



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN LA FENOLOGÍA
REPRODUCTIVA DE *Acaena elongata* L. DEL BOSQUE DE *Abies religiosa*
EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, CD. MX., MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

YASMIN VÁZQUEZ SANTOS

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

2016

CD.MX.





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto PAPIIT IN216014, “Importancia de las malezas en las comunidades secundarias del bosque templado de la cuenca del río Magdalena”, por la beca otorgada, la cual me permitió sacar adelante este trabajo de investigación.

Al proyecto PAPIIME RR 204413, “Ecología de malezas y especies introducidas en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena”.

Dra. Silvia Castillo Argüero. Directora de este trabajo de investigación, por su amistad, apoyo incondicional y su interés en mi superación académica.

M. en C. Yuriana Martínez Orea, técnica académico, por su apoyo, orientación, dedicación y conocimientos brindados.

Dra. Irene Sánchez Gallén, Técnico académico titular C, de la Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo y orientación en las técnicas de colonización total y de montaje de esporas de HMA.

M. C. Laura Hernández Cuevas. Investigadora en el Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Por su apoyo y tolerancia en la clasificación taxonómica de las esporas de hongo micorrizógenos arbusculares.

Brenda Utrera Salgado. Alumna de la carrera de Biología, en la Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo en la separación de esporas.

M. C. Beatriz Zúñiga por permitirme el acceso a la cámara de germinación de la Facultad de ciencias.

Los integrantes del laboratorio de “Dinámica de Comunidades”, por su participación en mis muestreos y por su amistad y cariño.

DEDICATORIA

A mis padres **María de la Luz Santos M.** y **Felipe Vázquez H.** Por darme una familia maravillosa, y por regalarme los cuatro tesoros más grandes que yo pude haber tenido amor, apoyo, educación y un hogar.

Que siempre creyeron en mí y estuvieron a mi lado para superar los momentos más difíciles, porque, a pesar de su salud, siempre se preocuparon por mi bienestar y el de mis hermanos. Ustedes que son mi orgullo y mi inspiración para salir adelante, porque me han inculcado valores y han llenado mi vida de optimismo y alegría. Soy un ser humano afortunado por tenerlos a ustedes compartiendo mis alegrías y mis tristezas.

A mis hermanos **Fernando, Anayeli, Luis Antonio y Luz María,** por compartir su vida conmigo, ustedes jugaron un papel muy importante en mi formación académica, ayudándolos en sus múltiples tareas, y en la personal.

A **Dioney Fernando Luna Z.,** quien es una persona muy importante en mi vida, por brindarme momentos felices y por estar conmigo en los momentos difíciles que me han hecho crecer como persona. Su apoyo moral y profesional ha sido importantes en mi formación académica.

A todos los profesores que he tenido a lo largo de mi trayectoria académica, porque cada uno me ha aportado nuevos conocimientos que me han ayudado a conocer más el mundo desde sus diversas aristas tales como el científico, el económico, el social e, incluso, el político.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	3
1.1. La fenología reproductiva de las plantas.....	3
1.2. Los bosques templados y la fenología reproductiva.....	5
1.3. Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en las comunidades vegetales.....	6
1.4. Estructuras fúngicas desarrolladas por los HMA.....	8
1.5. Importancia de las esporas en el estudio de la micorriza arbuscular (MA).....	10
1.6. Factores que determinan la colonización, riqueza y abundancia de los HMA.....	11
1.7. La fenología reproductiva de las plantas y la micorriza arbuscular (MA).....	13
2. JUSTIFICACIÓN	18
3. OBJETIVOS	20
3.1. General.....	20
3.2. Particulares.....	20
4. HIPÓTESIS	21
5. MÉTODO	22
5.1. Zona de estudio.....	22
5.2. El bosque de <i>Abies religiosa</i> de la cuenca del río Magdalena.....	24
5.3. Sistema de estudio: <i>Acaena elongata</i> L. (Rosaceae).....	25
5.4. Trabajo en campo.....	27

5.4.1. Selección de las parcelas y de los individuos de <i>A. elongata</i>	27
5.4.2. Análisis de suelo.....	28
5.4.3. Fenología reproductiva.....	29
5.5. Trabajo en laboratorio.....	30
5.5.1. Procesamiento de raíces (método modificado de Phillips y Hayman, 1970)....	30
5.5.2. Cuantificación de la colonización (método modificado de McGonigle <i>et al.</i> , 1990).....	31
5.5.3. Separación de esporas (método modificado de Brundrett <i>et al.</i> , 1996).....	32
5.5.4. Montaje de esporas en preparaciones fijas (<i>método modificado de Koske y Tessier, 1983, y de Brunett et al., 1996</i>).....	33
5.5.5. Identificación taxonómica de esporas.....	33
5.6. Trabajo de gabinete.....	34
5.6.1. Fenología reproductiva de <i>Acaena elongata</i>	34
5.6.2. Factores abióticos.....	35
5.7. Análisis estadísticos.....	36
5.7.1. Fenología reproductiva de <i>Acaena elongata</i>	36
5.7.2. Porcentaje de colonización, riqueza y abundancia de los HMA.....	36
5.7.3. Relación fenología reproductiva–HMA.....	36
6. RESULTADOS	37
6.1. Patrón fenológico de <i>Acaena elongata</i>	37
6.2. Cobertura.....	41
6.3. Colonización total por HMA.....	43
6.4. Riqueza y abundancia de esporas de HMA.....	45

6.5.	Relación fenología reproductiva-HMA, temporada de lluvias.....	47
6.6.	Relación fenología reproductiva-HMA, temporada de secas.....	52
6.7.	Análisis de Correspondencia Canónica.....	55
7.	DISCUSIÓN	57
7.1.	La fenología reproductiva de <i>Acaena elongata</i>	57
7.2.	Relación de la fenología reproductiva con la colonización por HMA.....	61
7.3.	Relación de la fenología reproductiva con la riqueza y abundancia de esporas de HMA.....	68
7.4.	Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).....	71
8.	CONCLUSIÓN	76
9.	LITERATURA CITADA	78
10.	APÉNDICES	103

RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) al colonizar las células corticales de las raíces de las plantas pueden ocasionar cambios en los niveles hormonales de la planta hospedera, teniendo efectos positivos en la producción de flores y/o frutos de las plantas, dando como resultado un incremento en su éxito reproductivo. Sin embargo esta relación puede ser modificada por factores abióticos. El objetivo de este trabajo fue describir y analizar, espacial y temporalmente, la influencia que tienen los HMA en la fenología reproductiva de *Acaena elongata* (Rosaceae), del bosque de *Abies religiosa*, en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México. Se establecieron ocho parcelas, donde se marcaron a 40 individuos de *A. elongata* a los que se registró su fenología reproductiva, así como su cobertura durante un año (Julio 2014-Julio 2015); se tomaron datos de temperatura y humedad relativa del suelo; también se realizaron muestreos de raíces y de suelo para la identificación de esporas durante la temporada de lluvias y de secas. Se obtuvo el patrón fenológico, el promedio de cobertura de *A. elongata*, el porcentaje de colonización total, la riqueza y la abundancia de esporas de los HMA por parcela y por temporada. *Acaena elongata* presentó un porcentaje de colonización total superior al 58%, siendo las parcelas con mayor porcentaje de humedad relativa del suelo, y mayor proporción de flores y frutos las que presentaron los porcentajes más bajos de colonización total por HMA. La temporada de mayores proporciones de flores y frutos jóvenes y maduros de la especie ocurrió durante la temporada de lluvias, lo cual coincidió con los menores porcentajes de colonización, los mayores valores de riqueza y las menores abundancias de HMA; durante secas, se observaron correlaciones opuestas a las de lluvias para la riqueza y las abundancias de esporas de HMA. Por lo tanto podemos decir que existió una asociación negativa entre las proporciones de flores y frutos con la colonización total, la riqueza y la abundancia total de esporas de HMA, durante la temporada de secas. Los resultados obtenidos fueron opuestos a los esperados en el planteamiento de las hipótesis, ya que la fenología reproductiva no se encontró favorecida por la asociación micorrícica arbuscular, por lo que la producción de flores y frutos, así como la

colonización, riqueza y abundancia de los HMA, están relacionados con las variaciones observadas en las condiciones edáficas y ambientales particulares de cada temporada y de cada parcela, en conjunto con las características de historia de vida de la especie de estudio. Este trabajo es uno de los pocos en donde se puede observar la modificación de una relación simbiótica, ocasionada por factores abióticos y las características de historia de vida de la planta hospedera.

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

1.1. La fenología reproductiva de las plantas

La fenología es definida como el estudio de las fases del ciclo de vida de las plantas que ocurren de manera temporal y periódica (Rathcke y Lacey, 1985). Dentro de este campo de estudio, se encuentra la fenología reproductiva que estudia la frecuencia temporal de las fases de floración y fructificación del ciclo de vida de las plantas y su relación con los factores abióticos (Rathcke y Lacey, 1985; Borchert, 1994). Los estudios fenológicos nos brindan información acerca de la disponibilidad de recursos en las plantas a lo largo del año, los cuales pueden favorecer la calidad y cantidad de semillas para la producción de nuevas plántulas (Mantovani *et al.*, 2003), las cuales son importantes en el proceso de regeneración de un ecosistema.

Algunos autores sugieren que en ambientes extremos (zonas áridas y frías), los principales factores que modelan los patrones fenológicos pueden ser los factores abióticos tales como la precipitación y la temperatura (Castillo y Carabias Lilo, 1982; Williams-Lineras y Meave, 2002; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). Mientras que en ambientes cálidos y húmedos, los patrones son influenciados fuertemente por las especies de polinizadores y dispersores que habitan el lugar (Newstrom *et al.*, 1994). Sin embargo, la temporalidad de la fenología reproductiva también varía de acuerdo a la forma de crecimiento de las especies vegetales. Se sabe que el inicio, la duración y la frecuencia de las diferentes fenofases de las especies de una comunidad vegetal, se verán influenciadas por diversos factores ecológicos, biológicos y climáticos, como el fotoperiodo (Kudo *et al.*, 2008), la temperatura (Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Cesar-García, 2002) y la precipitación (Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Millar-Rushing y Primack, 2008). Por ejemplo, se tiene reportado que las especies arbóreas y arbustivas, florecen y fructifican principalmente en la temporada de secas; mientras que las herbáceas lo hacen en la temporada de lluvias (Ramírez-García y Nepomuceno-Martínez, 1986; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007).

En un estudio realizado por Arroyo *et al.* (1981), en una sierra de la cordillera de los Andes, en el centro de Chile, observaron que la mayor producción de flores de las especies coincide con el periodo de temperaturas más altas. No hay que perder de vista que la disponibilidad de agua en el suelo es otro factor que está relacionado con los eventos fenológicos, ya que las características físico-químicas del suelo, y los mecanismos de las plantas para obtener el agua y almacenarla son determinantes para su reproducción (Bullock y Solís-Magallanes, 1990, Joshi y Janarthaman, 2004). Así mismo, la luz es otro factor que también influye en la producción de estructuras reproductivas de las plantas, ya que la mayoría de éstas, presenta periodos máximos de floración durante las temporadas de mayor irradiación solar (Van Schaik *et al.*, 1993; Bonilla-Valencia, 2014). Por ejemplo, en los bosques templados, donde la luz es un recurso limitante para las especies del sotobosque, la apertura de claros en el dosel permite la entrada de luz, y favorece la germinación y aparición de estructuras reproductivas de estas especies (Valverde y Silvertow, 1997; Galloway y Burgess, 2012).

En los bosques templados de México, la búsqueda de patrones fenológicos se centra, principalmente, en el análisis de la relación de la temperatura y la precipitación con los periodos de floración y fructificación, en las estrategias de polinización y la sincronía inter e intraespecífica de la fenología reproductiva (Bliss, 1971; Rathcke, 1988). Sin embargo, existen otros factores ambientales tales como la humedad relativa del suelo, la cantidad de luz, las propiedades físico-químicas del suelo, la altitud, la pendiente y la orientación de la ladera, que pueden estar involucrados en los patrones fenológicos a nivel intraespecífico (Vera, 1995; Vílchez y Rocha, 2004).

Si bien la fenología reproductiva de las plantas que habitan los bosques templados se relaciona directamente con los cambios de la temperatura y la precipitación (Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Dose y Menzel, 2006; Bonilla-Valencia, 2014), es importante considerar que los factores bióticos también pueden modificar los patrones fenológicos de algunas especies de plantas que aún no son conocidos con exactitud, tales como las relaciones interespecíficas.

Por ejemplo, Vega-Frutis y Guevara (2013) explicaron la relación que existe entre la colonización micorrícica y la fenología reproductiva (producción de flores y frutos) de *Jacaratia mexicana* A.D.C. (Caricaceae).

1.2. Los bosques templados y la fenología reproductiva

Los bosques templados de México presentan una estacionalidad marcada, ocasionada por los cambios de precipitación y temperatura durante el año (Cornejo-Tenorio e Ibarra –Manríquez, 2007). Se ha reportado que la floración se presenta, de manera general, en la temporada de lluvias y la fructificación en la temporada de secas (Cornejo-Tenorio e Ibarra–Manríquez, 2007; Cortes-Flores, 2010). Sin embargo, existen especies que fructifican durante la temporada de lluvias, particularmente, las que presentan frutos carnosos (Cornejo-Tenorio e Ibarra–Manríquez, 2007). Por lo que es importante mencionar que la temporalidad de la fenología reproductiva varía de acuerdo a la interacción de los factores abióticos con la historia de vida de las especies de plantas (Borchert, 1994). Por ejemplo, de acuerdo con el estudio realizado por Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez (2007), en el bosque templado del cerro Altamirano, Michoacán, los arbustos florecen y fructifican todo el año; dichos autores señalaron que existe una correlación negativa entre la producción de frutos de los árboles y arbustos con la precipitación. Mientras que Díaz-López (2015), en su estudio fenológico realizado en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, observó que las especies del sotobosque presentaron patrones de floración y fructificación con una marcada temporalidad durante el año, donde las especies arbustivas, herbáceas anuales y perennes exhibieron un periodo de fructificación similar (durante todo el año); además, observó que la floración de las especies introducidas mostró su mayor intensidad y duración de mayo a junio; mientras que las malezas nativas mostraron su pico de floración en octubre (final de la temporada de lluvias), y el pico de fructificación de las especies introducidas ocurrió de marzo a abril (periodo de secas). Por su parte, Bonilla-Valencia (2014), quien estudió a *Sambucus nigra* (L.) Bolli (Caprifoliaceae), una especie arbórea, con frutos carnosos, en el bosque de *A. religiosa* de, la cuenca del río Magdalena (CRM), observó que el periodo de

floración de esta especie ocurrió de febrero a mayo (en la temporada de secas); mientras que el periodo de fructificación ocurrió de abril a octubre (temporada de lluvias); en este estudio se observó una correlación positiva entre la producción de flores y frutos con la humedad del suelo y el fotoperiodo.

De acuerdo con Díaz-López (2015), la variabilidad de la temporalidad en la fenología de las especies de plantas que componen el bosque de *A. religiosa*, de la CRM, es explicada por la influencia de las condiciones climáticas propias del bosque; así como por la predominancia de especies herbáceas, las cuales presentaron su periodo de floración durante la temporada de lluvias. Por otro lado, la fructificación, en la mayoría de las especies, ocurrió durante la temporada de secas, lo cual fue explicado por la estrategia que presentan muchas especies con frutos secos, la cual está relacionada con una mayor eficiencia en la dispersión por el viento (Lieberman, 1982, Griz y Machado, 2001); mientras que para algunas especies de frutos carnosos, la humedad del ambiente y del suelo, durante la temporada de lluvias, pueden estar correlacionados positivamente con una mayor fructificación (Bonilla-Valencia, 2014). Lo anterior concuerda con el hecho de que las especies de los bosques templados presentan periodos cortos de floración, los cuales ocurren en la temporada de lluvias, donde se encuentra la mayor disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, temperatura y luz). Es importante mencionar que debido a los frecuentes disturbios antrópicos que ocurren en los bosques templados de la cuenca del río Magdalena existen especies que colonizan sitios perturbados y que presentan estrategias reproductivas que favorecen su establecimiento en dichos sitios, tal es el caso de *Acaena elongata* L. (Rosaceae) (Reyes-Ronquillo, 2014).

1.3. Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en las comunidades vegetales

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son componentes principales de la comunidad del suelo en los ecosistemas (Allen *et al.*, 1995). Estos microorganismos se caracterizan por colonizar las células corticales de las raíces de las plantas formando estructuras intracelulares llamadas arbusculos (Smith y

Read, 1997; Smith y Read, 2008). Son microorganismos que forman una asociación mutualista con aproximadamente el 85% de las especies de plantas vasculares, denominada micorriza arbuscular (Johnson *et al.*, 1997; Jones y Smith, 2004). Se dice que es una asociación mutualista, ya que el balance costo-beneficio es positivo; es decir, que los beneficios son mayores que las pérdidas (Smith y Read, 2008). El resultado de esta interacción es un movimiento neto de iones relativamente inmóviles, tales como el fósforo (P), el nitrógeno (N), el cobre (Cu) y el zinc (Zn), entre otros, hacia la planta, y de carbono (C) y vitaminas hacia el hongo (Smith y Read, 1997; Mosse *et al.*, 1981; Bagyaraj y Varma, 1995). Sin embargo, esta relación puede modificarse a través del tiempo y dejar de ser mutualista para convertirse de facultativa a no micorrícica; esto último dependerá de las condiciones ambientales, la especificidad y la edad del hospedero (Johnson *et al.*, 1997; Álvarez-Sánchez y Monroy, 2008), ya que, independientemente de los beneficios que obtienen las plantas de los HMA, existe un costo en términos de la asimilación de C por parte de los HMA, se estima que la cantidad de C asimilado por la micorriza está entre el 20% y 50% del carbono fijado por fotosíntesis (Jakobsen y Rosendahl, 1990), la cantidad dependerá de la especie vegetal y fúngica involucradas en dicha asociación. Por lo que los HMA pueden llegar a comportarse como parásitos cuando los costos netos de la simbiosis exceden los beneficios para la planta, haciendo que estas asociaciones transcurran a través de un continuo mutualismo-parasitismo (Johnson *et al.*, 1997).

Los HMA colonizan las células corticales de las raíces impactando positivamente en crecimiento, acumulación de biomasa, supervivencia, nutrición y reproducción de las plantas (Varga, 2010; Varga y Kytöviita, 2010a y b; Islas-Trejo, 2012). De acuerdo con Fisher *et al.* (1994), los HMA les confieren protección contra patógenos al modificar las propiedades de los exudados de las raíces, por lo que las plantas pueden resistir y recuperarse rápidamente de su ataque; de esta manera, el incremento en el suministro de nutrientes se verá reflejado en un incremento en el establecimiento y crecimiento de la plántula; mientras que en la fase adulta, incrementa el éxito reproductivo y la superficie fotosintética.

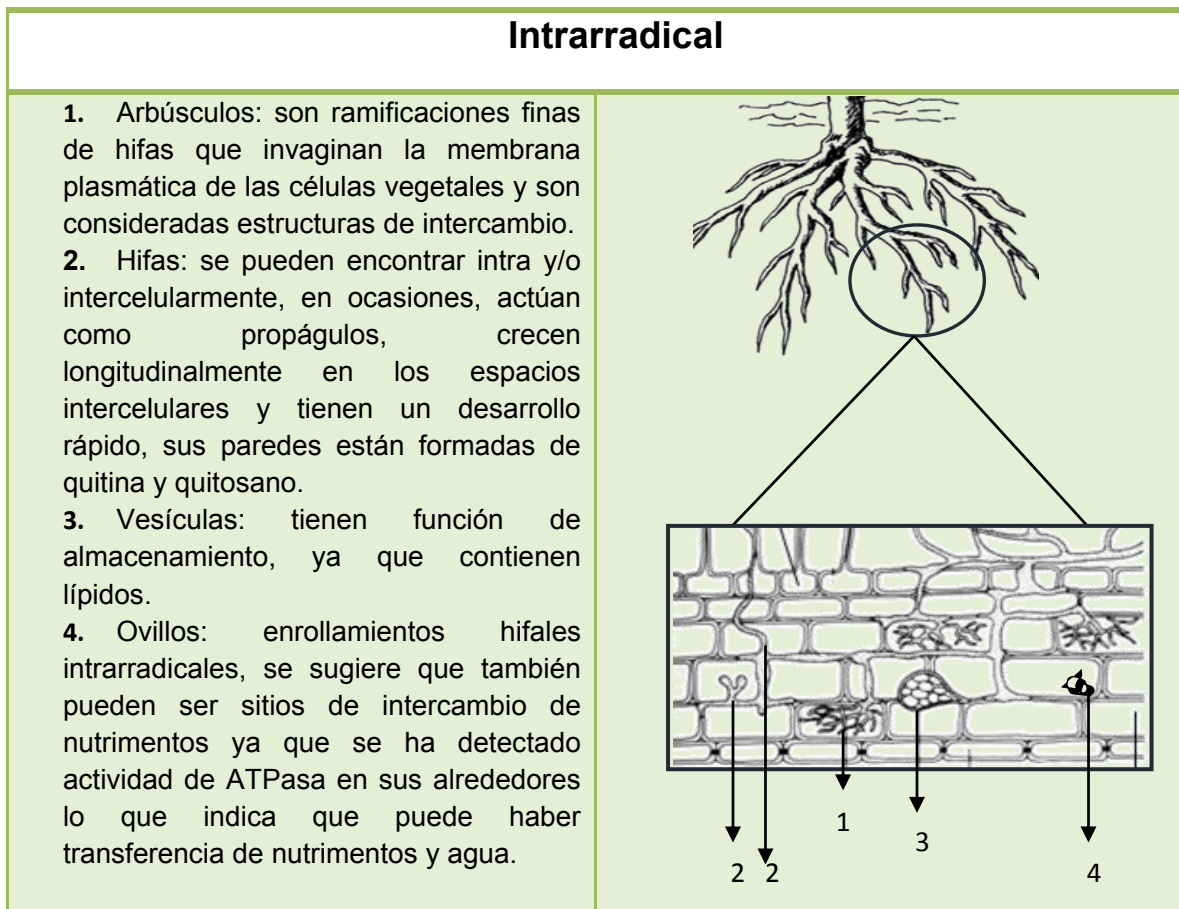
Los HMA, a través de sus hifas extrarradiales, exploran el suelo, formando una red de micelio que incrementa la superficie de absorción de nutrientes por parte de las raíces de las plantas, principalmente el P y el N, debido a que son nutrientes limitantes en zonas tropicales y templadas, respectivamente. De igual manera, los HMA se encargan del transporte de agua que amortigua o reduce el estrés hídrico de las plantas (Mukerji *et al.*, 1991; Smith y Read, 2008). A su vez los HMA obtienen los carbohidratos y las vitaminas necesarias para su supervivencia; así como un hábitat en el cual se pueden desarrollar (Smith y Read, 2008; Luna-González, 2009). Además, los HMA, mediante sus hifas externas, también contribuyen a la formación de agregados estables en el suelo debido a que las proyecciones tridimensionales de las hifas retienen partículas del suelo (Bago, 2000), reduciendo la erosión del suelo.

La distribución, actividad y supervivencia de los HMA, pueden ser influenciadas por diversos factores, y procesos físico-químicos y biológicos del suelo como la fertilidad y la humedad (Anderson *et al.*, 1984), la compactación (Nadian *et al.*, 1998), la profundidad (Virginia *et al.*, 1986), el movimiento físico y la saturación de agua (Cooke *et al.*, 1993, Miller, 2000), el pH (Green *et al.*, 1976) y la topografía; es importante mencionar que también influyen la frecuencia de incendios y los disturbios ambientales (Gibson y Hetrick, 1988), la temperatura (Koske, 1987), la intensidad de luz, la altitud y la latitud (Allen *et al.*, 1995), la susceptibilidad, fenológica de las plantas y las variaciones fenológicas de los HMA (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis y Guevara, 2013; Vega-Frutis *et al.*, 2013a); además de la actividad propia de la micro y mesofauna del suelo (Hayman, 1982); estos factores, a su vez, pueden limitar el crecimiento y desarrollo de las especies vegetales, por lo que la presencia de HMA puede resultar ventajosa para las plantas (Allen y Allen, 1986; Hartnett y Wilson, 1999; Koide *et al.*, 2000; Camargo-Ricalde, 2002).

1.4. Estructuras fúngicas desarrolladas por los HMA

La asociación micorrícica arbuscular es endosimbótica; esto quiere decir que el hongo completa su morfogénesis dentro del hospedero (Harley y Smith, 1983). La colonización inicia cuando los propágulos (esporas, hifas extrarradicales o raíces colonizadas) entran en contacto con una raíz susceptible de ser colonizada, las cuales, generalmente, son raíces jóvenes o están en sitios cercanos a la zona de elongación y diferenciación de la raíz (Harley y Smith, 1983). Es importante mencionar que las estructuras fúngicas se desarrollan una vez que el endófito coloniza la raíz (Cuadro 1).

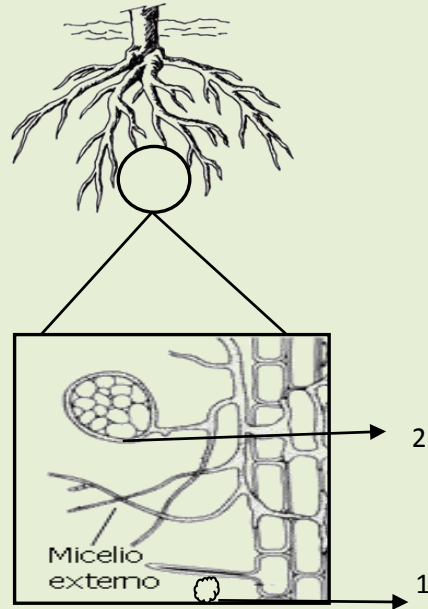
Cuadro 1. Estructuras fúngicas que se producen dentro de la raíz penetrando las células corticales (intrarradicales) y estructuras que se encuentran en la micorrizosfera (tomado de Smith y Read, 1997).



Extra-radical

1. Células auxiliares: son semejantes a las vesículas, pero más pequeñas, ornamentadas y agrupadas en racimos; se cree que su función también es de almacenamiento, son características de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*.

2. Esporas: son los propágulos más importantes de los HMA por su resistencia a condiciones adversas; contienen miles de núcleos; los exudados de la raíz, como los flavonoides que son metabolitos secundarios, afectan la germinación de las esporas, las pueden inhibir o inducir.



1.5. Importancia de las esporas en el estudio de la micorriza arbuscular (MA)

Las esporas son las estructuras fúngicas que representan una herramienta importante en la identificación y clasificación taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares debido a sus características morfológicas. No obstante existen algunas desventajas que deben considerarse por ejemplo, que la esporulación no se lleva a cabo por todas las especies de HMA en el momento de muestreo (Douds y Miller, 1999), que la distribución de las esporas en el suelo es agregada por lo que la dispersión es limitada (Morton y Benny, 1990), a lo anterior se suma el hecho de que las esporas recolectadas directamente del campo son difíciles de identificar ya que la mayoría sufren daños ocasionados por cambios ambientales drásticos y por la actividad depredadora de los microorganismos del suelo (Brundrett *et al.*, 1996). También es importante considerar que la producción de esporas no solo depende de factores ambientales sino también de la fenología de la planta (Brundrett y Kendrick, 1998). Sin embargo, a pesar de las limitaciones

que presenta este método en cuanto a la identificación taxonómica de la comunidad de HMA, siguen siendo utilizadas (Li *et al.*, 2007).

1.6. Factores que modifican la colonización, riqueza y abundancia de los HMA

Las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) presentan diferencias en su densidad relativa, producción de esporas, colonización y funciones correlacionadas con el ambiente, la estacionalidad, la especificidad del hospedero y la presencia de otras especies de hongos (Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005). La colonización y riqueza de los HMA pueden estar relacionadas con los factores ambientales y edáficos, la heterogeneidad espacial y la estacional; así como con los patrones estacionales de la esporulación de los hongos y la historia de los disturbios del lugar (Mosse y Bowen, 1968; Anderson *et al.*, 1993; Dhillon y Anderson, 1993; Jacobson, 1997; Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005; Chaudhary *et al.*, 2008).

Existen diversos factores que pueden afectar de manera distinta la distribución, la riqueza y la densidad de esporas; así como los porcentajes de colonización por HMA, tales como factores físicos (textura, porosidad y compactación), químicos (pH, disponibilidad de agua y nutrientes) y biológicos del suelo (actividad microbiana y fauna) (Smith y Read, 2008). Los disturbios antrópicos ocasionan cambios en las propiedades y procesos del suelo modificando la interacción hongo-planta; por ejemplo, las altas concentraciones de nitrógeno (N) en el suelo, ocasionadas por las actividades antrópicas pueden reducir o inhibir la colonización por HMA debido a que grandes cantidades de este nutriente afectan la cantidad de exudados en las raíces, dichos exudados pueden regular la adhesión, penetración y colonización de estos hongos en las raíces de las plantas (Hayman *et al.*, 1975). Aunado a lo anterior, la riqueza y los porcentajes de colonización por HMA también pueden verse afectados por la apertura de claros de bosque, ya que la intensidad lumínica alta conduce a incrementos en la colonización de la raíz y a la esporulación (Pritchett, 1990; Koske, 1987; Guerrero, 1996). Mientras que en condiciones donde la fotosíntesis se suprime, el porcentaje de colonización

también se ve reducido, ya que los HMA obtienen su fuente de carbono (C) a partir de productos fotosintéticos; es decir, que a una alta intensidad de luz fotosintéticamente activa disponible, la colonización es alta porque la tasa fotosintética se incrementa y como consecuencia los productos fotosintéticos disponibles para los hongos arbusculares también (Redhead, 1975).

Igualmente el pH puede repercutir en el porcentaje de colonización de los HMA, ya que se ha observado que a un pH neutro o cercano al neutro (6-7), los HMA tienden a tener un mejor desarrollo. Por otro lado, el grado de compactación del suelo repercute en la presencia y supervivencia de los HMA, ya que se ha reportado que compactaciones mayores a 1.75 mg/m^3 afectan la respuesta de crecimiento de las plantas mediante la inoculación de HMA (Alarcón, 2007; Nadian *et al.*, 1997; Nadian *et al.*, 1998).

Los factores ambientales también modifican la composición y abundancia de la comunidad de HMA. La temperatura es uno de los factores ambientales que controla la presencia y distribución global de los organismos. Se ha observado que a temperaturas cercanas a los $30 \text{ }^\circ\text{C}$, el porcentaje de colonización puede incrementarse en un 15%; por el contrario, a temperaturas que exceden los $30 \text{ }^\circ\text{C}$, la colonización puede decrecer y ser letal a los $40 \text{ }^\circ\text{C}$ (Furlan y Fortín, 1973), lo anterior dependerá del ambiente y de las estructuras fúngicas. Las temperaturas óptimas para la germinación de esporas, se encuentran entre los 18 y $40 \text{ }^\circ\text{C}$; para el crecimiento del micelio se hallan entre los 18 y $27 \text{ }^\circ\text{C}$ para la mayoría de las especies (Guerrero, 1996; Koshe, 1987; Pritchett, 1990). La disponibilidad de agua es otro factor que determina el grado de colonización micorrícica arbuscular, ya que en condiciones de sequía, los HMA le proporcionan a la planta una mayor tolerancia al estrés hídrico a través del micelio que explora el suelo, asegurando, de esta manera, una mayor captación de agua (Allen y Boosalis, 1983).

Si bien los factores edáficos y ambientales representan una fuerte presión para las especies de HMA, también es importante tomar en cuenta que las diferencias en el número de esporas y porcentajes de colonización de HMA pueden estar relacionadas con las diferentes estrategias de supervivencia de las especies de

HMA al habitar en un ecosistema determinado (Camargo-Ricalde, 2002); así como por su habilidad de dispersión, sus tasas de extinción y de especiación (Chaudhary *et al.*, 2008). En particular, los factores biológicos han sido poco entendidos, debido a que es difícil establecer una causalidad de correlación entre los factores del suelo y las plantas, con las comunidades de HMA (Cruz-Paredes, 2013; Vega-Frutis y Guevara, 2013). Sin embargo, se sabe que otros factores que pueden influir en los cambios de las comunidades de HMA son la morfología y los exudados específicos de la raíz, la presencia de nódulos fijadores de nitrógeno, la comunidad microbiana de cada sitio (Baylis, 1975; Garbaye, 1991; Dhillion y Zak, 1993; Whitford, 1996), la microtopografía del suelo (Gibson y Hetrick, 1988; Azcón, 2000), el tipo e intensidad de disturbios ambientales (Allen, 1991; Dhillion, 1999; Carrillo-García *et al.*, 1999), el tipo de comunidad vegetal establecida en cada sitio, y la comunidad de arbustos, herbáceas anuales, bianuales y perennes (Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005).

En conjunto con otros factores, la fenología reproductiva de las plantas también puede ser un factor que modifique el porcentaje de colonización de los HMA, siendo mayor la actividad de estos microorganismos en el periodo de floración y fructificación de las plantas (Vega-Frutis y Guevara, 2013; Vega-Frutis *et al.*, 2013 a y b), debido a que son momentos en los que las plantas requieren una mayor asignación de recursos para la reproducción.

1.7. La fenología reproductiva de las plantas y la micorriza arbuscular (MA)

En los ecosistemas, los recursos del suelo no se encuentran homogéneamente distribuidos y esto representa un costo energético muy alto para las plantas, debido a que requieren asignar más recursos a la producción de raíces para la búsqueda de nutrientes minerales y agua, lo cual repercute en su reproducción (producción de flores y frutos), crecimiento o defensa contra patógenos (Varga, 2010; Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis *et al.*, 2013 a y b). Además, representa una alta competencia entre las plantas por estos recursos (Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2003). En este sentido, los HMA fungen como facilitadores

y amortiguadores de condiciones externas teniendo así un efecto positivo en la planta hospedera, al incrementar su adecuación (reproducción y supervivencia) y producción de biomasa (Fisher y Jayachandran, 2002).

En este estudio, hablaremos del bosque de *Abies religiosa* u oyamel de la cuenca del río Magdalena (CRM), el cual se encuentra amenazado y afectado por diversos factores de deterioro como resultado de las actividades antropogénicas (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). Los disturbios antrópicos ocasionan que las propiedades físico-químicas del suelo cambien y, por lo tanto, que disminuyan la cantidad y calidad de nutrientes minerales del suelo que pueden ser aprovechados por las plantas y que pueden limitar el crecimiento y desarrollo de las especies vegetales (Camargo-Ricalde, 2002). No obstante, una gran cantidad de especies vegetales pueden solventar sus requerimientos de nutrientes minerales y amortiguar la competencia intra e interespecífica al asociarse con alguna especie de HMA (Harley y Smith, 1983; Camargo-Ricalde, 2002; Moreno-Unda, 2008.), permitiéndoles así establecerse en ecosistemas perturbados. En diversos estudios, se ha demostrado la importancia de la MA en el mantenimiento de la diversidad vegetal, así como en el funcionamiento y la restauración de estos ecosistemas (Allen y Allen, 1986; Hartnett y Wilson, 1999; Koide *et al.*, 2000; Camargo-Ricalde, 2002). Los disturbios antrópicos no sólo alteran la estructura y composición de las plantas propiciando el establecimiento de especies resistentes a perturbaciones continuas y de fácil colonización como las malezas (Beaker, 1974), sino que también pueden afectar la colonización, la diversidad y la abundancia de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares.

La relación simbiótica puede ocasionar cambios en los niveles hormonales de la planta hospedera (Ludwing-Müller, 2002), teniendo efectos en la reproducción de las plantas. Los efectos que tienen los HMA en la reproducción de las plantas han sido poco estudiados. Muchos de los estudios que abordan el papel de las micorrizas en la reproducción de las plantas han sido enfocados en especies monoicas y hermafroditas, con importancia agronómica, tal es el caso de *Jacaratia mexicana* A.D.C., una especie de la familia Caricaceae (Vega-Frutis y Guevara,

2013), *Glycine max* L. (Fabaceae) y *Sorghum Moech* (Poaceae) (Sylvia *et al.*, 1993).

Actualmente, no existen estudios que relacionen la fenología reproductiva de las plantas con la riqueza, la abundancia y la colonización de los HMA en los bosques templados, pero sí existen estudios que comprueban que la colonización por HMA en conjunto con los factores abióticos, pueden modificar la producción de flores y frutos de la planta hospedera (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis *et al.*, 2013b). Por ejemplo, estudios realizados con especies de plantas dioicas y ginodioicas¹ han mostrado que las raíces de las plantas femeninas, son frecuentemente, más colonizadas por los HMA y, por ende, obtienen mayores beneficios tales como un incremento en su tasa de crecimiento, en el número de ramas, y en la producción de flores y frutos (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis *et al.*, 2013a). El estudio del dimorfismo sexual relacionado con la colonización micorrícica en especies dioicas ha sido abordado desde la perspectiva de la asimilación de los recursos, especialmente en plantas femeninas, debido a que requieren de un alto aporte energético para cumplir su función reproductiva con respecto a las plantas masculinas que tienen relativamente poco costo reproductivo (Geber, 1999), es por esto que las plantas femeninas requieren una mayor interacción con los HMA, ya que estos últimos facilitan la asimilación de nutrientes minerales del suelo (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis y Guevara, 2013; Vega-Frutis *et al.*, 2013 a y b). Lo anterior es respaldado por los estudios realizados por Vega-Frutis *et al.* (2013a) con la especie *Antennaria dioica* (L.) Gaerth (Asteraceae) y por Vega-Frutis y Guevara (2009), con la especie dioica *Carica papaya* L. (Caricaceae), donde también se observaron diferencias en los patrones de colonización, siendo las raíces de las plantas femeninas las que presentaron mayores porcentajes de colonización, lo mismo ocurrió con *Distichlis spicata* (L.) Greene (Poaceae), que también es una especie dioica (Eppley *et al.*, 2009).

¹ Población de plantas que presenta individuos con plantas hermafroditas e individuos con plantas femeninas. Tomado de <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/bioseguridad/doctos/glosario.html#g>, 2015.

Es importante tomar en cuenta que las plantas pueden reproducirse sexualmente y/o vegetativamente, esto dependerá de las condiciones ambientales y/o de su historia de vida. La reproducción sexual, puede considerarse un proceso costoso, ya que además de presentar costos por la meiosis, también lo es para producir las estructuras que aseguran el éxito reproductivo, como la producción de flores, la formación de estambres y sustancias que atraen a los polinizadores, así como de estructuras especializadas para la dispersión de los frutos (Obeso, 2002). La asimilación reproductiva debe constituir gran parte de la biomasa de la planta y consecuentemente, la inversión en la reproducción puede reducir la supervivencia y crecimiento a futuro (Obeso, 2002). Streitwolf Engel *et al.* (1997), destacaron en su estudio la importancia que tienen los HMA en el crecimiento clonal. Sin embargo la reproducción vegetativa como la sexual, están vinculadas a un costo-beneficio o disyuntivas de cada especie (Ronsheim y Bever, 2000).

Las plantas masculinas, femeninas o hermafroditas tienen diferentes respuestas a los cambios estacionales en su habilidad para captar nutrientes minerales del suelo, esta respuesta fenológica puede ser atribuida a que existen cambios estacionales en respuesta a la colonización micorrícica de las plantas, más que a cambios en las condiciones ambientales (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis *et al.*, 2013a). A su vez, los cambios estacionales en la colonización micorrícica están correlacionados, por lo general, con las variables ambientales tales como la precipitación, la cantidad y disponibilidad de nutrientes en el suelo, y con las fases fenológicas predominantes de las plantas como la floración y fructificación; así como el final de la etapa de crecimiento, como ha sido demostrado en diferentes especies (Allen *et al.*, 1998; Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis *et al.*, 2013b).

Algunas especies como *Opuntia excelsa* S.M. (Cactaceae) y *Jacquinia pungens* A. Gray (Theophrastaceae) son reproductivamente activas durante la temporada de secas y, correspondientemente, tienen una gran actividad micorrícica en esta temporada, en comparación con la temporada de lluvias (Allen *et al.* 1998). Por su parte, Vega-Frutis y Guevara (2013), examinaron la variación estacional de la

colonización de las raíces por HMA en las temporadas de lluvias y de secas, en árboles de *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), en el centro de México; los resultados mostraron que el porcentaje de colonización por HMA, fue mayor durante la temporada seca ($41.3 \pm 3.00\%$), donde ocurren los periodos de floración y fructificación de esta especie, en comparación con la temporada de lluvias ($31.9 \pm 1.79\%$). Lo anterior se debe a que *J. mexicana* presentó un periodo reproductivo en la temporada de secas que coincidió con los altos niveles de nutrientes en el suelo, sin embargo estos no se encuentran disponibles para las plantas durante esta temporada porque hay poca cantidad de agua en el suelo (Campo *et al.*, 1998; Valdespino *et al.*, 2009), mientras que durante la temporada de lluvias los nutrientes se encuentran de manera asimilable (Jaramillo y Sanford, 1995; Campo *et al.*, 1998), esto explica el hecho de que los porcentajes de colonización por HMA sean mayores en la temporada seca, ya que los HMA facilitan la captura de nutrimentos minerales y agua. Es importante mencionar que los factores ambientales pudieron jugar un papel significativo en la dinámica y en la estacionalidad de la interacción micorrícica, pero la colonización micorrícica pudo ser el verdadero conductor de la fenología al proporcionar los nutrientes necesarios en el periodo de floración y fructificación (Husband *et al.*, 2002). Sin embargo, es difícil asegurar que la asociación micorrícica fue el único factor que condujo los cambios en la fenología reproductiva de *J. mexicana*, dado que no se realizaron análisis que correlacionaran la fenología reproductiva y los porcentajes de colonización por los HMA con otras variables ambientales como la humedad relativa del suelo, la temperatura o el porcentaje de luz.

La conversión de los ecosistemas naturales para diferentes usos de suelo es, actualmente, uno de los factores importantes que modifica la composición, la riqueza y la abundancia de las especies de HMA. Por ejemplo, Jasper *et al.* (1987) observaron que había una disminución en el número de esporas y un cambio en la composición de especies de HMA después de un disturbio en algunos lugares de Australia. De igual manera, Mason *et al.* (1992) encontraron que el número de esporas de HMA, en una plantación de *Terminalia ivorensis* A.Chev. (Combretaceae) en Camerún, disminuyó notablemente después de tres meses de

deforestación. Es importante mencionar que un disturbio también puede favorecer la abundancia de alguna especie de HMA, tal como lo observaron Johnson y Wedin (1997).

Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez (2005), en un estudio realizado en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, Puebla y Oaxaca, observaron que existió una abundancia significativa de dos géneros particulares *Acaulospora* y *Glomus sensu lato*; sin embargo, no encontraron diferencias significativas al comparar el número de esporas totales entre los sitios de estudio. Al comparar las temporadas (lluvias, inicio de secas y secas), obtuvieron un mayor número de esporas durante la temporada de lluvias, seguida por el inicio de sequía y al último la de secas.

Las grandes variaciones en el número de esporas de HMA, pueden estar ligadas a patrones estacionales de la esporulación de los HMA, la cual puede variar de acuerdo con la especie de hongo o de la planta interactuante en la asociación (Mosse y Bowen, 1968, Dhillon y Anderson, 1993; Jacobson, 1997). Sin embargo, el número de esporas de HMA del suelo, no necesariamente refleja la capacidad de colonización de estos hongos, tal como lo demostraron Camargo-Ricalde *et al.* (2003), donde encontraron que 45 de 50 especies de plantas vasculares estudiadas formaban MA, pero el porcentaje de colonización fue bajo; aunado a lo anterior, Hayman (1982) ya había demostrado que las esporas de HMA pueden sobrevivir por un año y que puede haber fluctuaciones en la densidad de esporas debidas a las especies de HMA involucrados, y al estado fenológico y a la especie de la planta hospedera.

2. JUSTIFICACIÓN

Las especies de plantas que se encuentran en ecosistemas perturbados, presentan características adaptativas que les confieren un éxito en dichos ecosistemas con respecto a otras especies, tales como una mayor tolerancia al estrés hídrico, tiempos más cortos de generación, síndromes de dispersión más eficientes, propagación vegetativa, tolerancia a altos niveles de luz y a menores

regímenes de humedad, formas de crecimiento generalmente herbácea y ciclos de vida anuales o bianuales (Baker, 1974). La mayoría de estas características las presenta *Acaena elongata* L. (Rosaceae), una especie de amplia distribución en los bosques templados, en particular del bosque de *Abies religiosa* (Pinaceae), ya que forma una asociación vegetal con el estrato arbóreo, con altos valores de importancia relativa (Reyes-Ronquillo, 2014). Es una especie asociada a la perturbación antropogénica, ya que predomina en la periferia de fragmentos del bosque (Ávila-Akerberg, 2002; Santibáñez-Andrade, 2009; Reyes-Ronquillo, 2014).

El estudio de los HMA en los bosques templados es escaso, debido a que los sistemas de raíces, de la mayoría de los árboles de estos bosques, son considerados como hospederos ectomicorrícicos obligados que no se asocian con HMA, suponiendo así que la estabilidad de estos ecosistemas boscosos dependerá, en gran medida, de la tasa de colonización y la composición de especies de hongos ectomicorrizógenos (HE) (Moreno-Unda, 2008). Sin embargo, es importante considerar que la riqueza de especies en los bosques templados no se reduce a las especies arbóreas, sino que también existe una flora rica en especies herbáceas y arbustivas, las cuales forman asociaciones principalmente con los HMA (Barea, 1991).

En México, gran parte de los estudios con HMA evalúan la ecofisiología y la respuesta de las plantas a la colonización en condiciones de invernadero; no obstante, el papel que juegan dichos microorganismos en especies establecidas aún sigue siendo incipiente; así como el papel que tienen dentro de las comunidades vegetales (Montaño *et al.*, 2012). Sin embargo, existen pocos trabajos que analicen la relación entre la fenología reproductiva y los HMA. A pesar de que se conoce el efecto que tienen los HMA en el establecimiento de las plantas, hay pocos estudios que resalten la influencia que tienen los HMA en el éxito reproductivo de las mismas; es decir, en la producción de flores y frutos.

Debido a la importancia que tienen los HMA como facilitadores de nutrientes y amortiguadores de las condiciones adversas para las plantas, es necesario

realizar estudios que proporcionen más información acerca de la dinámica de esta asociación en los bosques templados, principalmente con aquellas especies vegetales que presentan características que les confieren un éxito en ecosistemas perturbados, incorporando así nuevas variables que vayan más allá de la respuesta ecofisiológica de las plantas.

Es importante estudiar si existe una relación directa entre el porcentaje de colonización, la abundancia y la riqueza de los HMA, con la fenología reproductiva y la cobertura de especies como *Acaena elongata*, ya que podría ser otro factor que determine el éxito reproductivo (producción de flores y frutos) de esta especie, al incrementar su área de exploración del suelo y, consecuentemente, su asimilación de nutrientes minerales, ya que en los estudios sobre fenología reproductiva, por lo general, relacionan la producción de flores y frutos con factores abióticos (temperatura, humedad y cantidad de luz) y no con factores bióticos, tal como la micorriza arbuscular, que le puede conferir ventajas reproductivas, de crecimiento y de supervivencia a las plantas, proporcionando los nutrientes necesarios y amortiguando las presiones del ambiente.

3. OBJETIVOS

3.1. General

Describir y analizar, espacial y temporalmente, la influencia que tienen los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en la fenología reproductiva de *Acaena elongata* L. (Rosaceae) del bosque de *Abies religiosa* (Pinaceae) en la cuenca del río Magdalena, Cd. Mx.

3.2. Particulares

Conocer el patrón de la fenología reproductiva de *Acaena elongata* L.

Determinar si las raíces de *A. elongata* están colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares.

Conocer el porcentaje de colonización total, la riqueza y la abundancia de los HMA asociados con las raíces de *Acaena elongata* así como su variación espacial y temporal.

Relacionar el efecto del espacio y la temporalidad con el porcentaje de colonización, la riqueza y la abundancia de esporas de los HMA y su repercusión en la fenología reproductiva de *A. elongata*.

4. HIPÓTESIS

Dado que los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pueden incrementar la cantidad de nutrientes que llegan a la planta, y esto se ve reflejado en el crecimiento, supervivencia, y producción de flores y frutos de la misma, se espera que:

- a) Los porcentajes de colonización, la riqueza y la abundancia de los HMA en las raíces de *A. elongata*, serán diferentes entre parcelas con distintas condiciones ambientales.
- b) La riqueza, abundancia y porcentaje de colonización por HMA, serán diferentes entre estaciones (secas y lluvias) y esto se verá reflejado en la proporción de estructuras reproductivas producidas por *A. elongata*.
- c) El porcentaje de colonización, la riqueza y la abundancia de los HMA en las raíces de *A. elongata*, serán mayores en los individuos que presenten mayores porcentajes de flores y frutos (maduras o inmaduras); así como una cobertura mayor de la planta.

5. MÉTODO

5.1. Zona de estudio

La cuenca del río Magdalena (CRM) se localiza en la vertiente occidental de la Sierra de las Cruces, en el límite suroccidental (SW) de la Ciudad de México; forma parte de la cuenca del Valle de México entre los 19°14'35" y 19° 17'53" de latitud Norte, y 99°15'06" y 99°20'18" de longitud Oeste; forma parte del Eje Neovolcánico Transmexicano. Cuenta con un relieve montañoso que va desde los 2,470 m s.n.m. al NE y a los 3,850 m s.n.m. al SO (Álvarez, 2000). Se extiende sobre las delegaciones Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa (Delgadillo-Durán, 2011). Forma parte importante del remanente de vegetación del bosque templado dentro de la Ciudad de México (Almeida-Leñero *et al.*, 2007).

En esta área existen dos tipos de clima de acuerdo con Köeppen modificado por García (1978), con base en el intervalo altitudinal. El primero va desde 2,400 m s.n.m. (la zona urbana) a los 2,800 m s.n.m., donde el clima es C(W2)(W)(b) i', templado subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, que presenta lluvias en verano e invierno seco, la temperatura media anual varía entre 12-18 °C, con poca oscilación térmica. A partir del último valor altitudinal hasta los 3,600 m s.n.m., el clima es C(W2)(W)(b')ig, semifrío, con abundantes lluvias en verano, una temperatura media anual entre 5-12 °C, verano fresco, corto, isotermal (García, 1978). La temporada de lluvias es en verano, siendo julio el mes con mayor precipitación, donde puede alcanzar valores superiores a los 250 mm mensuales. Los valores de precipitación incrementan conforme hay ascenso de altitud, se registra una mínima de 1,000 mm en la parte baja y una máxima de 1,500 mm en las partes altas (Álvarez, 2000).

Se distinguen tres comunidades vegetales, la primera de ellas es el bosque de encino (*Quercus spp*) que se distribuye en la parte más baja, entre los 1, 200 y 2, 700 m s.n.m; la segunda es el bosque de oyamel (*Abies religiosa*) ubicado en la parte media entre los 2,800 y 3,650 m s.n.m. y por último el bosque de pino (*Pinus hartwegii*) que está ubicado en la parte más alta de la cuenca entre los 3,650 y 4,200 m s.n.m. (Figura 1) (Ávila–Akerberg, 2002). También se ha reportado la

presencia de matorrales y pastizales (vegetación inducida) (Santibáñez-Andrade, 2009).

La CRM yace sobre rocas volcánicas (andesitas, dacitas, tobas andesitas y brechas), y es el resultado de la actividad volcánica durante los periodos Terciario y Cuaternario; se localiza entre las fallas con dirección noroeste-suroeste, a lo largo del Volcán Tres Cruces, la Caldera Ocotál y la Caldera Santa Rosa-Judío (Castro-Gutiérrez, 2013). Los suelos de este bosque son, generalmente, jóvenes; en su mayoría de tipo andosol, los cuales tienen su origen de cenizas volcánicas producto de la reciente actividad volcánica; es rico en vidrios volcánicos y ácidos, presenta una capa superficial oscura de textura esponjosa, la cual retiene altas cantidades de fósforo (P), lo que lo hace útil para recursos forestales, pero es susceptible a la erosión hídrica y eólica. En esta área, también existen otros tipos de suelo como el litosol y el feozem; el primero es un suelo duro, también conocido como suelo de piedra, y el segundo se caracteriza por tener un color oscuro en el horizonte superficial, debido a que tiene un alto contenido de materia orgánica (Santibáñez-Andrade, 2009).

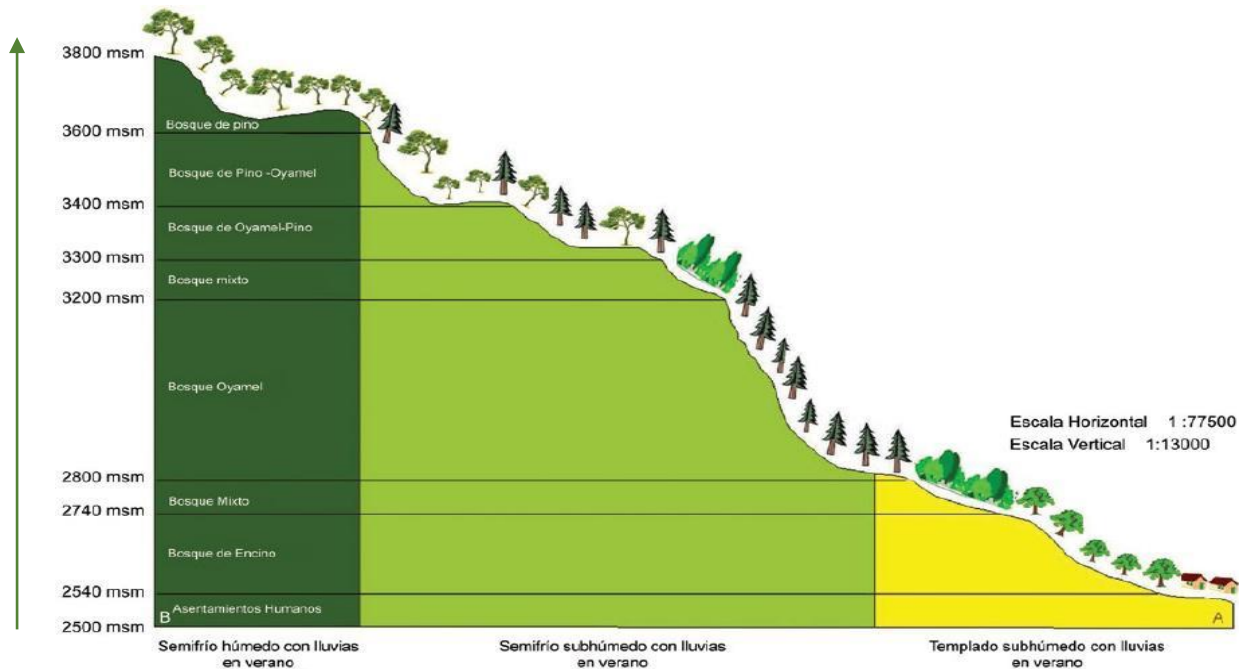


Figura 1. Perfil longitudinal de la cuenca del río Magdalena. Tomado de Pizaña *et al.*, 2009.

Los bosques templados de la CRM, representan un importante refugio de la fitodiversidad de México (Ávila-Akerberg *et al.*, 2008) y proveen servicios ambientales que proporcionan mecanismos de regulación de la naturaleza (Almeida-Leñero *et al.*, 2007), tales como la recarga de acuíferos de la Ciudad de México que controla el ciclo hidrológico, evitando las inundaciones, las sequías y la regulación de la calidad del aire mediante la captación de contaminantes atmosféricos por parte de la vegetación (Ávila-Akerberg, 2002).

5.2. El bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena

El bosque de *Abies religiosa*, también conocido como bosque de oyamel, ocupa una extensión aproximada de 1,130 ha., lo que representa el 37.8% de la superficie total de la cuenca, esto lo hace el bosque más extenso de las tres comunidades vegetales de la zona (Pizaña *et al.*, 2009; Santibáñez-Andrade, 2009) (Figura 2).

El tipo de clima es Cb'(w2)(w)ig, con una temperatura media anual que va de 5-22 °C, una oscilación térmica menor a 5°C; la temporada de lluvias es en verano con una precipitación media anual de 950-1300 mm, la temperatura media va de 5-13°C; el periodo frío es de noviembre a diciembre, y el más cálido de marzo a septiembre (Delgadillo-Duran, 2011). Las condiciones de pendiente varían desde 2°-50°, es importante considerar que tiene un relieve muy accidentado. El suelo es de tipo litosol y andosol húmico, rico en materia orgánica (MO), con textura franco-arenosa, rocosidad promedio de 18%; húmedo la mayor parte del año, y se encuentra cubierto casi en su totalidad por líquenes y musgos (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Es un bosque perennifolio que presenta una alta heterogeneidad en su composición y estructura. El dosel alcanza una altura que oscila entre los 20 y 40 m, la especie dominante del estrato arbóreo es *Abies religiosa* (Santibáñez-Andrade 2009). Los estratos arbustivo y herbáceo presenta una cobertura menor con una altura de 2 a 3 m, donde *Acaena elongata* es la especie dominante (Reyes-Ronquillo, 2014). Es importante mencionar que la densidad de la cubierta

arbustiva y herbácea es relativamente escasa, pero aumenta considerablemente bajo condiciones de perturbación (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

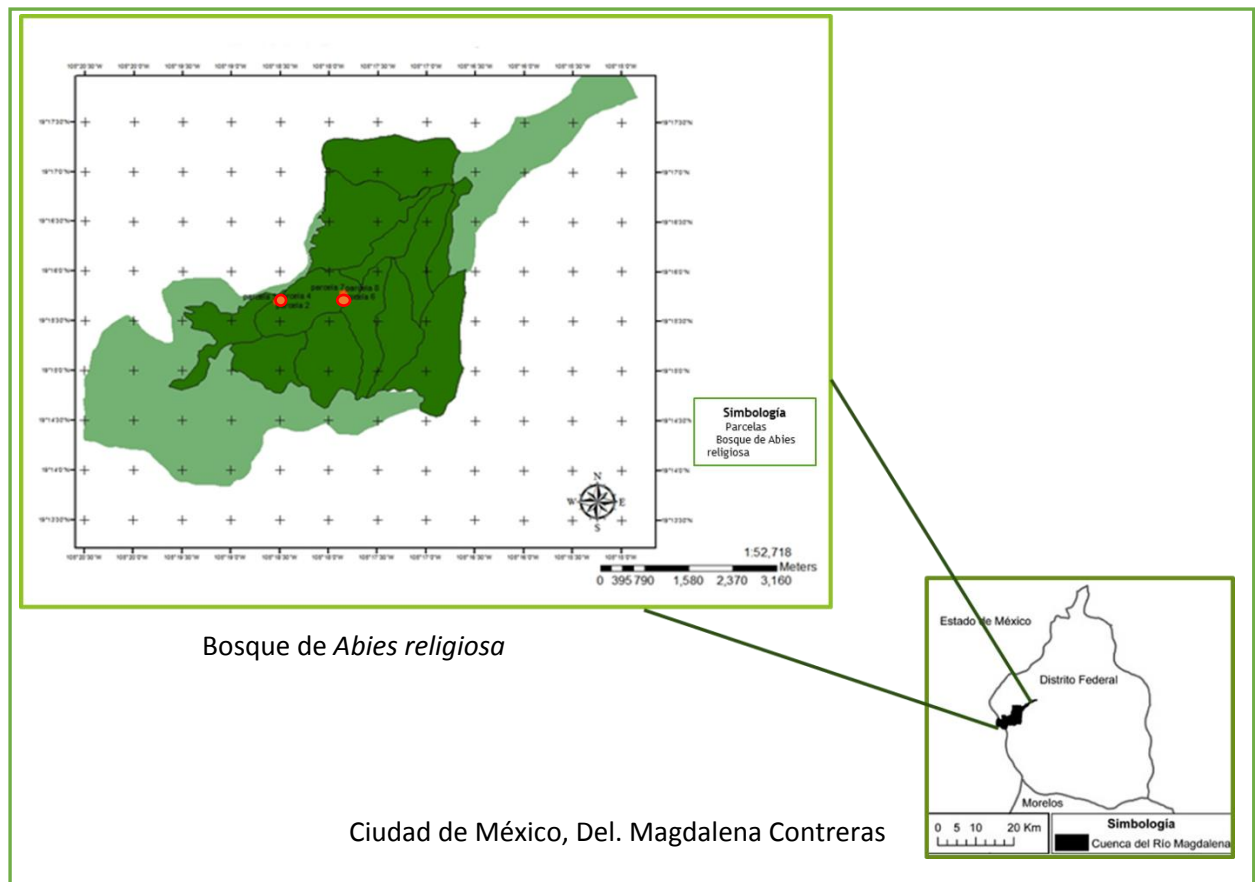


Figura 2. Localización del bosque de *Abies religiosa*, en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México. Donde los puntos naranjas indican la ubicación de las parcelas en los dos parajes.

5.3. Sistema de estudio: *Acaena elongata* L. (Rosaceae)

Acaena elongata L., es una especie perteneciente a la familia Rosaceae (Cuadro2), y Rzedowski y Rzedowski (2005) la describen como una planta arbustiva en la base, con frecuencia herbácea en las ramillas superiores; varios individuos crecen juntos en manchones densos; puede medir de 20 a 100 cm de alto, tiene una corteza exfoliante en las ramas inferiores, tallos pardos o rojizos, hojas de textura tierna, provistas de pelos blancos y sedosos; presenta hojas alternas, en la base de cada una hay un par de hojillas lineales, denominadas estípulas. Presenta flores, generalmente hermafroditas, agrupadas

(inflorescencias) en densas espigas que pueden alcanzar los 30 cm de largo, cuentan con tres brácteas que acompañan cada flor. Flor con base ancha y redondeada llamada hipantio, cubierta por pelillos dirigidos hacia atrás, cáliz de 4 sépalos ovados de aproximadamente 1 mm de largo, no tiene pétalos, presenta 3 ó 4 estambres, el estilo corto y el estigma dividido en diversas ramitas. Presenta frutos secos encerrados en el hipanto duro y cubierto de espinas pardas o rojizas, con pelillos en el ápice, se pegan con facilidad a la ropa y pelos de animales, cuando son jóvenes tienen un color verde (Figura 3). En el Bajío, florece y fructifica de mayo a noviembre (CONABIO, 2014). En el Valle de México, florece y fructifica todo el año (Díaz-López, 2015).

Cuadro 2. Clasificación taxonómica.
CONABIO (2005)

División: Magnoliophyta
Clase: Magnoliopsida
Orden: Rosales
Familia: Rosaceae
Género: <i>Acaena</i>
Especie: <i>Acaena elongata</i> L.

El área de origen de *A. elongata*, se remonta desde el centro de México hasta Colombia (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En México, se encuentra localizada en zonas montañosas de bosques de encino y de coníferas, principalmente en bosque de *Abies* (Chiapas, Estado de México, Ciudad de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz) (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Es una planta que habita en ambientes abiertos en medio de bosques de encino y/o coníferas como *Abies*.

De acuerdo con Molinillo y Farji (1993), la abundancia de *A. elongata* tiene una correlación positiva con la actividad pecuaria ($p < 0.001$), ya que los apéndices adherentes que presentan sus frutos, facilitan su dispersión por exozoocoria. Por su parte, Martínez-Camacho (2015), demostró que la estrategia reproductiva de esta planta contribuye a su éxito en ecosistemas perturbados, ya que cerca del 80% de sus semillas se pueden conservar viables al menos durante un año, además de que la germinación no fue condicionada por la luz.

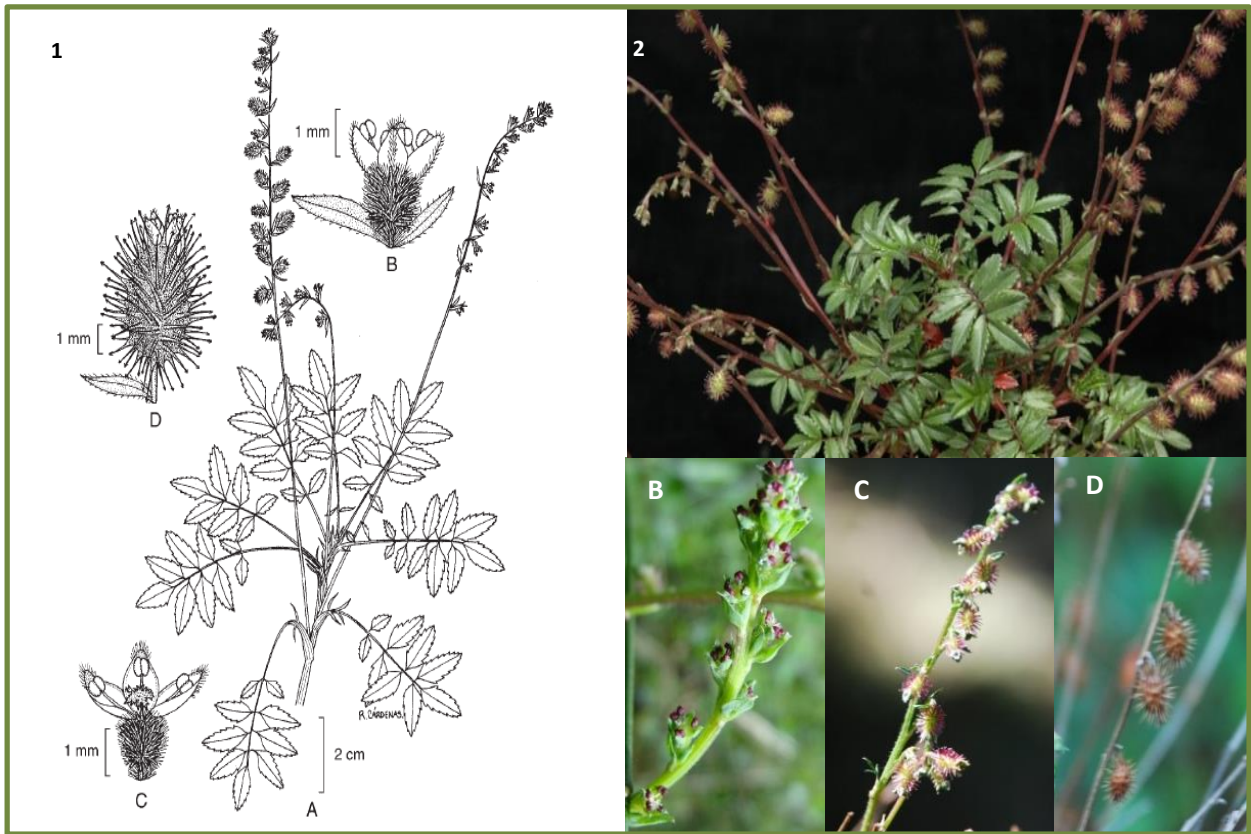


Figura 3. *A. elongata* L. A la izquierda se encuentra 1A. Parte superior de la planta mostrando flores y frutos; 1B. Vista externa de una flor; 1C. Flor mostrando el hipantio, tres estambres y el estilo; 1D. Aspecto del fruto envuelto por el hipantio equinado. Tomado de Rzedowski y Rzedowski (2005). A la derecha se muestra 2A. Individuo completo mostrando flores (2B) y frutos jóvenes (2C) y maduros (2D), del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena. B, C y D Tomadas por Martínez Orea Yuriana.

5.4. Trabajo en campo

5.4.1. Selección de las parcelas y de los individuos de *A. elongata*

Se establecieron ocho parcelas, cuatro de ellas se ubicaron en el paraje de “El llano de Temamatla”, y cuatro en el paraje la “Coconetla” (Cuadro 3).

Cuadro 3. Coordenadas geográficas de las ocho parcelas establecidas en el bosque de *Abies religiosa*, de la cuenca del río Magdalena.

Paraje	Parcela	Coordenadas
“El llano de Temamatla” <u>Mayor altitud</u>	1	19°15'42.7''N 99°18'31.9''O
	2	19°15'42.1''N 99°18'32.8''O
	3	19°15'41.3''N 99°18'32.4''O
	4	19°15'41.6''N 99°18'31.5''O
“Coconetla” <u>Menor altitud</u>	5	19°15'47.3''N 99°17'50.1''O
	6	19°15'46.4''N 99°17'52.3''O
	7	19°15'46.8''N 99°17'52.0''O
	8	19°15'46.5''N 99°17'50.2''O

Cada parcela presentó un área de 10 m x 10 m, donde se seleccionaron, al azar, cinco individuos de *Acaena elongata*; a cada individuo se le extrajeron las raíces más finas, las cuales, se colocaron en bolsas de plástico etiquetadas

(Figura 4). Se realizaron cuatro recolectas de raíces durante un año (junio y noviembre de 2014, y febrero y junio de 2015), abarcando de esta manera las dos temporadas del año (secas y lluvias). Es importante resaltar que las parcelas 1, 2, 5 y 8, se encuentran ubicadas a 10 metros del camino.

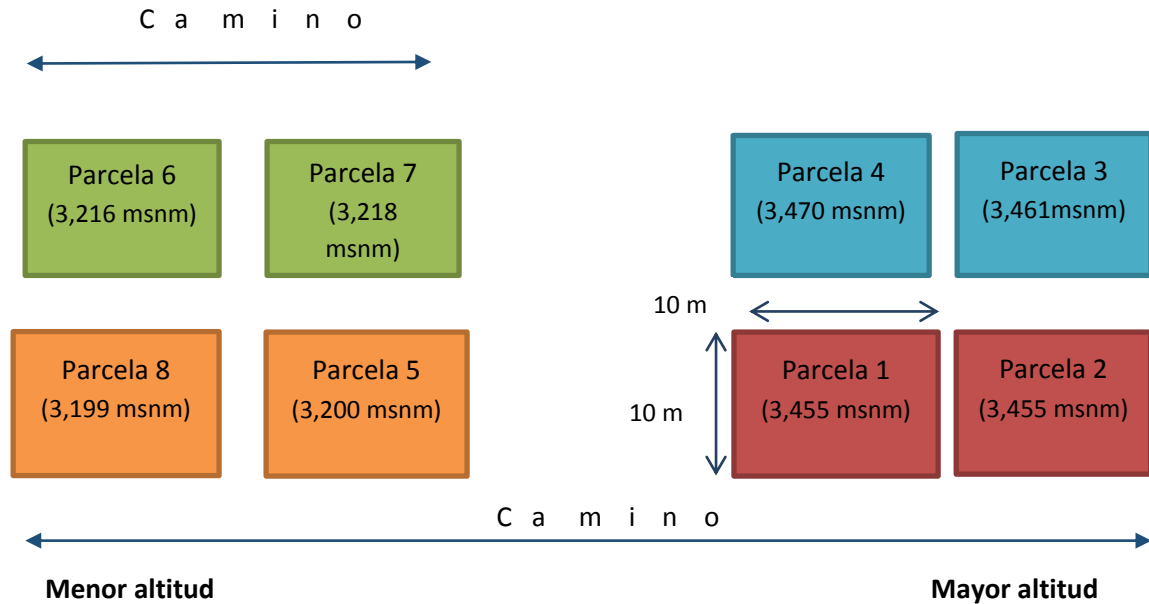


Figura 4. Distribución espacial de las ocho parcelas ubicadas en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.

5.4.2. Análisis de suelo

De cada parcela, se recolectaron 250 g de suelo en ambas temporadas, para el análisis edafológico, el cual fue realizado por el Colegio de Posgraduados, Campus Montecillos (COLPOS), donde se obtuvieron datos de pH, Conductividad eléctrica (CE), porcentaje de materia orgánica (M.O%), fósforo disponible (PO_4^{3-}), nitrógeno total (Nt) y potasio (K).

Por otra parte, de cada temporada, se recolectaron otros 150 g de suelo aledaños a cada individuo, cuidando que fueran de los primeros 25 cm de

profundidad, ya que el micelio de los HMA, generalmente, no rebasa esta zona (Álvarez y Monroy, 2008); este suelo fue utilizado para el aislamiento de esporas.

Además, se tomaron muestras de suelo (100 g aproximadamente) por parcela, mensualmente, durante un año, para calcular el porcentaje de humedad relativa del suelo.

5.4.3. Fenología reproductiva

Los datos de la fenología reproductiva de *A. elongata*, se obtuvieron cada mes, durante un año, en el cual se registraron las proporciones de flores y frutos con ayuda de una escala fenológica propuesta por Fournier y Charpantier (1974), modificada por Carabias-Lillo y Guevara-Sada (1985), (Cuadro 4); las fenofases registradas fueron: frutos maduros (aquellos que presentaron un color rojizo), frutos jóvenes (los de color verde), flores jóvenes (botones florales) y flores maduras (inflorescencias en antesis) (Figura 3).

Cuadro 4. Escala fenológica propuesta por Fournier y Charpantier (1974), modificada por Carabias-Lillo y Guevara-Sada (1985).

Categoría	Observación de la estructura	Cantidad porcentual de la estructura (%)
0	Ausencia de la característica	0
1	Presencia de la característica	1-10
2	Presencia de la característica	11-25
3	Presencia de la característica	26-50
4	Presencia de la característica	51-75
5	Presencia de la característica	76-100

5.5. Trabajo en laboratorio

5.5.1. Procesamiento de raíces (método modificado de Phillips y Hayman, 1970)

Se realizó el procesamiento de raíces, donde se sometieron a KOH al 10%, HCl al 10% y azul de tripano al 0.05%; y se guardaron en lactoglicerol hasta su revisión, *modificado de Phillips y Hayman (1970)* (Apéndice 1).

Se realizó el montaje de las raíces durante el cual se tomaron 20 fragmentos de raíz de aproximadamente 2 cm de largo, y se colocaron de forma paralela a lo ancho del portaobjetos (Figura 5). Se añadieron tres gotas de PVLG (alcohol polivinílico con lactoglicerol) y se colocó el cubreobjetos (24 mm x 50 mm), presionando ligeramente sobre cada raíz con una goma de lápiz para distender las raíces, evitando la producción de burbujas. Finalmente, se etiquetaron con los datos correspondientes y se dejaron secar a temperatura ambiente (Álvarez y Monroy, 2008).

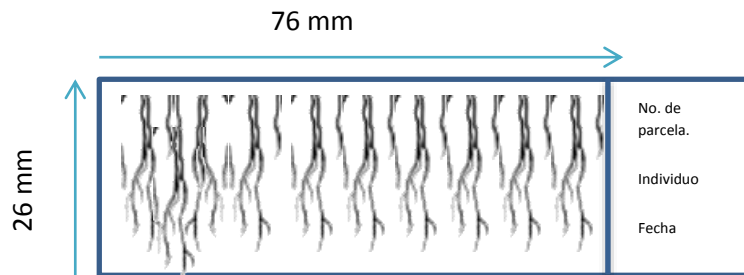


Figura 5. Disposición espacial de las raíces de *Acaena elongata*.

5.5.2. Cuantificación de la colonización (método modificado de McGonigle *et al.*, 1990)

Para determinar el porcentaje de colonización, las preparaciones se observaron en un microscopio óptico (OLYMPUS®) a 20X y 40X, iniciando por un extremo superior de la preparación, del primer segmento de raíz; a partir de ahí, se comenzó a mover la platina, de manera horizontal sobre una línea imaginaria,

hacia los 19 segmentos de raíces faltantes; una vez que se llegó al último segmento de raíz del extremo opuesto al que se comenzó, se repitió el procedimiento tres veces más, obteniendo un total de 80 campos observados, *modificado de McGonigle et al. (1990) (Figura 6).*

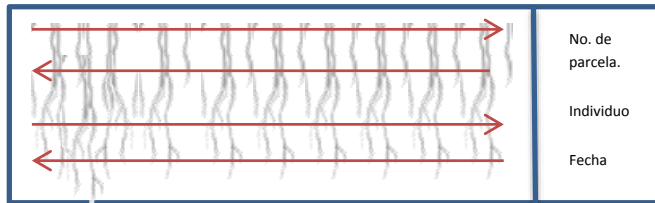


Figura 6. Dirección de los campos observados para la determinación del porcentaje de colonización por HMA de las raíces de *A. elongata*.

Se registraron los campos colonizados por hifas, arbusculos y vesículas, en un formato. Posteriormente, se determinó el porcentaje de colonización utilizando la siguiente formula:

$$\text{Porcentaje de colonización (\%C)} = \frac{\text{Número de campos colonizados}}{\text{Número total de campos observados}} \quad (100)$$

5.5.3. Separación de esporas (método modificado de Brundrett *et al.*, 1996)

Las muestras de suelo destinadas para la separación de esporas, se secaron a temperatura ambiente y tamizaron hasta obtener 100 g de suelo seco y tamizado, eliminando la mayor parte de las rocas y MO.

El suelo fue remojado hasta que se disolviera homogéneamente; después, se pasó por un par de tamices (0.5 cm, 44 micras de apertura). Posteriormente, se procedió a repartir, de manera homogénea, el suelo en tubos de centrifuga de 50 mL, llenando con agua cada tubo hasta 45 mL. Los tubos con agua se centrifugaron durante 3 minutos a 3500 r.p.m, y después, con azúcar refinada al 40%, durante 30 segundos. El material recolectado se lavó con agua de la llave

para poder trasladarlo a una caja de Petri. Las esporas se separaron con ayuda de una aguja entomológica y una pipeta Pasteur (Apéndice 2)

5.5.4. Montaje de esporas en preparaciones fijas (*método modificado de Koske y Tessier, 1983, y de Brunett et al., 1996*)

A las esporas aisladas en el tamiz de menor apertura, se les agregó Tween 80, durante un minuto, para, posteriormente, lavar con cloro al 5% .Todas las esporas encontradas fueron montadas en un porta objetos separadas por grupos de acuerdo con su color y tamaño. Se adicionó PVLG en líneas paralelas a lo ancho del portaobjetos y, en cada una, se colocaron las esporas que presentaron la misma coloración; al final, se colocó el cubre objetos, y se aplicó una ligera presión con la aguja de disección sobre cada espora del grupo montado en PVLG y PVLG+ Melzer, *modificado de Koske y Tessier 1983 y de Brundett et al., (1996)* (Figura 7).

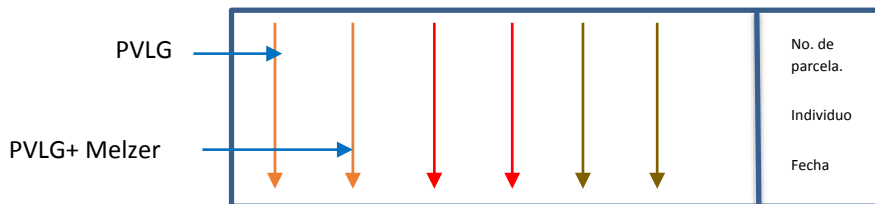


Figura 7. Distribución espacial de las esporas de HMA aisladas.

5.5.5. Identificación taxonómica de esporas de HMA

Las esporas montadas se identificaron y cuantificaron con asesoría de la M. en C. Laura Hernández C. (Investigadora en el Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala). Las esporas fueron observadas con un microscopio con contraste de interferencia de Nomarski, Nikon Optiphot II-Plus, con reglilla micrométrica acoplada al ocular. Durante las observaciones, fue indispensable reconocer aquellas estructuras que sí eran esporas y las que no lo eran, para esto nos basamos en la complejidad de las estructuras; es decir, si la pared de la espora presentaba estratos y como eran éstos, si presentaba una hifa de origen o alguna cicatriz de desprendimiento,

ornamentación, el color y la rigidez. Es importante mencionar que el color es una variable que se puede modificar con el ambiente; además de que existen especies que pueden presentar un tono semejante de color. Algunas especies, al entrar en contacto con el reactivo de Melzer, presentan reacción interna (en el citoplasma) o externa (en los estratos de la pared), esto contribuyó a identificar morfotipos, ya que no todas las especies reaccionan de la misma manera. La determinación de las especies se realizó considerando descripciones especializadas de las especies de los diferentes generos y la información del International Culture Collection of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM), disponible en la página web (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification>) y la página web del Prof. Janusz Blaskowski (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/>). El arreglo taxonómico de las especies se hizo con base en la clasificación propuesta por Schüßler y Walker (2010). Es importante mencionar que sólo se identificaron y cuantificaron las esporas que presentaron contenido citoplasmático.

5.6. Trabajo de gabinete

5.6.1. Fenología de *Acaena elongata*

Con el propósito de minimizar el error estándar en los porcentajes de las estructuras reproductivas observadas en campo, dichos porcentajes se convirtieron a proporciones con base en la cobertura relativa de cada individuo. Se promediaron las proporciones finales de las flores y frutos, jóvenes y maduros, registrados durante los 13 meses de observación (julio 2014-agosto 2015), de cada uno de los 40 individuos y por parcela.

Con el propósito de conocer la superposición del tiempo de floración y fructificación entre los individuos de *A. elongata*, se obtuvieron los valores del índice de sincronización de Augspurger (1983) (Apéndice 3).

Se calcularon las coberturas de los individuos con los datos de los diámetros perpendiculares registrados en campo de cada individuo; de acuerdo con Bonilla (2014), se asumió que, para cada individuo, la cobertura tiende a presentar una forma circular o elíptica, mediante la siguiente fórmula:

$$C = \pi \frac{(D1+D2)^2}{4}$$

Dónde: **C**= cobertura, **D1**= diámetro horizontal, **D2**= diámetro vertical y $\pi = 3.141592684$

Posteriormente, se obtuvo el promedio de la cobertura registrada durante los 13 meses de registro de cobertura, por individuo, y por parcela.

5.6.2. Factores abióticos

Los datos de temperatura se registraron mensualmente, con un termohidrómetro, durante un año. Para conocer la cantidad de luz y la apertura del dosel, se analizaron las fotografías hemisféricas con el programa Gap Light Analyzer GLA, 2.00, y se determinó la fracción de apertura del dosel (FAD), el porcentaje de transmisión de luz directa (FSD), y el porcentaje de transmisión de luz difusa (FSI); estos dos últimos parámetros representan el porcentaje de la cantidad de luz recibida en moles (Frazer *et al.*, 2000), y permiten calcular el factor de sitio global (FSG) que es el porcentaje de transmisión de luz total.

Se calcularon los porcentajes de humedad relativa del suelo de cada una de las parcelas, los cuales hacen referencia a la cantidad de agua que puede ser extraída a una temperatura de 100 °C, dichos porcentajes se calcularon con relación al peso del suelo húmedo y el peso del suelo seco, y se determinó con la siguiente formula

$$H = \left(\frac{PHum - PSec}{PSec} \right) * 100$$

Donde **H**= Porcentaje de humedad relativa del suelo, **PHum**= peso húmedo, **PSec**= peso seco.

5.7. Análisis estadísticos

5.7.1. Fenología reproductiva de *Acaena elongata*

Debido a que los datos de las proporciones de flores, frutos y cobertura no cumplieron con el supuesto de normalidad de acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk, $P < 0.05$, se realizaron análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis) para determinar si existían diferencias significativas en cuanto a la proporción de flores y frutos, jóvenes y maduros, así como para determinar si existen diferencias significativas en la cobertura asociada al sitio (parcelas) y la temporalidad (lluvias y secas), con ayuda del paquete estadístico STATISTICA ver.8.0 (StatSoft Inc, 2007).

5.7.2. Porcentaje de colonización, riqueza y abundancia de los HMA

Los datos de colonización total por HMA, cumplieron con el supuesto de normalidad de Shapiro-Wilk, $P > 0.05$, y, por ello, se realizó un análisis de varianza de dos vías (ANDeVA) para determinar diferencias significativas en el porcentaje de colonización asociadas al sitio y a la temporalidad. Sólo se reportaron los casos que fueron significativamente diferentes al aplicar la prueba pos Hoc de Tukey, $p < 0.05$.

Con respecto a la riqueza y abundancia de esporas, se realizó un análisis de varianza no paramétrica (Kruskal-Wallis), para determinar diferencias significativas entre parcelas y entre temporadas, con el paquete STATISTICA ver. 7.0.

5.7.3. Relación fenología reproductiva-HMA

Se realizaron correlaciones de Spearman (r_s), entre el porcentaje de colonización, el número de mofo-especies de esporas de HMA y la cobertura, flores y frutos (jóvenes y maduros), para determinar la dirección de la interacción entre las variables mencionadas.

Por otro lado, se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA), con el programa PC-ORD versión 5.10, con el propósito de observar las relaciones que existen entre las variables abióticas (pH, K, PO_4^{-3}), (Nt), % de MO, porcentaje de

humedad relativa del suelo y temperatura del ambiente), y los porcentajes de flores y frutos, (jóvenes y maduros), los porcentajes de colonización, el número de morfo-especies y la abundancia de esporas de HMA, de las ocho parcelas, durante las dos temporadas.

6. RESULTADOS

6.1. Patrón fenológico de *Acaena elongata*

De manera general, la mayor producción de estructuras reproductivas ocurrió durante la temporada de lluvias con una proporción promedio de 0.26% (flores y frutos, jóvenes y maduros). Las estructuras reproductivas jóvenes fueron mayores durante la temporada de lluvias (para flores jóvenes 0.21% y 0.51% para frutos jóvenes), en comparación con la temporada seca (0.09% y 0.28%, respectivamente). La mayor producción de estructuras reproductivas maduras ocurrió también en la temporada lluviosa (mayo-octubre) con un promedio de 0.27% para flores maduras y 0.41% para frutos maduros; mientras que en la temporada seca (noviembre-abril), el promedio fue de 0.28% y 0.33%, respectivamente.

Los valores de la sincronía para las flores y los frutos maduros fueron altos, ya que superan el $Z=0.50$, lo que indica que aproximadamente el 52% de los individuos monitoreados presentaron flores maduras, y aproximadamente el 57% de los individuos presentaron frutos maduros durante las visitas (Figura 8).

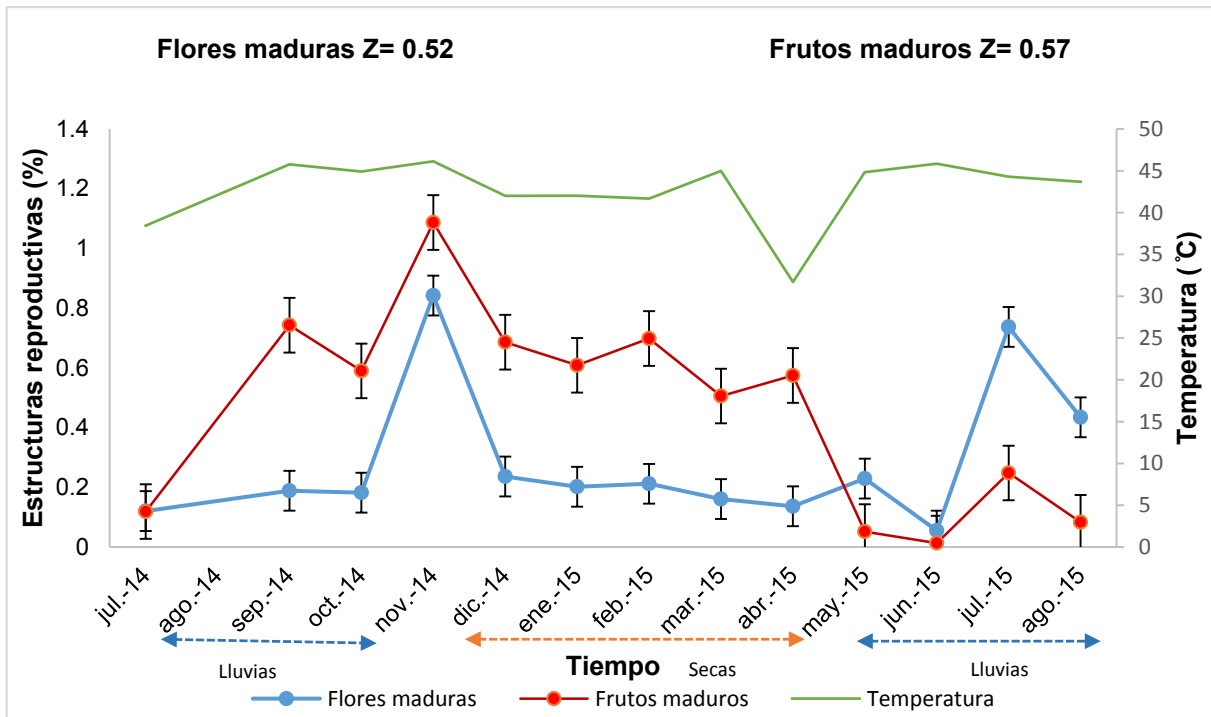


Figura 8. Fenograma que muestra las proporciones de flores y frutos maduros de *Acaena elongata*, y la temperatura ambiental en líneas punteadas.

La floración de *A. elongata* se presentó a lo largo de los trece meses de estudio (julio-2014 a agosto-2015); es decir, produjo flores jóvenes y maduras durante todo el año, por lo que es difícil establecer un periodo de floración. Sin embargo, se pueden observar dos meses de mayor producción de estas estructuras, abril y junio de 2015, para las flores jóvenes (temporada de lluvias) y octubre 2014 (final de la temporada de lluvias) y junio 2015 (temporada de lluvias) para las flores maduras (Figura 9a). Se encontraron diferencias significativas en la producción de flores jóvenes, $K_{(1, N=240)}=23.47$ $P<0.05$, pero no así para las flores maduras, $K_{(1, N=240)}=2.16$, $P=0.1410$, por el factor temporada.

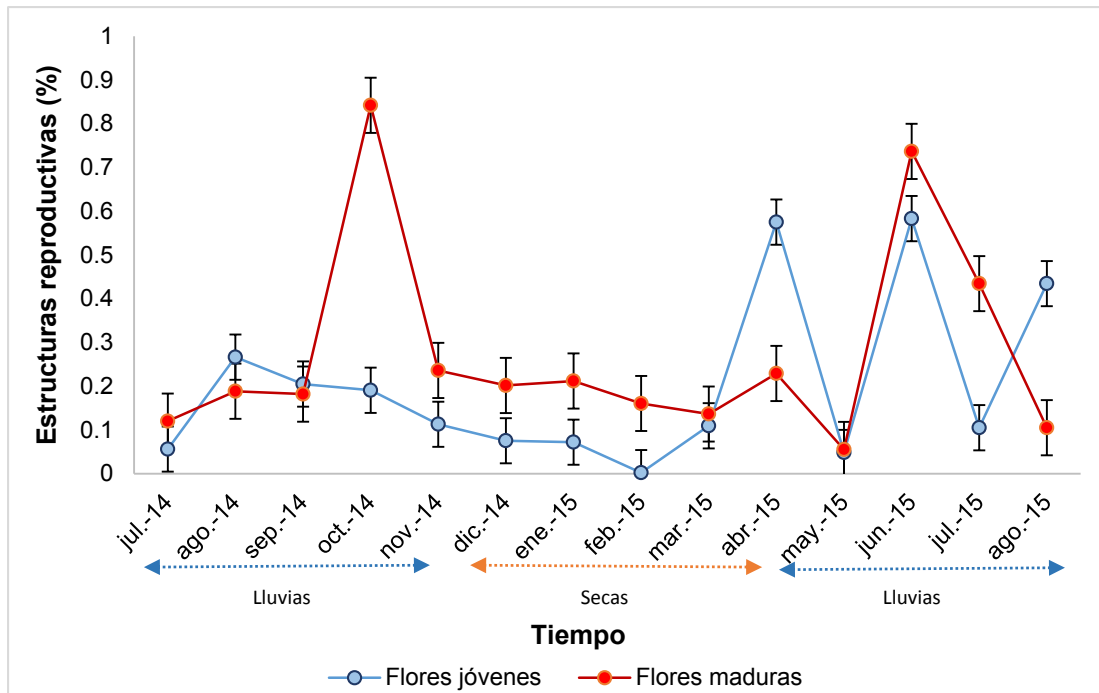


Figura 9. Proporción de flores jóvenes y maduras en cada mes. Línea punteada color azul, indica los meses que corresponden a la temporada de lluvias, y la línea punteada color naranja, indica los meses de la temporada de secas ($\pm EE$).

La fructificación se presentó en todos los meses de estudio. Sin embargo, a diferencia del proceso de floración, en la fructificación se observó un patrón más definido. Para los frutos jóvenes se observaron tres meses de mayor producción (julio, octubre 2014 y julio 2015), correspondientes a la temporada lluviosa; mientras que para los frutos maduros, se observaron dos meses de mayor producción, septiembre y noviembre de 2014, uno al inicio de la temporada de secas y otro en la temporada de lluvias (Figura 10). Es importante mencionar que también se encontraron diferencias estadísticamente significativas por el factor temporada, $K_{(1, N=240)} = 5.053$, $P=0.024$, para frutos jóvenes y maduros $K_{(1, N=240)} = 20.204$, $P < 0.05$.

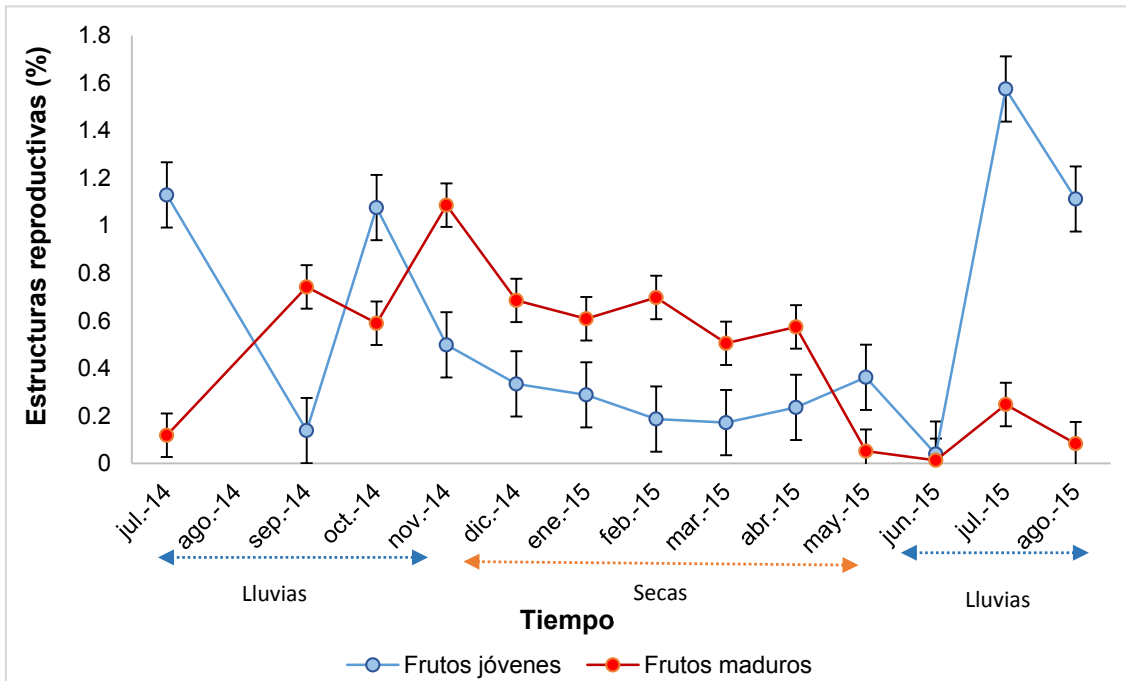


Figura 10. Proporciones de frutos jóvenes y maduros en cada mes, (EE). Línea punteada color azul, se indican los meses que corresponden a la temporada de lluvias, y la línea punteada color naranja, indica los meses de la temporada de secas.

En cuanto a la producción promedio de flores y frutos jóvenes y maduros de los individuos de cada una de las parcelas, se encontraron diferencias significativas para cada una de las fenofases estudiadas, de acuerdo con la prueba estadística Kruskal-Wallis, flores jóvenes ($K_{(7, N=480)}=60.30, P<0.05$), flores maduras ($K_{(7, N=480)}=107.47, P<0.05$), frutos jóvenes ($K_{(7, N=480)}=128.4, P<0.05$) y frutos maduros ($K_{(7, N=480)}=115.35, P<0.05$). Las parcelas 1 y 2 fueron las que presentaron una mayor producción de flores y frutos, jóvenes y/o maduros, con respecto a las parcelas 3-8 (Figura 11). Las dos primeras parcelas también presentaron las coberturas, los porcentajes de humedad relativa, apertura del dosel y de luz total más altos; así como los porcentajes de colonización total por HMA más bajos (Figura 10).

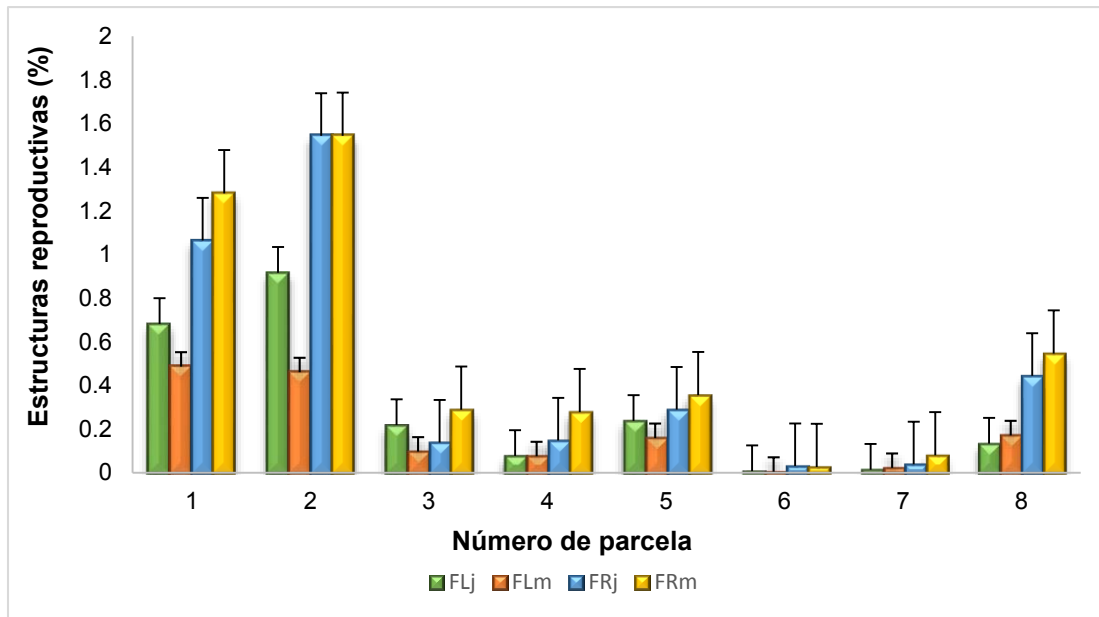


Figura 11. Promedio de la proporción de estructuras reproductivas (ER) en cada parcela. FLj =flores jóvenes, flm=flores maduras, frj= frutos jóvenes y frm= frutos maduros.

6.2. Cobertura

El valor promedio de cobertura de *A. elongata*, en las ocho parcelas, fue superior a 0.8 m², donde las mayores coberturas las presentaron los individuos de las parcelas 1 y 2 (4.26 m², 5.38 m², respectivamente), haciendo hincapié en que estas parcelas se encuentran a una altitud mayor. De acuerdo con la prueba estadística Kruskal–Wallis, existieron diferencias significativas entre los valores de coberturas de los individuos de las ocho parcelas $K_{(7, N=480)} = 205.333$, $P < 0.05$ (Figura 12).

Es importante mencionar que las parcelas 1, 2 y 4 presentaron altos porcentajes promedio de humedad relativa del suelo (44.1%, 43.8% y 40.2%, respectivamente), así como los porcentajes promedio de apertura del dosel más altos (20.95, 25.32 y 16.20%, respectivamente).

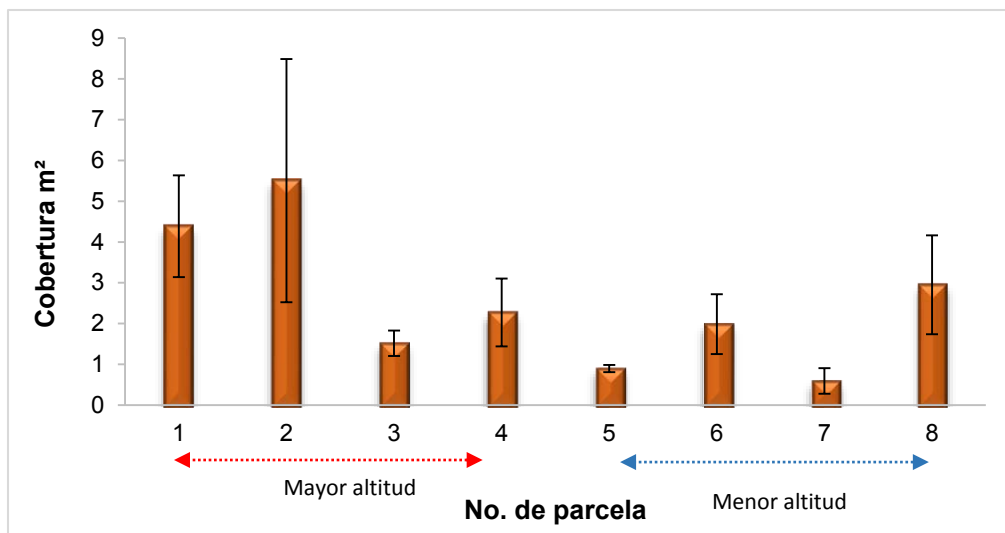


Figura 12. Promedio de la cobertura de los individuos de *A. elongata* por parcela, (+/-EE).

No obstante, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las coberturas por el factor temporada (Figura 13); de acuerdo con el análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis, $K_{(2, N=480)} = 2.7$, $P = 1.003$, debido a que los valores en las coberturas de las dos temporadas fueron muy cercanos; es decir los individuos de *A. elongata* no presentaron cambios conspicuos en sus coberturas durante la temporada lluviosa y seca del año.

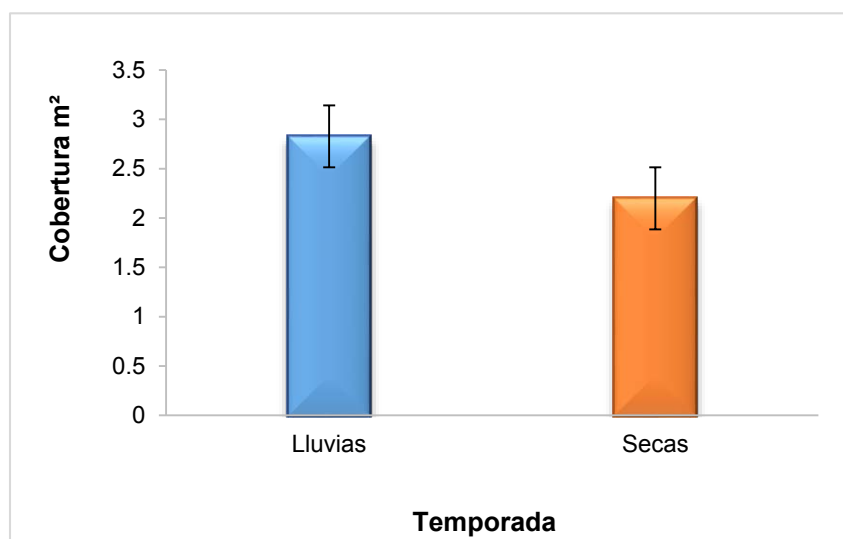


Figura 13. Promedios de las coberturas de los individuos de *A. elongata* durante las dos temporadas; lluvias ($\pm EE$) y secas ($\pm EE$)

6.3. Colonización total por HMA

De acuerdo con el análisis de varianza (ANDeVA), se observaron diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de colonización total por HMA entre las ocho parcelas, $F_{(7,160)}= 2.297$, $P<0.05$ (Figura 14). El porcentaje promedio de colonización total de los HMA asociados con las raíces de *A. elongata*, en las ocho parcelas, fue superior al 58%. Se observó que la parcela 1 obtuvo el porcentaje de colonización total por HMA más bajo (58.23%), seguido de las parcelas 2, 3 y 4 (70.37%, 69.93%, 67.31%, respectivamente); es importante destacar que estas cuatro parcelas se encuentran ubicadas a una mayor altitud, donde los porcentajes de humedad relativa del suelo también fueron mayores. Por el contrario, las parcelas 5, 6, 7 y 8 que se ubicaron a una altitud menor y las cuales, a su vez, obtuvieron los porcentajes de humedad relativa del suelo bajos, presentaron, los porcentajes de colonización más altos con 71.68%, 87.68%, 86.1% y 86.2%, respectivamente.

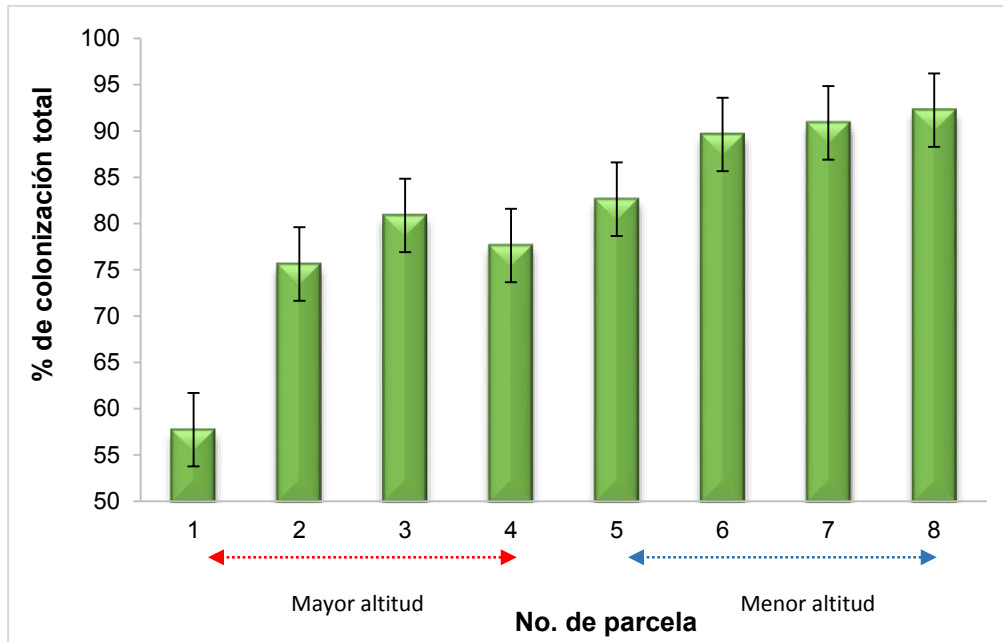


Figura 14. Promedio del porcentaje de colonización total de los HMA en cada parcela, con diferencias significativas entre parcelas, $F_{(7,160)}=2.297$ $p<0.05$, \pm EE.

Es importante mencionar que también se presentaron diferencias significativas en el porcentaje de humedad relativa del suelo (%HRS) entre parcelas; de acuerdo con el análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-wallis), $K_{(7, N=112)}=27.86$, $P<0.05$. Con base en la comparación de medias, los porcentajes de humedad relativa del suelo o cantidad de agua de las parcelas 4, 5, 6, 7 y 8 (40.2%, 42%, 40.1%, 39.5% y 39.8%, respectivamente), difieren significativamente de las parcelas 1, 2 y 3 $P<0.05$, siendo las tres últimas las que presentaron los porcentajes de humedad relativa mayores (44.1%, 43.8% y 46.7%).

De igual manera, se observaron diferencias significativas en los porcentajes de colonización por el factor temporada (lluvias y secas), $F_{(1, 160)}=8.005$, $P<0.05$; de acuerdo con el análisis de varianza (ANDeVA), siendo en la temporada de secas donde se presentó el mayor porcentaje de colonización total por HMA (78%) y con un porcentaje promedio de humedad relativa del suelo menor (41%). Mientras que en la temporada lluviosa, el porcentaje de colonización total fue de 71% con un porcentaje promedio de humedad relativa de 43%. Cabe destacar que también existieron diferencias significativas entre los porcentajes de humedad relativa del suelo de las dos temporadas, siendo mayores en la temporada lluviosa y menores en la temporada seca, $K_{(1, N=98)}=5.038$, $P=0.02$ (Figura 15).

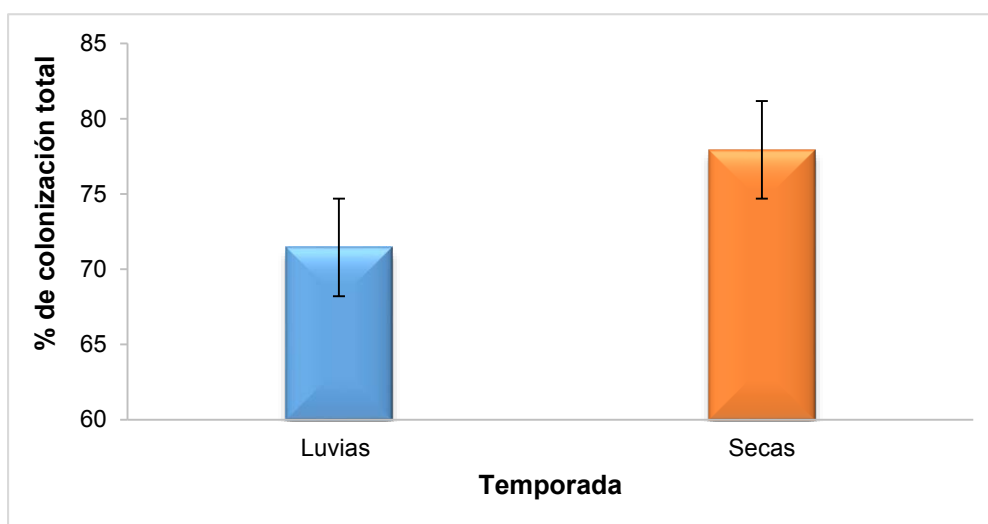


Figura 15. Promedio del porcentaje de colonización total por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) con diferencias significativas entre temporada, $F_{(7,160)}=0.575$, $p<0.05$, \pm EE.

6.4. Riqueza y abundancia de esporas de HMA

De manera general, se registraron 29 morfo-especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pertenecientes a nueve familias y diez géneros. El género más abundante fue *Acaulospora* con el 77.7% del total de esporas encontradas, seguido por *Ambispora* con el 9.07 %, *Claroideglomus* con 4.96%, *Funeliformis* con 3.8%, y los géneros *Archeospora*, *Diversispora*, *Glomus*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis* y *Scutellospora*, presentaron porcentajes inferiores al 2.5%.

Durante la temporada de lluvias, se encontraron 24 morfo-especies, pertenecientes a los 10 géneros. El género más abundante fue *Acaulospora* con el 70.2% (representado por *Acaulospora* aff. *mellea* y *Acaulospora* *scrobiculata*) seguido de *Claroideglomus* con el 10% (*Claroideglomus* cf. *claroideum*) y *Ambispora* (*Ambispora* aff. *reticulata*) con el 9%. Las parcelas que presentaron mayor número de morfo-especies fueron la 1, 5 y 8 con 14, 15 y 14, respectivamente, y las que obtuvieron los valores más altos de abundancia total (número de esporas en 50 g de suelo seco) fueron las parcelas 1, 2, 3 y 8 (7.4, 8, 7.8 y 8 esporas/ 50 g respectivamente) (Figura 16).

Por otro lado, en la temporada de secas, se observaron 19 morfo-especies pertenecientes a ocho géneros, donde el género *Acaulospora* también fue el más abundante con el 83.3% de las esporas encontradas, seguido por *Ambispora* con el 9.1%. Las parcelas que tuvieron una mayor riqueza fueron la 5, 6, 7 y 8 (con 9, 12, 11 y 14, respectivamente); se observó un decremento en la riqueza en las parcelas 1, 2, 3 y 4. Durante esta temporada, las parcelas que presentaron una mayor abundancia fueron la 3, 5, 6 y 7 con (20, 8.7, 9.5 y 9.9 esporas/50g de suelo, respectivamente), en estas parcelas predominaron las morfo-especies: *Acaulospora* *scrobiculata*, *Acaulospora* aff. *mellea* y *Ambispora* aff. *reticulata* (Figura 15).

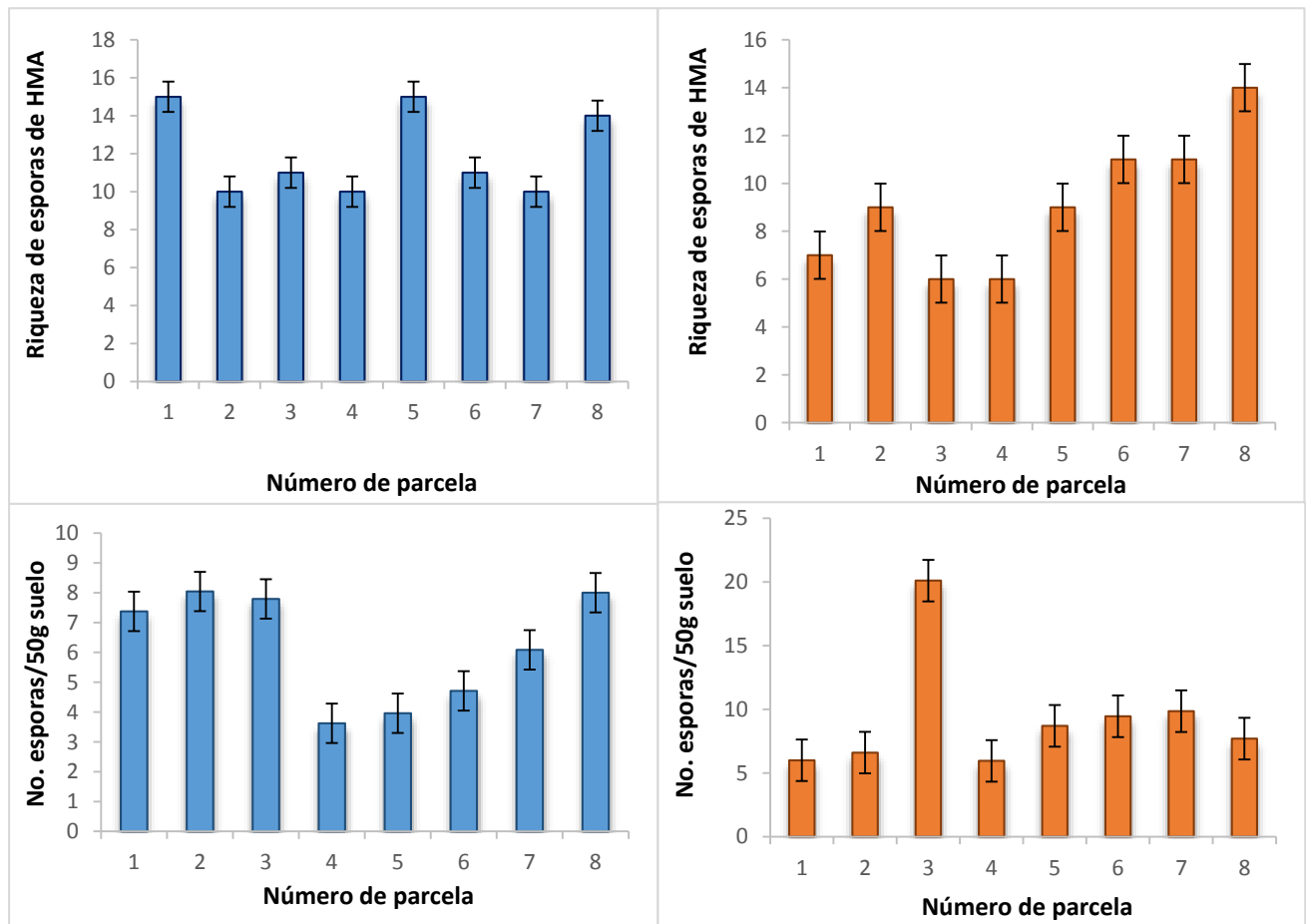


Figura. 16 a) Número de morfo-especies en cada una de las parcelas durante la temporada de lluvias, y **b)** Número de morfo-especies en cada parcela durante la temporada de lluvias, **c)** Abundancia total de esporas de HMA durante la temporada de lluvias, y **d)** Abundancia total de esporas de HMA durante la temporada de secas en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.

De acuerdo con el análisis de varianza no paramétrico Kruskal-wallis, no se observaron diferencias significativas en las abundancias, ($K_{(1, N=80)}=0.70, P=0.4$, por el factor temporada y por el factor espacio (entre parcelas), $K_{(7, N=80)}=8.19, P=0.31$. Por otro lado, sí se observaron diferencias significativas en la riqueza por el factor temporada, $K_{(1, N=80)}=10.69, P<0.05$, siendo mayor en la temporada de lluvias y menor en la temporada de secas, pero no así entre parcelas, $K_{(7, N=80)}=13.13, P=0.065$.

Del total de morfo-especies encontradas, dos fueron las que se encontraron presentes en las ocho parcelas, durante las dos temporadas, *Acaulospora* aff. *mellea* y *Acaulospora* *scrobiculata*, siendo más abundantes en la temporada de secas. *Ambispora* aff. *reticulata*, fue más abundante en las parcelas 1, 2 y 3, durante las dos temporadas. Por otro lado, *Acaulospora* aff. *undulata* sólo se encontró en la parcela 5 y *Rhizophagus* aff. *clarus* y *Scutellospora* cf. *calospora* en la parcela 1, *Sclerocystis* cf. *sinuosa* en la parcela 2, y *Glomus* sp. 2 en la 8, en la temporada lluviosa. En la temporada seca *Glomus* sp. 1 sólo se encontró en la parcela 2, *Funeliformis* cf. *geosporum* y *Acaulospora* sp. 1 en la parcela 8, de la temporada de secas.

6.5. Relación fenología reproductiva – HMA, temporada de lluvia

Porcentaje de colonización por HMA y fenología reproductiva

El coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre el porcentaje de colonización total por HMA, las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, fue negativo, por lo que a mayor porcentaje de colonización total, menor proporción de estructuras reproductivas jóvenes o maduras. Los valores del coeficiente fueron los siguientes: $r_s=-0.40$, para flores jóvenes; $r_s=-0.06$, para flores maduras; $r_s=-0.48$, para frutos jóvenes y $r_s=-0.45$ para frutos maduros (Figura 17). Las correlaciones presentaron una asociación negativa significativa ($P<0.05$) con excepción de las flores maduras.

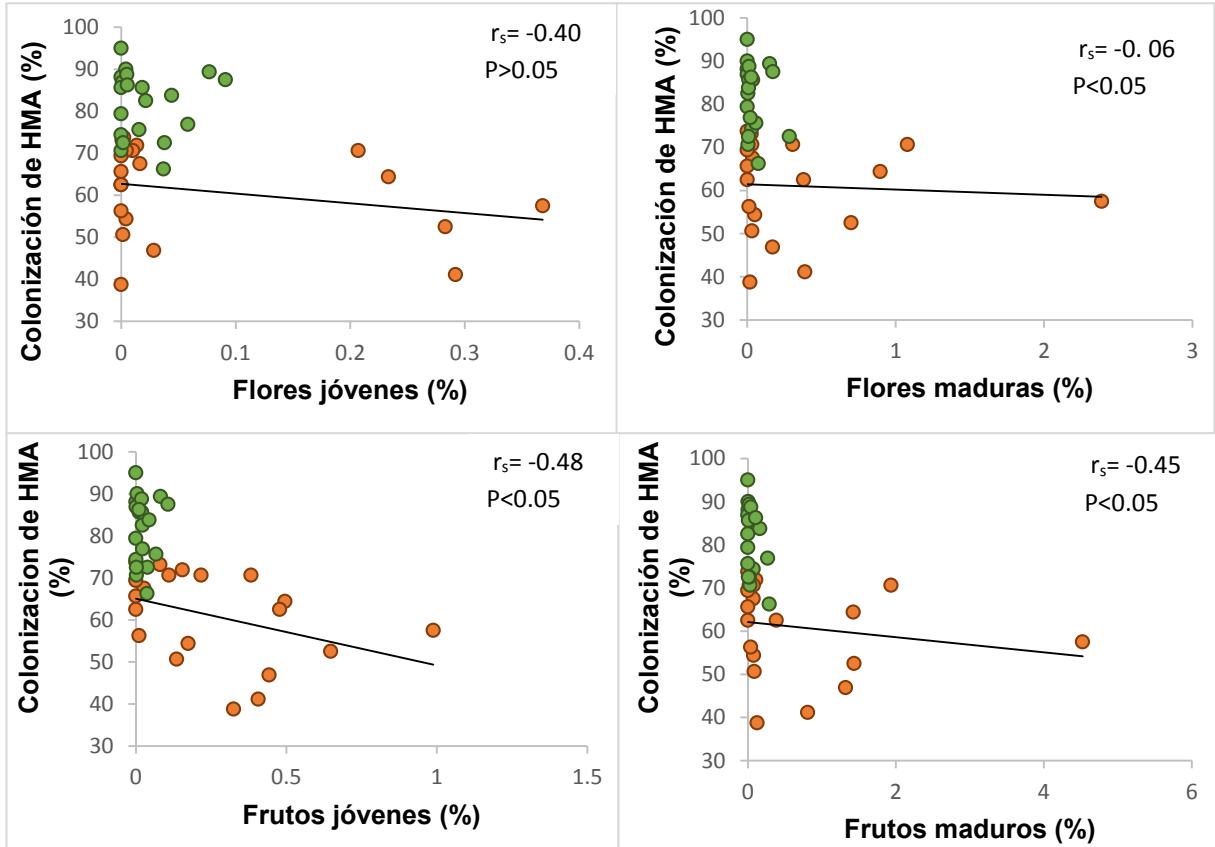


Figura 17. Correlaciones de Spearman (r_s) entre el porcentaje de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las proporciones de estructuras significativas. Los puntos naranjas representan a las parcelas de mayor altitud y los puntos verdes, a las parcelas de menor altitud.

Las correlaciones entre los porcentajes de colonización por HMA y las variables abióticas, mostraron una asociación significativa y negativa entre la colonización por HMA y el Nt, el porcentaje de MO y la apertura del dosel, por lo que al incrementar los valores de estas últimas variables abióticas, el porcentaje de colonización decrece. Por otro lado, se observó una asociación significativa y positiva entre el porcentaje de colonización por HMA y el pH del suelo (Figura 18).

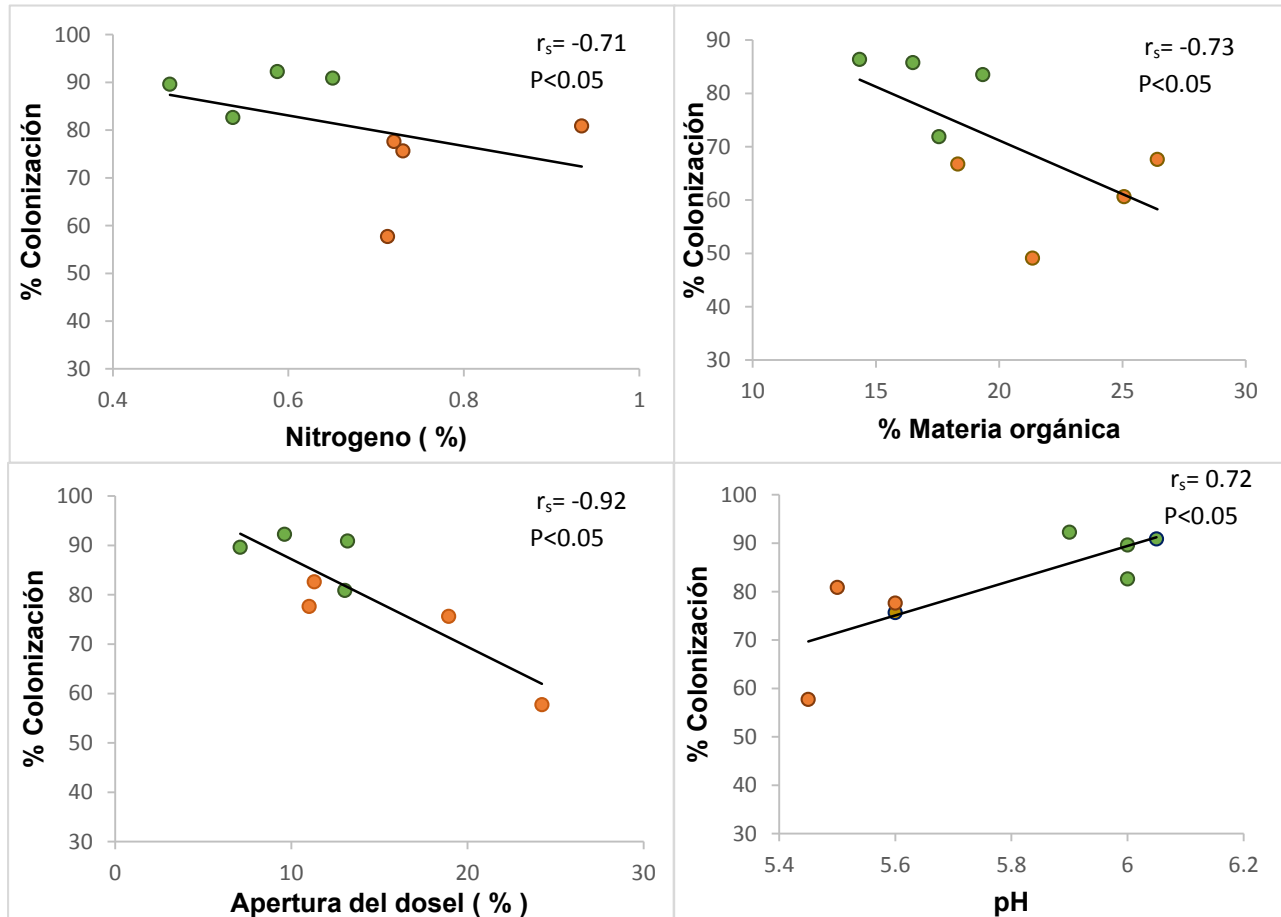


Figura 18. Correlaciones de Spearman (r_s) entre el porcentaje de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y algunas variables abióticas. Sólo se muestran las correlaciones significativas. Los puntos naranja representan a las parcelas de mayor altitud y los puntos verdes, a las parcelas de menor altitud.

Al correlacionar las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, con las variables abióticas, se observó una correlación positiva y significativa entre la apertura del dosel y la proporción de flores jóvenes y maduras ($r_s = 0.71$ $P < 0.05$ y $r_s = 0.83$ $P < 0.05$, respectivamente).

Riqueza y abundancia de esporas de HMA y la fenología reproductiva

Las correlaciones entre la riqueza y abundancia de esporas de HMA, y las proporciones de estructuras reproductivas jóvenes y maduras de *Acaena elongata*, fueron positivas, pero no estadísticamente significativas ($P > 0.05$), para la temporada de lluvias (Figura 19).

Es importante mencionar que las correlaciones entre la abundancia de esporas de HMA con las proporciones de estructuras reproductivas, no se graficaron debido a que presentaron el mismo patrón que los de la riqueza de esporas; los valores del coeficiente fueron: $r_s = 0.45$, $r_s = 0.23$, $r_s = 0.50$ y $r_s = 0.52$ con una $P > 0.05$.

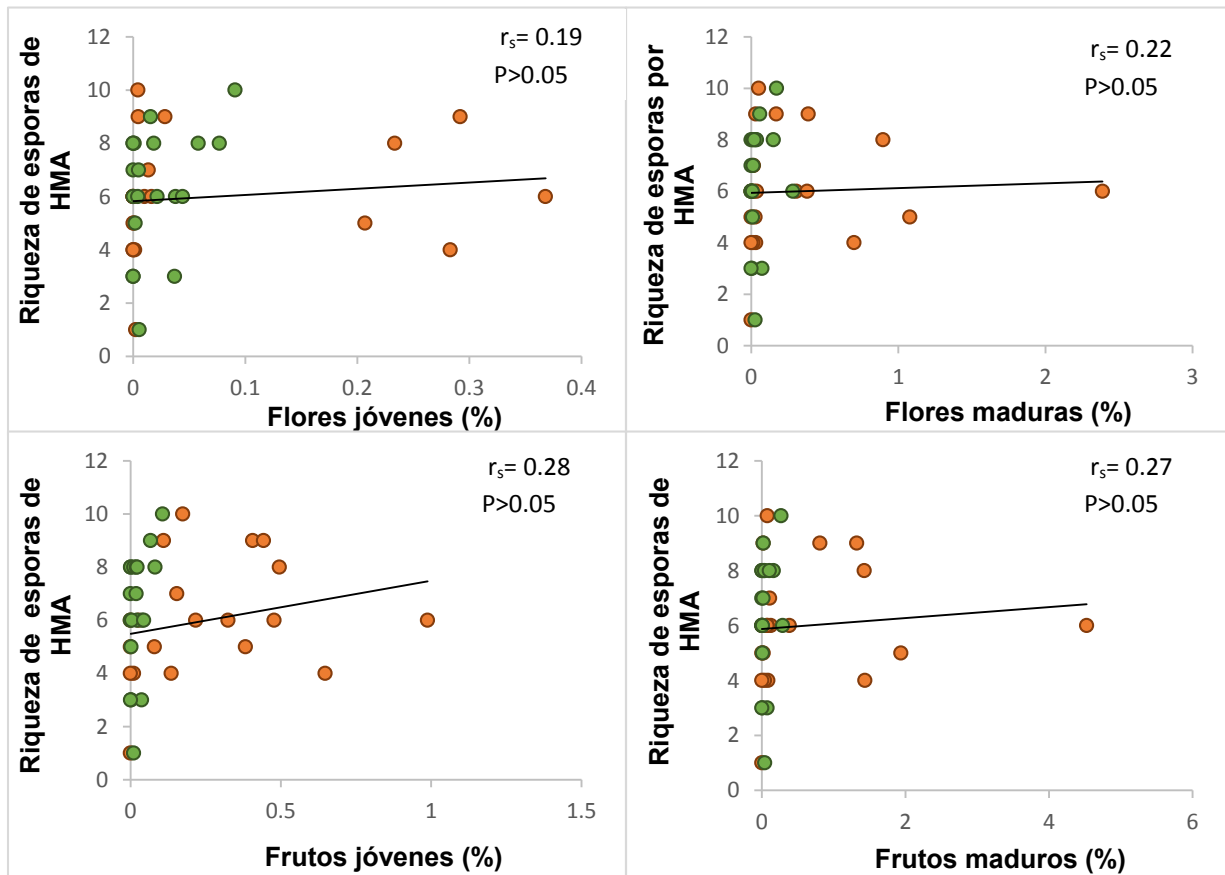


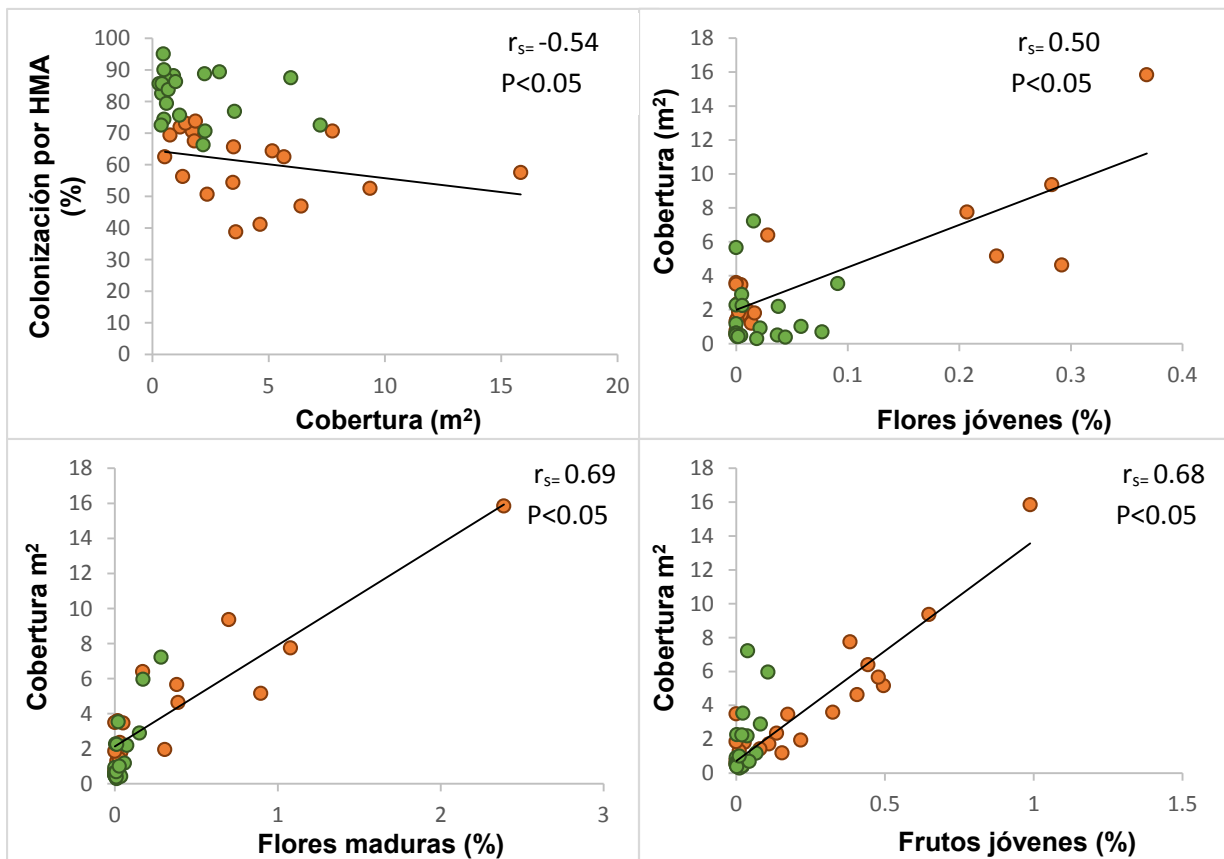
Figura 19. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre la riqueza de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las proporciones de estructuras reproductivas, jóvenes y maduras. Los puntos naranja representan a las parcelas de mayor altitud y los puntos verdes, a las parcelas de menor altitud.

Mientras que al correlacionar la riqueza y abundancia de esporas de HMA con los factores abióticos, sólo se presentó una correlación significativa entre la abundancia de esporas y el porcentaje de luz total; dicha correlación fue positiva,

por lo que a mayor cantidad de luz se incrementó la el número de esporas de HMA ($r_s=0.73$, $P< 0.05$).

Cobertura de *Acaena elongata*

El coeficiente de correlación de Spearman entre el porcentaje de colonización por HMA y la cobertura de *A. elongata*, fue negativa, por lo que a mayor porcentaje de colonización por HMA, habrá una menor cobertura de *A. elongata* o viceversa. Por otro lado, se presentó una asociación positiva entre la cobertura de *A. elongata* y las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros ($r_s =0.50$, $r_s = 0.69$, $r_s = 0.68$, $r_s =0.77$, respectivamente); es decir, al incrementar el valor de la cobertura, también lo hizo la proporción de flores o de frutos. ($P<0.05$). Estos resultados indican que los individuos con las coberturas mayores, también presentan una mayor producción de estructuras reproductivas ya sean jóvenes o maduras (Figura 20).



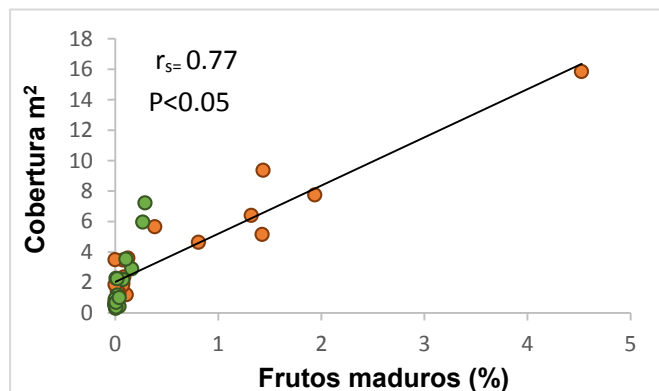


Figura 20. Coeficientes de correlación de Spearman entre la cobertura y las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros. Donde los puntos naranja representan las parcelas de mayor altitud y los puntos verdes, a las parcelas de menor altitud.

Al realizar la correlación entre las coberturas y las variables abióticas, se observó una asociación significativa y positiva con la apertura del dosel, por lo que a mayor apertura del dosel, mayor cobertura ($r_s = 0.45$, $P < 0.05$).

6.6. Relación fenología reproductiva-HMA, temporada de secas

Porcentaje de colonización total por HMA y la fenología reproductiva

Las correlaciones de Spearman (r_s) realizadas para la temporada seca (noviembre a abril), mostraron asociaciones negativas entre el porcentaje de colonización por HMA y las estructuras reproductivas jóvenes y maduras. De manera general, las correlaciones entre estas variables siguen la misma tendencia que en la temporada de lluvias (Figura 19); sin embargo, en esta temporada se presentó una asociación estadísticamente significativa entre la colonización total por HMA y las proporciones de frutos maduros ($r_s = -0.38$ $P < 0.05$).

Al correlacionar los porcentajes de colonización y las estructuras reproductivas jóvenes y maduras, con las variables abióticas (% MO, pH, P, K, N, temperatura, humedad, luz y apertura del dosel), existieron asociaciones significativas y positivas entre el porcentaje de colonización y el pH ($r_s = 0.76$ $P < 0.05$), y las flores

jóvenes y maduras con la cantidad de agua en el suelo ($r_s = 0.69$ $P < 0.05$, $r_s = 0.85$ $P < 0.05$, respectivamente) (Figura 21).

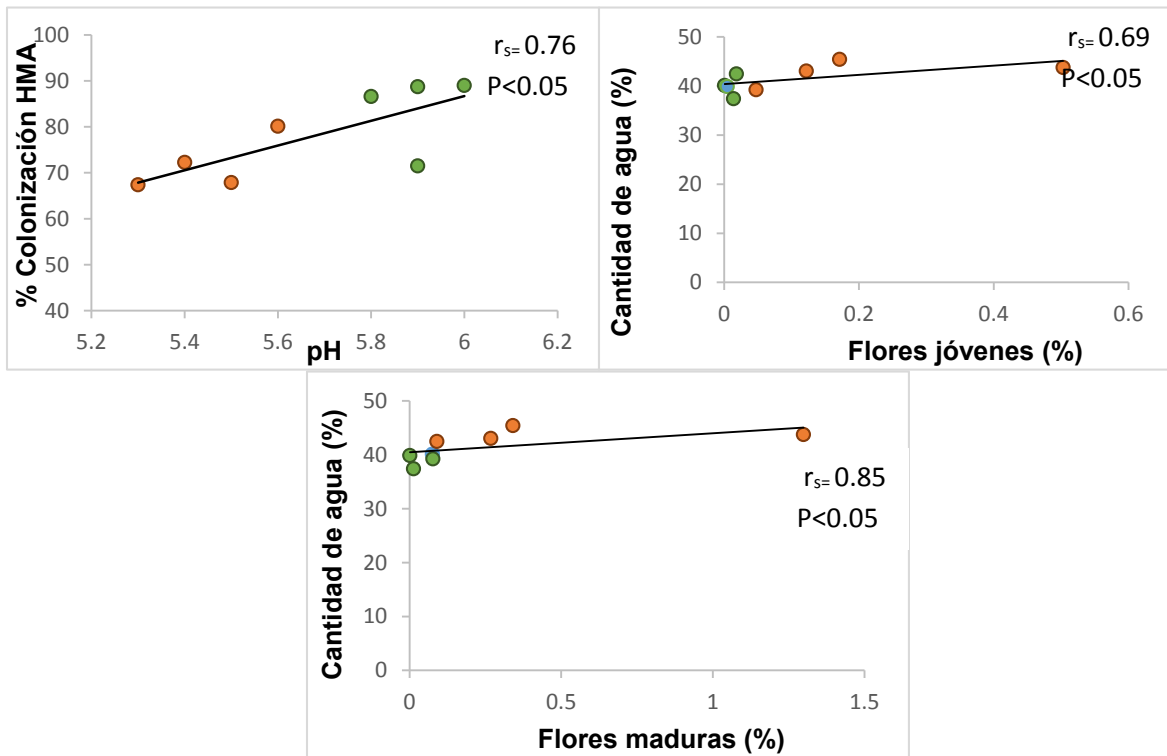


Figura 21. Coeficientes de correlación de Spearman entre la cobertura y las proporciones de flores y frutos jóvenes y maduros. Donde los puntos naranjas representan las parcelas de mayor altitud y los puntos verdes a las parcelas de menor altitud

Es importante mencionar que sólo se graficaron las asociaciones significativas ($P < 0.05$).

Riqueza y abundancia de esporas de HMA y la fenología reproductiva

Durante la temporada de secas, existió una correlación negativa entre los valores de riqueza y abundancia con la proporción de estructuras reproductivas jóvenes y maduras. Cabe destacar que ninguna correlación fue estadísticamente significativa, pero se presentó una asociación contraria a la observada durante la temporada de lluvias, por lo que a menor riqueza y abundancia de esporas de HMA, existieron mayores proporciones de estructuras reproductivas jóvenes o maduras, y viceversa (Figuras 19 y 22).

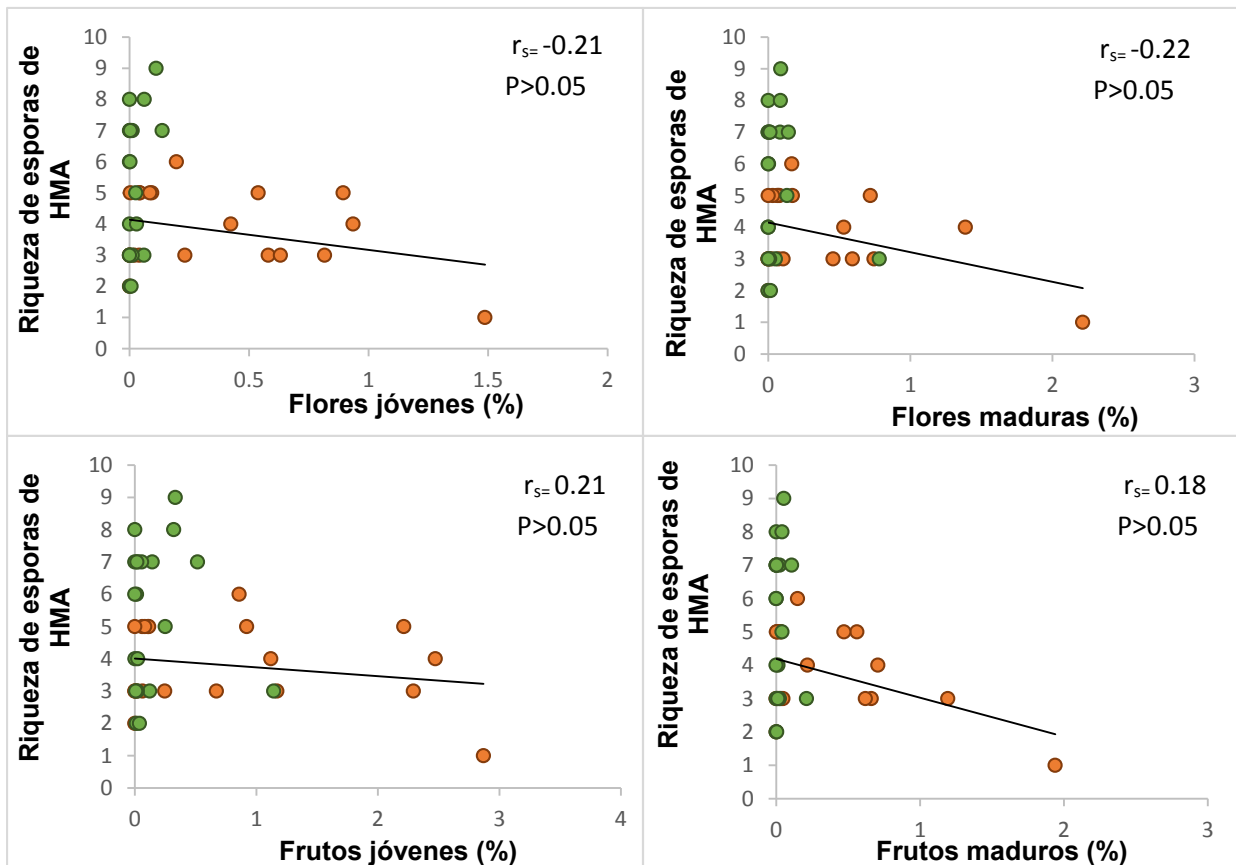


Figura 22. Coeficientes de correlación de Spearman entre la riqueza de esporas de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las proporciones de flores y frutos jóvenes y maduros. Donde los puntos naranja corresponden a las parcelas ubicadas a una mayor altitud y los puntos verdes, a una menor altitud.

Cobertura de *Acaena elongata*

Durante la temporada de secas, se observó la misma tendencia que en la temporada de lluvias entre la cobertura y las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros ($r_s = 0.72$ $P < 0.05$, $r_s = 0.83$ $P < 0.05$, $r_s = 0.79$ $P < 0.05$ y $r_s = 0.84$ $P < 0.05$, respectivamente); así como entre las coberturas y los porcentajes de colonización por HMA ($r_s = -0.40$, $P < 0.05$). Mientras que al correlacionar las coberturas con la riqueza ($r_s = -0.170$) y la abundancia ($r_s = -0.714$, $P < 0.05$), se mostraron resultados opuestos a los obtenidos en la temporada de lluvias; es decir, las asociaciones fueron negativas.

6.7. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

De acuerdo con el análisis de correspondencia canónica (CCA), de las variables bióticas y abióticas correspondientes a cada una de las ocho parcelas (Cuadro 3), durante las dos temporadas de estudio, se observó que la distribución de las parcelas no fue influenciada por la temporalidad, por lo que las parcelas, considerando ambas temporadas, se distribuyeron desigualmente formando tres grupos. El eje 1 (% varianza explicada=60.7) estuvo representado por el %MO (%), %Nt, la temperatura (°C) y la humedad relativa del suelo (%). Mientras que el eje 2 (% varianza explicada= 19.9) fue representado por el fósforo (P) y la apertura del dosel (Figura 22).

Cuadro 3. Resumen estadístico del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).

	Eje 1	Eje 2
Raíces características ("eigenvalores")	0.032	0.011
% de varianza explicada	60.7	19.9
% de varianza acumulada	60.7	80.6
Correlación de Pearson	0.78	0.38

El primer grupo estuvo representado por las parcelas 1 y 2, pertenecientes a las dos temporadas, donde se observó que las proporciones de flores y frutos jóvenes y maduros, así como las coberturas de *A. elongata*, tuvieron una mayor asociación con el porcentaje de luz y la apertura del dosel (Ad) durante la temporada de secas; mientras que el porcentaje de nitrógeno total (%Nt) y el porcentaje de humedad relativa del suelo (Hum), influyeron durante la temporada de lluvias. Cabe destacar que las mayores proporciones de estructuras reproductivas jóvenes y maduras, ocurrieron durante la temporada de lluvias (Figura 23). Por su parte, la riqueza de esporas de los HMA, en estas dos parcelas, fue menor con respecto a las demás parcelas, tanto en la temporada lluviosa como en la seca, pero presentaron una mayor abundancia de esporas de HMA durante la temporada de secas.

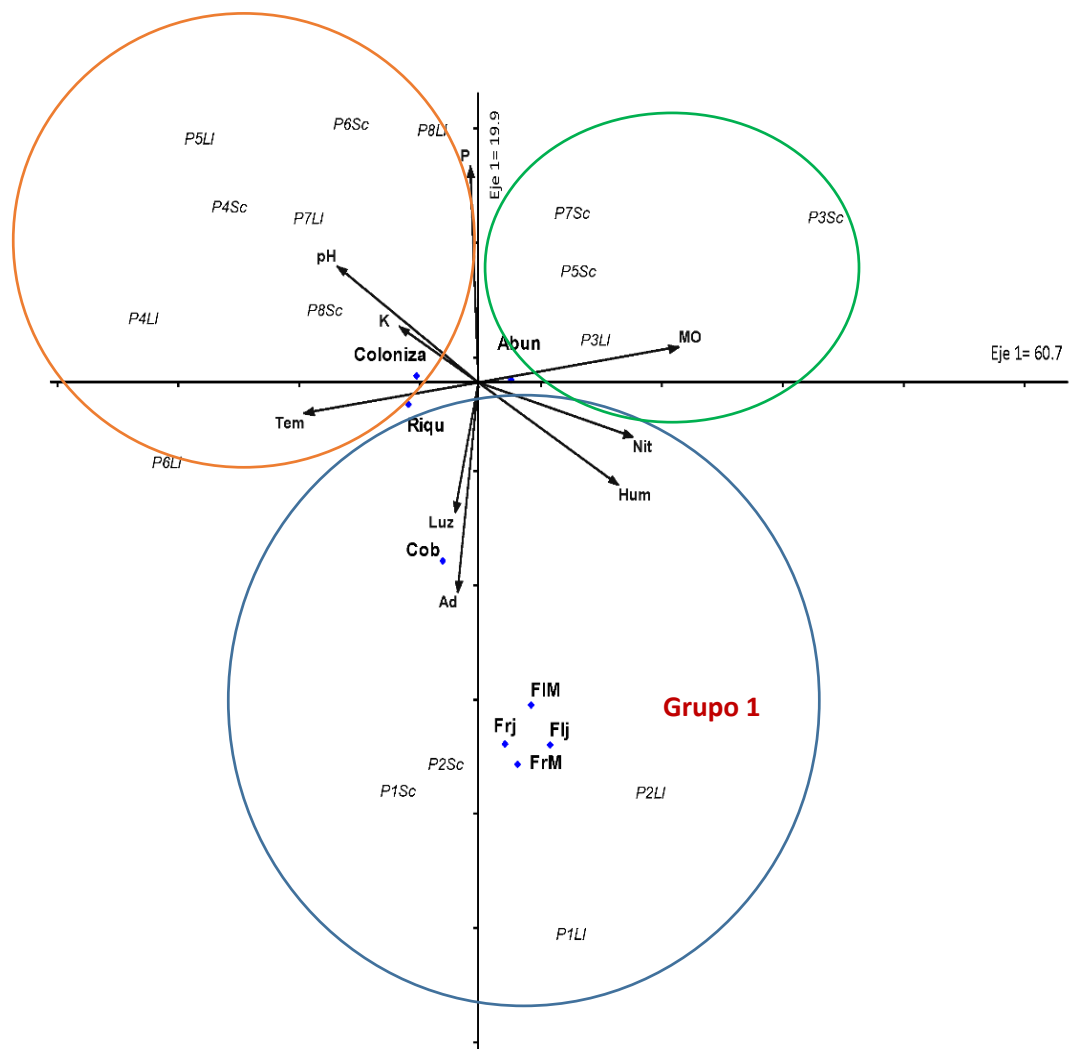


Figura 23. Análisis de correspondencia canónica (CCA), de las variables bióticas, tales como porcentaje de colonización total (Coloniza), riqueza de esporas de los HMA (Riqu) y número de esporas de HMA/50 g. de suelo (Abun), porcentaje de flores (Fij y FIM) y frutos (Frj y FrM), jóvenes y maduros, cobertura (Cob), y variables abióticas, tales como temperatura (Tem), porcentaje de humedad relativa del suelo o cantidad de agua en el suelo (Hum), apertura del dosel (Ad), porcentaje de Luz total, porcentaje de materia orgánica (Mo), fósforo disponible (P), nitrógeno total (Nit) y potasio disponible (K) y pH. En las ocho parcelas de estudio, durante las dos épocas (lluvias= LI y secas= Sc). Ubicadas en el bosque de *Abies religiosa*, en la cuenca del río Magdalena.

En el grupo dos, se encuentran las parcelas 4, 6 y 8, en ambas temporadas, y las parcelas 5 y 7, en la temporada de lluvias, donde se observó que las parcelas de este grupo, presentaron los porcentajes más altos de colonización total por

HMA, siendo mayores en las parcelas 4 y 6 de secas, 8 y 5 de lluvias, y menores en las parcelas 4, 6 y 7 de lluvias. También en este grupo, se encontraron la mayoría de las parcelas que presentaron los valores más altos de riqueza de esporas de HMA, tales como la 4, 5, 6, 7 y 8 de lluvias, y la 6 y 7 de la temporada seca. Así mismo, las parcelas pertenecientes a la temporada lluviosa presentaron las menores abundancias. Estas variables bióticas se encontraron fuertemente asociadas con la temperatura (Tem), el contenido de K, el pH y de P disponible. La primera variable abiótica fue mayor en las parcelas 4, 5 y 6 de la temporada de lluvias.

Dentro del tercer grupo, se puede encontrar a la parcela 3 de lluvias y secas, y a las 5 y 7 de secas. En este grupo, se encontraron dos parcelas que también presentaron altos porcentajes de colonización total por HMA, y que presentaron valores bajos de estructuras reproductivas, cobertura y de riqueza de esporas de HMA, pero que presentaron los mayores valores de abundancia. La parcela 3 de secas presentó el valor de abundancia total de esporas mayor de todas las parcelas, durante ambas temporadas, con 20 esporas en 50g de suelo seco. En este caso, la variable abiótica que se asoció con las variables abióticas de estas parcelas es el %MO y el %Nt .

7. DISCUSIÓN

7.1. La fenología reproductiva de *Acaena elongata*

Acaena elongata es una especie considerada como indicadora de perturbación antropogénica (Rzedowski y Rzedowski, 2005) con altos valores de abundancia en claros de bosque, lugares donde se practica la ganadería y cerca de los caminos (Molinillo y Farji, 1993; Reyes-Ronquillo, 2014; Martínez-Camacho, 2015), por lo que esta especie presenta estrategias reproductivas y características particulares que le permiten colonizar y sobrevivir en estos sitios (Beaker, 1994), tales como una producción constante de estructuras reproductivas durante todo el año, la cual se reflejó en su patrón fenológico (Figura 7), alcanzando valores de sincronía para flores maduras de $Z = 0.52$, y de frutos maduros de $Z = 0.57$; es decir, más de la mitad de los individuos monitoreados presentaron estructuras reproductivas al

mismo tiempo, con un patrón de propágulos disponibles durante todo el año que pueden favorecer su éxito reproductivo.

La reproducción sexual es considerada un fenómeno costoso para las plantas, ya que además de presentar costos por la meiosis, también lo es para producir las estructuras que aseguran el éxito reproductivo como son las flores y los frutos (Obeso, 2002). *Acaena elongata* es una especie arbustiva, generalmente hermafrodita, que produjo estructuras reproductivas (flores y frutos, jóvenes y maduros) durante todo el año con una mayor producción en la temporada de lluvias (junio–agosto 2015) (Figura 13 y 14), lo que concuerda con lo reportado por Díaz-López (2015), quien observó que las especies arbustivas del bosque de *Abies religiosa*, de la cuenca del río Magdalena, presentaron flores y frutos durante todo el año. Los resultados anteriores pueden estar relacionados con el incremento de nutrientes asimilables en el suelo durante esta temporada, debido a que los porcentajes de humedad relativa del suelo incrementaron, significativamente, con relación a la temporada de secas, $K_{(1, N=98)}=5.038$, $P=0.02$, por lo que el agua funge como un disolvente natural (Fontúrbel y Molina, 2004), permitiendo así que los nutrientes se encuentren de manera asimilable para las plantas.

La producción de flores jóvenes, y frutos jóvenes y maduros, de *A. elongata*, fue significativamente mayor durante la temporada de lluvias ($K_{(1, N=240)}=22.819$ $p<0.05$, $K_{(1, N=240)}= 5.053$ $p=0.024$ y $K_{(1, N=240)}=20.204$ $p<0.05$, respectivamente), pero no así para las proporciones de flores maduras; es decir, existió una constante producción de flores maduras durante todo el año, que no tiene cambios conspicuos entre temporadas, las cuales, posteriormente, se convierten en frutos jóvenes de los cuales, sólo algunos llegan a ser frutos maduros.

Es importante recordar que la biología reproductiva de las especies de plantas, se encuentra relacionada directamente con la biomasa y la altura, ocasionando disyuntivas, ya que estas variables determinan la cantidad de recursos que la planta asignará a la reproducción sexual y/o asexual (Westoby *et al.*, 2002; Dahlgren *et al.*, 2007), lo que lleva a hablar de otras características importantes de

A. elongata, ya que a pesar de reproducirse sexualmente también se reproduce asexualmente y presenta una cobertura foliar sin cambios conspicuos por el factor temporada ($K_{(1, N=480)} = 2.7$, $P=1.003$); es decir, es una especie perenne (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Estos atributos requieren de una alta asignación de recursos por parte de la planta (Obeso, 2002).

En este estudio, la cobertura sí presentó una correlación positiva y significativa con las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros; es decir, a mayor cobertura, mayor proporción de estructuras reproductivas, por lo que es probable que los individuos de mayor cobertura de *A. elongata* pueden destinar más recursos a la reproducción y a la biomasa. En este sentido, las variables abióticas juegan un papel importante, ya que las proporciones de estructuras reproductivas y los valores de cobertura presentaron una asociación positiva con la apertura del dosel, la cantidad de luz total y el porcentaje de humedad relativa del suelo, lo cual concuerda al ser una especie que coloniza claros de bosque donde puede obtener la mayor cantidad de luz, por lo que a mayor área fotosintética (cobertura), mayor cantidad de recursos para la planta y, por lo tanto, mayor cantidad de estructuras reproductivas (Van Schaik *et al.*, 1993; Bonilla-Valencia, 2014). Además, es importante mencionar que *A. elongata* presenta un sistema radicular complejo capaz de alcanzar grandes distancias y profundidades, lo cual facilita la captura de nutrientes.

De acuerdo con el factor espacial, sí se observaron diferencias significativas en la producción de flores y frutos, jóvenes y maduros, entre las ocho parcelas, siendo los individuos de las parcelas 1 y 2 los que presentaron las mayores proporciones de estructuras reproductivas. Estas parcelas también presentaron las coberturas, los porcentajes de humedad relativa del suelo, así como los porcentajes de luz total más altos (Figura 9), y los porcentajes de colonización por HMA más bajos (Figura 23), por lo que se puede decir que la cantidad de luz y la disponibilidad de agua son factores importantes para la fenología reproductiva de la especie de estudio (Batalha y Mantovani, 2000; Ramírez, 2002).

En el sotobosque, la disponibilidad de energía luminosa es un factor, indudablemente, limitante para la fotosíntesis y un recurso indispensable para las plantas en su ciclo de vida, desde su germinación, establecimiento y crecimiento, hasta su reproducción (Kitajima, 1996; Valverde y Silvertow, 1997; Galloway y Burgess, 2012). Las variaciones espaciales en la apertura del dosel y la cantidad de luz, pueden ocasionar variaciones en la producción de estructuras reproductivas y las coberturas de *A. elongata*. En este estudio, se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las coberturas de las ocho parcelas ($K_{(7, N=480)} = 205.333, P < 0.05$), dichos cambios fueron atribuidos a la incidencia de luz y la apertura del dosel, debido a que las especies de malezas se establecen en sitios en los que hay mayor disponibilidad de luz, como resultado de la apertura del dosel causada por la deforestación que provoca el desmonte, la creación de caminos, el pastoreo y la agricultura (Zavala-Hurtado *et al.*, 2003). En este sentido, las parcelas 1, 2 y 8 fueron las que presentaron los valores más altos de cobertura, relacionados con una mayor apertura del dosel y cantidad de luz, las cuales se encuentran ubicadas a 10 m del camino. Lo anterior, se reflejó en un incremento en las proporciones de estructuras reproductivas producidas por los individuos pertenecientes a estas parcelas (Figura 11). Mientras que las parcelas 3, 4, 5, 6 y 7, presentaron las menores coberturas y proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, relacionados con una mayor cobertura del dosel y menor cantidad de luz. Si bien no se cuantificó el efecto que tienen las actividades de pastoreo, es importante mencionar que las tres primeras parcelas mencionadas presentaron, con frecuencia, heces de ganado, lo que también representaría una entrada de nutrientes hacia el suelo, los cuales, posteriormente, pueden ser aprovechados por las plantas. De acuerdo con Santibáñez-Andrade *et al.* (2015), los campos de cultivo y los pastizales inducidos fueron frecuentes en el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena.

Existen factores abióticos como la temperatura y la precipitación que modulan la producción de flores y frutos de las especies vegetales (Fitter *et al.*, 1995); sin embargo en el caso de la fenología de *A. elongata* no se presentó una correlación significativa con la temperatura; aunque, se ha reportado que la sincronía en la

floración de las plantas es sensible a la temperatura y precipitación que son una evidencia importante para determinar los eventos reproductivos en las plantas (Fitter *et al.*, 1995). Por otro lado la altitud también tiene un efecto en la fenología reproductiva en especies arbustivas (Vera, 1995). El efecto dependerá de la especie a las que se refiera, en este estudio los individuos que se encontraron ubicados a una mayor altitud presentaron una mayor proporción de flore y frutos jóvenes y maduros en comparación con aquellos individuos ubicados a una menor altitud.

7.2. Relación de la fenología reproductiva con la colonización por HMA

Las características de historia de vida de las especies, así como la historia del lugar, los factores bióticos, edáficos y climáticos propios del ecosistema, influyen en la asociación hongo-planta (Allen y Allen, 1986). *Acaena elongata* es un claro ejemplo de lo anterior, debido a que muchas de sus características de historia de vida determinan su éxito para colonizar sitios perturbados, en donde las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo han sido modificadas como resultado de consecuentes disturbios antrópicos, por lo que su asociación con los hongos formadores de la (MA) puede verse afectada no sólo por los factores micro-ambientales, sino también por las características biológicas propias de la especie (Hartnett y Wilson, 1999; Koide *et al.*, 2000; Camargo-Ricalde, 2002).

Acaena elongata presentó asociación con los HMA observándose altos porcentajes de colonización. Los individuos de *A. elongata*, de las ocho parcelas, presentaron porcentajes promedio de colonización total por HMA que fueron del 58% al 89%, siendo mayores en las parcelas de menor altitud (3,199-3,218 m s.n.m.) con porcentajes del 71% al 89%, y menores en los individuos de las parcelas de mayor altitud (3,455-3,470 m s.n.m.) con porcentajes que van del 49% al 80% (Figura 13). Si bien se ha reportado que la altitud es uno de los factores que pueden modificar las condiciones micro-ambientales de un lugar, por lo que la asociación micorrícica arbuscular responderá de diferente manera (Gai *et al.* 2012). En este trabajo, no se tomó en cuenta esta variable; sin embargo se observó que sí tiene una influencia en la asociación micorrícica arbuscular.

Las parcelas que presentaron los mayores porcentajes de colonización total por HMA fueron la 6, 7 y 8 con 89%, 88% y 86%, respectivamente. Cabe destacar que los individuos de estas parcelas fueron los que obtuvieron las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, y los valores de cobertura más bajos, así como los porcentajes de humedad relativa del suelo y de P disponible menores. Los resultados anteriores, concuerdan con lo reportado por Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez (2005), Caballar-Hernández (2009), Pérez-Peralta (2013), y Vega-Frutis y Guevara (2013), quienes observaron que los porcentajes de colonización por la comunidad de HMA fueron mayores donde los porcentajes de humedad relativa del suelo fueron bajos y viceversa, esto es explicado porque los HMA, a través de sus hifas extrarradicales, exploran el suelo incrementando la absorción de nutrientes y de agua por parte de las raíces de las plantas, principalmente el P y el N. Por lo que la humedad relativa del suelo es una variable que determina la variabilidad en los porcentajes de colonización total por HMA (Pérez-Peralta, 2013).

En un estudio realizado por Pérez-Peralta (2013), en el Parque Nacional Izta-Popo, observó que los porcentajes de colonización total por HMA en tres especies del bosque de *A. religiosa* fueron bajos, donde *Baccharis conferta* (Asteraceae) obtuvo el 10.83%, *Senecio callosus* Sch. Bip. (Asteraceae) el 35.98% y *Geranium potetillaefolium* (Geraniaceae) el 35.87%. Los altos porcentajes de colonización total por HMA (58% al 89%) encontrados en *A. elongata*, hacen pensar que la asociación micorrizica arbuscular se ha modificado de mutualista a parásita (Johnson *et al.*, 1997), debido a que los HMA pueden estar fungiendo como parásitos al absorber recursos de la planta y no favorecerla reproductivamente, recordando que *Acaena elongata* destina gran parte de sus recursos para mantener sus hojas, producir estructuras reproductivas y nuevos individuos a través de la propagación vegetativa. Estos porcentajes de colonización por HMA fueron más altos que los reportados en otras especies vegetales (herbáceas, perennes y anuales) en ecosistemas templados, áridos y semiáridos de México (Carrillo-García *et al.*, 1999; Pezzani *et al.*, 2006; Camargo-Ricalde *et al.*, 2003; Gai *et al.*, 2006; Pérez-Peralta, 2013).

Se sabe que los HMA, pueden fungir como amortiguadores del estrés ambiental y edáfico al que se ven sometidas las plantas (Azcón *et al.*, 1994; Smith y Read, 1997), en este caso, la asociación que existe entre *A. elongata* y los HMA le pueden conferir una ventaja para su establecimiento (Read, 1991; Camargo-Ricalde *et al.*, 2010), crecimiento clonal (Varma y Schüepp, 1994; Varga y Kytöviita, 2008; Botham *et al.*, 2009) o defensa contra patógenos (Barea *et al.*, 1975; Liderman 1988; Borrowies, 2001), más que para su reproducción, ya que se observó una correlación negativa entre las proporciones de estructuras reproductivas (flores y frutos, jóvenes y maduras) y los porcentajes de colonización total por HMA durante ambas temporadas. Lo anterior, puede estar relacionado con la asignación de recursos por parte de la planta, debido a que mantener la asociación micorrícica, también representa un costo energético; se tiene reportado que aproximadamente entre el 20% y 50% del carbono fijado por fotosíntesis es aprovechado por los HMA (Jakobsen y Rosendahl, 1990), la cantidad dependerá de la especie de hongo y de planta involucrados en la asociación. De acuerdo con Haselwadter (1987), los hongos formadores de la micorriza arbuscular son importantes para el establecimiento y desarrollo de las plantas en ecosistemas frágiles y amenazados, este podría ser el caso de *A. elongata* del bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, un bosque inmerso en una ciudad sometido a concurrentes perturbaciones antropogénicas.

Los resultados obtenidos en este estudio, en cuanto a la relación que existió entre la fenología reproductiva y los porcentajes de colonización por HMA, fueron opuestos a los reportados por Varga *et al.* (2009), donde se observó una correlación positiva entre los frutos de *Geranium sylvaticum* L. (Geraniaceae) y la colonización por HMA, así como los reportados por Vega-Frutis y Guevara (2013), y Vega-Frutis y Kytöviita (2013a), quienes encontraron una asociación positiva entre el porcentaje de colonización total por HMA y la producción de estructuras reproductivas de *Jacaratia mexicana* y *Antenaria dioica* (L.) Gaertn (Asteraceae), respectivamente. *J. mexicana* es una especie perenne que habita ecosistemas tropicales, presenta una forma de vida arbórea y florece y fructifica durante la temporada seca, por lo que presenta una estacionalidad marcada en su fenología

reproductiva. Vega-Frutis y Guevara (2013), explicaron estos resultados porque el periodo reproductivo de este árbol coincide con los altos niveles de nutrientes en el suelo, pero muchos de éstos no se encuentran disponibles porque hay poca humedad relativa en el suelo, lo cual explica el hecho de que el porcentaje de colonización sea mayor en la temporada seca, ya que los HMA facilitan la captura de nutrimentos y agua. Por su parte, *A. dioica* es una especie herbácea perenne que habita zonas montañosas frías, también presenta una temporalidad en la producción de flores y frutos que ocurre en el mes de junio y agosto; es importante tener en cuenta que las especies anuales invierten más energía en generar semillas viables cada año por lo que quizá necesitan mayor asimilación de recursos (Sutherland, 2004). Mientras que *A. elongata*, al ser una especie hermafrodita, perenne, con una constante producción de estructuras reproductivas (todo el año) (Díaz-López, 2015), sin un periodo reproductivo marcado, que produce frutos secos y espinosos, e indicadora de perturbación, necesita estrategias que le permitan colonizar ambientes con consecuentes disturbios antrópicos, principalmente la deforestación que genera claros de bosque. También es importante tomar en cuenta que no sólo las características propias de *Acaena elongata* juegan un papel importante en la asociación micorrícica, sino que también las variables climáticas, la heterogeneidad espacial y temporal propias del bosque de *Abies religiosa*, pueden favorecer o limitar la asociación.

En los estudios realizados por Oliveira *et al.* (2006), Varga (2010), y Varga y Kytöviita (2010c), observaron que las plantas femeninas presentaron mayores porcentajes de colonización por HMA en las raíces, en comparación con las plantas masculinas, lo cual está relacionado con la producción de semillas, la cual, a su vez, depende de la disponibilidad de recursos. Por lo que de acuerdo con estos autores la MA tiene efectos sobre la producción de frutos, lo que es el resultado de una mejor asimilación de P (Varga, 2010). Los resultados de este trabajo, también se contradicen con los de estos autores, ya que se observaron correlaciones negativas ($P < 0.05$). Sin embargo, existen algunos estudios donde reportan que los HMA no tienen influencia en la producción de estructuras reproductiva como los de Varga y Kytöviita (2010a), y Eppley *et al.* (2009), a

pesar de que existen mayores porcentajes de colonización total en las plantas femeninas. Por otro lado, también hay pocos estudios en donde se observa un decremento o ningún efecto en la biomasa de las plantas colonizadas por HMA como el realizado por Philip *et al.* (2001), donde encontró que la biomasa de *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae), disminuyó en las plantas con MA; sin embargo, debido a la complejidad del estudio de la asociación, es difícil establecer un único factor de causalidad, ya que no sólo las especies involucradas pueden modificar el resultado de la asociación, sino que también las variables abióticas juegan un papel importante.

De acuerdo con el factor temporada, existieron diferencias estadísticamente significativas entre los porcentajes de colonización total por HMA, $F_{(1, 160)}=8.005$, $P<0.05$, siendo la temporada seca la que presentó los mayores porcentajes de colonización. Lo anterior, puede estar relacionado con las diferencias estadísticamente significativas que se presentaron entre los porcentajes de humedad relativa del suelo de las dos temporadas, $K_{(1, N=98)} = 5.038$, $P= 0.02$, los cuales fueron mayores en la temporada lluviosa y menores en la temporada seca, ocasionando que en la temporada más húmeda, los nutrientes se encontrarán disponibles para las plantas; por ejemplo, el potencial de mineralización del N y la nitrificación son mayores donde hay mayor cantidad de agua, lo que disminuye la colonización por HMA en esta temporada (Treseder, 2004). Estos resultados concuerdan con lo reportado por Camargo-Ricalde (2002), Caballar-Hernández (2009), Vega-Frutis y Guevara (2013), y Pérez-Peralta (2013), quienes explicaron que, debido a que durante la temporada seca las cantidades de agua en el suelo son más bajas en comparación con la temporada lluviosa, las plantas se ven sometidas a un estrés hídrico, el cual es amortiguado por los HMA (Mukerji *et al.*, 1991; Smith y Read, 2008). Sin embargo, *A. elongata* presenta un sistema complejo de raíces profundas y largas que pueden cumplir la función de los HMA, por lo que las variaciones en los porcentajes de colonización no estuvieron relacionados con la fenología reproductiva de la planta, sino con los factores abióticos, ya que, a pesar de que existió un mayor porcentaje de colonización durante la temporada de secas, no existió una relación positiva con la proporción

de estructuras reproductivas ni con la cobertura de *A. elongata*; esto quizá tenga que ver con el hecho de que, al igual que las especies arbóreas, los arbustos tienen un sistema de raíces profundo que les permite acceder a sitios donde el agua está disponible, por esa razón, pueden no llegar a presentar estrés hídrico; además de que pueden poseer estructuras de reserva y de protección que les permiten reproducirse durante los periodos de tiempo más desfavorables del año (Batalha y Mantovani, 2000; Ramírez, 2002).

Los altos porcentajes de colonización total por HMA durante la temporada de secas, también pueden ser explicados por las características intrínsecas de las especies de HMA, ya que, durante esa temporada, las especies pertenecientes al género *Acaulospora* se encontraron en mayor abundancia, las cuales se han reportado como colonizadores intensivos de las raíces de las plantas (Dodd *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002). Existen géneros que, por lo general, producen una reducida cantidad de micelio que explora distancias relativamente cortas (Burrows y Pflieger, 2002), pero también existen especies de géneros que producen hifas más profundas y con una gran cantidad de micelio extrarradical que puede explorar un mayor volumen de suelo, tales como los pertenecientes a los géneros *Gigaspora* y *Scutelospora* (Dodd *et al.*, 2000; Burrows y Pflieger, 2002; Hart y Reader, 2002), los cuales fueron poco abundantes durante las dos temporadas, en las ocho parcelas de estudio.

En un sistema manejado por el humano, la asociación micorrizica, por lo general, puede mejorar la productividad de la planta; sin embargo no, siempre ocurre esto, ya que los HMA pueden ser considerados parásitos de las plantas cuando los costos netos de la simbiosis exceden los beneficios, dicho parasitismo puede ser inducido por factores ambientales y, posiblemente, genéticos (Leake, 1994; Johnson *et al.*, 1997). Quizá para *A. elongata* el costo energético que representa la formación de estructuras reproductivas y el mantenimiento del follaje foliar durante todo el año, en conjunto con las propiedades físico-químicas del suelo, pueden estar modificando la dirección de la relación de mutualista a una parásita, ya que la relación HMA-planta puede modificarse a través del tiempo,

esto dependerá de las condiciones ambientales y edáficas; así como de la especificidad y las condiciones fisiológicas del hospedero (Johnson *et al.*, 1997; Álvarez-Sánchez y Monroy, 2008), ya que existe un costo en términos de la asimilación de C por los HMA (Jakobsen y Rosendahl, 1990).

La asociación micorrícica parásita puede ocurrir como una estrategia de desarrollo; por ejemplo, la formación de micorriza arbuscular puede disminuir el crecimiento de las plántulas en las primeras semanas después de la germinación de las semillas; en ese momento, los beneficios son bajos porque los recursos necesarios se obtienen internamente a partir de la sustancia de reserva de las semillas, y los costos son altos debido a que la planta asigna C a los hongos en desarrollo, pero con el tiempo aumentarían las posibilidades de supervivencia de las plántulas al defenderlos contra patógenos (Koide, 1985). Otro ejemplo es la cantidad de nutrientes en el suelo, ya que en lugares manejados por el hombre, los fertilizantes pueden eliminar la limitación de recursos para la planta (Mosse, 1973; Koide, 1985; Johnson, 1993; Graham y Eissenstat, 1996), ocasionando que la asociación micorrícica no sea necesaria.

Es importante mencionar que las variaciones en el grado de colonización también pueden verse afectadas por la densidad de los propágulos (Cui y Nobel, 1992); así como por las especies de hongos y planta involucrados en la asociación (Smith y Read, 1997). Por ejemplo, las especies pertenecientes a la familia Glomeraceae colonizan intensivamente las raíces de las plantas hospederas, pero su densidad de hifas en el suelo puede ser baja (Caballar-Hernández, 2009). Por otro lado, los miembros de la familia Gigasporaceae no colonizan intensivamente las raíces de la planta hospedera (Dodd, *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002).

Al igual que la variabilidad en los porcentajes de colonización, la temporalidad en la producción de estructuras reproductivas no es uni-causal, tal como se mencionó, ya que existen diversos estudios que respaldan el hecho de que la producción de flores y frutos se ve influenciada por diversos factores, tales como la temperatura, la precipitación, la cantidad de luz, la altitud, el tipo de suelo y el

genotipo, entre otros (Rathcke y Lacey, 1985; Borchert, 1994; Smith-Ramírez y Armesto, 1994; Vera, 1995; De Cara, 2006, Valdez-Hernández *et al.*, 2010).

7.3. Relación de la fenología reproductiva con la riqueza y abundancia de esporas de HMA

Se observó una asociación positiva entre la producción de flores y frutos, jóvenes y maduros, con la riqueza y la abundancia de esporas de HMA, durante la temporada de lluvias (Figura 19). Sin embargo, la asociación fue opuesta para la temporada de secas, donde se observó una asociación negativa (Figura 22). Cabe destacar que sólo una correlación fue estadísticamente significativa (flores jóvenes y abundancia), en la temporada lluviosa, y ninguna en la temporada seca; sin embargo, es notorio el cambio en la dirección de las correlaciones. Lo anterior, puede ser explicado por las condiciones químicas edáficas que caracterizaron a cada temporada, en conjunto con la fenología reproductiva de *A. elongata*; por ejemplo, en la temporada de lluvias, se presentaron los mayores porcentajes de humedad relativa del suelo y de materia orgánica, así como una mayor cantidad de nutrientes disponibles, los cuales pueden crear un ambiente favorable para la esporulación de algunas especies de la comunidad de HMA. Fue también durante la temporada de lluvias, donde se presentaron las mayores proporciones de estructuras reproductivas de *A. elongata*. Mientras que en la temporada de secas, los valores de abundancia fueron mayores, en comparación con la temporada de lluvias, lo cual concuerda con el estudio realizado por Guadarrama-Chávez y Álvarez-Sánchez (1999), donde se observó que la abundancia de esporas de HMA incrementa significativamente durante la temporada de secas. Algunos autores han encontrado que durante la época de lluvias se puede favorecer la germinación y, como resultado la colonización micorrícica incrementa y la abundancia decrece (Mason *et al.*, 1992). Por lo que las variaciones estacionales observadas en la riqueza y la abundancia de los HMA, pueden deberse a que estos microorganismos tienen un patrón de producción de esporas relacionado con la fenología de la planta y algunos factores abióticos (Brundett, 1991; Sigüenza *et al.*, 1996).

La riqueza y abundancia, al igual que la colonización de los HMA, varían espacial y temporalmente (Lugo y Cabello, 2002; Oliveira y Olivera, 2005; Caballar-Hernández, 2009) como se pudo comprobar en este estudio, ya que la mayor riqueza de esporas de HMA se encontró en la temporada de lluvias. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Camargo-Ricalde *et al.* (2002), Camargo-Ricalde y Dhillion (2003), Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez (2005), Chaurasia *et al.* (2005), González (2005), Oliveira y Olivera (2005), Barcenás *et al.* (2007), Lovera y Cuenca (2007) y Caballar-Hernández (2009). El incremento en el número de especies de esporas durante la temporada de lluvias, puede deberse a el aumento en la densidad de la raíces de la planta que es favorecido por la cantidad de agua presente en el suelo, esto puede aumentar la cantidad de C, lo cual permite que las especies de HMA tengan una mayor cantidad de recursos disponibles para producir un mayor número de esporas. Por lo que la temporada de lluvias, presentó las características edáficas, ambientales y biológicas que propiciaron la esporulación de un mayor número de especies de HMA pero con poca densidad; mientras que fue durante la temporada de secas, donde pocas especies esporularon con una mayor densidad (Ramírez-Gerardo *et al.*, 1997). De acuerdo con algunos autores, las grandes variaciones en el número de esporas de HMA, pueden estar ligadas a patrones estacionales de la esporulación, los cuales puede variar de acuerdo a la especie de HMA (Jacobson, 1997; Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005).

El clima y sus variaciones son otro factor que influye en la colonización, riqueza y abundancia de esporas de los HMA. En el caso de los géneros *Acaulospora* y *Scutellospora*, la infectividad de las hifas depende del estadio de su ciclo de vida que se lleva a cabo, principalmente, al inicio de la temporada de secas y declina después de haber comenzado su esporulación (Guerrero, 1996; Pawlowska y Charvat, 2002). En este estudio, el género *Acaulospora* fue el que presentó mayores abundancias en las ocho parcelas, durante la temporada de secas y menores durante la temporada lluviosa; de acuerdo con estudios realizados por Azcón *et al.* (2009), Gai *et al.* (2012) y Lugo *et al.* (2008), también reportaron a este género como el más abundante en ambientes templados ubicados a altitudes

por encima de los 3,000 m s.n.m. De manera particular, las especies *Acaulospora leavis*, *Acaulospora delicata* y *Funeliformes moesseeae* han sido reportadas también para sistemas agrícolas, asociadas a bosque de pino, cultivos de aguacate, café y maíz (Berch *et al.*, 1989; Guadarrama *et al.*, 2007; Arias *et al.*, 2012), por lo que se consideran especies adaptadas a diversas características del suelo de sitios perturbados, tales como pH más ácidos y con deficiencias de P; así como manejo del suelo y la pérdida de vegetación. *Acaulospora leavis* fue la más abundante en las parcelas 7 y 8; mientras que *Acaulospora delicata* fue más abundante en las parcelas 5, 6, 7 y 8, y *Funeliformis moesseeae* en las 6 y 7, para la temporada de secas.

El género *Acaulospora* fue el dominante en las ocho parcelas de estudio, durante las dos temporadas, lo cual indica que presenta especies generalistas y con una amplia tolerancia a cambios temporales y espaciales (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007). La baja abundancia de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* puede deberse a que las esporas de estos géneros toman más tiempo en formarse y producen menos esporas que los miembros de las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae (Dodd *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002).

En comunidades perturbadas, como es el caso del bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, se ha observado una variación en la dominancia de algunos géneros de HMA, ya que presentan diferentes estrategias de colonización después de un disturbio. Los géneros *Acaulospora* y *Glomus* son generalistas que tienen una alta tolerancia a la perturbación (Boddington y Dodd, 2000), ya que se encontraron en las ocho parcelas con altos valores de abundancia. La composición de especies en cada parcela es importante en el efecto que los HMA pueden tener hacia la planta tal como lo demostraron Van der Heijden *et al.*, (1998), donde observaron que, al inocular tres especies de plantas con cuatro especies nativas de HMA, las respuestas de crecimiento difirieron entre las tres especies; así como el grado de dependencia de las tres especies a los HMA.

7.4. Análisis de Correlación Canónica (CCA)

Si bien se han reportado trabajos en los que existe una asociación positiva entre el porcentaje de colonización por HMA y la producción de estructuras reproductivas de *A. elongata*, también es importante resaltar que la variabilidad en los porcentajes de colonización, y en la producción de flores y frutos, no son unicasales, sino que se ven influenciados por un sinnúmero de variables, tanto bióticas como abióticas, lo que hace que la interacción hongo-planta sea aún compleja de estudiar.

De acuerdo con el análisis de correspondencia canónica, donde se incorporaron las variables bióticas y abióticas de las dos temporadas, se pudo observar que el factor temporada no influyó en la distribución de las parcelas. Se formaron tres grupos, el primero está conformado por las parcelas 1 y 2, durante las dos temporadas de estudio (lluvias y secas), estas parcelas tienen a los individuos con las coberturas más grandes que van de 2.1 m² a los 10.5 m² y las mayores proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, dichas variables bióticas se encontraron fuertemente asociadas con la cantidad de luz, la apertura del dosel, la cantidad de Nt y de agua en el suelo (porcentaje de humedad relativa del suelo). Lo anterior es explicado, ya que *A. elongata*, al ser una especie que se establece en claros de bosque, obtiene la luz necesaria (un recurso limitante para las especies del sotobosque) para la producción de estructuras reproductivas y de hojas; aunado a lo anterior, los altos porcentajes de humedad relativa del suelo favorecen la absorción de nutrientes por parte de las raíces, dejando así a un lado la asociación con los HMA, ya que fue en estas parcelas donde se presentaron los porcentajes de colonización total más bajos que van de 44.2% a los 78.5%, haciendo parecer que la dirección de la asociación cambió de mutualista a parásita, al mostrar una correlación negativa con la cobertura y la producción de estructuras reproductivas.

Se debe tomar en cuenta que los HMA, pueden estar respondiendo a las condiciones adversas externas que caracterizan a los sistemas perturbados, ya que estas parcelas también presentaron altos porcentajes de N y, de acuerdo con

Johnson (1993), altas concentraciones de N en el suelo pueden reducir e incluso eliminar la colonización por HMA; lo anterior, se reflejó en la correlación negativa que existió entre la colonización y el nitrógeno total (Nt). El porcentaje de colonización en suelos pobres, baja e incrementa conforme sube el nivel de nutrientes minerales en el suelo y vuelve a disminuir cuando el suelo es muy rico (Johnson *et al.*, 2006; Johnson, 2010; Smith y Smith, 2012). Por ejemplo, altas concentraciones de N en el suelo ocasionadas por actividades antropogénicas, la colonización por HMA puede reducirse o inhibirse, debido a que afectan la cantidad de exudados en las raíces, dichos exudados pueden regular la adhesión, penetración y colonización de estos hongos en las raíces de las plantas (Hayman *et al.*, 1975). La luz se considera otro factor que puede ocasionar porcentajes de colonización bajos, ya que esto incrementa la temperatura del suelo, ocasionando un microambiente desfavorable para la esporulación y colonización (Sanders y Koide, 1994), quizá ésta sea la explicación del porque los mayores porcentajes de colonización y valores de riqueza se presentaron en las parcelas (5, 6, 7 y 8) con una menor apertura del dosel; mientras que los porcentajes de colonización por HMA y la riqueza, fueron menores en las parcelas que presentaron una mayor apertura del dosel.

El segundo grupo está conformado por las parcelas 4, 6 y 8 de ambas temporadas, y 5 y 7 en lluvias; aquí se agruparon las parcelas que presentaron altos porcentajes de colonización por HMA y altos valores de riqueza de esporas de HMA; estas parcelas tienen a los individuos de menores coberturas que van de los 0.3 m² a los 5.19 m² y, por lo tanto, con menores proporciones de estructuras reproductivas (Figura 20). La colonización y la riqueza de HMA se encontraron fuertemente asociadas con el pH, la temperatura y la cantidad de K. Es importante mencionar que estas parcelas presentaron bajos porcentajes de MO, de cantidad de agua en el suelo y las temperaturas más altas. Lo anterior es explicado porque, al ser estas las parcelas más secas tanto en la temporada lluviosa como en la seca, la asociación micorrízica se vio favorecida por el estrés hídrico al que se ven sometidos los individuos de *A. elongata* en estas parcelas, alcanzando porcentajes

de colonización que van del 66% al 83% en la temporada de lluvias y del 68% al 89% en la temporada de secas.

A pesar de que en estas parcelas los HMA podrían comportarse como mutualistas al amortiguar el estrés hídrico, cabe la posibilidad de que estén fungiendo como parásitos al presentar porcentajes de colonización muy elevados (80% al 89%), en individuos relativamente pequeños, los cuales se mantienen durante las dos temporadas dando como resultado una correlación negativa con la producción de estructuras reproductivas y las coberturas de *A. elongata*, lo que quiere decir que a mayor porcentaje de colonización por HMA, la planta producirá menos estructuras reproductiva y su cobertura será menor. Estos porcentajes de colonización total elevados requieren de una mayor asignación de C fijado por fotosíntesis por parte de la planta, por lo que hay que recordar que las parcelas pertenecientes a este grupo presentaron bajos porcentajes de apertura del dosel, lo cual puede estar limitando la cantidad de nutrientes aprovechados por la planta, debido a que poca intensidad de luz puede restringir las capacidades fotosintéticas de las plantas y, a su vez, la asimilación de fotosintetatos por parte de los HMA también se limita. Esto constituye un gran costo porque el C puede llegar a ser relativamente más limitado que los recursos del suelo, por lo que se puede observar una reducción en el crecimiento micorrícico asociado con bajas intensidades de luz (Allen *et al.*, 1995; Smith *et al.*, 1998). Lo anterior, puede favorecer el parasitismo por parte de los HMA, ya que *A. elongata* al tener restricciones lumínicas disminuye su tasa fotosintética, mientras que los HMA siguen extrayendo nutrientes, ocasionando así que la mayor cantidad de recursos sea destinada a los HMA, repercutiendo en su producción de estructuras reproductivas y su cobertura.

En un estudio realizado por Camargo-Ricalde *et al.* (2010), con cinco especies de *Mimosa* (Leguminosae) observaron que en los tratamientos que presentaron mayores concentraciones de P se redujo la colonización por HMA en todas las especies de estudio ($P < 0.05$). Por lo que los cambios en el contenido de nutrientes del suelo pueden tener efectos en la colonización, la riqueza y la abundancia de

los HMA, ya que las parcelas que presentaron los valores más bajos de fósforo disponible fueron las que obtuvieron los porcentajes de colonización más altos y los mayores valores de riqueza en las dos temporadas.

De acuerdo con las propiedades químicas del suelo, los valores de pH obtenidos se consideran comunes en suelos forestales como resultado de la liberación de ácidos orgánicos y del aporte material de las coníferas (Pritchett, 1990). Los valores de pH y los porcentajes de MO (10-41%) obtenidos en este estudio coinciden con los reportados por Pérez-Peralta (2013) en el bosque de *A. religiosa* del Parque Nacional de Izta-Popo. En este estudio, los valores de pH se encontraron en un intervalo de 5.3 a 6.2 (considerados ácidos). Siendo las parcelas 1, 2, 3 y 4 las que presentaron valores de pH más bajos para la temporada de lluvias (5.6, 5.6, 5.6 y 5.7, respectivamente), y para la temporada de secas (5.3, 5.6, 5.4 y 5.5, respectivamente). Los valores de pH más ácidos de estas parcelas concuerdan con el hecho de que fueron las que presentaron los mayores porcentajes de MO en el suelo (25%-26%), en temporada de lluvias y (24%-41%) en secas. Al realizar la correlación de Spearman, entre el porcentaje de colonización y el pH, se observó una asociación positiva y esto concuerda con lo reportado por Panwar y Tarafdar (2006 a, b), quienes observaron que el pH del suelo afectó positivamente la densidad de esporas y la colonización por HMA, por lo que la acidez del suelo es un factor que regula la germinación y posterior colonización de las esporas de HMA (Gupta y Kumar, 2000; Van Aarle *et al.*, 2002). El pH influye en la habilidad de infección, esporulación y germinación de esporas; por ejemplo, *Acaulospora leavis* se ha encontrado en suelos con pH de 4.5-4.9, *Gigaspora* de 4.5-6.4 y algunas especies de *Glomus* de 5.5-8.4. (Green *et al.*, 1976; Porter *et al.*, 1987).

Por otra parte, se encontraron correlaciones negativas entre la colonización total por HMA y el Nt y el P. Esto coincide con lo reportado por Treseder y Allen (2002), Johnson *et al.* (2006), Johnson (2010) y Smith y Smith (2012), quienes indicaron que cuando el hospedero adquiere los nutrientes con mayor facilidad del suelo, tiende a translocar más fotosintetatos a la parte aérea, disminuyendo la

translocación a las raíces, dando como resultado una reducción de la biomasa de HMA. Mientras que si existe poca disponibilidad de nutrientes en el suelo, como P y N, se asignaran más fotosintetatos al hongo (Johnson, 2010), incrementando los porcentajes de colonización.

La composición de especies obedece a las condiciones micro-ambientales; por ejemplo, las especies pertenecientes al género *Acaulospora* suelen encontrarse en suelos ácidos (Clark, 1997; Morton, 1986; Castillo *et al.*, 2006), quizá por esto son comunes en bosques templados. En este estudio, las especies pertenecientes al género *Acaulospora* fueron las más abundantes, alcanzando el 77.7% de las esporas totales encontradas.

En el grupo 3, se incorporaron las parcelas 3 de lluvias y secas, y las 5 y 7 de secas; estas parcelas presentaron altos valores de abundancia de esporas de HMA, relacionados con altos porcentajes de MO. Estas parcelas contienen también a los individuos de *A. elongata* con las coberturas y proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, bajos, pero que presentaron porcentajes de humedad relativa del suelo bajas y poca apertura del dosel. En este grupo, los altos valores de abundancia se encontraron asociados con los porcentajes de MO.

Los contenidos de MO también pueden modificar los porcentajes de colonización, ya que esto, de alguna manera, favorece el decremento en el crecimiento de raíces y por ende, disminuye la formación de estructuras micorrizógenas (Ryan y Graham, 2002). Sin embargo, en este caso, los altos porcentajes de MO parecen ser favorables para algunas especies del género *Acaulospora*, ya que la mayoría de las esporas encontradas pertenecen a este género. Es importante tomar en cuenta que las especies de HMA también presentan características propias que los limitan o favorecen de acuerdo con las condiciones edáficas. Las parcelas pertenecientes a este grupo, presentaron altos porcentajes de MO (15% en temporada de seca y 25% en temporada lluviosa).

La heterogeneidad espacial y temporal que caracteriza a este bosque pueden repercutir en la esporulación y abundancia de HMA al modificar las condiciones micro-ambientales de cada parcela.

8. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos fueron opuestos a los esperados en el planteamiento de las hipótesis, ya que no se observó una correlación positiva entre las proporciones de flores y frutos con la colonización, la riqueza y la abundancia de esporas de HMA en la temporada de secas, mientras que en la temporada de lluvias existió una correlación positiva entre las estructuras reproductivas y la riqueza y la abundancia de esporas de HMA, aunque no fue significativa.

La fenología reproductiva no se encontró favorecida por la asociación micorrícica arbuscular, la producción de flores y frutos, así como la colonización, riqueza y la abundancia de los HMA están relacionados con las variaciones observadas en las condiciones edáficas y ambientales particulares de cada temporada y de cada parcela.

Acaena elongata mostró porcentajes de colonización total por HMA altos (58%-89%), los cuales se correlacionaron negativamente con las proporciones de flores y frutos, jóvenes y maduros, lo cual es explicado por las características de historia de vida de la especie, los factores abióticos, en conjunto con el costo energético que representa mantener la asociación micorrícica arbuscular.

Los altos porcentajes de colonización total por HMA presentados por *A. elongata*, podrían estar reflejando el cambio en la dirección de la relación mutualista a parásita, al repercutir negativamente en la cobertura y la producción de flores y frutos de la especie de estudio.

Las proporciones de estructuras reproductivas en *Acaena elongata*, presentaron un cambio temporal y espacial relacionado positivamente con la apertura del dosel, la cantidad de luz total y los porcentajes de humedad relativa del suelo.

Se observó una variación temporal y espacial en los porcentajes de colonización total, abundancia y riqueza de esporas de los HMA relacionados con la apertura del dosel, la luz total, el porcentaje de humedad relativa del suelo y los nutrientes del suelo. La temporada de secas fue donde se observó el mayor porcentaje de colonización y abundancia de esporas de HMA; mientras que en la temporada de lluvias, se observó una mayor proporción de estructuras reproductivas y riqueza de esporas de HMA. Las parcelas que presentaron mayores porcentajes de colonización y riqueza de HMA fueron las que presentaron menores porcentajes de humedad relativa del suelo, de materia orgánica; así como una menor apertura del dosel y mayores valores de pH.

9. LITERATURA CITADA

- Alarcón, A. 2007. Micorriza arbuscular En: Ferrera-Cerrato, R.; Alarcón, A. (eds.), Microbiología agrícola. Hongos, bacterias, micro y macrofauna, control biológico y planta-organismo. Trillas. México.
- Allen, E. B. y M. F. Allen. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: Interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist*, **104**: 559-571.
- Allen, E. B., M. F. Allen, Helm, D. J., Trappe, J. M., Molina, R. y E. Rincón. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*, **170**: 47-62.
- Allen, E. B., Rincón, E., Allen, M. F., Pérez-Jiménez, A. y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, **30**: 261–274.
- Allen, M. F. 1991. The ecology of Mycorrhizae. Cambridge University. Nueva York. 184 p.
- Allen, M. F. y M. G. Boosalis. 1983. Effect of two species of VA Mycorrhizal fungi drought tolerance of Winter wheat. *New Phytologist*, **93**: 67-76.
- Almeida-Leñero, L., Nava M., Ramos A., Espinosa M., Ordoñez M. J. y J. Jujnovsky. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica*, **84**: 53-64.
- Álvarez, K. E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en los Dinamos; área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Álvarez-Sánchez J. y A. Monroy-Ata. 2008. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. SEMARNAT-CONACYT. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 3,8, 232 pp.

- Anderson, R. C., A. E. Liberta y L. A. Dickman. 1984. Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia*, **64**: 111-117.
- Anderson, R., C., A. E. Liberta, L. A. Dickman, y A. J. Katz. 1993. Spatial variation in vesicular-arbuscular mycorrhiza spore density. *Bull Torrey Club*, **110**: 519-525.
- Arias, R. M. Heredia-Abarca, G. Sosa, V. Fuentes-Ramírez, L. E. 2012. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores under different coffee production systems and in a tropical montane cloud forest patch in Veracruz, México. *Agroforests Systems*, **85**: 179-193.
- Arroyo, M., Armesto, J. y Villagrán, C. 1981. Plant Phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *Journal of Ecology*, **69**: 205-233.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**: 257-267.
- Ávila-Akerberg V., González-Hidalgo B., Nava-López M. y L. Almeida-Leñero. 2008. Refugio de Fito-riqueza en la Ciudad de México, el caso de la cuenca del río Magdalena. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, **2**(1): 605-619.
- Ávila-Akerberg, V.D. 2002. La vegetación de la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Azcón Aguilar, C., Palenzuela, J., Ruiz, M., Ferrol, N., Azcón R., Irurita, J. y J. Barea. 2009. Diversidad de micorrizas y hongos micorrícicos asociados a especies de la flora amenazada del Parque Nacional de Sierra Nevada. *Proyectos de investigación en parques Nacionales*. 173-190 pp.

- Azcón R., J. M. Ruíz-Lozano y M. Gómez. 1994. Effect of potassium on *Glomus* sp. Symbiosis tolerance to peg induced water stress, evaluated as leaf-gas exchange and related parameters. 4th. European Symposium on Mycorrhizas. Abstracts. Granada. 1986 p.
- Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrícica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad Agrícola. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (eds.). Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. Mundi-prensa. México, D.F. 1-15 pp.
- Bago, B. 2000. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and soil*, **226**: 263-274.
- Bagyaraj, D. J. y Varma, A. 1995. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and plants: Their importance in sustainable agriculture and in arid and semiarid tropics. *Advances in Microbial Ecology*, **14**: 119–142.
- Barcenas, A., Almaraz, C., Reyes, L., Varela, L., Lara, B., Guillen, A., Carreón, Y., Aguirre, S. y A. Chávez. 2007. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en huertos de aguacate de Michoacán. Actas VI Congreso Mundial del Aguacate. Viña del Mar, Chile. 12-16 pp.
- Barea, J. M. 1991. Morfología, anatomía y citología de las micorrizas VA. En: Fijación y movilización de Nutrientes. Madrid. 150-173 pp.
- Barea, J. M., Azcón, R. y D.S. Hayman. 1975. Possible synergistic interactions between *Endogenous* and phosphate solubilizing bacteria in low-phosphate soils. En: Sanders, F.E., B. Mosse y P. B. Tinker (eds.). Endomycorrhizas. Academic Press, Londres. 407-417 pp.
- Batalha, M y Mantovani, W. 2000. Reproductive Phenological patterns of cerrado plant species at the Pe-de-Gogamte reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): A comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biología*, **60**(1): 129-145.

- Baylis, G.T.S. 1975. The magnoloid mycorrhiza and mycotrophy in roots system derived from it. En: Sanders, F. E. Mosse, B., Tinker, P.B. (eds.). Endomycorrhizas. Academic Press. Londres. 373-389 pp.
- Beaker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 1-24.
- Berch, S., Ferrera-Cerrato, R. González, C. 1989. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi from Fields in Atlacomulco, México. *Mycological Society of America*, **81** (6): 933-935.
- Bliss, L. C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**: 404-438.
- Boddington, C. L. y J.C. Dodd. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil*, **218**: 137-144.
- Bonilla-Valencia, L. 2014. Fenología reproductiva de *Sambucus nigra* L., en la cuenca del río Magdalena D.F. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**(5): 1437-1449.
- Borrowies, V. A. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology*, **82**(11): 3057-3068.
- Botham, R., Collin, C. L. y T. L. Ashman. 2009. Plant mycorrhizal fungus interactions affect the expression of inbreeding depression in wild strawberry. *International Journal Plant Science*, **170**: 143-150.
- Brundett, M. y B. Kendrick. 1988. The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 1153-1173.

- Brundett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y N. Malajczuk. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR Monograph, Camberra. 374p.
- Brundrett M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **21**: 171–313.
- Bullock, S. y Sólís-Magallanes J. 1990. Phenology of canopy of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica*, **22**: 22-35.
- Burrows, T. L. y F. L. Pflieger. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany*, **80**: 120-130.
- Caballar-Hernández, S. 2009. Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de Agave en Oaxaca”. Tesis de maestría en ciencias. Centro Interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional UNIDAD-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca.
- Camargo-Ricalde, S. L. y Esperón-Rodríguez M. 2005. Efecto de la heterogeneidad espacial y estacional del suelo sobre la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en el valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista de Biología Tropical*, **53**: 339-352.
- Camargo-Ricalde, S. L., Dhillon S., S. y R. Grether. 2002. Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semi-arid Mexican Valley. *Journal of Vegetation Science*, **13** (5): 697-704.
- Camargo-Ricalde, S. L., Montaña, N. M, Reyes-Jaramillo, I., Jiménez-González, C. y S. Dhillion. 2010. Effect of mycorrhizae on seedlings of six endemic *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) from the semi-arid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Trees*, **24**: 67-78.
- Camargo-Ricalde, S. L., S. Dhillion y Jiménez-González, C. 2003. Mycorrhizal perennials o the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, **13**: 77-83.

- Camargo-Ricalde, S.L. 2002. Dispersal, distribution and establishment of arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **71**: 33-44.
- Camargo-Ricalde, S.L. y S.S. Dhillion. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal “resource islands” within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, **13**: 129-136.
- Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillion y C. Jiménez- González. 2003. Mycorrhizal perennials of the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, **13**: 77-83.
- Campo, J, Jaramillo, V. J., Maass, J. M. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, **115**: 167–172.
- Carabias-Lilo, J. y S. Guevara-Sada. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda en una comunidad derivada: Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez Pompa, A. y S. del Amo (eds.). Investigadores sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol. II. México. 27-78 pp.
- Carrillo–García, A., León de la Luz, L. Y. y G. Bashan y Bethenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology*, **7**: 321-335.
- Castillo, C.G., Borie, F., Godoy, R., Rubio, R. y E. Sieverding. 2006. Diversity of mycorrhizal plant species and arbuscular mycorrhizal fungi in evergreen forest, deciduous forest and grassland ecosystems of Southern Chile. *Angewandte Botanik*, **80**: 40-47.
- Castillo, S. y Carabias J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología. *Biotica*, **7**: 551-568.
- Castro-Gutiérrez, C. 2013. El papel de las especies invasoras en la estructura herbácea del bosque de *Quercus rugosa*, en la cuenca del río Magdalena, D.F.

- Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- César-García, F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Chaudhary, B., Lau, M. y N.C. Johnson. 2008. Macroecology of microbes-biogeography of Glomeromycota. En: A. Varma (ed.). Mycorrhiza. Springer-Verlag. Berlin. 529-564 pp.
- Chaurasia, B., A. Pandey y L. Palni. 2005. Distribution, colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central Himalayan rhododendrons. *Forest Ecology and Management*, **207**: 315-324.
- Clark, R. B. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil*, **192**: 15–22.
- CONABIO.2014. Malezas de México. Consulta electrónica (url:<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/rosaceae/acaenaelongata/fichas/ficha.htm#1>). Recuperado el día 5 de Marzo de 2015.
- Cooke, J.C., R.H. Butler y G. Madole. 1993. Some observations on the vertical distribution of vesicular mycorrhizae in roots of salt marsh grasses growing in saturated soil. *Mycologia*, **85**: 574-550.
- Cornejo-Tenorio, G y G. Ibarra-Manriquez. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia: Revista de Ciencia y tecnología de América*, **32**(7): 445-452.
- Cortés-Flores, J. 2010. Fenología reproductiva y síndromes de dispersión en la flora de un bosque templado de Michoacán, México. Tesis de Maestría. Centro de investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Michoacán, Morelia. 78p.

- Cruz-Paredes, C. 2013. Cuantificación de la colonización intraradical y extraradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz. Tesis de maestría en ciencias biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cui, M. y Nobel, P. S. 1992. Nutrient status, wáter uptake and gas exchanges for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytol*, **122**: 643-649.
- Dahlgren, J. P., H. Von Zeipel y J. Ehrlén. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany*, **94**: 1570-1576.
- De Cara J. A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid España. *Revista Ambienta*, **53**: 64-70.
- Delgadillo-Durán, E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Dhillon, S.S. 1999. Environmental heterogeneity, animal disturbances, microsite characteristics, and seedling establishment in *Quercus havardii* community. *Restoration Ecology* **7**: 399-406.
- Dhillon, S.S. y J.C. Zak.1993. Microbial dynamics in arid ecosystems: desertification and the potential role of mycorrhizas. *Revista Chilena de Historia Natural*, **66**: 253-270.
- Dhillon, S.S. y R. C. Anderson. 1993. Seasonal dynamics of dominant species of arbuscular mycorrhizae in burned and unburned sand prairies. *Canadian Journal of Botany*, **71**: 1625-1630.

- Díaz-López, T. 2015. Fenología reproductiva del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena .Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Dodd, C. J., C. L. Boddington, A. L. Rodríguez, C. González-Chávez y I. Mansur. 2000. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera; form, function and detection. *Plant and Soil*, **226**: 131-151.
- Dose, V. y A. Menzel. 2006. Bayesian correlation between temperature and blossom onset data. *Global Change Biology*, **12**: 1451-1459.
- Douds, D. D. Jr. y P. D. Miller. 1999. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture Ecosystem and Environment*, **74**: 77-93.
- Eppley S. M., Mercer C. A., Haaning C. y C. B. Graves. 2009. Sex-specific variation in the interaction between *Distichlis spicata* (Poaceae) and mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany*, **96**: 1967-1973.
- Fisher, C. R., Janos, D.P., Perry, D. A., Liderman, R. G. y P. Sollins. 1994. Mycorrhizal inoculum in tropical secondary succession. *Biotropica*, **26**: 369-377.
- Fisher, J. B. y K. Jayachandran. 2002. Arbuscular Mycorrhizal fungi enhance seedling growth two endangered plant species from south Florida. *International Journal of Plant Science*, **163**: 559-566.
- Fitter, A. Fitter R. y Williamson, M. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in Central England. *Functional Ecology* **9**: 55-60.
- Fontúrbel, F. R., y A. Molina. 2004. Origen del agua y el oxígeno molecular en la tierra. *Elementos: Ciencia y cultura*, **11**: 3-9.
- Fournier, L. A. y C. Charpentier. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los arboles tropicales. *Cespedesia*, **7(25)**: 13-20.

- Frazer, G. W., Canham, C. D y K. P. Lertzman. 2000. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.00; Image processing software to analyze true-colour, hemispherical canopy photographs. *Bulletin of Ecological Society of America*, **81**: 191-197.
- Furlan, V. y R. Fortin. 1973. Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three different temperature regimens. *Naturaliste Canadien*, **100**: 467-477.
- Gai, J. P., P. Christie, G. Feg y Li, X. L. 2006. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review. *Mycorrhiza*, **16**: 229-239.
- Gai, J. P., Tain, H., Yang, F., Christine, P., Li, X. y J. N. Klironomos. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient. *Pedobiologia*, **55**: 145-151.
- Galloway, L. y Burgess, K. 1012. Artificial selection on flowering time; Influence on reproductive phenology across natural light environments. *Journal of Ecology*, **4**: 852-861.
- Garbaye, J. 1991. Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experientia*, **47**: 370-375.
- García, E. 1978. Los climas del valle de México. Colegio de Postgraduados, S.A.R.H. Chapingo. 63 p.
- Geber, M.A., 1999. Theories of the evolution of sexual dimorphism. En: Geber M.A., Dawson T. E., Delph L. F. Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer, Berlin, Germania. 97-122 pp.
- Gibson, A. y B. A. D. Hetrick. 1988. Topographic and fire effects on the composition and abundance of VA mycorrhizal fungi in tallgrass prairie. *Mycologia*, **80**: 433-441.
- González C., J. C. 2005. Diversidad de hongos micorrícicos arbusculares en un agroecosistema de aguacate (*Persea americana* Mill) comparado con un

- bosque natural. Tesis de Maestría. Facultad de biología. UMSNH. Morelia, Michoacán. 76 pp.
- Graham, J. H. y D. M. Eissenstat. 1996. Field demonstration of carbon cost of mycorrhizae on young Valencia orange trees at high P supply. Program and Abstracts of the First International Conference on Mycorrhizae. August 4—9, 1996. Berkeley, California, USA. 54p.
- Green, N.E., S. O. Graham y N.C. Schenk. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. *Mycologia*, **68**: 929-934.
- Griz, L. y Machado, I. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 303-321.
- Guadarrama-Chávez., P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. y S. Castillo Argüero. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. 2007. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **81**:133-139.
- Guadarrama-Chavez, P., y F. Javier Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza*, **8**: 267-270.
- Guerrero, E. 1996. Micorrizas. Recurso biológico del suelo. Fondo fen Colombia, Bogotá, Colombia. 208 pp.
- Gupta, R. B y Kumar, P. 2000. Mycorrhizal plants in response to adverse environmental conditions. Plant University of Agriculture and Technology, Patnagar, India. 67-76 pp.
- Harley, J. L. y S.E. Smith. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. London. 438pp.
- Hart, M. M. y Reader, R. J. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **153**: 335-344.

- Hartnett, D.C. y T. H. Wilson. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, **80**: 1187-1195.
- Haselwadtter, H. 1987. Mycorrhizal infection and its possible ecological significance in climatically and nutritionally stressed alpine plant-communities. *Angewandte Botanik*, **61**: 107–114.
- Hayman, D. S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology*, **72**: 1119-1125.
- Hayman, D. S., Johnson, A. M, Ruddlesdin, I. 1975. The influence of phosphate and crop species on *Endogone* spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *Plant and soil*, **43**: 489-495.
- Husband, R., Allen-Herre, E. y J. P. W. Young. 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonizing seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, **42**:131–136.
- INVAM (International Culture Collection of Vesicular-arbuscular mycorrhizal Fungi). 2005. (<http://invam.wvu.edu/the-fungi/classification>). Rescatado el 9 de Febrero de 2016.
- Islas-Trejo, B. L. 2012. Desarrollo de plantas de *Cephalocereus senilis* Pfeiff., inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en condiciones de invernadero. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Jacobson, K. M. 1997. Moisture and substrate stability determine VA-mycorrhizal fungal community distribution and structure in arid grasslands. *Journal Arid Environments*, **35**: 59-75.
- Jakobsen, I. y L. Rosendahl. 1990. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist*, **115**: 77-83.

- Jaramillo V. J., Sanford R. L. Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Bullock S. H, Mooney HA, Medina E. (eds.) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, Cambridge. 346–361 pp.
- Jasper, D. A., Robson, A. D. y Abbott, L. K. 1987. The effect of surface mining on the infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Australian Journal of Botany*, **35**: 641–652.
- Johnson, N. C. 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications*, **3**: 749-757.
- Johnson, N. c. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, **185**: 631-647.
- Johnson, N. C. y D. A Wedin. 1997. 'Soil carbon, nutrients and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland'. *Ecological Applications*, **7**:171–182.
- Johnson, N. C., Graham, J. H. y F. Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New phytologist*, **135**: 575-585.
- Johnson, N.C., Hoeksema, J.D., Bever, J.D., Chaudhary, V.B., Grehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R.M., Moore, J., Moutoglis, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowarl, J., Wilson, G. y Zabinski, c. 2006. From Lilliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *Bio Science*, **56**: 889-900.
- Jones, M.D. y S. E. Smith. 2004. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal Botany*, **82**: 1089-1109.
- Joshi, V. y Janarthanam, M. 2004. The diversity of life-form type, habitat preference and phenology of the endemics in the Goa region of the Western Ghats, India. *Journal of Biogeography*, **32**: 1227-1237.

- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, R.L., and A. P. Smith (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 559-596 pp.
- Koide, A.G., M.D. Goff y I. A. Dickie. 2000. Component growth efficiencies of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *New Phytologist*, **148**: 163-168.
- Koide, R. 1985. The nature of growth depressions in sunflower caused by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. *New Phytologist*, **99**:449-462.
- Koshe, R. E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia*, **79**: 55-68.
- Kroske, R. E. y B. Tessier. 1983. A convenient permanent slide mounting medium. *Mycology Society of America. Newsletter*, **34**: 59
- Kudo, G., Ida T. y Tani, T. 2008. Linkages btween phenology, pollination, photosynthesis, and plant reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, **89**: 321-331.
- Leake, J. R. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist*, **127**: 171-216.
- Li, L. F., T. Li, Z. y W. Zhao. 2007. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, and old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza*, **17**: 655-665.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology*, **70**: 791-806.
- Liderman, R. G. 1988. VA (vesicular-arbuscular) mycorrhizal symbiosis. ISI Atlas *Journal of Animal and Plant Sciences*, **1**: 183-188.

- Lovera, M. y Cuenca, G. 2007. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de Gran Sabana Venezuela. *Interciencia*, **32**: 108-114.
- Ludwig-Müller, J. 2000. Hormonal balance in plants during colonization by mycorrhizal fungi. In: Arbuscular mycorrhizas: physiology and function (Kapulnik Y., Douds Jr D. D., (eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands. 263-285 pp.
- Lugo, A., M y Cabello, N. M. 2002. Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Córdoba, Argentina) I. Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia*, **94**: 579-586.
- Lugo, M. A., Ferrero, M. Menoyo, E., Estévez, M. C., 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosferic bacteria diversity along and altitudinal gradient in South American Puna grassland. *Microbial Ecology*, **5**: 705-713.
- Luna-González, W. B. 2009. Estructura y potencial de inóculos de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de diferentes tamaños de la selva perennifolia. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Mantovani, M., A. R. Ruschel, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalsky y R. O. Nodari. 2003. Fenología reproductiva de especies arbóreas em uma famacao secundaria da floresta Atlantica. *Revista Ávore*, **27**: 451-458.
- Marcel, G. A., Van der Heijden, Tomas B., Wiemken A. y R. Sanders. 1998. Diferent atbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, **79**(6): 2082:2091.
- Martínez-Camacho, Y. D. 2015. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México D. F. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Martínez-Orea, Y. 2001. Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la reserva Ecológica de El Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 62 pp.
- Mason, P.A., Musoko, M.O. y F. T. Last. 1992. Short-term change in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in a Terminalia plantation in Cameroon. In: Read DJ, Lewis DH, Fitter HA, Alexander IJ (eds.) Mycorrhizas in ecosystems. CAB, Cambridge. 261–267 pp.
- Mcgonigle, T. P., M. H. Miller, D. F. Evans, G. L. Fairchild y J. A. Swan. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **115**: 495-501.
- Millar-Rushing, A. y Primack, R. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology*, **89**(2): 332-341.
- Miller, S. P. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*, **145**: 145-155.
- Molinillo F. y G Fargi. 1993. Cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal Range Manage*, **46**: 557-561.
- Montaño, N., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, C., Gavito, M., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I., Castillo, S., García-Sánchez, R., Trejo, D. and Ferrera-Cerrato, R. 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: An historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*, **57**: 111-126.
- Moreno-Unda, A. A. 2008. Abundancia y riqueza de los hongos micorrizógenos arbusculares en la cuenca del río Magdalena. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Morton, J. B. 1986. Three new species of *Acaulospora* (Endogonaceae) from high aluminum, low pH soils in West Virginia. *Mycologia*, **78**: 641–648.
- Morton, J. B. y G. L. Benny. 1990. Reviser classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with and emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, **37**: 471-491.
- Mosse, B. 1973. Plant growth responses to vesicular—arbuscular mycorrhizas. IV. In soil given additional phosphorus. *New Phytologist*, **71**: 121-189
- Mosse, B. y G. D. Bowen. 1968. The distribution of *Endogone* spores in some Australian and New Zeland soils, and in an experimental field soil at Rothamsted. *Transactions of the British Mycological Society*, **51**: 485-492.
- Mosse, B., Stribley, D. P. y F. G. Le Tacon. 1981. Ecology of mycorrhizal fungi. *Advances in Microbial Ecology*, **5**: 137-210.
- Mukerji, K. G., R. Jagpal, M. Bali, R. Rami. 1991. The importance of mycorrhiza for roots. En: McMichael B. L. H. Plant's roots and their environment. Persson. Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 290-308 pp.
- Nadian, H., S.E. Smith, A.M. Alston y R. S. Murray. 1997. Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist*, **135**: 303-311.
- Nadian, H., Smith, S. E., Alston, A. M., Murray, R. S., y B. D. Siebert. 1998. Effects of soil compactation on phosphorus uptake and growth of *Trifolium subterraneum* colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **139**: 155-165.
- Newstrom, L., Frankie, G., Baker, H. y Colwell, R. 1994. Diversity of long-term flowering patterns: In McDade LA, Bawa KS, Hespeneide HA, Hastshorn GS

- (Eds.). La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. University of Chicago Press. Chicago, IL. USA. 142-160 pp.
- Obeso, J. R., 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, **155**: 321-348
- Oliveira, N. A y L. Olivera. 2005. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in plantas of *Theobroma grandiflorum* schum and *Pullina cupana* Mart. Of an agroforestry system in Central Amazonia, Amazonas State, Brazil. *Brazilian Journal Microbiology*. **36**: 262-270.
- Oliveira, R. S., Castro, P. M. L., Dodd, J. C. y M. Vosátka. 2006. Different native arbuscular mycorrhizal fungi influence the coexistence of two plant species in a highly alkaline anthropogenic sediment. *Plant and Soil*, **287**: 209-221.
- Panwar, J. y Tarafdar, J. C. 2006 a. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungal dynamics under *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. In Thar. Desert Appl. *Soil Ecology*, **34**: 200-208.
- Panwar, J. y Tarafdar, J. C. 2006 b. Distribution of three endangered medicinal plant species and their colonization with arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Arid Environments*, **65**: 337-350.
- Pawlowska, T. E. y L. Charvat, I. 2002. Influence of edaphic and environmental factors on arbuscular mycorrhizae. In: Shama, A. K.; Johri, B. N. 2002 Arbuscular mycorrhizae. Interactions in plants Rhizosphere and Soils. Sciences Publisher, India. 311 pp.
- Pérez-Peralta, P. 2013. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en un gradiente altitudinal en el parque Nacional Izta-Popo. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. México, D.F.

- Pezzani, F., C. Montaña y R. Guevara. 2006. Association between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahua Desert. *Mycorrhiza*, **16**: 285-295.
- Philip, L. J., Posluszny, U. y J. N. Klironomos. 2001. The influence of mycorrhizal colonization on the vegetative growth and sexual reproductive potential of *Lythrum salicaria* L. *Canadian Journal of Botany*, **79**: 381- 388.
- Phillips, J. M. y D.S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, **55**: 158-160.
- Pizaña G., J. M., Romero C., N., Díaz O., A. B. 2009. Análisis dimensional de la cobertura vegetal-uso de suelo en la cuenca del río Magdalena. *Cien. For. Mex.*, **34**: 137-158
- Porter W. M., Robson A.D. y Abbott L.K.1987. Factors controlling the distribution of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *Journal of Applied Ecology*, **24**: 663-672.
- Pritchett, W. L. 1990. Suelos forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento. Limusa. México, D.F. 634 pp.
- Ramírez-García, J. A. y F. Nepomuceno-Martínez. 1986. Fenología de tres especies de coníferas de la región de los Altos de Chiapas. *Ciencia Forestal*, **60**: 21-50.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal Botany*. **89**: 836-842.
- Ramírez-Gerardo, M., Álvarez-Sánchez J., Guadarrama-Chávez P., Sánchez-Gallén I. 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **61**: 15–20.

- Rathcke, B. 1988. Flowering phenologies in a shrub community competition and constraints. *Journal of Ecology*, **76**: 975-994.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 179-214.
- Read, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, **47**: 376–391.
- Redhead, J. F. 1975. Endotrophic mycorrhizal in Nigeria: some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of *Khaya grandifolia*. En: Samders. F. E., Mosse, B. y Tenker, P. B. Endomycorrhizas. Academic Press. Londres. 447-459 pp.
- Reyes-Ronquillo, I. G. 2014. Las malezas en la cuenca del río Magdalena, D.F. indicadoras del estado de conservación del bosque. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Ronsheim, M. L. y J. Bever. D. 2000. Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive mode in *Allium vineale* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, **87**: 1769-1777.
- Ryan, M. G., and J. H. Graham. 2002. Is there a role for arbuscular mycorrhizal fungi in production agriculture? *Plant and Soil*, **244**: 263–271.
- Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski, 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Rzedowski, J. y G. Rzedowski C. de, 2005. Portulacaceae. En: Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Acaena. Instituto de Ecología-Centro Regional del Bajío. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Sánchez-Gallén, I. y P. Guadarrama. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de plántulas. En: Álvarez-

- Sánchez J, Naranjo-García E (editores) Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Sanders, I.R. y Koide R. T. 1994. Nutrient acquisition and community structure in co-occurring mycotrophic and non-mycotrophic old-field annuals. *Functional Ecology*, **8**:77-84.
- Santibáñez-Andrade, G. 2009. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Santibáñez-Andrade. G., Castillo-Argüero, S. y Y. Martínez-Orea. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque*, **36** (2): 299-313.
- Sigüenza, C., Espejel, I. y E. B. Allen. 1996. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza*, **6**: 151–157.
- Smith, S. E. y D. J. Read. 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, UK. 605p.
- Smith, S. E. y D. Read. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3a edición. Academic Press. Elsevier. Nueva York. 787- 788pp.
- Smith, S.E. y Smith, F. A. 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*, **104**: 1-13.
- Smith, S.E., G.M. Rosewarne, S.M. Ayling, S. Dickson, D.P. Schachtman, S.J. Barker, D.J. Reid y F.A. Smith. 1998. Phosphate transfer between vesicular-arbuscular, mycorrhizal symbionts: Insights from confocal microscopy, microphysiology, and molecular studies. In: Lynch, J.P. y J. Dieckman (eds.). Phosphorus in plant biology: Regulatory roles in molecular, cellular, organismic,

and ecosystem processes. American Society of Plant Physiologists. Rockville, MD. 111-123 pp.

Smith-Ramirez, C y Armesto, J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloe, Chile-Ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*, **82**: 353-365.

Stat Soft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.Statsoft.com.

Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y I. R. Sanders. 1997. Clonal growth traits of two *Prunella* species are determined by co-occurring arbuscular mycorrhizal fungi from a calcareous grassland. *Journal of Ecology*, **85**: 181-191.

Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed? Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, **141**(1): 24-39.

Sylvia, D. M., Wilson, D. O., Graham, J.H., Madox, J.J., Millner, P., Morton, J.B., Skipper, H. D., Wright, S.F. y A.G. Jarstfer. 1993. Evaluation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in diverse plants and soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **25**: 705-713.

Treseder, K.K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO in field studies. *New Phytologist*, **164**: 347-355.

Treseder, K.K. y Allen, M. F. 2002. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist*, **155**: 507-515.

Valdespino, P., Romualdo R., Cadenazzi L. y J. Campo. 2009. Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forest in Mexico. *Annals of Forest Science*, **66**:107.

- Valdez-Hernández, M, J. L. Andrade, P. C. Jackson y M. Rebolledo. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, **329**: 155-171.
- Valverde, T. y Silvertow, J. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* **78**: 1555-1562.
- Van Aarle, I. M., Olsson, P. a. y Söderström, B. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical mycelium by altered growth and root colonization. *New Phytologist*, **155**: 173-182.
- Van Schaik, C., Terborgh, J. y Wright, S. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics*, **24**: 353-377.
- Varga, S. & Kytöviita, M. M. (2008) Sex-specific responses to mycorrhiza in a dioecious species. *American Journal of Botany*, **95**: 1225–1232.
- Varga, S. 2010. Effects of arbuscular mycorrhizas on reproductive traits in sexually dimorphic plants. *Journal of Agricultural Research*, **8**: 11-24.
- Varga, S. y M. M. Kytöviita. 2010c. Gender dimorphism and mycorrhizal symbiosis affect floral visitors and reproductive output in *Geranium sylvaticum*. *Functional Ecology*, **4**: 750-758.
- Varga, S. y M. M. Kytöviita. 2010a. Interrelationships between mycorrhizal symbiosis, soil pH and plant sex modify the performance of *Antennaria dioica*. *Acta Oecologica*, **36**: 291-298.
- Varga, S. y M. M. Kytöviita. 2010b. Mycorrhizal benefit differs among the sexes in a gynodioecious species. *Ecology*, **91**: 2583-2592.
- Varga, S., Kytövitta, M. M. y P. Siikamäki. 2009. Sexual differences in response to simulated herbivory in the gynodioecious herb *Geranium sylvaticum*. *Plant Ecology*, **202**: 325–336.

- Varma, A. y H. Schüepp. 1994. Infectivity and effectiveness of *Glomus intraradices* on micropropagated plants. *Mycorrhiza*, **5**: 29-37.
- Vega-Frutis R., Varga, S. y Kytöviita M., M. 2013a. Dioecious species and arbuscular mycorrhizal the case of *Antennaria dioica*. *Plant Signaling y Behavior*, **8**(3): e23445.
- Vega-Frutis, R. y R. Guevara. 2009. Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant and Soil*, **322**: 165-176.
- Vega-Frutis, R., Munguia-Rosas, A., Varga, S. y M. Kytöviita. 2013b. Sex-specific patterns of antagonistic and mutualistic biotic interactions in dioecious and gynodioecious plants. *Evolution and Systematics*, **15**: 45-55.
- Vega-Frutis, R. y R. Guevara. 2013. Greater mycorrhizal colonization of unisexual morphs than of hermaphroditic morphs of *Jacaratia mexicana* during flowering and fruiting in central Mexico. *Symbiosis*, **59**: 173-181.
- Vera L., M. 1995. Efecto de la altitud en la fenología de la floración de especies arbustivas del norte de España. Oviedo. *Lagascalia*, **18**(1): 3-14.
- Vílchez, B. y O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductiva del Nazareño (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. Kurú. *Revista Forestal*, **1**: 1-14.
- Virginia, R.A., M. B. Jenkins & W. M. Jarrel. 1986. Depth of root symbiont occurrence in soil. *Biology and Fertility of Soils*, **2**: 127-130.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. y I. J. Vesk. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. 2002. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125-159.
- Whitford, W.G. 1996. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, **5**: 185-195.

Williams-Linera, G y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. En: Guiraguata R., M y Kattan H. (eds.). Ecología y conservación de ambientes tropicales. LUR. Cartago, Costa Rica. 408-427 pp.

Zavala-Hurtado, J., Portilla-Gutiérrez, E., Ayala-Fernández, Y. y Bravo-Rivera, M. 2003. Mala, mala no tan mala maleza. Patrones de distribución espacial de las malezas en el campus Iztapalapa de la UAM. *Contactos*, **49**: 5-14.

APÉNDICES

Apéndice 1

Técnica de tinción de raíces (método modificado de Phillips y Hayman, 1970)

- Se lavaron las raíces con agua corriente para posteriormente colocarlas en rejillas de plástico, estas últimas se introdujeron en un frasco de vidrio de boca ancha.
- Posteriormente se cubrieron las rejillas con KOH al 10%, se dejaron durante 24 horas a temperatura ambiente, una vez transcurrido el tiempo se agregó HCl al 10% y se calentó por 5 minutos en un microondas.
- Después las raíces se enjuagaron con agua de la llave y se les añadió solución de azul de tripano al 0.05%, dejándolas por 24 horas a temperatura ambiente y después se eliminó con agua de la llave.
- Se guardaron las raíces en lactoglicerol hasta su revisión (Álvarez y Monroy, 2008).

Apéndice 2

Separación de esporas (método modificado de Brundrett *et al.*, 1996 y Christopher Walker s/a para muestras con gran cantidad de mantillo)

- Las muestras de suelo se secaron a temperatura ambiente y se tamizaron en un tamiz de 2 mm de apertura, eliminando la mayor parte de las rocas y materia orgánica, se pesaron 100 g de suelo seco y tamizado. Se colocaron las muestras en bolsas secas y etiquetadas, las cuales se dejaron a temperatura ambiente hasta su revisión.
- En un bote de boca ancha con capacidad de 1L se colocaron los 100 g de suelo seco y tamizado, adicionando aproximadamente 750 mL de agua de la llave. Se dejó reposar por 15 min, para permitir que todo el suelo se humedeciera.
- El suelo remojado se amasa con la mano por 15 min, deshaciendo todos los grumos, una vez obtenido el suelo completamente disuelto en el agua, se pasó por un par de tamices (0.5 cm y 44 micras de apertura), teniendo mucho

cuidado en recuperar todo el suelo que quedo en el tamiz de menor apertura, posteriormente se procedió a repartir homogéneamente el suelo en tubos de centrifuga de 50 mL de capacidad, y se adicono agua, llenando cada tubo hasta 45 mL. Los tubos con la mezcla del suelo y el agua fueron colocados en una centrifuga, se tuvo la precaución de balancearlos correctamente y después se centrifugaron a 3500 r. p. m. (revoluciones por minuto) durante 3 minutos.

- Después se suspendieron en azúcar refinada al 40% la cual se adicionó lentamente hasta llegar a la marca de 45 mL, revolviendo el suelo y mezclando bien con el azúcar, esta mezcla se vuelve a introducir a la centrifuga (3500 r.p.m) durante 30 segundos. Los tubos se retiraron después del tiempo indicado y se colecto nuevamente el sobrenadante de cada uno, colocándolo en un tamiz pequeño.
- El material colectado se lavó varias veces con agua de la llave para poder trasladarlo a una caja de Petri de 5 cm de diámetro, donde se colocaron posteriormente las esporas con ayuda de agujas entomológicas y pipetas Pasteur (Álvarez y Monroy 2008).

Apéndice 3

Fenología reproductiva de *Acaena elongata* L.

Con el propósito de conocer la superposición del tiempo de floración y fructificación, entre los individuos de *A. elongata* se obtuvieron los valores del índice de sincronización de Augspurger (1983), el cual calcula la sincronía de una población a partir de la sincronía individual. Donde la sincronía individual es la superposición de días de un evento fenológico (floración o fructificación) de un individuo con relación a la de todos los individuos de la población. Cuando el índice de sincronización $X= 1$ significa que hay completa sincronía mientras que cuando $X= 0$, significa que no hay sincronía. Dicho índice se calcula de la siguiente manera:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right)\left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_j \neq i$$

X_i = índice de sincronización individual; n = número de individuos en la población; f_i = número de días en el que el individuo i tiene un evento fenológico; e_j = número de días en el que ambos individuos i y j tienen un evento fenológico común (Augspurger, 1983).

Una vez obtenido el índice de sincronización individual, se procedió a calcular el índice de sincronización de la población, el cual es la medida de la superposición de todos los días de floración o fructificación de todos los individuos, donde $Z=1$, significa que hay sincronía total, y cuando $Z=0$ no hay sincronía. El índice se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$Z = \frac{1}{n} \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n X_i$$

Donde Z = índice de sincronización poblacional; n = número de individuos de la población; X_i = índice de sincronía por individuo (Augspurger, 1983).

Apéndice 4 Cuadro 4.

Listado de especies de HMA encontradas

	Morfo-especie	No. esporas/50g suelo, LLUVIAS	No. esporas/50g suelo, SECAS
1	<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	7	6
2	<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	3	1
3	<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck	1	4
4	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	47	55
5	<i>Ambispora fennica</i> C.Walker, Vestbert & Schuessler	1	3

6	<i>Diversispora eburnean</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & Schuessler	1	6
7	<i>Funneliformes geosporum</i> (Skou & I. Jakobsen) C. Walker & Schuessler	9	1
8	<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schuessler	2	1
9	<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	2	0
10	<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (C. Cano & Y. Dalpé) C. Walker & Schuessler	1	0
11	<i>Acaulospora</i> aff. <i>mellea</i>	35	85
12	<i>Acaulospora</i> aff. <i>spinosa</i>	1	0
13	<i>Acaulospora</i> aff. <i>undulata</i>	1	1
14	<i>Ambispora</i> aff. <i>reticulata</i>	13	14
15	<i>Archeospora</i> aff. <i>trappei</i>	0	4
16	<i>Glomus</i> aff. <i>clarum</i>	1	0
17	<i>Rhizophagus</i> aff. <i>tortuosum</i>	0	1
18	<i>Claroideglomus</i> cf. <i>claroideum</i>	15	2
20	<i>Funeliformis</i> cf. <i>geosporum</i>	9	1
21	<i>Sclerocystis</i> cf. <i>sinuosa</i>	1	0
22	<i>Scutelospora</i> cf. <i>calospora</i>	1	0
23	<i>Acaulospora</i> sp. 1	0	1
24	<i>Acaulospora</i> sp. 2	0	3
25	<i>Acaulospora</i> sp.3	3	1
26	<i>Acaulospora</i> sp. 4	1	0
27	<i>Glomus</i> sp. 1	0	1

28	<i>Glomus</i> sp. 2	1	0
29	<i>Scutelospora</i> sp.1	1	0
	TOTAL	157	191