



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS
ARBUSCULARES EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

ARCELIA AMARANTA MORENO UNDA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

2008



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



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.

"Un científico es un hombre tan endeble y humano como cualquiera; sin embargo, la búsqueda científica puede ennoblecerle, incluso en contra de su voluntad."

Isaac Asimov

A mis padres y abuela:

Sara, Arturo y Carmen por ser mi ejemplo a seguir, siempre apoyar mis decisiones, por su amor, comprensión y por que gracias a ellos aprendí a apreciar y respetar a la naturaleza.

Agradecimientos:

A los integrantes del Jurado por sus valiosos comentarios y correcciones:

Dra. Silvia Castillo Argüero por permitirme ser parte del ambicioso y bello proyecto de "Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano", asesorarme y sobretodo darme su apoyo desde el primer día.

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por sus lecciones y darme claridad en el rumbo de la tesis.

M. en C. Laura Hernández Cuevas, por su gran ayuda no solo al identificar esporas, sino por sus consejos y resolver mis dudas.

Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde por darme su apoyo, su tiempo y sobretodo su amistad.

Dra. María Patricia Guadarrama Chavéz por sus valiosos comentarios y correcciones.

Al Macroproyecto Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano, UNAM, SDE-PTID-02

Al proyecto PAPIIT IN200906-3 por el apoyo económico otorgado durante la realización de esta investigación

A mi hermano, por siempre escucharme, darme consejos, llevarme de fiesta voluntaria o involuntariamente, alegrar mis tristezas, entenderme y simplemente ser mi mejor amigo.

A Abril, Julia y Gaby mis mejores amigas, por estar conmigo en los tiempos buenos, malos y peores, aceptarme tal como soy, presionarme para titularme y hacerme ver el lado bueno de la vida incluso si ello requiriese grandes cantidades de alcohol en lunes.

A Marcela Mejía por ayudarme en la versión electrónica además de ser una gran amiga.

A Daniela Siliceo y Lucerito por demostrar que en biología hay gente buena onda, valiosa y con gran sentido del humor.

A mis compañeros de laboratorio: Marina, Ernesto, Eunice, Wendy, Ice, Julio, Diego y Nelly, por brindarme su amistad, apoyarme en mi proyecto, tanto en el campo como en el procesamiento de muestras, hacer cada momento dentro del laboratorio mas ameno y sobre todo hacerme reír mucho.

A Irene Sánchez Gallen, Yuriana Martínez Orea y Oswaldo Núñez Castillo, por sus lecciones y darme claridad en el rumbo de esta tesis.

A todos aquellos que faltaron por agradecer y los que he conocido en el camino ya que sin ustedes no seria la persona que soy ahora.

Hoja de datos

1. Datos del alumno.

Moreno

Unda

Arcelia Amaranta

5740 62 76

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

3 00117833

2. Datos del tutor.

Castillo

Argüero

Silvia

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Francisco Javier

Álvarez

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

M. en C

Laura

Hernández

Cuevas

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Sara Lucía

Camargo

Ricalde

6. Datos del sinodal 4

Dra.

María Patricia

Guadarrama

Chavéz

7. Datos del trabajo escrito

Abundancia y Diversidad de Hongos Micorrizógenos Arbusculares en la cuenca Del Río Magdalena.

48 p.

2008



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS
ARBUSCULARES EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

ARCELIA AMARANTA MORENO UNDA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

2008



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

"Un científico es un hombre tan endeble y humano como cualquiera; sin embargo, la búsqueda científica puede ennoblecerle, incluso en contra de su voluntad."

Isaac Asimov

A mis padres y abuela:

Sara, Arturo y Carmen por ser mi ejemplo a seguir, siempre apoyar mis decisiones, por su amor, comprensión y por que gracias a ellos aprendí a apreciar y respetar a la naturaleza.

Agradecimientos:

A los integrantes del Jurado por sus valiosos comentarios y correcciones:

Dra. Silvia Castillo Argüero por permitirme ser parte del ambicioso y bello proyecto de "Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano", asesorarme y sobretodo darme su apoyo desde el primer día.

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por sus lecciones y darme claridad en el rumbo de la tesis.

M. en C. Laura Hernández Cuevas, por su gran ayuda no solo al identificar esporas, sino por sus consejos y resolver mis dudas.

Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde por darme su apoyo, su tiempo y sobretodo su amistad.

Dra. María Patricia Guadarrama Chavéz por sus valiosos comentarios y correcciones.

Al Macroproyecto Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano, UNAM, SDE-PTID-02

Al proyecto PAPIIT IN200906-3 por el apoyo económico otorgado durante la realización de esta investigación

A mi hermano, por siempre escucharme, darme consejos, llevarme de fiesta voluntaria o involuntariamente, alegrar mis tristezas, entenderme y simplemente ser mi mejor amigo.

A Abril, Julia y Gaby mis mejores amigas, por estar conmigo en los tiempos buenos, malos y peores, aceptarme tal como soy, presionarme para titularme y hacerme ver el lado bueno de la vida incluso si ello requiriese grandes cantidades de alcohol en lunes.

A Marcela Mejía por ayudarme en la versión electrónica además de ser una gran amiga.

A Daniela Siliceo y Lucerito por demostrar que en biología hay gente buena onda, valiosa y con gran sentido del humor.

A mis compañeros de laboratorio: Marina, Ernesto, Eunice, Wendy, Ice, Julio, Diego y Nelly, por brindarme su amistad, apoyarme en mi proyecto, tanto en el campo como en el procesamiento de muestras, hacer cada momento dentro del laboratorio mas ameno y sobre todo hacerme reír mucho.

A Irene Sánchez Gallen, Yuriana Martínez Orea y Oswaldo Núñez Castillo, por sus lecciones y darme claridad en el rumbo de esta tesis.

A todos aquellos que faltaron por agradecer y los que he conocido en el camino ya que sin ustedes no seria la persona que soy ahora.

Hoja de datos

1. Datos del alumno.

Moreno

Unda

Arcelia Amaranta

5740 62 76

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

3 00117833

2. Datos del tutor.

Castillo

Argüero

Silvia

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Francisco Javier

Álvarez

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

M. en C

Laura

Hernández

Cuevas

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Sara Lucía

Camargo

Ricalde

6. Datos del sinodal 4

Dra.

María Patricia

Guadarrama

Chavéz

7. Datos del trabajo escrito

Abundancia y Diversidad de Hongos Micorrizógenos Arbusculares en la cuenca Del Río Magdalena.

48 p.

2008

Índice

1	Resumen.....	2
2	Introducción	3
	Los hongos micorrizógenos arbusculares	4
	Proceso de colonización.....	4
	Estructuras de colonización	5
	Efectos de los HMA sobre las plantas	7
	Efectos de los HMA en la comunidad vegetal.....	7
	Factores que afectan la colonización micorrícica	8
	Presencia de HMA en los bosques templados	9
	Importancia de los HMA en la restauración ecológica.....	10
	Macroproyecto	11
	Justificación	11
3	Hipótesis	12
4	Objetivos	13
5	Métodos.....	14
	Zona de estudio	14
	Clima.....	14
	Hidrología	15
	Suelo	15
	Vegetación	15
	Trabajo de campo.....	16
	Trabajo de laboratorio.....	16
	Análisis estadístico.....	20
6	Resultados	21
	Porcentaje de colonización	21
	Riqueza y Abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares	24
	Abundancia relativa de géneros de HMA	26
	Especies de HMA previamente reportadas para México.....	28
	Diversidad y Similitud	30
7	Discusión.....	31
8	Conclusiones	36
10	Literatura citada	37
	Anexo I.....	46

1 Resumen

Fueron evaluadas la riqueza de especies, composición, densidad de esporas e índices de diversidad de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) de tres comunidades vegetales en el bosque templado de la cuenca del Río Magdalena (CRM). Las comparaciones fueron hechas a partir de datos obtenidos de recolecciones de rizósfera y suelo asociado a ésta.

El porcentaje de colonización micorrícica total, hifal, así como por vesículas presentó diferencias significativas entre las tres comunidades vegetales (pino, oyamel y encino), mientras que no hubo diferencias significativas en la colonización por esporas.

Se encontraron un total de 20 especies de HMA, siete pertenecientes al género *Acaulospora*, una especie del género *Gigaspora*, tres especies de *Scutellospora*, una especie de *Pacispora* y ocho especies de *Glomus*.

Aunque es el primer reporte de HMA para la zona de estudio, todas las especies de HMA reportadas dentro de este ya habían sido reportadas en estudios realizados en México previamente.

Las esporas de *Acaulospora laevis*, *A. mellea*, *Glomus microaggregatum*, *Glomus* sp.1 y *Glomus* sp. 2 son de amplia distribución debido a que fueron encontradas en las tres comunidades vegetales estudiadas.

Las esporas de las especies que se encontraron en una sola comunidad vegetal fueron: *A. spinosa*, *Glomus fulvum* y *G. mosseae* solo en la comunidad vegetal de encino; *Glomus* sp. 3, *Gigaspora margarita* y *Scutellospora* sp. 2 únicamente en la comunidad vegetal de pino y *G. tortuosum* únicamente en la comunidad vegetal de oyamel.

Glomus geosporum al ser la especie que mas ha sido citada en estudios previos realizados en México, tanto en ambientes naturales como sistemas agrícolas, podría indicarnos que es una especie muy generalista y resistente al disturbio. *Glomus tortosum* fue previamente encontrada en bosques de pino-encino de México por ello se determinó que es una especie característica a los ambientes de bosque templado.

La diversidad de especies de HMA fue distinta para cada comunidad vegetal. Además la densidad de esporas en el suelo presentó diferencias significativas entre las tres comunidades vegetales.

Se determino que la comunidad vegetal de encino posee un mayor disturbio que las otras dos comunidades debido a la presencia de un mayor numero de esporas del genero *Glomus* y a la presencia de *Glomus mosseae* ambos reconocidos indicadores de disturbio.

Se encontró una tendencia de colonización micorrícica que va de la comunidad vegetal de pino con los valores mas altos, pasando por la comunidad vegetal de encino con valores intermedios y terminando en la comunidad de oyamel con los valores mas bajos.

Las diferencias en la riqueza y abundancia de especies de HMA entre las tres vegetales, en parte se deben a que las comunidades vegetales sobre el suelo influyen sobre la diversidad de HMA bajo este.

2 Introducción

En la mayoría de los ecosistemas terrestres los suelos contienen, por mucho, la mayor diversidad de los organismos presentes, por lo tanto, para la adecuada comprensión de los procesos de la comunidad y del ecosistema es necesario tener un enfoque a nivel y por debajo del suelo (Wardle 2002).

La biota del suelo es una comunidad diversa y compleja que se conforma de virus, algas, bacterias, arqueobacterias, nemátodos, insectos y más, entre los más importantes se encuentran los hongos micorrizógenos (Killham 1995).

Se han reconocido siete tipos diferentes de micorriza: arbuscular, arbutoide, ericoide, monotropoide, orquidoide, ectomicorriza y ectendomicorriza, que se caracterizan por sus estructuras dentro de la raíz, así como por las plantas y los hongos involucrados (Harley y Smith 1983).

Las más importantes por su amplia distribución geográfica, interés agroeconómico y abundancia en la naturaleza son las micorrizas arbusculares (Smith y Read 1997). Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman una asociación mutualista con las raíces de las plantas y les proveen de un hábitat y recursos del suelo a cambio de energía. Estos no pueden cultivarse fuera de las raíces vivas por lo que dependen totalmente de las plantas fotosintéticas (Smith y Read 1997).

Estimaciones previas sugieren que dos terceras partes de todas las especies de plantas forman asociación con las micorrizas arbusculares (Fitter y Moyersoen 1996). A escala global, la micorriza arbuscular es más abundante en ecosistemas dominados por angiospermas y se incrementa conforme disminuye la latitud y aumenta la temperatura, la evaporación y la transpiración (Read 1991)

Mundialmente se han descrito alrededor de 200 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (Morton y Benny 1990); aunque se calcula que la diversidad real de HMA en el mundo es mucho mayor. Esto debido a la limitada cantidad de raíces de plantas estudiadas a nivel global y a los métodos poco eficientes de extracción de esporas (Bever *et al.* 2001).

No obstante la importancia de este grupo de hongos, en México se han registrado sólo 44 de las ca. de 200 especies conocidas y la mayoría de los registros proceden de entidades agrícolas (Guadarrama *et al.* 2007).

Cabe mencionar que este es el primer estudio sobre la riqueza de HMA realizado en la Cuenca del Río Magdalena y el segundo en el área del Distrito Federal, siendo el primero "Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel" (Hernández-Cuevas *et al.* 2003)

Los hongos micorrizógenos arbusculares

Los HMA están clasificados dentro del phylum Glomeromycota siendo este un grupo muy antiguo con un origen estimado de hace por lo menos 600 a 620 millones de años (Redecker *et al.* 2000). Su origen evolutivo, por lo tanto, precede a la división de Ascomycota y Basidiomycota (Berbee y Taylor 2000). Esporas e hifas de hongos del tipo de los glomerales fueron descubiertas en rocas con una antigüedad de 460 millones de años del Ordovícico (Redecker *et al.* 2000), lo que los sitúa entre los registros fósiles fúngicos más antiguos hasta la fecha.

El phylum Glomeromycota abarca ca. de 200 especies descritas y distribuidas en trece géneros, la mayoría de los cuales fueron definidos con base en los procesos morfo-ontogenéticos de formación de las esporas, así como por la morfología de sus esporas, recientemente se han sumado datos moleculares como las secuencias del ADNr para circunscribir este taxon (Schüßler *et al.* 2001).

Similar a la mayoría de los Zygomycota, los filamentos celulares (hifas) de los Glomeromycota carecen de paredes cruzadas regulares (septos) que son uno de los sellos de los Phyla Basidiomycota y Ascomycota (Redecker 2008). Los "Glomales" habían sido previamente colocados en el Phylum Zygomycota, pero debido a su hábito mutualista, a la evidente carencia de cigosporas y a su filogenia de ADNr se evidenció que éstos forman un grupo monofilético distinto a los otros linajes de Zygomycota. De acuerdo con lo anterior Schüßler *et al.* (2001) establecieron el Phylum Glomeromycota, estos autores también corrigieron el nombre "Glomales" el cual es gramaticalmente incorrecto a "Glomerales". En los árboles filogenéticos basados en ADNr, Glomeromycota es el grupo de hermano de Asco- y Basidiomycota.

Proceso de colonización

La colonización micorrícica puede iniciar con la germinación de una espora y en la mayoría de las especies de HMA ésta no requiere factores por parte del anfitrión para la germinación e iniciación del crecimiento hifal (Siqueira *et al.* 1985); las hifas resultantes tendrán una capacidad limitada de crecimiento y perderán viabilidad (morirán) si no encuentran una raíz susceptible de ser colonizada, dentro de una semana o menos. Las hifas también se pueden originar de fragmentos de raíces; en muchos casos hay una red preexistente de hifas resultado de una actividad anterior de la raíz (Brundrett *et al.* 1996).

Contacto y penetración de la raíz

La asociación micorrícica comienza cuando las hifas del suelo responden a la presencia de una raíz creciendo hacia ella, estableciendo el contacto y creciendo a lo largo de su superficie. Después, una o más hifas forman inflamaciones llamadas apresorios entre las células epidérmicas de la raíz, las hifas del apresorio penetran las células epidérmicas o corticales para entrar a la raíz, posteriormente estas hifas cruzan la hipodermis (a través de células del

canal, si están presentes en la exodermis) y comienzan a ramificarse en la corteza interna (Brundrett *et al.* 1996).

Estructuras de colonización

El sistema micorrícico está formado por hifas que se ramifican en el suelo, conectadas con el tejido de la raíz, donde penetran intercelular e intracelularmente. Las hifas pueden presentar diferentes modificaciones dentro de la raíz como son los arbuscúlos, los ovillos y las vesículas (Hernández-Cuevas *et al.* 2003).

Hifas

Las hifas extrarradicales o hifas externas, son estructuras fúngicas filamentosas que se ramifican a través del suelo, son las responsables de la adquisición de nutrientes, de la propagación de la asociación y de la formación de las esporas, entre otras cosas (Hernández-Cuevas *et al.* 2003).

Los HMA producen diversos tipos de hifas en el suelo incluyendo una hifa ancha llamada corredora o de distribución, así como hifas finas "absorbentes" (Friese y Allen 1991). La hifa de distribución constituye la parte principal de las hifas extrarradicales y se ramifica formando un ángulo de aproximadamente 45°, a partir de ahí, las ramas van ramificándose progresivamente siendo más finas cada vez y extendiéndose de forma radial alrededor de la raíz (Friese y Allen 1991).

Las hifas más finas pueden producir las "estructuras absorbentes ramificadas" (EAR) donde las hifas finas proliferan (Bago *et al.* 1998); estas EAR poseen características similares a los arbuscúlos (Hernández-Cuevas *et al.* 2003), en algunos casos están asociadas con esporas y su función es la absorción de elementos minerales del suelo (Bago *et al.* 1998, Friese y Allen 1991).

Arbuscúlos

Nombrados así por Gallaud en 1905, al considerar que parecían pequeños árboles. Los arbuscúlos se forman dentro de las células de la corteza de la raíz por la ramificación y reducciones dicótomas repetidas en una hifa del tronco inicial (5-10 µm de diámetro) hasta terminar en una proliferación de hifas finas (< 1 µm diámetro). Comienzan a formarse, aproximadamente dos días después de la penetración de la raíz, pero permanecen fuera del citoplasma debido a la invaginación de la membrana del plasma (Brundrett *et al.* 1996). Debido a que el área superficial de interfaz arbuscular entre el hongo y la planta hospedera es muy grande, los arbuscúlos son considerados como el sitio principal de intercambio de nutrientes (Peterson y Massicotte 2004, Smith y Smith 1997). El hongo transfiere elementos nutritivos a la planta y recibe los carbohidratos en forma de azúcares simples que ésta produce por fotosíntesis.

La formación de arbuscúlos sigue al crecimiento hifal, progresando hacia fuera del punto de entrada. El ciclo de vida de los arbuscúlos tarda alrededor de una semana en completarse, después, la célula vegetal se restablece y el arbuscúlo

se degrada. Al parecer, en bosques y otros sitios con plantas de lento crecimiento, el ciclo de vida de los arbusculos se alarga (Smith y Read 1997).

Vesículas

Las vesículas son engrosamientos hifales que almacenan lípidos y citoplasma, se desarrollan poco después de los primeros arbusculos, pero continúan desarrollándose cuando éstos degeneran. Pueden ser inter- o intracelulares, algunas desarrollarán paredes gruesas en las raíces más viejas y llegan a funcionar como propágulos (Biermann y Linderman 1983). Algunas vesículas son similares en estructura a las esporas en suelo, pero, en otros casos son muy diferentes (Brundrett *et al.* 1996). Las vesículas son formadas generalmente por los géneros *Glomus*, *Acaulospora* y *Entrophospora* (Hernández-Cuevas *et al.* 2003).

Esporas

Las esporas se forman cuando los nutrientes son removidos de las raíces donde las asociaciones van sucumbiendo (Hernández-Cuevas *et al.* 2003). Funcionan como estructuras de almacenaje, resistencia y propagación (Bonfante *et al.* 1994). Inician como un engrosamiento en una o más de las hifas en del suelo y de las raíces de las plantas (ejemplo *Glomus intraradices*) (Hernández-Cuevas *et al.* 2003). La morfología de las esporas era el criterio principal para la identificación y clasificación de las diferentes especies de HMA (Morton y Benny 1990).

Estas esporas son consideradas relativamente grandes (40-800 μm), poseen paredes gruesas y contienen varios centenares de miles de núcleos (Bécard y Pfeffer 1993). Son abundantes en glicógeno y lípidos, se pueden formar en solitario, en racimos o en cuerpos fructíferos llamados "esporomas", estos últimos pueden contener una capa externa de hifas especializadas llamada peridio (Morton, 1988).

Sí las condiciones ambientales son adecuadas, la espora germina, la hifa emergente se dirige hacia la raíz más próxima por atracción química y la penetra; sin embargo sí no hay raíces a su alrededor en los géneros *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Acaulospora*, el contenido hifal se retrae del extremo apical hacia la base gracias a la formación de paredes intercalares que van aislando el contenido hasta que, finalmente, se sella la espora. Posteriormente las esporas entran en un estado de latencia que puede durar semanas o años sin perder viabilidad (Hernández-Cuevas *et al.* 2003).

No hay evidencia de que los Glomeromycota se reproduzcan sexualmente, estudios que usaron marcadores moleculares de genes no detectaron ninguna recombinación genética o si esta se presentó fue de bajo nivel (Kuhn *et al.* 2001).

Ovillos

Los ovillos son enrollamientos de las hifas a los cuales se les ha adjudicado un papel de intercambio de nutrientes, se presenta en las colonizaciones con características tipo *Paris* (Hernández-Cuevas *et al.* 2003)

Células auxiliares

Formadas por especies de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, las células auxiliares son estructuras en forma de vesículas integradas en racimos, generalmente, ornamentadas a las que se les atribuye la función de almacenamiento (Hernández-Cuevas *et al.* 2003).

Efectos de los HMA sobre las plantas

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) incrementan el volumen de suelo explorado y explotado por las plantas (Bolan 1991); como resultado, la colonización por HMA se traduce en una reducción del estrés hídrico (Levy y Syvertsen 1983) y en un aumento en el suministro de nutrientes como fósforo (P) y nitrógeno (N) (Smith y Read 1997), y el de otros iones menos estudiados como el cobre (Cu), zinc (Zn) y boro (B), entre otros (Li *et al.* 1991).

El incremento en el suministro de nutrientes se traduce en un incremento en el establecimiento y crecimiento de las plántulas, mientras que en la fase adulta aumenta el éxito reproductivo y la superficie fotosintética (Fischer *et al.* 1994, Lewis y Koide 1990). Las redes hifales resultantes favorecen el establecimiento de especies cercanas a la planta madre e incluso puede ocurrir una transferencia de nutrientes de plantas muertas a vivas (Eason *et al.* 1991).

Los HMA también proporcionan protección contra patógenos que atacan la raíz (Selvaraj y Chellappan 2006). El número de lesiones causadas por patógenos en hojas de plantas colonizadas con HMA se ve reducido en comparación con las plantas no micorrizadas (Singh *et al.* 2002). Aunque existen reportes confusos es posible que los HMA también disminuyan las enfermedades virales en las plantas (Singh *et al.* 2002). La colonización por parte de los HMA disminuye el índice de penetración, desarrollo dentro de la raíz y en general otros daños causados por nemátodos en las plantas. (Singh *et al.* 2002).

Efectos de los HMA en la comunidad vegetal

La estructura de las comunidades vegetales está influenciada por factores bióticos como la competencia interespecifica, la herbivoría y por factores abióticos y microbióticos como la presencia de bacterias, algas, cianobacterias y de los hongos (Turner y Friese 1998)

La alta resiliencia observada tanto en la infectividad del inóculo de los HMA, como en la comunidad de plantas es una prueba de una interacción muy estrecha (Johnson *et al.* 1992). La habilidad de esta asociación para existir donde las plantas y los hongos no lo hacen solos nos indica la necesidad de entender a las comunidades en el contexto de los componentes fúngico y vegetal (Johnson *et al.* 1992).

Las diferentes especies de plantas poseen asociaciones preferenciales con los HMA (van der Heijden *et al.* 1998a) así su dependencia al establecimiento micorrícico varía de obligada, pasando por facultativa a no micorrícica (Smith y Smith 1996) Los HMA llegan a ser parásitos cuando los costos netos de la simbiosis exceden los beneficios para la planta (Allen 1991), haciendo que estas asociaciones transcurran a través de un continuo mutualismo-parasitismo subordinado al estado de desarrollo de la planta, las condiciones ambientales y los genotipos de los asociados (Johnson *et al.* 1997).

Como consecuencia, la asociación micorrícica es benéfica para algunas plantas, mas no para todas (Smith y Smith 1996); estas respuestas diferenciales se pueden ver reflejadas en el crecimiento vegetal (Streitwolf-Engel *et al.* 1997),

reproducción, resistencia al estrés y a las enfermedades (Hartnett y Wilson 1999). La eficiencia de la asociación dependerá en gran medida de los determinantes genéticos de la planta hospedera y de los HMA (Giovanetti y Gianinazzi-Pearson 1994).

Estudios de los últimos años han demostrado que varios parámetros como la diversidad de plantas puede ser correlacionada tanto positiva (van der Heijden *et al.* 1998a) como negativamente (O'Connor *et al.* 2001) con las poblaciones de HMA; también pueden alterar la composición de especies de plantas sin un efecto neto en la riqueza de especies (Smilauer y Smilauerova 2000) y la dinámica sucesional (Hartnett y Wilson 2002).

Por lo tanto, la composición y diversidad de las comunidades de HMA afectan la forma en que las especies de plantas coexisten y son un factor determinante en la estructura y funcionamiento del ecosistema (van der Heijden *et al.* 1998a), tanto para sistemas naturales como para sistemas agrícolas y urbanos (Hartnett y Wilson 1999).

De esta manera las comunidades de plantas y hongos se influyen mutuamente con mecanismos de retroalimentación (Johnson *et al.* 1992).

Factores que afectan la colonización micorrícica

Los diversos factores físicos, químicos y bióticos del suelo afectan de distinta manera la distribución, abundancia, riqueza de especies, densidad de esporas y colonización de raíces de los HMA (Abbott y Robson 1991); sin embargo, estos factores son pobremente entendidos (Smith *et al.* 1999), la razón es la dificultad de establecer una causalidad de correlación entre los factores del suelo y las plantas con las poblaciones de HMA (Lugo y Cabello 2002).

Los cambios en el microclima del suelo alteran la densidad de esporas y la cantidad de inóculo (Cuenca y Lovera 1991); el desarrollo micorrícico es usualmente óptimo, al menos para plantas de climas templados, entre los 20-25° C (Matsubara *et al.* 2000) y la máxima germinación de esporas ocurre entre los 20-28 °C dependiendo de la especie (Wang *et al.* 1997).

Temperaturas mas bajas que las optimas, como aquéllas comúnmente encontradas en climas templados, producen un decremento en el crecimiento hifal y en el crecimiento de la raíz (decremento proporcionalmente mayor en el crecimiento hifal), por lo que reducen la frecuencia de encuentros raíz-hifa (Liu *et al.* 2004).

El intervalo ideal de pH en el suelo para el desarrollo de los HMA está entre seis y siete (Bagyaraj 1991) pero, en términos generales, incrementos en el pH y salinidad en el suelo se relacionan con un decremento en la colonización de raíces y densidad de esporas (Abbott y Robson 1991).

También existe una correlación negativa entre altas concentraciones de P (Liu *et al.* 2000), N (Egerton-Warburton y Allen 2000), Zn (Boyle y Paul 1988) y Cu (Boyle y Paul 1988, Griffioen *et al.* 1994) en el suelo con la colonización de la raíz y el crecimiento hifal extrarradical.

Se ha demostrado que el disturbio en el suelo reduce la densidad de esporas, riqueza de especies (Boddington y Dodd 2000), diversidad y funcionamiento de los propágulos (Jasper *et al.* 1992), además de una reducción en la longitud del micelio extrarradical (Boddington y Dodd 2000) en comparación con lo que

pasa en el suelo no perturbado. El impacto del disturbio dependerá de su intensidad, severidad y frecuencia (Abbott y Gazey 1994).

Largos periodos de sombra para el hospedero pueden disminuir la colonización micorrícica y la producción de esporas (Abbot y Robson 1991). Igualmente influirán la latitud y la altitud a la que se encuentra la comunidad y el estado sucesional del ecosistema (Abbot y Robson 1991).

Presencia de HMA en los bosques templados

Los sistemas de raíces de la mayoría de los árboles de los bosques templados, incluyendo todos los miembros de la familia Pinaceae, son considerados como hospederos ectomicorrícicos obligados que no se asocian con HMA suponiendo así que la estabilidad de los ecosistemas boscosos dependerá en gran medida de la tasa de colonización y la composición de especies de hongos ectomicorrizógenos (HEM) (Haselwandter y Bowen 1996).

Sin embargo, diferentes tipos de micorrizas co-ocurren periódicamente dentro de la raíz en co-dominancia o en asociaciones sucesionales (Molina *et al.* 1992). Cázares y Trappe (1993) reportaron la presencia de vesículas en *Abies lasiocarpa*, *Tsuga heterophylla* y *T. mertensiana*, las plántulas recolectadas entre pastos y herbáceas estuvieron más frecuentemente colonizadas con HMA que aquellas colectadas bajo la cubierta arbórea. Arbusculos fueron reportados en las raíces de plántulas de *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla* cultivadas en invernadero con suelos recolectados en la costa de Oregon (Cázares y Smith 1996). Horton *et al.* (1998) reportaron la presencia de vesículas, arbusculos y ovillos en plántulas de *Pinus muricata* y aparentemente esta colonización por HMA no fue reconocida como patogénica por las plántulas.

Quercus spp. también es considerado como un género hospedero primordial de HEM pero signos de colonización con HMA se han revelado en un gran número de especies, tanto en individuos maduros como en plántulas (Dickie *et al.* 2001), la presencia de HMA en *Quercus* spp. en especial en sus primeras etapas de vida puede incrementar el éxito en su establecimiento (D. Olivera, com. pers., Dickie *et al.* 2001).

En asociaciones duales HMA-HEM, cada tipo de micorriza se produce en el mismo segmento de raíz y forman micorrizas fisiológicamente activas (Lapeyrie y Chilvers 1985).

El papel funcional de los HMA en estos hospederos de HEM sigue siendo incierto (Horton *et al.* 1998) y, al parecer la susceptibilidad a la colonización de las raíces por HMA disminuye a medida que estos hospederos maduran (Chen *et al.* 2000). La presencia de la micorriza arbuscular en coníferas puede ser sólo el resultado de una colonización accidental por la alta presencia de HMA en el suelo (Horton *et al.* 1998).

En los bosques templados, también existe una flora rica en especies herbáceas compuesta de forrajes y pastos cuyos asociados son primordialmente los HMA (Douhan *et al.* 2005). Incluso en ciertos estudios se ha encontrado que todas las plantas del sotobosque eran colonizadas por algún tipo de micorriza arbuscular (Yamato e Iwasaki 2002).

Importancia de los HMA en la restauración ecológica

En los procesos sucesionales, suelos carentes de propágulos de HMA se han encontrado dominados, en etapas primarias, por especies de plantas facultativas o no micotróficas; posteriormente, éstas son remplazadas por plantas dependientes de HMA (Allen y Allen 1980) y, finalmente, se establecen comunidades arbóreas formadoras de asociaciones con HEM (Kernaghan 2005). La dependencia de la dinámica de la comunidad de plantas al establecimiento de los HMA da como consecuencia, que estos hongos sean vistos como una herramienta importante en el restablecimiento de la vegetación de zonas perturbadas (Jasper 1994, Smith *et al.* 1998)

Una forma de abordar la reconstrucción de los ecosistemas perturbados es la utilización de la teoría sucesional como guía para el manejo del territorio (Salas 2007). En este caso, se pone atención a los procesos naturales primarios para reestablecer de manera más rápida la comunidad deseable (Salas 2007), por ejemplo, la perturbación causa la pérdida de los propágulos de HMA, por lo que la recuperación de las áreas degradadas sólo será posible con la reintroducción de los mismos (Cuenca *et al.* 2002). Así mismo, al aumentar artificialmente el número de propágulos de HMA se permite a las especies de plantas formadoras de micorriza dominar sobre las especies no micorrícicas acelerando así las tasas de sucesión y el proceso de regeneración natural de estas áreas (Allen y Allen 1988). La exitosa restauración de la comunidad de plantas en áreas altamente perturbadas dependerá no solamente de la presencia de HMA, si no también de su diversidad taxonómica y funcional (Bever *et al.* 2001).

Su importancia también radica en su intervención en el ciclaje de nutrientes principalmente N y P en el ecosistema (Read y Perez-Moreno 2003) y captura de carbono directa o indirectamente a través de las plantas (Rilling 2004)

Por lo tanto, el conocimiento de esta asociación mutualista no sólo debe interesarle a los investigadores, sino a todos los involucrados en el manejo forestal como insumo en la búsqueda de alternativas a un manejo sostenible de los recursos naturales, especialmente en los ecosistemas perturbados (Salas 2007).

Macroproyecto

El macroproyecto "Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano" nace en el año 2005 con el apoyo de la Secretaría de Desarrollo Institucional, Unidad de Apoyo a la Investigación en Facultades y Escuelas y con la participación de la Facultad de Ciencias, el Centro de Investigaciones en Ecosistemas, el Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias y la Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Este macroproyecto tiene como objetivo principal construir, a través del trabajo de investigación participativa e interdisciplinaria, una red de investigación universitaria enfocada al manejo sustentable de los ecosistemas, que genere

modelos de ordenamiento, conservación, uso y restauración de los valores, recursos y servicios ambientales.

Con la realización de este proyecto interdisciplinario la Universidad Nacional Autónoma de México proyecta capitalizar la acumulación de conocimientos y las experiencias de sus investigadores, mediante la construcción paulatina de un modelo de trabajo común en cuatro regiones del país.

El macroproyecto se desarrolló en cuatro cuencas del país cuyo nivel de conocimiento inicial, situación socioeconómica y problemática eran diferentes. El macroproyecto de "Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano" busca generar un diagnóstico ambiental del "Suelo de Conservación Ecológica de la Magdalena Contreras", que permita obtener información sobre el estado actual de la flora, fauna, vegetación y hongos micorrícicos de los ecosistemas forestales como base para proponer acciones en el contexto del manejo de ecosistemas para la conservación y restauración ambiental del área. Así mismo, destacar las especies de mayor relevancia biológica para proponer lineamientos para su uso y conservación (UNAM-Macroproyecto 2007).

Justificación

La Cuenca del Río Magdalena (CRM) es poseedora del único río vivo en el Distrito Federal, además de representar un importante refugio de la fitodiversidad en México (Ávila-Akerber 2008).

El presente trabajo se desarrolló dentro del marco del macroproyecto, debido a la importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares en el mantenimiento de la diversidad vegetal y por que no existen trabajos previos sobre HMA en la zona, se decidió realizar un estudio de su diversidad.

3 Hipótesis

Dado que las condiciones del suelo como la humedad relativa, el microclima, la disponibilidad de nutrientes y la vegetación existente son factores que afectan la colonización micorrícica, así como la abundancia y diversidad de los HMA.

- 1) Se espera que el porcentaje de colonización presente dentro de las raíces, tanto total como por estructuras fúngicas cambie en cada comunidad vegetal.
- 2) Se espera que la riqueza y abundancia de esporas cambie en función de las comunidades vegetales.

4 Objetivos

General

Describir la diversidad y abundancia de los HMA en tres diferentes comunidades vegetales del bosque templado de la cuenca del Río Magdalena.

Particulares

- 1) Determinar la abundancia y riqueza de esporas de HMA en suelo rizosférico de las comunidades vegetales de pino, oyamel y encino.
- 2) Determinar el porcentaje de colonización micorrízica tanto total como por estructura de las comunidades vegetales de pino, oyamel y encino.
- 3) Relacionar la riqueza y abundancia de esporas de HMA y porcentajes de colonización con las condiciones de cada comunidad vegetal.
- 4) Analizar la diversidad de HMA y su relación con la vegetación en la Cuenca del Río Magdalena.

5 Métodos

Zona de estudio

La Cuenca del Río Magdalena (CRM) se encuentra entre los paralelos $19^{\circ} 14' 35''$ y $19^{\circ} 17' 53''$ N y los meridianos $99^{\circ} 15' 06''$ y $99^{\circ} 20' 18''$ O, con un intervalo que va de los 2570 a los 3580 m s.n.m.

La CRM se ubica dentro del Eje Volcánico Transmexicano, formando parte de la Cuenca de México en la vertiente occidental de la Sierra de las Cruces. Políticamente, la mayor parte se extiende sobre la Delegación Magdalena Contreras (78%), y en las partes más altas forma parte de las delegaciones Álvaro Obregón (5%) y Cuajimalpa (17%), en el Distrito Federal (Ávila-Akerberg 2004) (Fig.1).

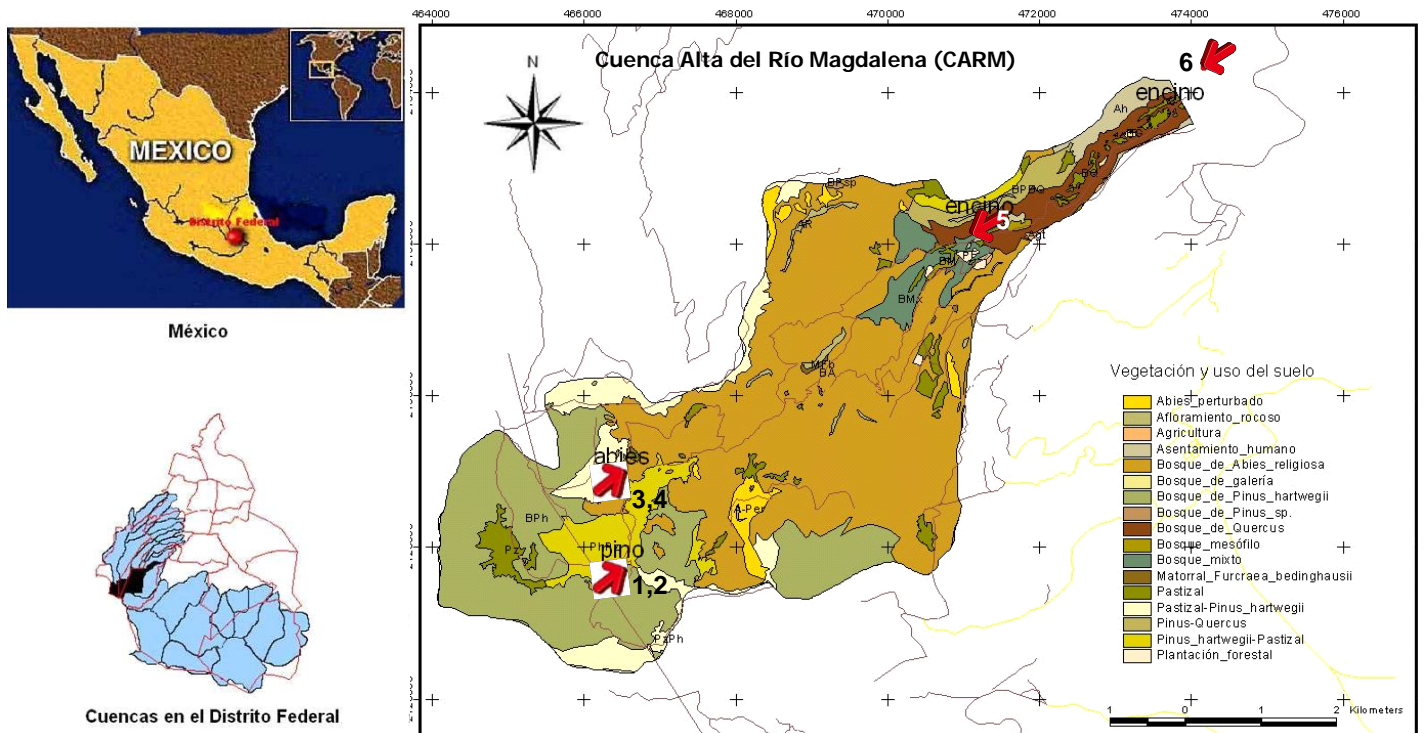


Figura 1.- Localización de la Cuenca del Río Magdalena y de las parcelas experimentales (UNAM-Macroproyecto 2007).

Clima

En la zona se reconocen dos periodos, la época de lluvias en los meses de junio a octubre, siendo julio el mes de mayor precipitación con valores superiores a 250 mm (Álvarez 2000) y la época de secas de noviembre a mayo. La precipitación anual aumenta en cantidad conforme hay ascenso de altitud, registra una mínima de 1000 mm en la parte baja y hasta 1500 mm en las cumbres más altas (Álvarez 2000).

Tiene una temperatura media anual entre los 5° C y 12° C, además de que la oscilación térmica es isotermal o menor a 5° C.

El clima en este bosque es Cb^w (w) ig, semifrío con verano fresco largo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, cociente de P/T mayor de 55.0 (García *et al.* 1997).

Hidrología

El Río Magdalena tiene un cauce de una longitud total de 21,600 m, de los cuales 15,200 m recorren los bosques de la CRM (Ávila-Akerberg 2004). Posteriormente, el río entra a la zona urbana hasta llegar a la presa Anzaldo en donde el río es entubado y dirigido hacia el río Churubusco. Las aguas continúan su recorrido para, finalmente, salir de la CRM a través de los túneles artificiales de Tequisquiac y llegar a la cuenca del río Tula (Álvarez 2000). Las características hidrológicas de la CRM se deben a factores como la altitud y la influencia de las masas marítimas, tanto del Golfo como del Pacífico, que favorecen las condiciones de humedad. Así mismo, la estructura geológica de la Sierra de las Cruces y las precipitaciones han permitido que la zona mantenga una infiltración constante, generando una fuente de almacenamiento de agua (Ontiveros 1980).

Suelo

El suelo de la CRM está compuesto, principalmente, por andosoles encontrándose los subtipos húmico, ócrico y mólico, y en algunos casos mezclas con litosoles (Álvarez 2000). La textura es de tipo franco, migajón-arcilloso y migajón-arenoso y la profundidad varía de los cinco a los 50 cm, con un pH ácido y elevados contenidos de materia orgánica (Jujnovsky 2003). En las partes altas, el pH es más ácido y el contenido de materia orgánica es mayor (Jujnovsky 2006).

Vegetación

La CRM presenta una diversidad vegetal de 87 familias, con 251 géneros y 487 especies (Ávila-Akerber 2008).

El bosque de *Abies religiosa* es el que predomina en cobertura con un poco más de 45%. Le sigue en cobertura el bosque de *Pinus hartwegii* con cerca de un 35%. El bosque mixto se extiende sobre un área de casi el 3% y en la zona más baja de la cuenca se encuentra el bosque de *Quercus* con un 4%, siendo la unidad de vegetación donde se encuentra la mayoría de los asentamientos humanos y donde se encuentra la mayor proporción de visitantes (Ávila-Akerberg 2004).

La composición de especies es diferente para cada comunidad vegetal. El bosque de oyamel posee 165 especies asociadas; mientras que en el bosque de pino se registran 195 especies asociadas, finalmente, la comunidad vegetal de encino es la más rica con 258 especies asociadas (Ávila-Akerberg 2008).

Considerando la cobertura, el estrato arbustivo es el dominante, lo que puede ser un indicador del deterioro de la zona. Este se explica por la deforestación que genera claros en el dosel del estrato arbóreo permitiendo o estimulando el crecimiento de los arbustos (Ávila-Akerber 2008).

Trabajo de campo

El trabajo de campo se realizó durante los primeros días de febrero del año 2007, tiempo correspondiente a la estación de secas con el objetivo de encontrar un mayor número de esporas de HMA ya que generalmente es en esta época del año cuando se da la mayor producción de esporas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1998) y una menor actividad microbiana en el suelo evitando la depredación o daño a las esporas por parte de la microfauna (Banks *et al.* 1999, Bonkowski *et al.* 2000).

Se estudiaron tres comunidades vegetales: bosque de pino, bosque de encino y bosque de oyamel, estas comunidades vegetales fueron elegidas por ser las representativas de la CRM.

Para cada comunidad vegetal se establecieron una parcela de 100 x 100 m.

Previo a la colecta del suelo, se retiró la cobertura de materia orgánica de los 15 cm superiores del suelo.

En cada parcela se tomaron diez muestras de suelo, elegidas aleatoriamente, de aproximadamente dos kilogramos; en cada muestra se tomaron elementos de la capa superior del suelo y elementos correspondientes a la rizosfera de la comunidad vegetal.

Las muestras de suelo colectadas se colocaron en bolsas de plástico previamente etiquetadas con la comunidad vegetal correspondiente y el número de muestra.

Trabajo de laboratorio

Extracción de esporas

Para evaluar la composición y abundancia de las esporas de HMA en los suelos en la CRM, se tomaron cinco muestras de 50 g de suelo por cada parcela representante de la comunidad vegetal. Las esporas se extrajeron utilizando las técnicas de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson 1963) y por centrifugación de gradientes de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) ambas técnicas modificadas por el grupo de trabajo de Ecología del Suelo del departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

El suelo seco se colocó en un vaso de precipitados de un litro y se agregó agua hasta disolver la mayor parte de los agregados; posteriormente el suelo se filtró por una serie de tamices que van de 1 mm, 500 μm , 20 μm de apertura de malla, lavándose con agua corriente y evitando el suelo sedimentado. En tubos de centrifuga de 50 mL, se colocó el suelo obtenido del proceso de tamizado y se agregó agua destilada hasta llenar los tubos, éstos se centrifugaron a 3500 rpm por 4´25", el sobrenadante en su mayoría materia orgánica, se retiró; acto seguido se disolvió el suelo restante en los tubos en sacarosa al 20% y fue centrifugado nuevamente por 55 seg a 3500 rpm, el sobrenadante resultante se colocó en un tamiz de 1 μm y se lavo con agua corriente, 2 ó 3 gotas de tween y cloro al 5% por 5 min. El tamizado obtenido se colocó en cajas de Petri

marcadas y se separaron las esporas utilizando agujas de disección; con las esporas obtenidas se elaboraron preparaciones fijas con PVLG.

Las esporas turgentes y con citoplasma intacto, no parasitadas (características que sugieren viabilidad) (McGee 1989), se cuantificaron por conteo directo en un microscopio óptico y la determinación taxonómica se llevó a cabo en el Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, con la ayuda de la taxónoma M. en C. Laura Hernández Cuevas del Laboratorio de Micorrizas de dicho centro.

Cuantificación del porcentaje de colonización

Se separaron las raíces finas de las muestras del suelo y se tiñeron con azul de tripano utilizando la técnica de Phillips y Hayman (1970).

Primeramente, las raíces se lavaron con agua corriente; posteriormente, se les agregó hidróxido de potasio (KOH) al 10% y se dejaron reposar hasta que las raíces tomaron una consistencia blanda.

Se eliminó el KOH de las raíces con agua corriente, se agregó ácido clorhídrico (HCl) al 5 %, por 15 minutos, para traslucir las raíces con intensa coloración café-rojizo, se eliminó el HCl, y sin lavar, se agregó el colorante, el cual se dejó reposar 24 horas antes de realizar las preparaciones.

Para la preparación del colorante, se colocaron 250 mL de agua destilada, se agregaron 500 mL de glicerina y 250 mL de ácido láctico, se aforó en un matraz de un litro y se agregaron 0.5 g de azul de tripano, conservando las siguientes proporciones: 1: 2: 1, agua, glicerina y ácido láctico.

El porcentaje de colonización es la proporción de la longitud de la raíz que posee estructura de HMA; esto incluye secciones de la raíz con arbusculos o con toda la gama de estructuras (hifas, vesículas, esporas y ovillos).

Se realizaron 50 preparaciones al microscopio por cada comunidad vegetal. Para realizar las preparaciones fueron colocados perpendicularmente 20 segmentos de raíces finas de aproximadamente un centímetro en un portaobjetos, posteriormente se colocó un cubreobjetos y las preparaciones fueron fijadas con PVGL (alcohol polivinílico).

El porcentaje de colonización se cuantificó con el método de McGonigle *et al.* (1990). Cada preparación se observó en el microscopio óptico con los objetivos de 20X y 40X con la finalidad de distinguir mejor las estructuras fúngicas. Su lectura se ejecutó anotando la presencia o ausencia de la estructura fúngica.

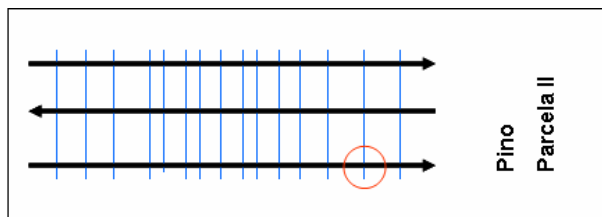


Fig. 2a

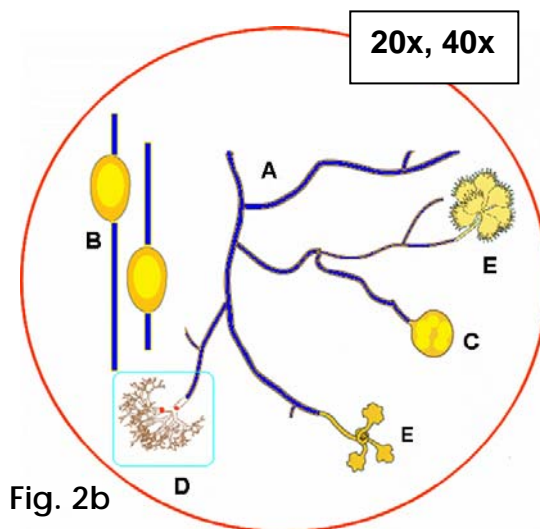


Fig. 2b

Figura 2.-

- a) Lectura de las raíces para observar los campos, se etiquetó a un costado del portaobjetos escribiendo la comunidad vegetal y número de parcela.
- b) Estructuras fúngicas apreciables en los campos de visión: hifas (A), vesículas (B), esporas (C), arbusculos (D) y células auxiliares (E).

Finalmente se dividió el total de estructuras presentes contra el número total de campos y así se obtuvo el porcentaje de colonización de cada estructura y el total (Tabla 1).

Tabla 1.-Fórmulas usadas para obtener el porcentaje de colonización

Porcentaje de colonización total =	$\frac{\text{Número de segmentos colonizados}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$
Porcentaje de colonización por hifas =	$\frac{\text{Número de segmentos con hifas}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$
Porcentaje de colonización por esporas=	$\frac{\text{Número de segmentos con esporas}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$
Porcentaje de colonización por vesículas=	$\frac{\text{Número de segmentos con vesículas}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$
Porcentaje de colonización por arbusculos=	$\frac{\text{Número de segmentos con arbusculos}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$

Factores abióticos

Dentro del “Megaproyecto: manejo de ecosistemas y desarrollo humano” es posible acceder a los datos y resultados de las diferentes investigaciones que se están llevando dentro de la CRM.

En la CRM se tienen seis parcelas experimentales permanentes, siendo estas los únicos sitios de la zona donde proporcionados para trabajar por el comisariado del lugar. Los valores semanales obtenidos de parcelas experimentales durante el periodo de febrero a agosto del 2007 de temperatura, humedad, pH, nitrógeno y fósforo fueron promediados, se obtuvo su error estándar y se realizó una prueba estadística ANDeVA para averiguar si existían diferencias significativas, cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de Tukey.

Tabla 2.-Valores promedio (\pm EE) de los factores abióticos del suelo para las tres comunidades vegetales de la Cuenca del río Magdalena. Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey

Factores	Pino	oyamel	Encino	gl / F	P
Temperatura	8.14 \pm 0.64 a	7.08 \pm 0.37 a	11.10 \pm 0.32 b	2,42 / 17.55	0.0001
Humedad	70.14 \pm 2.48 a	82.08 \pm 3.45 b	79.59 \pm 3.56 ab	2,42 / 3.401	0.0427
pH	4.90 \pm 0.07 a	5.10 \pm 0.01 b	5.47 \pm 0.03 b	2,60 / 29.66	0.0001
P mg Kg ⁻¹	14.33 \pm 3.31 a	38.31 \pm 0.47 b	11.61 \pm 2.3 a	2,60 / 34.30	0.0001
N mg Kg ⁻¹	0.97 \pm 0.02 a	1.41 \pm 0.07 b	0.84 \pm 0.01 a	2,60 / 45.06	0.0001
NT mg Kg ⁻¹	72.10304	76.9825	67.898	----	0.421

Análisis estadístico

Utilizando el paquete estadístico *Statistica* 6.0 (2001) se realizó una comparación en la densidad de esporas en el suelo entre las tres comunidades vegetales a través de análisis de varianza factorial (ANdeVA) (Zar 1999) y cuando se obtuvieron diferencias significativas, también se realizó la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey.

Como los datos de riqueza y abundancia de esporas son datos continuos, se aplicó una prueba de *ji cuadrada* para datos multinomiales, con el objetivo de probar si las especies de esporas de HMA y las comunidades vegetales son variables dependientes o independientes.

La diversidad de esporas se analizó mediante los índices de Simpson 1949 y de Shannon y Weaver (Stiling 1991), la similitud en la composición de esporas de HMA entre las comunidades vegetales se obtuvo con el índice de Sorensen.

También se realizó un ANdeVA para averiguar si existían diferencias significativas dentro de las comunidades vegetales, tanto en el porcentaje de colonización total como en la colonización por estructura, cuando se obtuvieron diferencias significativas, también se realizó la prueba de Tukey. Debido a que los datos de colonización de raíces se presentaron en forma de porcentajes, estos fueron transformados a su logaritmo natural para poder hacer el análisis estadístico.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron con una confianza del 95%.

6 Resultados

Porcentaje de colonización

Colonización total

Los porcentajes de colonización total obtenidos para cada una de las comunidades vegetales fueron: 39.88% para la comunidad vegetal de pino, 36.59% para la comunidad de oyamel y por ultimo 35.76% para la comunidad de encino (Figura 3).

El análisis estadístico ANdeVA, reveló que existen diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades vegetales respecto a su colonización total ($F_{2,297}=4.81$, $P<0.01$) La comunidad vegetal de pino tuvo una colonización mayor respecto a las otras dos.

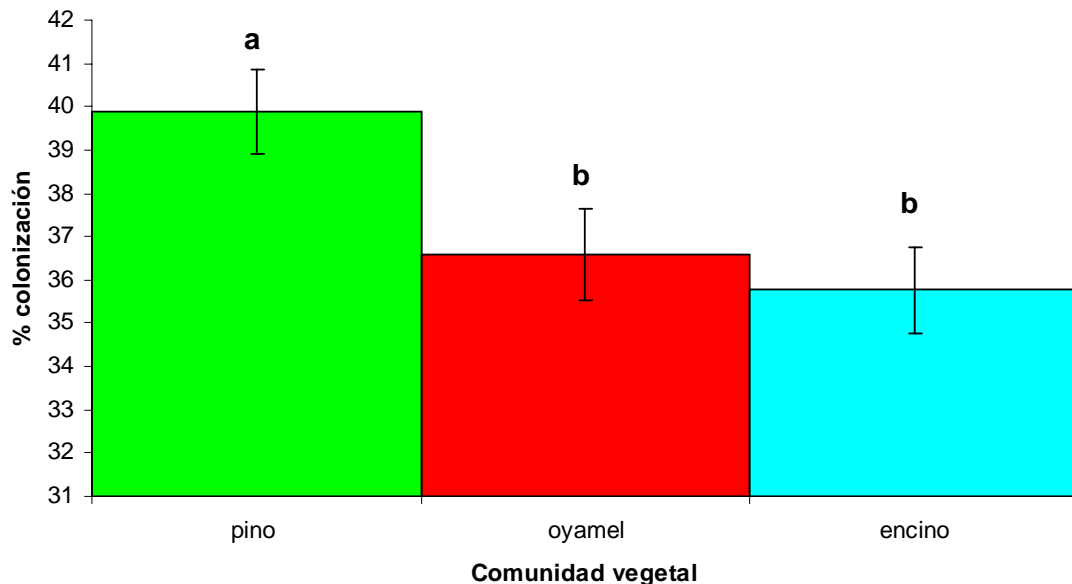


Figura 3.- Porcentajes promedio de colonización total (\pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey.

Colonización por estructuras

Se encontraron diferencias significativas tanto en el porcentaje de colonización de hifas ($F_{2,294}=13.4$, $P<0.01$) como en el de vesículas ($F_{2,3}=9.57$, $P<0.05$).

Los porcentajes de colonización de hifas presentes en las raíces fueron: 37.9% para la comunidad de pino, 29.54% en la comunidad de oyamel y 34.6% en la comunidad vegetal de encino (Figura 4). La comunidad vegetal de oyamel fue la que tuvo un valor menor significativamente distinto.

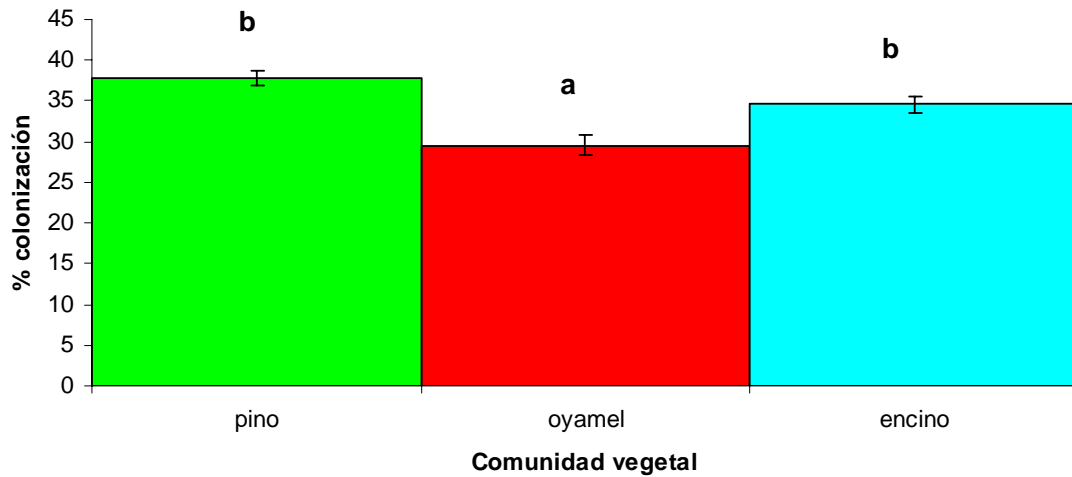


Figura 4.- Porcentajes promedio de colonización por hifas (\pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey

Los porcentajes de colonización de vesículas fueron: 1.77% para la comunidad vegetal de pino, 4.52% en la comunidad vegetal de oyamel y 0.55% en la comunidad de encino (Figura 5), la comunidad vegetal de oyamel mostró ser significativamente distinta a las comunidades de pino y encino.

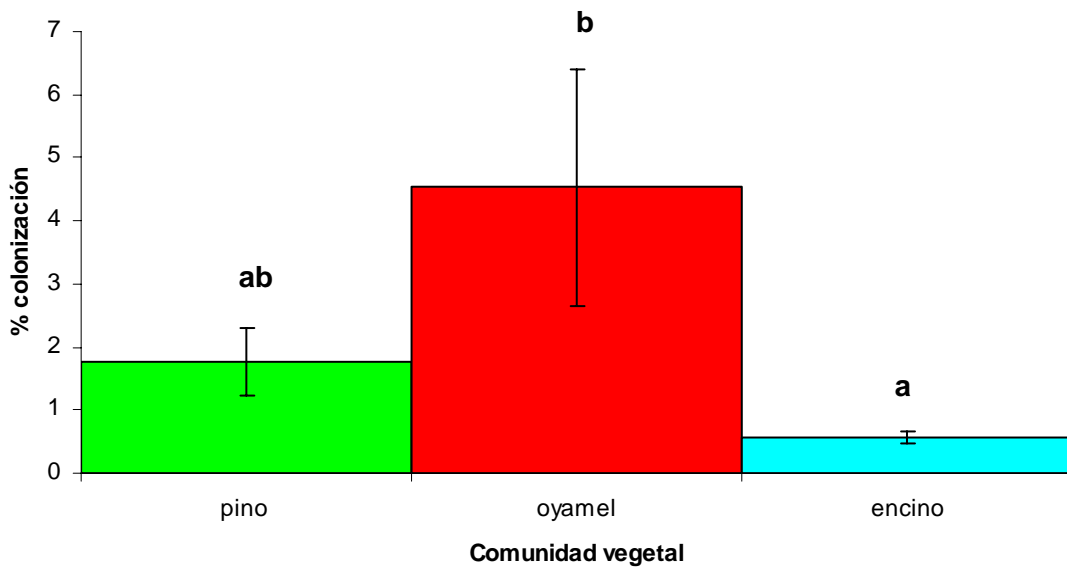


Figura 5.- Porcentajes promedio de colonización por vesículas (\pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey

Los valores de porcentaje de colonización en raíces por esporas fueron: 0.221% en la comunidad vegetal de pino, 2.62% en la comunidad vegetal de oyamel y 0.784% para la comunidad de encino (Figura 6).

No hubo diferencias estadísticamente significativas para los porcentajes de colonización por esporas entre las tres comunidades vegetales.

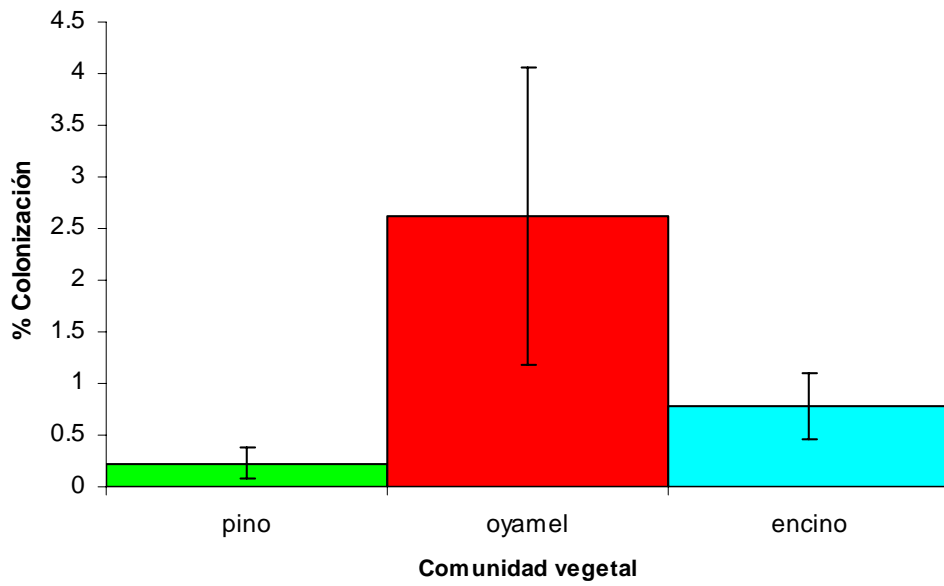


Figura 6.- Porcentajes de colonización por esporas (\pm EE)

Finalmente, el número de arbuscúlos avistados en las preparaciones fue en extremo reducido (<0.05 %) o nulo, debido a ello no se pudo realizar ninguna prueba estadística.

Riqueza y Abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares

Se encontraron un total de 20 especies de HMA, siete pertenecientes al género *Acaulospora*, incluyendo una que no fue posible identificar, una especie del género *Gigaspora*, tres especies de *Scutellospora*, dos de ellas sin identificar, una especie de *Pacispora* y ocho especies de *Glomus*, tres de ellas sin identificar (Tabla 3).

Las especies presentes en los tres tipos de vegetación estudiados fueron *Acaulospora laevis*, *A. mellea*, *Glomus microaggregatum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2 (Tabla 3).

Las especies que se encontraron únicamente en la comunidad vegetal de encino fueron *A. spinosa*, *G. fulvum* y *G. mosseae*; en la comunidad vegetal de pino las únicas especies fueron *Glomus* sp. 3, *Gigaspora margarita* y *Scutellospora* sp. 2 ; finalmente *G. tortuosum* fue encontrada únicamente en la comunidad de oyamel (Tabla 3).

Tabla 3.- Abundancia y riqueza de esporas de HMA para cada comunidad vegetal.

Orden	Familia	Especie	Número de esporas por comunidad vegetal				
			pino	oyamel	Encino	total	
Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora delicada</i>	5	1	-	6	
		<i>A. laevis</i>	70	35	10	115	
		<i>A. mellea</i>	11	10	3	24	
		<i>A. sp 2. *</i>	49	-	1	50	
		<i>A. morrowae</i>	1	30	-	31	
		<i>A. spinosa</i>	-	-	22	22	
		<i>Acaulospora</i> sp. 1	-	7	1	8	
	Gigasporaceae	<i>Gigaspora margarita</i>	2	-	-	2	
		<i>Scutellospora dipurpurascens</i>	30	-	6	36	
		<i>Scutellospora</i> sp. 1	4	-	1	5	
		<i>Scutellospora</i> sp. 2	1	-	-	1	
	Glomerales	Pacisporaceae	<i>Pacispora scintillans</i>	5	1	14	20
		Glomeraceae	<i>Glomus fulvum</i>	-	-	1	1
<i>G. geosporum</i>			1	1	-	2	
<i>G. microaggregatum</i>			7	4	44	55	
<i>G. mosseae</i>			-	-	22	22	
<i>G. tortuosum</i>			-	4	-	4	
<i>Glomus</i> sp. 1			6	5	2	13	
<i>Glomus</i> sp. 2			2	1	2	5	
<i>Glomus</i> sp. 3			4	-	-	4	
No identificadas		4	9	5	18		
Abundancia total de esporas por comunidad vegetal			202	108	134	444	
Total de especies por comunidad vegetal			15	11	13	20	

La comunidad vegetal de pino presenta un total de 15 especies, siendo las más abundantes *Acaulospora laevis* seguido de *A. sp. 2* y *Scutellospora dipurpurascens* (Tabla 3).

La comunidad vegetal de oyamel posee un total de 11 especies, siendo las más abundantes *A. laevis* con 35 esporas y *A. morrowae* con 30 (Tabla 3).

En la comunidad vegetal de encino se registraron un total de 13 especies siendo las dominantes: *Glomus microaggregatum* con 44 esporas, seguido de *A. spinosa* y *G. mosseae* con 22 esporas cada uno (Tabla 3).

Densidad de esporas en el suelo

Se registró un promedio de 20.2 esporas por cada 50 g de suelo seco en la comunidad vegetal de pino, para la comunidad vegetal de oyamel, en promedio, se registraron 10.8 esporas en cada 50 g de suelo seco, finalmente, hubo un total 13.4 esporas por cada 50 g de suelo seco en la comunidad vegetal de encino (Figura 7).

El análisis de varianza indicó que existen diferencias significativas en la densidad de esporas entre las tres comunidades vegetales ($F_{2,27}=4.419$, $P<0.05$).

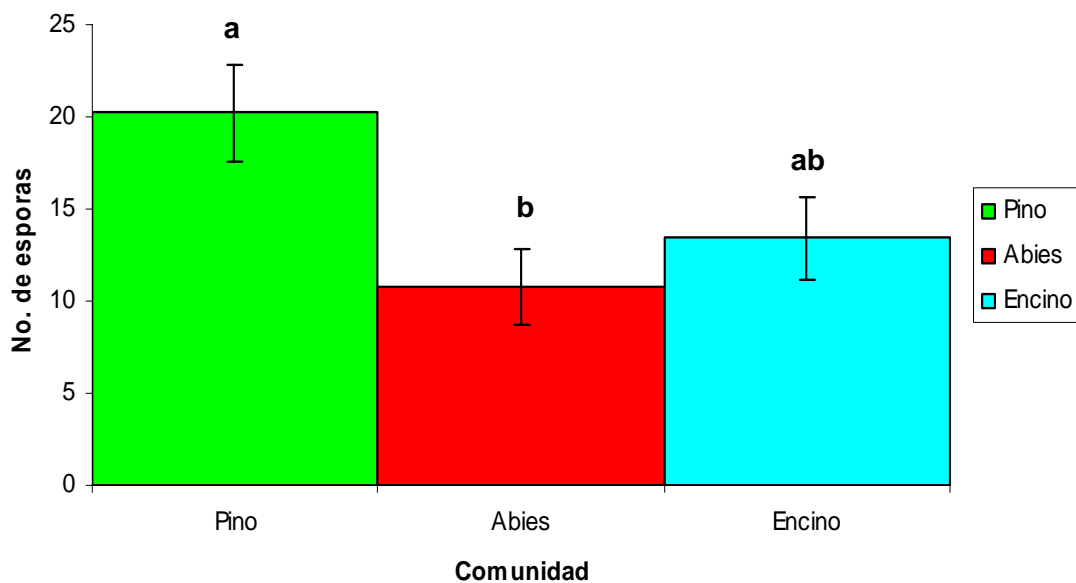


Figura 7.- Número promedio de esporas viables en 50 g de suelo seco ($\pm EE$). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey

Abundancia relativa de géneros de HMA

De acuerdo con la evidencia mostrada en la prueba de *ji cuadrada* ($X^2_8=144$, $P=0.00001$) la abundancia de HMA y la comunidad son variables dependientes. Para toda la CRM el género de esporas de HMA dominante fue *Acaulospora* (60.09 %) seguido los géneros *Glomus* con (24.88%), *Scutellospora* con (9.85%), *Pacispora* (4.69%) y finalmente *Gigaspora* (0.46 %) (Figura 8).

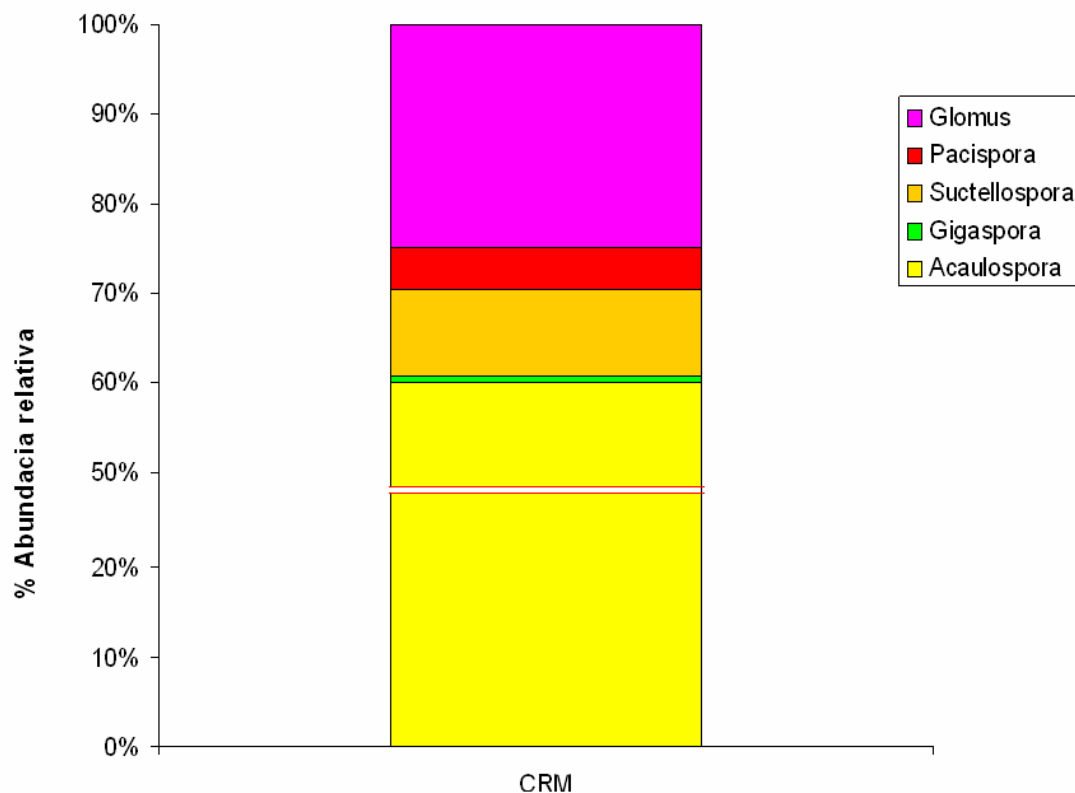


Figura 8.- Abundancia relativa del número de esporas por género de HMA para las tres comunidades

En la comunidad vegetal de pino se encuentran representados todos los géneros de HMA registrados en este estudio; el género dominante fue *Acaulospora* (68%), en segundo lugar se registró el género *Scutellospora* (18%), seguido de *Glomus* (10%), *Pacispora* (3%) y en último lugar *Gigaspora* (1%) (Figura 9).

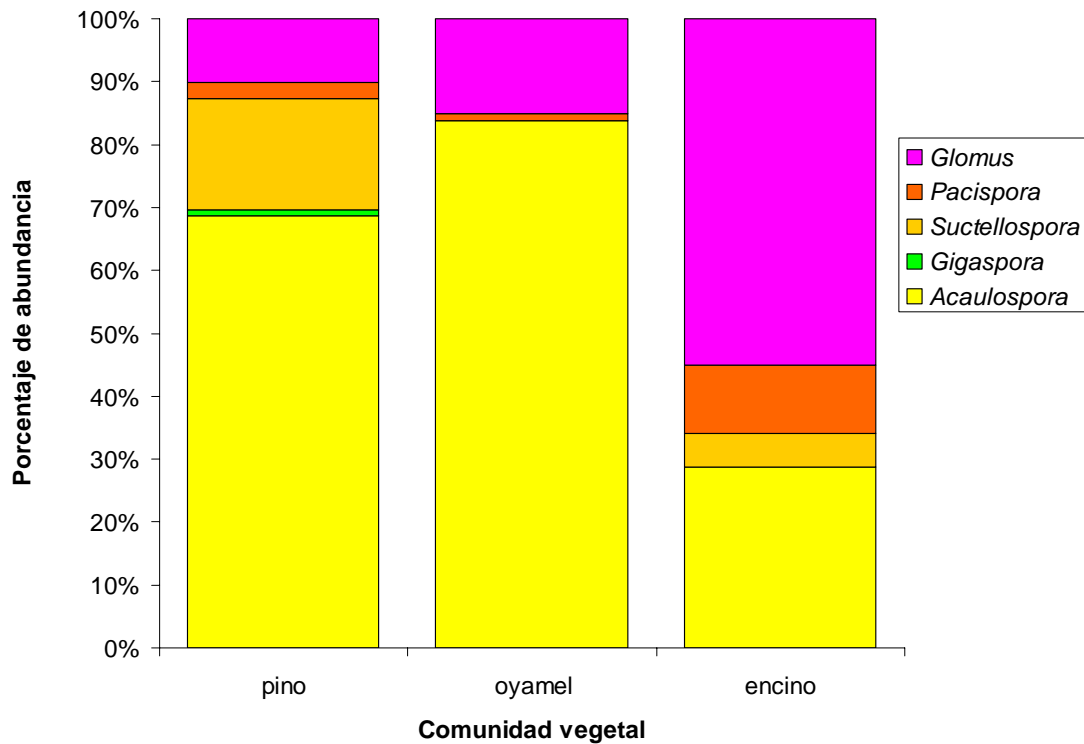


Figura 9.- Abundancia relativa del número de esporas por género de HMA en las tres comunidades vegetales.

La comunidad vegetal de oyamel registró el menor número de géneros de HMA, tres, siendo *Acaulospora* el que tuvo mayor presencia (84%), seguido de *Glomus* (15%), y por último lugar, el género *Scutellospora* (1%) (Figura 9). *Glomus* es el género de HMA mejor representado en la comunidad vegetal de encino (55%), *Acaulospora* es el que le sigue en abundancia (29%), después se encuentra *Pacispora* (11%) y por último el género *Scutellospora* (5%) (Figura 9).

Especies de HMA previamente reportadas para México

Tabla 4.- Especies, sitio de colecta y estado de procedencia

Especie	Sistema		Estado de procedencia
	Agrícola	Natural	
Diversisporales			
Acaulosporaceae			
<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss	H,F,A,MZ	MAPO, POP	Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Reserva de la Biosfera Maipimí, Chihuahua (Pezzani <i>et al.</i> 2006)
<i>A. laevis</i> Gerdemann & Trappe	MFC,M,H F,A,MZ,C, P,PR	VS, MX, SH	Edo. de México y Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003), Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2007), Los Tuxtlas, Veracruz (Núñez-Castillo 2006).
<i>A. mellea</i> Spain & Schenck	M. H, F	VS, SBC, PAS, PR SH	Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Los Tuxtlas, Veracruz (Núñez-Castillo 2006).
<i>A. morrowae</i> Spain & Schenck		VS, PAS	Reserva de la Biosfera Maipimí, Chihuahua (Pezzani <i>et al.</i> 2006), Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2007)
<i>A. spinosa</i> Walker & Trappe	M, H, F, A, CF, PR	POP, MX, , SH	Veracruz (Walter y Trappe 1981), Yucatán (Barredo-Pool <i>et al.</i> 1998), Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Michoacán (Barcenás <i>et al.</i> 2007), Los Tuxtlas, Veracruz (Núñez-Castillo 2006)
* <i>A. sp. 2</i>		MX	Pedregal de San Ángel, D.F. (Guadarrama <i>et al.</i> 2004)
Gigasporaceae			
<i>Gigaspora margarita</i> Becker & Hall	H,F,A	SAP	Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Quintana Roo (Carrillo <i>et al.</i> 2000)
<i>Scutellospora dipurpurascens</i> Morton & Koske	M,F	VS	Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2007)
Pacisporaceae			
<i>Pacispora scintillans</i> (S.L. Rose et Trappe)		VS	Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2007)

Sieverd & Oehl ex C. Walker, Vestberg & Schuessler
Glomerales
Glomeraceae

<i>Glomus fulvum</i> (Berkley & Broome) Trappe & Gerdemann	M	MAPO, POP,	Quintana Roo (Varela y Trejo 2001), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008).
<i>G. geosporum</i> (Nicolson & Gerdemann) Walker	CF, M, HA PR	VS, SBC PAS, SELV MX, SAP,	Veracruz y Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Yucatán (Barredo-Pool <i>et al.</i> 1998), Quintana Roo (Carrillo <i>et al.</i> 2000), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003). Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2008), Reserva de la Biosfera Maipimí, Chihuahua (Pezzani <i>et al.</i> 2006), (Carrillo <i>et al.</i> 2000), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Michoacán (Barcenás <i>et al.</i> 2007), Los Tuxtlas, Veracruz (Núñez-Castillo, 2006)
<i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia	M	VS, SELV MX, PAS	Edo. de México (Varela y Trejo 2001), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003). Nizanda, Oaxaca (Guadarrama <i>et al.</i> 2007), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Reserva de la Biosfera Maipimí, Chihuahua (Pezzani <i>et al.</i> 2006)
<i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerdemann) Gerdemann & Trappe	MCF, M, F, MZ, PR, C	POP, MX MAPE, PAS SH,	Edo. de México y Tlaxcala (Varela y Trejo 2001), Pedregal de San Ángel, D.F. (Hernández-Cuevas <i>et al.</i> 2003), La Mancha, Veracruz (Robredo-Torres 2008), Reserva de la Biosfera Maipimí, Chihuahua (Pezzani <i>et al.</i> 2006)
<i>G. tortuosum</i> Schenck & Smith	HA	PE	Michoacán (Barcenás <i>et al.</i> 2007)

* *Acaulospora mexicana* (nombre no reconocido)

A. Alverjón; **AZ.** Caña de azúcar, **C.** Ciruelo; **CF.** Café; **CO.** Coco; **F.** Frijol; **H.** Haba; **HA** Huerto de aguacate. **M.** Maíz; **MCF.** Policultivo maíz-frijol-calabaza; **MZ.** Manzano; **P.** Papa; **PL.** Plátano; **PR** Potrero.

MAPE. Manglar hipersalino; **MAPO.** Manglar hipohalino; **MS.** Matorral secundario; **MX.** Matorral Xerofito; **PAS.** Pastizal; **PE** Bosque de pino-encino; **POP.** Popal; **SAP.** Selva alta perenifolia; **SBC.** Selva baja caducifolia; **SELV.** Selva inundable; **SH** Selva húmeda, **VS.** Vegetación secundaria

Diversidad y Similitud

Tanto para el índice de diversidad de Shannon-Weaver como para el índice de Simpson, la comunidad vegetal de encino fue la que presentó los valores más altos de diversidad de esporas, seguido de la comunidad vegetal de pino; con valores muy cercanos, especialmente con el índice de Shannon-Weaver y la comunidad vegetal de oyamel fue la que obtuvo el menor valor (Tabla 5).

Tabla 5.- Índices de diversidad por comunidad vegetal

	pino	encino	Oyamel
Shannon-Weaver	1.9	1.91	1.74
Simpson	4.61	5.1	4.19

El valor más alto para el índice de similitud de Sorensen, respecto a la composición de esporas de HMA, se encontró en las comunidades vegetales de oyamel y pino, y las menos similares entre si fueron las comunidades vegetal de encino y oyamel (Tabla 6).

Tabla 6.- Valores para el índice de similitud de Sorensen

	pino	Encino	Oyamel
pino			0.6923077
encino	0.64285714		
oyamel		0.58333333	

7 Discusión

Porcentaje de colonización

Aunque en toda la CRM se hallan temperaturas mas bajas que las optimas para el desarrollo de los HMA (<20°C) (Tabla 2). Las temperaturas más bajas se encuentran en la comunidad vegetal de oyamel, estas temperaturas pueden estar disminuyendo el numero de encuentros raiz-hifa (Liu *et al.* 2004), pudiendo ser esta la razón por cual la comunidad vegetal de oyamel presenta los valores mas bajos por colonización hifal.

Los mas altos porcentajes de colonización en la raíz para la comunidad vegetal de pino, pueden estar relacionados con los más bajos niveles de fósforo y humedad (Tabla 2) ya que son los valores mas bajos de las tres comunidades vegetales y su deficiencia puede estar aumentando la necesidad de la asociación micorrícica (Smith y Read 1997).

En la comunidad vegetal de encino los altos contenidos de fósforo y niveles elevados de pH (Tabla 2) pueden estar limitando la colonización de raíces de HMA como consecuencia de una reducción de la necesidad de la asociación por parte de las plantas. También sus bajos porcentajes de colonización total en la rizosfera pueden ser un efecto secundario del disturbio ya que en esta comunidad vegetal se presenta el mayor número de visitantes y puestos de comida en la CRM (Yano *et al.* 1998).

La casi nula presencia de arbusculos en la rizosfera de las tres comunidades vegetales de la cuenca del Río Magdalena pudo deberse a que estos son estructuras efímeras, que colapsan y son digeridas por las hifas a solo unos días después de formarse (Brundrett *et al.* 1996), también puede deberse a que es común en estudios de campo encontrar muy bajos números de colonización por arbusculos respecto con estudios llevados a cabo en invernadero (I. Sánchez-Gallen, com. pers.).

En un futuro para conocer de manera mas adecuada como es que estos factores abióticos están afectando el porcentaje de colonización de la rizosfera para cada comunidad vegetal, es necesario realizar experimentos en invernadero que involucren tanto individualmente como colectivamente las plantas características de la CRM (Anexo I), sus suelos así como la manipulación manual de los factores abióticos y ver que efectos estos producen en el porcentaje de colonización.

Abundancia y Riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares

La riqueza total de especies de HMA (20) encontradas en la Cuenca del Río Magdalena es mayor a la de otras investigaciones en México especialmente para aquellas realizadas para tierras de cultivo (Varela y Trejo 2001) y muy similar a aquellas realizadas en ecosistemas naturales (Pezzani *et al.* 2006, Guadarrama *et al.* 2007, Robredo-Torres 2008).

Aunque es sabido que existe una diversidad superior en las comunidades de HMA en los ecosistemas boscosos (Helgason *et al.* 1998) y que en suelos de pastizales templados y en tierras de labranza la diversidad de HMA está limitado

a diez especies o menos (Johnson 1993). Estos resultados son sorprendentes ya que estudios recientes calculan que el promedio de especies de HMA en bosques templados era menor a seis (Öpik *et al.* 2006).

Hay que destacar que *Glomus mosseae* se manifiesta únicamente en la comunidad de encino. Esto es importante ya que Hegalson *et al.* (1998) la encontraron únicamente en campos de cultivo, independientemente de la planta huésped o ubicación, mas no encontró esta especie en el bosque. Para ese y otros estudios esta especie caracteriza a zonas de cultivo y perturbadas (Rosendahl 2008). La presencia de esta especie se explica ya que en zonas tanto cercanas, como zonas dentro de la comunidad de encino se pueden observar cultivos de maíz y árboles frutales, esto explicaría la presencia de esta especie ya que esporula abundantemente y coloniza fácilmente directamente a partir de las esporas, característica muy importante en un campo que es arado (Hegalson *et al.* 1998).

Todas las especies de HMA encontradas dentro de este estudio ya han sido reportadas para México, tanto para ambientes naturales como para ambientes agrícolas (Tabla 4).

Al igual que muchas especies de *Glomus*, *Glomus geosporum* se distribuye en gran variedad de climas, suelos y tipos de vegetación en México (Tabla 4). Esto nos dice que esta especie puede asociarse con una gran cantidad de hospederos y tiene la capacidad de adaptarse a diferentes factores físicos y químicos, al igual que tipos de disturbio. Debido a que los HMA no se reproducen sexualmente también cabe la posibilidad de que los reportes previos traten de otras especies o "microespecies" taxonómicamente iguales pero genética y ecológicamente distintas a la encontrada en este estudio, aparentando así que su distribución y hospederos son muy amplios (Rosendahl 2008, L. Hernández com. pers.).

En contraste *Glomus tortosum* es la especie con menor número de reportes dentro del país y a que solo ha sido registrada para ambientes que fueron o son bosques de pino-encino; (Tabla 4) se le podría denominar como una especie característica de este tipo de ambientes.

Abundancia relativa de géneros de HMA

Los géneros predominantes de este estudio fueron *Acaulospora*, *Glomus* y *Scutellospora* (Figura 8). Estos resultados coinciden con estudios previos realizados en bosques templados o bosques templados convertidos en huertos de aguacate. González (2005) encontró que *Glomus* y *Acaulospora* fueron los géneros más abundantes en un bosque de pino-encino de Michoacán, seguidos de *Gigaspora* y *Scutellospora*.

Barcenas *et al.* (2007) reportaron que los géneros de HMA mas importantes para los huertos de aguacate en Michoacán, la mayor parte de ellos establecidos en un área que era originalmente un bosque natural de pino-encino fueron: *Glomus*, *Acaulospora* y *Scutellospora*. No existen datos acerca de la antigüedad de estos huertos de aguacate por lo tanto no hay evidencia de que los géneros o especies dominantes sean el resultado de su transformación. En las comunidades vegetales de pino y oyamel el género de HMA dominante fue *Acaulospora*, mientras que en la comunidad de encino predominó *Glomus*.

Para Jansa *et al.* (2002) una disminución de la diversidad de la comunidad de HMA especialmente de *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Acaulospora* y un aumento en la dominancia de especies, principalmente de *Glomus* es un indicador de disturbio. Con base en lo anterior es factible decir que la comunidad vegetal de encino posee un grado de perturbación mayor al de las otras dos comunidades vegetales.

Diversidad y Similitud

Los valores mas altos para ambos índices de diversidad, respecto a sus esporas en el suelo, indican que encino es una comunidad heterogénea y funcionalmente más compleja que las comunidades de pino y oyamel (Stiling 1999).

Por el contrario la comunidad vegetal de oyamel presentó los valores mas bajos en los índices de diversidad para las esporas en el suelo, indicando que esta comunidad es mas homogénea (Stiling 1999) que las comunidades vegetales de pino y encino (Tabla 11). Al no existir puntos de comparación o reportes previos al respecto se asume que esta es una característica intrínseca a esta comunidad vegetal.

El que las comunidades vegetales de pino y oyamel hayan sido las mas similares entre si, nos indica nuevamente que la comunidad de HMA en la comunidad vegetal de encino es significativamente distinta a las otras dos comunidades vegetales (Tabla 12).

Relación con la vegetación

Si bien no se puede aseverar, como en otros estudios, que la estructura de la comunidad de HMA esta determinando a las comunidades vegetales de la CRM o viceversa (Johnson *et al.* 1992) ya que para ello harían falta un sin numero de estudios. Con los resultados de la prueba de *ji cuadrada* bien se puede decir que estas variables están relacionadas y que la composición de la comunidad de HMA es distinta para cada comunidad vegetal.

También se observa que existe un gradiente de colonización de HMA que va de la comunidad de pino con los valores más altos, pasando por la comunidad de encino que presenta valores intermedios y finalmente la comunidad de oyamel con los valores más bajos (Figuras 13 y 14).

Aunque en otros estudios, los conteos de esporas en el suelo y la colonización en la raíz no están necesariamente correlacionados entre sí (Mendoza *et al.* 2002) en este estudio podemos observar similitudes entre ambos valores (Figura 13).

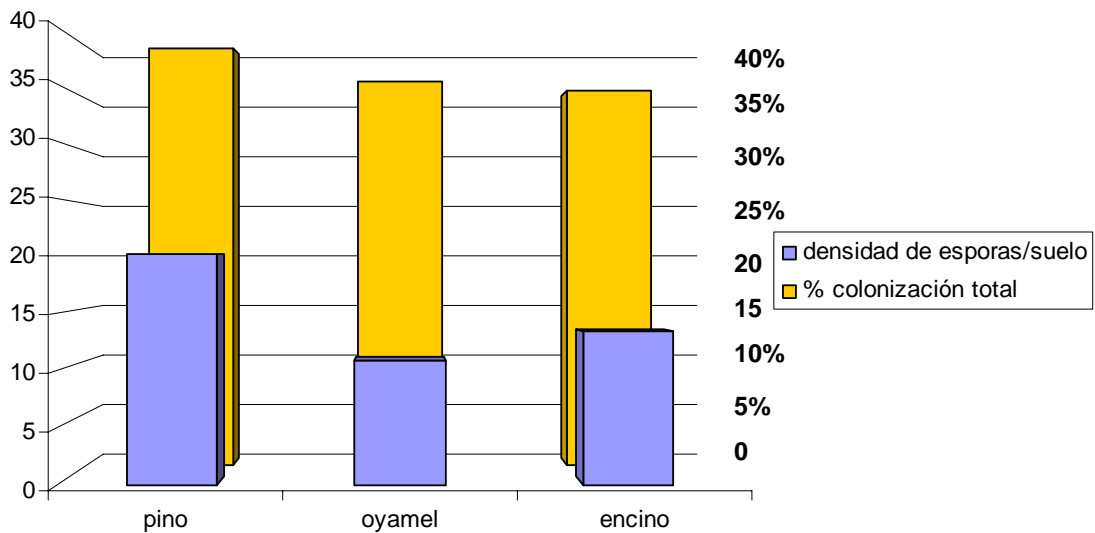


Figura 13.-Porcentaje de colonización total comparado con la densidad de esporas en el suelo para cada comunidad vegetal.

Al comparar la riqueza de esporas de HMA en el suelo (Tabla 3) con el número de especies de plantas características para cada comunidad vegetal (Pág. 16) también se observa la misma tendencia en la colonización (Figura 14). Esta tendencia se explicaría por que generalmente una mayor riqueza de HMA se traduce en una mayor riqueza en la comunidad de plantas por encima del suelo y viceversa (Kernaghan 2005, Klironomos *et al.* 2000).

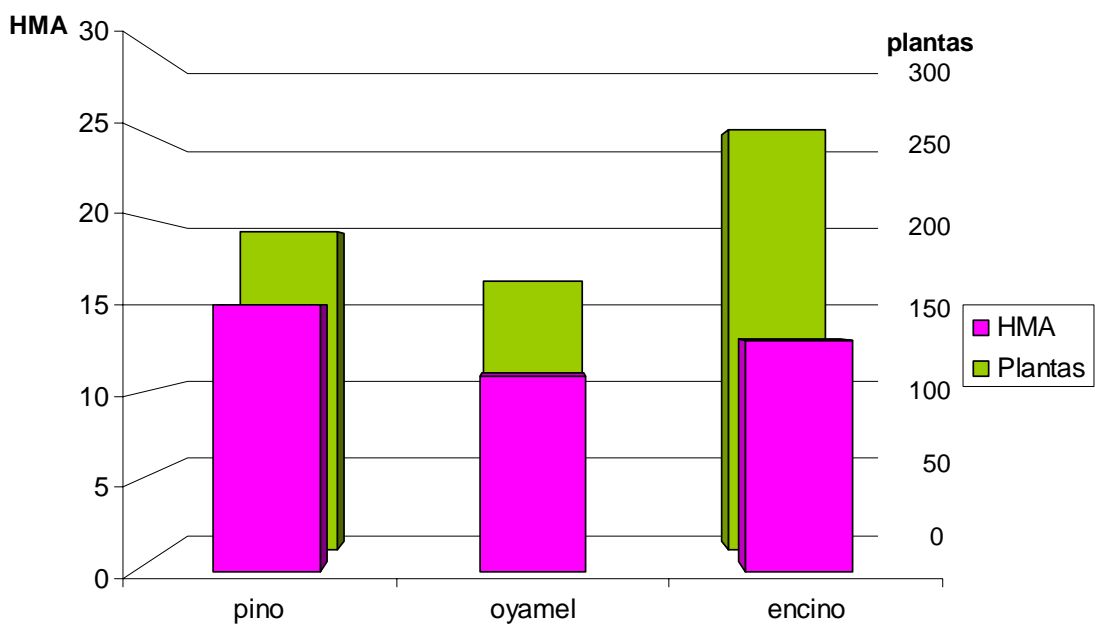


Figura 14.-Riqueza de esporas de HMA comparada con riqueza de vegetal para las tres comunidades.

Es importante recordar que la producción de esporas no necesariamente refleja su importancia funcional, ya que análisis moleculares han demostrado que ésta producción no necesariamente refleja la intensidad real de la longitud de la raíz colonizada por los HMA, su diversidad (Kjoller y Rosendahl 2001) verdadera abundancia o el contribución ecológica de todas las especies y organismos presentes (Strümer y Bellei 1994). Incluso se sabe que algunas especies raramente producen esporas (Abbott y Robson 1991).

La sola presencia de HMA en los suelos de las comunidades vegetales del bosque templado de la CRM indica que estos están jugando un papel en este ecosistema. Las diferencias en la composición de la comunidad de HMA para las diferentes comunidades vegetales se estaría dando debido que la estructura de la comunidad de plantas para cada comunidad vegetal son distintas (Anexo I). Tomando en cuenta que el porcentaje de plantas herbáceas y otros posibles hospederos de HMA en la CRM (Ávila-Akerber 2008) es bastante grande, son necesarios futuros estudios para comprender si la asociación micorrícica juega un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de este lugar.

Por ello es necesario en futuros estudios definir la identidad de las especies vegetales con las que se asocia cada especie de hongo micorrizógeno y evaluar el efecto de los HMA sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas de las diferentes especies vegetales. Realizar diferentes colectas de suelo rizosférico a lo largo del año y en una mayor cantidad de terrenos nos permitirá conocer la variación estacional y distribución espacial de HMA en todo el bosque.

Estos estudios en conjunto con el uso de cultivos de HMA en macetas de propagación nos permitirán conocer con mayor certeza la riqueza total de especies de HMA en toda la Cuenca.

Analizar el efecto del disturbio tanto humano como natural sobre la comunidad de plantas y HMA a través de cuantificar la longitud y viabilidad de las hifas extrarradicales. Esto nos diría el estado de bienestar hifal y del suelo fuera de la rizósfera. También es importante conocer las relaciones de estos hongos con los microorganismos del suelo y su papel en la cadena trófica.

Finalmente fue en extremo difícil realizar generalizaciones con respecto a los resultados que arrojo este estudio, por lo tanto se concluye que la riqueza, abundancia, densidad de esporas y porcentaje de raíz colonizada para cada comunidad y para la CRM son el resultado de la interacción de muchos parámetros (del suelo, flora, climáticos), específicos para cada caso particular, mas allá que la sola influencia de una comunidad vegetal.

En conclusión los datos de este estudio dan una evaluación preliminar de la comunidad de HMA en La Cuenca del Río Magdalena.

8 Conclusiones

Las tres comunidades vegetales tienen porcentajes de colonización en la rizósfera significativamente distintos.

La riqueza y abundancia de esporas de HMA en el suelo fue distinta para cada comunidad vegetal.

Las comunidades vegetales se relacionan con la diversidad de las comunidades de HMA bajo el suelo.

Ningún reporte de especie de HMA encontrada en la CRM fue nuevo para México.

Existe una tendencia de colonización en las tres comunidades vegetales encontrándose los valores más altos en pino, los valores medios en encino y los valores más bajos en oyamel.

Acaulospora laevis, *A. mellea*, *Glomus microaggregatum*, *Glomus* sp.1 y *Glomus* sp.2 son de amplia distribución.

Son de distribución restringida *A. spinosa*, *Glomus fulvum* y *G. mosseae*, *Glomus* sp. 3, *Gigaspora margarita* y *Scutellospora* sp. 2, *G. tortuosum* ya que fueron encontradas en un solo tipo de vegetación.

Glomus geosporum al ser la especie que más ha sido citada en estudios previos, realizados en México, tanto en ambientes naturales como sistemas agrícolas, podría indicarnos que es una especie muy generalista y resistente al disturbio.

Glomus tortuosum es una especie característica de los ambientes de bosque templado.

Una mayor abundancia de *Glomus* en la comunidad vegetal de **encino** y en especial la presencia de *Glomus mosseae*, indican que posee una mayor perturbación que las otras comunidades vegetales.

Anexo I.- especies de plantas características para cada comunidad vegetal.

Orden	familia	Especie vegetal	Comunidad vegetal		
			pino	oyamel	encino
apiales	apiaceae	<i>Eryngium carlinae</i>	X		
		<i>Eryngium proteaflorum</i>	X		
Asterales	Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	X		
		<i>Ageratum corymbosum</i>	X		
		<i>Bidens triplinervia</i>		X	
		<i>Cirsium ehrenbergii</i>	X	X	X
		<i>Cirsium jorullense ssp. jorullense</i>	X		
		<i>Dhalia spp.</i>	X		X
		<i>Roldana barba-johannis</i>	X	X	X
		<i>Senecio angulifolius</i>		X	X
		<i>Senecio callosus</i>		X	X
		<i>Senecio cinerarioides</i>			
		<i>Taraxacum officinale</i>	X		
caryophyllales	caryophyllaceae	<i>Stellaria cuspidata</i>	X		
	phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i>			X
Commelinales	Commelinaceae	<i>Commelina orchioides</i>	X		
Ericales	Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i>			X
	ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i>		X	X
		<i>Vaccinium caespitosum</i>	X		
fabales	fabaceae	<i>Lupinus sp.</i>		X	
Fagales	betulaceae	<i>Alnus jorullense ssp. jorullense</i>			X
	fagaceae	<i>Quercus crassipes</i>			X
		<i>Quercus laurina</i>			X
		<i>Quercus rugosa</i>			X
garryales	Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i>			X
geraniales	geraniaceae	<i>Geranium pontetillaefolim</i>	X		
lamiales	lamiaceae	<i>Prunella vulgaris</i>	X		

		<i>Salvia cinerarioides</i>	X	X	
		<i>Salvia elegans</i>		X	X
		<i>Salvia mexicana</i>		X	X
		<i>Salvia microphylla</i>	X		
	oleaceae	<i>Fraxinus uhdel</i>			X
	Orobanchaceae	<i>Conopholis alpina</i>			X
	plantaginaceae	<i>Penstemon campanulatus</i>	X		
	Scrophulariaceae	<i>Buddleja cordata</i>	X	X	X
Myrtales	Onagrceae	<i>Fuchsia microphylla ssp. microphylla</i>		X	X
pinales	Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i>		X	X
	pinaceae	<i>Abies religiosa</i>		X	X
		<i>Pinus hartwegii</i>	X		
piperales	piperaceae	<i>Peperomia campyloptopa</i>	X		
poales	juncaceae	<i>Luzula racemosa</i>	X		
	poaceae	<i>Calamagrostis toluensis</i>	X		
		<i>Muhlenbergia quadridentata</i>	X		
pteridales	pteridaceae	<i>Adiantum andicola</i>			X
Rosales	rosaceae	<i>Acaena elongata</i>		X	
		<i>Alchemilla procumbens</i>	X	X	X
		<i>Duchesnea indica</i>			X
		<i>Fragaria mexicana</i>		X	X
		<i>Potentilla candicans</i>	X	X	
		<i>Prunus serotina</i>		X	X
sabiales	sabiaceae	<i>Meliosma dentata</i>			X
santalales	viscaceae	<i>Arceuthobium vaginatum</i>	X		
saxifragales	Grossulariaceae	<i>Ribes ciliatum</i>	X		
scrophulariales	Scrophulariaceae	<i>Castilleja tenuiflora</i>		X	
		<i>Sibthorpia repens</i>	X	X	
solanales	solanaceae	<i>Cestrum thyrsoideum</i>		X	
		<i>Physalis coztomatli</i>		X	X
		<i>Solanum cervantesii</i>		X	X
violales	violaceae	<i>Viola hookeriana</i>	X		

10 Literatura citada

- Abbott, L. y A. Robson 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agric Ecosyst Environ*, 35: 121-150
- Abbott, L.K. y C. Gazey 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant Soil*, 259:69-78
- Allen, E.B. y M.F. Allen 1980. Natural re-establishment of vesicular arbuscular mycorrhizae following strip-mine reclamation in Wyoming. *J Appl Ecol*, 17:139-147
- Allen, E.B. y M.F. Allen 1988. Facilitation of succession by the non-mycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *Am J Bot*, 75: 257-266
- Allen, M.F. 1991. The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 184 pp.
- Álvarez, K. E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en los Dinamos; área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ávila-Akerberg, V.D. 2004. Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del Río Magdalena: Diagnostico hacia la restauración ecológica. Tesis de Maestría en biología ambiental. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ávila-Akerberg, V., González-Hidalgo, B., Nava-López, M. y L. Almeida-Leñero 2008. Refugio de fitodiversidad en la Ciudad de México, el caso de la Cuenca del Río Magdalena. *J Bot Res Inst Texas*, 2: 605-619
- Bago, B.C., Azcón-Aguilar, Goulet A. y Y. Piché 1998. Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 139:375-388
- Bagyaraj, B.D. 1991. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae En: Arora, D.K., B Rai, K.G., Mukerji y G.R. Knudsen (Eds). Handbook of applied Mycology 1: Soil and Plants Marcel Dekker, New York pp 3-34
- Banks, M., Clennan, k., Dodds, W. y C. Rice 1999. Variations in microbial activity due to fluctuations in soil water content at the water table interface. *J Environ Sci Heal A*, 34: 479-505
- Barcnas, A., Almaraz, C., Reyes, L., Varela, L., Lara, B., Guillen, A., Carreón, Y., Aguirre, S. y A. Chávez 2007. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en huertos de aguacate de Michoacán. www.avocadosource.com
- Barredo-Pool, F., Varela, L., Arce-Montoya M., y R. Orellana. 1998. Estudio de la asociación micorrízica en dos cactáceas nativas del estado de Yucatán, México. En: R. Zulueta, M. Escalona, D. Trejo (Eds). Avances de la investigación micorrízica en México. Universidad Veracruzana, Xalapa. p.69-76.

- Bécard, G. y P.E. Pfeffer 1993. Status of nuclear division in arbuscular mycorrhizal fungi during in-vitro development. *Protoplasma*, 174: 62-68.
- Bever, J.D., Schultz, P.A., Pringle, A. y J.B. Morton 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *BioScience*, 51:923-931
- Bierman B. y R.G. Linderman 1983. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytol*, 95, 97-105.
- Boddington, C.L. y J.C. Dodd 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant Soil*, 218:137-144
- Bolan, N.S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil*, 134 : 189-207
- Bonfante, P., Ballestrini, R. y K. Mendgen 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytol*, 128: 93-101.
- Bonkowski, M., Cheng, W., Griffiths, B.S., Alpehi J. y S. Scheu 2000. Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *Eur J Soil Biol*, 36: 135-147
- Boyle, M. y E.A. Paul 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizal associations with barley on sewage-amended plots. *Soil Biol Biochem* 20: 945-948
- Brundrett, M.C., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y N. Malajczuk 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia. 374 pp.
- Carrillo. L., Varela, L., y R. Orellana 2000. Variación estacional en la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares y el porcentaje de colonización micorrízica de tres palmeras yucatanenses. En: Alarcón, A., y R. Ferrera-Cerrato (Eds). Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo. Mundi-Prensa, Mexico. pp 39-46.
- Cázares, E. y J.M. Trappe 1993. Vesicular endophytes in roots of the *Pinaceae*. *Mycorrhiza*, 2:153-156
- Cázares, E. y J.E. Smith 1996. Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza*, 6:65-67
- Chen, Y.L., Brundrett, M.C., y B. Dell 2000. Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globules* and *E. urophylla*. *New Phytol*, 146:545-556
- Cuenca, G. y M. Lovera 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana Venezolana. *Can J Bot*, 70: 73-79
- Cuenca, G., De Andrade, Z., Lovera, M., Fajardo, L., Meneses, E., Márquez M. y R. Machuca 2002. El uso de arbustos nativos micorrizados

para la rehabilitación de áreas degradadas de La Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia*, 27 :165-172

- Daniels, B.A. y H.D. Skipper 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck, N.C. Methods and principles of mycorrhiza research, (Ed) St. Paul, Minnesota pp. 29-37
- Dickie, I.A., Koide, R.T., y A.C. Fayish 2001. Vesicular–arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. *New Phytol*, 151: 257–264
- Dhillon, S.S. y R.C. Anderson, 1993. Seasonal dynamic of dominant species of arbuscular mycorrhizae in burned and unburned sand prairies. *Can J Bot*, 71: 1625-1630
- Douhan, G.W., Petersen, C., Bledsoe, C.S. y D.M. Rizzo 2005. Contracting root associated fungi of three common oak-woodland plant species based on molecular identification: host specificity or non specific amplification?. *Mycorrhiza*, 15: 365-372
- Eason, W.R., Newman, E.I. y P.N. Chuba 1991. Specificity of interplant cycling of phosphorus: the role of mycorrhizas. *Plant Soil*,137: 267-274.
- Egerton-Warburton, L. y E. Allen 2000. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecol Appl*, 10: 484-496
- Fischer, C.R., Janos, D.P., Perry, D.A., Linderman, R.G. y P. Sollins 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotrophica*, 26: 369-377
- Fitter, A.H. y Moyersoen, B. 1996. Evolutionary trends in root–microbe symbioses. *Philos T Roy Soc ,B*, 351:1367–1375.
- Friese, C.F. y M.F. Allen 1991. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil; inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83:409-418
- Gallaud 1905 en: Brundrett, M.C., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y N. Malajczuk 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia. 374 pp.
- García, E., López J.E., Pájaro L. y S. Hernández 1997. Carta de Climas México, escala 1:1 000 000. CONABIO
- Gerderman, J.W. y T.H. Nicolson 1963. Spores of mycorrhizal endogen species extracted from soil by wet-sieving and decanting. *T Brit Mycol Soc*, 46: 235-244
- Giovannetti, M. y V. Gianinazzi-Pearson, 1994. Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol Res*, 98: 705-710
- González C., J.C. 2005. Diversidad de hongos micorrizicos arbusculares en un agrosistema de aguacate (*Persea americana Mill*) comparado con un bosque natural. Tesis de Maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo. Morelia, Mich.
- Griffioen, W.A.J, Jetswaart, J.H., y W.H.O. Ernst 1994. Mycorrhizal infection of an *Agrostis capillaris* population on a copper contaminated soil. *Plant Soil*, 158 : 83-89

- Guadarrama P. y J. Álvarez-Sánchez 1998. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, 8: 267-270
- Guadarrama, P., Sánchez, I., Nuñez, O., Hernández-Cuevas, L., Martínez Mateos, A.E., y S. Castillo Argüero 2004. Efecto del fuego sobre los hongos micorrizógenos arbusculares en la Reserva del Pedregal de San Ángel. En: Frías, J., Olalde, V., Ferrera, R. (eds). Avance en el conocimiento de la biología de las micorrizas. Universidad de Guanajuato, México. pp 193-205
- Guadarrama, P., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L., y S. Castillo 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Bol Soc Bot Méx* 81:131-137
- Haselwandter, K. y G.D. Bowen 1996. Mycorrhizal relation in trees for agroforestry and land rehabilitation. *Ecol Manage*, 81:1-17
- Harley, J.L. y S.E. Smith 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press Londres. 483 pp.
- Hartnett, D. C., y G. W. T. Wilson. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187- 1195.
- Hartnett, D.C. y G.W.T. Wilson 2002. The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grassland. *Plant Soil*. 244:319–331
- Helgason, T., Daniell, T., Husband, R., Fitter, A.H. y J. Young 1998. Ploughing up the wood-wide web?. *Nature*. 394:431
- Hernández-Cuevas, L., Castillo, S., Guadarrama, P., Martínez-Orea, Y., Romero, M.A. e I. Sanchez-Gallén 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F., México.
- Horton, T.R., Cázares, E. y T. Bruns 1998. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire. *Mycorrhiza*, 8:11–18
- Jansa, J., Mozafar, A., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I. R. y E. Frossard 2002. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* 12:225–234
- Jasper, D.A., Abbott, L.K. y A.D. Robson 1992. Soil disturbance in native ecosystems- the decline and recovery of infectivity of VA mycorrhizal fungi. En: Read, D.J., Lewia, J.D.H., Fitter, A.H. y I.J. Alexander (Eds) Mycorrhizas in ecosystems. CAB International Wallingford pp 151-155
- Jasper, D.A. 1994. Management of mycorrhizas in revegetation. En: Robson, A.D., Abbott, L.K. y N. Malajczuk (Eds) Management of Mycorrhizas in agriculture, horticultures and forestry. Kluwer, Dordrecht 238 pp
- Johnson. N.C., Tilman, D. y D. Wedin 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 73: 2034-2042
- Johnson, N.C. 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecol Appl*, 3:749–757

- Johnson, N.C., Graham, J.H. y F.A. Smith 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol*, 135: 575-585
- Jujnovsky-Orlandini, J. 2003. Las unidades de paisaje en la cuenca alta del Río Magdalena, Distrito Federal, México, base fundamental para la planificación ambiental. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Jujnovsky-Orlandini, J. 2006. Servicios ecosistémicos relacionados con el recurso agua en la Cuenca del Río Magdalena, Distrito Federal, México. Tesis Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Kernaghan G. 2005. Mycorrhizal diversity: Cause and effect? *Pedobiología*, 49: 511-520
- Killham, K. 1995. Soil Ecology: Cambridge, Cambridge University press, 242 pp.
- Kjoller, R. y S. Rosendahl 2001. Molecular diversity of glomalean arbuscular mycorrhizal fungi determined as distinct *Glomus* specific DNA sequences from roots of field grown peas. *Mycol Res* 105:1027–1032
- Klironomos, J.N., McCune, J., Hart, M. y J. Neville 2000. The influence of arbuscular mycorrhizal on the relationship between diversity and productivity. *Ecology Letters*, 3: 137-141
- Kuhn, G., Hijri, M. y I.R. Sanders 2001. Evidence for the evolution of multiple genomes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 414, 745-748.
- Lapeyrie, F.F. y G.A. Chilvers 1985. An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth by *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytol*, 100 :93–104
- Levy Y y JP Syvertsen 1983. Effect of drought stress and vesicular-arbuscular mcorrhiza on citrus transpiration and hydraulic conductivity of roots. *New Phytol*. 93: 61-66
- Lewis, J.D. y R.T. Koide 1990. Phosphorus supply. Mycorrhizal infection and plant offspring vigor. *Funct Ecol*, 72: 1634-1642
- Li, X-L, Marschner, H. y V. Römheld 1991. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant Soil*, 36 : 49±57
- Liu, A., Hamel, C., Hamilton, R.I., Ma, B.L., y D.L. Smith 2000. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza*, 9 : 331-336
- Liu, A., Wang, B. y C. Hamel 2004. Arbuscular mycorrhiza colonization and development at suboptimal root zone temperature. *Mycorrhiza*, 14:93–101
- Lugo, M.A. y M.N. Cabello 2002. Native arbuscular mycorrhizal (AMF) from mountain grassland (Córdoba, Argentina) I, Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia*, 94: 579-586

- Matsubara, Y., Kayukawa, Y. y H. Fukui 2000. Temperature-stress tolerance of asparagus seedlings through symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungus. *J Jap Soc Horti Sci*, 69:570–575
- McGee, P.A. 1989. Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizas in a semi-arid soil. *Mycol Res*, 92: 28-33
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G, Fairchild, G.L. y J.A. Swan 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol*, 115: 495-501
- Mendoza, R., Goldmann, V., Rivas, J., Escudero, V., Pagani, E., Collantes, M. y L. Marbán 2002. Poblaciones de hongos micorrízicos arbusculares en relación con propiedades del suelo y planta hospedante en pastizales de Tierra del Fuego. *Ecol Austr*, 12:9–20
- Miranda J. C. C. y P. J. Harris 1994. Effects of soil phosphorus on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 128: 103-108
- Molina, R., Massicotte, H. y J.M. Trappe 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community–ecological consequences and practical implications. En: Allen, M. (Ed) *Mycorrhizal functioning: an integrative plant–fungal process*. Chapman and Hall, New York, pp 357–423
- Morton, J.B., 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: Classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* 32, 267-324.
- Morton, J.B. y G.L. Benny 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37:471-491
- Nuñez-Castillo, O. 2006. Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorizógenos arbusculares. Tesis de Maestría en biología ambiental. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- O'Connor, P.J., Smith, S.E. y F.A. Smith 2001. Arbuscular mycorrhizas influence diversity and structure in a semi-arid plant community. En: Smith, S.E. (ed) *Diversity and integration in mycorrhizas*. Proceedings of the 3rd International Conference on Mycorrhizas. Kluwer, Dordrecht
- Ontiveros, A. 1980. Análisis físico y algunos aspectos socioeconómicos de la Cuenca del Río Magdalena. Tesis licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J. y M. Zobel 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94:778–790
- Peterson R.L. y H.B. Massicotte 2004. Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Can J Bot*, 82: 1074–1088

- Pezzani, F., Montaña, C. y R. Guevara 2006. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the sucesional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert. *Mycorrhiza*, 16:285-295.
- Philips, J.,M., y D.S. Hayman 1970. Improved Procedures for Clearing Roots and Staining Parasitic and VesicularArbuscular Mycorrhizal Fungi for Rapid Assessment of Infection. *Trans Brit Mycol Soc*, 55:158-161
- Read, D.J. 1991. Mycorrhizas in Ecosystems. *Experientia*, 47:376-391.
- Read D.J. y J. Pérez-Moreno 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytol.* 157: 475-492.
- Redecker, D., Morton, J.B., y T.D. Bruns 2000. Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). *Mol Phylogenet Evol*, 14, 276-284.
- Redecker, Dirk. 2008. Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative(s). Version 14 January 2008. <http://tolweb.org/Glomeromycota/28715/2008.01.14> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Rillig M.C. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7: 740–754
- Robredo Torres, M. 2008. Distribución y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en un humedal de la Mancha, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura en biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Søren Rosendahl 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 178: 253–266
- Salas E. 2007 Las micorrizas y su importancia para el manejo y conservación de los árboles del trópico Escuela de ciencias agrarias, Universidad Nacional de costa Rica.
<http://www.una.ac.cr/inis/docs/suelos/Eduardo%20Salas.pdf>
- Schüßler, A., Schwarzott, D. y C. Walker 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res*, 105:1413-1421
- Selvaraj T. y P. Chellappan 2006. Arbuscular Mycorrhizae: A Diverse Personality. *Journal Of Central European Agriculture* 7:349-358
- Singh, R., Adholeya, A. y K.G. Mukerji 2002. Mycorrhiza in soil borne pathogens. En: A.K. Sharma, B.N. Johri. Arbuscular mycorrhizae: interactions in plants, rhizosphere, and soils Oxford & IBH Pub. Co., India. pp. 173-195
- Siqueira, J.O., Sylvia, D.M., Gibson, J. y D.H. Hubbell 1985. Spores, germination and germ tubes of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Can J Microbiol* 31: 965-971
- Smilauer, P. y M. Smilauerova 2000. Effect of AM symbiosis exclusion on grassland community. *Folia Geobot*, 35:13–25

- Smith, F.A. y S.E. Smith 1996. Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the "arbuscular" (VA) mycorrhizal symbiosis. *Adv Bot Res* 22:1-43
- Smith, M.R., Charvat, I. y R.L. Jacobson 1998. Arbuscular mycorrhizae promote establishment of prairie species in a tallgrass prairie restoration. *Can J Bot*, 76: 1947–1954.
- Smith, M., Hartnett, D., y G. Wilson 1999. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 121: 574-582.
- Smith, S.E. y D.J. Read 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, San Diego, Calif. USA. 605 pp.
- StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com
- Stiling P. D. 1999. Ecology Theories and applications 3er ed. Prentice Hall, New Jersey, EUA. 403 pp
- Strümer, S.L. y M.M. Bellei 1994. Composition and seasonal variation of spores population of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brazil. *Can J Bot*, 72: 359-363
- Turner, S. y C.F. Friese 1998. Plant-mycorrhizal community dynamics associated with a moisture gradient with rehabilitated prairie fen. *Restor Ecol*, 6: 44-51
- UNAM 2007. Macroproyecto "Manejo de ecosistemas y desarrollo humano".
[mhttp://www.iztacala.unam.mx/mmrg/mega/](http://www.iztacala.unam.mx/mmrg/mega/)
- van der Heijden M.G.A., Boller, T.W. y I.R. Sanders IR 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79:2082–2091
- Varela, L. Y D. Trejo 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zool Mex* (n.s.) Número Especial 1:39- 51
- Walker, C. y J. Trappe 1981. *Acaulospora spinosa* sp. nov. with a key to the species of *Acaulospora*. *Mycotaxon*, 12: 515-521.
- Wang, C.L., Tschen, J.S.M. y C.L. Wang 1997. Factors on the spores germination of arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus spp.* *Fungal Sci* 12:3–4
- Wardle D.A. 2002. Communities and ecosystems, linking the above ground and belowground components. Princeton University Press, Nueva Jersey. USA. 400 pp.
- Yamato, M. e M. Iwasaki. 2002. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of understory plants in a Japanese deciduous broadleaved forests. *Mycorrhiza*, 12:291–296
- Yano, K., Yamauchi, A., Lijima, M. y Y. Kono 1998. Arbuscular mycorrhizal formation in undisturbed soil counteracts compacted soil stress for pigeon pea. *Appl Soil Ecol*, 10: 95-102
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. 718 pp