo, siempre y cuando los beneficios superen a los costos, cualquier variación en el ambiente, ya sea relajamiento del estrés hídrico, incremento en la concentración de nutrientes, presencia de herbívoros y/o competidores, etc., puede afectar ese balance e incrementar los costos, tal que ya no se habla de un mutualismo si no de un parasitismo (Stiling, 1999) y, en ese caso, las plantas hospederas pueden disminuir la colonización debido a que el hongo genera más gastos que entradas (Hayman, 1975; Jamil *et al.*, 2003), esto se da a través de mecanismos relacionados con el reconocimiento a nivel molecular entre plantas y hongos (Bécard y Piché, 1989; Gianinazzi-Pearson, 1996; Espinosa-Victoria, 2000; Bago *et al.*, 2000) y repercute evidentemente en los diferentes niveles de colonización por especie.

En ambos casos, las diferencias entre las especies estudiadas fue fundamental, al analizar la forma de crecimiento y de vida (Cuadro 1) se forman tres grupos, hierba, arbustos y árbol, o camefita, hemicriptofitas y fanerofitas, respectivamente, que, relacionándolos con el porcentaje de colonización total, se observa que éste varía de menor a mayor, respectivamente; esto puede implicar que aquellas formas de crecimiento o de vida con mayores necesidades de mantenimiento, arbustos y árboles o fanerofitas (Terradas, 2001), no podrían sostenerse si no fuera por la asociación micorrízica, ya sea en la estación de lluvias o en la de secas, mientras que las hierbas tienden a perder la parte aérea durante la estación de secas y, por lo tanto, sus requerimientos nutricionales se restringen sólo a la estación de lluvias. De esta forma, *B. cordata* y *V. virgata* nunca pierden el follaje y producen hojas jóvenes durante todo el año, características fenológicas que demandan un suministro continuo de agua, mientras que *R. repens*, *P. trinervia* y *S.*

praecox, al quedar desprovistas de follaje durante la estación de secas, su demanda de agua disminuye pero no desaparece ya que siempre tienen estructuras vegetativas de resistencia, quedando el tallo, bulbo y/o raíces por debajo del suelo o penetrando en oquedades de la roca volcánica (Cuadro 4), esto repercute en que sus porcentajes de colonización totales son menores que las primeras especies mencionadas.

El tipo de micorriza, *Arum*, *Paris* y formas intermedias, está relacionado con la predominancia de unas estructuras fúngicas sobre otras, así, la micorriza tipo *Paris* tiene un mayor porcentaje de hifas, que se ha visto intervienen en la transferencia de nutrientes en especial el carbono (Bago, 2000; Ferrol *et al.*, 2002), pero, hasta la fecha, no existen estudios que relacionen la magnitud del porcentaje de colonización con el tipo de micorriza, y mucho menos que puedan explicar la funcionalidad de esa relación, sin embargo, en este estudio es notorio que las tres especies con micorriza tipo *Paris* tuvieron los porcentajes de colonización total mayores.

2. Porcentaje de colonización micorrícica total analizado al interior de cada especie

Resulta muy interesante analizar cada una de las especies de manera aislada relacionándolas con los factores sitio y estación.

En general, solamente la estación generó diferencias significativas para todas las variables de respuesta analizadas y, básicamente, es la época de lluvias la que presenta los mayores valores, lo que concuerda con el análisis del apartado anterior. Para todas las especies, excepto *Rhynchelytrum repens*, las lluvias disparan una serie de cambios fisiológicos, tales como su crecimiento, floración y/o fructificación, que promueven la colonización micorrícica favoreciendo una mayor captación de nutrientes y agua ya que en esa época se observó un aumento en la producción de raíces finas y como consecuencia la superficie de raíces a ser colonizada.

El tipo de raíz no determinó los niveles de colonización ya que *B. cordata*, con una raíz de tipo graminoide, tuvo porcentajes de colonización total muy altos, contrario a lo que se esperaría por su tipo de raíz. *Buddleia cordata*, presentó los porcentajes de colonización más altos para estación y sitio, situación que coincide con otra especie del mismo género (Gemma y Koske, 1990) la estación de lluvias coincide con la producción de flores y frutos, que implica una mayor carga energética para la planta. Es importante mencionar que *B. cordata* es la especie arbórea que tiene el mayor aporte de biomasa al ecosistema del Pedregal (Cano-Santana, 1994), hecho que puede estar relacionado con su

forma de crecimiento arbórea ya que necesita gran cantidad de aporte de fósforo, agua y otros nutrimentos, por lo que la asociación le ayudaría a cubrir todas esas demandas. Por el arreglo de las estructuras se sugiere que esta especie tiene una forma de micorriza tipo *Paris*, sin embargo, esto no explica por sí sola las diferencias encontradas.

En el caso de *E. gibbiflora*, que es una especie que no queda desprovista de hojas en ninguna estación (Meave *et al.*, 1994) y como consecuencia su actividad fotosintética es continua, por lo que la asociación micorrícica, puede ser favorable para la contribución constante de nutrimentos y agua, y eso se refleja en que el porcentaje de colonización micorrízica total, en el que no presentó diferencias significativas, sumado a esto, su raíz de tipo magnolioide, la hace más susceptible de ser colonizada, a pesar de que cuando se evaluó su rol dentro del ecosistema y su aporte de biomasa, el mayor para el estrato de arbustos menores de 30 cm, sí se encontraron diferencias significativas entre sitios (Cano-Santana, 1994). Por las estructuras observadas se sugiere que tiene una micorriza de tipo *Paris*.

En el caso de *Opuntia tomentosa*, en la época de lluvias ocurre la producción de frutos, suceso altamente consumidor de energía, nutrientes y agua (Rivera, 2001), por lo que la asociación sería importante para solventar esas demandas, su raíz magnolioide la hace más susceptible de ser colonizada ya que almacena agua y ofrece un hábitat más favorable para el desarrollo del hongo (Reyes- Quintanar *et al.*, 2000) es significativo mencionar que esta especie tiene un aporte de biomasa importante para tallos, en los sitios abruptos (Cano-Santana, 1994). Fue evidente que el tipo de micorriza que presenta es de tipo *Paris* y, al igual que *B. cordata*, no permite establecer una relación directa, sin embargo, es evidente que tanto *O. tomentosa* como *B. cordata* fueron las dos especies con porcentajes de colonización total más altos y con tipo de micorriza *Paris*.

Para *Senecio praecox*, no se presentaron diferencias significativas en estación ni sitio, para el porcentaje de colonización total, lo que coincide con lo encontrado por Cano-Santana, (1994) ya que por su aporte de biomasa, en el estrato arbustivo, es la segunda especie, en importancia tanto en sitios planos como abruptos, aportando, 14.7%-19.3% y 12.9-14.2%, por lo que la asociación le ayudaría a cubrir las demandas de fósforo, agua y otros nutrimentos, además su tipo de raíz magnolioide la hace más susceptible de ser colonizada. Por la presencia de ciertas estructuras se sugiere que el tipo de micorriza es *Arum*, aunque, también coinciden con formas intermedias hasta *Paris*.

Verbesina virgata, tiene una raíz graminoide, que es menos susceptible de ser colonizada, esta especie se propone como una especie micorrícica facultativa, esto se apoya en un estudio realizado por Vega-Frutis (2003) quien la consideró como micorrícica facultativa, debido a que no tuvo una respuesta diferencial en su crecimiento en biomasa, de plántulas sometidas a dos tratamientos, presencia y ausencia de hongos micorrizógenos, y en sus efectos en la demografía foliar, la concentración de clorofila y la supervivencia de las plántulas. Por otra parte, es la especie más importante para el ecosistema del Pedregal ya que aporta el 16.3% de biomasa (Cano-Santana, 1994). El porcentaje de colonización total, coincide con otros estudios como aquél realizado por Koske y Gemma (1990) donde reportan para *V. encelioides* un porcentaje de colonización del 50%. Por otra parte, Schmidt y Scow (1986) encontraron que en un matorral xerófilo para la familia Asteraceae especies como *Scalesia pedunculata* presentan un porcentaje de colonización total del 62%, los autores sugieren que pueden considerarse como especies micorrícicas facultativas. Por las estructuras encontradas es posible que el tipo de micorriza sea tipo *Arum* aunque también coinciden con formas intermedias hasta tipo *Paris*.

Piqueria trinervia, se colectó sólo en época de lluvias, pierde su follaje durante la estación de secas, pero presenta estructuras vegetativas de resistencia de tal forma que siempre está el tallo, bulbo y/o raíces por debajo del suelo, que se mantienen colonizadas y permiten la regeneración de la planta una vez que las condiciones ambientales sean favorables (Guadarrama *et al.*, en preparación) en la estación de lluvias, de esta forma la presencia de los HMA facilita la captación de nutrimentos en estos momentos confiriéndole una mayor capacidad competitiva (Carrillo *et al.*, 2000), se sugiere que tiene un tipo de micorriza *Paris*.

La especie *Rhynchelytrum repens*, obtuvo el porcentaje de colonización total más bajo y presentó un patrón inverso no significativo, es decir, que en estación de secas su porcentaje total fue mayor que en estación de lluvias, esto podría deberse a que la asociación le ayuda a tolerar la sequía a través del aumento en la extensión de las hifas extrarradicales y así poder captar el agua y otros nutrimentos (Allen y Boosalis, 1983), la familia a la que pertenece y al tipo de raíz, graminoide, que no depende totalmente de la asociación micorrícica (Baylis, 1975) podrían ser las explicaciones a ese comportamiento, esto coincide con lo encontrado por Luna (1997) que, basándose en gramíneas, encontró una baja asociación micorrícica y lo adjudicó a la morfología del sistema radical que es poco extenso. Se sugiere que el tipo de micorriza es de tipo *Paris*, aunque también se

pueden presentar formas intermedias del tipo *Arum*. (Smith y Read, 1997); también se observó que al coleccionar la raíz de *R. repens*, *in situ*, era en algunas partes muy lignificada y se podía sentir una sustancia pegajosa, lo que hace pensar que los exudados radicales pueden ser determinantes en esta especie para las señales de colonización (Espinosa-Victoria, 2000). Los porcentajes de colonización encontrados en el presente trabajo, no coinciden, con lo encontrado en un sustrato volcánico, en Japón en algunas plantas de la familia Poaceae, donde observaron un porcentaje de colonización total para *Agrostis capillaris* de 15.4% y para *Lolium perenne* de 14.8%; en otro trabajo realizado por Armelle *et al.* (2004) al estudiar la colonización en esas mismas especies en un pastizal a 370 ms.n.m. en Escocia, encontraron un porcentaje de colonización de 15.4% y 14.8%, respectivamente, lo que no coincide con Gemma y Koske (1990) ya que en la isla donde la erupción ocurrió en el año de 1938 se reportó que de la familia Poaceae la especie *Andropogon virginicus* obtuvo un porcentaje de colonización del 100%. De hecho, debido a todo lo anterior se podría suponer que *R. repens*, no sin antes llevar a experimentación esta hipótesis, es una especie micorrízica facultativa.

3. Porcentaje de colonización micorrízica por estructura para cada especie

Todas las especies estudiadas presentaron las estructuras fúngicas de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (hifas, vesículas, arbusculos, ovidos y esporas).

La estructura fúngica que presentó los mayores porcentajes de colonización fueron las hifas, esto debido a varios factores, entre ellos el que, la hifa es la estructura, que busca y capta nutrientes minerales (Bago *et al.*, 2000) en la rizósfera, además al salir el micelio de la raíz y formar los BAS (Estructuras Ramificadas de Absorción) con su red micelial, retiene las partículas del suelo y forma agregados para estabilizar el sustrato, lo cual, para el caso del Pedregal de San Ángel, le brinda a la planta ventajas como resistir el movimiento del viento, también funciona como una fuente de inóculo (Bashan *et al.*, 1999) ya que las hifas que se encuentran en fragmentos de raíces secas, vesículas y esporas funcionan como propágulos micorrizógenos, lo que apoya, Hernández-Cuevas *et al.* (2003). En este estudio podrían ser también estructuras de intercambio ante la baja presencia de arbusculos, la estructura reconocida como la que interviene en el intercambio de fosfatos y carbohidratos importantes para el hongo ya que se ha observado que los procesos de traslocación de fosfatos e intercambio de carbono ocurren en las hifas y su función se podría comparar con la de los arbusculos (Ferrol *et al.*, 2002; Bago, 2000).

Después, en el porcentaje de colonización total, le siguen las vesículas, las cuales en la estación de secas presentan un aumento, en todas las especies estudiadas, esto se debe a que, al ser estructuras de almacenamiento, la planta necesita recursos para intercambiar con el hongo (Jabaji *et al.*, 1984).

CONCLUSIONES

- Las siete especies estudiadas en la Reserva presentaron colonización por HMA y mostraron las estructuras fúngicas propias de la asociación micorrícica.
- La estructura fúngica, con el mayor porcentaje de colonización total, fueron las hifas, le siguen la vesículas y con valores bajos arbúsculos, ovillos y esporas.
- Los porcentajes de colonización micorrícica total no se ven afectados significativamente por la estación y sitio pero sí por la especie.
- El menor porcentaje de colonización micorrícica total se observó en *Rhynchelytrum repens* y el mayor porcentaje en *Buddleia cordata*.
- *Echeveria gibbiflora*, *Opuntia tomentosa*, *Senecio praecox* y *Verbesina virgata* presentaron porcentajes de colonización total semejantes.
- La interacción estación/especie, influyó en la variación en el porcentaje de colonización micorrícica total, así *R. repens* en estación de lluvias presentó los porcentajes más bajos y *B. cordata* en lluvias tuvo los mayores.
- En las raíces de las especies estudiadas se observaron micorrizas de tipo *Arum* y formas intermedias a *Paris*.
- Las formas de vida y crecimiento parecen explicar la respuesta de las diferentes especies a los HMA, no así el sitio o la época.

PERSPECTIVAS

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel es un lugar de sumo interés debido a la gran riqueza florística que se desarrolla sobre su sustrato volcánico; su heterogeneidad espacial, las características del suelo, la confluencia de dos regiones biogeográficas: neártica y neotropical y su heterogeneidad estacional son algunas de las razones que explican esa gran diversidad vegetal y el hecho de que se encuentra enclavada en una de las ciudades más contaminadas del mundo, que está sometida a una constante perturbación antropogénica, la hace, sin duda, un lugar muy importante para su estudio desde el punto de vista ecológico.

Precisamente, desde el punto de vista ecológico, el conocimiento de la asociación micorrízica arbuscular y su relación con las especies vegetales del Pedregal es de gran importancia debido a que hay pocos trabajos realizados sobre sustratos volcánicos y el presente es pionero y como tal abre muchas más puertas que las que ha podido cerrar. Sería importante desarrollar en un futuro, experimentos que contemplen la identificación de los HMA, su riqueza y abundancia, la complementariedad funcional entre hongos y plantas, los beneficios que confieren los hongos a las especies vegetales para establecerse en los diferentes sitios y el comportamiento de la colonización relacionada con la fenología de la planta hospedera entre otros.

LITERATURA CITADA

Abbott, L.K. y Robson, A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of VA mycorrhizal fungi. *Agric. Ecos. Environ.* 35:121-150.

Allen, M. F. 1987. Re-establishment of mycorrhizas on Mount St. Helens: Migration vectors. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 88:413-417.

Allen, M.F. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. *Proc. Royal. Soc. of Edimb.* 94B:63-71.

Allen, M.F. y Boosalis, M.G. 1983. Effect of two species of VA mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. *New Phytol.* 93:67-76.

Allen, M.F., Swenson, W., Querejeta, J.I., Egerton-Warburton, L.M. y Treseder, K.K. 2003. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Ann. Rev. Phyto.* 41:271-303.

Álvarez, F.J., Carabias, J., Meave, J., Moreno-Cassasola, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. y Valiente, A. 1982. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.) *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Armelle, G., Diederik, T. Van y Atkinson, D. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of the grass species *Agrostis capillaris* y *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhizae* 14:111-117.

Augé, R.M., Schekel, K.A. y Wample, R.L. 1987a. Leaf water and carbohydrate status of VA mycorrhizal rose exposed to water deficit stress. *Plant Soil* 99:291-302.

Augé, R. M., Schekel, K. A., Wample, R. L. 1987b. Rose leaf elasticity changes in response to drought acclimation and mycorrhizal colonization. *Physiol. Plant.* 70:175-182.

Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrícica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 1-15.

Azcón-Aguilar, C. y Barea, J. 1980. Micorrizas. *Investigación y Ciencia* 27:37-46.

Badilla, R. 1977. Estudio petrológico de la Lava de la Parte Noreste del Pedregal de San Ángel, D.F. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 38: 40-57.

Bago, B. 2000. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226:263-274.

Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Shachar-Hill, Y. y Pfeffer, P.F. 2000. El micelio externo de la micorriza arbuscular como puente simbiótico entre la raíz y su entorno. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 78-92.

Bagyaraj, B.D. 1991. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: Arora, D.K., Rai, B., Mukerji, K.G. y Knudsen, G.R. (editores). *Handbook of Applied Mycology 1: Soil and Plant*. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 3-34.

Bashan, Y., Davis, E.A., Carrillo, G.A., Linderman, R.G. 1999. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-tree in the Sonora Desert. *Appl. Soil Ecol.* 14:165-175.

Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root system derived from it. En: Sanders, F.E., Mosse, B., Tinker, P.B. (editores). *Endomycorrhizas*. Academic Press, Londres. pp 373-389.

Bécard, G. y Piché, Y. 1989. Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Appl. and Environ. Microbiol.* 55:2320-2325.

Bendavid-Val, R., Rabinowitch, H.D., Katan, J. y Kapulnik, Y. 1997. Viability of VA-mycorrhizal fungi following soil solarization and fumigation. *Plant Soil* 195:185-193.

Biermann, B. y Linderman, R.C. 1983. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytol.*:95-97.

Bingyum, W., Katsunori, I. y Ryviche, I. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of the dominant plant species in primary successional volcanic desert on southeast slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza* 14:391-395.

Bowen, G.D. 1987. The biology and physiology of infection and its development. En: Safir, G.R. (editor) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plant*. CRC. Boca Ratón. Florida. pp.:27-70.

Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (ORTOPTERA: ACRIDIDAE) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México, D.F.

Cano-Santana, Z y Meave, J.C. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-61.

Carrillo, L. Varela, L. y Orellana, R. 2000. Variación estacional en la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares y el porcentaje de colonización micorrícica de tres palmeras Yucatanenses. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 39-45.

Castillo-Argüero, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, M.A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I. y Núñez-Castillo, O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Bol. Soc. Bot. Mex.* 74: 51-61.

Cuenca, G., Andrade, Z. y Meneses, E. 2001. The presence of aluminium in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to acidity. *Plant and Soil* 231:233-241.

Dickson. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163:187-200.

Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*.25:89-93.

Escudero, V. y Mendoza, R. 2005. Seasonal variations of vesicular arbuscular mycorrhizas fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza* 15:291-299.

Espinosa-Victoria, D. 2000. Diálogo molecular: Hongo micorrízico arbuscular-raíz. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 93-116.

Ferrol, N., Barea, J.M. y Azcón-Aguilar, C. 2002. Mechanisms of nutrient transport across interfaces in arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 244:231-237.

Fisher, J.B. y Jayachandran, K. 2005. Presence of arbuscular mycorrhizal fungi in south Florida native plants. *Mycorrhiza* 15:580-588.

Fontenla, S., Godoy, R., Rosso, P. y Havrylenko, M. 1998. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8:29-33.

Furlan, V. y Fortin, R. 1973. Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three different temperature regimes. *Nat. Can.* 100:467-477.

García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Offset-Larios, México D.F.

García, G.E., Ferrera-Cerrato, R., Almaráz, S.J.J. y Rodríguez-Vázquez, R. 2000. Colonización micorízica arbuscular en gramíneas creciendo en un suelo contaminado con hidrocarburos. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 221-227.

Gavito, P.M.E. 1991. Estudio de los hongos micorrizógenos arbusculares asociados al maíz en el Volcán La Malintzin, Tlaxcala. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Gemma, J.N. y Koske, R.E. 1990. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. *Amer. J. Bot.* 77:1193-1200.

Gianinazzi-Pearson, V. 1996. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis. *Plant Cell* 8: 1871-1873.

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

Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, J. y Estrada, A. 2004. Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae. *Plant Nutri.* 27:1-16.

Harris, D. y Elder, A.P. 1987. Carbon requirements of vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: Safir, G.R. (editor) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plant*. CRC. Boca Ratón, Florida. pp. 93-99.

Hart, M., Reader, R.J. y Klironomos, J.N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *TREE* 18:418-423.

Hayman, D.S., Jonson, A.M. y Ruddlesdin, I. 1975. The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicula-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *Plant Soil* 43:489-495.

Hernández-Acosta, E., Ferrera-Cerrato, R., Fernández-Linares, L. y Rodríguez-Vázquez, R. 2000. Ocurrencia de la micorriza arbuscular y bacterias fijadoras de N atmosférico en un suelo contaminado por hidrocarburos. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 213-220.

Hernández-Cuevas, L., Castillo, S., Guadarrama, P., Martínez, Y., Romero-Romero, M.A. y Sánchez-Gallén I. 2003. *Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel*. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM.

Jabaji, H.S., Deschene, A. y Kendrick, B. 1984. Lipid content and composition of arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycol.* 76:1024-1030.

Jamil, M.M., Rushdi, H.S. e Isaa, M.H. 2003. Population of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid environment of Jordan as influenced by biotic and abiotic factors. *J. Arid Environ.* 53:409-417.

Janos, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical root forest plant growth. *Ecol.* 61:151-162.

Janos, D.P. 1992. Heterogeneity and scale in tropical vesicule-arbuscular mycorrhiza formation. En: Read, D.J., Lewis, D.H., Fitter, A.H. y Alexander, I.J. (editores) *Mycorrhizas in Ecosystems*. C.A.B. International. pp. 276-282.

Keitaro, T. y Hashimoto, K. 1998. Effect of root exudate fractions from P-deficient and P-sufficient onion plants on root colonisation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza* 8:67-70.

Koide, R. T. 1993. Physiology of the mycorrhizal plant. En: Ingram D. y Williams P.H. (editores.). *Advances in plant pathologist. Mycorrhiza Synthesis*. Academic Press, Londres. pp. 33-54.

Koske, R.E. y Gemma, J.N. 1990. VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: Evidence for long-disturbance codispersal of plants and fungi. *Amer. J. Bot.* 77:466-474.

Leyval, C., Turnau, K. y Haselwandter, K. 1997. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7:139-153.

Lindermann, R.G. 1980. Mycorrhizal interactions with the rizosphere microflora. The mycorrhizosphere effect. *Phytopathol.* 93:67-76.

Luna, H.S. 1997. Variación estacional de los hongos micorrizógenos presentes en suelo de maíz/haba, maíz/alverjón y maíz/frijol del Volcán La Malintzin, Tlaxcala. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Martin, C.A. y Stutz, J.C. 2004. Interactive effects of temperature and arbuscular mycorrhizal fungi on growth. P uptake and root respiration of *Capsicum annuum* L. *Mycorrhiza* 14:241-244.

McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L. y Swan, J.A. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytol.* 115:495-501.

Meave, J., Carabias, J., Arriaga, V. y Valiente-Banuet, A. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México, D.F. pp. 91-105.

Mosse, B. y Phillips, J.M. 1971. The influence of phosphate and other nutrients on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizae in culture. *J. Gen. Microbiol.* 69:157-166.

Nemec, S. 1987. VA mycorrhizae in horticultural systems. En: Safir, G.R. (editor) *Ecophysiology of VA Mycorrhizae Plants*. CRC, Press Inc., Boca Ratón, Florida. pp. 193-211.

Ocampo, J.A., Cardona, F.L., y Atrach, E.F. 1986. Effect of root exudates of non host plants on VA mycorrhizal infection and spore germination. En: Gianinazzi-Pearson, V. y Gianinazzi, S. (editores). *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. INRA, Paris. pp. 721-724.

Phillips, J.M. y Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55:158-160.

Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

Redecker, D., Kodner, R., Graham, E.L. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920-1921.

Redhead, J.F. 1975. Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of *Khaya grandifolia* C. D. D. En: Sanders, F.E., Mosse, B. y Tenker, P.B. (editores). *Endomycorrhizas*. Academic Press, Londres. pp. 447-459.

Reyes-Quintanar, C.K., Ferrera-Cerrato, R., Alarcón, A. y Rodríguez, Z.S. 2000. Microbiología de la relación de nodricismo entre leguminosas arbóreas y *Neobuxbaumia tetetzo* en los suelos no erosionados y erosionados de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 56-68.

Rivera, A.F.L. 2001. Dinámica micorrícica espacio-temporal en seis especies de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Esc. Nal. de Ciencias Biológicas, IPN* 8:59-129.

Rzedowski, J. y Rzedowski, G. 1979. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Continental, México, D.F.

Rzedowski, G. y Rzedowski, J. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO, Instituto de Ecología, A.C. Pátzcuaro, Michoacán.

Same, B.I., Robson, A.D. y Abott, L.K. 1983. Phosphorus, soluble carbohydrates and endomycorrhizal infection. *Soil Biol. Biochem.* 593-597.

Sánchez-Colín, M.J., Ramírez, B.P.J. y Torrescano, V.N. 2000. Micorriza arbuscular y *Rhizobium* presentes en leguminosas establecidas en suelo andosol. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 46-55.

Schmidt, S.K. y Scow, K.M. 1986. Mycorrhizal fungi on the Galápagos Islands. *Biotropica* 18:236-240.

Schreiner, R.P. y Koide, R.T. 1993. Antifungal compounds from the roots of mycotrophic and non-mycotrophic plant species. *New Phytol.* 123:99-105.

Schüßler, A.D., Schwarzott, O. y Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105:1413-1421.

Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of Mexico-City. *J. Vulcanol. Geothermal Res.* 104:45-64.

Smith, S.E. y Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press, San Diego.

StatSoft. 1998. Statistica for Windows. Statistica II, Statsoft Inc., Tulsa.

Stiling, P. 1999. *Ecology. Theories and applications*. Prentice Hall, Nueva Jersey.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.

Titus, J.H. y Tsuyuzaki, S. 2002. Arbuscular mycorrhizal distribution in relation to microsites on recent volcanic substrates of Mt. Koma, Hokkaido, Japan. *Mycorrhiza* 12:271-275.

UNAM, 2005. Acuerdo por el que se rezonifica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Gaceta UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México 3813:14-15, 22-23.

Vega, F.M.R. 2003. Crecimiento de plántulas de *Verbesina virgata* Cav. (Asteraceae) bajo condiciones diferenciales de micorrización. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.

Whitfield, L., Richards, A.J. y Rimmer, D.L. 2004. Effects of mycorrhizal colonization on *Thymus polytrichus* from heavy-metal contaminated sites in northern England. *Mycorrhiza* 14:47-54.

Xulei, H., Mouratov, S. y Steinberger, Y. 2002. Temporal and spatial dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under the canopy of *Zygophyllum dumosum* Boiss. in the Negev Desert. *J. Arid Environ.* 52:379-387.