



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Micelio extrarradical y colonización intrarradical de hongos
micorrizógenos arbusculares en un matorral de duna costera Ría
Lagartos, Yucatán, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JOSÉ EDUARDO LEÓN BETANCOURT



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. IRENE SÁNCHEZ GALLEN
2016**

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

León

Betancourt

José Eduardo

58833563

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

307261016

2. Datos del Tutor

Dra.

Irene

Sánchez

Gallen

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Sara

Lucía

Camargo

Ricalde

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Rosalva

García

Sánchez

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Noé Manuel

Montaño

Arias

6. Datos del Sinodal 4

Dra.

María del Pilar

Ortega

Larrocea

7. Datos del trabajo escrito

Micelio extrarradical y colonización intrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un matorral de duna costera Ría Lagartos, Yucatán, México

66 p.

2016.

Agradecimientos

Agradezco al proyecto “Estudio de la diversidad y las interacciones bióticas para la conservación y restauración de la vegetación de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos, Yucatán”, financiado por PROMEP-Apoyo a la integración de Redes Temáticas de Colaboración Académica. Red para el estudio de las interacciones bióticas en México, CA-Ciencias Biológicas, con clave PROMEP/103.5/09/1294 por el apoyo financiero para el trabajo de campo.

También agradezco al grupo de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias todo su apoyo y facilidades para llevar a cabo este trabajo. En especial, agradezco a Karla Elvira Cortés y Maira Rodríguez por su apoyo en el trabajo de campo, y a Karla Elvira Cortés por su asesoría en la extracción de micelio y lectura de micelio en el microscopio.

Asimismo, agradezco a la Dra. Irene Sánchez Gallen por su apoyo en la definición del método de lectura, los análisis de datos, así como en la revisión bibliográfica y asesoría en la redacción.

Agradezco a cada uno de los profesores del laboratorio de Ecología del suelo: Javier, Lupita, Juan Carlos, Dulce e Irene, sus comentarios que siempre enriquecieron la realización de este trabajo.

Al honorable conjunto de sinodales, a: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, Dra. Rosalva García Sánchez, Dra. Irene Sánchez Gallen, Dr. Noé Manuel Montaña Arias y Dra. María del Pilar Ortega Larrocea.

Agradecimientos personales

A Dios, que en cada paso me acompañas, me inyectas de una energía vital y haces que ante la adversidad, mi espíritu se reanime y continúe con la fe que te profeso.

A mis padres, sin ellos no soy nada, todo lo que sé y he aprendido a lo largo de mi vida es gracias a ellos, los amo.

A mi hermano, a pesar de las discusiones y/o discrepancias, te amo con toda mi alma y sin duda haría lo que fuera por verte triunfar y feliz.

A mi Abuela María Luisa, quisiera que estuvieras a mi lado en este logro tan importante para mí, sé que me miras desde el cielo y quiero que te sientas orgullosa de mí.

A ti amor, Michelle A. R., tu siempre crees en mí y me das todo tu amor y apoyas cada uno de los proyectos que tengo en mente, gracias por existir y llenar de alegría mi corazón, te amo.

A la Doctora Irene Sánchez Gallen, que siempre me alentó a dar lo mejor de mí, cada uno de los comentarios fueron súper valiosos, por su paciencia, atención y sobre todo por esa pasión a su trabajo, reflejado a través de la ayuda hacia los demás.

A la familia León y a la Familia Betancourt, por siempre creer en mí.

A mi profesora entrañable de la educación primaria, Maestra Clara Aideé Sandoval Martínez, usted siempre me enseñó lo indispensable para triunfar en la vida.

A algunos de mis amigos que he tenido, tengo que aclarar desde el inicio que todos tienen un lugar importante en mi vida, y que el orden no significa más o menos importancia, a: Luis Quiñonez, Alfredo Barranco, Fernando Linares, Sebastián Vadillo (Vadillón), José Rivera (Riverón), Roberto Dante Dillanes Díaz, Juanito Alimaña, Miriam Mildred Reséndiz, etc.

A todos mis compañeros y amigos de la facultad que cada momento me enseñaron muchas cosas, y al mismo tiempo compartí cada una de sus personas y pude darme cuenta que son maravillosos: Atzimba, Janeth, Vicente, Marco, Diego, Abad, Joana, Ximena, Brianda, Raúl, etc.

A todos los compañeros del laboratorio de Ecología del Suelo: Sally, Daniela, Dulce, Felipe, Isaac, Diego, Irma, Carla, Elvira, Miriam, Lilian, Manuel.

Índice

Resumen.....	1
1. Introducción.....	1
1.1. La micorriza arbuscular (MA).....	1
1.2. Micelio extrarradical.....	3
1.2.1. Trabajos experimentales.....	6
1.2.2. Trabajos de campo.....	7
1.3. Estructuras asociadas a la colonización interna.....	7
1.4. Factores que determinan la formación de la micorriza arbuscular (MA).....	10
1.4.1. Humedad.....	11
1.4.2. Temperatura.....	12
1.4.3. pH.....	13
1.4.4 Nutrientes.....	14
1.4.5. Carbono.....	15
2. Antecedentes.....	16
3. Objetivos.....	18
3.1. Objetivo general.....	18
3.2. Objetivos particulares.....	18
4. Hipótesis.....	18
5. Métodos	19
5.1. Zona de estudio.....	19
5.1.1. Ubicación geográfica.....	19
5.1.2. Clima.....	20
5.1.3. Suelos.....	21
5.1.4. Vegetación.....	22
5.2. Muestreo de suelo.....	24

5.3. Trabajo en laboratorio.....	26
5.3.1. Extracción de micelio extrarradical.....	26
5.3.2. Cuantificación de micelio extrarradical.....	27
5.3.3. Tinción y cuantificación del porcentaje de colonización intrarradical.....	27
5.4. Análisis de datos	27
6. Resultados.....	28
6.1. Colonización intrarradical.....	28
6.1.1. Colonización total.....	28
6.1.2. Colonización por estructuras.....	30
6.2. Micelio extrarradical.....	37
6.3. Correlaciones	39
6.3.1. Colonización intrarradical vs. factores edáficos	39
6.3.2. Micelio extrarradical vs. factores edáficos	41
7. Discusión.....	43
8. Conclusiones.....	50
9. Bibliografía.....	51
Apéndice 1. Extracción de micelio extrarradical.....	62
Apéndice 2. Cuantificación de la longitud de micelio extrarradical.....	63
Apéndice 3. Tinción y cuantificación del porcentaje de colonización intrarradical.....	64
Apéndice 4. Factores edáficos vs micelio extrarradical y colonización intrarradical.....	65

Resumen

La micorriza es una asociación que se establece entre un hongo y las raíces de una gran variedad de plantas. Este tipo de asociación es considerada un mutualismo, debido a que ambos asociados obtienen beneficios al interactuar (Lovato et al., 1996; Dodd et al., 2002). De todos los tipos de micorrizas, la micorriza arbuscular (MA) está conformada por hongos pertenecientes al phylum Glomeromycota, denominados hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), y plantas que pueden ser briofitas, pteridofitas hasta angiospermas (Giovannetti y Sbrana, 1998). Los HMA presentan dos fases de desarrollo: por un lado, se encuentra el micelio extrarradical, y la colonización intrarradical. Estudiar la fase intrarradical y extrarradical de los HMA en relación con el sitio en el que se encuentran, es decir, en relación con los factores abióticos de su entorno, nos puede permitir establecer un vínculo de estos factores con la biología de los HMA en sus dos fases de desarrollo y poder entonces explicar el comportamiento de esta relación mutualista en ambos sentidos. El objetivo general consiste en analizar la importancia de la asociación planta-hongo en términos del hongo, en un matorral de dunas costeras, mediante la cuantificación de la fase extrarradical e intrarradical de los HMA, y entender cómo están relacionadas ambas fases de desarrollo con las propiedades edáficas del suelo, en dos temporadas distintas. El estudio se realizó en dos sitios diferentes dentro de la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos. Se realizaron dos muestreos uno en la temporada de lluvias (Mayo 2013) y otro en la temporada de lluvias (Septiembre 2012). Para la extracción del micelio extrarradical se utilizó el método descrito por Miller y Jastrow (2000) y para la cuantificación del mismo la técnica de Jakobsen (1998). Para evaluar la colonización del porcentaje de colonización intrarradical se utilizó el método de Phillips y Hayman (1970) para la tinción de raíces, y se cuantificó mediante la técnica de McGonigle et al. (1990). Hubo diferencias significativas en el porcentaje de colonización intrarradical, a nivel de sitio y temporada, no obstante; no hubo diferencias significativas en la biomasa de micelio extrarradical por temporadas y por sitios, pero sí la interacción temporada-sitio. El porcentaje de colonización intrarradical no se correlacionó significativamente con las variables edáficas, sin embargo; la colonización intrarradical por hifas mostró una correlación positiva y significativa en función del porcentaje de C, el contenido de MO, y el pH. La biomasa de micelio extrarradical no presentó correlaciones significativas en función de los factores edáficos. La biomasa de micelio extrarradical es menos responsiva a la temporalidad y estacionalidad, caso contrario, donde la colonización intrarradical sí respondió a estos factores. Los factores edáficos, no explican la variación en ninguna de las fases de crecimiento de los HMA (extrarradical e intrarradical).

1. Introducción

1.1. La micorriza arbuscular.

La micorriza es una relación mutualista conformada por hongos del suelo y las plantas, en la cual ambos componentes interactúan y mantienen una relación beneficio-costos positiva, esto es que, a pesar de los costos que implica su interacción, los beneficios los superan, tales como incrementos en su adecuación, en sus tasas de supervivencia, crecimiento y/o reproducción (Lovato et al., 1996; Dodd et al., 2002). En algunos casos, la asociación micorrízica puede ser fundamental para que la planta obtenga de manera eficaz los nutrientes disueltos en el suelo, y así alcanzar un incremento de su productividad o amortiguar los efectos que produce la competencia, entre otros (Sánchez-Gallen y Guadarrama-Chávez, 2003).

En particular, la micorriza arbuscular es formada por los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) quienes tienen una amplia distribución en el suelo en el Reino Vegetal ya que son capaces de asociarse con distintos taxones de plantas; de hecho, se ha reportado que forman esta asociación con alrededor del 80 % de las plantas terrestres (Giovanetti y Sbrana, 1998; Vierheilig, 2004; Smith y Read, 2008). En años recientes, se ha demostrado que el papel de la asociación mutualista planta-HMA, es de suma importancia para la planta hospedera, ya que se ve traducida en un incremento de absorción de nutrientes a nivel de la planta hospedera, en la diversidad vegetal, en la complejidad de la estructura de la comunidad vegetal, la productividad y funcionamiento de los ecosistemas (Fitter y Moyersoen, 1996; Martínez-García, 2011); además de la protección contra el estrés hídrico, mejora de la estructura del suelo y en la protección contra el ataque de patógenos (Dodd, 2000).

Al establecer la relación, los HMA desarrollan estructuras intrarradicales como arbuscúlos, vesículas (presentes en algunas especies) e hifas y estructuras extrarradicales como esporas y el micelio externo, que explora el suelo aledaño a la planta colonizada (Barrera-Berdugo, 2009) (Figura 1).

Diversos autores han determinado la biomasa de micelio dentro de las raíces (Hepper, 1977; Kucey y Paul, 1982; Toth et al., 1991; Antibus y Sinsabaugh, 1993) y han encontrado que entre el 0.4- 17 % del peso seco de la raíz corresponde a la biomasa del micelio interno.

Las hifas externas, o micelio extrarradical, de los HMA juegan un papel fundamental en incrementar la superficie de absorción de la planta explorando una mayor cantidad de suelo que la propia raíz, de manera que, con un menor costo energético (comparado con la producción radical), la planta puede sobrepasar la zona de agotamiento de los nutrientes (alrededor de la raíz) y alcanzar parches de agua y nutrientes inaccesibles para las raíces; en especial, se ha hecho mucho énfasis en el fósforo como el principal nutriente que las hifas absorbentes obtienen (Harley, 1989; Simard et al., 2012) (Figura 2). También es muy importante en la formación de agregados y estabilidad del suelo que, a su vez, influye en la abundancia y diversidad vegetal (Wright et al., 2000; González-Chávez et al., 2004).

Aunado a lo anterior, la Micorriza arbuscular (MA) también contribuye al incremento de exudados radicales, los cuales influyen las comunidades microbianas situadas en la rizósfera, y éstas pueden tener una influencia positiva sobre el desarrollo de las plantas (Duponnois et al., 2008).

Las implicaciones ecológicas de las asociaciones micorrícicas en los sistemas naturales dependen, en gran medida, de las características de los asociados (planta-hongo), así como de una serie de factores abióticos, edáficos y/o bióticos, como son otros organismos del suelo, las propiedades del suelo y su manejo, y la compatibilidad planta hospedera-hongo (Brundrett, 1991).

1.2. Micelio extrarradical

En el suelo los HMA se presentan mediante una red extendida de hifas que tiene diversos tipos; por una parte, se encuentran las hifas de avance (Harley y Smith, 1983), las cuales son de paredes gruesas y grandes. Estas hifas son de vital importancia para el mantenimiento de la red micelial, ya que desempeñan una

función de soporte; sin embargo, estas hifas también pueden cumplir funciones de absorción (Sylvia et al., 1999).

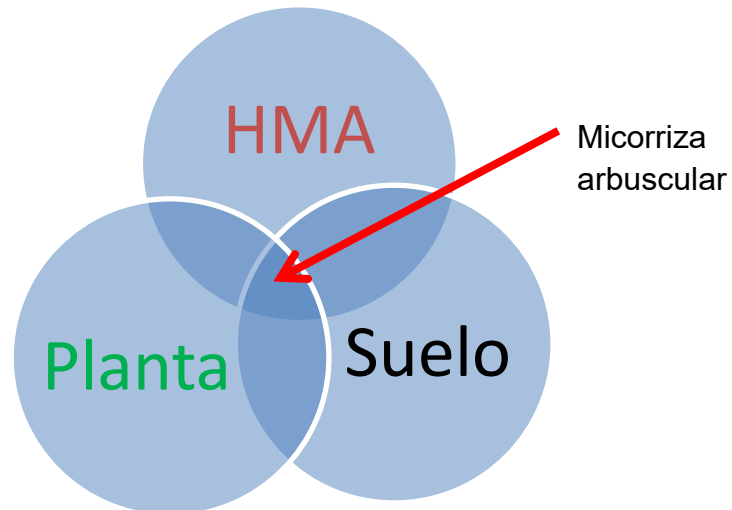


Figura 1. La micorriza es una asociación que considera tres elementos indispensables: planta-suelo-HMA (Brundrett et al., 1985).

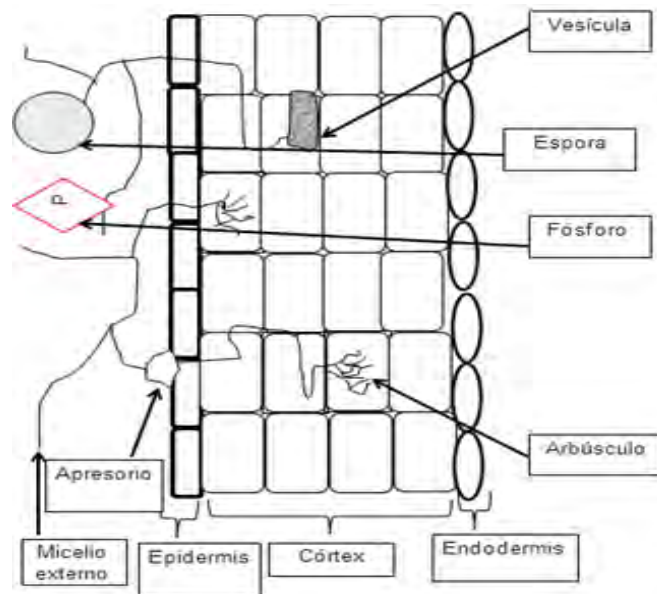


Figura 2. Colonización por los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). El apresorio comienza a penetrar por la epidermis iniciando la colonización por extensión de las hifas intrarradicales; mientras que las hifas extrarradicales se encargan de explorar el suelo y captar fósforo y otros nutrientes.

Asimismo, las hifas de avance desarrollan hifas exploradoras primarias, las cuales forman ramificaciones y dan lugar a nuevas hifas exploradoras. Cuando la micorriza ya terminó su desarrollo y la hifa también, se forman a partir del ápice unas estructuras con forma de árbol que son conocidas como “estructuras ramificadas de absorción” (BAS, por sus siglas en inglés). Las hifas absorbentes, caso contrario a las hifas de avance, éstas son de paredes más finas y menor tamaño, las cuales se desarrollan a partir de las de avance; su finura les permite explorar los poros de menor tamaño del suelo y su función primaria es absorber nutrientes del suelo y dirigirlos hacia el hospedero (Bago et al., 1998).

El micelio extrarradical de los HMA tiene influencia sobre diversos procesos ecológicos, tales como los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, la composición vegetal y el funcionamiento de los sistemas agrícolas. Las redes miceliales son la parte más dinámica y funcionalmente diversa de la simbiosis; se ha estimado que representan entre el 20-30 % de la biomasa total microbiana del suelo; sin embargo, este porcentaje no está determinado por las medidas estándar que utilizan los edafólogos y agrónomos (Leake et al., 2004).

El micelio también es un componente importante en el transporte de fósforo disponible y otros nutrimentos a través del suelo desde zonas inaccesibles para las raíces de las plantas. Las hifas de los HMA son capaces de absorber nutrientes en solución en el suelo, tales como P, Ca, Cl, B, S, Zn (Buwalda et al., 1982) y N (Ames et al., 1983) y transportarlos a las raíces de las plantas hospedantes. De tal manera que las hifas con menor diámetro pueden tomar más N y P de los poros del suelo; que están inaccesibles para las raíces por su eficaz relación área/volumen que les permite explorar un gran volumen de suelo; es decir, a mayor relación área/volumen mayor será la cantidad de suelo explorado y,

por consiguiente, aumentará la absorción de éstos nutrientes (Sharma y Johri, 2002).

Actualmente, se está estudiando el papel o la importancia que tiene el micelio a distintos niveles ecológicos, a nivel individual (planta u hongo) y a nivel de comunidad vegetal (Rillig y Mummey, 2006; Simard et al., 2012).

Se conoce muy poco acerca del micelio extrarradical de HMA, debido a la falta de transparencia (opacidad) del suelo y a la dificultad de diseñar experimentos, que permitan estudiar su desarrollo sin destruirlo. No obstante, existen trabajos tanto experimentales como de campo, que evidencian algunos aspectos biológicos del micelio extrarradical. Se han descrito las características morfogénicas, citológicas, así como la dinámica del micelio extrarradical bajo condiciones de cultivo; destacando la importancia de la formación de estructuras absorbentes ramificadas (BAS) en cultivos monoxénicos, y la posible implicación de estas estructuras en la absorción de nutrientes (Bago et al., 1998). En otro experimento, se determinó que la profundidad, distancia al manto freático y la temperatura, afectan la producción de micelio activo; así la cantidad del micelio activo disminuye significativamente conforme la profundidad del suelo es mayor; mientras que a niveles por arriba del manto freático y en altas temperaturas, la cantidad de micelio activo disminuye (Nilsson y Rülcker, 1992).

1.2.1. Trabajos experimentales

Los experimentos que se han realizado en torno al desarrollo del micelio extrarradical, en función de diversos factores, apoyan la hipótesis de que la cantidad de micelio varía entre las especies de HMA. En un experimento, se inocularon plantas de trébol con tres especies distintas de HMA; el diseño experimental consistió de tres tratamientos de inóculo, un control y dos cosechas. Los resultados indican que el efecto de la especie de HMA determinó la respuesta de las plantas, medida en función del peso seco de tallo (gramos/maceta), peso fresco de las raíces (gramos/maceta), longitud de la raíz colonizada (metros/maceta), y de los hongos, considerando la longitud de la hifa por gramo de

suelo y por centímetro de raíz colonizada; además con HMA inocularon plantas de trébol en dos modos distintos (mixto sobre el suelo y en bandas), los resultados evidencian que el tiempo de cosecha disminuye la longitud de hifa por centímetro de raíz colonizada, entre las distintas especies de HMA. Si bien la producción de micelio extrarradical varía entre especies de HMA, todavía no se ha dilucidado con mucha claridad, la relación entre la cantidad de hifas y las respuestas de crecimiento de las plantas micorrizadas (Jakobsen et al., 1992).

1.2.2. Trabajos de campo

Descubrimientos recientes acerca de la adquisición de nutrientes por parte de la micorriza arbuscular (MA) no han abordado el funcionamiento y crecimiento de las hifas externas en el suelo, y se sabe muy poco sobre los factores que lo modifican (Drew et al., 2003).

Algunos estudios mencionan longitudes de micelio totales de 111 m cm^{-3} y 81 m cm^{-3} para una pradera y un pastizal, respectivamente (Miller et al., 1995).

Sin embargo, los factores que determinan tal producción de micelio no son únicos para todos los ecosistemas, algunos autores (Friese y Allen, 1991; Materechera et al., 1991; Leake et al., 2004) mencionan el tamaño del poro, que existe entre las partículas del suelo, y la identidad de la especie fúngica como factores fundamentales para determinar la producción del micelio, al menos en el caso de algunas especies del género *Glomus*, de tal forma que mientras disminuye el tamaño de poro del suelo, se promueve el desarrollo y crecimiento del hongo y, por lo tanto, el diámetro y longitud hifal aumentan (Drew et al., 2003).

1.3. Estructuras asociadas a la colonización interna

Los HMA tienen un micelio aseptado y delgado que penetra las células corticales de las raíces de las plantas (Smith y Read, 2008), dando como resultado la formación de estructuras características como son: arbuscúlos, vesículas y esporas (Brundrett y Abbott, 2002) (Figura 3).

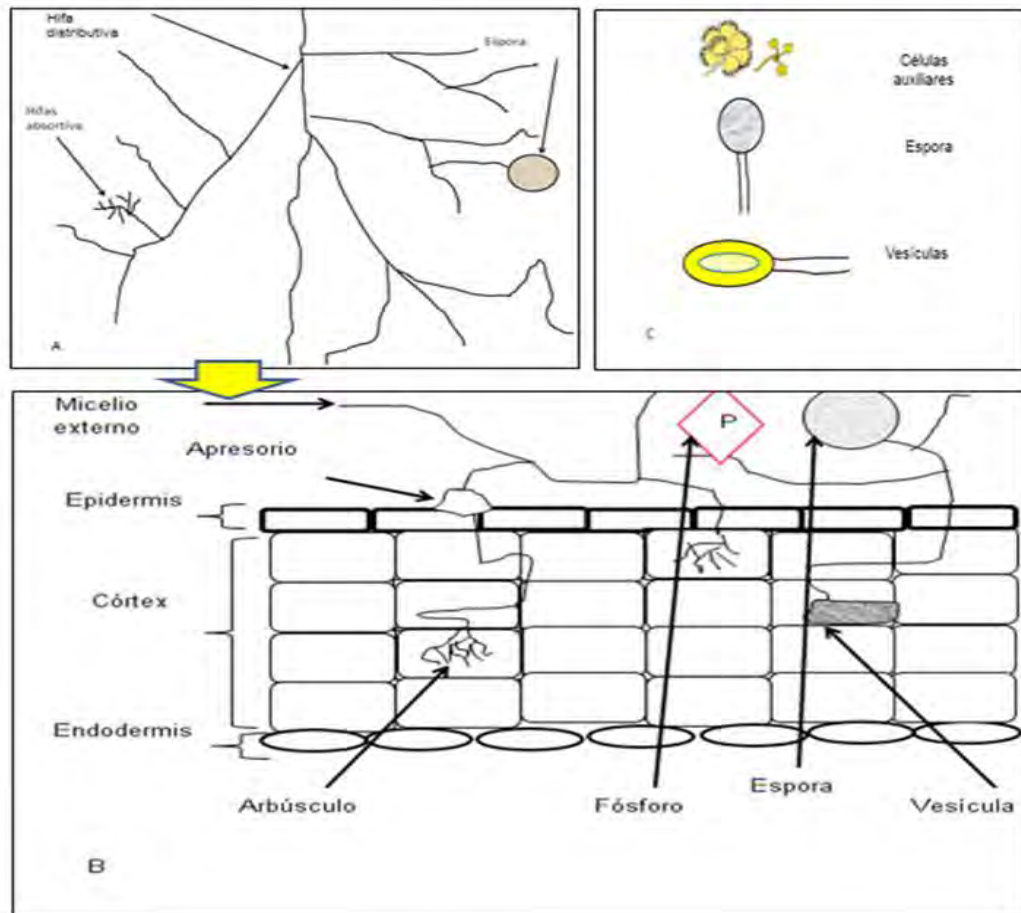


Figura 3. Estructuras formadas por los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) tanto en el suelo como en las células corticales de la raíz; (A) hifa distributiva, hifa absorbtiva y espora; como asociadas a las células corticales de la raíz (B) hifas intracelulares, arbúsculo y vesículas asociadas a las células corticales de la raíz; (C) estructuras de almacenamiento; espora, vesícula, células auxiliares.

Se distinguen dos tipos de colonización por HMA, en función de las características morfológicas del proceso de colonización:

- 1) Tipo Arum. En este tipo de asociación, las hifas proliferan en el córtex de manera longitudinal entre las células hospederas. Esto ocurre debido a que las hifas crecen a través de los espacios de aire intercelulares longitudinales presentes, y se forman arbúsculos intracelularmente (Brundrett, 2004).

2) Tipo Paris. Las hifas proliferan de célula a célula, donde también se forman enrollamientos extensivos intracelulares a partir de los cuales se forman arbuscúlos (Armstrong y Peterson, 2002).

El inicio de la asociación micorrícica se da cuando las hifas externas reconocen la presencia de raíces en el suelo, estas hifas establecen contacto y crecen a lo largo de la superficie de las raíces (Brundrett, 2004). Posteriormente una o más hifas derivan en la formación de estructuras con forma abultada denominadas “apresorios”, a continuación, los apresorios penetran las células epidermales de la raíz, estas hifas perforan la hipodermis y comienzan a ramificarse fuera de las células corticales (Brundrett et al., 1985). Las estructuras que se forman dentro de las células corticales de la raíz son:

- ✓ Arbúsculos: Son haustorios ramificados ($<1 \mu\text{m}$ diámetro) que se forman dentro de las células corticales de la raíz. Una vez formados, son semejantes a pequeños árboles, de ahí su nombre (citado en Gallaud, 1905). Comienzan su formación en un tiempo aproximado de dos días después de que las hifas penetran las raíces (Brundrett et al., 1985). El citoplasma del hongo no entra en contacto con el citoplasma vegetal, la membrana plasmática se invagina, de este modo, los arbúsculos proliferan de manera individual dentro de las células corticales (Smith y Smith, 1990). Estas estructuras son consideradas como el sitio de intercambio metabólico de nutrientes entre simbiosis, donde el hongo proporciona nutrientes a la planta y el hongo recibe productos derivados de la fotosíntesis (Smith 1995; Brundrett y Abbott, 2002; Smith y Read, 2008).
- ✓ Vesículas. Se reconocen como estructuras que, funcionalmente, almacenan lípidos (García, 2012). Las vesículas se desarrollan a partir de los arbúsculos senescentes. Pueden ser intercelulares o intracelulares; estas estructuras desarrollan paredes delgadas dentro de las raíces y pueden ser propágulos de los HMA (Biermann y Linderman, 1983). Algunas especies de hongos producen vesículas que son, estructuralmente, similares a las esporas, pero en otras especies, las esporas y vesículas son distintas

(Brundrett y Abbott, 2002). Los géneros de HMA que producen vesículas son *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Archaeospora*, *Ambispora* y *Paraglomus* (Bagyaraj y Stürmer, 2012); no obstante, los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* no producen vesículas, en lugar de ellas forman células auxiliares (Osorio-Miranda, 2011).

- ✓ Ovillos. Al igual que los arbusculos, los ovillos son estructuras que tienen una implicación importante en el intercambio de nutrientes entre los simbiontes (García, 2012). Los ovillos corresponden al tipo de colonización *Paris*, se forman a partir de hifas intracelulares desarrolladas que adquieren una conformación torneada (Smith y Read, 2008).
- ✓ Esporas. Son estructuras asexuales esféricas con un diámetro variable (20-1000 μm), las cuales se pueden desarrollar a partir del micelio extrarradical o pueden crecer de manera interna en las raíces (esto sólo se ha reportado para algunas especies, por ejemplo: *Glomus sp*, *Glomus intrarradices*, *Scutellospora calospora*) (Brundrett, 2008). Son estructuras de resistencia y propagación de los HMA, contienen una gran cantidad de núcleos y abundantes compuestos de carbono (C), principalmente glicógeno y lípidos (Bonfante-Fasolo, 1984). Están conformadas por paredes gruesas, que a su vez se pueden dividir en una o varias capas, también pueden agruparse en esporocarpos como es el caso de los géneros *Sclerocystis* y *Glomus* (Brundrett, 2008; Bagyaraj y Stürmer, 2012).

1.4. Factores que determinan la formación de la micorriza arbuscular (MA)

Los factores que influyen en la formación de la MA son de índole tanto abiótica como biótica, y actúan de manera directa sobre alguno de los miembros de la relación o sobre ambos, reflejándose su efecto sobre la misma interacción (Entry et al., 2002).

Algunos de esos factores son la textura del suelo, humedad, temperatura, pH, capacidad de intercambio catiónico, compactación del suelo (manejo agrícola), metales pesados y pesticidas, y disponibilidad de nutrientes en el suelo (Entry et

al., 2002; Jansa et al., 2003; Wolfe et al., 2006; Fitzsimons et al., 2008; Martínez y Pugnaire, 2009; Peroza y Pérez, 2010). Los intervalos de temperatura del suelo que promueven la formación de la micorriza varían entre 18 y 40 °C, con un óptimo cercano a los 30 °C (Matsubara y Harada, 1996). Se ha observado que la combinación humedad-temperatura en el suelo, tiene mayor efecto sobre colonización (Braunberger et al., 1997), registrándose intervalos óptimos (25 a 35 °C) para algunos géneros de HMA como *Glomus* y *Gigaspora* (Matsubara y Harada, 1996); de tal modo, que los rangos óptimos de temperatura favorecen de manera positiva el aumento de la esporulación.

1.4.1. Humedad

Niveles altos y bajos de agua (temporal o por debajo del punto de marchitamiento permanente) en el suelo, pueden ser un factor de estrés para las plantas. La respuesta de las plantas a la colonización por los HMA depende en gran medida de la gravedad y periodicidad de la sequía, y otras condiciones edáficas. De hecho, la MA puede representar un incremento o decremento de la productividad de la planta hospedera en función de las condiciones de humedad edáfica (Augé, 2000).

Con respecto al déficit hídrico, diversos estudios en cámaras de crecimiento, documentaron que el déficit de humedad en las plantas, que va desde -1.5 a -2.0 Mpa (donde 0 es un valor que indica que los procesos fisiológicos vegetales se mantienen en equilibrio y a medida que el déficit hídrico se hace más negativo, los procesos fisiológicos vegetales están en desequilibrio, y la planta entra en marchitamiento), no afectó la colonización micorrícica o la absorción de P en *Triticum aestivum* (Poaceae), *Hippophae rhamnoides* (Elaeagnaceae) o *Zea mays* (Poaceae) (Byrla y Duniway, 1997; Subramanian y Charest, 1997; Ming y Hui, 1999; Subramanian y Charest, 1999).

Aunado a lo anterior, al comparar plantas de maíz bajo condiciones de estrés hídrico inoculadas con HMA y el control, se reportó que aquellas inoculadas

tuvieron concentraciones más altas de glucosa, fructuosa y aminoácidos totales, en hojas y en raíces (Subramanian y Charest, 1995; Schellenbaum et al., 1998).

En un experimento con las mismas características, pero con alfalfa, las plantas inoculadas presentaron una mayor concentración de citoquininas, las cuales son hormonas vegetales que tienen importantes funciones en el ciclo y desarrollo celular (Goicoechea et al., 1995; Werner et al., 2001).

Bajo condiciones áridas o semiáridas, la sequía es uno de los factores de estrés que repercuten en el crecimiento de las plantas (Kramer y Boyer, 1997). Por, lo que la MA promueve el movimiento de agua dentro de la planta, influenciando la hidratación de la planta y promoviendo procesos fisiológicos de las plantas (Augé, 2001).

Lodge (1989) investigó la relación de la humedad del suelo con los porcentajes de colonización por HMA, los resultados indican que en suelos con baja disponibilidad de agua; es decir, en suelos secos, el porcentaje de colonización por estos hongos es mayor en comparación con sitios con mayor disponibilidad de agua.

Se ha observado que bajo condiciones de estrés hídrico, la planta asigna C para la formación de la MA (Janos, 1983; Connell y Lowman, 1989; Jakobsen et al., 2002) y el hongo, a su vez, asigna a desarrollo de micelio extrarradical (Olsson, 1999).

1.4.2. Temperatura

En general, al igual que la mayoría de los organismos, los HMA se desarrollan dentro de un intervalo de temperaturas que va desde los 18° C hasta los 40 °C con un óptimo de 30°C para la mayoría de las especies (Gillooly et al., 2001). El intervalo óptimo para mantener a la MA depende de una serie de factores, la temperatura que controla la germinación, la fotosíntesis y el flujo de C hacia las raíces. No obstante, la influencia de la temperatura sobre la MA es variable y parece estar relacionada con la combinación planta-hongo, así como con la etapa

de desarrollo de la planta (Fitter et al., 2000; Liu et al., 2003; Heinemeyer y Fitter, 2004).

No obstante, el micelio extrarradical de los HMA de ciertas especies es resistente a bajas temperaturas y puede reiniciar su crecimiento después de varios meses de congelamiento, una vez que ha sido formado y establecido en el suelo (Addy et al., 1998). Se sabe bien que tanto el micelio extrarradical como el micelio intrarradical son afectados por la temperatura, pero los estudios realizados acerca de esto indican que el micelio extrarradical es más sensible a bajas temperaturas que el micelio intrarradical; por ejemplo, la formación de micelio extrarradical no se lleva a cabo por debajo de los 15 °C; mientras que el micelio intrarradical puede desarrollarse hasta los 5 °C (Gavito et al., 2005).

1.4.3. pH

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) responden al pH en una variedad de valores. La respuesta de los HMA al pH ha sido estudiada por diversas razones, que van desde conocer el efecto del potencial negativo del pH sobre la productividad de la planta cuando el endófito es afectado directamente, hasta evaluar la fisiología de la planta hospedera. Por otro lado, se han estudiado los efectos indirectos a través del cambio en los procesos del suelo (p.e. disponibilidad de bases catiónicas y de metales) (Clark et al., 1999). Algunas investigaciones han sugerido que los HMA toleran condiciones de pH adversas (suelos muy ácidos y suelos muy básicos) (Tinker, 1975; Pacovsky, 1986).

Puede ser que el efecto del pH del suelo, en los HMA y las plantas inoculadas, dependa de la diferencia entre el pH alrededor del hongo y el pH del propio suelo. De tal modo, que algunos HMA pueden no adaptarse a los suelos con un pH diferente al del suelo de su procedencia; entonces, en este sentido, el pH es un factor que limita el establecimiento de la MA. Existen estudios que sugieren que la relación puede existir de acuerdo a diversos factores, por un lado está el tipo de suelo y la porosidad de éste (Skipper y Smith, 1979; Menge et al.,

1982; Kucey y Diab, 1984; Newbould y Rangeley, 1984; Sylvia et al., 1993) y, por otro, varios tratamientos de manejo que incluyen la fertilización o la misma modificación física del suelo (por ejemplo, enmiendas orgánicas) (Soedarjo y Habte, 1993).

El pH es una medida que refleja, de cierto modo, el estado de salud de los suelos (Sainz-Rozas et al., 2011); sin embargo, puede ser un factor abiótico que limite el establecimiento de algunas especies de HMA. Con relación a lo anterior, se midió la respuesta del micelio extrarradical de dos especies distintas: *Glomus intraradices* y *Scutellospora calospora* asociadas a *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), las cuales fueron sometidos a dos tratamientos de pH. Se determinó que el pH que tiene el suelo afecta de manera distinta al crecimiento, colonización y actividad de la fosfatasa del micelio extrarradical de las dos especies analizadas (van Aarle et al., 2002).

1.4.4. Nutrientes

La MA aumenta la adquisición de nutrientes a la planta mediante el incremento del área superficial de absorción del sistema de captación (Entry et al., 2002). Las raíces micorrizadas son capaces de obtener más nutrientes de suelos deficientes en nutrientes que las raíces no micorrizadas, porque las hifas exploran un gran volumen de suelo que las raíces solas no pueden realizar. La asociación micorrícica es particularmente importante debido a que coadyuva al crecimiento y supervivencia de las plantas cuando el suelo tiene bajas concentraciones de nutrientes disponibles, en especial P (Faber et al., 1991; Graham et al., 1991; Eckhard et al., 1992; Harrison y van Buuren, 1995; Liu et al., 1998; George, 2000; Joner et al., 2000); sin embargo, la MA es eficiente en transferir los nutrientes disueltos en la solución del suelo, por lo tanto, si los nutrientes se encuentran accesibles para la planta, los HMA tienden a efectuar más un parasitismo que un mutualismo, ya que si los nutrientes están disponibles para la planta, los HMA no

son indispensables para maximizar la toma de nutrientes de la planta, además de que los HMA no son capaces de conseguir el C de otro lado (Rillig , 2004).

La cuantificación de las contribuciones o beneficios que la MA brinda a las plantas en cuestión de la adquisición de nutrientes es difícil, debido a las respuestas tan variables que pueden darse durante las diferentes etapas de desarrollo de las plantas (George, 2000).

La mayoría de las investigaciones sobre la MA han sido enfocadas hacia las respuestas de las plantas de cultivo, muy pocas se han realizado con el objetivo de entender su influencia sobre ecosistemas naturales.

Por ejemplo, Treseder y Allen (2002) estudiaron la limitación de nutrientes, en dos géneros de HMA (*Glomus* y *Gigaspora*) y reportaron que tanto el nitrógeno como el carbono son nutrientes que limitan el crecimiento de los HMA en términos de biomasa; de tal forma que la biomasa fúngica aumenta con la adición de N y P; sin embargo, disminuye en sitios con exceso de P (fertilizados); las diferencias en composición de especies y biomasa de HMA las atribuyeron a la limitación de nitrógeno y fósforo.

1.4.5. Carbono (C)

Los HMA dependen, para su subsistencia, del C proporcionado por la planta. Sin embargo, existen factores que influyen en la disponibilidad de C en las raíces de las plantas, como las enfermedades foliares que pueden provocar una disminución en la disponibilidad de C y, por lo tanto, repercutir en el desarrollo y proliferación de la relación planta-hongo (Schalamuk et al., 2014).

Recientes investigaciones que han abordado la relación C en el suelo y el micelio de HMA, han hecho patente que el C es un factor limitante para el desarrollo del micelio de este tipo de hongos (Boswell et al., 2003).

En este sentido, es muy probable que el C tenga también un papel importante en el desarrollo de las asociaciones micorrícicas, ya que al recibir C exclusivamente de sus plantas hospederas, se vuelve necesario modelar el flujo

de C que se lleva a cabo en distintas direcciones, incluyendo la transferencia del C de la planta hospedera hacia el hongo y la asignación, dentro del micelio, hacia los meristemas de crecimiento de las plantas (procesos de diferenciación celular); además del desarrollo y distribución del micelio en el suelo (Heath, 1990; Boswell et al., 2002; Boswell et al., 2003)

2. Antecedentes.

En ecosistemas áridos y semiáridos los HMA son de vital importancia, debido a que, estos aumentan la tolerancia de las plantas hospederas a condiciones de sequías, además de incrementar la eficiencia de toma de nutrientes, en suelos pobres (Montaño et al., 2012). Se han descrito más de 150 especies de HMA en ecosistema de dunas costeras, dentro de la zona de Lanphere-Christensen, Humboldt County, California; y dentro de la zona radical de una sola planta se pueden llegar a encontrar entre tres y siete especies de HMA (Rose, 1988).

Los HMA son fundamentales para amortiguar los factores de estrés sobre las plantas en estos ecosistemas (Levinsh, 2006); así como los cambios producidos en la comunidad vegetal (Koske y Polson, 1984; Corkidi y Rincón, 1997; Aldrich-Wolfe, 2007).

Corkidi y Rincón (1997) tomaron muestras de raíces de 37 especies de plantas dentro del Centro de Investigaciones Costeras de La Mancha (CICOLMA), Veracruz, en un sistema de dunas costeras del Golfo de México. Los resultados indican que el 97 % de las plantas fueron micorrizadas, reportándose estructuras de colonización interna (% hifas, % ovillos, % vesículas y % arbusculos). Aunado a esto, estos mismos autores, pusieron a prueba el efecto de la inoculación y no inoculación de HMA sobre siete especies de plantas, midiendo diversos parámetros de crecimiento vegetal, los resultados muestran que a los 21 días, no hubo diferencias significativas entre las plantas micorrizadas y no micorrizadas; sin embargo, a los 63 días, se presentaron diferencias significativas en las variables de crecimiento, con mayores valores para las plantas micorrizadas en comparación con las no micorrizadas.

Ramos-Zapata et al. (2011) analizaron la colonización intrarradical y cuantificaron las esporas en el suelo en tres sitios de dunas costeras (dunas reciente, dunas móviles y dunas fijas), durante dos temporadas distintas (lluvias y secas). Los resultados muestran que la colonización intrarradical no presenta diferencias significativas entre temporadas, en los tres sitios de dunas costeras, y la densidad de esporas fue mayor en lluvias, en comparación a la temporada de secas.

La diversidad vegetal está estrechamente relacionada con la diversidad que se encuentra por debajo del suelo, en específico, con la diversidad de HMA (García-Sánchez, 2011). No obstante, el estudio de los HMA en dunas costeras, se ha centralizado en describir el estado de las plantas colonizadas, así como en su identificación específica, y en la distribución y abundancia de sus esporas (Corkidi y Rincón, 1997).

La diversidad de HMA en asociación con la vegetación costera en México, ha sido estudiada en tres regiones distintas: costa Oeste de Baja California, el área central de la costa de Veracruz, y diversos sitios a lo largo de la costa Norte de Yucatán; se encontraron diez especies de HMA, pertenecientes a los géneros *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Racocetra* y *Scutellospora*, asociados a 73 especies de plantas, de un total de 655 especies, que han sido reportadas para la vegetación de dunas costeras de Baja California, Golfo de México, y el Caribe mexicano (Montaño et al., 2012).

Asimismo, estudiar la fase intrarradical y extrarradical de los HMA en relación con el sitio en el que se localizan, es decir, en relación con los factores abióticos de su entorno, puede permitir establecer un vínculo de estos factores con la biología de los HMA, en sus dos fases de desarrollo, y poder entonces contribuir a explicar el comportamiento de esta relación mutualista en ambos sentidos.

Este trabajo se enmarca dentro del proyecto PROMEP/103.5/09/1294, “Estudio de la diversidad y las interacciones bióticas para la conservación y restauración de la vegetación de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos, Yucatán”,

cuyo objetivo principal es evaluar la funcionalidad ecológica de la vegetación de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos, a través del estudio de interacciones interespecíficas claves para su conservación y restauración. Dicho proyecto fue apoyado por PROMEP-Apoyo a la integración de Redes Temáticas de Colaboración Académica.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

Analizar el comportamiento de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), asociados a especies vegetales de matorral de dunas costeras, en función de su producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical, en dos temporadas contrastantes.

3.2. Objetivos particulares

-Analizar y cuantificar la producción de micelio extrarradical durante las temporadas de lluvias y secas.

-Analizar y cuantificar el porcentaje de colonización intrarradical durante las temporadas de lluvias y secas.

-Determinar la relación entre las variables fúngicas (micelio extrarradical y colonización intrarradical) y algunas propiedades edáficas (C, CIC, MO, P, pH) en dos temporadas.

4.-Hipótesis

Tanto la producción de micelio extrarradical, como la colonización intrarradical, serían mayores durante la temporada de secas que en la de lluvias, ya que ante el estrés hídrico, las especies vegetales son capaces de

asignar más C a la relación y así, a través del hongo, superar la escasez de agua.

A mayor cantidad de nutrientes (P y C), la colonización intrarradical y biomasa de micelio extrarradical, será menor.

5. Método

5.1. Zona de estudio

5.1.1. Ubicación geográfica

La Reserva de la Biósfera de Ría Lagartos (RBRL), se ubica al oriente del estado de Yucatán, en las coordenadas extremas 21° 37' 29.56" y 21° 23' 00.96" latitud norte; 88° 14' 33.35" y 87° 30' 50.67" longitud oeste (Figura 4). Los límites geográficos son: al norte con el Golfo de México; al sur con los municipios de Río Lagartos, Tizimín y San Felipe; al oeste con la Reserva Estatal de Dzilam; y al este con el Área de Protección de Flora y Fauna de Yum Balam. Con una superficie total de 60347.8271 ha, fragmentándose en siete zonas, de las cuales seis son zonas núcleo que se extienden a una superficie de 23681.56 ha, y una zona de amortiguamiento con un área de 36666.27 ha, esta última ha sido destinada a trabajos de investigación (CONANP, 2006). Para este estudio, se eligieron dos sitios, uno que se localiza en la parte este de la RBRL, la estación "Cuyo"; mientras que el otro, se localiza en la parte oeste denominado "Río".

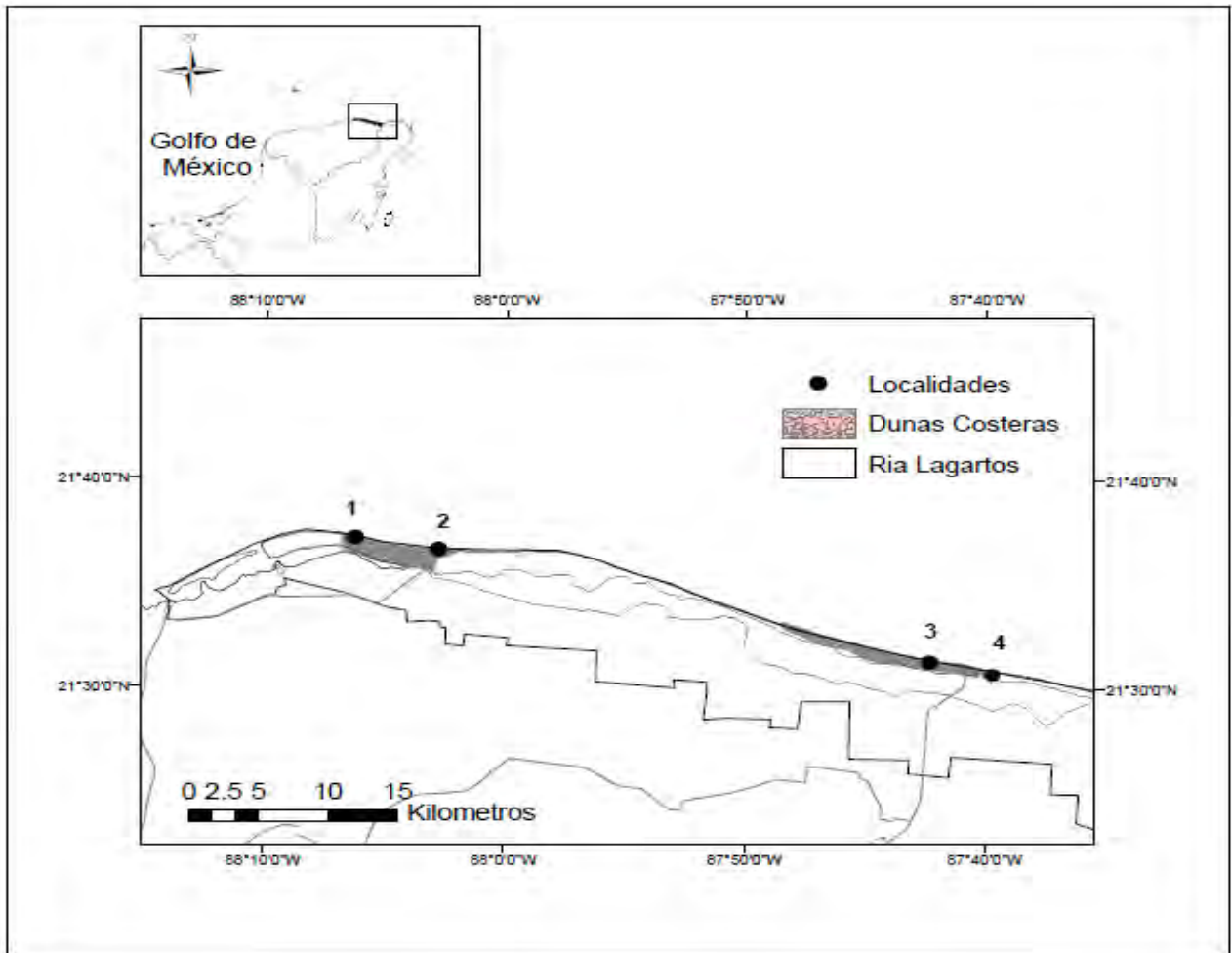


Figura 4. Ubicación geográfica del sitio de estudio con las localidades respectivas de muestreo: 1 y 2 pertenecen a Río; 3 y 4 a El Cuyo.

5.1.2. Clima

Debido a su proximidad con el mar y ubicación geográfica, la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos está influenciada por distintos patrones de circulación atmosférica, como lo son los vientos alisios, las masas de aire modificadas (nortes polares) y las corrientes convectivas (CONANP, 2007).

Existen dos tipos de clima, el primero es el BSo (h') w (x') iw", que se presenta en la región de Ría Lagartos, y es el clima más árido de los secos. La temperatura media del mes más frío es mayor a 18 °C y la temperatura media

anual mayor a 22 °C; el porcentaje de precipitación invernal respecto a la total anual está entre 5 y 10.2% (CONANP, 2007).

El otro tipo de clima es el Ax' (wo) iw'', corresponde al más seco de los cálidos húmedos; este clima predomina en la región de El Cuyo, con lluvias en todo el año. La temperatura media anual es mayor a los 22 °C y la temperatura del mes más frío mayor a los 18 °C (Valdés et al., 1992).

La temperatura media anual es de 26 °C y no se presentan marcadas variaciones en las isotermas, por lo cual las temperaturas son homogéneas. En la zona de Río Lagartos (Río), la temperatura media mensual es de 25.5 °C; los meses más fríos son enero y febrero (23.1 °C), el mes más caliente es julio con 27 °C y la oscilación térmica es de 4.2 °C. En la zona de El Cuyo, la temperatura media mensual es de 26.2 °C, los meses más fríos son enero y febrero con 24.05 °C; los meses más calientes son entre mayo y octubre con 27.5 °C, y la oscilación térmica de 3.7 °C (CNA, 2006).

De acuerdo con los registros obtenidos en el área de la estación de Río, la precipitación total anual es de 616.4 mm. El mes más seco es abril, con 19.8 mm, y el más lluvioso es septiembre, con 107.7 mm. La relación P/T es de 24.17, y la canícula se presenta en julio (CNA, 2006). Por otro lado, de acuerdo con los datos registrados en el área de la estación de El Cuyo, la precipitación total anual es 713.6 mm, el mes más seco es abril con 23.1 mm, y el más lluvioso septiembre con 117.1 mm. La relación P/T es de 27.03 y la canícula se presenta en junio (CNA, 2006).

5.1.3. Suelos

Los suelos de la RBRL se desarrollan sobre un perfil extremadamente juvenil y están sujetos a diversos factores (inundación por mareas, flujo laminar, movimiento por viento). Los tipos de suelo que se registran en la reserva son:

- a) Cambisol, asociado con una capa de terrones que se encuentra en el

subsuelo con arcilla de calcio (Ca), hierro (Fe) y manganeso (Mn); b) Gleysol, con alto contenido de hierro ferroso y es muy poco susceptible a la erosión; c) Litosoles, son suelos delgados y pedregosos; d) Luvisol, con alto contenido de arcilla en el subsuelo, su coloración va desde tonalidades rojas, pardas o grisáceas; f) Regosol, con escaso contenido de materia orgánica y textura gruesa; g) Solonchak, se caracteriza por su alto grado de salinidad; además, no contiene carbonato de calcio y es poco susceptible a la erosión; h) Vertisol, contienen arcillas absorbentes, susceptibles a erosión y sujetos a inundaciones.

5.1.4. Vegetación

La RBRL cuenta con un registro de más de 715 especies de las 2,755 que se reportan en la Península de Yucatán (CONANP, 2007).

La Reserva alberga a una gran diversidad de ecosistemas, la selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, selva baja subcaducifolia espinosa, selva baja caducifolia inundable, manglares, matorrales de dunas costeras, pastizales inundables y la vegetación de pastos marinos (CONANP, 2007).

Yo realicé mi estudio en el matorral de dunas costeras que se caracteriza por ser una vegetación halófila (Miranda, 1978), debido a que se desarrolla sobre suelos que contienen una gran cantidad de sales solubles (Espejel, 1992). Este tipo de vegetación ocupa una gran extensión en el estado de Yucatán, abarcando casi 205 km lineales comprendidos entre el Golfo de México y el Mar Caribe (Espejel 1984). Cubre las playas inundables y costas no arenosas de las localidades de Celestún, Dzilam del Bravo, Progreso, Río Lagartos, Sisal, Telchach (Espejel, 1986).

En lo referente a la diversidad de especies, esta comunidad vegetal es rica en cuanto al número de especies; a la fecha, se ha registrado la presencia de 271 especies de plantas vasculares, de las cuales 19 son endémicas de la Península de Yucatán y, de éstas, dos crecen exclusivamente en el estado. Las comunidades costeras de la Península de Yucatán ocupan el segundo lugar a

nivel nacional en cuanto a endemismos, sólo debajo de las comunidades que se desarrollan en la Península de Baja California (Moreno-Casasola et al., 1998).

La vegetación de dunas costeras tiene una distribución heterogénea a lo largo de la costa yucateca, esto debido a que las comunidades pueden estar dominadas por diversas formas de vida, en las diferentes zonas; es decir, unas zonas están dominadas por especies herbáceas, otras por matorrales arbustivos, especies arbóreas o ambas. De este modo, a lo ancho de la duna costera, se reconocen dos zonas distintas, de pioneras y de matorrales, con base en sus características fisonómicas, estructurales y florísticas, resultado de los cambios graduales en el medio biótico y físico (Espejel 1984; Moreno-Casasola y Espejel 1986; Espejel 1992).

La vegetación de duna costera que se encuentra en la RBRL, es resultado del clima semiárido y la mezcla de las especies de manglar y selva baja. Las especies abundantes en la zona de pioneras son *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae, la riñonina) y *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae, la verdolaga de playa); mientras que las más abundantes en la zona de matorral son *Caesalpinia vesicaria* (Caesalpiniaceae, chiin took'), *Bravaisia berlanderiana* (Acanthaceae, hulub), *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae, la uva de mar), *Thrinax radiata* (Arecaceae, el chit) y *Pseudophoenix sargentii* (Arecaceae, la kuka') (Espejel, 1984; Campos y Durán, 1991) (Figura 5).

Torres et al. (2010). Caracterizaron la composición vegetal de diversas comunidades de matorral de duna costera, a lo largo del litoral del estado de Yucatán; se registraron un total de 71 especies, correspondientes a 66 géneros, y 36 familias, de las cuales 29 pertenecen a especies arbustivas, 17 herbáceas, 13 árboles, 6 lianas, 3 especies de palmas, 2 epífitas, y 1 graminoide.



Figura 5. Panorama general de la vegetación de los sitios de estudio: del lado izquierdo el sitio Cuyo; del lado derecho el sitio Río.

5.2. Muestreo de suelo

Llevé a cabo este estudio en el matorral de dunas costeras de la Reserva de Ría Lagartos para ello elegimos dos sitios de estudio: la localidad de “Cuyo” y la de “Río”, además de dos temporadas climáticas (lluvias y secas). En cada sitio colocamos seis cuadros, cuya dimensión fue de 10 x 10 m, y en cada uno ubicamos de manera sistemática 16 puntos, separados entre sí a una distancia de 1.5 metros (Figura 6). En cada uno de estos puntos retiramos la capa de hojarasca y colectamos aproximadamente 250 g de suelo de los primeros 20 cm de profundidad, usando una palita de jardinero; el suelo fue colocado en bolsas de plástico previamente etiquetadas y fueron transportadas al laboratorio en hieleras con el fin de disminuir la actividad de los organismos edáficos lo más posible.

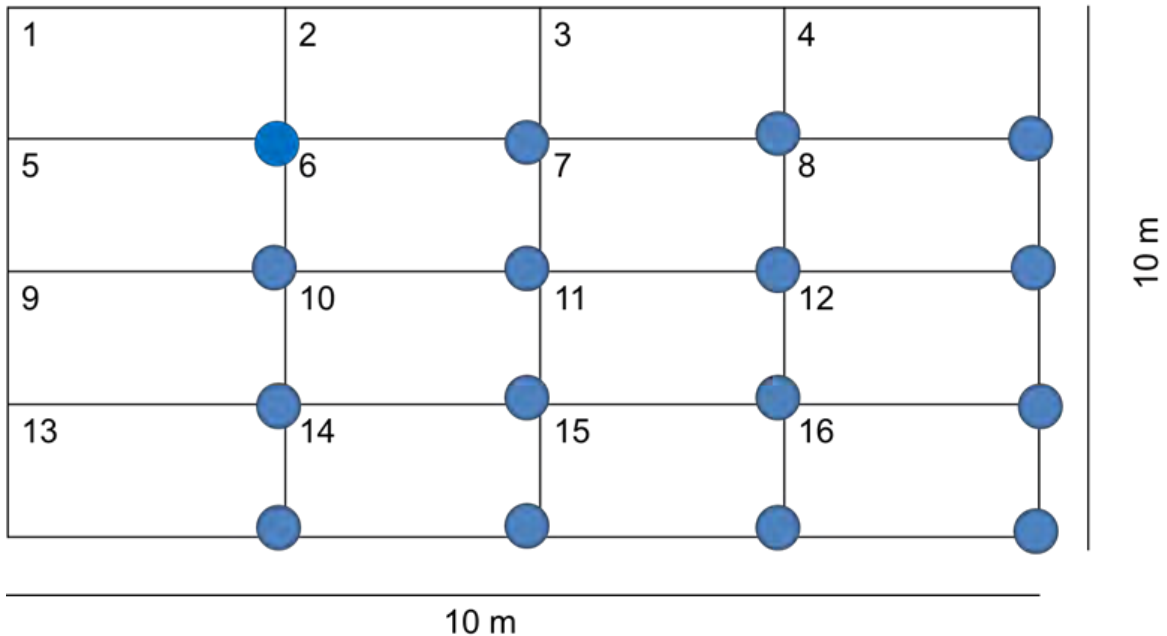


Figura 6. Unidad de muestreo que se utilizó en este estudio. Los puntos azules representan los sitios de donde fueron tomadas las muestras de suelo.

Posteriormente en el laboratorio, por cuadro, elegí cinco puntos al azar y de cada uno pesé 20 g del suelo colectado que fueron los que mantuve en congelación hasta su procesamiento junto con las raíces que obtuve de cada muestra.

Todo el procedimiento de colecta y extracción del suelo, se repitió tanto en la temporada de lluvias, septiembre 2012, como en la temporada de secas, mayo 2013.

En total, por sitio, por temporada, tengo 30 puntos; lo que representa un gran total de 120 puntos (30 El Cuyo, Secas; 30 El Cuyo, Lluvias; 30 Río, Secas; 30 Río, Lluvias) (Figura 7).

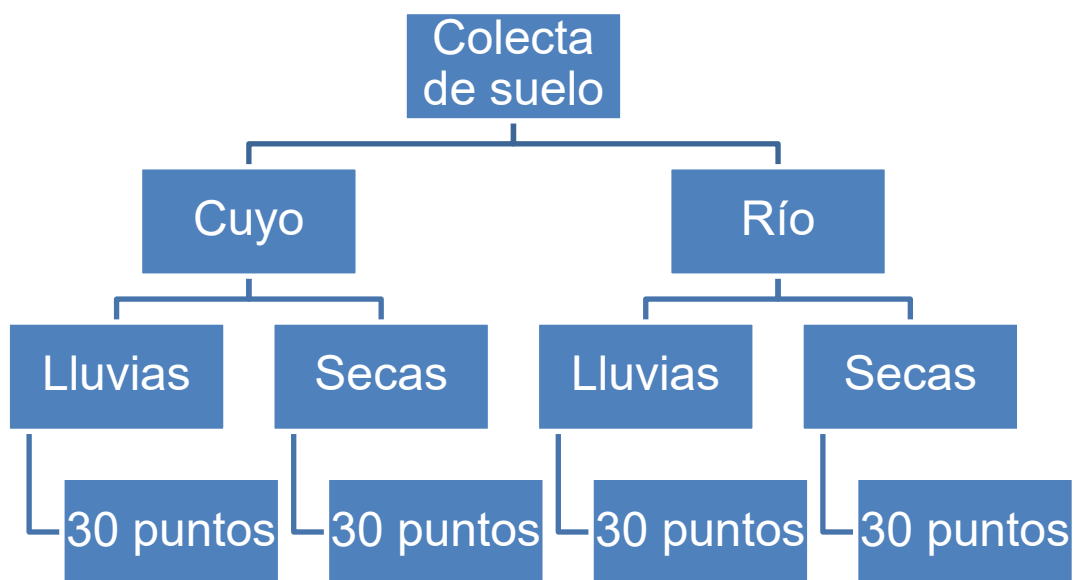


Figura 7. Representación diagramática que representa la distribución del número de muestras por cada sitio y temporada de colecta.

5.3. Laboratorio

El trabajo en laboratorio comprendió la tinción de las raíces colectadas y la extracción del micelio extrarradical; además de la preparación y observación de muestras al microscopio.

5.3.1. Tinción y cuantificación de la colonización intrarradical.

De las muestras seleccionadas al azar, tomé una proporción de raíces finas suficientes para hacer una preparación que tuviera 25 segmentos de raíces de 2 cm de largo. Teñí las raíces con el método descrito por Phillips y Hayman (1970) (consultar Apéndice 1); para la cuantificación de la colonización intrarradical utilicé el método descrito por McGonigle et al. (1990).

5.3.2. Extracción del micelio extrarradical

Extraje el micelio extrarradical de las muestras de suelo utilizando la técnica de Miller y Jastrow (2000) (consultar Apéndice 2).

5.3.3. Cuantificación de micelio extrarradical total

Una vez realizada la extracción de micelio extrarradical de las muestras de suelo, procedí a cuantificarlo mediante la técnica de Jakobsen (1998) (Consultar Apéndice 3), la cual consiste en contabilizar, dentro de cada uno de los campos analizados (en mi caso fueron 70), el número de veces que un trozo de micelio interseca una de las rayas de la cuadrícula ubicada en uno de los objetivos del microscopio óptico.

5.4. Análisis de datos y estadística

Realicé los análisis de varianza respectivos con el fin de analizar las diferencias de las variables de respuesta: longitud de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical total, por hifas, vesículas y arbusculos, con respecto a los sitios de muestreo, las temporadas y su interacción (factores de variación). En caso de resultar significativo el efecto de alguno de los factores de variación, apliqué un análisis de Tukey ($p \leq 0.05$) de comparación múltiple de medias, con el fin de identificar los grupos iguales y diferentes.

A través de un análisis de regresión, analicé por separado la relación entre la longitud de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical total, por hifas, por vesículas y por arbusculos en función de los distintos factores edáficos (capacidad de intercambio catiónico (CIC), P disponible en el suelo, porcentaje de C, porcentaje de M.O., pH). En caso de que los datos no cumplieran con los supuestos de normalidad y/u homogeneidad de varianzas, los transformé con logaritmo natural o arcoseno; si, a pesar de las transformaciones, no cumplían con los mencionados supuestos, utilicé la correlación no paramétrica de Spearman.

Todas estas pruebas estadísticas las realicé con el programa Statistica ver. 8, con un nivel de significancia de 0.05 (Statsoft, 2007).

6. Resultados

6.1. Colonización intrarradical

Para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas transformé todos los valores de colonización intrarradical, tanto total como por estructura, con arcoseno de la raíz cuadrada.

6.1.1. Colonización total

El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre sitios ($F=9.21$, $p=0.003$), entre temporadas la significancia fue marginal ($F=3.59$, $p=0.06$) y la interacción no fue significativa (Cuadro 1, Figura 8).

Cuadro 1. Resultados del análisis de varianza para el porcentaje de colonización total, por sitios, temporadas y su interacción.

Factor	S.C.	g.l.	F	p
Sitio	0.0000075	1	9.21	0.00297
Temporada	0.0000029	1	3.59	0.06047
Sitio \times Temporada	0.0000002	1	0.21	0.64818
Error	0.000001	116		

De acuerdo con la prueba de Tukey, el sitio El Cuyo tuvo significativamente mayor porcentaje de colonización ($99.55 \% \pm 0.19$), con respecto al de Río ($98.52 \% \pm 0.59$). En relación a la temporalidad, el mayor porcentaje se registró en lluvias ($99.44 \pm 0.21\%$) y el menor en secas ($98.83 \pm 0.48\%$) (Figura 7).

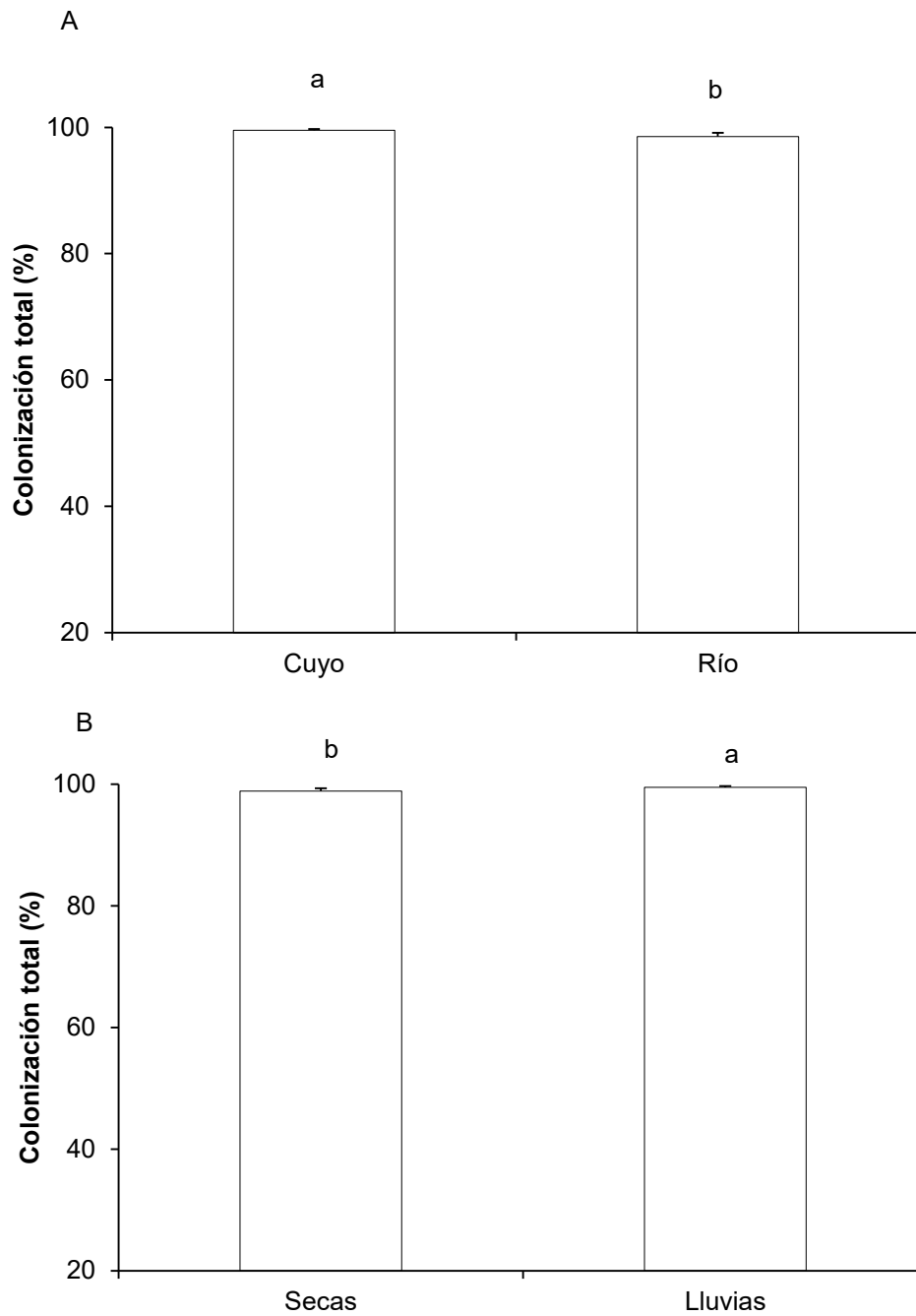


Figura 8. Porcentaje de colonización intraradical total promedio (± 1 E.E.) por: A) sitio, y B) temporada. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

6.1.2. Colonización por estructura

Las hifas fueron las estructuras que registré con mayor frecuencia en ambos sitios y en ambas temporadas; en segundo término, estuvieron los arbuscúlos; la tercera estructura más frecuente, fueron las vesículas; en cuarto término, estuvieron las esporas, y por último los ovillos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados del porcentaje de colonización intrarradical de hifas, arbuscúlos y vesículas, por sitio y temporada.

Estructura	Sitio	Temporada	
		Secas (%)	Lluvias (%)
Hifas	Cuyo	99.67±0.17	99.00±0.74
	Río	99.56±1.00	98.97±0.36
Arbuscúlos	Cuyo	43.01±2.02	26.99±2.15
	Río	47.17±2.68	22.05±1.56
Vesículas	Cuyo	29.80±2.96	23.19±1.44
	Río	27.48±2.23	33.40±1.98

Al comparar el porcentaje de colonización por hifas, encontré diferencias significativas entre sitios ($F=7.7$, $p=0.006$) y la interacción fue significativa ($F=7.7$, $p=0.007$). Y de acuerdo a la prueba de Tukey, Cuyo presentó el mayor valor promedio (99.55 ± 0.19 %) y la interacción Río en secas, fue la menor con respecto a los otros niveles (Cuadro 3, Figura 9).

Cuadro 3. Resultados del análisis de varianza para la colonización intrarradical de hifas.

Factor	S.C.	g.l.	F	p
Sitio	0.000019	1	7.67	0.0065
Temporada	0.000006	1	2.35	0.128
Sitio \times Temporada	0.000019	1	7.66	0.0067
Error	0.000002	116		

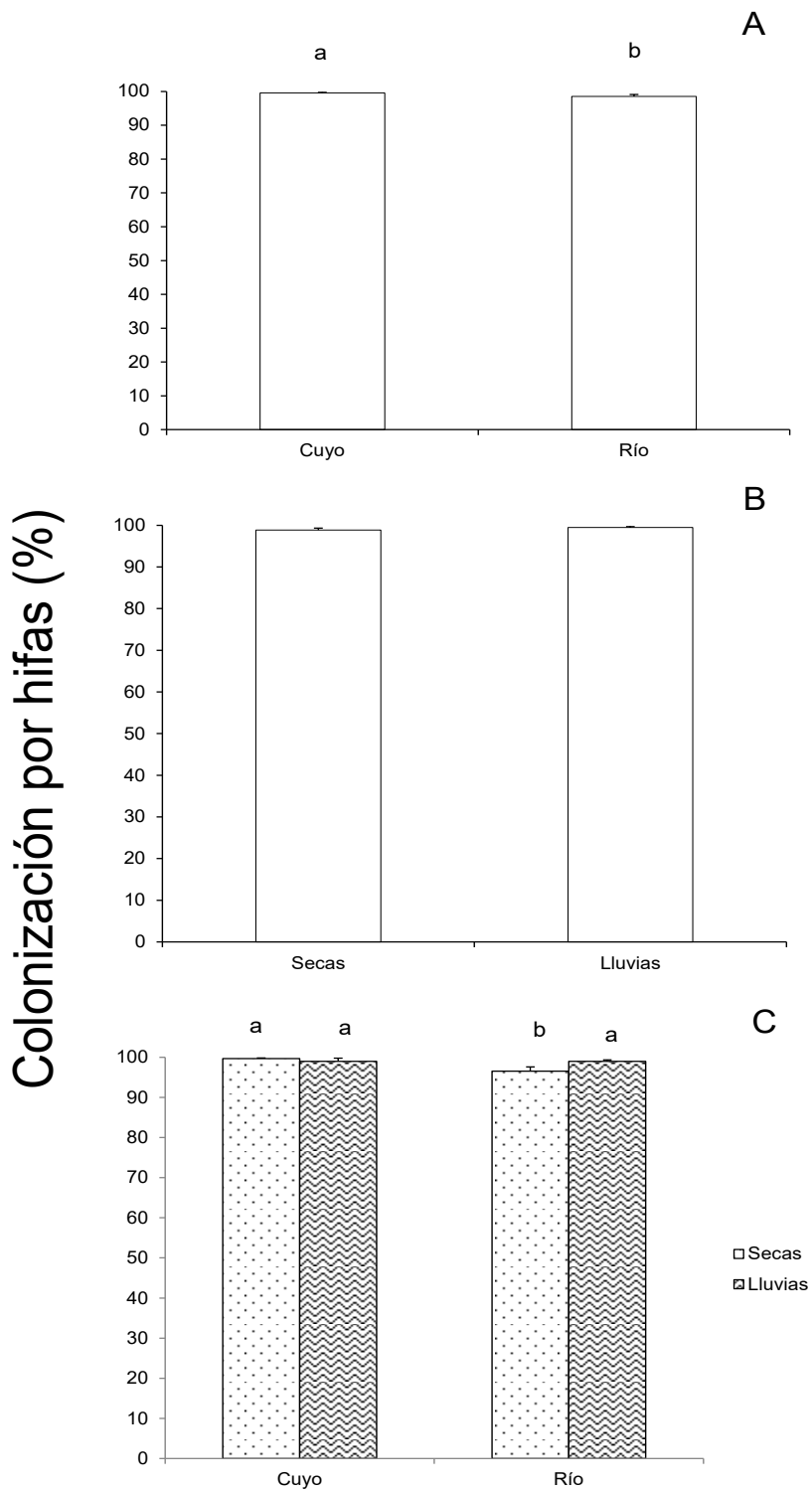


Figura 9. Porcentaje de colonización promedio de hifas por A) sitio, B) temporada, y C) la interacción sitio \times temporada (± 1 E.E.). Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Con respecto a la colonización por vesículas, el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre sitios ($F=4.79$, $p<0.05$), y la interacción sitio-temporada fue significativa ($F=9.75$, $p<0.01$). El sitio con mayor porcentaje de colonización promedio de vesículas fue Río ($29.45\pm 2.14\%$) mientras que El Cuyo tuvo un promedio de $27.59 (\pm 2.45\%)$ (Figura 10A). El sitio Cuyo, durante la temporada de lluvias, fue el que tuvo el menor valor ($28.29\pm 1.71\%$) (Cuadro 4, Figura 10A, 10C).

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza para la colonización intrarradical de vesículas.

Factor	S.C.	g.l.	F	p
Sitio	0.000475	1	4.79	0.03
Temporada	0.000001	1	0.01	0.90
Sitio \times Temporada	0.000966	1	9.75	0.002
Error	0.000099	116		

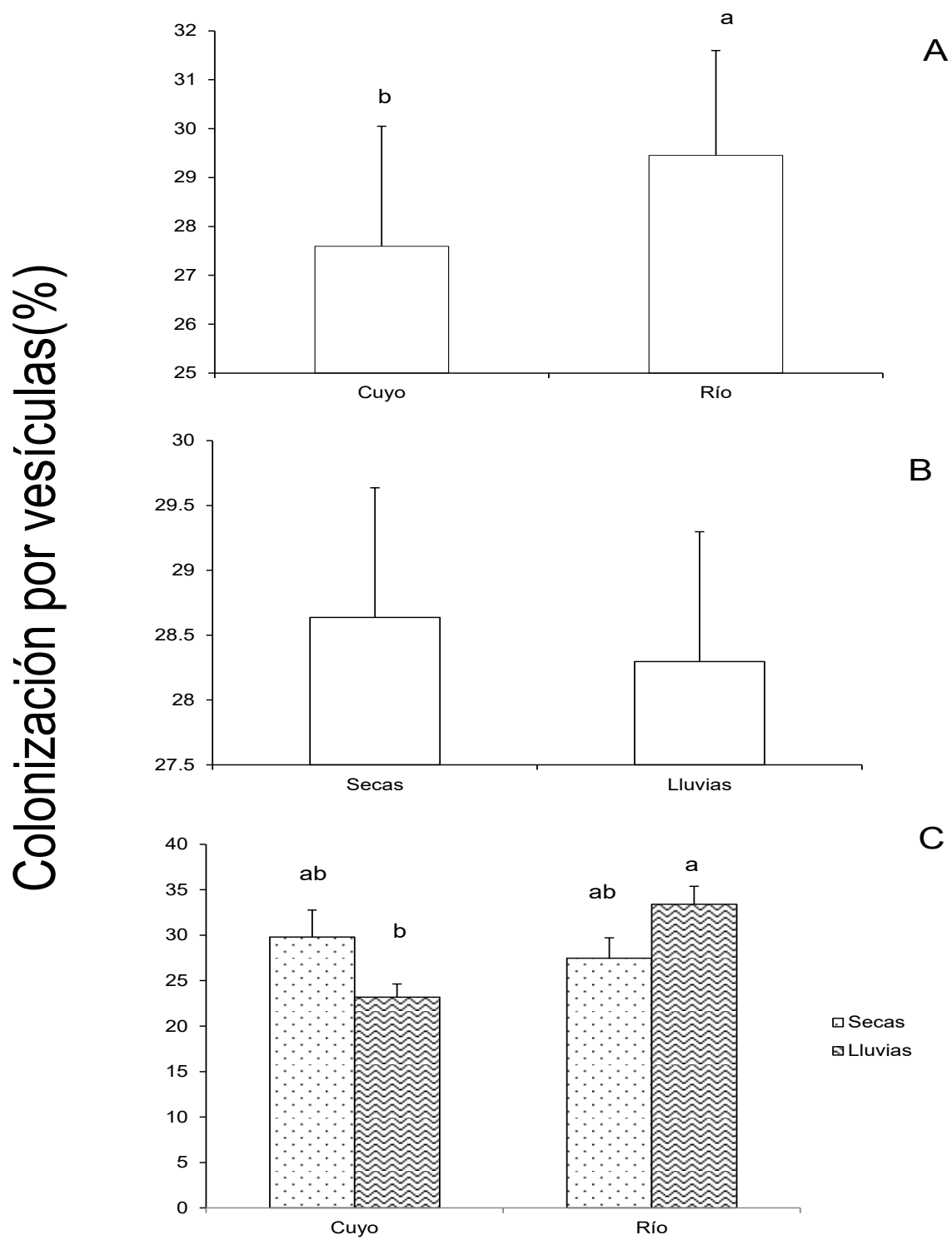


Figura 10. Porcentaje de colonización intraradical promedio de vesículas ($\pm 1EE$) A) por sitio, B) por temporada, y C) interacción sitio \square temporada. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

En cuanto al porcentaje de colonización por arbusculos, la temporada marcó claras diferencias significativas ($F= 128$, $p<0.001$) y la interacción sitio-temporada fue significativa. La prueba de Tukey mostró que secas presentó porcentajes significativamente mayores que lluvias y que, tanto Cuyo como Río, en secas, tuvieron mayores promedios que sus respectivos valores en lluvias (Cuadro 5, Figura 11).

Cuadro 5. Resultados del análisis de varianza para la colonización intrarradical por arbusculos.

Factor	S.C.	g.l.	F	p
Sitio	0.00003	1	0.42	0.5157
Temporada	0.00984	1	128.33	0
Sitio \times Temporada	0.00046	1	6.07	0.0152
Error	0.00007	116		

Colonización por arbusculos (%)

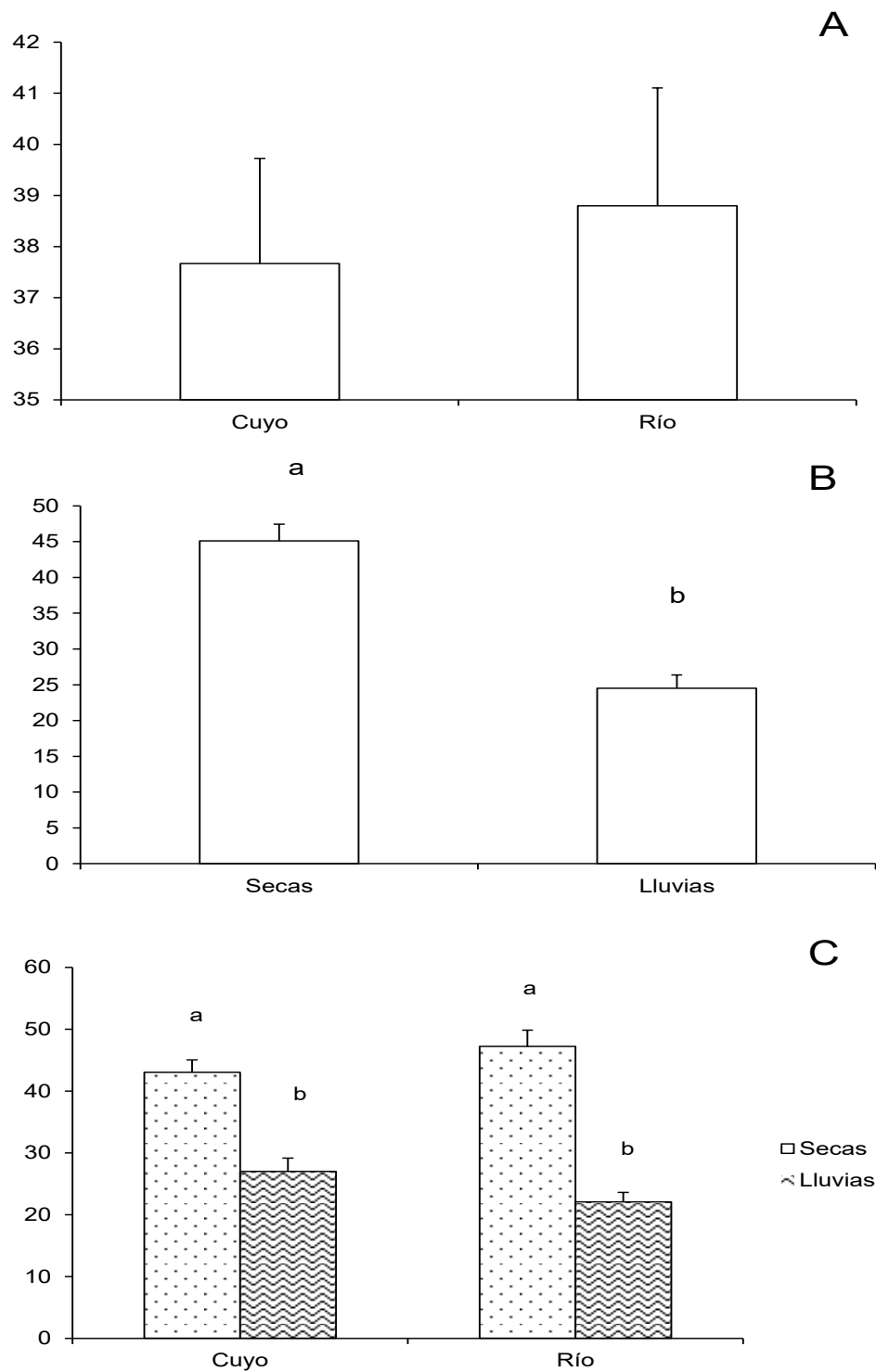


Figura 11. Porcentaje de colonización intraradical promedio por arbusculos (± 1 E.E.). A) sitio, B) temporada, y C) interacción temporada \square sitio. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

6.2. Micelio extrarradical

A través de la fórmula de $TL = ((HL / 12ml) \times 250ml) / 5g$, después de contabilizar las intersecciones pude calcular la longitud de micelio extrarradical (ME) en metros por gramo de suelo ($m\ g^{-1}$). Para los análisis estadísticos, apliqué el logaritmo natural para normalizar los datos y obtener la homogeneidad de varianzas.

El análisis de varianza no mostró diferencias significativas entre sitios, ni entre temporadas; sin embargo, la interacción sitio \times temporada fue marginalmente significativa ($F= 3.587$, $p=0.06$) (Cuadro 6, Figura 12). De acuerdo con la prueba de Tukey, la interacción Río en secas presentó los valores promedio mayores y fue diferente significativamente de los demás niveles.

Cuadro 6. Resultados del análisis de varianza para la longitud de micelio extrarradical por temporada, sitio y su interacción.

Factor	S.C.	g.l.	F	p
Temporada	0.38	1	1.69	0.1959
Sitio	0.36	1	1.59	0.2092
Sitio \times Temporada	0.81	1	3.58	0.0610
Error	0.23	116		

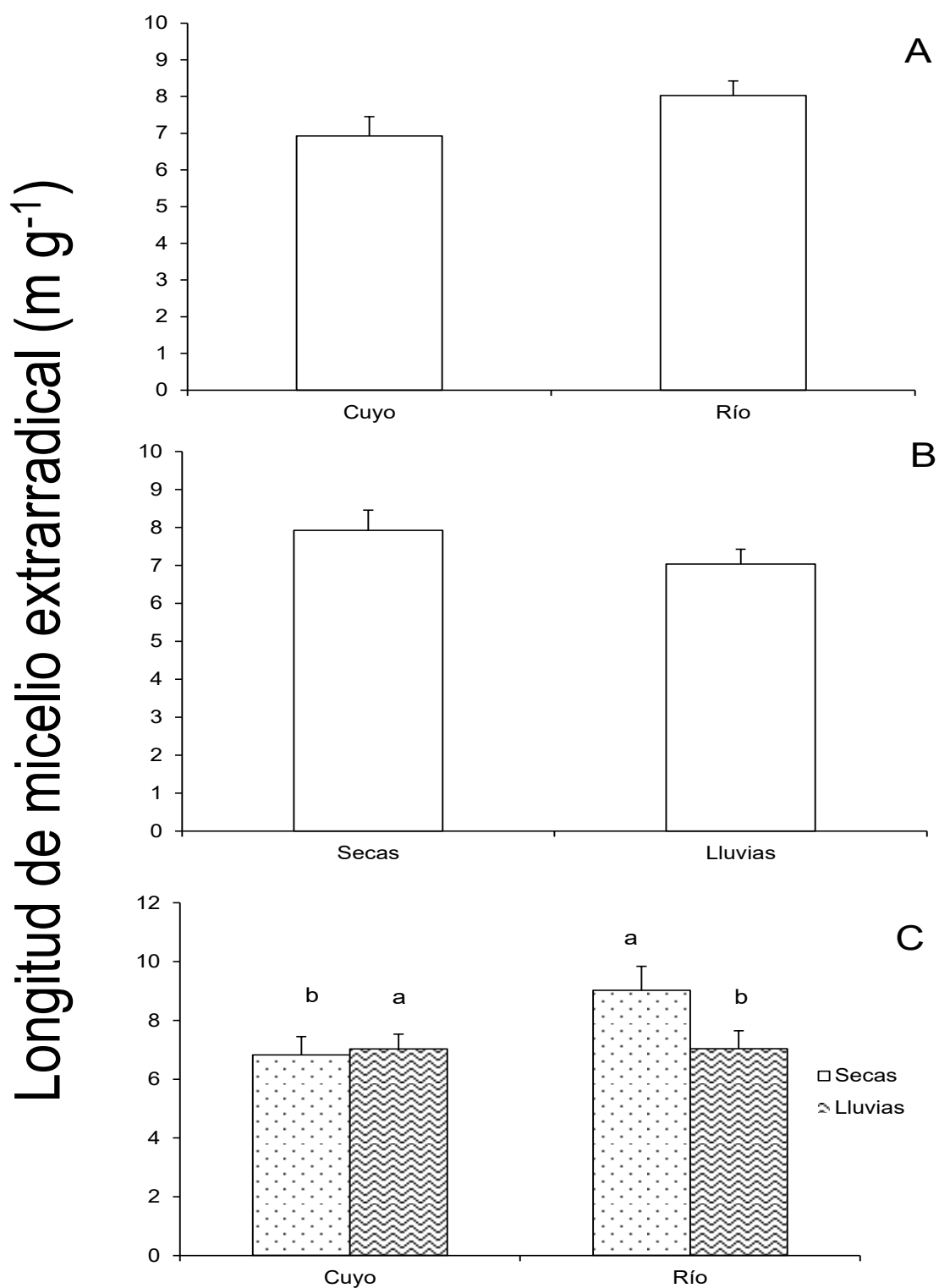


Figura 12. Longitud de micelio extraradical promedio ($\pm 1EE$) en función de los factores analizados, A) sitio, B) temporada, y C) la interacción sitio \square temporada. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

6.3. Relación variables fúngicas y factores edáficos

6.3.1. Colonización intrarradical en función de los factores edáficos

Dado que las variables analizadas no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, aunque fueron transformadas, realicé análisis no paramétricos de correlación de Spearman. En este caso, consideré los datos de ambos sitios y ambas temporadas.

Analicé la relación entre los porcentajes de colonización total, por hifas, arbuscúlos y vesículas, en función del porcentaje de contenido de carbono total (%C), capacidad de intercambio catiónico (CIC), porcentaje de contenido de materia orgánica (% MO), concentración de fósforo disponible (P (mg kg⁻¹)) y el pH (Figura 13)(Apéndice . Sólo encontré relaciones lineales significativas entre el porcentaje de colonización por hifas en función del P, C, MO y pH (Cuadro 7); en particular para el caso del P, la relación fue negativa. En ninguna de las demás relaciones encontré una relación lineal significativa ($p>0.05$).

Colonización intraradical (%)

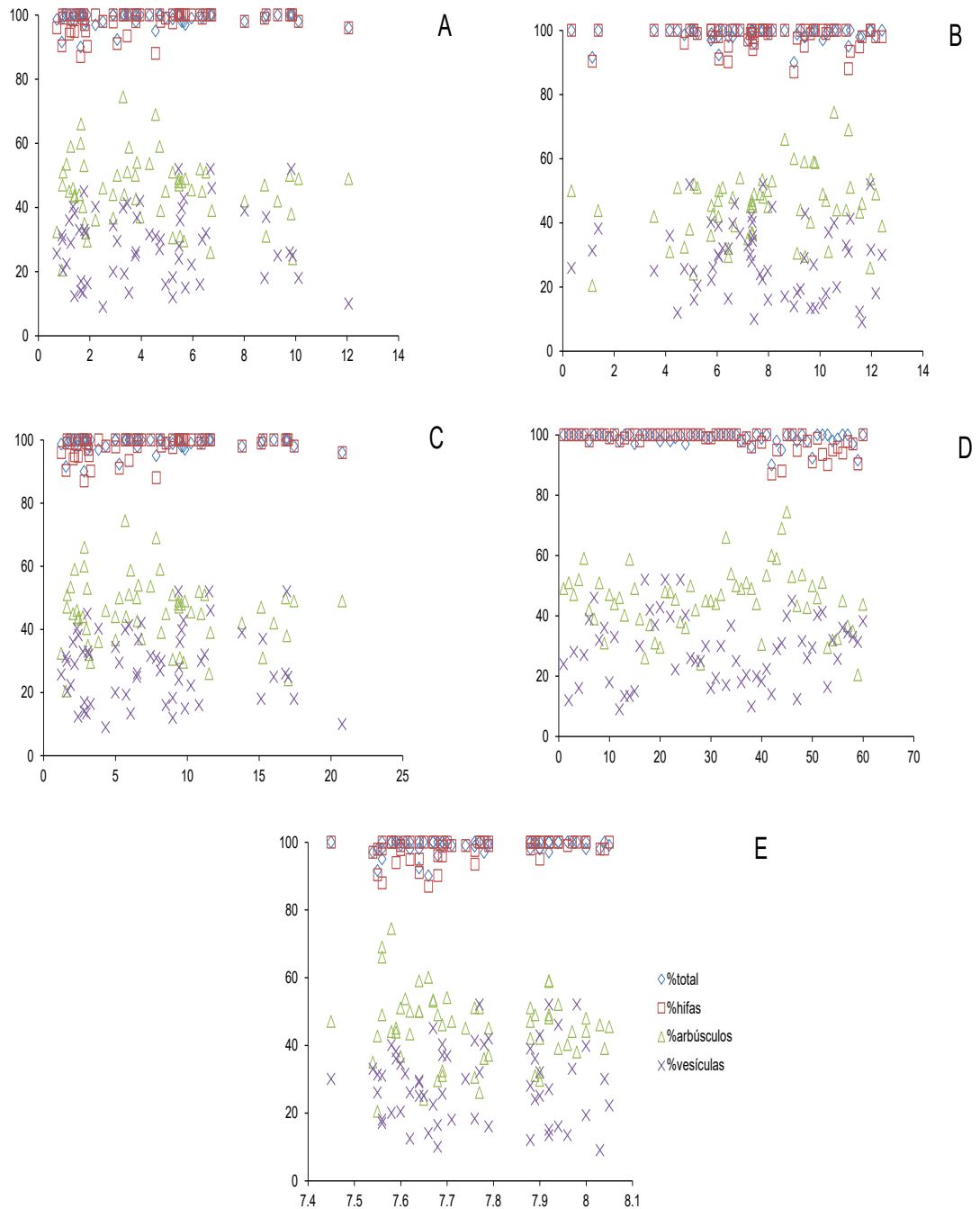


Figura 13. Porcentaje de colonización total, hifas, arbusculos y vesículas, en función de los factores analizados: A) contenido de carbono total (%C), B) capacidad de intercambio catiónico (CIC (Cmol(+)/Kg)), C) porcentaje de contenido de materia orgánica (% MO), D) concentración de fósforo disponible (P (mg/kg⁻¹)), y E) pH.

Cuadro 7. Correlación de Spearman para la colonización intrarradical y el micelio extrarradical, en función de las variables edáficas (*: $p < 0.05$).

		Variables edáficas				
		% C	CIC	% MO	P	pH
Colonización intrarradical (%)	Total	0.08	0.01	0.08	-0.12	0.17
	Hifas	0.35*	-0.1	0.35*	-0.43*	0.34*
	Arbúsculos	-0.09	0.25	-0.09	-0.05	-0.15
	Vesículas	0.04	-0.12	0.04	-0.15	0.01
Longitud de micelio extrarradical ($m\ g^{-1}$)		-0.12	-0.06	0.12	0.21	-0.24

6.3.2. Micelio extrarradical en función de factores edáficos

Al igual que en el caso anterior, las variables no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, aunque fueron transformadas con logaritmo natural y arcoseno, por lo que apliqué un análisis no paramétrico de correlación de Spearman. Cada análisis incluyó los datos de ambos sitios y temporadas.

Tomé en cuenta las mismas variables edáficas arriba analizadas. En ninguno de los casos, encontré una relación lineal significativa ($p > 0.05$) (Cuadro 6, Figura 14).

Longitud de micelio extrarradical ($m\ g^{-1}$)

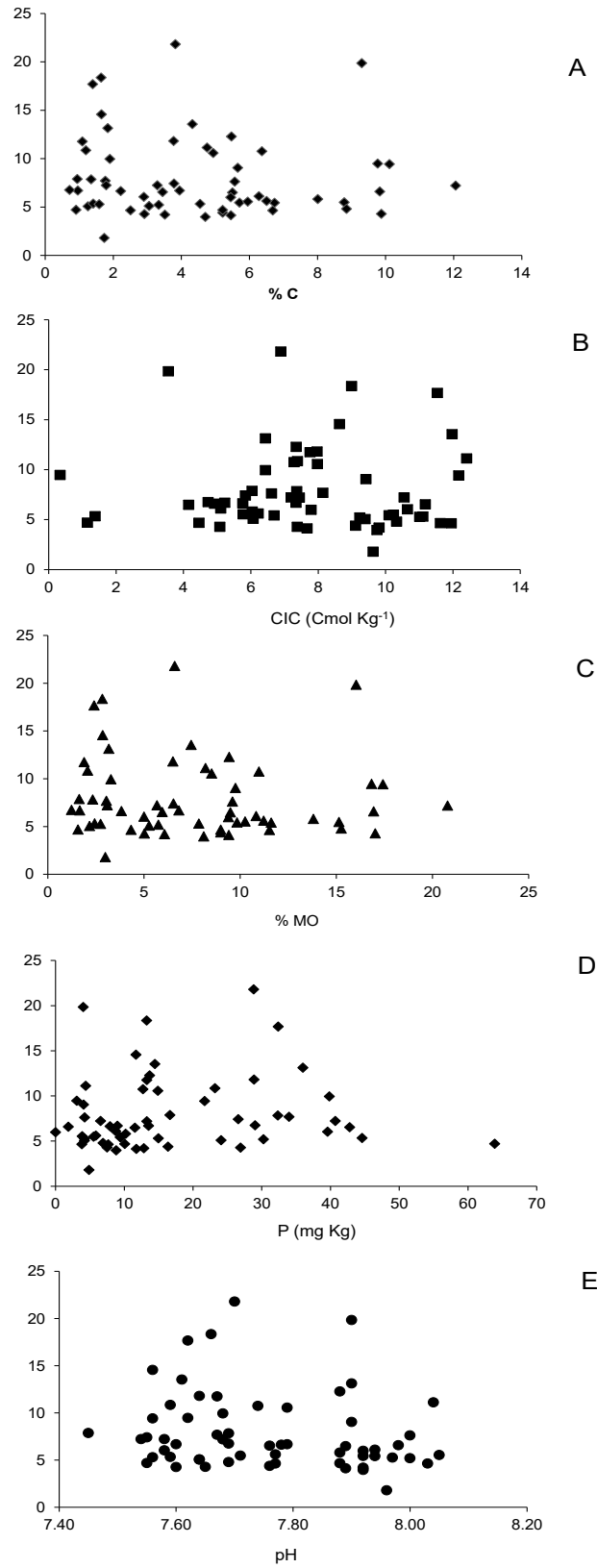


Figura 14. Longitud de micelio extrarradical en función de los factores analizados, A) contenido de carbono total (%C), B) Capacidad de intercambio catiónico (CIC ($Cmol(+)/Kg$)), C) porcentaje de materia orgánica (% MO), D) concentración de fósforo disponible (P (mg/kg^{-1})) y E) pH.

7. Discusión

En este estudio, encontré que las respuestas de los HMA, evaluadas a través de la colonización intrarradical y la biomasa del micelio extrarradical, estuvieron claramente marcadas por el sitio de estudio y, en ocasiones, por la distribución temporal de la precipitación y la interacción de ésta con el sitio; además al analizar las relaciones de estas respuestas fúngicas con algunas variables edáficas sólo encontré que el porcentaje de colonización por hifas responde significativamente en función del fósforo, carbono, materia orgánica y pH. Por otro lado, el micelio extrarradical fue poco responsivo al sitio de estudio, a la distribución temporal de la precipitación, sin embargo si respondió a la interacción sitio-temporada.

Las dunas costeras se encuentran distribuidas ampliamente a lo largo del mundo, se les puede encontrar en áreas templadas, tropicales húmedas, en climas áridos y en áreas cubiertas de nieve (Moreno-Casasola, 2009). En particular en México, se localizan a lo largo de todos los litorales del país (Moreno-Casasola et al., 1998).

Independientemente de la zona geográfica o climática, las dunas costeras tienen características ambientales particulares, las cuales están relacionadas estrechamente con la conexión que éstas tienen con el mar. Así pues, algunas de las características más relevantes son el viento, la acumulación y la erosión de arenas, la movilidad del substrato, la presencia y ausencia de agua, la salinidad, la permeabilidad del substrato y la pobreza de nutrientes (Barbour et al., 1985; Rozema et al., 1985; Clark, 1986; Hesp, 1991; Kumler, 1997; Randall y Scott, 1997). Estas características, pueden afectar la abundancia y composición de las comunidades vegetales, influyendo en procesos esenciales para las especies vegetales como son la germinación, implantación, crecimiento, desarrollo, dispersión, senescencia, etc. (Moreno-Casasola, 1986; Hesp, 1990).

Las asociaciones micorrícicas están influenciadas por la disponibilidad de nutrientes orgánicos e inorgánicos, del agua y del C en las plantas (Kucey y Diab, 1984; Clark et al., 1999; Entry et al., 2002) En particular, se ha demostrado que las asociaciones micorrícicas son afectadas por factores edáficos, como la

composición del suelo(estructura), humedad, temperatura, pH, CIC; así como por factores bióticos y abióticos de origen antropogénico entre los que destacan las prácticas agrícolas y la acumulación de metales pesados y pesticidas (Entry et al., 2002).

Se ha observado que la densidad de hifas aumenta en presencia de la MO, las cuales pueden acelerar el proceso de descomposición (también realizado por bacterias) y tomar N para transferirlo a las plantas y utilizarlo para el mismo desarrollo del hongo (Hodge et al., 2001). Con respecto a los datos obtenidos para este estudio, el porcentaje de MO fue dos veces mayor en Cuyo que en Río; esto es interesante, ya que si existe una mayor cantidad de materia orgánica, la cantidad de nutrientes disponibles puede ser mayor debido a los componentes específicos liberados durante el proceso de descomposición (microorganismos y descomposición), y ello implicaría una menor asignación de recursos a los HMA, pero Cuyo fue el sitio que tuvo una mayor producción de micelio, lo que implica que el carbono no fue limitado por las plantas hacia los hongos.

Una de las explicaciones puede ser que, a pesar de que el suelo de Cuyo es más rico en nutrientes, estos valores no alcanzan el umbral mínimo necesario para que la planta limite la asignación del C al hongo, sino al revés, promueve que la incremente, esto ocurre porque la relación plantas-HMA requiere de un mínimo de nutrientes para ser mutualista, por arriba de éste, los HMA funcionan más como parásitos; mientras que por debajo, la planta no es capaz de producir suficiente C para su supervivencia y la del hongo, como podría estar ocurriendo para el caso de Río. Esto sugiere de que esta relación es dinámica y está influenciada por muchos factores bióticos y abióticos (por ejemplo MO, P, pH entre otros) que la pueden ir modificando a lo largo del tiempo (Johnson et al., 1997); por lo mismo, se requiere profundizar más en el estudio del papel que juegan los procesos de descomposición y mineralización de los nutrientes (P y N), además de analizar en qué medida la MO influye en el desarrollo de los HMA (Gryndler et al., 2009).

El (P) es un nutriente esencial para los hongos y plantas; sin embargo, se vuelve difícil obtenerlo del suelo, debido a que su disponibilidad en el suelo es baja (Smith y Smith, 2011). De manera general, se ha observado que grandes

cantidades de P en el suelo, conllevan el decremento de la colonización por HMA; además de la disminución en la cantidad de propágulos existentes en el suelo (Abott y Robson 1984; Abott y Robson 1991; Entry et al., 2002; Nouri et al., 2014). De acuerdo con los datos de este estudio, la concentración de P en Río es tres veces mayor que la registrada en el suelo de Cuyo, esto apoya la hipótesis planteada en esta tesis, la cual sugiere que a mayor P disponible, menor será la colonización micorrícica arbuscular (Figura 8).

La actividad mutualista de los hongos puede ser medida por la presencia de raíces micorrizadas y la presencia de micelio y esporas (Virginia et al., 1986), pero en ocasiones, es muy difícil asociarla a un factor en particular; sin embargo, la disponibilidad del C (planta proporciona al hongo) debe ser algo fundamental, dado que éste es la moneda de intercambio planta-hongo, y que permite que la relación micorrícica arbuscular se mantenga a lo largo del tiempo (Hart y Reader, 2002).

Los métodos convencionales de estimación de la colonización de HMA no son universales para todas las especies, debido a que existen diferencias en la forma en que la colonización intrarradical (CI) ocurre o en la forma en que las hifas extrarradicales se distribuyen; así como las características propias de cada familia de HMA (Hart y Reader, 2002). Se ha considerado que el porcentaje de colonización intrarradical no es un predictor de la funcionalidad en la asociación mutualista; no obstante, es importante tener medidas específicas de las estructuras extrarradicales e intrarradicales, con la finalidad de, determinar cuál es la función de dichas estructuras en el flujo de nutrientes entre planta y hongo, así como en un ecosistema (Johnson et al., 2006).

Relación de las temporadas con la colonización intrarradical y micelio extrarradical

El porcentaje de colonización fue mayor en lluvias que en secas. Esto concuerda con datos obtenidos en otros estudios de ecosistemas tropicales (Moreira-Souza et al., 2003; Jasso-Flores, 2010; Serrano-Ysunza, 2012; Cruz-Paredes, 2013; Cortés-Tello, 2015). La colonización intrarradical aumenta debido

a una mayor disponibilidad de agua que estimula, una alta actividad micorrícica asociada a un incremento en la actividad metabólica de la planta y a una mayor disponibilidad de nutrientes (Lugo et al., 2003).

En la temporada de lluvias, la planta asigna mayor cantidad de fotosintatos a la parte radical, sobre todo cuando es un ambiente donde la distribución de la precipitación es estacional (como ocurre en los ambientes áridos y semiáridos), aumentando la cantidad de raíces (Carballar-Hernández et al., 2013) y, por lo tanto, incrementando la posibilidad de una mayor colonización por HMA (García y Mendoza, 2008).

Sin embargo, lo anterior no ocurrió para los arbuscúlos, que tuvieron mayor colonización promedio durante la temporada de secas. Los arbuscúlos, como ya mencioné en la introducción es la estructura donde ocurre el intercambio de nutrientes (Smith y Read, 2008), si hay una relación mutualista funcional estas estructuras deben estar presentes, aunque su detección puede complicarse, sobre todo para raíces de campo, dado que tienen una vida promedio entre 7 y 10 días y son relativamente frágiles (Alexander et al., 1989); aunado a lo anterior, también es importante considerar si son hongos que colonicen tipo *Arum* o *Paris*, porque la colonización tipo Paris no se caracteriza por presentar muchos arbuscúlos (Barrera-Berdugo, 2009), en mis muestras se observaron ambos tipos de asociaciones, lo cual, brinda información muy relevante acerca de la asociación planta-hongo, en términos de intercambio de nutrientes.

De esta forma, el hecho de que el de arbuscúlos fuese más bajo en lluvias, podría deberse a que cuando se colectaron las raíces, éstas estaban en un proceso de decaimiento, tal que no fue posible observarlos.

Una explicación complementaria a la mayor presencia de arbuscúlos durante la temporada de secas es que en este momento el agua y los nutrientes disponibles son más escasos (*Poulsenia armata*, *Trema micanthra*, *Ernodea littoralis*, *Sesuvium portulacastrum*) lo que implica que las plantas deben trasladar gran parte de su energía a capturarlos en donde estén y favorecer estas estructuras de transferencia de sustancias (Bautista-Cruz et al., 2014).

La producción de micelio extrarradical fue mayor durante la temporada de secas que en la de lluvias, indica la magnitud de la biomasa de micelio extrarradical está relacionada con la disponibilidad del agua, de tal forma que a menor disponibilidad de agua, mayor traslocación al micelio para asegurar una mayor captura de nutrientes solubles, mientras que a mayor disponibilidad de agua, el micelio explorador no se requiere en gran cantidad (Cuenca y Lovera, 2010). Además, se ha documentado que el micelio extrarradical es capaz de persistir bajo condiciones de estrés hídrico; no obstante, es frágil a los cambios de uso de suelo, en particular, las técnicas de labranza, reduciéndose la longitud y biomasa del micelio (Brito et al., 2011).

Miller et al. (1995) determinaron que en la temporada de secas, la biomasa de raíces disminuye, pero el micelio extrarradical permanece; esto apoya la idea de que éste tiene un papel de particular importancia en el mantenimiento de la relación, de tal manera que la persistencia de una red hifal bajo estrés hídrico, cuando la disponibilidad de agua y nutrientes es menor, asegura un suministro continuo de éstos a las plantas (Montaño et al., 2007).

La estacionalidad ambiental (secas o lluvias) es un factor determinante en la composición y variación de la comunidad de HMA en las zonas áridas y semiáridas (Montaño et al., 2007). También se ha demostrado que las redes de micelio de HMA tienen la habilidad de mantener su infectividad en condiciones áridas o semiáridas; no obstante, la capacidad para mantenerse infectivo en condiciones de sequía es muy variable dependiendo del hospedero, del grupo taxonómico y de la esporulación, por ejemplo existen diferencias en términos de infectividad entre las especies de HMA *Acaulospora sp* y *Glomus sp* (Jasper et al., 1989).

Relación de las propiedades edáficas con el porcentaje de colonización intrarradical y la biomasa de micelio extrarradical.

El porcentaje de colonización intrarradical total no se correlaciono significativamente con las variables edáficas. No obstante, la colonización

intrarradical por hifas muestra una correlación positiva y significativa en función del porcentaje de C, el porcentaje de MO y pH ; la correlación positiva entre el pH, la MO y el porcentaje de colonización, describe una relación que no es común en las asociaciones micorrícicas, ya que a altos niveles de éstas dos variables edáficas el porcentaje de colonización disminuye; la cantidad de MO tiene un efecto adverso en la colonización intrarradical, a mayor cantidad de MO en el suelo, menor porcentaje de colonización intrarradical, de acuerdo a este trabajo la cantidad de MO no ejerció este efecto, lo cual es destacable ya que si la MO se encuentra en grandes cantidades pero está en un proceso de descomposición avanzado, no habrá una disminución en el porcentaje de colonización radical , asimismo, se atribuye esta relación positiva a que la planta se adapta a condiciones no óptimas para su desarrollo, y consecuentemente, no tienen un efecto depresivo en la supervivencia de los HMA y la colonización de raíces (Al Agely y Reeves, 1995; Beena et al., 2000; García y Mendoza, 2008). Además la correlación negativa entre el porcentaje de colonización por hifas y el P; es decir, a mayor concentración de P; menor cantidad de hifas, esta relación es atribuida a que la disponibilidad de este nutriente juega un papel importante en la relación planta-hongo, ya que se ha documentado que si el P disponible se encuentra en altas concentraciones en el suelo, las plantas pueden tomarlo directamente, y en este sentido, la asociación con el hongo se vuelve poco necesaria (Abott y Robson, 1984) (Cuadro 6).

La biomasa de micelio extrarradical no presentó correlaciones significativas en función de los factores edáficos. No obstante, se ha documentado que los factores edáficos (p.e. la temperatura y la humedad) modifican la cantidad de hifas externas en el suelo (Hunt y Fogel, 1983). La cantidad de hifas externas decrece cuando aumenta la cantidad de formas disponibles de P y N en el suelo, ya que a las altas concentraciones de estos nutrientes en el suelo, la planta puede adquirirlos más fácil del suelo, y, por lo tanto, depende menos de la formación de la micorriza, asignando menor cantidad de C a la relación y disminuyendo, como consecuencia, la biomasa extrarradical (García y Mendoza, 2008); asimismo, la longitud y densidad de hifas extrarradicales disminuyen cuando la MO aumenta, la

MO ejerce un efecto sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo (p. e. textura, capacidad de retención de agua, CIC, etc.) y, al mismo tiempo, las propiedades edáficas tienen influencia sobre la longitud y densidad de hifas extrarradicales; por ejemplo la cantidad de hifas extrarradicales aumenta cuando el pH del suelo aumenta, esto es atribuido a la capacidad de adaptación de las plantas para crecer en ambientes adversos (p.e. suelos muy ácidos) (Hu et al., 2013; Soka et al., 2015), entre otros estudios que han documentado la influencia de las variables edáficas en el comportamiento de la fase extrarradical de los HMA.

Se han estudiado los factores que influyen en la colonización intrarradical por HMA y la biomasa de su micelio extrarradical, pero para este estudio en específico, casi ninguno de los factores edáficos analizados tuvo aparentemente un efecto sobre alguna de las variables fúngicas, a excepción de la colonización por hifas. Ello puede ser atribuido a que las condiciones climáticas, en las dunas costeras, operan en una escala espacial y temporal diferente a la analizada, y ejercen una presión de selección tal que aquellas especies vegetales y fúngicas con intervalos de tolerancia más amplios sean las que subsistan (Moreno-Casasola, 2009); por lo mismo, las relaciones con las variables edáficas, cuya influencia es mayor a una escala espacial y temporal tal vez menor, no presenten una relación directa con las variables edáficas.

Asimismo, existen otros factores edáficos que podrían explicar la variación en las variables fúngicas medidas; no obstante, es difícil encontrar un sólo factor que controle las variables fúngicas (colonización intrarradical y micelio extrarradical), esto podría deberse a las condiciones cambiantes del suelo, ya que en un sitio determinado y en un tiempo específico, las condiciones del suelo pueden ser favorables y promover el crecimiento de los HMA en asociación con las plantas, por ejemplo la colonización por arbusculos en un pastizal fue mayor en la temporada invernal y mínima en la temporada de verano; mientras que, en contraste, en las mismas condiciones pueden inhibir el desarrollo de las plantas, consecuentemente de los HMA, es decir, por ejemplo la temperatura en un sitio dado en un tiempo específico puede ser un factor que limite el desarrollo de los HMA (variables fúngicas), y por lo contrario la temperatura en el mismo sitio pero

en diferente tiempo promueva el desarrollo de los HMA, se ha reportado altas densidades de esporas en la época de verano, sugiriendo que estas estructuras se forman bajo altas temperaturas y elevadas tasas de evapotranspiración, además, de coincidir con el decremento en la tasa de crecimiento en la planta (García y Mendoza, 2008).

8. Conclusiones

- La temporalidad tuvo efectos en el porcentaje de colonización total y en la colonización por arbusculos, siendo mayor en secas que en lluvias.
- La estructura fúngica con mayor porcentaje de colonización fueron las hifas.
- La producción de micelio extrarradical no mostró diferencias significativas ni entre sitios ni entre estaciones, pero la interacción sitio \times temporada sí tuvo un efecto importante, indicando que los sitios podrían diferir en producción de micelio en función de la estacionalidad de la lluvia.
- No encontré una relación lineal entre la biomasa micelial y ninguna de las variables edáficas aquí analizadas.
- El porcentaje de colonización fue mayor en la época de lluvias, y la biomasa extrarradical no tuvo diferencias significativas entre temporadas, por lo cual está primera hipótesis no se cumplió.
- La cantidad de nutrientes (P y C), no mostraron una aparente correlación con las dos variables fúngicas analizadas (colonización intrarradical y biomasa micelial), la segunda hipótesis no se cumplió.

9. Bibliografía

- Abbott, L.K. y Robson, D. 1984. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 99: 245-255.
- Abbott, L.K. y Robson, A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 35: 121-150.
- Addy, H.D., Boswell, E.P. y Koide, R.T. 1998. Low temperature acclimation and freezing resistance of extraradical VA mycorrhizal hyphae. *Mycological Research*. 102: 582-586.
- Al Agely, A.K. y Reeves, F.B. 1995. Inland sand dune mycorrhizae: effects of soil depth, moisture, and pH on colonization of *Oryzopsis hymenoides*. *Mycologia*. 87: 54-60.
- Alexander, T., Meier, R., Toth, E. y Weber, H. 1989. Dynamics of arbuscule development and degeneration in mycorrhizas of *Triticum aestivum* L. and *Avena sativa* L. with reference to *Zea mays* L. *New Phytologist*. 110: 363-370.
- Aldrich-Wolfe, L. 2007. Distinct mycorrhizal communities on new and stabilized hosts in a transitional tropical plant community. *Ecology*. 88: 559-566.
- Ames, R.N., Reid, C.P., Porter, L.K. y Cambardella, C. 1983. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two N labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*. 95: 331-396.
- Antibus, R.K. y Sinsabaugh, R.L. 1993. The extraction and quantification of ergosterol from ectomycorrhizal fungi and roots. *Mycorrhiza*. 3: 137-144.
- Armstrong, L. y Peterson, R.L. 2002. The interface between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and root cells of *Panax quinquefolius*: a Paris-type mycorrhizal association. *Mycologia*. 94: 587-595.
- Augé, R.M. 2000. Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. En: Kapulnik, Y. y Douds, D.D. (Editores). *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands. 384 pp.
- Augé, R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 11: 3-42.
- Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Goulet, A. y Piche, Y. 1998. Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 139:375-388.
- Bagyaraj, J.D. y Stürmer, S.L. 2012. Capítulo 7: Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Moreira, F., Huising, E. J. y Bignell, D. (Editores). *Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo*. Instituto Nacional de Ecología. México. 337 pp.
- Barbour, M.G., DeJong, T.M. y Pavlik, B.M. 1985. Marine beach and dune plant communities. En: Chabot, B.F. y Mooney, H.A. (Editores). *Physiological ecology of North American plant communities*. Chapman and Hall. New York. 351 pp.

- Barrera-Berdugo, S.E. 2009. El uso de los hongos micorrizógenos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Revista Biotecnológica y Agropecuaria*. 7: 123-129.
- Bautista-Cruz, A.A., Montaña, N.M., Camargo-Ricalde, S.L. y Pacheco, L. 2014. Hongos micorrizógenos arbusculares y nutrientes del suelo asociados a cuatro especies de helechos en dos ecosistemas de Oaxaca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 20: 199-212.
- Beena, K.R., Raviraja, N.S. y Sridhar, K.R. 2000. Seasonal variations of arbuscular mycorrhizal fungal association with *Ipomoea pes-caprae* of coastal sand dunes, *Southern India*. *Journal of Environmental Biology*. 21: 341-347.
- Biermann, B. y Linderman, R.G. 1983. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*. 95: 97-105.
- Bonfante-Fasolo, P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. En: Powell, C.L.I. y Bagyaraj, D.C. (Editores). *VA mycorrhizae*. CRC Press. Cleveland. pp 5-33.
- Boswell, G.P., Jacobs, H., Davidson, F.A., Gadd, G.M. y Ritz, K. 2002. Functional consequences of nutrient translocation in mycelial fungi. *Journal of Theoretical Biology*. 217: 459-477.
- Boswell, G.P., Jacobs, H., Davidson, F.A., Gadd, G.M. y Ritz, K. 2003. Growth and function of fungal mycelia in heterogeneous environments. *Bulletin of Mathematical Biology*. 65: 447-477.
- Braunberger, P.G., Abbott, L.K. y Robson, A.D. 1997. Early vesicular arbuscular mycorrhizal colonization in soil collected from an annual clover-based pasture in a Mediterranean environment: soil temperature and timing of autumn rains. *Australian Journal of Agricultural Research*. 48:103-110.
- Brito, I., De Carvalho, M. y Goss, M.J. 2011. Summer survival of arbuscular mycorrhiza extraradical mycelium and the potential for its management through tillage options in Mediterranean cropping systems. *Soil Use and Management*. 27: 350-356.
- Brundrett, M.C., Piché, Y. y Peterson, R.L. 1985. A developmental study of the early stages in vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Canadian Journal of Botany*. 63: 184-194.
- Brundrett, M.C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 21: 171-313.
- Brundrett, M.C. y Abbott, L.K. 2002. Arbuscular mycorrhizas in plant communities. En: Sivasithamparan, K., Dixon, K.W. y Barret, R.L. (Editores). *Microorganisms in plant conservation and biodiversity*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. Pp. 151-193.
- Brundrett, M.C. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*. 79: 473-495.
- Brundrett, M.C. 2008. Recurso digital en: <<http://mycorrhizas.info/refs.html>> consultado el 5 de marzo de 2016.
- Buwalda, J.G., Ross, G.J.S., Stribley, D.B. y Tinker, P.B. 1982. The development of endomycorrhizal root systems: IV. The mathematical analysis of effects of

- phosphorus on the spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in root systems. *New Phytologist*. 92: 391-399.
- Byrle, D.R. y Duniway, J.M. 1997. Growth, phosphorus uptake and water relations of safflower and wheat infected with an arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 136: 586-590.
- Campos, G. y Durán, R. 1991. La vegetación de la Península de Yucatán. En: Colunga, P., Orellana, R., Ayora, N., Arellano, J. y Campos, G. (Editores). *Apuntes del Curso-Taller para maestros "El Jardín Botánico como herramienta didáctica"*. Centro de Investigación Científica. Mérida, Yucatán. pp 23-35.
- Carballar-Hernández, S., Palma-Cruz, F.J., Hernández-Cuevas, L. y Robles, C. 2013. Arbuscular mycorrhizal potential and mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca, Mexico. *Ecological Research*. 28: 217-226.
- Clark, J.S. 1986. Coastal forest tree populations in changing environment. SE Long Island, New York. *Ecological Monograph*. 56: 97-126.
- Clark, C.A., Zeto, S.K. y Zobel, R.W. 1999. Arbuscular mycorrhizal fungal isolate effectiveness on growth and root colonization of *Panicum virgatum* in acidic soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 31: 1757-1763.
- CNA. 2006. Jefatura de Proyecto de Aguas Superficiales. Subgerencia Regional Técnica. Gerencia Regional Península de Yucatán. Comisión Nacional del Agua. México.
- CONANP. 2006. Planeación para la conservación de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos. PRONATURA. Mérida, México. pp 15-17.
- CONANP. 2007. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Ría Lagartos México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 265 pp.
- Connell, J.H. y Lowman, M.D. 1989. Low-diversity tropical rain forests some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist*. 134:88-119.
- Corkidi, L. y Rincón, E. 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stages. *Mycorrhiza*. 7: 17-23.
- Cortés-Tello, K.E. 2015. Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical por hongos micorrizógenos arbusculares en una selva baja caducifolia en Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cruz-Paredes, C. 2013. Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cuenca, G. y Lovera, M. 2010. Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*. 88: 54-64.
- Dodd, J.C. 2000. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in agro- and natural ecosystems. *Agriculture*. 29: 55-62.

- Dodd, J.C., Dougall, T.A., Clapp, J.P. y Jeffries, P. 2002. The role and species richness of AMF in plant community establishment at the Eurotunnel site of special scientific interest, Samphire Hoe. Kent, UK. *Biodiversity and Conservation*. 11: 39–58.
- Duponnois, R., Galiana, R. y Prin, Y. 2008. The mycorrhizosphere effect: a multitrophic interaction complex improves mycorrhizal symbiosis and plant growth. *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. 1: 227-240.
- Drew, E.A., Murray, R.S., Smith, S.E. y Jakobsen, I. 2003. Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sand of varying pore sizes. *Plant and Soil*. 251: 105-114.
- Eckhard, G., Haussler, K.U., Vetterlein, D., Gorgus, E. y Marschner, H. 1992. Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Canadian Journal Botany*. 70: 2130-2137.
- Entry, J.A., Rygielwicz, P.T., Watrud, L.S. y Donnelly, P.K. 2002. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*. 7: 123-138.
- Espejel, I. 1984. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. *Biotica*. 9: 183-210.
- Espejel, I. 1986. A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*. 14: 499-519.
- Espejel, I. 1992. Coastal sand dune communities and soil relationships in the Yucatan Peninsula, Mexico. En Seeliger, U. (Editor). *Coastal plant communities of Latin America*. Academic Press. San Diego, California, USA. pp 323-335.
- Faber, B.A., Zasoski, R.J., Munns, D.N. y Shackel, K. 1991. A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Canadian Journal of Botany*. 69:87-94.
- Fitter, A.H. y Moyersoen, B. 1996. Evolutionary trends in root–microbe symbioses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*. 351: 1367–1375.
- Fitter, A.H., Heinemeyer, A. y Staddon, P. L. 2000. The impact of elevated CO₂ and global climate change on arbuscular mycorrhizas: a myco-centric approach. *New Phytologist*. 147: 179–187.
- Fitzsimons, M.S., Miller, R.M. y Jastrow, J.D. 2008. Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*. 158: 117-127.
- Friese, C.F. y Allen, M.F. 1991. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil–inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*. 83: 409–418.
- García, V. y Mendoza, R.E. 2008. Relationships among soil properties, plant, nutrition and arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbioses in a temperate grassland along hydrologic, saline and sodic gradients. *Microbiology Ecology*. 63: 359-371.
- García-Sánchez, R. 2011. Diversidad funcional de los hongos micorrizógenos arbusculares de islas de recursos del Valle del Mezquital, Hidalgo. Tesis de Doctorado. Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- García, S. 2012. Profundización en Ecología: Respuestas de la colonización micorrízica a los componentes del pastoreo. Tesis de Licenciatura.

Universidad de la República. Facultad de Ciencias. Uruguay. Recurso digital,
En: <<https://www.colibri.udelar.edu.uy/bitstream/123456789/1419/1/uy24-15710.pdf>>

- Gavito, M.E., Olsson, P.A., Rouhier, H., Medina-Peñañiel, A., Jakobsen, I., Bago, A. y Azcón-Aguilar, C. 2005. Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 168: 179-188.
- George, E. 2000. Nutrient uptake. En: Kapulnik, Y. y Douds, D.D. (Editores). *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp 307-344.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., Best, G.B., Savage, V.M. y Charnov, E.L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*. 293: 2248-2251.
- Giovanetti, M. y Sbrana, C. 1998. Meeting a non-host: the behavior of AM fungi. *Mycorrhiza*. 8: 123-130.
- Goicoechea, B., Dolezal, K., Antolin, M.C., Strand, J. y Sanchez-Diaz, M. 1995. Influence of mycorrhizae and rhizobium on cytokinin content in drought stressed alfalfa. *Journal of Experimental Botany*. 46: 1543-1549.
- González-Chávez, M.C.A., Gutiérrez-Castorena, M.C. y Wright, S. 2004. Hongos micorrízicos arbusculares en la agregación del suelo y su estabilidad. *Terra Latinoamericana*. 22: 507-514.
- Graham, J.H., Eissenstat, D.M. y Drouillard, D.L. 1991. On the relationship between a plants mycorrhizal dependency and the rare of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization. *Functional Ecology*. 5: 773-779.
- Gryndler, M., Hřelová, H., Cajthamal, T., Havráňková, M., Řezáčová, V., Gryndlerová, H. y Larsen, J. 2009. Influence of soil organic matter decomposition on arbuscular mycorrhizal fungi in terms of asymbiotic hyphal growth and root colonization. *Mycorrhiza*. 19: 255-266.
- Harley, J.L., y Smith, S.E. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. London: Academic Press. New Jersey, USA.
- Harley, J.L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycological Research*. 92: 129–139.
- Harrison, M.J. y van Buuren, M.L. 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*. 378: 626-629.
- 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.
- Heath, I. B. 1990. *Tip Growth in Plants and Fungi*. Academic Press, London.
- Heinemeyer, A. y Fitter, A.H. 2004. Impact of temperature on the arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis: growth responses of the host plant and its AM fungal partner. *Journal of Experimental Botany*. 396: 525-534.
- Hepper, C.M. 1977. A colorimetric method for estimating vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *Soil Biology and Biochemistry*. 9: 15-18.
- Hesp, P.A. 1990. A review of biological and geomorphological processes involved in the initiation and development of incipient foredunes. *Proceedings of the Royal Society B*. 96: 181-202.
- Hesp, P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environment*. 21: 165-191.

- Hodge, A., Campbell, C.D. y Fitter, A.H. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*. 413: 297-299.
- Hu, Y., Rillig, M., Xiang, D., Hao, Z. y Chen, B. 2013. Changes of AM fungal abundance along environmental gradients in the arid and semi-arid grasslands of Northern China. *PLOS One*. 8: 1-10.
- Hunt, G.A. y Fogel, R. 1983. Fungal hyphal dynamics in a western Oregon Douglas-fir stand. *Soil Biology and Biochemistry*. 15: 641-649.
- Levinsh, G. 2006. Biological basis of biological diversity: physiological adaptations of plants to heterogeneous habitats along a seacoast. *Acta Universitatis Latviensis*. 710: 53-79.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos. México, D.F. pp 8-11.
- Jakobsen, I., Abbott, L.K. y Robson, A.D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist*. 120: 371–380.
- Jakobsen, I. 1998. Extraction and quantification of soil hyphae. *Development and Function of the mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi Workshop*. Uppsala, Sweden. 7-9 p.
- Jakobsen, I., Smith, S.E., y Smith, F.A. 2002. Function and diversity of arbuscular mycorrhizae in carbon and mineral nutrition. En: van der Heijden, M.G.A., y Sanders, I.R. (Editores). *Mycorrhizal ecology*. Springer. New York. pp 75-92.
- Janos, D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. En: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. y Chadwick, A.C. (Editores). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford, pp 327–345.
- Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I.R. y Frossard, E. 2003. Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecological Applications*. 13: 1164-1176.
- Jasper, D.A., Abbott, L.K. y Robson, A.D. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 112: 93-99.
- Jasso-Flores, R.I. 2010. Determinación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Johnson, N.C., Graham, J.H. y Smith, F.A. 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., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R.M., Moore, J., Moutoglis, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowar, J., Wilson, G. y Zabinski, C. 2006. From Liliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *BioScience*. 56: 889-900.

- Joner, E.J., Briones, R. y Leyval, C. 2000. Metal binding capacity of arbuscular mycorrhiza mycelium. *Plant and Soil*. 226: 227-234.
- Koske, R.E. y Polson, W.R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization?. *BioScience*. 34: 420-424.
- Kramer, P.J. y Boyer, J.S. 1997. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. San Diego, USA.
- Kucey, R.M.N. y Diab, G.E.S. 1984. Effects of lime, phosphorus, and addition of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal fungi on indigenous VA fungi and growth of alfalfa in a moderately acidic soil. *New Phytologist*. 98: 481-486.
- Kucey, R.M.N. y Paul, E.A. 1982. Biomass of mycorrhizal fungi associated with bean roots. *Soil Biology and Biochemistry*. 14: 413-414.
- Kumler, M.L. 1997. Critical environmental factors in dry coastal ecosystems. En: van der Maarel, E. (Editor). *Dry coastal ecosystems: general aspects*. Elsevier. Amsterdam. pp 387-409.
- Leake, J., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, B. y Read, D. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1016-1045.
- Liu, H., Trieu, A.T., Blaylock, L.A. y Harrison, M.J. 1998. Cloning and characterization of two phosphate transporters from *Medicago truncatata* roots: regulation in response to phosphate and to colonization by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 11: 14-22.
- Liu, A., Wang, B. y Hamel, C. 2003. Arbuscular mycorrhiza colonization and development at suoptimal root zone temperature. *Mycorrhiza*. 14: 93-101.
- Lodge, D.J. 1989. The influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo-and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant and Soil*. 117: 243-253.
- Lovato, P.E., Gianinazzi-Pearson, V., Trouvelot, A. y Gianinazzi, S. 1996. The state of art of mycorrhizas and micropropagation. *Advances in Horticultural Sciences*. 10: 46-52.
- Lugo, M.A., González, M.E. y Cabello, M.N. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: Seasonal variation of colonization studied, along with its relations to grazing and metabolic host type. *Microbiology*. 95: 407.
- Martínez, L.B. y Pugnaire, F.I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y plantas: algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*. 18: 44-54.
- Martínez-García, L.B. 2011. Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos: Respuesta a factores de estrés ambiental. *Ecosistemas*. 20: 117-120.
- Materechera, S.A., Dexter, A.R. y Alston, A. M. 1991. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. *Plant Soil*. 135: 31-41.
- Matsubara, Y. y Harada, H. 1996. Effect of constant and diurnally fluctuating temperatures on arbuscular mycorrhizal fungus infection and growth of infected asparagus (*Asparagus officinalis* L) seedlings. *Journal of the Japanese Society for the Horticultural Science*. 65: 565-570.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L. y Swan, J.A. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 115: 495-501.

- Menge, J.A., Jarrel, W.M. y Labanauskas, C.K. 1982. Predicting mycorrhizal dependency of Troyer citrange on *Glomus fasciculatum* in California citrus soils and nursery mixes. *Soil Science Society of American Journal*. 46: 762-768.
- Miller, R.M., Reinhardt, D.R. y Jastrow, J.D. 1995. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*. 103: 17- 23.
- Miller, R.M. y Jastrow, J.D. 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. En Kapulnick, Y. y Douds Jr., D.D. (Editores). *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function*. Kluwer Academic Press, Dordrecht (Netherlands). pp. 9-18.
- Ming, T. y Hui, C. 1999. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on alkaline phosphorus activities on *Hippophae rhamnoides* drought-resistance under water stress conditions. *Trees*. 14: 113-115.
- Miranda, F. 1978. *Vegetación de la Península Yucateca*. Colegio de Posgraduados. Chapingo, México. Segunda impresión. 271 pp.
- Montaño, N.M., Camargo-Ricalde, S.L., García-Sánchez, R. y Monroy-Ata, A. 2007. *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi Prensa SA de CV. UAM-Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp.
- Montaño, N. M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández, L. V., Álvarez-Sánchez, J., González, M. C. A., y Ferrera-Cerrato, R. 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: An historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*. 57: 111-126.
- Moreira-Souza, M., Trufem, A.F.B., Gomes-da-Costa, S.M. y Cardoso, E.J.B.N. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acaucaria angustifolia* (Bert) O. Kzite. *Mycorrhizal*. 13: 211-215.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio*. 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P. y Espejel, I. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean Sea of Mexico. *Vegetatio*. 66: 147-182.
- Moreno-Casasola, P. 2009. Dunes. En: Jørgensen, S.E. (Editor). *Ecosystem Ecology*. Elsevier, Amsterdam. pp 241-246.
- Moreno-Casasola, P., Espejel, I., Castillo, S., Castillo-Campos, G., Durán, R., Pérez-Navarro, J.J., León, J.L., Olmsted, I. y Trejo-Torres, J. 1998. Flora de los ambientes arenosos y rocosos de las costas de México. En: Halffter, G. (Editor). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica Vol. II. Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. pp 177-258.
- Newbould, P. y Rangeley, A. 1984. Effect of lime, phosphorus and mycorrhizal fungi on growth, nodulation and nitrogen fixation by white clover (*Trifolium repens*) grown in U.K. hill soil. *Plant and Soil*. 76: 105-114.
- Nilsson, M., y Rülcker, C. 1992. Seasonal variation of active fungal mycelium in an oligothropic Sphagnum Mire Norther Sweden. *Soil Biology and Biochemistry*. 24: 795-804.

- Nouri, E., Breuillin-Sessoms, F., Feller, U., Reinhardt, D. 2014. Phosphorous and Nitrogen Regulate Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Petunia hybrid. *Public Library of Science*. 9: 1-14.
- Olsson, P.A. 1999. Signature fatty acids provide tools for the determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *Federation of European Microbiological Societies, Microbiology Ecology*. 29: 303-310.
- Osorio-Miranda, M. 2011. Producción de un biofertilizante a partir de HMA para el cultivo de maíz en suelo de sabana. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. México, Tabasco.
- Pacovsky, R.S. 1986. Micronutrient uptake and distribution in mycorrhizal or phosphorus-fertilized soybeans. *Plant and Soil*. 95: 379-388.
- Peroza, C.V. y Pérez, C.A. 2010. Efecto de parámetros físicos, químico y salinidad sobre la densidad poblacional y la colonización de micorrizas arbusculares en pasto angletón en el municipio de Tolú, Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*. 2: 312-324.
- Phillips, J. M. y Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment to infection. *Transactions of the British Mycological Society*. 55: 158-161.
- Ramos-Zapata, J.A., Zapata-Trujillo, R., Ortíz-Díaz, J. y Guadarrama, P. 2011. Arbuscular mycorrhizas in a tropical coastal dune system in Yucatan, Mexico. *Fungal Ecology*. 4: 256-261.
- Randall, R.E. y Scott, G.A.M. 1997. Communities of sand and shingle beaches. En: van der Maarel, E. (Editor). *Dry coastal ecosystems: General aspects*. Elsevier. Amsterdam. pp 263-274.
- Rillig, M.C. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecological Letters*. 7: 740-754.
- Rillig, M.C y Mummey, D.L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*. 147: 41-53.
- Rose, S.L. 1988. Above and belowground community development in a maritime sand dune ecosystem. *Plant and Soil*. 109: 215-226.
- Rozema, J.P., Bijwaard, G., Prast, G. y Broekman, R. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio*. 62: 499-521.
- Sainz-Rozas, H.R., Echeverria, H.E. y Angelini, H.P. 2011. Niveles de carbono orgánico y pH en suelos agrícolas de las regiones pampeana y extrapampeana argentina. *Ciencia del suelo*. 29: 6-12.
- Sánchez de Prager, M. 2010. "Metodologías Básicas Para El Trabajo Con Micorriza Arbuscular Y Hongos Formadores De Micorriza Arbuscular". Universidad Nacional De Colombia Sede Palmira, Colombia. 139pp.
- Sánchez-Gallén, I. y Guadarrama-Chávez, P. 2003. Parte V: El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de las plántulas. En Álvarez-Sánchez, J. y García-Naranjo, E. (Editores). *Ecología del suelo en la selva Tropical húmeda*. Instituto de Ecología, Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 316 pp.

- Schalamuk, S., Velazquez, S., Simón, M.R. y Cabello, M. 2014. Effect of *Septoria* leaf blotch and its control with commercial fungicides, on arbuscular-mycorrhizal-fungal colonization, spore numbers, and morphotype diversity. *Journal of Plant Protection Research*. 54: 9-14.
- Schellenbaum, L.S., Muller, J., Boller, T., Wiemken, A. y Schuepp, H. 1998. Effects of drought on non-mycorrhizal maize: changes in the pools of non-structural carbohydrates, in activities of invertase and trehalase, and the pools of amino and imino acids. *New Phytologist*. 138: 59-66.
- Serrano-Ysunza, A.A. 2012. Análisis de la colonización y producción de la micorriza arbuscular en dos especies de árboles en una selva húmeda. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Sharma, A.K. y Johri, B.N. 2002. Physiology of nutrient uptake by AMF. En: Sharma, A.K. y Johri, B.N. (Editores). *Arbuscular Mycorrhizae Interactions. Plants, Rhizosphere and Soil*. Science Publishers, Inc. USA. 311 pp.
- Simard, S.W., Beiler, K.J., Bingham, M.A., Deslippe, J.R., Philip, L.J. y Teste, F.P. 2012. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*. 26: 39-60.
- Skipper, H.D. y Smith, G.W. 1979. Influence of soil pH on the soybean-endomycorrhiza symbiosis. *Plant and Soil*. 53: 559-563.
- Smith, F.A. y Smith, S.E. 1990. Solute transport at the interface: ecological implications. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 28: 475-478.
- Smith, S.E. 1995. Discoveries, discussions and directions in mycorrhizal research. En: Verma, A. y Hock, B. (Editores). *Mycorrhiza*. Springer-Verlag. Berlin. pp 3-24.
- Smith, S.E. y Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press. London. 3a edición. 787 pp.
- Smith, S.E. y Smith, F.A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystems scales. *Annual review of plant biology*. 62: 227-250.
- Soedarjo, M. y Habte, M. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal effectiveness in an acid soil amended with fresh organic matter. *Plant and Soil*. 149: 197-203.
- Soka, G.E., Ritchie, M.E. y Mayemba, E.P. 2015. Influence of current land use and edaphics factors on arbuscular mycorrhizal (AM) hyphal abundance and soil organic matter in and near Serengeti National Park. *Journal of Ecology and the Natural Environment*. 7: 158-169.
- Subramanian, K.S. y Charest, C. 1995. Influence of arbuscular mycorrhizae on the metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza*. 5: 273-278.
- Subramanian, K.S. y Charest, C. 1997. Nutritional growth and reproductive responses on maize (*Zea mays* L) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. *Mycorrhiza*. 7: 25-32.
- Subramanian, K.S. y Charest, C. 1999. Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well watered conditions. *Mycorrhiza*. 9: 69-75.

- Sylvia, D.M., Wilson, D.O. y Graham, J.H. 1993. Evaluation of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in diverse plants and soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 25: 705-713.
- Sylvia, D.M., Fuhrmann, J., Hartel, P. y Zuberer, A. 1999. *Principles and applications of soil microbiology*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 550 pp.
- Tinker, P.B. 1975. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. En: Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B. (Editores). *Endomycorrhizas*. Academic Press. New York. pp 353-371.
- Torres, W., Méndez, M., Dorantes, A. y Durán, R. 2010. Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 86: 37-51.
- Toth, R., Miller, R.M., Jarstfer, A.G., Alexander, T. y Bennett, E.L. 1991. The calculation of intraradical fungal biomass from percent colonization in vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Mycologia*. 83: 553-558.
- 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.
- Valdés, C., Bourillón, L., Cervantes, M., Chavarría, E., Gutiérrez, J., Muñoz, M., Oriza, A. y Tordesillas, M. 1992. Programa Conceptual de Manejo de la Reserva Especial de la Biosfera Ría Lagartos. ITESM-Campus Guaymas. México.
- van Aarle, I.M., Olsson, P.A. y Sönderström, 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.
- Vierheilig, H. 2004. Regulatory mechanisms during the plant-arbuscular mycorrhizal fungus interaction. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1166- 1176.
- Virginia, R.A., Jenkins, M.B. y Jarrell, W.M. 1986. Depth of root symbiont occurrence in soil. *Biology and Fertility of Soils*. 2: 127-130.
- Werner, T., Motyka, V., Strnad, M. y Schmölling, T. 2001. Regulation of plant growth by cytokinin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 10487-10492.
- Wolfe, B.E., Weishample, P.A. y Klironomos, J.N. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology*. 94: 905-914.
- Wright, S.F., Rillig, M.C. y Nichols, K.A. 2000. Glomalin: a soil protein important in carbon sequestration. *Abstract Paper American Chemical Society*. 220: 721-725.

Apéndice 1

Tinción y cuantificación de la colonización intrarradical.

El método utilizado para la tinción de raíces micorrizadas es el de tinción con azul de tripano, descrito por Phillips y Hayman (1970) en el cual el procedimiento a seguir es el siguiente:

- a. Lavar las raíces con abundante agua corriente.
- b. Se ponen en rejillas con las raíces en un recipiente para su tratamiento químico, procurando que éstas no lleguen hasta el tope.
- c. Se cubren las raíces con solución de KOH al 10%.
- d. Se coloca el recipiente con las raíces a baño maría (90°C) durante 10 a 15 minutos.
- e. Se lavan las rejillas con agua corriente, utilizando preferiblemente un tamiz adecuado para evitar pérdidas durante el enjuague; se lavan y se dejan en agua oxigenada al 10%. Se revisan aproximadamente a los 15 minutos para verificar la decoloración de las raíces; si no es total se pueden dejar unos minutos más.
- f. Las raíces se lavan con agua corriente y se agrega una solución de HCl al 1N durante 10-15 minutos.
- g. Se decanta el HCl sin lavar con agua y se adiciona el Azul de Tripano al 0.05% hasta que tape la totalidad de las rejillas; se dejan teñir toda la noche.
- h. Por último se montan las raíces en un portaobjetos calculando una longitud de las raíces de un centímetro y medio tratando de colocar de 15-20 raíces por laminilla.
- i. La determinación del porcentaje de colonización, se basa en la observación microscópica de segmentos teñidos de raíces. Se hacen tres barridos, uno arriba, uno en medio y uno abajo con el objetivo 40x; se cuantifican aquellos campos de observación que presentan estructuras fúngicas (hifas, arbuscúlos, vesículas y ovillos), al igual que los segmentos no colonizados.
- j. Se obtienen los porcentajes de colonización total y por estructura.

Apéndice 2

Extracción de micelio extrarradical

La extracción de micelio extrarradical se realizó de acuerdo a Miller y Jastrow (2000) modificado por Jasso-Flores (2010) y Sánchez de Prager (2010). Los pasos a seguir de este procedimiento se detalla a continuación:

- a. Se toman 5g de suelo húmedo previamente tamizados en tamiz del número 10.
- b. La muestra se coloca en un matraz Erlenmayer de vidrio de 500 ml.
- c. Se le adicionan 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato de sodio.
- d. La solución se agita vigorosamente para deshacer los agregados.
- e. El frasco se coloca en la agitadora de plancha durante una hora y media a 180 rpm aproximadamente, tapándolo con un pedazo de papel aluminio.
- f. Durante este tiempo puede armarse el equipo de la bomba de vacío que se utilizará posteriormente.
- g. Una vez transcurrido el tiempo de agitación se toman dos alícuotas de 6 ml de la solución del suelo y se colocan en otro matraz de 500 ml. Las muestras se toman con la agitación en curso y evitando que provenga del fondo del recipiente.
- h. A los 12 ml de solución se le adicionan otros 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato.
- i. Nuevamente se coloca el matraz cubierto en el agitador de plancha a aproximadamente 180 rpm durante 20 minutos.
- j. Se toman cuatro alícuotas de 5 ml de la solución, tomando en cuenta las mismas consideraciones que el paso anterior. Todas las alícuotas se pasan a través de un tamiz del número 400, descartando lo que pasa a través del tamiz.
- k. Se coloca en la bomba de vacío una membrana de nitrocelulosa de 45 μ m de apertura. Sobre el embudo de la bomba se lava con abundante agua lo que no pasa a través del tamiz con la bomba encendida, para quitar el exceso de

colorante, sin apagar la bomba se retira el embudo del equipo y se espera a que se remueva el exceso de humedad.

- n. Para finalizar se apaga la bomba y se monta la membrana sobre un portaobjetos con pvgl (permount), se deja secar por 30 minutos y luego se coloca un cubreobjetos.

Apéndice 3

Cuantificación de micelio extrarradical total

La cuantificación se realizó por medio de la técnica utilizada por Jakobsen (1998), con la modificación en cuanto al número de observaciones por muestra de 25 a 70 observaciones; el volumen de la alícuota se aumentó de 3 a 12ml.

- a. Medir la longitud de la unidad de la rejilla en el ocular de 10×10 sobre el filtro, en mm, usando un objetivo micrométrico.
- b. La longitud total de la hifa sobre el área de filtrado cubierta por 25 rejillas (H):

$$H = 11/14 \times N \times \text{unidad de rejilla} \quad (\text{mm})$$

Donde N = número total de intersecciones en 25 campos de observación.

- c. Determinar el área filtrable sobre el filtro (FA) en mm².
- d. Calcular el área filtrada cubierta por las 25 unidades de observación (área contable CA):

$$CA = (10 \times \text{unidad de rejilla})^2 \times 70 \quad (\text{mm}^2)$$

- e. Calcular la longitud total de la hifa sobre un filtro (HL):

$$HL = (H / CA) \times FA \quad (\text{mm})$$

- f. Calcular el total de la hifa en la muestra de suelo (TL):

$$TL = ((HL / 12\text{ml}) \times 250\text{ml}) / 5\text{g} \quad (\text{mm/g})$$

Dónde: 5g es el peso de la muestra de suelo seco, 250ml es el volumen de agua donde la muestra fue suspendida y 12ml es la alícuota de la suspensión pipeteada del suelo sobre el filtro.

- g. Tomar la media de los valores TL dados para las 2 submuestras x 2 filtros por muestra de suelo.

Apéndice 4

Tabla que muestra la relación de los factores edáficos con el porcentaje de colonización intrarradical y el micelio extrarradical.

Factores edáficos				Colonización intrarradical					Micelio extrarradical
%C*	%MO*	CIC*	pH*	P*	%total	%hifas	%arbúsculos	%vesículas	Long ME*
5.46	9.41	7.67	7.89	11.77	100.00	100.00	49.00	24.00	5.20
5.22	8.99	4.46	7.88	10.07	100.00	100.00	51.00	12.00	7.88
5.47	9.43	7.35	7.88	13.69	100.00	100.00	47.00	28.00	14.56
6.28	10.83	5.11	7.94	8.75	100.00	100.00	52.00	16.00	21.81
4.71	8.11	9.75	7.92	8.82	100.00	100.00	59.00	27.00	11.81
8.01	13.81	6.05	7.88	10.20	98.00	98.00	42.00	39.00	9.42
6.74	11.62	6.69	7.94	9.41	100.00	100.00	39.00	46.00	6.68
6.51	11.22	6.22	7.77	5.86	100.00	100.00	51.00	32.00	7.19
5.51	9.49	4.16	7.89	11.54	100.00	100.00	31.00	36.00	6.03
8.79	15.15	10.23	7.71	5.55	99.00	99.00	47.00	18.00	4.38
1.59	2.74	11.02	7.97	4.22	100.00	100.00	44.00	33.00	11.75
2.51	4.33	11.63	8.03	3.82	98.00	98.00	46.00	9.00	18.36
1.73	2.99	9.63	7.96	4.88	100.00	98.97	40.21	13.40	5.05
3.52	6.07	9.81	7.92	12.85	100.00	100.00	58.76	13.40	5.30
5.71	9.84	10.11	7.92	9.49	97.00	100.00	49.00	15.00	7.22
4.75	8.2	12.41	8.04	4.38	100.00	98.00	39.00	30.00	7.69
6.69	11.53	11.95	7.77	7.68	100.00	100.00	26.00	52.00	17.67
3.95	6.81	7.34	7.79	9.01	100.00	100.00	37.00	42.00	13.54
8.85	15.26	10.33	7.69	6.93	100.00	100.00	31.00	37.00	7.41
5.66	9.75	9.42	7.9	4.08	97.96	100.00	29.59	42.86	5.08
5.45	9.39	7.79	7.92	ND	100.00	100.00	48.00	52.00	7.83
5.57	9.6	6.61	8	4.23	97.96	100.00	47.96	39.80	6.52
5.95	10.26	5.78	8.05	3.89	98.99	100.00	45.45	22.22	9.94
9.83	16.94	4.93	7.98	1.86	100.00	100.00	38.00	52.00	13.13
2.22	3.83	5.76	7.78	7.94	96.91	100.00	36.08	40.21	6.74
9.77	16.84	0.34	7.62	3.09	100.00	100.00	50.00	26.00	10.84
9.3	16.03	3.55	7.9	4.05	100.00	100.00	42.00	25.00	4.27
9.88	17.03	5.08	7.65	7.50	100.00	100.00	24.00	25.00	7.22
6.37	10.97	7.29	7.74	12.74	99.00	99.00	45.00	30.00	4.69
4.94	8.52	7.98	7.79	14.88	99.00	99.00	45.00	16.00	5.33
3.34	5.75	9.24	8	30.25	100.00	100.00	44.09	19.35	4.12
0.94	1.63	6.04	7.45	16.64	100.00	100.00	47.00	30.00	4.67
1.66	2.85	8.63	7.56	11.71	100.00	100.00	66.00	17.00	12.27
3.83	6.6	6.89	7.7	28.83	100.00	100.00	54.02	36.78	6.10
3.77	6.5	7.97	7.64	28.89	100.00	100.00	50.00	25.00	3.96
10.11	17.43	12.17	7.56	21.70	98.00	98.00	49.00	18.00	5.79
0.96	1.66	5.23	7.6	13.55	98.98	98.98	51.02	20.41	5.42
12.06	20.79	7.44	7.68	13.28	96.00	96.00	49.00	10.00	5.60
2.9	5	10.65	7.58	39.58	100.00	100.00	44.00	20.00	6.48
5.22	8.99	9.11	7.76	16.37	98.78	97.56	30.49	18.29	5.47
1.09	1.89	7.76	7.67	13.29	100.00	100.00	53.45	22.41	5.27
1.64	2.83	8.99	7.66	13.25	90.00	87.00	60.00	14.00	4.64
1.26	2.17	9.39	7.64	4.20	98.00	95.00	59.00	29.00	1.79
4.55	7.85	11.11	7.56	14.98	95.00	88.00	69.00	31.00	4.19
3.29	5.68	10.55	7.58	6.56	100.00	100.00	74.44	40.00	5.43
1.77	3.05	8.14	7.67	33.98	100.00	100.00	53.00	45.00	11.12

1.4	2.41	11.54	7.62	32.41	97.94	94.85	43.30	12.37	4.63
4.32	7.45	11.98	7.61	14.46	100.00	100.00	53.68	31.58	6.68
3.79	6.53	5.84	7.55	26.59	97.92	97.92	42.71	26.04	4.79
3.06	5.27	6.07	7.64	24.09	92.31	91.03	50.00	29.49	9.04
1.35	2.33	7.37	7.69	32.35	100.00	98.85	45.98	40.23	5.98
3.45	5.95	11.18	7.76	42.79	100.00	93.48	51.09	41.30	7.61
1.9	3.28	6.43	7.68	39.85	100.00	90.16	29.51	16.39	5.53
1.84	3.17	6.44	7.9	35.98	98.00	95.00	32.00	32.00	6.58
0.72	1.24	4.73	7.69	29.02	98.65	95.95	32.43	25.68	6.62
1.2	2.06	7.39	7.59	23.21	100.00	94.00	45.00	36.00	9.46
2.91	5.02	7.38	7.6	26.92	100.00	97.78	36.67	34.44	19.84
1.79	3.09	7.2	7.54	40.72	97.00	97.00	35.00	33.00	4.28
0.91	1.56	1.15	7.55	63.88	91.57	90.36	20.48	31.33	10.74
1.41	2.43	1.38	7.59	44.62	100.00	100.00	43.82	38.20	10.55

*%C= contenido de carbono total

*%MO= contenido de materia orgánica

*CIC= Capacidad de intercambio catiónico

*pH= expresado en unidades (Cmol(+)/Kg)

*P= concentración de fósforo disponible (mg/kg⁻¹)

*LongME= Longitud de micelio extrarradical (m/g)