



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**EVALUACIÓN DEL NÚMERO DE PROPÁGULOS VIABLES  
DE HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN LA  
REGIÓN DE NIZANDA (OAXACA) MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

**JULIO ALEJANDRO ROMERO MARTÍNEZ**

DIRECTORA DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO



2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno  
Romero  
Martínez  
Julio Alejandro  
54 25 51 93  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
092282960
2. Datos del tutor  
Dra.  
Silvia  
Castillo  
Argüero
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Sara Lucia  
Camargo  
Ricalde
4. Datos del sinodal 2  
M. en C.  
María Patricia  
Guadarrama  
Chávez
5. Datos del sinodal 3  
Dr.  
José Alberto  
Ramos  
Zapata
6. Datos del sinodal 4  
M. en C.  
Irene  
Sánchez  
Gallen
7. Datos del trabajo escrito  
Evaluación del número de propágulos viables de hongos micorrizogenos  
arbusculares en la región de Nizanda (Oaxaca) México  
69 p.  
2009

## Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a la Dra. Silvia castillo por dirigir esta tesis, por sufrir junto conmigo (aunque no tenía porque hacerlo), por toda la paciencia que me tuvo y toda la ayuda que me otorgo. Gracias de todo corazón.

Al Dr. Jorge Meave por dejarme colaborar en el proyecto “Análisis de las relaciones ecológicas, geológicas, edáficas y biogeográficas y su importancia en la diferenciación biológica en un paisaje complejo del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca” a través de la realización de esta tesis.

A Irene Sánchez Gallen por la revisión de esta tesis, por su ayuda en el invernadero y en el laboratorio, por las innumerables platicas y regaños, por las salidas a los Tuxtlas, y más que otra cosa por su amistad.

A Patricia Guadarrama por proponerme la realización de esta tesis, por la ayuda en el campo, en el laboratorio, en el invernadero, en el desarrollo del manuscrito, en la revisión del mismo y por defenderme de Silvia (jajaja, no es cierto Silvia).

Al Dr. José Ramos por el apoyo para calcular el número más probable de propágulos, por el apoyo para la realización de esta tesis y por la revisión de la misma.

A la Dra. Sara Lucia Camargo por todos los comentarios y observaciones que enriquecieron este trabajo y por la revisión del mismo (me hubiera gustado que fuera mucho mejor).

A Eduardo Pérez García por las salidas y su ayuda en el campo, por la facilitación de toda la información que tenía que ver con Nizanda, por los regaños (jajaja, casi lo logras lalo), y por sus canciones en el campo y en el laboratorio (ojitos mentirosos... jajaja).

A Marco Romero por su ayuda con el equipo del laboratorio.

A Diego Olivera por toda la ayuda que me dio en el invernadero y en el laboratorio, por enseñarme que aun alguien que te cae mal puede llegar a ser uno de los mejores amigos (jajaja), por enseñarme a divertirme en las fiestas, por su amistad y compañía.

A Wendy por toda la ayuda en el invernadero y en el laboratorio, por sufrir conmigo las micorrizas y por su amistad.

A todos los amigos del laboratorio que con algo ayudaron a la realización de este trabajo, gracias Osvaldo, Yuriana, Marina, Liz, Lizbeth, Ernesto, Gaby, Isela, Eunice, Neli, Audra, Hugo, Ivan, Juan Carlos, etc.

A toda mi familia, que aunque no esta muy presente en mi vida en estos momentos siempre la tengo cerca en mi pensamiento, en especial a mi madre Lucia Martínez, a mi hermano Adrián Romero, a Mi padre Fernando Romero y a mi hermana Reyna Morales. Parte importante de lo que soy se los debo a ellos, a mis tías y a mis primos.

A todos mis amigos: Julio, Ana, Lilibeth, León, Karla Najera, Wolke, Ivan, Tulio, Carmen, Luis, Adrianita, Adriana Nava, Aixchel, Ricardo, Tatiana, Rene, Marlene Flores, Lorena, Tania, Valeria, Sandra, Ariadna Cortez, Nora, Silvia, Rosy Gutierrez, Marlene Gutierrez, Luis y Rosa, Emanuel, David, Mahiem, Fernando Luevanos, Zenen, Abdon y a todos los que se me olvidan en este momento (no se ofendan si no los mencione), la vida no sería la misma sin todos ustedes.

Al básquetbol, (sin el cual, a través del arbitraje, no se si hubiera terminado esta tesis) y a todos mis amigos arbitros, en especial a José Luis Venegas y a su esposa Claudia que fueron los que me iniciaron en el arbitraje, gracias a José Luis Valdez, Lucina, Poncho, Memo, Elvira y Camacho, sin su compañía todo este tiempo hubiera sido inaguantable.

A Karla Franco...

Este trabajo se realizo con el apoyo de PAPIIT (IN221503-3), UNAM.

## Sintaxis

Un hombre mirando fijamente sus ecuaciones dijo que el universo tuvo un comienzo. Hubo una explosión, dijo. Un estallido de estallidos, y el universo nació. Y se expande, dijo. Había incluso calculado la duración de su vida: diez mil millones de revoluciones de la Tierra alrededor del sol. El mundo entero aclamó; hallaron que sus cálculos eran ciencia. Ninguno pensó que al proponer que el universo comenzó, el hombre había meramente reflejado la sintaxis de su lengua madre; una sintaxis que exige comienzos, como el nacimiento, y desarrollos, como la maduración y finales como la muerte, en tanto declaraciones de hechos, el universo comenzó, y está envejeciendo, el hombre nos aseguró, y morirá, como mueren todas las cosas, como el mismo murió luego de confirmar matemáticamente la sintaxis de su lengua madre.

## La otra sintaxis

¿El universo, realmente comenzó? ¿Es verdadera la teoría del Gran Estallido? Estas no son preguntas, aunque suenen como si lo fueran. ¿Es la sintaxis que requiere comienzos, desarrollos y finales en tanto declaraciones de hechos, la única sintaxis que existe? Ésa es la verdadera pregunta. Hay otras sintaxis. Hay una por ejemplo, que exige que variedades de intensidad sean tomadas como hechos. En esa sintaxis, nada comienza y nada termina; por lo tanto, el nacimiento no es un suceso claro y definido, sino un tipo específico de intensidad, y asimismo la maduración, y asimismo la muerte. Un hombre de esa sintaxis, mirando sus ecuaciones, halla que ha calculado suficientes variedades de intensidad para decir con autoridad que el universo nunca comenzó y nunca terminará, pero que ha atravesado, atraviesa y atravesará infinitas fluctuaciones de intensidad. Ese hombre bien podría concluir que el universo mismo es la carroza de la intensidad y que uno puede abordarla para viajar a través de cambios sin fin. Concluirá todo ello y mucho más, acaso sin nunca darse cuenta de que esta meramente confirmando la sintaxis de su lengua madre.

El lado activo del infinito

Carlos Castaneda

# ÍNDICE

## AGRADECIMIENTOS

## RESUMEN

<b>1 INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Micorriza arbuscular</b>	<b>1</b>
<b>1.2 Potencial de inóculo y propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)</b>	<b>3</b>
<b>1.2.1 Estimación del potencial de inóculo</b>	<b>6</b>
<b>1.3 Factores que modifican el potencial de inóculo</b>	<b>7</b>
<b>1.3.2 Potencial de inóculo y la estructura del paisaje</b>	<b>8</b>
<b>2 ANTECEDENTES</b>	<b>11</b>
<b>2.1 Justificación</b>	<b>14</b>
<b>3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b>	<b>15</b>
<b>3.1 Objetivo general</b>	<b>15</b>
<b>3.2 Objetivos particulares</b>	<b>15</b>
<b>3.3 Hipótesis</b>	<b>16</b>
<b>4 MÉTODOS</b>	<b>16</b>
<b>4.1 Sitio de estudio</b>	<b>16</b>
<b>4.1.1 Localización</b>	<b>16</b>
<b>4.1.2 Clima</b>	<b>18</b>
<b>4.1.3 Suelos</b>	<b>18</b>
<b>4.1.4 Vegetación</b>	<b>19</b>
<b>4.2 Descripción de los tipos de vegetación estudiados</b>	<b>20</b>

4.2.1 Selva baja caducifolia (SBC)	20
4.2.2 Selva mediana Subperennifolia (SMS)	21
4.2.3 Sabana (SAB)	22
4.2.4 Matorral subinerme (MSI)	22
4.2.5 Matorral xerófilo (MX)	23
4.3 Sitios y colecta de suelos	23
4.4 Obtención del número de propágulos viables	24
4.5 Análisis de los datos	32
5 RESULTADOS	34
6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	40
7 LITERATURA CITADA	47
APÉNDICES	59



## RESUMEN

El número total de propágulos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) presentes en un sitio puede afectar desde el crecimiento de las plantas hospederas hasta los procesos naturales que controlan la diversidad y abundancia vegetal y puede ser un indicativo del grado de conservación. Existen pocas comparaciones del número de propágulos entre tipos de vegetación en un área geográfica definida. El objetivo de este trabajo fue estimar el número de propágulos viables de HMA de cinco tipos de vegetación, y sus variantes, en Nizanda, Oaxaca. Se tomaron muestras de suelo en seis sitios de selva baja caducifolia (SBC), uno de selva mediana subperennifolia (SMS), dos de matorral subinerme (MSI), uno de matorral xerófilo (MX) y dos de sabana (S). Se realizó un bioensayo en invernadero con *Sorghum vulgare* L. como planta trampa y se empleó el método del número más probable (NMP). Además se consideró la riqueza de especies vegetales, la concentración de fósforo total y de carbono, la conductividad eléctrica y el pH. Se obtuvo el número promedio de propágulos infectivos por sitio de muestreo y se comparó entre ellos. Se detectaron propágulos viables en todos los sitios de estudio. La SBC tuvo los valores más altos de propágulos, así como el más bajo (2462 y 9 por 100g de suelo). El promedio de propágulos viables por tipos de vegetación fue en: Selva baja caducifolia ( $849.2 \pm 510.2$ ), Sabana ( $298.2 \pm 285.5$ ), Matorral subinerme ( $1465.3 \pm 275.9$ ), mientras que en la Selva mediana subperennifolia y el Matorral xerófilo los valores totales fueron de 25.3 y 287.2, respectivamente, ya que en ambos casos no se contó con réplicas. Se formaron dos grupos de sitios que fueron significativamente diferentes entre sí, el grupo con los valores más altos de

propágulos se formó con los sitios:  $SAB_{gfS}$ ,  $MS_{ifN}$ ,  $MS_{ifv}$ ,  $SBC_{s2S}$  y  $SBC_{c2N}$ , mientras que el grupo con los valores más bajos de propágulos englobó a los sitios:  $SBC_{fv}$ ,  $SAB_{fv}$ ,  $SBC_{s2N}$  y  $SMS_r$ . Un tercer grupo con los sitios  $SBC_f$ ,  $SBC_{c2S}$  y  $MX_{c2}$  no se diferenció totalmente de los otros dos grupos. La riqueza de especies vegetales y los factores edáficos considerados de cada tipo de vegetación no se relacionó, de manera lineal, con el número de propágulos viables de HMA. La alta heterogeneidad espacial determinó en gran medida las altas variaciones en el número de propágulos viables, lo que hace de esta zona un sitio muy interesante para profundizar en el estudio de la relación HMA y planta.

# 1 INTRODUCCIÓN

## 1.1 Micorriza arbuscular

La micorriza arbuscular (MA) es una asociación simbiótica mutualista formada entre hongos pertenecientes al phylum Glomeromycota, llamados hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), y las raíces de la mayoría de las plantas vasculares.

Este tipo de micorriza debe su nombre a una de sus estructuras características, el arbusculo, el cual se forma dentro de las células corticales de las raíces de las plantas por ramificaciones dicotómicas de las hifas, y es el sitio donde se lleva a cabo el intercambio de nutrientes entre los dos simbioses (Gupta *et al.*, 2000).

El sistema micorrízico arbuscular se desarrolla primariamente en el interior de la raíz para luego extenderse hacia el suelo. Internamente, hay hifas que están en contacto con el tejido de la raíz, penetrando intra e intercelularmente formando arbusculos, vesículas y esporas, y externamente se conforma por hifas que se ramifican en el suelo, así como esporas y células auxiliares (Smith y Read, 1997). En el suelo, este sistema ramificado de hifas es capaz de interconectar plantas de la misma o de diferentes especies, permitiendo en ciertas condiciones un flujo de nutrientes entre ellas (Bethlenfalvay *et al.*, 1999; Bonfante y Perotto, 1995).

Una característica ecológica fundamental de la micorriza arbuscular es que es mutualista, ello implica que ambos participantes, sin importar los costos que tiene la asociación, obtienen beneficios que los rebasan, por ello el balance neto entre beneficios y costos es positivo (Allen y Allen 1980; Barea y Azcón-Aguilar 1982; Danneberg *et al.*, 1992; Jentschel *et al.*, 2007); sin embargo, es un balance

muy frágil que se puede romper dependiendo de las condiciones ambientales, tales como concentración de nutrientes y agua, y de los interactuantes (Sieverding, 1991). Los beneficios para los HMA, por parte de las plantas, son la obtención de carbohidratos provenientes de la fotosíntesis y un microhábitat en el cual pueden completar su ciclo de vida; ellos son completamente obligados de la relación porque no pueden sintetizar su propio alimento y no lo pueden obtener de otro lado (Harley y Smith, 1983; Smith y Read, 1997).

Por su parte, las plantas obtienen una gran cantidad de beneficios de los HMA. Estos hongos tienen un papel multifuncional debido a que incrementan la superficie de absorción de macronutrientes, en especial fósforo (P), micronutrientes y agua del suelo (Smith y Read, 1997), con ello las plantas optimizan su estado hídrico, incrementan sus tasas de fotosíntesis y presentan mayor resistencia en las raíces a organismos patógenos (Moser y Haselwandter, 1983; Linderman, 1988).

Asimismo, la presencia de HMA puede afectar el balance de la competencia vegetal ya que especies con una menor capacidad competitiva pero altamente micotróficas, si llegan a ser colonizadas tempranamente por HMA, podrían coexistir con aquéllas de mayor habilidad competitiva debido a que tendrían ventajas en la absorción de nutrientes y agua, incrementando la diversidad de la comunidad (Kottke, 2002; Hart et al., 2003); no obstante, si la especie vegetal más competitiva es altamente micotrófica, su dominancia se vería asegurada a lo largo del tiempo y la diversidad de la comunidad se reduciría (Cuenca, 2004).

Las diversas formas en que los HMA interactúan con las plantas traen como consecuencia que ellos sean un factor importante de la biodiversidad, la

productividad y la estructura de las comunidades vegetales (Read, 1991; van der Heijden et al., 1998a; van der Heijden *et al.*, 1998b). De hecho, existe una propuesta, sustentada por experimentos de microcosmos, que establece una relación directa y positiva entre la riqueza fúngica y la riqueza vegetal, explicada en función de la complementariedad funcional, la cual se refiere a que, a pesar de no existir una especificidad entre HMA y planta, sí existe una relación tan estrecha entre una especie de hongo y una de planta, tal que la obtención de carbohidratos es diferente dependiendo del hongo y la planta; sin embargo, no necesariamente es bidireccional, ello implica que aquel hongo que recibe más fotosintatos no necesariamente es el que proporciona mayor cantidad de nutrientes y viceversa (van der Heijden *et al.*, 1998b; Bever *et al.*, 1996).

## **1.2 Potencial de inóculo y propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)**

El potencial de inóculo es la cantidad de propágulos en el suelo (Kiers et al., 2000). Los cuales son el medio por el cual los HMA dan lugar a una asociación micorrízica, si encuentran una raíz susceptible de ser colonizada; lo cual se puede dar por esporas, raíces colonizadas o fragmentos de éstas y la red de micelio que está en el suelo (Brundrett y Abbott, 1995), no todos los tipos de propágulos son igual de efectivos al momento de colonizar nuevas plantas. En los suelos no perturbados podría esperarse que las hifas extraradicales fueran más efectivas que las esporas, ya que la colonización a partir de estas últimas requiere de una inversión de energía hasta que el micelio extraradical se desarrolle y comience a beneficiar a la planta, además de que es más probable que la raíz haga contacto

primero con una red hifal ya desarrollada que con una espora que tiene que germinar primero y luego hacer contacto con una raíz (Klironomos y Hart 2002).

El micelio se deriva de las esporas germinadas o de las raíces micorrizadas, pero una vez establecido se puede considerar un propágulo diferente debido a su posición, estructura y patrón espacial de crecimiento (Brundrett y Abbott, 1995; Requena *et al.*, 1996). Dentro de las raíces se forman varias estructuras fúngicas: vesículas, arbuscúlos, ovillos e hifas no especializadas, que tienen el potencial de colonizar a otras raíces, por eso los segmentos de raíces vivas o muertas pueden ser también una fuente de inóculo (Klironomos y Hart, 2002).

Las esporas han sido generalmente consideradas como el propágulo más importante de los HMA (Brundrett y Abott, 1994), pues tienen una mayor probabilidad de ser dispersadas en grandes áreas y son estructuras de resistencia que pueden soportar altas temperaturas y baja disponibilidad de agua sin perecer, además es, a través de ellas, que se lleva a cabo la identificación del hongo. No obstante, su permanencia en el suelo, las expone a parásitos y depredadores que las dañan o eliminan, por ello el número de esporas presentes en un sitio no ha podido ser correlacionado con el potencial para formar la interacción, debido a que algunas esporas que parecen en buenas condiciones pueden estar muertas, ser ya muy viejas o estar en diferentes estados de latencia, lo que implica que la germinación puede ocurrir lentamente, asegurando un reservorio de inóculo por varios años pero que, a veces, no es importante si solo se quiere evaluar su capacidad de colonización temprana de los sistemas radicales, como es el objetivo

de diversos métodos de estimación del potencial de inóculo de un sustrato (An *et al.*, 1990; Cuenca *et al.*, 2004).

Por todo lo anterior, dependiendo del ambiente o época, la importancia relativa de la red micelial y de las raíces colonizadas puede ser mayor que la de las esporas como fuente de inóculo (Janos, 1992).

Otro factor importante a considerar para evaluar el potencial de inóculo de un sitio son las diferentes estrategias de colonización de los HMA, por ejemplo, miembros de los géneros *Glomus* y *Acaulospora* son capaces de colonizar a través de todos los tipos de propágulos, mientras que *Gigaspora* y *Scutellospora* colonizan principalmente por medio de esporas y en un grado mínimo por fragmentos de raíces (Klironomos y Hart, 2002; Cuenca *et al.*, 2004). De esta manera, comunidades vegetales donde abundan ciertos géneros, su potencial de inóculo puede verse limitado a la acción de las esporas, fragmentos de raíces o todos en conjunto y es en este punto donde el factor diversidad, tanto de plantas como de hongos, puede ser fundamental para explicar el potencial de inóculo de un suelo determinado, porque dada la relación no específica, pero sí complementaria, de HMA-planta, a un mayor número de especies vegetales se promueve un mayor número de especies fúngicas y viceversa, lo que implica un mayor espectro de capacidades para inocular, es decir, una zona altamente diversa en plantas, será altamente diversa en hongos y tendrá un mayor potencial de inóculo que una menos diversa (Carvalho *et al.*, 2003), aunque muy pocos estudios han explorado esta hipótesis.

### 1.2.1 Estimación del potencial de inóculo

Cuando se comenzó a comprender la importancia de la asociación micorrízica y, en particular, de los beneficios que reportaría a la agricultura y al entendimiento de los procesos naturales que controlan la diversidad y abundancia de las especies vegetales, se volvió una tarea importante determinar la capacidad de un suelo para colonizar las plantas ahí existentes (Porter, 1979; Tommerup, 1992), porque ello determina cuán eficiente es dicho suelo para formar micorriza arbuscular e incrementar el desempeño de las plantas (Sieverding, 1991), quienes, a su vez, pueden tener un efecto en la composición y estructura de las comunidades de HMA a través de la regulación en la asignación de carbono a las raíces, en la producción de metabolitos secundarios, así como en cambiar las condiciones microambientales del suelo (Zangaro *et al.*, 2008).

La tasa de colonización puede estar directamente relacionada con la cantidad, calidad y diversidad de propágulos (hyphas extraradicales, esporas y raíces colonizadas,) de HMA en el suelo considerando un hospedero específico y un suelo determinado. Bajo condiciones experimentales, el número de unidades de colonización por longitud o biomasa de la raíz se incrementa en una proporción lineal a la densidad del inóculo fúngico (Nehl *et al.*, 1999). Sin embargo, en condiciones naturales esto no ha sido probado. Lo que si se ha evaluado es el nivel de infestación en algunos cultivos a través de bioensayos con plantas-trampa (Merz, 1989), lo cual ha tenido como objetivo evaluar el porcentaje de colonización, de la raíz de la planta trampa como medida del potencial de inóculo (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2008) por otro lado las técnicas serológicas (Walsh *et al.*, 1996) y técnicas moleculares (Bell *et al.*, 1999), tienen la ventaja en cuanto a



que se puede detectar una amplia gama de microorganismos y organismos que no pueden ser aislados en cultivos puros, porque pueden amplificar segmentos específicos de ADN (Mcpherson, M. 1991). Estas técnicas moleculares se basan en la obtención de un patrón electroforético de bandas de ADN, llamado huella genómica, obtenidas por digestión con enzimas de restricción o sintetizadas por la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). (Mcpherson, M. 1991) estas últimas también se han utilizado principalmente para detectar patógenos en algunos cultivos (Mcpherson, M. 1991)

### **1.3 Factores que modifican el potencial de inóculo**

El suelo representa un recurso clave, ya que en el se realizan los procesos biogeoquímicos necesarios para la incorporación de compuestos orgánicos, además de regular el sistema hidrológico (Morgan *et al.*, 2005). Su calidad y heterogeneidad depende de sus propiedades físicas y químicas y de la actividad y diversidad de su biota (Doran y Linn, 1994). El suelo y su biota interactúan en la interfase raíz-suelo, en la zona conocida como rizósfera, que es dinámica con un ambiente químico y biológico claramente distinto al resto del suelo (Lynch, 1990; Azcón-Aguilar y Barea, 1992; Kennedy y Smith, 1995; Bowen y Rovira, 1999).

La capacidad de desarrollar una colonización por parte de los HMA depende de la humedad y temperatura, así como del contenido de materia orgánica y, muy especialmente, de la composición vegetal (van der Heijden *et al.*, 1998a).

La micorriza arbuscular actúa como prolongación del sistema radical y aumentan la asimilación de nutrientes del suelo, principalmente fósforo, debido a

que el diámetro y longitud de sus hifas extrarradicales actúan en el suelo incrementado el volumen del ambiente edáfico (Smith y Read, 1997), e incluso pueden tomar agua del suelo cuando se encuentran con un valor de potencial hídrico no accesible para ser extraído por las raíces de las plantas (Grime *et al.*, 1987; Allen y Allen, 1990; Gange *et al.* 1990; Hartnett *et al.*, 1993; van der Heijden *et al.*, 1998a; van der Heijden *et al.*, 1998b; Klironomos, 2000; Bethlenfalvay, 1999).

### **1.3.2 Potencial de inóculo y la estructura del paisaje**

La ecología del paisaje destaca la idea de heterogeneidad y cómo ésta influye en la vida de los organismos, en su dispersión, en la manera de obtener recursos, su reproducción e interacciones bióticas (Terradas, 2001). La heterogeneidad es un carácter de las regiones compuestas por diferentes elementos, como son su forma, tamaño o naturaleza (Burel y Baudry, 2002).

Durán *et al.*, (2002) y Gurevitch *et al.*, (2002) definen paisaje como un ecosistema delimitado espacialmente a nivel de mesoescala, que presenta una naturaleza heterogénea y una estructura inherente, que teóricamente se encuentra conformada por parches homogéneos en sus características litológicas, edáficas, topográficas y biológicas; dentro de este paisaje se encuentra la vegetación y otros organismos, estructural o funcionalmente importantes, entre ellos están los microorganismos edáficos, que son un componente importante de la biomasa del suelo y, como ya se ha mencionado, su actividad juega un papel clave en el reciclaje y disponibilidad de los nutrientes (Sylvia *et al.*, 1998).

La estructura del paisaje tiene dos componentes, la cantidad de posibles tipos de hábitats diferentes y su arreglo espacial. Dentro de los diferentes hábitats se pueden mencionar, 1) la matriz, que está formada por un determinado tipo de hábitat dominante y con un grado máximo de conexión 2) los parches que son extensiones de terreno ambientalmente diferentes y que forman otros hábitats sobre la matriz (con un grado menor de conexión) y que cuando son pequeños y están completamente rodeados por la matriz, suelen denominarse enclaves, 3) los corredores que son elementos alargados de conexión y 4) pasos discontinuos que son sucesiones de pequeños parches permitiendo el paso de especies (Terradas, 2001).

Dentro de un paisaje heterogéneo, la asociación micorrízica arbuscular puede intervenir en el modelaje de la estructura y la dinámica de las poblaciones y comunidades vegetales (Cairney, 2000), debido a la complementariedad funcional de los HMA y su relación con la estructura de la comunidad vegetal, lo cual puede estar ligado con la distribución espacial de los propágulos infectivos de los HMA (Carvalho *et al.*, 2003) y su potencial de inóculo. Es importante recalcar que la combinación de taxa vegetales y condiciones edafoclimáticas particulares son los determinantes de la composición de especies de HMA y la proporción de esporas viables que cada una de éstas produzca (Morton *et al.*, 1995).

De esta manera, esta tesis tiene como objetivo general analizar la relación entre el potencial de inóculo de HMA en comunidades vegetales con diferente estructura, en una región altamente heterogénea de Nizanda, Oaxaca. Forma parte del proyecto de investigación “Análisis de las relaciones ecológicas, geológicas, edáficas y biogeográficas y su importancia en la diferenciación

biológica en un paisaje complejo del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca” (PAPIIT IN221503-3) cuyo objetivo general fue obtener conocimiento florístico y ecológico de esta región.



## 2. ANTECEDENTES

La mayoría de las investigaciones que se han llevado a cabo sobre la densidad o el número de propágulos de HMA se ha centrado en la comparación entre zonas con varios grados de disturbio de un mismo tipo de vegetación, pero con una estructura diferente, y entre diferentes épocas del año (Guadarrama-Chávez, 2008; Guadarrama-Chávez *et al.*, 2008; Sanders, 2004; van der Heijden *et al.*, 1998b).

En Colombia, en suelos cultivados, se encontró una relación directa entre el contenido de materia orgánica y la densidad de propágulos de HMA, la cual, al disminuir el contenido de materia orgánica de los suelos tropicales, en función de la profundidad del suelo, disminuyó también (Toro y Sieverding, 1986).

En suelos de matorrales de Somalia, se halló que existía un número menor de propágulos de HMA en áreas con vegetación degradada (sobrepastoreadas, taladas o clareadas) que en áreas no perturbadas, esto se explica porque la energía fijada por fotosíntesis en la vegetación degradada es menor que en la vegetación conservada, lo cual repercute negativamente en la asignación de carbono al hongo y éste, a su vez, asigna menos a la producción de esporas u otros propágulos (Michelsen y Rosendahl, 1990).

Fischer (1994) en un estudio, donde la vegetación original era selva alta perennifolia, comparó el número de propágulos en sitios sin vegetación, pastizales abandonados y selvas con vegetación secundaria, usando el método del número más probable, y obtuvo que el menor número de propágulos de HMA se encontraba en los sitios desnudos (0.2-10 propágulos por 100g de suelo seco), después en la selva con vegetación secundaria (0.6-10 propágulos por 100g de

suelo seco) y el mayor se presentó en los pastizales (57-63 propágulos por 100g de suelo seco). Resultados contrarios a lo esperado, que era que la selva tuviera el valor más alto y el pastizal intermedio, esto probablemente se debió, en primer lugar, a que el método de extracción del suelo destruyó las redes de hifas, las cuales, se supone, son el propágulo principal en los sitios de selva con vegetación secundaria, y a que se retiró la capa de hojarasca para colectar el suelo la cual se ha demostrado que sostiene una proporción importante de las raíces colonizadas por HMA (Tommerup y Abbott, 1981); otra posibilidad es que la identidad de las plantas trampa empleadas (*Psidium guajava* L. y *Allium cepa* L.) favoreció más el desarrollo de especies de HMA que se encuentran en los pastizales.

Sieverding (1991) registró en las sabanas sudamericanas un número de propágulos infectivos de HMA menor que en suelos de cultivo de *Cassava sp* (Euphorbiaceae) (yuca). Estas diferencias las atribuyó, parcialmente, a diferencias en la textura del suelo ya que existió una tendencia a la disminución de propágulos cuando los suelos eran más arenosos. Mientras que en un estudio que se llevó a cabo en La Gran Sabana, en Venezuela, se encontró que el número de propágulos de HMA fue mayor en sitios de sabana sin disturbio, que en aquellas con disturbio; sin embargo, el mayor número de propágulos se presentó en áreas plantadas con *Brachiaria decumbens* (Poaceae) con alto grado de disturbio (Cuenca y Lovera, 1992).

Por otro lado, en la zona climática mediterránea del oeste de Australia, Brundrett y Abbott (1994, 1995) no encontraron fluctuaciones estacionales en el número de propágulos en los suelos de un bosque de eucaliptos “jarrah forest”, pero sí variaciones espaciales a lo largo de transectos dentro del bosque. Los

autores plantearon que existirían fluctuaciones estacionales en el número de propágulos de HMA debido a que en primavera y otoño la temperatura cálida del suelo coincide con niveles adecuados de humedad, lo que permite el crecimiento de las raíces de los árboles y con ello un incremento en la actividad micorrízica; no obstante, durante el verano, que es el periodo seco, los propágulos tuvieron una capacidad similar para formar micorrizas debido a la presencia de una red de hifas en el suelo durante todo el año; mientras que las diferencias detectadas espacialmente se deben probablemente a una heterogeneidad en los parches de suelo, donde los propágulos de hongos micorrizógenos pueden ser comunes o escasos debido a diferencias en el substrato o por preferencias diferenciales de las raíces hacia los parches de suelo.

En un estudio sobre el establecimiento de la palma *Desmoncus orthacanthos* Martius, en una selva mediana en Yucatán, México, Ramos-Zapata *et al.*, (2006) cuantificaron el número de propágulos de la selva mediana madura y de un acahual (vegetación secundaria) que tenía diez años de haber sido talado y quemado y ocho años de no ser utilizado para la agricultura; los autores encontraron que el número de propágulos de HMA fue mayor en el acahual que en la selva madura, lo que concuerda con otros trabajos donde reportan que en sistemas en regeneración después de un disturbio, el potencial de inóculo de los suelos se incrementa en comparación con los sistemas no perturbados (Fischer, 1994; Cuenca y Lovera, 1992). Esto está relacionado con lo que menciona Picone (2000) acerca de que en zonas no perturbadas la red hifal puede ser la fuente principal del inóculo, ya que las hifas pueden colonizar más rápido a una planta que una espora. Como es de esperarse que la red hifal de los bosques primarios y



secundarios esté más desarrollada, debido a que sus comunidades están menos impactadas por la perturbación (Janos, 1992), el aumento en la cantidad de esporas en los potreros podría compensar la falta de una red hifal desarrollada como fuente de inóculo micorrízico, resultados encontrados también por Gavito *et al.*, (2008).

Guadarrama-Chávez (2008), en parcelas de diferente edad de selva baja caducifolia en la región de Nizanda, con estados sucesionales diferentes, encontró una fluctuación muy grande en el número de propágulos infectivos y no detectó diferencias significativas entre edad de abandono y estacionalidad.

## **2.1 Justificación.**

En la región de Nizanda, Oaxaca, el paisaje está conformado principalmente por lomeríos de filitas de baja altitud, con afloramientos de roca caliza carentes de suelo desarrollado y se pueden encontrar diferentes tipos de vegetación de acuerdo a características abióticas muy particulares, en general, se pueden distinguir grandes manchones de selva baja caducifolia y sabanas y, en ambientes restringidos, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, matorral subinermes, matorral xerófilo, bosque de galería y vegetación acuática y subacuática (Pérez-García *et al.*, 2001).

Con el fin de realizar una aproximación a este mosaico de vegetación pero desde un punto de vista hipogeo, tratando de entender una parte de la funcionalidad de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en conjunción con la comunidad vegetal, nos propusimos determinar el potencial de inóculo de cada una de estas unidades y, así, conocer de manera más real y

precisa el papel ecológico que estos hongos pueden estar jugando en diferentes hábitats. De hecho, tal conocimiento podría utilizarse, para planear estrategias de conservación y manejo de las comunidades vegetales de zonas áridas, utilizando a los HMA como una herramienta para llevar a buen término dichas estrategias.

Asimismo, quiero enfatizar que, a pesar de que hay varias publicaciones que han evaluado el potencial de inóculo, éste es el primer trabajo a nivel mundial que aborda esta pregunta en un paisaje tan heterogéneo con tipos de vegetación conservada tan diferentes entre sí y concentrados en una pequeña región.

### **3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

#### **3.1 Objetivo general.**

Analizar el potencial de inóculo, a través del número de propágulos viables, de hongos micorrizógenos arbusculares en diferentes comunidades vegetales de la región de Nizanda, Oaxaca, México.

#### **3.2 Objetivos particulares.**

- 1.- Determinar el número de propágulos viables de hongos micorrizógenos arbusculares en el mosaico de vegetación de la región de Nizanda.
- 2.- Relacionar el número de propágulos viables de HMA con algunas variables abióticas y algunas características del tipo de vegetación.

#### **3.3 Hipótesis.**

Los diferentes tipos de vegetación pueden alterar significativamente la composición y estructura de las comunidades de HMA, por medio de la influencia que puedan tener en su propagación (*e.g.*, tasas de esporulación), crecimiento y/o supervivencia. Dada la relación entre plantas y hongos micorrizógenos arbusculares, a mayor riqueza vegetal, mayor número de propágulos de HMA.

La estructura vegetal y las condiciones edafoclimáticas particulares determinarán la cantidad de inóculo debido a su influencia en la composición de especies de HMA, la cual a su vez explica el potencial de inóculo de un sitio dado.

## **4 MÉTODOS**

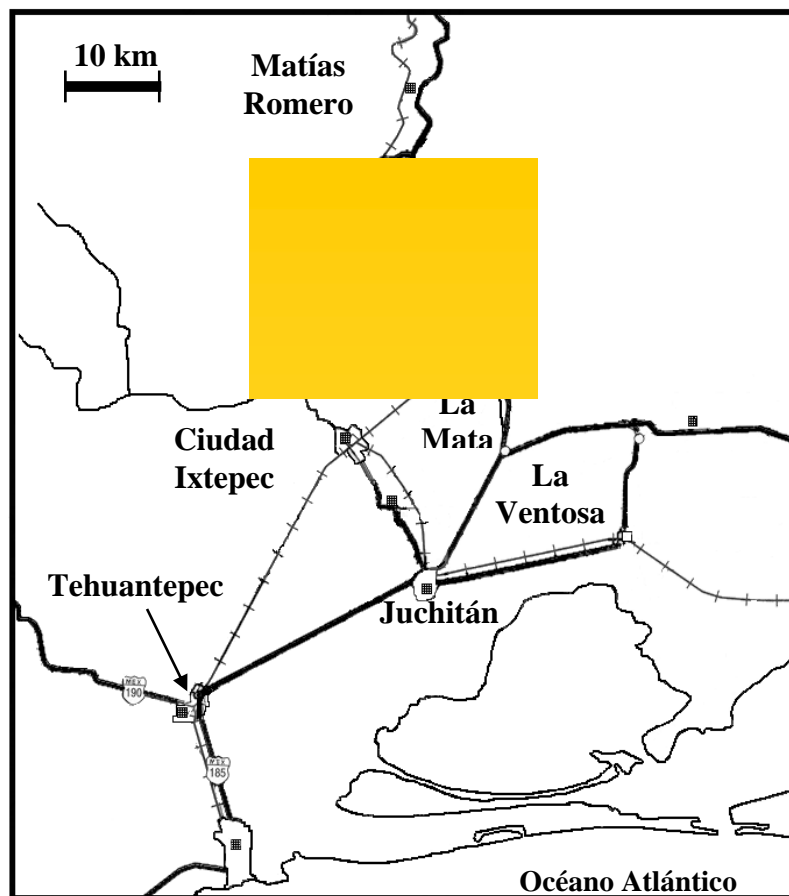
### **4.1 Sitio de estudio**

#### **4.1.1 Localización**

El sitio de estudio se encuentra en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, localizado geográficamente entre los 16° 36' N, 95° 08' O y los 16° 43' N, 94° 57' E y se encuentra a 13.5 km al norte de Ciudad Ixtepec, en el Distrito de Juchitán, Oaxaca (Fig. 1). La región de Nizanda cubre aproximadamente 90 km<sup>2</sup> (Pérez-García y Meave, 2006).



a)



b)

**Figura 1.** Ubicación de la región de Nizanda, Oaxaca México. Tomado de Pérez-García *et al.*, (2001). a) Ubicación de la región de Nizanda dentro de la República mexicana. b) Ubicación de la región de Nizanda dentro del estado de Oaxaca.

#### **4.1.2 Clima**

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano ( $Aw_0$ ), la temperatura promedio anual en Nizanda es de  $25^{\circ}\text{C}$  y la precipitación total promedio anual es de 1000 mm, se distingue una época seca de noviembre a abril y una lluviosa de mayo a octubre (Pérez-García y Meave, 2001).

#### **4.1.3 Suelos**

En la región, los tipos de suelo predominantes son litosoles, aunque se llegan a presentar los feozems háplicos y los regosoles eutricos. Los suelos son someros en las cimas de los lomeríos y poseen muchas granas superficiales; en los piedemontes se presenta una acumulación intermedia, mientras que en las planicies aluviales pueden llegar a tener una profundidad superior a un metro. Los tipos de rocas dominantes son las filitas y las calizas (Pérez-García *et al.*, 2001). Los valores promedio de pH fluctúan entre 6.01 y 7.94, es decir son neutros a un poco básicos; tanto la conductividad eléctrica (C.E.) como el carbono orgánico (C.O.) presentan altas variaciones, sus valores se encuentran entre 54 (sabana) y  $625\ \mu\text{S cm}^{-1}$  (selva baja conservada), y entre 1.20 (Selva mediana) a 10.39% (selva baja conservada), respectivamente. Con respecto al fósforo total (P), sus valores son altos y fluctúan entre 4 y  $37\ \text{mg kg}^{-1}$  (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Valores promedio de pH, conductividad eléctrica (C.E.), carbono orgánico (C.O.) y fósforo total (P) en los sitios de muestreo (Apéndice 2) (datos tomados del proyecto PAPIIT IN221503-3).

Sitios	Tipo de vegetación	pH	C.E. ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	C.O. (%)	P ( $\text{mg kg}^{-1}$ de suelo)
SBC <sub>C2S</sub>		7.81	625.00	10.39	13.99
SBC <sub>C2N</sub>		6.01	152.36	5.01	22.35
SBC <sub>S2S</sub>	Selva baja caducifolia	7.92	233.75	5.41	36.61
SBC <sub>S2N</sub>		7.73	317.20	8.09	24.21
SBC <sub>F</sub>		7.33	279.80	5.59	19.60
SBC <sub>FV</sub>		6.91	142.32	3.96	8.26
SM <sub>SR</sub>	Selva mediana	7.22	96.91	1.20	9.70
SAB <sub>GFS</sub>	Sabana	5.91	55.40	2.03	9.14
SAB <sub>FV</sub>		6.03	53.67	2.70	3.58
MSI <sub>FN</sub>	Matorral subinerme	5.12	157.71	4.86	15.05
MSI <sub>FV</sub>		6.65	124.18	3.99	4.16
MX <sub>C2</sub>	Matorral xerófilo	7.94	383.70	4.00	15.37

#### 4.1.4 Vegetación

Pérez-García *et al.*, (2001) reconocieron siete tipos de vegetación, los cuales son: vegetación acuática y subacuática, bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia y selva mediana. Excepto por la selva baja caducifolia y la sabana que forman grandes manchones, los otros tipos de vegetación se encuentran restringidos a condiciones medioambientales particulares. También existe una parte relativamente pequeña de la superficie que está ocupada por vegetación secundaria y por sistemas agrícolas.

Dos factores que parecen ser importantes en la diferenciación florística y estructural de la vegetación en el paisaje de Nizanda, son el sustrato y la orientación de la ladera (Pérez-García, 2006). El primero tiene que ver con la cantidad de nutrientes que proporciona, mientras que el efecto de la orientación de la ladera tiene que ver con la incidencia del sol y con la de los vientos húmedos. Por esa razón, se tomó en cuenta tanto el tipo de sustrato (rocas calizas o filitas o suelo), como la orientación (lado sur o norte de una ladera), para seleccionar los sitios a muestrear. En el presente estudio se trabajó en cinco tipos de vegetación: selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, matorral subinermes, matorral xerófilo y sabana, con un total de 462, 263, 189, 130 y 70 especies colectadas, respectivamente.

## **4.2 Descripción de los tipos de vegetación estudiados**

### **4.2.1 Selva baja caducifolia (SBC)**

Es el tipo de vegetación predominante en la región, tiene importantes variaciones fisonómicas y de composición entre los diferentes sitios y está claramente asociada con el tipo de material parental sobre el que se desarrolla. Cuando crece sobre lutitas, la SBC está fuertemente dominada por diversas especies de Fabaceae (e.g. *Lonchocarpus emarginatus* y *Myrospermum frutescens*) y Mimosaceae (e.g. *Acacia picachensis* y *Havardia campylacantha*).

En el sotobosque destacan por su abundancia las cactáceas *Mammillaria voburnensis* var. *collinsii*, *Opuntia puberula* y *Pilosocereus collinsii* y las Fabaceae *Aeschynomene purpusii* y *Dalea carthagenensis*.

La SBC que se desarrolla sobre roca caliza expuesta (SBCr) es



particularmente interesante por su composición florística (Pérez-García *et al.*, 2001). Esta comunidad incluye especies arbóreas rupícolas como *Ficus pertusa*, *F. petiolaris*, y *F. ovalis* (Moraceae) y arborescentes como *Beaucarnea sp. nov.* (Nolinaceae), así como especies capaces de crecer en suelos rocosos poco desarrollados, tales como *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Recchia connaroides* (Simaroubaceae) y *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae).

#### **4.2.2 Selva mediana subperennifolia (SM)**

Esta comunidad se encuentra representada básicamente por comunidades ribereñas debido a que se desarrolla donde la humedad edáfica tiende a ser mayor. Se puede hacer una distinción entre selvas medianas subperennifolias y subcaducifolias, ya que su fenología foliar se encuentra ligada a la distribución de la humedad del suelo, en las orillas de los arroyos con caudales permanentes se presenta la selva mediana subperennifolia y en los ríos estacionales se encuentra la selva mediana subcaducifolia (Pérez-García *et al.*, 2001).

Las especies más comunes de este tipo de vegetación son: *Annona squamosa* (Annonaceae), *Andira inermis* (Fabaceae), *Augusta rivalis* (Rubiaceae), *Croton niveus* (Euphorbiaceae), *Cynometra oaxacana* (Caesalpiniaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Mimosaceae), *Ficus insipida* (Moraceae), *Hemiangium excelsum* (Hippocrateaceae), *Hiraea reclinata* (Malpighiaceae), *Inga vera* (Mimosaceae), *Malmea depressa* (Annonaceae), *Rondeletia leucophylla* (Rubiaceae) y *Tabebuia pentaphylla* (Bignoniaceae). En el sotobosque es muy

común *Piper* sp. (Piperaceae) y por el tamaño de las hojas destacan los individuos de *Xanthosoma robustum* (Araceae).

#### **4.2.3 Sabana (SAB)**

Esta comunidad, se distribuye en las cimas y en las pendientes de los lomeríos de esquistos, en áreas con suelo muy poco desarrollado. La sabana está dominada por hierbas amacolladas de las familias Poaceae (26 especies), entre las que destacan las pertenecientes a los géneros *Andropogon*, *Aristida*, *Bouteloua*, *Cenchrus*, *Digitaria*, *Hackelochloa*, *Heteropogon*, *Hyparrhenia*, *Panicum*, *Paspalum*, *Schizachyrium*, *Thrasya*, *Trachypogon* y *Urochloa*, y Cyperaceae (11 especies), representadas por los géneros *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, *Cyperus* y *Rhynchospora*. Además, son muy comunes las Asteraceae (15 especies) y las Fabaceae (25 especies).

#### **4.2.4 Matorral subinerme (MSI)**

En el matorral subinerme predominan las plantas ramificadas desde la base como las que presentan espinas laterales, con un dosel menor a los cuatro metros. El matorral subinerme tiene, por lo general, una posición transicional entre las selvas bajas caducifolias y las sabanas (Pérez-García *et al.*, 2001). En el conjunto de elementos arbóreos característicos están: *Amphipterygium adstringens* (Julianiaceae), *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Castela retusa* (Simaroubaceae), *Gliricidia sepium* (Fabaceae), *Hintonia latiflora* (Rubiaceae), *Mimosa goldmanii* (Mimosaceae), *Pseudosmodingium multifolium* (Anacardiaceae) y *Sideroxylon celastrinum* (Sapotaceae). Dentro de los arbustos más frecuentes están *Cordia*

*oaxacana* (Boraginaceae) y *Lippia nutans* (Verbenaceae); entre las enredaderas, destaca la urticante *Tragia mexicana* (Euphorbiaceae).

#### **4.2.5 Matorral xerófilo (MX)**

Existen manchones de este tipo de vegetación en los escarpes y pedregales, se encuentran constituidos fundamentalmente por un estrato bajo (< 1 m) dominado por plantas rosetófilas, entre las que destacan la Agavaceae *Agave ghiesbreghtii* y Bromeliaceae espinosas como *Hechtia caudata* y *H. rosea*; junto a ellas crecen plantas perennes, así como cactáceas, tanto cilíndricas rastreras como globosas. El estrato arbóreo y el arbustivo son discontinuos, muy bajos, y se distinguen por la presencia de *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Ficus ovalis* (Moraceae) y *Pseudosmodingium multifolium* (Anacardiaceae), aunque también son características *Bursera schlechtendalii* (Burseraceae) y otras tres especies exclusivas de esta comunidad, *Cephalocereus nizandensis* (Cactaceae), *Jatropha oxacana* (Euphorbiaceae) y *Pittocaulon velatum* var. *tzimolensis* (Asteraceae). En los límites del MX con la SBC son abundantes *Philodendron warszewiczii* (Araceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae) y *Solandra nizandensis* (Solanaceae).

#### **4.3 Sitios y colecta del suelo**

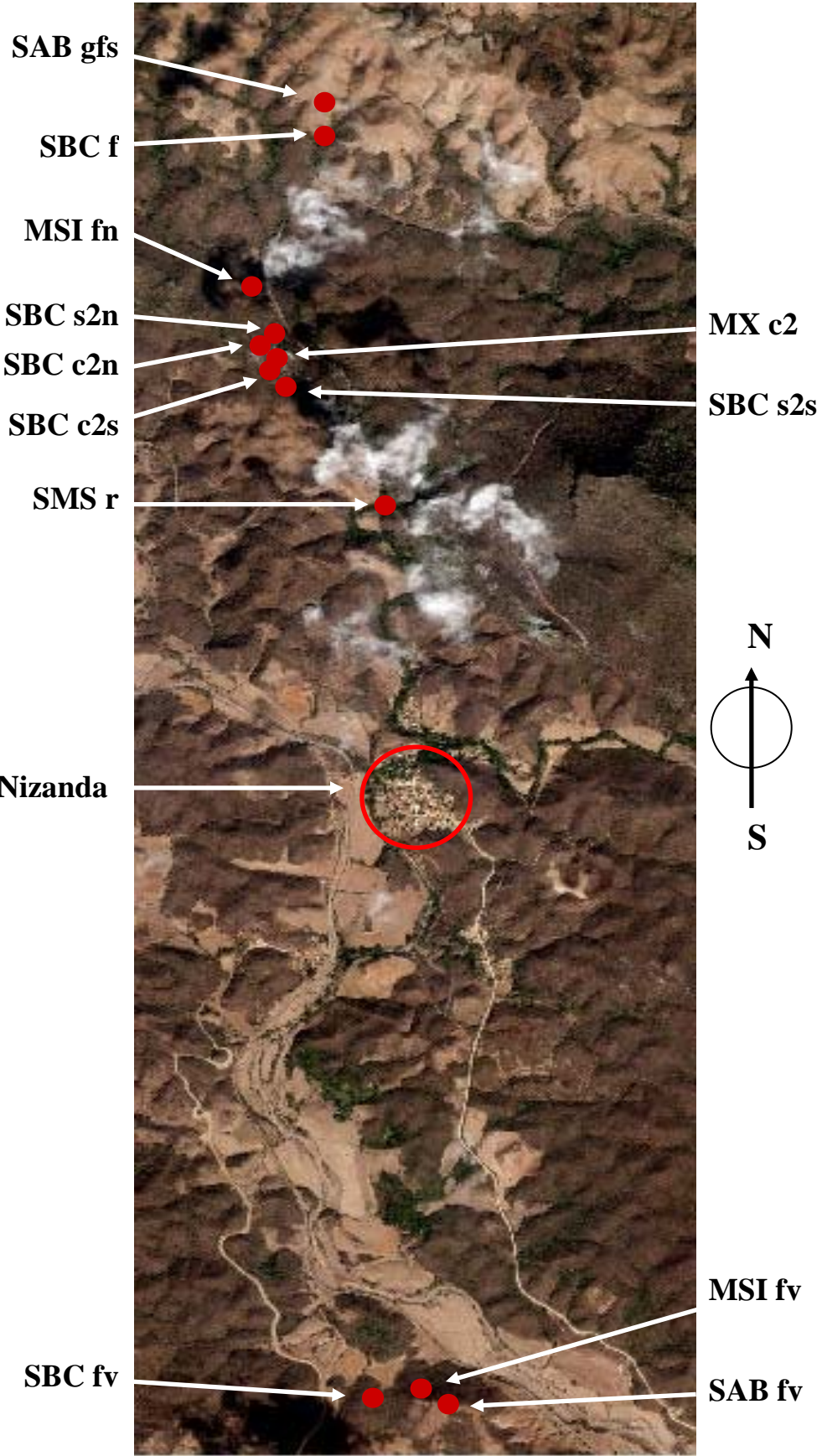
Se seleccionaron 12 sitios que englobaron cinco de los siete tipos de vegetación de la zona, para llevar a cabo el muestreo de suelo. Estos sitios fueron, selva baja caducifolia sobre roca caliza, enclave 2 ladera sur (SBC<sub>C2S</sub>), selva baja caducifolia sobre roca caliza, enclave 2 ladera norte (SBC<sub>C2N</sub>), selva baja caducifolia sobre suelo, enclave 2 ladera sur (SBC<sub>S2S</sub>), selva baja caducifolia sobre suelo, enclave 2

ladera norte ( $SBC_{S2N}$ ), selva baja caducifolia sobre filitas ( $SBC_F$ ), selva baja caducifolia sobre filitas, cerca de las vías ( $SBC_{FV}$ ), selva mediana subperennifolia ribereña ( $SMS_R$ ), sabana grande sobre filitas, ladera sur ( $SAB_{gfs}$ ), sabana sobre filitas cerca de las vías ( $SAB_{FV}$ ), matorral subinerme sobre filitas, ladera norte ( $MSI_{FN}$ ), matorral subinerme sobre filitas cerca de las vías ( $MSI_{FV}$ ) y matorral xerófilo sobre roca caliza, enclave 2 ( $MX_{C2}$ ) (Fig. 2).

De cada sitio, debajo del dosel, se colectaron al azar cinco muestras de suelo de 1 kg cada una, de los primeros 20 cm de profundidad y se obtuvo una muestra compuesta por cada sitio. El muestreo se llevó a cabo en el mes de mayo de 2004, al inicio de la temporada de lluvias, cuando se da una primera fase de alta actividad microbiana (García-Oliva y Tapia, 2001).

#### **4.4 Obtención del número de propágulos viables**

La mayoría de los métodos utilizados para evaluar la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares es bastante inexacta ya que solo hace una estimación de estructuras fúngicas por separado, y no pueden evaluar el total de propágulos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) que sean capaces de colonizar las raíces de plantas hospederas, dícese raíces colonizadas, micelio y esporas. Por lo que Porter (1979) desarrolló un método que permite comparar el número más probable (NMP) de propágulos infectivos, entre sitios y/o épocas.

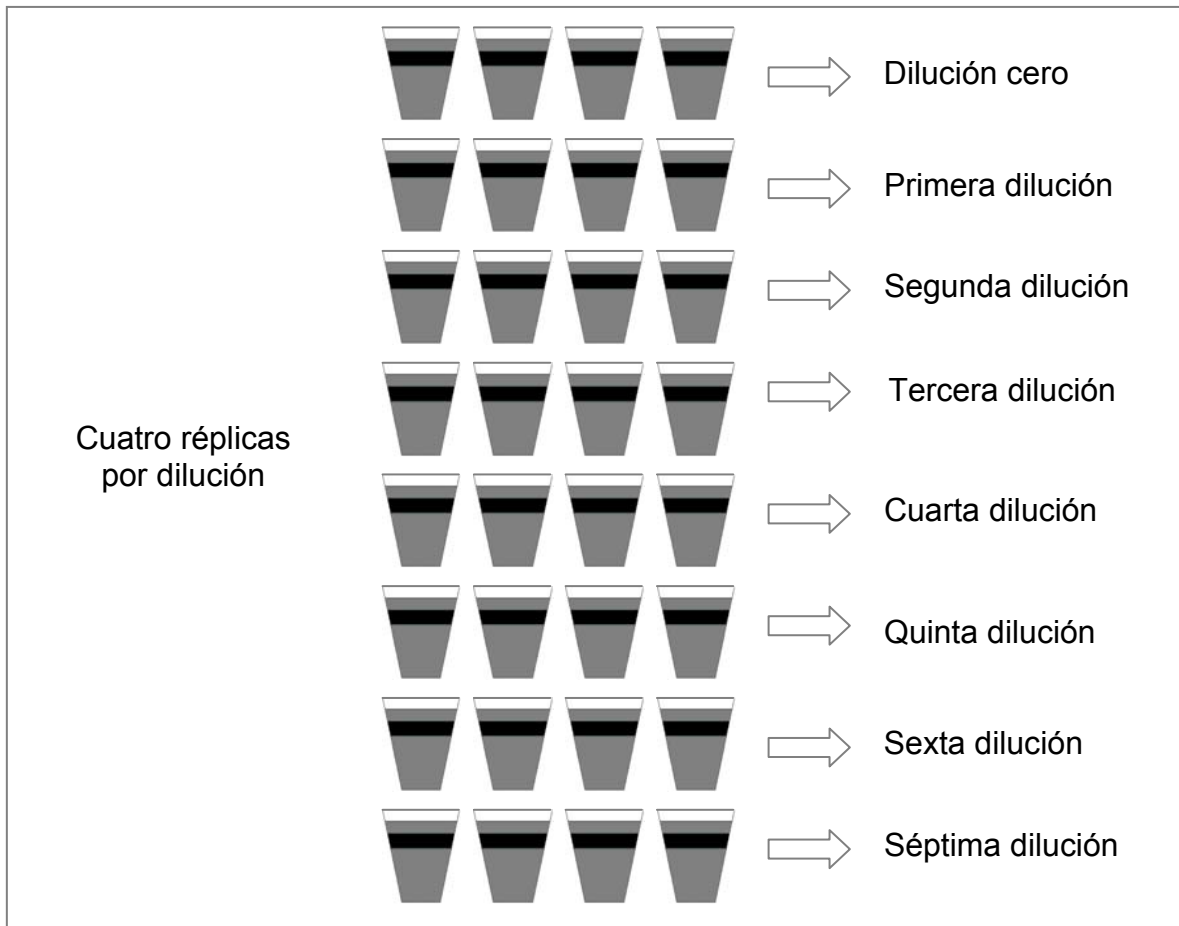


**Figura 2.** Imagen satelital de la región de Nizanda. Se muestra la ubicación del poblado de Nizanda y de los sitios de estudio, **SBC<sub>C2S</sub>**, **SBC<sub>C2N</sub>**, **SBC<sub>S2S</sub>**, **SBC<sub>S2N</sub>**, **SBC<sub>F</sub>**, **SBC<sub>FV</sub>**, **SM<sub>SR</sub>**, **SAB<sub>GFS</sub>**, **SAB<sub>FV</sub>**, **MSI<sub>FN</sub>**, **MSI<sub>FV</sub>**, **MX<sub>C2</sub>** (Apéndice 2). Nomenclatura como en Cuadro 1.

El método del NMP que se aplicó en el presente estudio se basó en Sieverding (1991). El suelo por cada sitio, previamente secado a temperatura ambiente, se tamizó a través de una malla con una apertura de 2 mm, con el fin de eliminar rocas, troncos y raíces grandes y homogeneizarlo; esta muestra se utilizó como base para las diluciones de suelo requeridas para cada ensayo. La fracción del suelo que no alcanzó a pasar por la malla del tamiz fue desechada. Como substrato diluyente para las diluciones se utilizó arena de construcción 20/30 esterilizada en autoclave, sin presión y por una hora a 90°C.

De acuerdo al método, cada dilución debe tener cuatro réplicas y se debe montar al menos siete diluciones (la 4<sup>0</sup>, suelo sin diluir, y de la 4<sup>-1</sup> a 4<sup>-7</sup>), en total se contó con 384 unidades experimentales, 4 réplicas x 8 diluciones x 12 sitios. El suelo junto con el diluyente, según fuera el caso, se adicionaron en vasos de unicel de 300 g, etiquetados y perforados en la parte inferior con el fin de dejar que circulara el agua (Fig. 3).

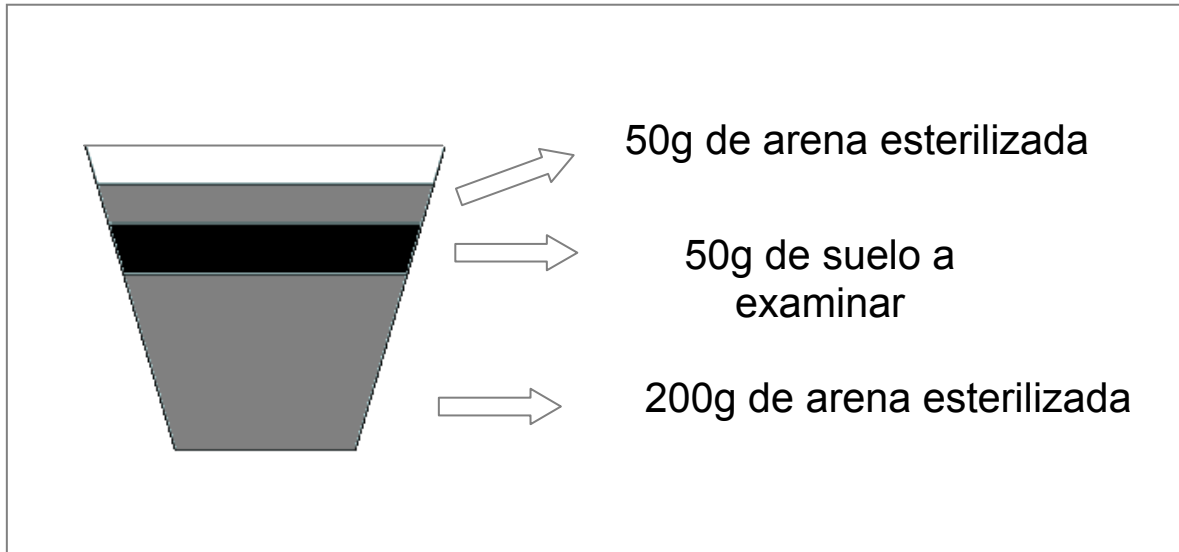
Para la dilución cero, donde el suelo no fue diluido, se vertieron 200g de arena esterilizada, se añadieron 50g de suelo proveniente de la muestra compuesta tamizada de cada sitio y, finalmente 50g más de arena esterilizada (Fig. 4).



**Figura 3.** Unidades experimentales por sitio. Se utilizaron cuatro réplicas por dilución y siete diluciones del suelo a examinar; además, de la dilución cero (con suelo sin diluir).

Para obtener la dilución inmediata posterior se siguió el mismo procedimiento que el señalado para la dilución cero, solo que el suelo del sitio se diluyó con arena esterilizada, en una proporción 1:3, por lo que se utilizó una parte del suelo del sitio para analizar por tres de arena. La dilución se preparó con 225g de arena esterilizada y 75g de suelo del sitio, los cuales se mezclaron agitándolos un mínimo de cincuenta veces (Porter, 1979); de la mezcla resultante, 200g se usaron para la siguiente dilución, dividiendo estos 200g en cuatro grupos de 50g,

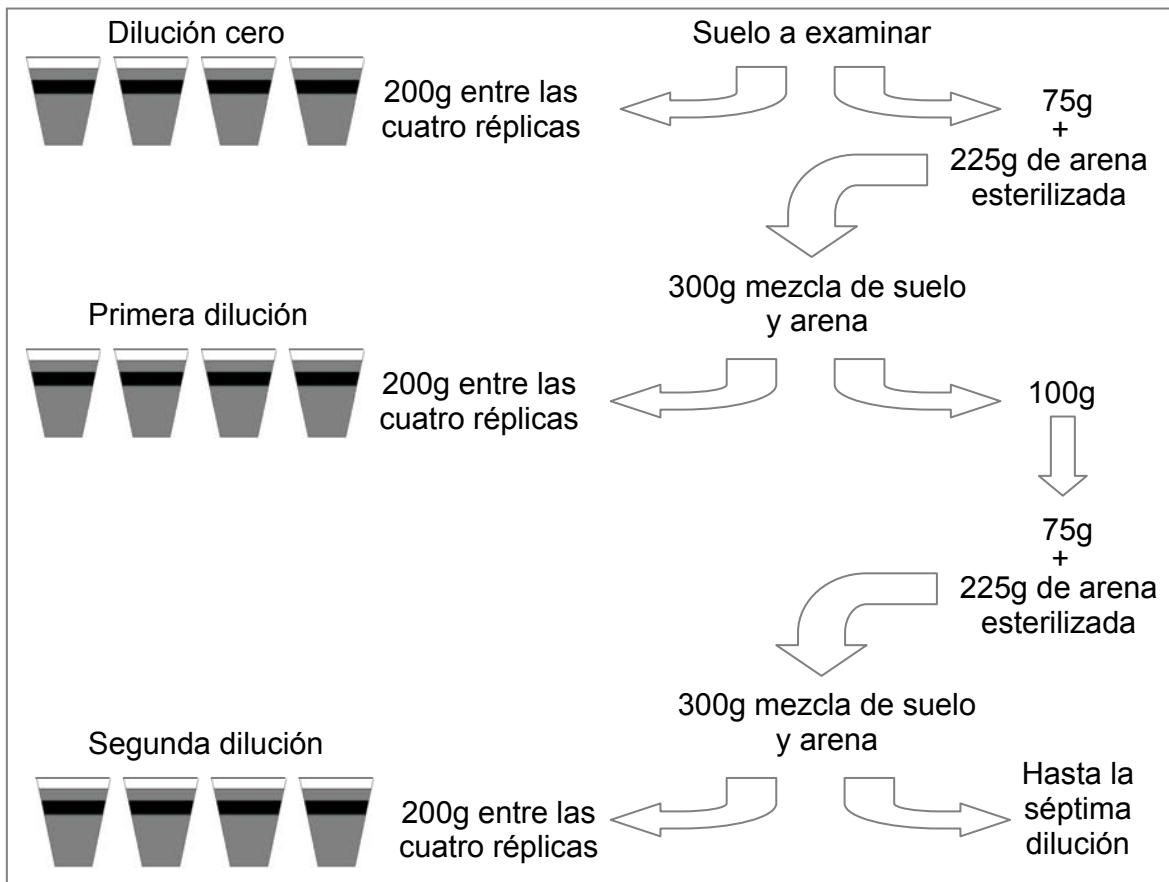
cada uno para cada réplica, 75g para la siguiente dilución y los 25g restantes se desecharon. Se continuó de esta manera hasta llegar a la séptima dilución (Fig. 5).



**Figura 4.** Se muestra los diferentes sustratos utilizados para cada maceta.

Se utilizó sorgo (*Sorghum vulgare* L.) como planta trampa, por ser una especie que presenta facilidad para ser colonizada por parte de los HMA. Las semillas se colocaron en un sustrato estéril, al germinar se colocaron dos semillas en cada recipiente, cuando alguna de las plantas alcanzaba los 2cm de altura, (lo cual ocurrió una semana después) se eliminaba la plántula acompañante de manera que solo quedaba una planta creciendo en cada recipiente. Debido a que la arena esterilizada tiene una baja concentración de nutrientes, se usó el medio nutritivo de Hoagland (Apéndice 1), para proporcionarle nutrientes a la planta, el medio nutritivo se utilizó solo una vez durante el experimento.





**Figura 5.** Diagrama de flujo de la preparación de las primeras dos diluciones de suelo. Este procedimiento se llevó a cabo hasta la dilución siete para el suelo de cada uno de los sitios de estudio.

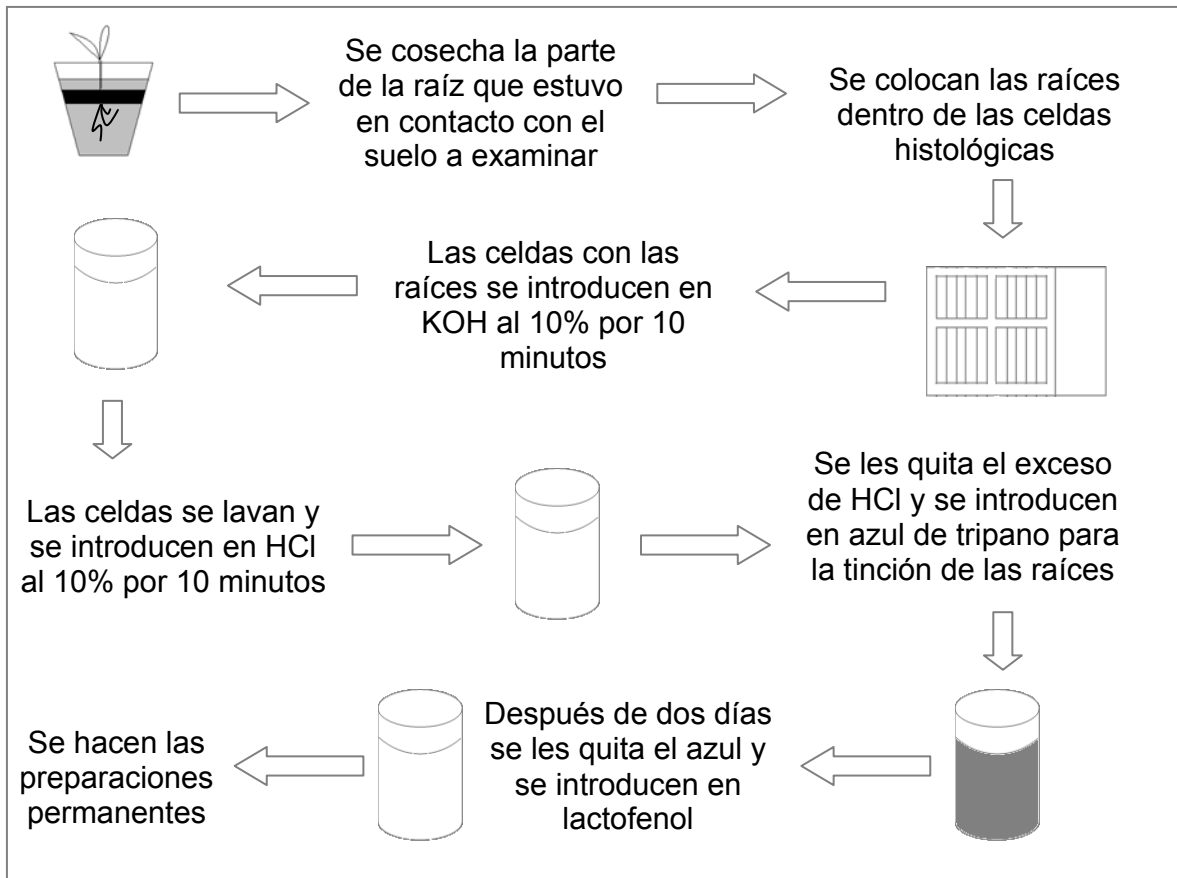
Al inicio del experimento se añadió la solución nutritiva en recipientes de plástico que se colocaron por debajo de los recipientes de las unidades experimentales para que por capilaridad absorbieran las raíces dicha solución y durante el tiempo que duró el experimento se añadió agua cada tercer día a los recipientes que contenían la solución nutritiva.

La fase experimental se llevó a cabo del 7 de diciembre de 2004 al 8 de febrero de 2005, en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM. Al terminar

la novena semana, se procedió a cosechar la raíz de cada plántula, teniendo cuidado en obtener la parte que estuvo en contacto con el suelo que contenía el inóculo y se colocó dentro de una caja histológica para su posterior tinción con el método de Phillips y Hayman (1970).

Para llevar a cabo la tinción de las raíces, las celdas con las raíces se introdujeron en KOH al 10% durante 24 horas, para clarearlas. Posteriormente, se lavaron con abundante agua y se les agregó HCl al 10% por 10 minutos; se quitó el exceso de HCl y se introdujeron en el colorante azul de tripano (al 0.5%), por 48 hrs. Después de esos dos días, se les quitó el exceso de colorante y se les agregó lactofenol hasta que se hicieron las preparaciones permanentes (Fig. 6).

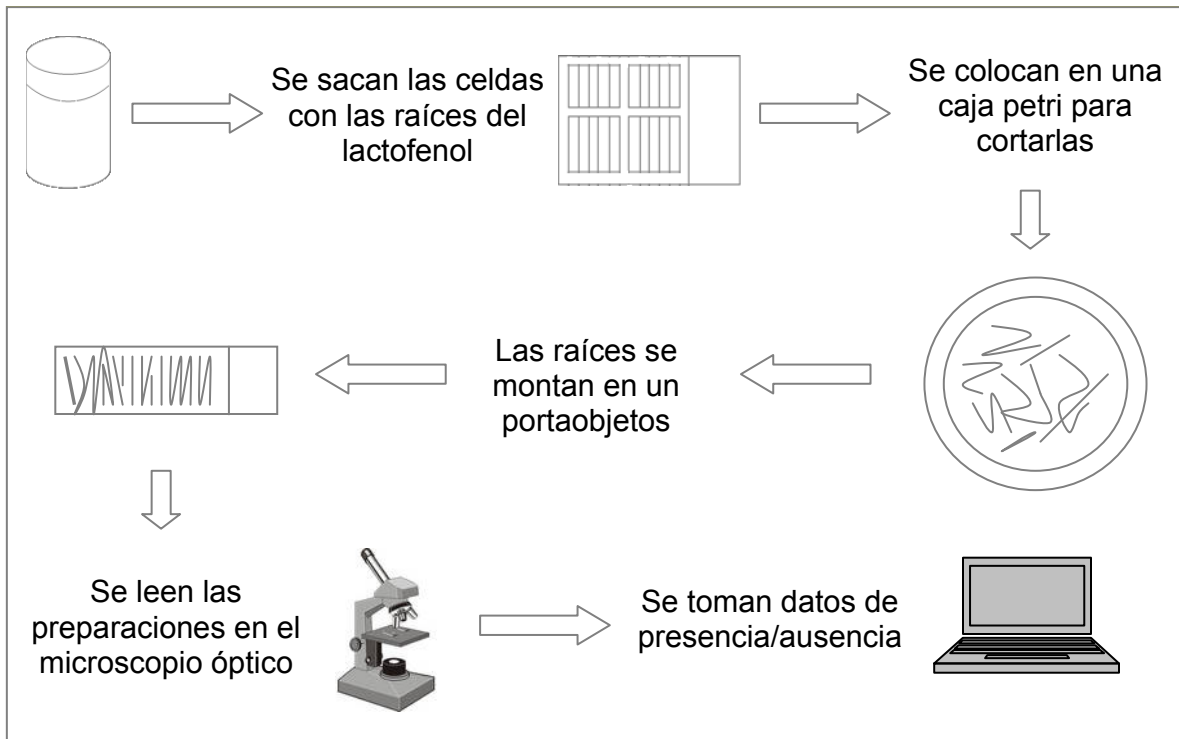
Para elaborar las preparaciones permanentes se colocaron las raíces teñidas en una caja Petri, se cortaron en segmentos de 2 cm aproximadamente y se colocaron de manera perpendicular a lo largo de un portaobjetos, se fijaron con PVLG (polyvinyl alcohol-lactic acid-glycerol). Se montó una preparación por unidad experimental, su número total fue de 384. Se dejaron secar y se limpiaron, cuando estuvieron listas todas las preparaciones; se observaron en el microscopio óptico a un aumento de 20X y se registraron datos de presencia/ausencia de colonización de HMA (Fig. 7).



**Figura 6.** Diagrama de flujo de la tinción de las raíces con el método de Phillips y Hayman (1970).

Para la cuantificación de la colonización de las raíces al microscopio óptico, se usó el objetivo de 20X y se enfocó la preparación en la esquina inferior izquierda, en el punto en que se encontró la primera raíz; después se siguió la raíz hacia arriba; cuando se llegó al final de esa raíz, se movió el campo hacia la derecha hasta encontrar la siguiente raíz y, a su vez, se siguió ésta hacia abajo; al terminar la segunda raíz se pasó a la tercera y así, sucesivamente, hasta encontrar evidencia suficiente de que la raíz estaba colonizada por hongos micorrizógenos arbusculares o no. Se consideró colonizada una raíz cuando

presentó una de las estructuras características de los HMA, hifas, arbusculos y/o vesículas (Fig. 7).



**Figura 7.** Diagrama de flujo de la preparación de preparaciones permanentes y detección de colonización.

#### 4.5 Análisis de los datos

Para el cálculo del número más probable (NMP) de propágulos viables, se utilizó la siguiente ecuación (Porter, 1979):

$$\log \lambda = (x \log a) - k$$

Donde  $\lambda$  es el número de propágulos infectivos;  $x$  es el número total de unidades experimentales con raíces colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares dividido entre el número de réplicas por dilución,  $a$  es el factor de dilución y  $k$  es el valor de la tabla VIII de Fisher y Yates (1970) (en función de los valores de  $y$ ,  $x$  y  $s$ ).

$$y = s - x$$

Donde  $y$  define el valor de  $k$ ;  $s$  es el número de niveles de la dilución (donde 4º es el primer nivel), siendo  $a$  el factor de dilución, que fue cuatro en este trabajo.

Para calcular los límites de confianza se usó la siguiente fórmula:

$$\log \lambda \pm (\hat{s}_\lambda / \sqrt{n}) (z)$$

Donde  $\lambda$  es el número de propágulos infectivos,  $\hat{s}_\lambda = 0.201$  para la dilución por cuadruplicado,  $n$  es el número de repeticiones por dilución y  $z$  es el valor tabulado para una probabilidad dada, que en este trabajo fue 95%, con  $z = 1.645$ .

Si los intervalos de confianza no se superponen se considera que existen diferencias estadísticas significativas entre los valores calculados de propágulos infectivos de HMA entre sitios.

Además, se realizaron regresiones paramétricas considerando el número de propágulos viables de HMA, de cada uno de los sitios, en función de la riqueza de especies vegetales, de la cantidad de fósforo total ( $\text{mg kg}^{-1}$  de suelo), del pH, de la conductividad eléctrica ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) y del porcentaje de carbono orgánico; para lo cual todos los valores se transformaron con logaritmo natural.

## 5 RESULTADOS

Se encontraron propágulos viables de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en todos los suelos analizados de las diferentes zonas de vegetación de la región de Nizanda. El intervalo de valores encontrados fue muy amplio (Cuadro 2, Fig. 8); el sitio de selva baja caducifolia sobre filitas cerca de las vías ( $SBC_{FV}$ ) tuvo el valor más bajo, que fue de 8.97 (3.8 lím. inf., 20.9 lím. sup.) propágulos de HMA, cabe señalar que los valores de propágulos están expresados en 100 g de suelo seco; mientras que el valor más alto, lo compartieron los sitios de selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 norte ( $SBC_{C2N}$ ) y selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 sur ( $SBC_{S2S}$ ) con 2462.57 (1053.5 lím. inf., 5756.2 lím. sup.).

**Cuadro 2.** Número más probable de propágulos infectivos de HMA en 100g de suelo seco e intervalos de confianza al 95% en cada uno de los sitios. Los nombres completos de cada sitio pueden verse en el Apéndice 2.

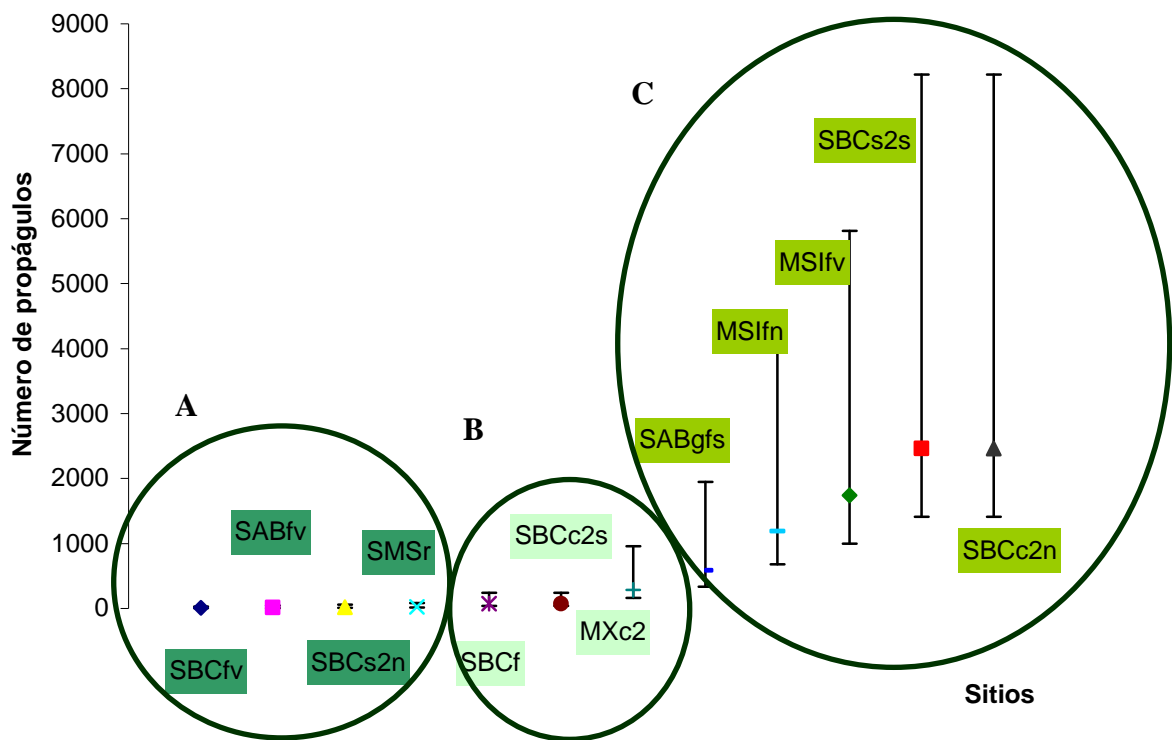
SITIO	Límite inferior	Número más probable de propágulos de HMA	Límite superior
$SBC_{C2N}$	1053.5	2462.5	5756.2
$SBC_{S2S}$	1053.5	2462.5	5756.2
$MSI_{FV}$	744.9	1741.3	4070.3
$MSI_{FN}$	508.8	1189.4	2780.4
$SAB_{GFS}$	249.7	583.8	1364.8
$MX_{C2}$	122.8	287.2	671.5
$SBC_F$	30.7	71.8	167.8
$SBC_{C2S}$	30.7	71.8	167.8
$SMS_R$	10.8	25.3	59.3
$SBC_{S2N}$	7.6	17.9	41.9
$SAB_{FV}$	5.4	12.6	29.6
$SBC_{FV}$	3.8	8.9	20.9

El cuadro dos muestra el número de propágulos de cada tipo de vegetación donde los sitios que tuvieron los valores más altos fueron:  $SBC_{S2S}$  (Selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2, ladera sur) =  $SBC_{C2N}$  (Selva baja caducifolia sobre caliza, enclave 2, ladera norte) >  $MSI_{FV}$  (Matorral subinerme sobre filitas cerca de las vías) >  $MSI_{FN}$  (Matorral subinerme sobre filitas, ladera norte) >  $SAB_{GFS}$  (Sabana grande sobre filitas, ladera sur) >  $MX_{C2}$  (Matorral xerófilo sobre calizas enclave 2). Mientras que los de valores más bajos fueron:  $SBC_{FV}$  (Selva baja caducifolia sobre filitas cerca de las vías) <  $SAB_{FV}$  (Sabana sobre filitas, cerca de las vías) <  $SBC_{S2N}$  (Selva baja caducifolia sobre suelo, enclave 2, ladera norte) <  $SMS_R$  (Selva mediana subperennifolia ribereña) <  $SBC_{C2S}$  (Selva baja caducifolia sobre roca caliza, enclave 2, ladera sur) <  $SBC_{FC}$  (Selva baja caducifolia sobre filitas).

Al comparar los valores obtenidos del NMP de propágulos con los límites de confianza al 95% de todos los sitios (Fig. 8). Agrupamos los sitios de acuerdo a su valor del NMP de la siguiente manera: 1) los valores más bajos, 2) los valores intermedios y 3) los valores más altos, entonces se puede interpretar que dos de esos grupos son claramente diferentes entre sí. El grupo 1 (**A**), que se forma por los sitios que tienen los valores más bajos de propágulos de HMA, que, está conformado por: selva baja caducifolia sobre filitas cerca de las vías ( $SBC_{FV}$ ), sabana sobre filitas cerca de las vías ( $SAB_{FV}$ ), selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 norte ( $SBC_{S2N}$ ) y selva mediana subperennifolia ribereña ( $SMS_R$ ). El grupo 2 (**B**) (Fig. 8) lo componen la selva baja caducifolia sobre filitas ( $SBC_F$ ), selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 sur ( $SBC_{C2S}$ ) y matorral xerófilo sobre

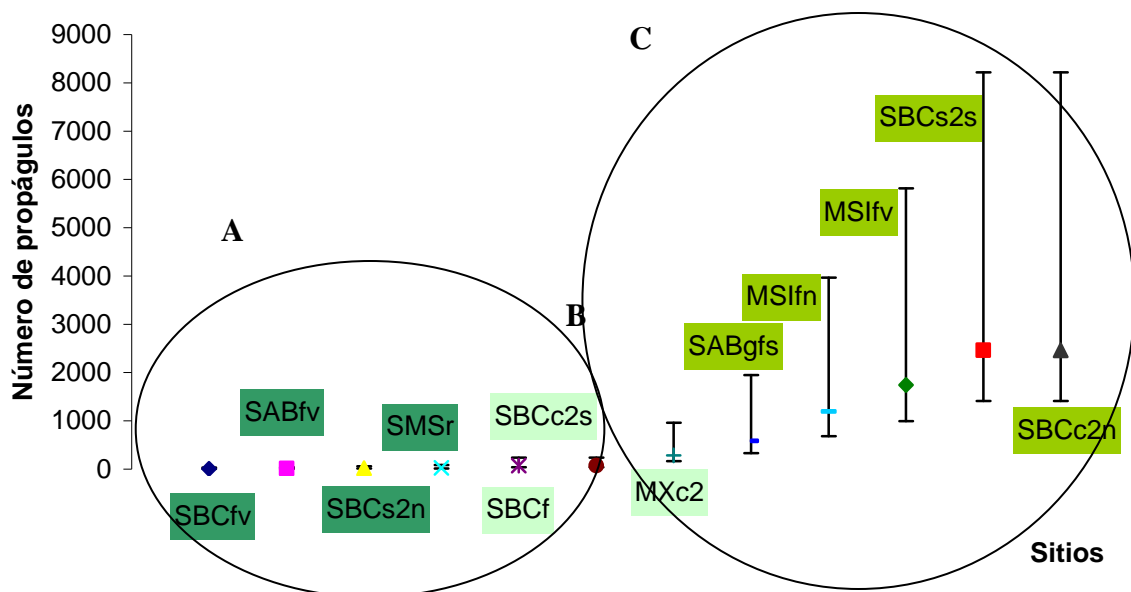


calizas enclave 2 (MX<sub>C2</sub>) con valores respectivos de: 71.8, 71.8 y 287.2 propágulos de HMA por 100g de suelo seco. Mientras que el grupo 3 (C), formado por los sitios con los valores más altos de propágulos de HMA, tiene como integrantes a: sabana grande sobre filitas sur (SAB<sub>GFS</sub>), matorral subinerme sobre filitas norte (MSI<sub>FN</sub>), matorral subinerme sobre filitas cerca de las vías (MSI<sub>FV</sub>), selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 norte (SBC<sub>C2N</sub>) y selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 sur (SBC<sub>S2S</sub>).



**Figura 8.** Grupos formados de acuerdo a los valores de los límites de confianza obtenidos para cada muestra de suelo analizada. El grupo **A** tiene los sitios con los valores de NMP más bajos; el grupo **C** posee a los sitios con los valores más altos y el grupo **B** los valores intermedios.

Los sitios que forman el grupo B, aunque no se pueden diferenciar estadísticamente entre sí en cuanto al valor del NMP de propágulos de HMA, tampoco son totalmente diferentes de los sitios de los grupos A y C. Los sitios: selva baja caducifolia sobre filitas ( $SBC_F$ ) y selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 sur ( $SBC_{C2S}$ ) no son diferentes de los sitios selva mediana subperennifolia ribereña ( $SMS_R$ ) y selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 norte ( $SBC_{S2N}$ ); mientras que el sitio, matorral xerófilo sobre calizas enclave 2 norte ( $MX_{C2}$ ), no es diferente de los sitios sabana grande sobre filitas sur ( $SAB_{GFS}$ ) y matorral subinermes sobre filitas norte ( $MSI_{FN}$ ), por lo que podría el grupo B integrarse al grupo A y C quedando solo dos grupos, de acuerdo a los valores de los límites de confianza (Fig. 9).



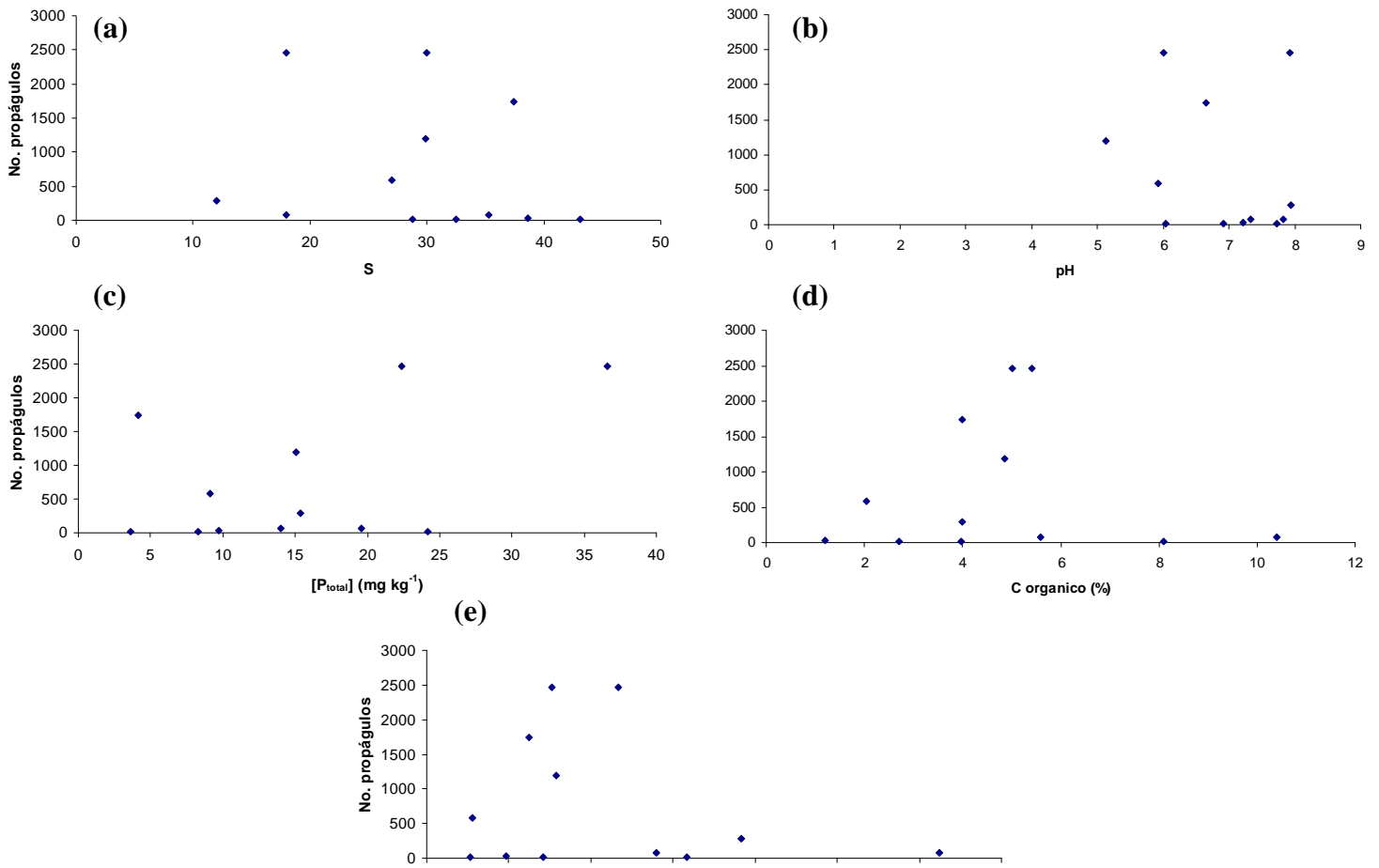
**Figura 9.** Agrupamiento de los diferentes tipos de vegetación de acuerdo al número de propágulos y su variación interna. De los tres grupos inicialmente formados quedan dos subconjuntos con los sitios del grupo B integrados a los dos restantes. En este caso el grupo A presenta los valores más bajos y con la menor

variación, mientras que el grupo **C** abarca aquellos sitios con valores y variaciones altas.

Se puede observar que el matorral subinorme (MSI) fue el tipo de vegetación con el promedio más alto de propágulos viables y el sitio de selva mediana subperennifolia ribereña (SMS<sub>R</sub>) fue el tipo de vegetación que presentó el valor más bajo (no fue un valor promedio porque solo se muestreo un sitio) (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Número de especies vegetales y promedio de propágulos viables de hongos micorrizógenos arbusculares ( $\pm 1$  E.E.) por tipo de vegetación: SMS<sub>r</sub> (selva mediana subperennifolia ribereña), SBC (selva baja caducifolia), SAB (sabana), MX (Matorral xerófilo) y MSI (Matorral subinorme). \*La selva mediana subperennifolia ribereña y el matorral xerófilo no tienen promedio ni error estándar porque solo se muestreó en un sitio para estos tipos de vegetación.

<b>Tipo de vegetación</b>	<b>Promedio de propágulos viables de HMA</b>	<b>Número de especies vegetales</b>
<b>MSI</b>	1465.39 $\pm$ 275.91	130
<b>SBC</b>	849.28 $\pm$ 510.27	462
<b>SAB</b>	298.285 $\pm$ 285.59	189
<b>MX</b>	287.27 *	70
<b>SMS<sub>r</sub></b>	25.39 *	263



**Figura 10.** Comportamiento del número de propágulos en función de **(a)** número de especies de plantas (promedio) **(b)** pH **(c)** concentración de fósforo total (mg kg<sup>-1</sup>) **(d)** carbono orgánico (%) **(e)** conductividad eléctrica (μS cm<sup>-1</sup>).

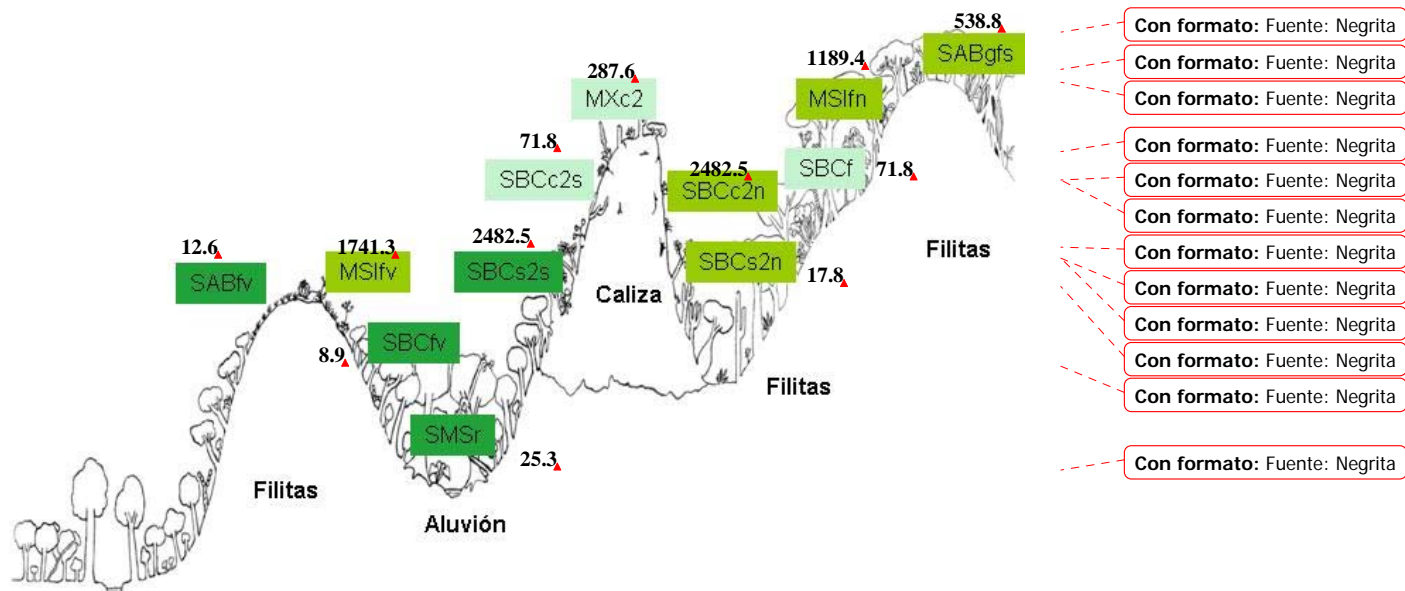
Las pruebas de regresión mostraron que el número de propágulos viables de HMA no estuvo relacionado de manera directa ni lineal con ninguno de los parámetros tomados en cuenta: número de especies de plantas ( $F_{1,10} = 1.08$ ,  $p > 0.05$ ), pH ( $F_{1,10} = 0.85$ ,  $p > 0.05$ ), conductividad eléctrica ( $F_{1,10} = 0.04$ ,  $p > 0.05$ ), fósforo total ( $F_{1,10} = 0.98$ ,  $p > 0.05$ ), y carbono orgánico ( $F_{1,10} = 0.13$ ,  $p > 0.05$ ). Al evaluar el número promedio de propágulos de HMA en los diferentes tipos de vegetación, el número de especies de plantas total por tipo de vegetación tampoco resultó determinante ( $F_{1,3} = 0.28$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 10).

## 6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La presencia de propágulos infectivos fue recurrente en todos los tipos de vegetación estudiados de la región tropical seca de Nizanda, Oaxaca, sí hubo diferencias entre varios de ellos y algunas fueron hasta de tres órdenes; sin embargo, el número de propágulos encontrado y, por ende, el potencial de inóculo no fue explicado por la riqueza vegetal de dichos ambientes ni por ningún factor abiótico evaluado.

Otro estudio en la zona, realizado en parcelas solamente de selva baja caducifolia de diferente edad de abandono y, por lo tanto, estado sucesional, sí reporta una correlación positiva entre la diversidad vegetal y la colonización micorrízica (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2008), no obstante la escala de paisaje es menor y, por lo tanto, es difícil de comparar.

La cantidad de propágulos de HMA y por lo tanto el potencial infectivo determina la eventualidad de encuentro con las raíces incrementando la posibilidad de una mayor colonización (Carvalho *et al.*, 2003). Esto, a su vez, está influenciado por factores abióticos tales como el relieve, la litología, la disponibilidad de agua y nutrientes y los disturbios, que en la zona de estudio juegan un papel muy importante ya que generan una gran heterogeneidad ambiental en la región y, en consecuencia, cambios en las condiciones microambientales que pueden determinar la composición de los microorganismos en el suelo (Doran y Linn, 1994; Lynch, 1990; Azcón-Aguilar y Barea, 1992; Kennedy y Smith, 1995; Bowen y Rovira, 1999) y, por lo tanto, los distintos agregados florísticos (Grime *et al.*, 1987; Tilman y Pacala, 1993) (Fig. 11).



**Figura 11.** Perfil donde se muestran los sitios de muestreo, su respectivo número de propágulos y el tipo de suelo. Nomenclatura: Sabana sobre filitas cerca de las vías ( $SAB_{FV}$ ), Matorral subinerme sobre filitas cerca de las vías ( $MSI_{FV}$ ), Selva baja caducifolia sobre filitas, cerca de las vías ( $SBC_{FV}$ ), Selva mediana subperennifolia ribereña ( $SMS_R$ ), Selva baja caducifolia sobre suelo, enclave 2, ladera sur ( $SBC_{S2S}$ ), Selva baja caducifolia sobre roca caliza, enclave 2, ladera sur ( $SBC_{C2S}$ ), Matorral xerófilo sobre roca caliza, enclave 2 ( $MX_{C2}$ ), Selva baja caducifolia sobre roca caliza, enclave 2, ladera norte ( $SBC_{C2N}$ ), Selva baja caducifolia sobre suelo, enclave 2, ladera norte ( $SBC_{S2N}$ ), Matorral subinerme sobre filitas, ladera norte ( $MSI_{FN}$ ), Selva baja caducifolia sobre filitas ( $SBC_F$ ), Sabana grande sobre filitas, ladera sur ( $SAB_{GFS}$ ). Modificada de Sierra J.A. (2005).

Se ha señalado una relación positiva entre la diversidad vegetal y la diversidad de HMA, y se ha observado que la asociación con HMA incrementa la abundancia y riqueza de las especies vegetales y ello impide la dominancia de una sola especie (Klironomos, 2002; Hart *et al.*, 2003). Los resultados de este estudio indican que aunque hay propágulos viables de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en todas las comunidades analizadas, no se presentó una relación entre el número de propágulos y los tipos de vegetación, la riqueza

florística y los parámetros del suelo analizados, esto puede deberse a que, a pesar de que es un sitio bastante trabajado, no se tienen datos de la riqueza y diversidad de cada punto donde se colectó el suelo para este trabajo y que los parámetros edáficos medidos no presentan diferencias tan marcadas entre sitios. Es de llamar la atención que en un área especialmente pequeña existan valores tan diferentes de número de propágulos viables de HMA. Posiblemente, estos resultados estén más relacionados con la gran heterogeneidad ambiental y con factores como la orientación y el tipo de sustrato, que con la riqueza vegetal, por ejemplo, la selva baja caducifolia presenta el mayor número de especies (462), sin embargo, de los seis sitios de selva baja caducifolia analizados, cuatro tuvieron valores bajos de propágulos por 100g de suelo (Fig. 11).

El sitio reportado con el menor número de especies vegetales es el matorral xerófilo, y en cuanto a número de propágulos viables de HMA se registraron valores intermedios, por lo que tampoco entra dentro de lo que se esperaba. Por otro lado, también se esperaba que la selva mediana subperennifolia ribereña al ser un sitio con una gran riqueza de especies vegetales (Lebrija-Trejos, 2001) tuviera un mayor número de propágulos de HMA, algo que no ocurrió y puede estar relacionado con el hecho de que el suelo es muy arenoso y el área estaba muy perturbada, con contenidos de materia orgánica y concentración de fósforo total muy bajos, lo que promueve una baja disponibilidad y cantidad de propágulos de HMA, así como de su potencial de inóculo (Lovera y Cuenca, 2007).

Otro factor que es importante considerar para explicar estas diferencias en la producción de propágulos infectivos es la identidad de las especies vegetales (Gamage *et al.*, 2004; Richter *et al.*, 2002); es probable que uno de los factores

más importantes que regulan a los HMA sea la planta hospedera (Luna, 2009), debido a que cada fase en la historia de vida de los hongos micorrizógenos (germinación de las esporas, desarrollo de las hifas, colonización y esporulación), se encuentra influida por las raíces vegetales (Ahn-Heum *et al.*, 2000; Guadarrama-Chávez *et al.*, 2008) y no necesariamente todos responden de igual forma a una misma especie vegetal. En experimentos de laboratorio se ha encontrado que las tasas de esporulación de los HMA son dependientes del hospedero y, se piensa, que las diferencias en estas pueden explicar cambios en la composición de las comunidades de HMA, en respuesta a cambios en la composición de la comunidad vegetal, por lo que podría ser que la cantidad de producción de propágulos infectivos (esporas, hifas y raíces colonizadas) sea dependiente del hospedero en sistemas naturales (Bever *et al.*, 1996).

Asimismo, todos los números de propágulos registrados en este estudio deben considerarse como el valor mínimo dentro de un gradiente, dadas las condiciones que pueden intervenir en la germinación e inoculación de las esporas de HMA. Por ejemplo, Pattinson y Mc Gee (1997) observaron que en ambientes estacionales en la época seca del año, cuando todo el sistema entra en un estado de crecimiento muy lento, las esporas se encuentran latentes en el suelo debido a que los hospederos potenciales presentan una baja tasa metabólica, no hay desarrollo de raíces y se observan raíces muertas, previamente colonizadas e hifas extrarradicales deshidratadas que tienen una respuesta a las lluvias más lenta que las que se encuentran ya desarrolladas en la época húmeda y, por ende, colonizarían tardíamente al sorgo, a pesar de su probada micotrofia (Gavito y Varela, 1993; Varma, 1995; He *et al.*, 2002; Guadarrama-Chávez, 2008).



El disturbio es otro factor que nos permite explicar parcialmente los resultados. Las perturbaciones en los sistemas naturales reducen la cantidad de propágulos de los HMA y la densidad del micelio (Koide y Mooney, 1987; Allen *et al.*, 1998), esto se debe a la pérdida de la cubierta vegetal (Lovera y Cuenca, 2007), ya que los hongos micorrizógenos dependen completamente de la presencia de las plantas hospederas. En nuestro caso, el disturbio pudo ser un factor muy importante para el sitio de SBCfv que se localizaba muy cerca de la vías del tren y presentó un número muy bajo de propágulos de HMA, a pesar de ser selva baja caducifolia, lo cual concuerda con lo reportado para la vegetación (López-Olmedo *et al.*, 2006).

Aunque no se encontró ninguna correlación es importante señalar que los sitios que se encuentran cerca de las vías del tren, SBCfv y SABfv, tienen los valores más bajos de número de propágulos viables de HMA (8.9 y 12.6 en 100g suelo seco, respectivamente). Cabe señalar que el MSIfv también se encuentra cerca de las vías pero tiene uno de los valores más altos de propágulos viables, esto posiblemente se deba a que, a pesar de estar en una zona perturbada, los valores encontrados de la cantidad de materia orgánica y de fósforo fueron muy parecido a los encontrados en selva baja sobre suelo (Pérez-García, 2006), puede ser que alguna especie o especies que solo se encuentren en este tipo de vegetación estén estimulando a los HMA a producir todos o alguno de sus propágulos infectivos en gran cantidad (Camargo-Ricalde *et al.*, 2002; Camargo-Ricalde Y Dhillion, 2003; Lovera y Cuenca, 2007). Todo esto nos lleva a sugerir la necesidad de estudios más precisos por tipo de vegetación y también sobre la composición de HMA en las especies que caracterizan cada sistema.

Dentro de los ecosistemas áridos y semiáridos, los HMA pueden tener patrones de crecimiento oportunista en respuesta a la cantidad de lluvia baja y variable (“ventanas de humedad”). La producción de una mayor cantidad de propágulos, en especial esporas, por parte de los HMA en condiciones de baja humedad (Camargo-Ricalde y Dhillion, 2003), podría explicar el número elevado de propágulos encontrados en los sitios SBCc2n, SBCs2s, SABgfs, MXc2 MSIfn, MSIfv.

Ahondando más en este punto, se debe considerar que la germinación de las esporas no está controlada por la planta hospedera sino por la humedad del suelo y, por lo tanto, en las reservas de suelos con mayor humedad las esporas germinan y mueren al no encontrar una planta hospedera, mientras que en las reservas de suelo secas esto no sucede (Miller *et al.*, 1985).

Un dato complementario a aquellos proporcionados en este trabajo sería la estimación del porcentaje de colonización por tipo de vegetación, así como el porcentaje por estructura, lo cual permitiría inferir mejor los cambios en los diferentes tipos de vegetación (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2008).

El método utilizado para evaluar el número de propágulos infectivos de una muestra, a pesar de dar una aproximación del potencial de inóculo de HMA para cada uno de los tipos de vegetación analizados, está sujeto a diferentes factores de error como los efectos del suelo diluido, la contaminación entre macetas, ya que es muy difícil mantener cada maceta aislada, y a las condiciones de invernadero que no se ajustan totalmente a las condiciones de campo y pueden inducir o inhibir la germinación de propágulos (Pattinson y Mc Gee, 1997; Miller *et al.*, 1985). Tampoco valora la efectividad fúngica, pues se requiere de un proyecto

más integral para evaluar el papel que juegan los HMA a nivel de cada comunidad y de toda la región y, por lo tanto, se requiere de una investigación mucho más detallada. La utilización del sorgo como única planta trampa a inocular reduce las posibilidades de respuesta que el mosaico de vegetación tan heterogéneo promueve, el siguiente paso para evaluar el potencial de inóculo es trabajar con especies nativas de la zona, como lo sugieren autores como Pattinson y Mc Gee (1997). Sin embargo, es importante puntualizar que el sorgo como especie trampa fue adecuada, permitió hacer comparaciones y ahora se cuenta con una primera evaluación del número más probable de cada tipo de vegetación.

Profundizar en la relación entre las especies más importantes de cada tipo de vegetación y los HMA es fundamental con el fin de efectuar un manejo apropiado de la relación suelo-planta-interacciones microbianas y poder dar alternativas de un manejo de agrosistemas a largo plazo. Asimismo, el conocimiento de la existencia del inóculo en un sitio es importante desde el punto de vista de uso práctico como elemento biotecnológico y de manejo sustentable.

## 7. LITERATURA CITADA

- Ahn-Heum, E., Hartnett D.C. y Wilson G.W.T. 2000. Host plants species effect on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. **Oecologia**. **122**:435-444.
- Allen, E. B. y M. F. Allen. 1980. Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following strip mine reclamation in Wyoming. **Journal of Applied Ecology** **17**: 139-147.
- Allen, M. F. y E. B. Allen. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: **Perspectives on plant competition**. J. B. Grace y D. Tilman. New York, Academic Press.
- Allen, E.B., Rincón E., Allen M.F., Pérez-Jiménez A. y Huante P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**. **30**:261-274.
- An, Z-Q., Hendrix J.W., Hershman D.E. y Henson G.T. 1990. Evaluation of the "Most Probable Number" (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi. **Mycologia** **82**:576-581.
- Azcón-Aguilar, C. y J. M. Barea. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. En: **Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-fungal Process**. M. J. Allen. New York, Routledge, Chapman & Hall Inc. 163-198.
- Barea, J. M. y C. Azcón-Aguilar. 1982. Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *glomus mosseae*. **Applied and Environmental Microbiology** **43**(4): 810-813.

- Beell, K; Roberts, J. Verral, S. Cullen, D. Williams, N. Harrison, J. 1999. Detection and quantification of *Spongospora subterranea* f. *subterranea* in soils and on tubers using specific PCR primers. **European Journal of Plant Pathology** **105**: 905-915.
- Bever, J.D., Morton J.B., Antonovics J. y Schultz P.A. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. **Journal of Ecology** **84**:71-82.
- Bethlenfalvay, G. J., C. I. C., K. L. Mihara y R. P. Schreiner. 1999. Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. **Biol. Fertil. Soils** **28**: 356-363.
- Bonfante P., y S. Perotto. 1995. Strategia of arbuscular mycorrhizal fungi when infectin host plants. Transley Review. No. 82. **New Phytol.** **130**: 3-21.
- Bowen, G. D. y A. D. Rovira. 1999. The rhizosphere and its management to improve plant growth. **Adv. Agron** **66**: 1-102.
- Brundrett, M.C. y Abott L.K. 1994. Mycorrhizal fungus propagules in the jarrrah forest. I. Seasonal study of inoculum levels. **New Phytologist** **127**:539-546.
- Brundrett, M.C. y Abott L.K. 1995. Mycorrhizal fungus propagules in the jarrrah forest. II. Spatial variability in inoculum levels. **New Phytologist** **131**:461-469.
- Burel, F. y Baudry J. 2002. **Ecología del paisaje, conceptos métodos y aplicaciones**. Ediciones Mundi-Prensa, España. 353 pp.
- Cairney, J.W.G. 2000. Evolution of mycorrhiza systems. **Naturwissenschaften** **87**:467-475.

- Camargo-Ricalde, S., Dhillon S.S. y Grether R. 2002. Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semi-arid Mexican valley. **Journal of Vegetation Science**. **13**:667-704.
- Camargo-Ricalde, S.L. y Dhillon S.S. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. **Mycorrhiza**. **13**:129-136.
- Carvalho, L.M., Correia P.M., Ryel R.J. y Martins-Loução M.A. 2003. Spatial variability of arbuscular mycorrhizal fungal spores in two natural plant communities. **Plant and Soil** **251**:227-236.
- Cuenca, G. y Lovera M. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. **Canadian Journal of Botany**. **70**:73-79.
- Cuenca, G., de Andrade Z., Lovera M., Fajardo M. y Meneses E. 2004. The effect of two arbuscular mycorrhizal inocula of contrasting richness and the same mycorrhizal potential on the growth and survival of wild plant species from La Gran Sabana, Venezuela. **Canadian Journal of Botany** **82**:582-589.
- Danneberg, G., C. Latus, W. Zimmer, B. Hundeshagen, H. Schneider-Poetsch y H. Bothe (1992). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). **J Plant Physiol**. **141**: 33-39.
- Doran, J. W. y D. M. Linn. 1994. Microbial ecology of conservation management systems. En: **Advances in Soil Science, Soil biology: effects on soil quality**. J. L. Hatfield y B. A. Stewart. Boca Raton, Florida, Lewis publishers/CRC Press: 1-27.

- Durán, E., Galicia L., Pérez-García E.A. y Zambrano L. 2002. **El paisaje en ecología. Ciencias 67:44-50.**
- Fischer, C.R., Janos D.P., Perry D.A., Linderman R.G. y Sollins P. 1994. Mycorrhiza inoculum potential in tropical secondary succession. **Biotropica 26:369-377.**
- Gange, A. C., B. K. Brown y L. M. Farmer. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. **New Phytol. 115: 85-91.**
- Gamage, H.K., Singhakumara B.M.P. y Ashton M.S. 2004. Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth in tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. **Journal of Tropical Ecology 20:525-534.**
- García-Oliva, F. y Tapia M.P. 2001. Dinámica estacional de la biomasa de raíces finas asociada a agregados del suelo en un ecosistema tropical estacional. **Boletín de la Sociedad Botánica de México. 69:15-21.**
- Gavito, M.E. y Varela L. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. **Agriculture, Ecosystems and Environment 45:275-282.**
- Gavito, M. E., D. Pérez-Castillo, C. F. González-Monterrubio, T. Vieyra-Hernández y M. Martínez-Trujillo 2008. High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. **Mycorrhiza. 19(1): 47-60.**
- Grime, J. P., J. M. L. Mackey, S. H. Hillier y D. J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using a experimental microcosms. **Nature 329: 420-422.**

- Guadarrama-Chávez, P. 2008. Diversidad y funcionalidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia. **Tesis de Doctorado en Ciencias**. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 78 p.
- Guadarrama-Chávez, P., Castillo-Argüero S., Ramos-Zapata J., Camargo-Ricalde S. y Álvarez-Sánchez J. 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary forest of Oaxaca, Mexico. **Journal of Tropical Biology** **56**:269-277.
- Gupta, V., Satyanarayana T. y Garg S. 2000. General aspects of mycorrhiza. Pp: 27-44. En: Mukerji K.G., Chamola B.P. y Singh J. (eds). **Mycorrhizal biology**. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, New York. E.U. 336 pp.
- Gurevitch, J., Scheiner S.M. y Fox G.A. 2002. **The ecology of plants**. Sinauer Associates Inc. Publishers. E.U. 523 pp.
- Hart, M., Reader R. y Klironomos J. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. **Trends in Ecology and Evolution**. **8**:418-423.
- Hartnett, D. C., B. A. D. Hetrick, G. W. T. Wilson y D. J. Gibson. 1993. Mycorrhizal influence on intra- and inter-specific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses. **Journal of Ecology**. **81**: 787-795.
- Harley, J.L. y Smith S.E. 1983. **Mycorrhizal symbiosis**. Academic Press. London. Gran Bretaña. 483 pp.
- He, X., Mouratov, S. y Steinberger, Y. 2002. Temporal and spatial dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under the canopy of *Zygophyllum*



*dumosum* Boiss. in the Negev Desert. **Journal of Arid Environments** **52**:379-387.

Janos, D.P. 1992. Heterogeneity and scale in tropical vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. Pp: 276-282. En: Read D.J., Lewis D.H., Fitter A.H. y Alexander I.J. (eds). **Mycorrhizas in ecosystems**. Cab Internacional. Wallingford. Gran Bretaña.

Jentschel, K., D. Thiel, F. Rehn y J. Ludwig-Mueller 2007. Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization. **Physiologia Plantarum** **129**: 320-333.

Kennedy, A. C. y K. L. Smith. 1995. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. **Plant Soil**. **170**: 75-86.

Kiers, E. T., C. E. Lovelock, E. L. Krueger y E. A. Herre. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. **Ecology Letters** **3**: 106-113.

Klironomos, J. 2000. Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. **8th International Symposium on Microbial Ecology**, Halifax, Canada, Atlantic Canada Society for Microbial Ecology.

Klironomos, J.N. y Hart M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. **Mycorrhiza** **12**:181-184.

Koide, R.T. y Mooney H.A. 1987. Spatial variation in inoculum potential of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi caused by formation of gopher mounds. **New Phytologist**. **107**:173-182.

- Kottke, I. 2002. Mycorrhizae-rhizosphere determinants of plant communities. Pp: 919-932. En: Waisel Y. y Eshel A. (eds). **Plant roots the hidden half**. Marcel Dekker Inc., New York. E.U. 1136 pp.
- Lebrija-Trejos, E.E. 2001. Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México. **Tesis de licenciatura en Biología**. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 133 pp.
- López-Olmedo, L., Pérez-García E.A. y Meave J.A. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. **Acta Botánica Mexicana** 77:41-67.
- Lovera, M. y Cuenca G. 2007. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. **Interciencia**. 32:108-114.
- Linderman, R.G. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora. The mycorrhizosphere effects. **Phytopathology** 78:366-371.
- Lynch, J. M. 1990. **The Rhizosphere**. New York, John Wiley.
- Luna, G.W. 2009. Estructura y potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de diferentes tamaños de selva alta perennifolia. **Tesis de licenciatura en Biología**. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 93 pp.
- McPherson, M. J., M. Quirke, G. Taylor. (ed.) 1991. PCR a Practical Approach. Oxford University Press. Great Britain. Vol I: 1-13.

- Merz, U. 1989. Infectivity, inoculum density and germination of *Spongospora subterranea* resting spores: a solution–culture test system. **EPPO Bulletin** **19**: 585 – 592.
- Michelsen, A. y Rosendahl S. 1990. Propagule density of VA-mycorrhizal fungi in semi-arid bushland in Somalia. Agriculture, **Ecosystems and Environment** **29**: 295-301.
- Miller, R.M., Carnes B.A. y Moorman T.B. 1985. Factors influencing survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal propagules during top soil storage. **Journal of Applied Ecology**. **22**:259-266.
- Morton, J.B., Bentivenga S.P. y Bever J.D. 1995. Discovery, measurement, and interpretation of diversity in arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). **Canadian Journal of Botany** **73**: 25-32.
- Morgan, J. A. W., G. D. Bending y P. J. White (2005). Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. **Journal of Experimental Botany** **56**: 1729-1739.
- Moser, M. y Haselwandter K. 1983. Ecophysiology of mycorrhizal symbiosis. Pp:391-421. En: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. (eds). **Physiological plant ecology III. Responses to the chemical and biological environment. Encyclopedia of plant physiology**. Springer-Verlag. Berlin. 799 pp.
- Nehl, D.B., McGee P.A., Torrisi V., Pattinson G.S. y Allen S.J. 1999. Patterns of arbuscular mycorrhiza down the profile of a heavy textured soil do not reflect associated colonization potential. **New Phytologist** **142**:495-503.

- Pattinson, G.S. y Mc Gee P.A. 1997. High densities of arbuscular mycorrhizal maintaining Turing long fallows in soils used to grow cotton except when soil is wetted periodically. **New Phytologist** **165**:273-283.
- Pérez-García, E.A., Meave J. y Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. **Acta Botánica Mexicana** **56**:19-88.
- Pérez-García, E.A. y Meave J. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. **Journal of Biogeography** **33**:438-447.
- Pérez-García, E.A. 2006. **Plan de manejo de las áreas de protección ejidal certificadas en Mena-Nizanda, Asunción Ixtaltepec, Oaxaca. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A. C. y Universidad Nacional Autónoma de México.** 71 pp.
- Phillips, J.M. y Hayman D.S. 1970. Improve procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transactions of the British Mycological Society.** **55**:158-161.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. **Biotropica** **32(4a)**: 734-750.
- Porter, W.M. 1979. The “most probable number” method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. **Australian Journal of Soil Research** **17**:515-519.

- Ramos-Zapata, J., Orellana R. y Allen E. 2006. Establishment of *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae): effect of inoculation with arbuscular mycorrhizae. **Revista de Biología Tropical**. **54**:65-72.
- Read, D.J. 1991 Mycorrhizas in ecosystems. **Experientia**. **47**: 376-391.
- Requena, N., Jeffries P. y Barea J.M. 1996. Assessment of natural mycorrhizal potencial in a desertified semiarid ecosystem. **Applied and Enviromental Microbiology** **62**:842-847.
- Richter, B.S., Tiller R.L. y Stutz J.C. 2002. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal propagules and colonization from abandoned agricultural fields and semiarid grasslands in riparian floodplains. **Applied Soil Ecology** **20**:227-238.
- Sanders, I. R. 2004. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity- are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques?. **New Phytologist** **164**: 415-418.
- Sierra Huelsz, J.A. 2005. Relación entre la diversidad estructural y la diversidad taxonómica en comunidades vegetales leñosas de una región tropical estacionalmente seca. **Tesis de licenciatura**. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. **Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ)** GmbH. Bremer, Alemania. 371 pp.
- Smith, S.E. y Read D.J. 1997. **Mycorrhizal Symbiosis**. Segunda edición. Academic Press y Harcourt Brace y Company, Publishers, Londres. 605 pp.

- Sylvia, D.M., Fuhrmann J.J., Hartel P.G. y Zuberer D.A. 1998. **Principles and applications of soil microbiology**. Prentice Hall, Nueva Jersey. 550 pp.
- Terradas, J. 2001. **Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes**. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 703 pp.
- Tilman, D. y S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. R. E. Ricklefs y D. Schluter. Chicago, University of Chicago press: 13-25.
- Tommerup, I. C. y L. K. Abbott 1981. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. **Soil Biol. Biochem.** **13**: 431-433.
- Tommerup, 1992. I.C. Tommerup, Methods for the study of the population biology of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: J.R. Norris, D.J. Read and A.K. Varma, Editors, **Methods in Microbiology. Vol. 24. Techniques for the Study of Mycorrhiza**, Academic Press, London (1992), pp. 23–51
- Toro, T. y Sieverding E. 1986. Evaluación cuantitativa y cualitativa de hongos formadores de micorriza vesículo arbuscular en la región de Mondomo, Colombia. **Suelos Ecuatoriales** **16**:122-129.
- van der Heijden, M. G. A., T. Boller, A. Wiemken y I. R. Sanders. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. **Ecology** **79**: 2082-2091.
- van der Heijden, G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Etreitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. y Sanders I.R. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity

determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. **Nature**. **396**:69-72.

Varma, A. 1995. Ecophysiology and application of arbuscular mycorrhizal fungi in arid soil. Pp. 561-592. En: Varma A. y Hock B. (eds). **Mycorrhiza. Structure, Funtion, Molecular Biology and Biotechnology**. Springer-Verlag, Berlin.

Walsh, J. Merz, A. J.G. Harrison. 1996. Serological detection of spore balls of *Spongospora subterranea* and quantification in soil. **Plant pathology** **45**: 884 – 895.

Zangaro W, R. Leandro de Assis, L. Vergal, P. Bochi de Sousa, M. Camargo, G. Andrade, M Nogueira. 2008 Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. **Mycorrhiza** **19**:37–45.

## APÉNDICES

### Apéndice 1

#### Solución nutritiva de Hoagland

Las sustancias con las que se preparó la solución nutritiva y sus respectivas cantidades son las siguientes:

Sustancia	Cantidad para 1 litro	Cantidad para 18 litros
<b>KNO<sub>3</sub></b>	1.02 g/l	18.36 g/l
<b>Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 4H<sub>2</sub>O</b>	0.492 g/l	8.856 g/l
<b>NH<sub>4</sub>H<sub>2</sub> (PO<sub>4</sub>)</b>	1 mg/l	18 mg/l
<b>MgSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O</b>	0.49 g/l	8.82 g/l
<b>H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub></b>	2.86 mg/l	51.48 mg/l
<b>MnCl<sub>2</sub>, 2H<sub>2</sub>O</b>	1.81 mg/l	32.58 mg/l
<b>CuSO<sub>4</sub>, 5H<sub>2</sub>O</b>	0.08 mg/l	1.44 mg/l
<b>ZnSO<sub>4</sub>, 5H<sub>2</sub>O</b>	0.22 mg/l	3.96 mg/l
<b>Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>, 2 H<sub>2</sub>O</b>	0.09 mg/l	1.62 mg/l
<b>FeSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O 0.5%</b>	0.6 ml	10.8 ml

Para la solución nutritiva se usó agua destilada y se prepararon 18 litros. La concentración original del NH<sub>4</sub>H<sub>2</sub> (PO<sub>4</sub>) es de 0.23 g/l y se disminuyó hasta obtener una parte por millón, cantidad suficiente para no inhibir el desarrollo de la micorriza arbuscular ni el de la planta (Ramos-Zapata, 2006).



## Apéndice 2

### Abreviaciones de los sitios de muestreo.

SBC<sub>C2S</sub> = Selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 sur.

SBC<sub>C2N</sub> = Selva baja caducifolia sobre caliza enclave 2 norte.

SBC<sub>S2S</sub> = Selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 sur.

SBC<sub>S2N</sub> = Selva baja caducifolia sobre suelo enclave 2 norte.

SBC<sub>F</sub> = Selva baja caducifolia sobre filitas.

SBC<sub>FV</sub> = Selva baja caducifolia sobre filitas cerca de las vías.

SMS<sub>R</sub> = Selva mediana subperennifolia ribereña.

SAB<sub>GFS</sub> = Sabana grande sobre filitas sur.

SAB<sub>FV</sub> = Sabana sobre filitas cerca de las vías.

MSI<sub>FN</sub> = Matorral subinerme sobre filitas norte.

MSI<sub>FV</sub> = Matorral subinerme sobre filitas cerca de las vías.

MX<sub>C2N</sub> = Matorral xerófilo sobre calizas enclave 2.