



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E  
INVESTIGACION (UMDI), SISAL, YUCATÁN.**

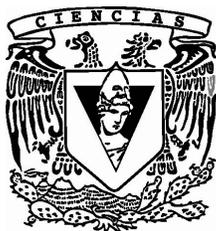
**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD VEGETAL Y SU  
ASOCIACIÓN MICORRÍCICA EN UNA ISLA DE  
BARRERA EN FORMACIÓN “LA CARBONERA”,  
CHUBURNÁ, YUCATÁN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
LICENCIADO EN MANEJO DE LA ZONA  
COSTERA**

**P R E S E N T A:**

**ARMANDO CARMONA ESCALANTE**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA  
CHÁVEZ**

**SISAL, YUCATÁN**

**2011**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo es producto de la ayuda de diversas personas. En primer lugar y de manera muy especial quiero agradecer a la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez por dirigir esta tesis, cuyo ejemplo e influencia tanto humana como académica fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo.

Quiero agradecer a mi familia por ayudarme en todos los momentos de mi vida y quiero agradecer de manera especial a mi tía Ámbar Jacqueline Escalante Díaz por dedicar parte de su tiempo para mi formación académica.

Quiero expresar un sincero agradecimiento a las personas que fungieron como sinodales y revisaron esta tesis: Dra. Silvia Castillo Argüero, Dr. José Alberto Ramos Zapata, Dr. Noé Manuel Montaña Arias y Biol. Lilia Emma Carrillo Sánchez.

Agradezco al Dr. José Alberto Ramos Zapata por dedicar parte de su tiempo en el análisis e interpretación de datos de este trabajo y poder realizar gran parte de mi fase de laboratorio en las instalaciones de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UADY.

Quiero agradecer a Luis Salinas Peba por ayudarme en la identificación de las especies vegetales y a Diana Fabián Méndez y Uriel Solís por ayudarme en la fase de campo.

Quiero agradecer especialmente a la M. en C. Laura Hernández Cuevas por enseñarme a identificar las esporas de los HMA y dedicar parte de su tiempo en la realización de este trabajo.

A todos mis compañeros del laboratorio de Ecología, gracias por la ayuda que en todo momento me han brindado, pero principalmente a Maribel Badillo por ayudarme en la fase de campo y a Paty Guadarrama por su amistad e impulso en este trabajo.

Quiero agradecer al proyecto “Métodos para monitorear comunidades de peces en la zona costera, 20009” a cargo del Dr. Xavier Chiappa Carrara y Maribel Badillo por poder realizar mi fase de campo y a todo el personal que participo en las salidas de campo.

Quiero agradecer especialmente a la Dra. Flor Árcega Cabrera por sus consejos durante toda mi Licenciatura y por brindarse su apoyo en todo momento.

Quiero agradecer a todos mis compañeros del EPOMEX especialmente a Sara Balam y a Lizbeth Chi por su amistad y su apoyo.

Quiero agradecer a mis amigos Humberto Sánchez, Eduardo Sáenz a mi hermano Jorge Carmona, a mi primo Eduardo Fuente y a Tania Villas por mantenerme siempre su confianza, por sus consejos y su apoyo en todo momento.

## Contenido

Resumen.....	6
Introducción.....	7
Antecedentes	
1.- Disturbio natural.....	9
1.1.- Huracanes.....	9
1.2.- Efecto de los disturbios.....	11
2.- Definición de la zona costera y sus ambientes.....	11
2.1.-Lagunas Costeras.....	12
2.2.-Islas de barrera.....	12
2.3.- Las dunas costeras.....	13
2.3.1.- Importancia ecológica de las dunas costeras.....	14
2.3.2.- Topografía y microambientes.....	14
2.1.3.- Estratificación.....	15
2.3.4.- Establecimiento y sucesión de especies vegetales.....	15
2.3.5.- Estudios en México.....	16
2.3.6.-Disturbios y sucesión.....	16
2.3.7.-Riqueza de especies.....	18
3.- Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).....	19
3.1.- Factores que afectan la colonización de los HMA.....	20
3.2.-Estructuras fúngicas.....	21
3.3.- Ciclo de vida y dispersión.....	23
3.4.- Importancia de los Hongos Micorrizógenos Arbusculares en dunas.....	24
4.-Hipótesis.....	26
5.- Objetivo General.....	27
5.- Objetivos Particulares.....	27
6.- Área de estudio.....	28
6.1.- Clima.....	28
6.2.- Geología.....	29
6.3.- Flora y Fauna.....	29
7.- Material y Métodos.....	31
7.1.-Trabajo de Campo.....	31
7.1.1.-Vegetación.....	31
7.2.-HMA.....	34
7.2.1.-Colecta de Raíces.....	34
7.2.2.-Colecta del suelo.....	35
7.3.-Trabajo de laboratorio.....	35
7.3.1.- Colonización micorrízica.....	35
7.3.2.- Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica.....	36

7.3.3.- Separación e identificación de esporas.....	37
7.4.- Análisis de suelo.....	38
7.5.-Análisis de Datos.....	38
7.5.1.-Vegetación.....	38
7.5.2.- Cobertura.....	38
7.5.3.- Riqueza.....	39
7.5.4.- Diversidad.....	39
7.5.5.- Índices de similaridad.....	39
7.5.6.- Distribución espacial de los organismos.....	40
7.6.- Hongos Micorrizógenos Arbusculares.....	41
7.6.1.- Porcentaje de colonización micorrízica.....	41
7.6.2.- Esporas.....	41
8.- Comparación de resultados .....	41
8.- Resultados.....	42
8.1.- Vegetación.....	42
8.1.1.- Cobertura.....	44
8.2.2.-Riqueza.....	44
8.3.3.- Diversidad.....	43
8.4.4.-Índices de similitud.....	46
8.5.5.- Distribución espacial.....	47
8.6.- Hongos Micorrizógenos Arbusculares.....	48
8.6.1.-Principales estructuras fúngicas.....	49
8.6.2.-Esporas.....	51
9.- Análisis de suelo.....	52
10.- Discusión.....	53
10.1.- Vegetación.....	53
10.2.- HMA.....	56
11.- Conclusión.....	59
12.- Referencias bibliográficas.....	60

## Resumen

Las especies vegetales se establecen de forma exitosa en ambientes recientes de acuerdo con sus características de historia de vida y a su interacción con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) que les ayudan a explorar y tomar de manera eficiente nutrientes y agua. Con el fin de conocer la composición y estructura de especies vegetales en una isla de barrera y su estatus micorrícico en “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán, se trazó una línea desde el inicio de la isla de barrera hasta el extremo distal (550 m), cada 50 m se colocaron tres cuadrados de 5x5 m, en la parte central del brazo (C), a 10 m del lado del mar (M) y a 10 m del lado de la laguna costera (L). En cada cuadro se identificaron las plantas y se estimó su porcentaje de cobertura, se colectaron sus raíces y se cuantificó el porcentaje de colonización por HMA y se colectó 1 kg de suelo rizosférico para aislar, cuantificar e identificar las esporas de HMA. Los resultados indican la presencia de 13 especies vegetales pertenecientes principalmente a las familias Amaranthaceae, Cruciferae, Fabaceae, Poaceae y Euphorbiaceae; con una cobertura menor al 5%, la especie dominante fue *Amaranthus greggii*. Todas las especies analizadas presentaron colonización micorrícica tipo *Arum* y no se presentaron diferencias significativas en los valores de colonización en las diferentes zonas estudiadas (C=59±3.07%, L=58±2.75% y M=59±3.10%). No se encontraron esporas de HMA en el suelo rizosférico, lo que significa que las pocas esporas que llegan germinan y establecen la asociación de manera inmediata si se encuentra una planta potencialmente hospedera. Los resultados indican que las especies de plantas pioneras se asocian con HMA lo cual podría facilitar su establecimiento al solventar sus requerimientos nutricionales e hídricos.

## Introducción

Las zonas costeras son espacios en donde interactúan los sistemas marinos, lacustres y terrestres (Carter, 1988). La zona costera de la Península de Yucatán es afectada principalmente por huracanes (Rivera-Arriaga, 2004) los cuales son capaces de causar cambios en la disponibilidad de nutrientes y sustrato, así como en la estructura de la comunidad (Pickett y White, 1985), que dependiendo de su intensidad, pueden llegar a eliminarla dando lugar a la creación de nuevos hábitats (González-Loera y Moreno-Casasola, 1992).

El Huracán Gilberto en 1988 ocasionó cambios en la estructura del cuerpo lagunar “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán, 14 años después el Huracán Isidoro destruyó el cordón litoral; a partir de entonces existe una conexión entre el sistema lagunar y el mar. Actualmente se está formando una Isla de barrera, la cual está siendo colonizada por especies vegetales conforme se va acumulando sustrato (Badillo, 2009).

El proceso de sucesión vegetal comienza con la ocupación del hábitat por especies pioneras que son capaces de tolerar condiciones extremas como: la baja disponibilidad de agua, el enterramiento producido por el movimiento de arena, el grado extremo de salinidad y la elevada temperatura del suelo (Moreno-Casasola, 1982, 1986; Martínez, 1997). Una forma de solventar estas condiciones y lograr un establecimiento exitoso es a través de su interacción mutualista con los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

Diversos autores han demostrado los beneficios que estos hongos ofrecen a sus hospederos: crean una mayor resistencia a situaciones de estrés hídrico (Azcón-Aguilar y Barea, 1996), mejoran las propiedades físico-químicas y estructurales del suelo (Requena *et al.*, 2001), facilitan la sucesión vegetal (Sanders *et al.*, 1996) e incrementan la diversidad de las comunidades vegetales (van der Heijden *et al.*, 1998). En México son pocos los trabajos realizados con HMA en sistemas costeros, y se han enfocado principalmente a la vegetación establecida sobre dunas.

Se han reportado estudios basados en la ecofisiología de algunas especies de dunas costeras del Golfo de México, Veracruz (Corkidi y Rincón, 1998), así como la descripción de las esporas de HMA en Baja California (Sigüenza *et al.*, 1996). En particular para la Península de Yucatán, se ha reportado presencia de asociaciones micorrícicas en las plantas establecidas sobre dunas costeras en el litoral norte del estado de Yucatán (Carrillo *et al.*, 2004), así como el número de propágulos de HMA infectivos en las dunas costeras de Sisal, Yucatán (Ramos-Zapata *et al.*, 2011).

En relación a la vegetación, en México se ha reportado la estructura y composición de la vegetación costera de una Isla de barrera en Baja California Sur (Romero, 2006), sin embargo, no se ha estudiado su asociación con HMA, debido a lo cual surge el interés de estudiar la estructura y composición vegetal de la Isla de barrera de “La Carbonera”, compararla con la vegetación establecida sobre las dunas costeras aledañas y cuantificar la presencia de colonización micorrícica en las plantas, así como esporas de HMA en la rizósfera.

## **ANTECEDENTES**

### **I. Disturbio natural**

Los disturbios son eventos relativos en el tiempo capaces de alterar la estructura de una población, comunidad o ecosistema, cambiando la disponibilidad de los recursos y del sustrato (Pickett y White, 1985). De acuerdo con Sousa (1984), un disturbio es un evento puntual que provoca la mortalidad, desplazamiento y el daño de uno o más organismos, generando directa o indirectamente una oportunidad para que nuevos individuos puedan establecerse en el medio ambiente. Por lo tanto, un disturbio representa una fuente de recursos que puede ser aprovechada por los organismos, asimismo se ha señalado su importancia como un agente de selección natural (Sousa, 1984).

Las características y efectos de los disturbios dependen también de la movilidad de los organismos afectados. En el caso particular de las plantas, organismos sésiles, el disturbio puede caracterizarse con base en el tamaño del área perturbada, la magnitud del evento, su frecuencia y predictibilidad (Vega, 2007).

#### **I.1 Huracanes**

En la Península de Yucatán los huracanes son uno de los eventos meteorológicos de mayor impacto puntual (Rivera-Arriaga, 2004). De acuerdo con la SEMARNAT (2003), un huracán es “un viento muy fuerte que se origina en el mar, que gira en forma de remolino acarreando humedad en enormes cantidades y que al tocar áreas pobladas, generalmente causa daños importantes”. Poseen sistemas de vientos que se originan en las zonas tropicales y que se intensifican en movimientos de rotación alrededor de un centro de baja presión, cuentan con valores de temperaturas superficiales del agua oceánica por arriba de los 27° C (Rivera-Arriaga, 2004).

Alrededor del mundo existen ocho regiones que son más propensas a sufrir los impactos y daños causados por los huracanes y cada una de ellas incluye varias regiones matriz donde se gestan los huracanes. De estas regiones, cuatro generan eventos que afectan particularmente a México, y de éstas dos pueden afectar la Península de Yucatán (Rivera-Arriaga, 2004).

De acuerdo con SEMARNAT (2003), estas zonas son las siguientes: **1.** Región oriental del Mar Caribe, donde los huracanes surgen desde julio y especialmente entre agosto y octubre. Estos huracanes presentan gran intensidad y largo recorrido, afectan frecuentemente a Yucatán y la Florida (EUA) y, **2.** Región oriental del Atlántico y se presentan principalmente en agosto. Los huracanes de esta zona son de mayor potencia y recorrido, generalmente se dirigen al Oeste penetrando en el Mar Caribe, Yucatán, Tamaulipas y Veracruz, pero también tienden a recurvar hacia el Norte afectando a las costas de EUA (Rivera-Arriaga, 2004).

La península de Yucatán ha recibido a lo largo del tiempo la llegada de huracanes. En 1988, el huracán Gilberto ocasionó una serie de daños cuantiosos para el estado de Yucatán. Estudios socioeconómicos documentan que 45, 000 ha de maíz quedaron muy dañadas y 6, 000 has de frijol quedaron devastadas. En la franja costera, embarcaciones de hasta 100 toneladas fueron arrastradas centenas de metros del litoral (CENAPRED, 2006). En 2005, con la llegada de los huracanes Stan, Wilma y Emily, la península de Yucatán pasó por una de las más fuertes pérdidas que abarcaron desde el sector económico hasta el sector salud (CENAPRED, 2006). Sin embargo, los daños que genera un fenómeno meteorológico en las zonas costeras, no solo se expresa en términos socioeconómicos, sino también a nivel de comunidades y especies vegetales ocasionando el desarraigo y eliminación de las especies vegetales, generando una distribución heterogénea de las semillas (Bazzaz, 1996).

## **1.2. Efecto de los disturbios**

Los Nortes, tormentas tropicales y huracanes forman parte de las perturbaciones recurrentes en las zonas costeras; en las dunas, por ejemplo, se presenta el movimiento de una gran cantidad de arena, por lo que estos sitios funcionan como depósitos de sedimentos (Poggie, 1962; Moreno-Casasola, 1982). Los disturbios que afectan la vegetación establecida sobre dunas costera, son capaces de abrir huecos en las dunas y la arena desnuda comienza a moverse y se desestabiliza, y dependiendo de la intensidad del evento, se llevará a cabo la recuperación del sistema, que puede tomar entre cinco y diez años (Castillo, 2000).

El oleaje puede abrir nuevas entradas de agua a las lagunas costeras, al romper las islas de barrera, puede desestabilizar los sistemas de dunas ocasionando nuevas áreas de arenas activas y puede provocar un incremento del manto freático (Moreno-Casasola y Vázquez 1999). Se considera que tras la llegada de algún disturbio, las dunas costeras son lentas para recuperarse. Boorman y Fuller (1977) llevaron a cabo experimentos en la duna costera de Gran Bretaña mostrando que con 80 caminatas en un mismo sitio durante un mes, se eliminan especies y se empieza a ver arena desnuda; 150 caminatas hacen que se pierda más de la mitad de la vegetación que cubre el lugar.

## **II.- Definición de la zona costera y sus ambientes**

La zona costera representa el límite de interacción entre la tierra y el mar y se puede considerar que cumple dos funciones: detiene el oleaje y sirve como almacén de sedimentos (Moreno-Casasola, 2006). Algunos autores como Carter (1988) la define como el espacio donde los ambientes terrestres influyen en los ambientes marinos, y viceversa, debido a ello es la zona de transición donde interactúan y ejercen influencia estos sistemas, abarca desde el límite marino de la plataforma continental y mar territorial, hasta los límites geopolíticos de los municipios que poseen frente litoral.

Una definición más amplia de la zona costera incluye las interacciones que se producen desde el océano hasta los humedales. En su sentido geográfico incluye también a las dunas, playas, aguas costeras y estuarinas. Con base en ello, la SEMARNAP (2000) propone una definición que pretende establecer un balance entre los criterios funcionales con los operativos y define a la zona costera como “la proporción de territorio desde el límite marino de la plataforma continental y mar territorial, hacia el mar, hasta los límites geopolíticos de los municipios que tienen frente litoral o están contiguos, tierra adentro”. El presente trabajo tienen como objetivo analizar la influencia de la laguna y el mar con respecto a la estructura vegetal y fúngica en una isla de barrera en formación, en este caso se considera el concepto de zona costera de acuerdo a la definición de Moreno-Casasola (2006) y Carter (1988) anteriormente mencionados.

## **2.1.-Lagunas Costeras**

Las lagunas costeras son cuerpos de agua situados a lo largo del litoral, en comunicación permanente o efímera con el mar abierto y que se encuentran parcial o completamente separado de él por una franja de tierra emergida, que puede ser una isla de barrera o conocido en inglés con el termino de “spit’s” (Álvarez-Arellano, 1994). Estos cuerpos de agua representan alrededor del 15% de las costas del mundo. México tiene entre el 30 y 35% de estuarios y lagunas en sus costas del Pacífico, del Golfo de México y del Caribe (Yáñez, 1986).

Las lagunas son consideradas sitios de protección, reproducción y fuente de alimentación para los peces y otros organismos; se encuentran asociadas a una profusa vegetación tanto sumergida como circundante. Reciben los aportes de los productores primarios que las habitan; pero también fluyen los nutrientes generados por la propia productividad primaria y descomposición que se produce en los manglares y en los humedales de agua dulce circundantes (Moreno-Casasola, 2006). La forma básica de una laguna incluye una barrera construida por las olas, tiene un talud ligero hacia la línea de la costa y es una cuenca alargada paralela a la costa acompañada de especies vegetales de manglar como *Rizosphora mangle* (mangle rojo), *Aviceniagerminans* (mangle negro) y *Lagunculariaracemosa* (mangle blanco) (Yáñez, 1986).

## **2.2.-Islas de barrera**

El origen de las islas de barrera ha sido tema de investigación por muchos años, sin embargo, no se ha establecido una sola teoría sobre ello. Algunos autores como Fisher (1982) proponen que la deriva a lo largo de las costas produce grandes lengüetas de tierra que se separan de ésta para formar una isla de barrera. Hoyt (1967) propuso que el origen de las islas de barrera se debe a un incremento del nivel del mar que ocasiona la inundación de las dunas y ondulaciones paralelas a la costa, usando algunos ejemplos del Golfo de México (Ledesma, 2007).

Las islas de barreras son consideradas estructuras estrechas, que presentan crestas de arena alargadas por encima del nivel del mar y se extienden generalmente de forma paralela a la costa, pero separadas del continente por una laguna (Bates y Jackson, 1984).

Están conformadas por sedimentos muy finos, arenas, limos y arcillas, consecuencia de la erosión de las costas por las olas, corrientes, mareas, procesos químicos y viento, que con el paso del tiempo se depositan y consolidan a lo largo de la costa, dando pie a la formación de lagunas costeras entre islas y continentes (Capurro, 2002). Sobre ellas, se establecen una serie de especies vegetales que repiten la zonación presente en sistemas de dunas en el litoral del continente.

La mayoría de las islas de barrera se encuentran deshabitadas, aunque algunas tienen grandes asentamientos humanos, como Ciudad del Carmen (Moreno-Casasola, 2006). En la península de Yucatán un perfil característico tierra-mar está compuesto por selva baja inundable, manglar, laguna, isla de barrera con dunas, playa y la zona marina (Herrera, 2004).

### **2.3.- Las dunas costeras**

Las dunas costeras son grandes acumulaciones de arena que miden desde unos pocos centímetros hasta grandes montículos que pueden alcanzar 25 m y que se distribuyen a lo largo de la costa (Ranwell, 1972). Las primeras dunas se denominan embrionarias y se forman cuando el viento que acarrea la arena encuentra una barrera, que puede ser una planta. Varias de estas pequeñas dunas continúan interceptando arena y crecen hasta unirse y formar un cordón detrás del cual están las dunas. Los sedimentos que las forman provienen del mar, por la acción del oleaje llegan a las playas y quedan expuestos para ser movilizados por el viento que levanta, acarrea y deposita los granos de arena (Ranwell, 1972).

### **2.3.1.- Importancia ecológica de las dunas costeras**

Las especies vegetales que se establecen en las primeras dunas son los productores primarios encargados de incrementar la cantidad de materia orgánica en estos ambientes, que son muy pobres. La cantidad de hojarasca que producen, junto con las ramas caídas y las plantas muertas incrementa la cantidad de nutrimentos del suelo y ayudan a la retención del agua en los poros entre la arena (Moreno-Casasola, 2006).

Las ramas y follaje representan una forma de protección para los animales, desde invertebrados como los cangrejos, hasta aves y mamíferos, conformando un mosaico macroambiental de muchos hábitats (Moreno-Casasola, 2006). Otro punto importante del valor que representan este tipo de comunidades vegetales son los servicios ambientales que le proporcionan al hombre, como señalan Hesp (2000) y Van der Maarel (1993 y 1997), que son:

- 1.- La vegetación que cubre a las dunas atrapa la arena que acarrea el viento y estabiliza la playa, de esta forma hay un abasto de sedimentos continuo que permite que se lleve a cabo su papel de protección.
- 2.- Actúan como un área de filtración de agua de lluvia hacia el subsuelo y evitan inundaciones a los ecosistemas aledaños.
- 3.- Proveen espacio para asentamientos humanos ya que sobre los campos de dunas costeras se han desarrollado gran cantidad de ciudades costeras.
- 4.- Son zonas de refugio o hábitats para diferentes especies de plantas y animales.
- 5.- Son espacios de recreación.

### **2.3.2.- Topografía y microambientes**

La topografía y el grado de estabilización de las dunas costeras están asociados al clima, el origen del sustrato y la topografía local, lo cual a su vez influye sobre la composición florística (Barbour, 1992; Moreno-Casasola *et al.*, 1999). Asimismo, otros factores que se han considerado como los de mayor efecto sobre los sistemas dunares son: el movimiento de la arena (Moreno-Casasola *et al.*, 1982, 1986; Maun, 1990, 1994), la baja capacidad de

retención de agua y las fluctuaciones del manto freático (De Jong y Klinkhamer, 1998; Martínez *et al.*, 1997), la cantidad de nutrimentos disponibles y los cambios de pH en el suelo (Eldred y Maun, 1982; Moreno-Casasola *et al.*, 1982), la alta radiación solar (Moreno-Casasola 1982; Barbour, 1992; Maun 1994) y la aspersion salina (Ranwell, 1972; Maun, 1990; 1994).

### **2.1.3.- Estratificación**

Las dunas costeras presentan una alta cantidad de microambientes y una estratificación que va del mar hacia tierra adentro, de esta forma se han identificado diferentes ambientes, como son ambientes de dunas activas, húmedos e inundables y estabilizados (Castillo y Moreno-Casasola, 1998). Las dunas costeras en el Golfo de México tienen un sustrato arenoso, pobre en nutrimentos, integrado por partículas silíceas con una diversa variabilidad de arena calcárea, mientras que en el Caribe el sustrato predominante se encuentra formado por partículas calcáreas (Castillo y Moreno-Casasola, 1996).

Particularmente en Sisal, Yucatán las dunas son de tipo activo, es decir, especies pioneras que comprenden hierbas rastreras, algunos arbustos y halófitas anuales entre 1 y 2 m de altura que se ubican entre la línea de costa. A su vez, podemos encontrar sistemas estabilizados, en donde predominan especies de mayor cobertura vegetal como los matorrales, conformados por especies arbustivas que pueden tener espinas y alcanzar hasta 2 o 3 m de altura (Flores *et al.*, 1994).

### **2.3.3.- Establecimiento y sucesión de especies vegetales**

Las especies vegetales que se establecen en la duna costera se ven afectadas por una serie de factores bióticos y abióticos. Se ha señalado (Moreno-Casasola, 1982, 1986; Martínez, 1997) que entre los factores principales que causan la mortalidad de las plantas están el movimiento de arena, la sequía, las altas temperaturas y la inundación. Estudios realizados en dunas de zonas templadas han evaluado los efectos del enterramiento, abastecimiento de agua y la salinidad en la germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas (Maun, 1990; Chen y Maun, 1999; Zheng *et al* 2005). Boudreau (2009) evaluó el efecto del

enterramiento de arena y la sequía, en invernadero, en la costa Este de la bahía de Hudson en Quebec, Canadá. El autor trabajó con dos especies herbáceas *Leymus mollis* y *Trisetum spicatum*, esta última soportó más las condiciones de enterramiento, sin embargo, ambas especies no pudieron soportar las altas condiciones de sequía.

Maun (1985) observó el efecto de las tormentas sobre las dunas costeras del lago Huron durante 1986-1987, encontrando que como consecuencia del impacto del fenómeno climático todas las especies vegetales fueron destruidas ocasionando un área totalmente descubierta. Un mes más tarde la arena comenzó a regresar poco a poco y fue depositando en la playa semillas de *A. breveligulata*, *Potentilla anserina* y *Tussilago fáfara*.

### **2.3.5.- Estudios en México**

En México se han realizado pocos estudios que determinen los factores abióticos que afectan a la vegetación establecida en dunas costeras. En las dunas costeras del Golfo de México, en el Estado de Veracruz, se ha determinado la importancia de la luz en la germinación de especies como: *Sesuvium portulacastrum*, *Pappophorum vaginatum*, y *Palafoxia lindenii*, el enterramiento es un factor que pocas especies toleran, particularmente, cabe destacar la tolerancia de las especies endémicas (*Amaranthus greggii*, *P. lindenii* y *Trachypogon gouini*) (Martínez *et al.*, 1992, 1996), así como de *Canavalia rosea* e *Ipomea pes-caprae*, las cuales responden positivamente al incrementar su área foliar y su biomasa total (Martínez y Moreno-Casasola, 1997).

### **2.3.6.- Disturbios y sucesión**

El proceso de sucesión comienza con la ocupación de hábitats disponibles por especies capaces de tolerar condiciones extremas, como son las pioneras, que soportan el enterramiento producido por el movimiento de la arena. Las especies pioneras que colonizan la línea de mareas y las dunas embrionarias se encuentran sometidas a diversos factores como son: el grado extremo de salinidad y humedad, así como la elevada temperatura del suelo. También están expuestas directamente a los rayos solares y a las ráfagas de viento y arena (Moreno-Casasola, 1982).

La inestabilidad del suelo y la escasez de nutrimentos tales como, Nitrógeno (N), Fósforo (P) y Potasio (K), ocasionan un ambiente difícil de colonizar (Carrillo, 2004). Las dunas costeras presentan diferentes estadios de colonización vegetal que son resultado de las variaciones físicas y climáticas (Martínez *et al.*, 1997); existe una secuencia de formas de suelo de la playa de la orilla hacia adentro que se encuentra relacionada con la secuencia de las comunidades vegetales (Dubroeq *et al.*, 1992).

Algunos estudios documentan que las dunas costeras son capaces de recolonizar ambientes que fueron modificados por actividades humanas. Ejemplo de ello fue un estudio realizado en las dunas costeras de Veracruz, en el cual se monitorearon por cinco años las especies vegetales (*Opuntia stricta*, *Panicum máximum* y *Paspalum* spp.) que colonizaban tres diferentes sitios tras la expansión de un Puerto. Los resultados indicaron que las especies de duna costera originales (antes de la expansión del puerto) recolonizaron los hábitats (29-37%) alcanzando coberturas de hasta el 100% en tan solo un año (Moreno-Casasola, 2008).

En relación al proceso sucesional que se lleva a cabo en las dunas costeras, Yarranton y Morrison (1974) señalan que los mosaicos vegetacionales que se observan en estos ambientes, representan las etapas temporales de la sucesión. Este juego de mosaicos espaciales y temporales incrementan la cantidad y heterogeneidad de los diversos hábitats disponibles para distintas especies. Dentro de los mismos existen diferencias florísticas originadas por las condiciones ambientales particulares, y esto a su vez influye en el establecimiento y crecimiento de determinadas especies para cada sitio (Moreno-Casasola, 1982, 1988; Castillo *et al.*, 1991).

Particularmente en el estado de Yucatán, Espejel (1984), clasificó la vegetación de dunas en función de los rangos de tolerancia a los factores físicos y abióticos a los que se encuentran expuestos los organismos, considerando su cercanía al mar. El primer tipo es considerado de carácter pionero, ubicado cerca de la línea de costa, se caracteriza por la presencia de especies herbáceas y arbustivas de pequeña talla que son más tolerantes a las condiciones ambientales extremas y donde la arena tiene una gran movilidad.

El segundo tipo es considerado un matorral, que se encuentra en la parte interior, donde la arena se encuentra fija al sustrato y la vegetación alcanza una altura mayor. La vegetación de duna costera en el estado de Yucatán presenta una composición florística compleja, ya que comparte ciertas características con la flora de las Antillas Mayores y Menores, Florida, el sur de México y Centro América (Espejel,1987). Sin embargo, estas comunidades se encuentran distribuidas en poco menos del 60% de su litoral y se estima que a través del tiempo se ha perdido aproximadamente la mitad de su territorio original (Durán et al., 2007).

Read (1989), considera que cualquier fuente que optimice la obtención de nutrimentos puede servir como herramienta para el establecimiento de la vegetación en este tipo de sistemas, como es el caso de su asociación con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) la cual parece jugar un papel importante en el establecimiento y crecimiento de las plantas de duna costera (Allen y Allen, 1990).

### **2.3.7.- Riqueza de especies vegetales**

Las dunas costeras son un tipo de vegetación halófito que se desarrolla en suelos con valores altos de sales solubles (Miranda, 1978., Rzedowski 1978); en México la alta diversidad florística y estructural que se presenta es resultado de la heterogeneidad del paisaje, el cual se encuentra influenciada por factores climáticos, edáficos e hidrológicos que afectan el litoral (Moreno-Casasola et al., 1998; Torres, 2010), así como por factores bióticos (la interacción con diferentes organismos) que varían con la cercanía del mar(Moreno-Casasola *et al.*, 1998; Lortie y Cushman 2007).

En México se han realizado algunos estudios para determinar la riqueza vegetal sobre las dunas costeras. Ejemplo de ello es un estudio realizado en la barra costera del Mogote en Baja California Sur, el cual demostró que la vegetación presenta una zonación de cinco grupos: pioneras, dunas frontales, dunas semi-posteriores estabilizadas, dunas posteriores del oeste de la barra y matorral sarcocaulé. Los resultados de riqueza mostraron que la zona de matorral sarcocaulé alcanzó un máximo de 26 especies, mientras que la zona de pioneras tuvo apenas nueve especies (Romero, 2006).

El Golfo de México puede considerarse muy rico en términos de diversidad, ya que se identificaron 492 especies, con variaciones muy grandes de 16 a 115 especies relacionado con factores ambientales y con las historias de uso propias de cada localidad, así como con factores geográficos (Castillo, 2000). Por su parte, la Península Yucatán presenta 271 especies de plantas vasculares, de las cuales 19 son endémicas de la península de Yucatán y de éstas, dos (*Mammilariagaumeri* y *Pterocereusgaumeri*) crecen exclusivamente en Yucatán (Durán, 2011).

El estado de Yucatán tiene una extensión de vegetación de dunas de casi 205 km lineales entre el Golfo de México y el Mar Caribe (Espejel, 1984). Cubre las playas de localidades como: Celestún, Sisal, Progreso, Telchac, Dzilam de Bravo, Rio Lagartos y El Cuyo (Espejel, 1984, 1986). En el matorral de duna costera de la costa Norte del estado (Sisal, Celestún, Chuburná, San Benito) en el matorral de duna costera se identificaron 71 especies, correspondientes a 66 Géneros y 36 Familias, las localidades que presentaron mayor similaridad (18 especies en común) fueron Holchit y Punta Cancunito con 96.10%, mientras que El Cuyo y Chuburná fueron las menos similares con 38%, compartiendo solo nueve especies (Torres, 2010).

### **3.- Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)**

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son microorganismos del suelo que desarrollan una interacción mutualista con las raíces de la mayoría de las plantas, pertenecen al Orden Glomales con seis Géneros y tres Familias y dos Subórdenes (Harley y Smith 1983). No obstante, existe una clasificación más reciente que esta basada en evidencias moleculares que los coloca al nivel de Phylum Glomeromycota (Schüßler, *et al.*, 2001). En esta asociación, tanto el hongo como la planta, mantienen un balance de beneficios y costos positivos como son: el incremento en las tasas de crecimiento y supervivencia de ambos participantes (Allen, 1991). Sin embargo, por efecto de los disturbios se reduce la cantidad de propágulos de HMA en el suelo, debido a la remoción de las plantas hospedantes como resultado de la ruptura del micelio de hifas de los HMA (Allen *et al.*, 1988).

### **3.1.- Factores que afectan la colonización de los HMA**

El estrés ambiental es considerado como uno de los principales obstáculos para la supervivencia y reproducción de las especies vegetales, puesto que el efecto que genera en las especies vegetales involucra baja disponibilidad de agua, déficit de nutrientes presentes en el suelo (nitrógeno y fósforo) con alta variación espacial y temporal (Zak *et al.*, 1995; Whitford, 1986; Schlesinger *et al.*, 1990) y suelos con elevada salinidad (Al-Karaki, 2000).

Cualquier factor biótico o abiótico que pueda influir positivamente en el buen desarrollo de las plantas ante condiciones de estrés es realmente valioso, porque dará como resultado mayor productividad y estabilidad en la vegetación (Ferrera-Cerrato, 1983). Es conocido que las plantas han desarrollado numerosas estrategias para desarrollarse y estabilizarse en ambientes extremos. Sylvia y Williams (1992) mencionan que los HMA son organismos con un alto nivel de dispersión, puesto que se encuentran presentes en diferentes ambientes, aún cuando se presenten condiciones ambientales desfavorables para las plantas. Estudios previos han sugerido que es de esperarse mayor impacto benéfico de los HMA cuando las plantas están expuestas a ambientes extremos que limitan el crecimiento. Sin embargo, es probable, que una de las estrategias, también sea la asociación que establecen las plantas con los HMA, ya que éstos se encuentran ampliamente distribuidos en la naturaleza y se asocian con la mayoría de las plantas (Montaño, *et al.*, 2007).

Por lo cual, los HMA son considerados organismos altamente adaptables a diferentes ambientes y son intermediarios cruciales entre el suelo y la planta (Sylvia y Williams, 1992). Esta asociación hongo-planta, genera beneficios a la planta permitiéndole establecerse, desarrollarse, sobrevivir en ambientes extremos e influir en la diversidad vegetal (Van der Heijden *et al.*, 1998). En condiciones de estrés hídrico se conoce que en la mayoría de los casos se incrementa el porcentaje de colonización de las raíces, con respecto a la producción de esporas, ésta se ve reducida ya sea por un déficit o un exceso de agua.

No obstante, periodos cortos de sequía suelen favorecer la producción de esporas, la longitud de las hifas en respuesta al estrés hídrico puede incrementarse o disminuirse dependiendo de la especie de HMA (Augé, 2001).

El estado sucesional en el cual se encuentran las especies vegetales influye también sobre el grado de colonización por HMA. Un estudio realizado en Escocia, el cual evaluó muestras de raíces de duna costera, indica que el grado de colonización por HMA varía con respecto al estado de sucesión vegetal (Nicolson, 1960).

En ecosistemas naturales que se encuentran bajo un proceso de sucesión tras la presencia de un disturbio, las especies vegetales colonizan el ambiente estabilizando la superficie terrestre como primer paso y añadiendo poco a poco materia orgánica que incrementa la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Olson, 1958). Conforme la materia orgánica se acumula, se establecen especies de mayor tamaño que ocupan y/o requieren mayor disponibilidad de luz solar. Por su parte, los HMA juegan un papel vital en la sucesión puesto que al estar asociados a las plantas, estas últimas logran sobrevivir y establecerse con mayor facilidad en hábitats nuevos que especies no micotróficas (Allen *et al.*, 1987).

### **3.2.- Estructuras fúngicas**

#### **a) Dentro de la raíz**

El sistema micorrícico está formado por hifas que se ramifican en el suelo, conectadas con el tejido de la raíz donde penetran intercelular e intracelularmente. Las hifas pueden presentar diferentes modificaciones dentro de la raíz como son los arbuscúlos, los ovillos y las vesículas (Hernández-Cuevas *et al.* 2003) y que representan las diferentes estructuras de colonización (Figura 1).

**Hifas.-** Son estructuras que se encuentran intercelularmente y fuera de la raíz y que algunas veces actúan como propágulos. Son las encargadas de la exploración del suelo y la captura de nutrimentos y agua, se ramifican a partir de una hifa exploradora que constituye la parte principal de las hifas extrarradicales (Hernández,-Cuevas *et al.* 2003).

El contenido celular de las hifas incluye mitocondrias, cuerpos proteicos, núcleos, vacuolas, cuerpos polivesiculares y actividad de succinato deshidrogenasa, por lo que funcionan como sitios de captación de nutrimentos, tomando en cuenta que pueden ser sitios de transferencia, además, a partir de ellas se forman esporas (Bago *et al.*, 2000).

**Arbúsculos.-** Son ramificaciones de hifas que invaginan la membrana plasmática de las células, la duración del ciclo arbuscular es de 7 a 14 días aproximadamente, después de los cuales la célula vegetal se restablece y posteriormente el arbúsculo se degrada (Smith y Read, 1997).

Se ha documentado que cuando las hifas no están especializadas para realizar el intercambio de nutrimentos, los arbúsculos son los encargados de realizar esa función, puesto que se han encontrado componentes de carbono entre los arbúsculos y las células de la raíz (Harris y Elder, 1987).

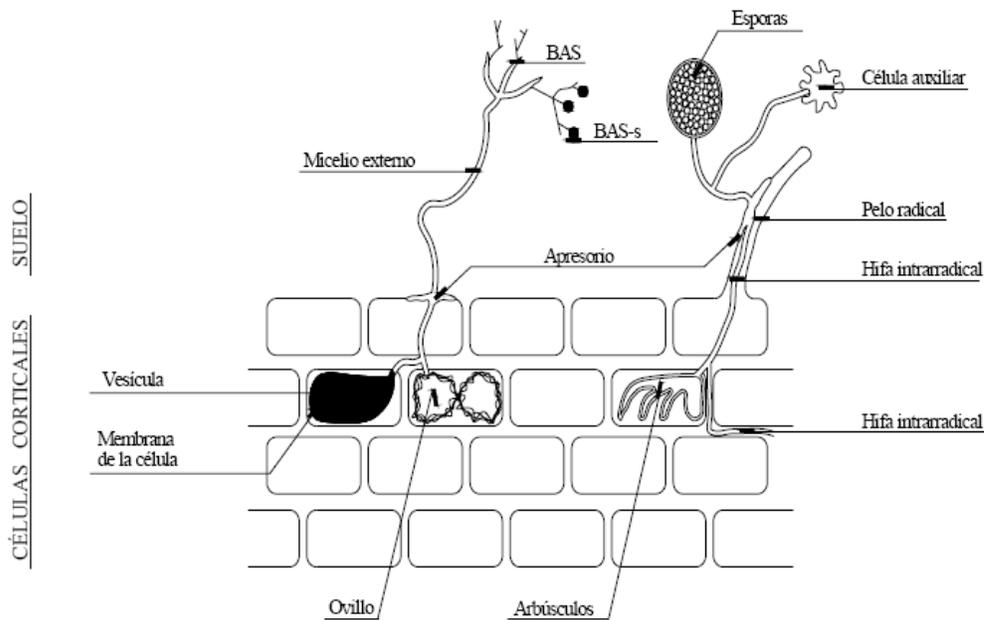
**Ovillos.-**Los ovillos son enrollamientos de las hifas a los cuales se les ha considerado que también realizan el intercambio de nutrimentos, es común encontrarlos en la colonización tipo *Paris* (Hernández-Cuevas et al., 2003).

**Vesículas.-**Son engrosamientos de las hifas cuya función es de almacenamiento, ya que contienen lípidos. En la familia Glomacea las vesículas presentan una forma elipsoidal (Hernández-Cuevas et al., 2003).

## **b) Fuera de la raíz**

**Esporas.-**Son estructuras de resistencia y propagación de los HMA que pueden estar dentro de la raíz; son multinucleadas y con abundantes compuestos de carbono (glicógeno y lípidos) (Bonfante et al., 1994). Se pueden encontrar dispersas en el suelo o dentro de las raíces de las plantas, por lo que, para su estudio e identificación es necesario llevar a cabo métodos particulares para su extracción (Hernández-Cuevas et al., 2003).

**Células auxiliares.**-Grupo de células que presentan paredes delgadas que se ramifican a partir de las hifas extrarradicales, se cree que su función es la de almacenamiento. Son características de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* (Smith y Read, 1997).



**Figura 1.-** Estructuras que forman los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) dentro y fuera de una raíz. Donde: BAS= Estructuras ramificadas de absorción, BAS-s= esporas asociadas a BAS (tomado de Bago *et al.* 2000).

### 3.3.-Ciclo de vida y dispersión

El ciclo de vida de los HMA comienza en el suelo con la germinación de sus esporas, que posteriormente desarrollan hifas que crecen de manera aleatoria en busca de una raíz susceptible a ser colonizada. Si esta relación se produce, se establece un dialogo molecular continuo entre el fito y el micobionte (Bécard *et al.*, 1996; Harrison, 1997; Frankeny Requena, 2001).

La planta permite la penetración de las células epidérmicas y corticales (formando principalmente arbusculos) de su raíz por el hongo (Volpin et al., 1994; Lambais y Mehdy, 1995; Smith y Read, 1997). Una vez que la asociación hongo-planta es funcional, el hongo se revitaliza y se desarrolla profusamente en el medio extraradical, formando una amplia red tridimensional de hifas externas (Friese y Allen, 1991).

Sin embargo, el establecimiento de los HMA está influenciado por la densidad del inóculo (Allen, 1991), la compatibilidad genética entre el hospedero y el hongo (Morton, 1990) y los factores edáficos, los cuales afectan la dispersión y supervivencia de las plantas.

Altos niveles de nutrimentos disponibles en el suelo reducen la colonización micorrícica en las plantas (Powell 1980; Anderson 1984). Por el contrario, niveles bajos de nutrimentos como el fósforo pueden regular la germinación y colonización intraradical de los HMA. Factores ambientales como la temperatura, la luz y el pH pueden influir en la esporulación y germinación de las esporas de HMA (Green et al., 1976; Agami, 1996). Se ha documentado que la temperatura puede influir en la riqueza y distribución de HMA dependiendo del gradiente latitudinal en que se encuentren (Koske, 1967).

La dispersión de los HMA se puede realizar medio del contacto de una raíz colonizada con otra raíz (Read, 1976), medios externos como el viento el cual puede mover esporas hasta una distancia de 2 km en ecosistemas áridos (Warner et al., 1987); así como por transporte por animales como abejas, hormigas, roedores y pájaros de pequeña talla (McIlven y Cole Jr., 1976; Warner *et al.*, 1987; Allen et al., 1984).

### **3.4.- Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en las dunas costeras**

A lo largo del tiempo los estudios de HMA en ecosistemas sucesionales han adoptado diversos enfoques. En el año 1900 estudios como el de Stahl (1900), Dominuk (1951) y Janos (1980) seguían el enfoque clásico de los HMA, en el cual se documentaba que durante las primeras etapas sucesionales las especies que colonizaban nuevos hábitats eran especies no micotróficas (Nicolson, 1960; Reeves et al., 1979; Miller, 1979).

Años más tarde, diversos estudios concluyeron que tras la llegada de algún disturbio, las especies que se establecen y colonizan nuevos hábitats pueden asociarse con HMA durante sus primeras etapas sucesionales (Allen, 1988). Estudios realizados en dunas costeras sugieren que los HMA son esenciales durante las primeras etapas sucesionales (Gemma y Koske, 1992).

Un estudio realizado en 28 especies de duna costera de la costa este de la India, demostró que las raíces de 23 especies estuvieron colonizadas por HMA, encontrándose que *Canavalia cathartica* presentó la mayor colonización en su raíz (83%), mientras que en la rizósfera *Borreria articularis* tuvo el mayor número de esporas HMA ( $1.6 \text{ g}^{-1}$ ) (Beena, 2001). En México, existen pocos trabajos relacionados con la condición micorrízica de las plantas que colonizan los sistemas de dunas costeras (*Sesuvium portulacastrum*, *Opuntia stricta*, *Ipomoea pes-caprae*, *Sporobolus virginicus*, entre otras). En el estado Veracruz Corkidi (1996) y Corkidi y Rincón (1997) reportaron un mayor porcentaje promedio de colonización en las raíces de plantas de zona de matorral bajo (62%) y matorral alto (42.3%) en comparación con la zona de pioneras (26%).

En Baja California, Sigüenza *et al.*, (1996) reportaron que plantas herbáceas en dunas costeras, presentaron distintos patrones en la colonización y la esporulación por HMA, observando que en *Ambrosia umbelleta*, *Atriplex julacea* y *Camissonia californica* que el máximo de colonización así como la producción de esporas se presentó posterior a la etapa de floración, mientras que en *Lotus spp.* y *Haplopappus venetus*, los mayores porcentajes de colonización ocurren en la etapa de floración y maduración de los frutos.

En las dunas costeras de la península de Yucatán se han realizado muy pocos estudios sobre los HMA, se ha reportado la colonización por HMA en raíces de once especies de plantas pioneras de la duna costera de Dzilam de Bravo, Santa Clara, Chabihau, Telchac, Chuburna, San Benito, Sisal y Celestún del estado de Yucatán, encontrándose que todas las plantas pioneras de la duna costera presentaron micorrización, siendo *Cakile edentula* y *Sesuvium portulacastrum* las que presentaron una menor afinidad a esta asociación, siendo positiva en tan sólo tres sitios (Carrillo *et al.* 2004).

## **Hipótesis**

1. Puesto que los disturbios afectan la estructura vegetal y la disponibilidad del sustrato, se espera que la vegetación establecida sobre la isla de barrera en formación presente una menor cobertura, riqueza y diversidad en comparación con la duna costera adyacente a este sitio.
2. Puesto que el grado de estabilización del sustrato y la presencia de vegetación influyen en la cantidad y viabilidad de propágulos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), se espera que en la isla de barrera haya menor cantidad de propágulos y colonización micorrícica en la vegetación en comparación con la duna costera.

**5.- Objetivo General.-** Evaluar la estructura de la vegetación, así como la presencia de asociación micorrízica arbuscular en las raíces de las plantas en una isla de barrera en formación y en la duna costera, en “Boca de la Carbonera”, Chuburná, Yucatán.

### **5.1.- Objetivos Particulares**

1. Determinar la cobertura y riqueza vegetal en cada una de las zonas de estudio
2. Determinar la zona de mayor diversidad florística y su nivel de similaridad en cada una de las zonas de estudio
3. Determinar y cuantificar la presencia de asociación micorrízica arbuscular en las raíces de las especies vegetales
4. Identificar y cuantificar la presencia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en la rizósfera de las especies vegetales
5. Determinar la zona de mayor porcentaje de colonización micorrízica y sus principales estructuras fúngicas.

## **6.- Área de estudio**

El presente trabajo se realizó en un cuerpo lagunar localizado en el límite costero entre Chuburná y Sisal, Yucatán (21° 13' 94" latitud Norte y 89°53' 69" latitud Oeste) (figura 2) conocido como “La Carbonera”, el cual cuenta con tres tipos de hábitats: ciénaga, marisma y laguna costera (Badillo, 2009).

“La Carbonera”, Chuburná, Yucatán es un cuerpo lagunar formado en 1988 por el arrastre de agua sobre el litoral provocado por el huracán Gilberto, que ocasionó un incremento en el volumen de agua de la ciénaga debido a la precipitación provocada por el fenómeno climático. Posteriormente, en 2002, el cuerpo lagunar sufrió una modificación (ocasionando la completa desaparición del cordón litoral) tras la llegada del huracán Isidoro. En la zona donde se rompió el litoral y se formó el paso de acceso del agua, actualmente se está formando una isla de barrera, la cual está siendo colonizada por especies vegetales conforme se acumula sustrato. Aledaño a esta isla de barrera en interacción directa con el mar se presentan pequeñas dunas cubiertas por especies vegetales y en el sistema lagunar se encuentran petenes con afluentes de agua dulce y pequeñas islas de manglar en algunos cúmulos de sustrato (observación personal).

### **6.1.- Clima**

El clima predominante en el área es cálido-seco correspondiente al subtipo BSi (h')W, cálido-seco con un régimen de lluvias de verano y una precipitación invernal de entre 5 y 10% (Duch,1988).La temperatura promedio anual para la zona es de 26°C, la precipitación promedio anual es de 600mm y la evaporación de 1,682 mm. Durante el año se presentan tres temporadas climáticas: secas, lluvias y nortes (PRONATURA, 1996).

La temporada de secas se presenta durante los meses de marzo a mayo, meses en los que las precipitaciones son mínimas (0 a 20 mm) y temperaturas que ascienden hasta los 43°C (CONAGUA, 2006). La temporada de lluvias se presenta entre los meses de junio a octubre, siendo septiembre el mes con mayor precipitación (120 mm, promedio).

La temporada de nortes se presenta durante los meses de noviembre a febrero, se caracteriza por la afluencia de vientos polares, acompañados de bajas presiones atmosféricas, bajas temperaturas y lluvias. La temperatura promedio para esta temporada es de 23.8°C y la precipitación promedio de 25 mm. (PRONATURA, 1996).

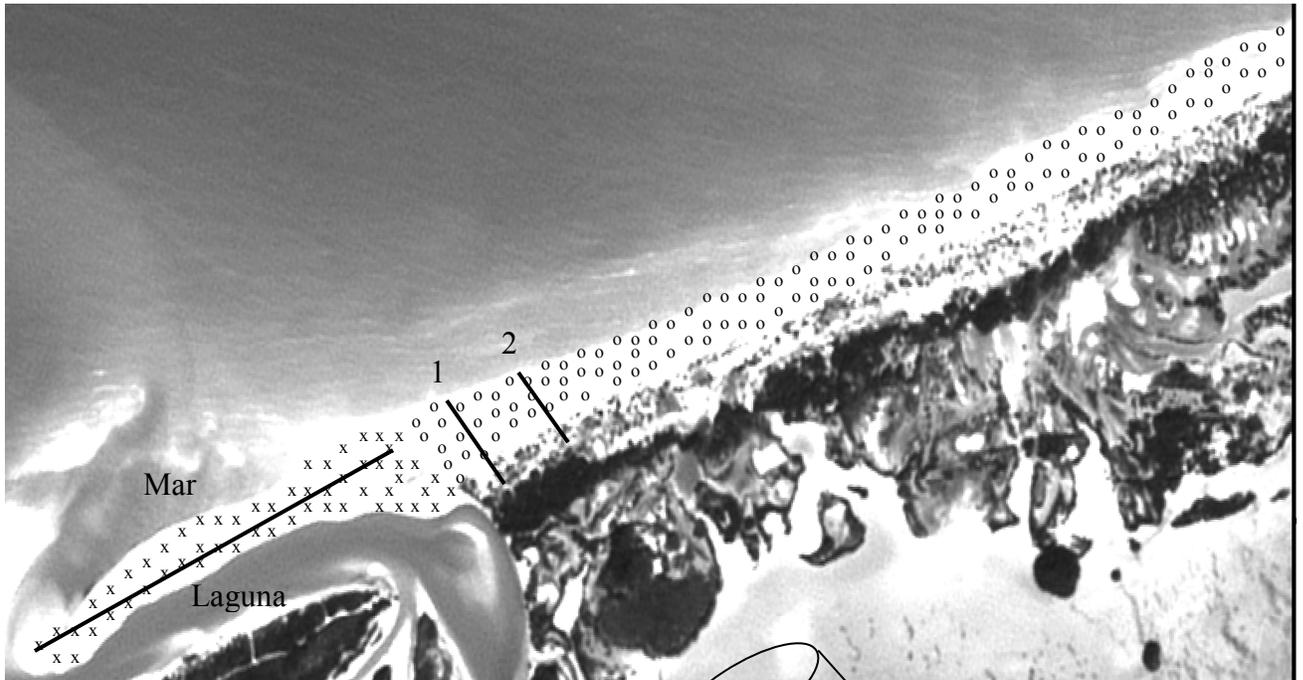
## **6.2.- Geología**

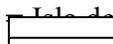
El origen del sedimento que forman el suelo de “La Carbonera” está representado por depósitos conchíferos del Cuaternario, principalmente del Holoceno de acuerdo con la carta geológica escala: 1:2,000.000 (INEGI, 2007). Se encuentra constituida por suelos arenosos y profundos de color blanco-amarillento, los cuales corresponden a regosoles calcáreos, según la FAO/UNESCO por su escaso desarrollo y por el alto contenido de calcio en la matriz mineral (Duch, 1988;).

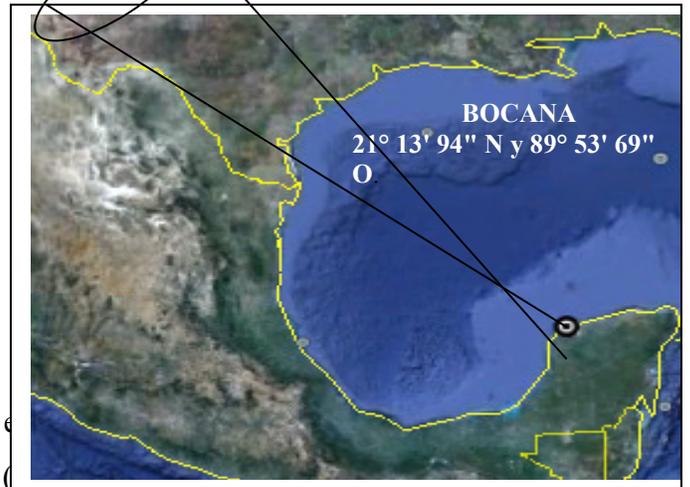
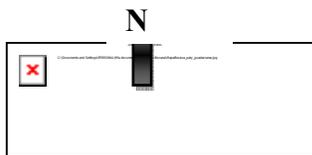
## **6.4.- Flora y Fauna**

El cuerpo de agua, se encuentra rodeado por mangle donde la especie dominante tanto para el estrato arbóreo como el arbustivo es *Avicennia germinans*, en la zona de peten la especie dominante es *A. germinans*, representada por individuos juveniles en diferentes etapas de desarrollo, junto con componentes de selva mediana como *Ficus* sp., *Jacquinia auranthiaca* y *Sabal yapa* (Guadarrama *et al.*, 2011).

Con respecto a la fauna presente en los diversos tipos y asociaciones vegetales, se encuentra una variedad de pequeños y grandes mamíferos en sus ecosistemas marinos y terrestres. Muestra de lo anterior, son las referencias de pobladores de la zona que reportan especies como el ocelote o chacsikin (*Leopardus pardalis*), el tepezcuintle (*Agouti paca*), el armadillo o huech (*Dasybus novemcinctus*), y la zorra gris o chomac (*Urocyoncinereoargenteus*) como las más comunes y las sitúan principalmente en la zona de petenes y manglares, así como aves (*Pelecanus occidentalis*) que se encuentran presentes durante todo el año en la zona (Programa de Manejo de la Reserva Estatal “El Palmar”, 2006).



-  barrera
-  = Duna, zona de pioneras
-  = Duna, zona de matorral



**Figura 2.-**Localización de “La Carbonera” en el estado de Yucatán, en el cual se realizó el presente trabajo (línea a lo largo de la isla de barrera y las líneas con los números 1 y 2 sobre la duna indican los transectos de muestreo).

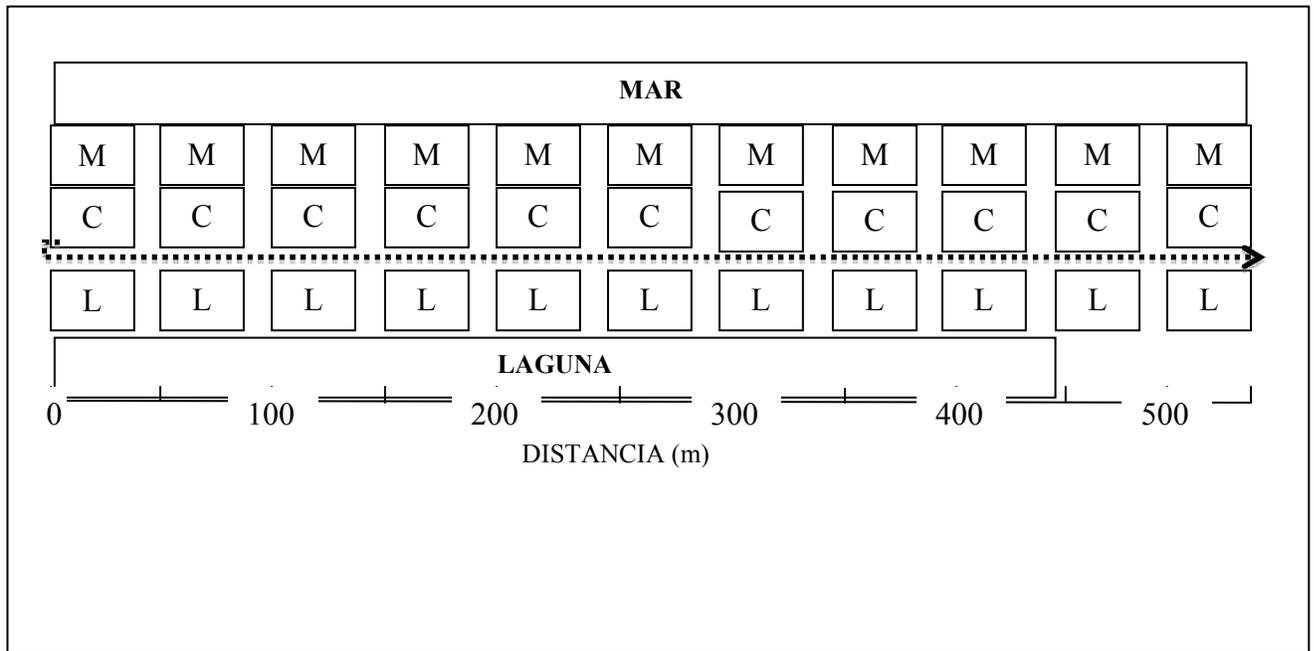
## **7.- Material y método**

### **7.1.-Trabajo de Campo**

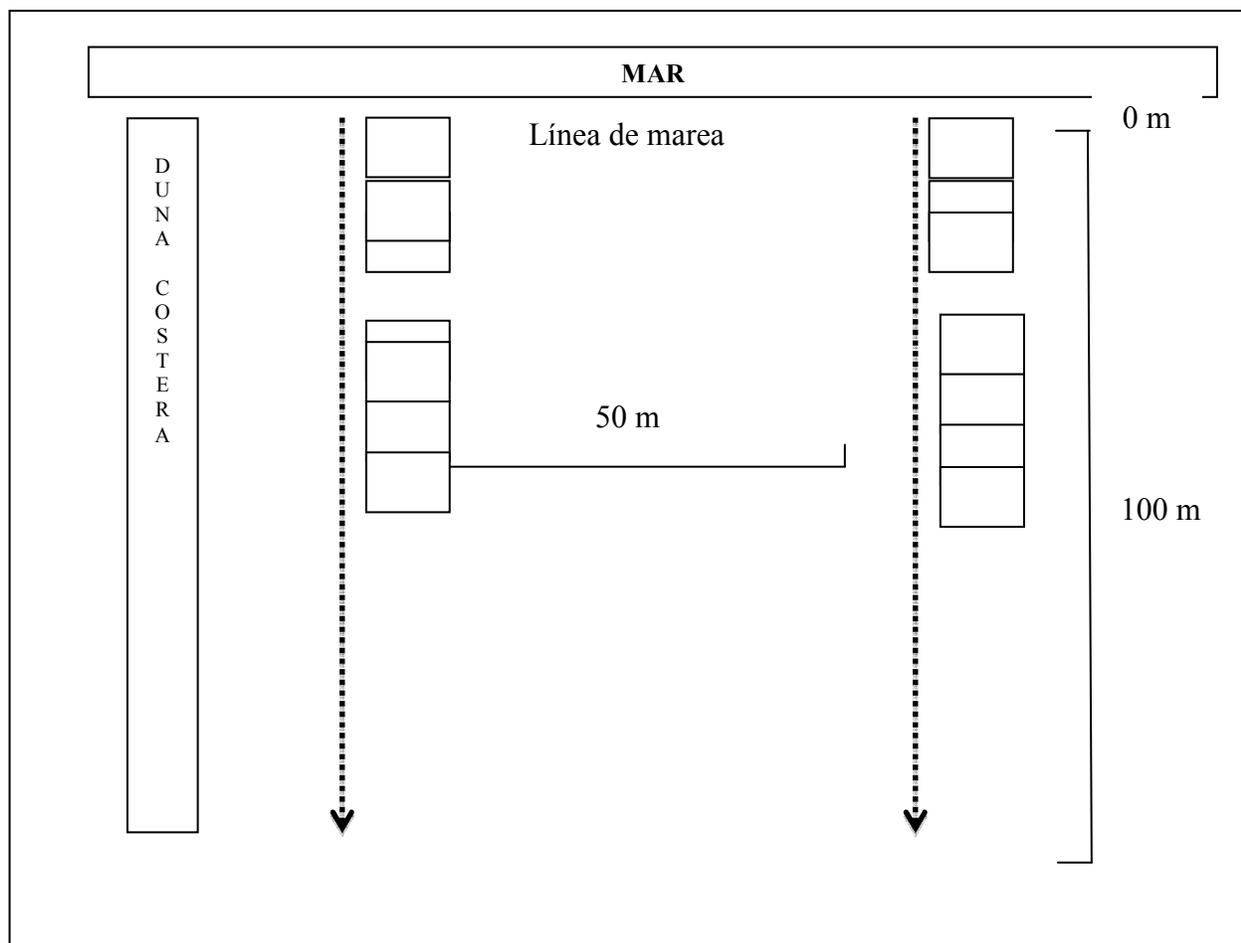
#### **7.1.1.- Vegetación**

Se realizó un muestreo de la vegetación de duna costera presente en la isla de barrera de la Carbonera (Chuburná, Yucatán). El estudio se llevó a cabo en dos zonas: I) isla de barrera desde el punto de acumulación del sustrato hasta 550 m aledaños a las dunas costeras y II) duna costera desde la línea de marea hasta la vegetación de matorral costero (Figura 2).

**Isla de barrera.-** Se trazó un transecto de 550m de longitud que inició del extremo distal de la isla de barrera (donde comienza la acumulación del sustrato) y culminó donde se encontró la duna costera. A lo largo del transecto, cada 50 m, se trazó una línea paralela desde el borde de la laguna (L) hasta el borde del mar (M), considerando tres puntos: L, C, My en cada uno se colocaron cuadrados de 5x5(Figura 3). En cada uno de los cuadros se identificaron las especies vegetales presentes, se midió su cobertura mediante la escala de Dominancia de Braun-Blanquet (1964) (Tabla 1), se anotaron las coordenadas geográficas y se prensaron las plantas que no fueron identificadas en campo.



**Dunas.-** Se realizaron dos transectos, separados 50 m uno del otro. Cada transecto tuvo su punto de inicio en la línea de marea y abarcó hasta la zona de matorral (100 m); en el punto de inicio se colocó un cuadro de 5x5m, cada cuadro tuvo una separación de 5m y abarcó desde la zona de pioneras hasta el matorral (Figura 4). En cada cuadro se identificaron las especies vegetales presentes, se midió la cobertura de cada una de ellas mediante la escala de Dominancia de Braun-Blanquet (1964) (Tabla 1), se prensaron las plantas que no fueron identificadas en campo y se anotaron las coordenadas geográficas.



Los ejemplares vegetales no identificados en campo fueron colectados, de ser posible con estructuras reproductivas y el sistema radical, se prensaron y rotularon; en el laboratorio, cada ejemplar fue colocado en un horno a 46° C durante 48 horas (Gaviño et al. 1986). Se realizó el montaje e identificación de cada una de las plantas en el herbario de la Universidad Autónoma de Yucatán “Alfredo Barrera Marín” del *campus* de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.

**Tabla 1.-** Escala de Braun-Blanquet de cobertura por estimación visual y escala de dominancia (Braun-Blanquet, 1964).

Escala	Rango de cobertura (%)
5	75-100
4	50-75
3	25-50
2	5-25
1	<5 numerosos individuos
+	<5 pocos individuos

## 7.2.-Hongos micorrizógenos arbusculares

### 7.2.1.-Colecta de raíces

La colecta de raíces se realizó en la isla de barrera y la duna costera. Se tomaron las raíces finas (diámetro menor a 2 mm) de cada una de las plantas presentes en cada cuadro, asegurándose de que pertenecían a la especie seleccionada siguiendo el tallo de la planta hasta empezar a excavar e identificar su raíz principal (Figura 5a y 5b), posteriormente todas las muestras se guardaron en bolsas de plástico con su respectiva etiqueta.



**Figura 5.-** Colecta de raíces de las especies vegetales. La imagen a) muestra el seguimiento del tallo para cada una de las especies. La imagen b) muestra la excavación en el suelo para la toma de raíces de cada una de las plantas.

### **7.2.2.-Colecta del suelo**

La colecta de suelo se realizó de igual forma en las dos zonas de muestreo, isla de barrera y duna costera. En la Isla de barrera, se tomaron 33 muestras de arena de 1 kg. Cada muestra fue tomada cada 50 metros de tres diferentes puntos (L, C, M). En la zona de duna costera se tomaron 12 muestras de arena de 1 kg, seis en cada transecto abarcando la zona de pioneras y el matorral.

Cada una de las muestras de suelo se colocó en una bolsa de plástico y se rotuló. Posteriormente en el laboratorio fueron empleadas para identificar y cuantificar las esporas presentes en el sitio y los análisis químicos de suelo (nitrógeno, fósforo y pH).

### **7.3.-Trabajo de laboratorio**

#### **7.3.1.- Colonización micorrízica**

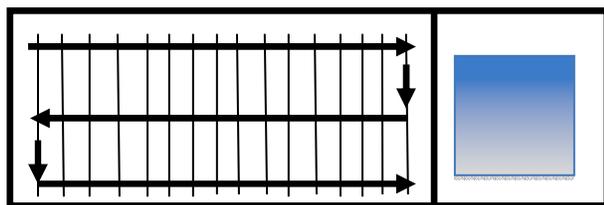
Las raíces obtenidas de cada una de las muestras se tiñeron con azul de tripano utilizando la técnica de Phillips y Hayman (1970) modificada por (Hernández-Cuevas et al., 2008), la cual consistió en cortar cada una de las raíces y colocarlas en cajas histológicas rotuladas que se colocaron en un matraz Erlenmeyer de 1000 ml, se agregó hidróxido de potasio (KOH) al 10%, y se calentaron en microondas durante 5 minutos o hasta que las raíces tomaran una consistencia flexible. Posteriormente, se eliminó el KOH lavando con agua corriente, luego se agregó agua oxigenada alcalinizada ( $H_2O_2$ ) al 3% y se calentaron al microondas durante 5 minutos, posteriormente se eliminó el ( $H_2O_2$ ) al 30%, lavando con agua corriente, por último se agregó azul de tripano a cada una de las muestras y se calentaron al microondas durante 5 minutos.

El azul de tripano se preparó en un frasco de vidrio, para ello se añadió: I) 50 ml de glicerina, II) 25 ml de ácido láctico, III) 25 ml de agua destilada y posteriormente IV) 0.05 g de tinte de azul de tripano. Una vez que cada uno de los ingredientes fueron colocados en el frasco de vidrio se mezcló perfectamente hasta tener el producto (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

### 7.3.2.- Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular

Las raíces teñidas se colocaron en cajas de Petri, se tomaron 20 segmentos de raíz y se colocaron a lo ancho del portaobjetos, uno al lado del otro, en forma paralela. Se quitó el exceso de líquido con toalla de papel y se colocaron tres gotas de PVGL sobre las raíces, en los extremos y en la parte media y se dejaron secar dos minutos, una vez transcurrido el tiempo se colocó el cubreobjetos y se presionó ligeramente con la goma de un lápiz para distender las raíces. Posteriormente se etiquetó cada una de las preparaciones con los datos correspondiente y se analizaron al microscopio óptico a un aumento de 10 X para determinar el porcentaje de estructuras micorrízicas (hifas, arbuscúlos, vesículas y ovillos) que se encontrara en el campo y se obtuvo el porcentaje de colonización de cada estructura y el total (Figura 6).

El PVLG se preparó en un frasco de vidrio con 10 ml de agua, para ello se agregaron 1.66 g de alcohol polivinílico, se disolvió perfectamente y el frasco se puso a baño María por 6 horas a 80° C. Una vez concluido el tiempo, se agregaron 10 ml de ácido láctico y 1 ml de glicerina y se revolvió, posteriormente se dejó reposar 24 horas antes usarse (Hernández-Cuevas et al, 2003).



**Figura 6.**-Esquema que indica la forma en que se realiza la observación de las raíces al microscopio. Las líneas indican la posición de las raíces en el portaobjetos y la flecha la dirección que siguen las observaciones. A un costado del portaobjetos se etiqueta la preparación.

El porcentaje de colonización para cada estructura y total se obtuvo con las fórmulas siguientes (modificado de McGonigle *et al.* 1990):

Porcentaje de colonización para cada una de las estructuras fúngicas (hifas, arbusculos vesículas, ovillos y esporas)

$$\text{Porcentaje de colonización} = \frac{\text{Número de segmentos con estructura fúngica}}{\text{Número de segmentos totales observados}} \times 100$$

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

### **7.3.3.- Separación e identificación de esporas**

Las muestras de arena obtenidas en campo fueron pesadas, 100g fueron empleadas para aislar, identificar y separar esporas de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) mediante la técnica modificada de Gerdermann y Nicolson (1963). La cual consistió en tomar el suelo y colocarlos en un vaso de precipitado de 1L, se agregó agua corriente hasta llenarlo y se agitó vigorosamente por 1 minuto aproximadamente. Se utilizaron cinco tamices con diferente apertura de malla (500, 250, 149, 105 y 44) los cuales fueron colocados de manera descendente. Una vez que la arena se mezcló con el agua corriente, se decantó la muestra sobre los tamices de manera inmediata. Posteriormente se extrajo la arena presente en cada uno de los tamices por medio de una pipeta plástica y se colocó la muestra obtenida en cajas de Petri rotuladas, posteriormente las esporas fueron colocadas en portaobjetos y se analizó cada una de las muestras en un microscopio óptico para identificar las especies de esporas.

#### 7.4.- Análisis de suelo

Las muestras de suelo tomadas en la fase de campo fueron pesadas y se separaron 500g que fueron enviados a la Facultad de Química de la Universidad Autónoma de Yucatán para analizar la concentración (nitrógeno y fósforo), así como los valores de pH en el sustrato de la isla de barrera y en la duna costera en la zona de vegetación de pioneras y de matorral. El pH se midió por medio de la técnica de Potenciometría (Dilución 1:2), el P fue medido por medio de la técnica de Olsen y el N se midió con la Técnica de Kjeldahl.

#### 7.5.- Análisis de resultados

##### 7.5.1.- Vegetación

##### 7.5.2.- Cobertura

Para obtener los datos de cobertura promedio de cada una de las especies presentes en la Isla de barrera y en la duna costera, se utilizó la escala de conversión de cobertura para el método de Braun-Blanquet (Mueller-Dombosis y Ellenberg, 1974) (Tabla 2). Los valores más bajos con respecto a la escala fueron tomados de Douglas y Frederick (1978).

**Tabla 2.-** Escala de conversión de cobertura visual de Braun-Blanquet por el método de Mueller-Dombosis y Ellenberg (1974).

Escala	Rango de cobertura (%)	Conversión del rango de cobertura (%)
5	75-100	87.5
4	50-75	62.5
3	25-50	37.5
2	5-25	15.0
1	<5	2.5
+	<5	0.1

### 7.5.3.- Riqueza

La riqueza específica se definió como el total de especies diferentes encontradas en el muestreo de la vegetación, para ello se tomó cada una de las especies registradas en la isla de barrera y en la duna costera.

### 7.5.4.-Diversidad

La diversidad se evaluó en términos de abundancia de cada una de las especies presentes en la isla de barrera y en la duna costera, utilizando el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Marragan, 1988), que se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$H = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde:

$p_i$ : proporción de individuos encontrados de la  $i$ -ava especie cuantificado a partir de la cobertura

$p_i = n_i/N$ , donde  $N$  es la cobertura total de todas las especies

$\ln p_i$ : logaritmo natural de la proporción de individuos

### 7.5.5.- Índices de similaridad

El nivel de similaridad florística entre pares de muestras se estimó utilizando el índice de Jaccard (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), mediante la siguiente fórmula:

$$IJ_{1,2} = C / (A+B-C)$$

Siendo:

A: número de especies de la localidad 1

B: número de especies de la localidad 2

C: número de especies comunes en ambas localidades

Posteriormente se utilizó la prueba de aleatorización de Solow (1993) con el objetivo de comparar los niveles de similitud en los tres sitios de la isla de barrera (Laguna, Centro y Mar) mediante la siguiente fórmula:

$$P = \frac{(m_1 + m_2)^{-1}}{m_1}$$

$m_1 + m_2 =$  Muestra total de individuos de  $m_1 + m_2$  en grupos de tamaño  $m$

Las diferencias estadísticas en los valores de diversidad entre zonas fueron evaluadas por el procedimiento propuesto por Solow (1993) que consiste en la aleatorización combinada de pares de datos, seguida del cálculo de la diferencia en el valor de diversidad entre los pares de muestras y la repetición del procedimiento 10 000 veces a partir de lo cual se estima la significancia (P). Tales diferencias fueron obtenidas con el mismo procedimiento (Solow, 1993) para los tres índices de diversidad empleados en el análisis

#### **7.5.6.- Distribución espacial de los organismos**

Con los datos de abundancia de especies en la isla de barrera y duna costera, se llevó a cabo un análisis de los tipos de distribución de los organismos presentes en las diferentes zonas de muestreo, utilizando la relación entre la varianza ( $S^2$ ) y la media muestral ( $\bar{X}$ ) (Samo, 2008).

Siendo:

Distribución uniforme o regular ( $S^2 < \bar{X}$ )

Distribución al azar ( $S^2 = \bar{X}$ )

Distribución de contagio o agregada ( $S^2 > \bar{X}$ )

Se utilizó el coeficiente de variación de Pearson para medir el grado de contagio o agregación de los individuos, por medio de la siguiente fórmula:

$$ID = \frac{S^2}{\bar{X}}$$

El valor de este índice de dispersión ( $ID$ ) es igual a la unidad cuando la distribución es al azar, menor que este valor cuando la distribución es uniforme y mayor si es agregada.

## **7.6.-Hongos micorrizógenos arbusculares**

### **7.6.1.- Porcentaje de colonización micorrícica**

Los porcentajes de colonización micorrícica de cada una de las especies vegetales presentes en la isla de barrera y en la duna costera fueron separados en porcentaje de colonización total y porcentaje de colonización de cada una de las estructuras fúngicas observadas en el microscopio.

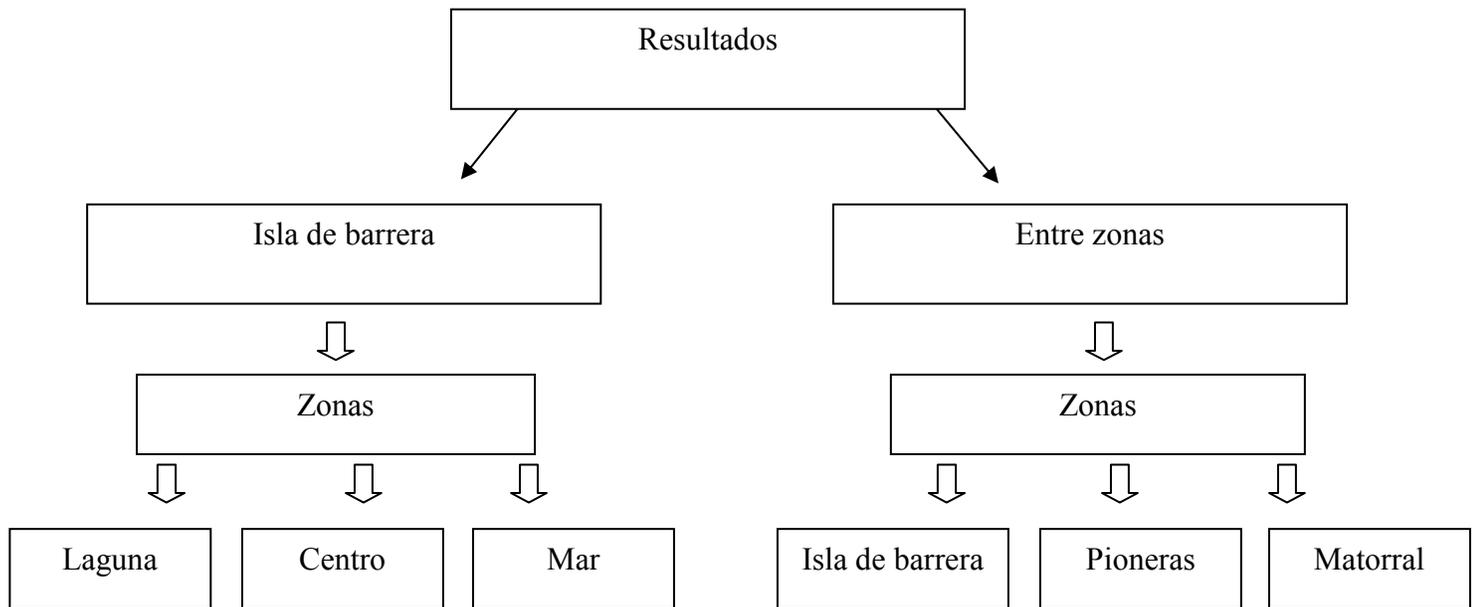
Los porcentajes se transformaron y se analizaron por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía y en el caso de detectar diferencias significativas se realizó la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey. Cuando los datos no cumplieron con los requisitos de normalidad y de homocedasticidad se empleó un ANDEVA de rangos de Kruskal Wallis y la prueba de comparación múltiple de Dunn's. Los análisis estadísticos mencionados se llevaron a cabo con el paquete estadístico Sigma Stat (Jandel Corp., 1992).

### **7.6.2.- Esporas**

Las esporas obtenidas de cada una de las muestras de suelo fueron observadas en el microscopio, cuantificadas y separadas por morfotipos para determinar la riqueza de HMA. Los morfotipos fueron separados de acuerdo a sus parámetros morfológicos (color, grosor, forma, presencia de ornamentaciones) siguiendo la denominación y representación sugerida por Walker (1983).

## **7.7.-Comparación de resultados**

Los resultados fueron divididos en dos rubros: I) isla de barrera, que comprenden los datos de Laguna (L), Centro (C) y Mar (M) y II) entre zonas, que comprende los datos de la zona la isla de barrera, y los de la vegetación de duna, incluyendo la zona de pioneras y la zona de matorral (Figura 7).



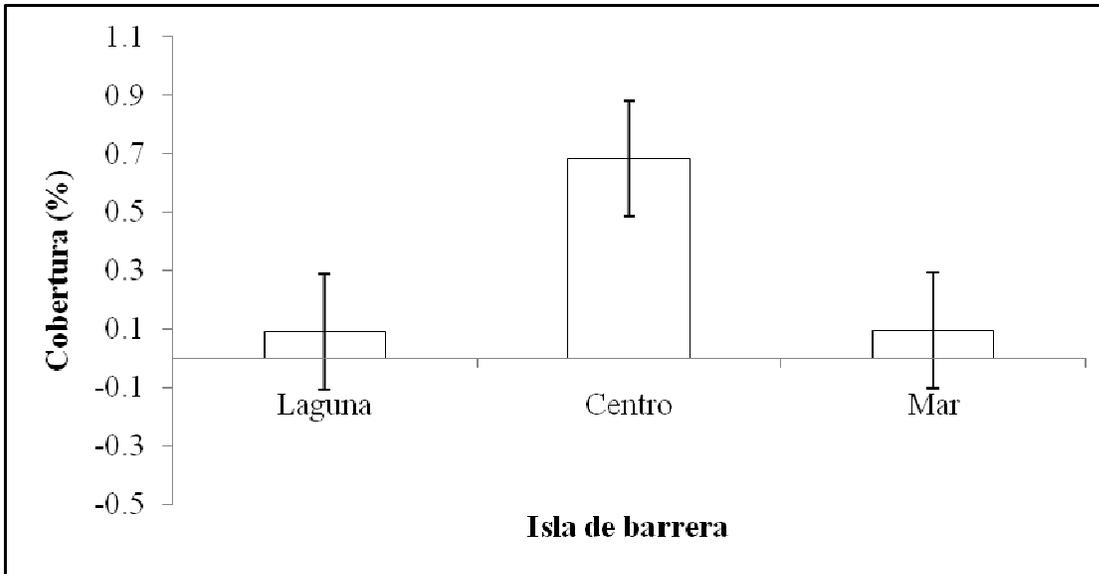
**Figura 7.-** División de cada uno de los datos recolectados en las zonas de muestreo de la región de la Carbonera, Chuburná, Yucatán.

## 8.- Resultados

### 8.1.- Vegetación

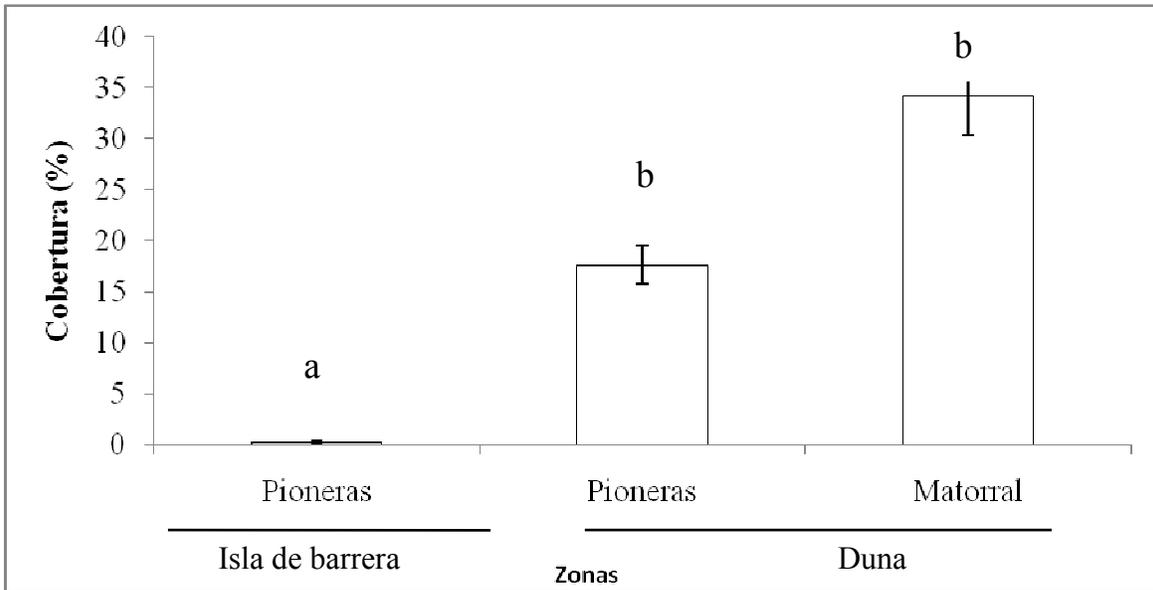
#### 8.1.1.- Cobertura

Los resultados de cobertura vegetal en la isla de barrera fueron menores a 5%. Al analizar los resultados en las tres zonas (Laguna, Centro y Mar) se presentó una ligera diferencia entre ellas. La zona Centro presentó el valor más alto (0.6%) en comparación con la zona de la Laguna (0.09%) y Mar (0.09%), que presentan los valores más bajos de cobertura vegetal (Figura 8).



**Figura 8.-** Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de cobertura vegetal en las tres zonas que comprende la isla de barrera en formación.

La vegetación establecida sobre la duna costera presentó una cobertura 25% mayor en comparación con la isla de barrera. Dentro de la duna, la zona de pioneras tuvo una menor cobertura (17%) que el matorral (34%). Un ANDEVA de rangos mostró la existencia de diferencias significativas para la cobertura total entre la isla de barrera y la duna ( $H=142.6$ ,  $gl=2$ ,  $P= <0.001$ ). Sin embargo, esta diferencia solo se presentó para la zona de la isla de barrera (“Prueba de Dunn’s”  $P <0.05$ ), ya que la cobertura no difirió significativamente dentro de la duna (entre la zona de pioneras y la zona de matorral  $P >0.05$ ) (Figura 9).



**Figura 9.-** Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de cobertura vegetal por cuadro de 5x5 m<sup>2</sup> en las zonas de muestreo, isla de barrera y duna costera.

### 8.2.2.-Riqueza

La isla de barrera presentó 13 especies pertenecientes a 13 Familias. Al analizar la riqueza entre los tres sitios en que se dividió la isla de barrera, se encontraron valores similares en Laguna y Centro (10 especies) y en Mar se encontraron ocho especies (Anexo 1). La duna costera presentó 34 especies pertenecientes a 27 familias; 21 especies fueron registradas en la zona de pioneras y 23 especies en el matorral (Anexo 1).

### 8.3.3.- Diversidad

De acuerdo al índice de diversidad de Shannon-Wiener, los tres sitios que comprende la isla de barrera presentaron valores similares. La zona Centro presentó el valor más alto de diversidad ( $H=2.137$ ) en comparación con los de la Laguna y Mar (Tabla 3). Tales diferencias fueron obtenidas con el mismo procedimiento (Solow, 1993) para los tres índices de diversidad empleados en el análisis. De acuerdo con la prueba de aleatorización de Solow (1993) los tres sitios mostraron similares niveles de similitud ( $P=<0.5$ )

**Tabla 3.-** Índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $\pm$  E.E) por cuadro de 5x5 m<sup>2</sup> para los tres sitios de la isla de barrera.

<b>Zona</b>	<b>H</b>
Laguna	1.968
Centro	2.137
Mar	1.904

La vegetación establecida sobre la duna costera presentó la mayor diversidad en la zona de matorral (H= 3.043), mientras que la zona de pioneras presentó un menor valor (H=2.709); mientras que la diversidad en la isla de barrera (tabla 4) es notoriamente inferior (H=2.17). De acuerdo con la prueba de aleatorización de Solow (1993) los tres sitios mostraron diferentes niveles de similitud ( $P < 0.5$ ) siendo la zona del matorral más diversa en comparación con la zona de pioneras y la isla de barrera

**Tabla 4.-**Índice de diversidadde Shannon-Wiener ( $\pm$  E.E) por cuadro de 5x5 m<sup>2</sup> para la Isla de barrera y las Dunas costeras. La letra diferente indica diferencias significativas.

<b>Zona</b>	<b>H</b>
Isla de barrera	2.17
Pioneras	2.709
Matorral	3.043

#### 8.4.4.-Índice de similitud

La isla de barrera presentó diferencias entre las especies establecidas cerca del Mar con las establecidas en la parte Centro y aledaña a la Laguna, estas últimas son más parecidas (Tabla 5).

**Tabla 5.**-Tabla de similitud utilizando el índice de Jaccard para los tres sitios que comprenden la Isla de barrera.

	<b>Laguna</b>	<b>Centro</b>	<b>Mar</b>
<b>Laguna</b>	–	<b>0.54</b>	0.38
<b>Centro</b>		–	<b>0.5</b>
<b>Mar</b>			–

El índice de Jaccard no mostró similitud entre la isla de barrera y la duna costera, ni tampoco se encontró una relación entre la zona de pioneras con respecto al matorral (Tabla 6).

**Tabla 6.**-Tabla de similitud utilizando el índice de Jaccard para la isla de barrera, y la zona de pioneras y matorral de la duna costera.

	<b>Isla de barrera</b>	<b>Pioneras</b>	<b>Matorral</b>
<b>Isla de barrera</b>	–	0.36	0.16
<b>Pioneras</b>		–	0.29
<b>Matorral</b>			–

### 8.5.5.- Distribución espacial

De acuerdo al índice de variación de Pearson (ID) y la relación entre la media y la varianza, los tres sitios en que se dividió la isla de barrera: Laguna, Centro y Mar presentaron una distribución de contagio o agregada a lo largo de todo el transecto (Tabla 7).

**Tabla 7.-**Tabla de distribución de especies utilizando el índice de variación de Pearson para los sitios que conforman la isla de barrera.

<b>Zona</b>	<b>Media</b>	<b>Varianza</b>	<b>ID</b>	<b>Tipo de distribución</b>
Laguna	2.6	8.9	3.4	Agregada
Centro	1.8	2.5	1.4	Agregada
Mar	1.5	3.3	2.1	Agregada

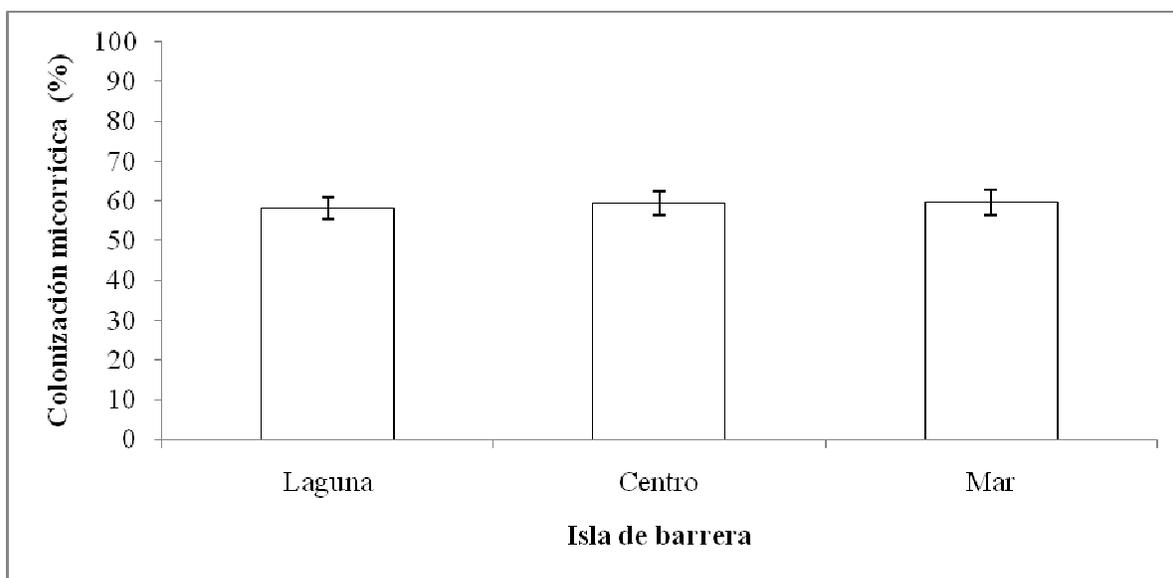
Al comparar la isla de barrera con la duna costera, de acuerdo al índice de variación de Pearson (ID) y la relación entre la media y la varianza, la isla de barrera y la zona de pioneras presentaron una distribución de contagio o agregada, mientras que la zona del matorral presentó una distribución tipo al azar (Tabla 8).

**Tabla 8.-**Tabla de distribución de especies utilizando el índice de variación de Pearson para la isla de barrera y las dos zonas que comprenden las dunas costeras (pioneras y matorral).

<b>Zona</b>	<b>Media</b>	<b>Varianza</b>	<b>ID</b>	<b>Tipo de distribución</b>
Isla de barrera	5.9	32.9	5.6	Agregada
Dunas pioneras	2.0	7.5	3.8	Agregada
Dunas matorral	0.9	0.7	0.8	Azar

## 8.6.- Hongos micorrizógenos arbusculares

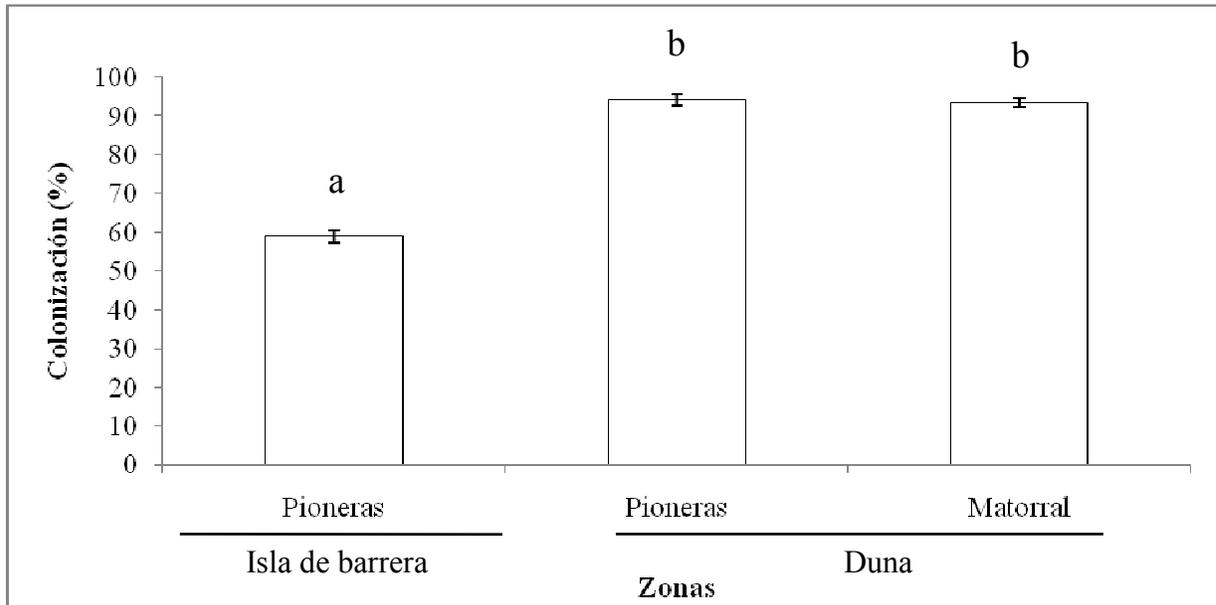
Las especies vegetales establecidas sobre la isla de barrera y sobre la duna costera presentaron colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) tipo *Arum*. Se encontró valores similares de colonización micorrícica para las tres zonas de la isla de barrera (Laguna, Centro y Mar) (Figura 12).



**Figura 12.-**Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de colonización micorrícica en los tres sitios en que se dividió la isla de barrera.

La colonización micorrícica estuvo presente en las tres zonas de muestreo. La zona de matorral presentó el valor más alto de colonización (94%). Sin embargo, la zona de pioneras presentó un valor alto de colonización (Figura 13) y muy cercano al de la zona de matorral (93%), mientras que la colonización micorrícica en la zona de la Isla de barrera es notoriamente inferior (58%). La prueba de Kruskal-Wallis determinó la existencia de diferencias significativas para la colonización total entre zonas ( $H=128.1$ ,  $gl=2$ ,  $P= <0.001$ ).

Sin embargo, esta diferencia solo se presentó entre la zona de la isla de barrera y matorral y entre la zona de la isla de barrera y pioneras (“Prueba de Dunn’s”  $P < 0.05$ ), ya que la colonización no difirió significativamente entre la zona de pioneras y la de matorral ( $P > 0.05$ ).

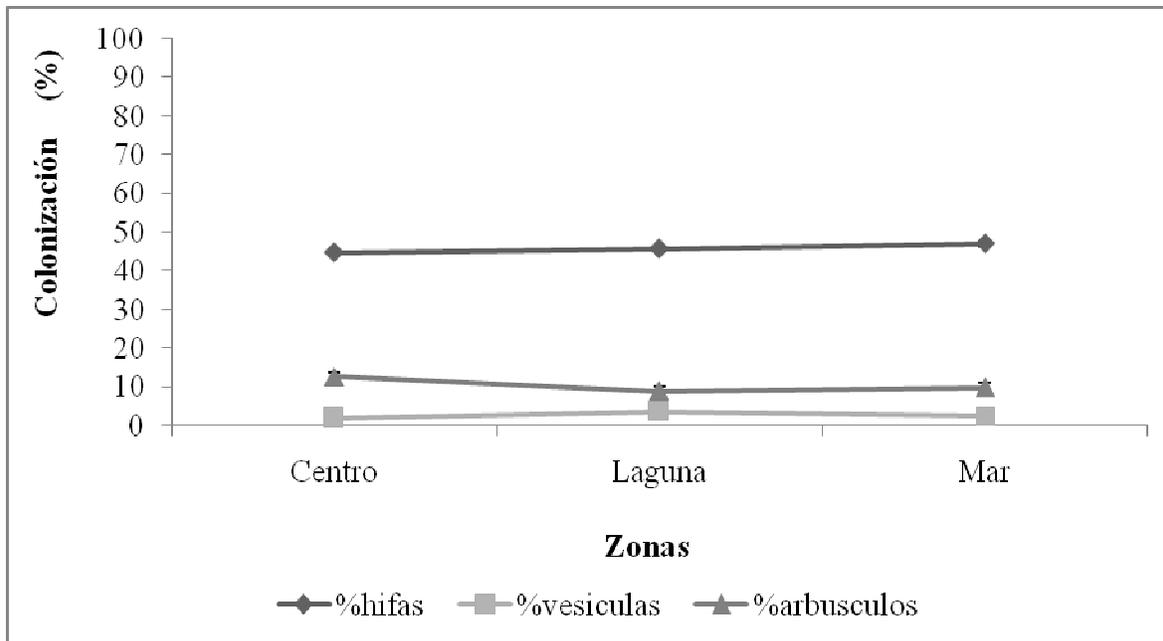


**Figura 13.**-Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de colonización micorrícica en la isla de barrera y en la zona de pioneras y matorral de la duna costera. La letra diferente muestra diferencias significativas.

### 8.6.1.-Principales estructuras fúngicas

Las principales estructuras fúngicas observadas en el microscopio para las cinco zonas de muestreo fueron: hifas, vesículas y arbuscúlos. De acuerdo con los resultados, las hifas fueron las principales estructuras fúngicas presentes en todas las raíces de las plantas, seguidas de las vesículas (Figura 14).

Se encontraron valores similares de vesículas en las raíces de las especies vegetales que colonizan la zona de la isla de barrera: Laguna (=3.63%), Centro (=2.04%) y Mar (=2.53%). Con respecto a los arbuscúlos, los resultados fueron muy bajos a lo largo de los 550 m para los tres sitios de muestreo.



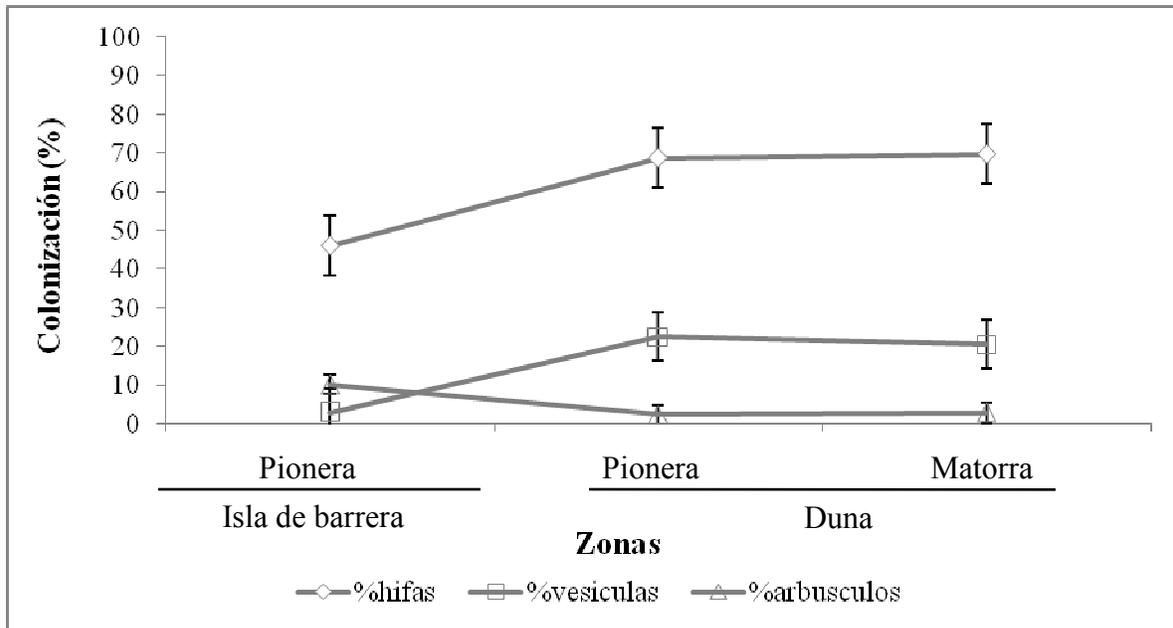
**Figura 14.-**Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de las principales estructuras fúngicas observadas en las raíces de los tres sitios que comprende la isla de barrera.

Con respecto a las estructuras fúngicas observadas en el microscopio. Las hifas fueron las estructuras que presentaron los valores más altos para las tres zonas, seguidas de las vesículas y arbusculos, aunque estos dos últimos se encontraron en menor proporción (Figura 15). Con valores porcentuales relativamente muy bajos se encontró ovillos y esporas en las raíces de las plantas.

Un ANDEVA de una vía, mostró diferencias significativas para las tres zonas de muestreo con respecto al porcentaje de hifas ( $F=193.5$ ,  $gl= 2$ ,  $P <0.05$ ). Esta diferencia únicamente se presentó entre la zona de la isla de barrera y matorral y para la zona de pioneras y la isla de barrera (“Prueba de Tukey”,  $P <0.05$ ), ya que la colonización por hifas no difirió significativamente entre la zona de pioneras y la zona de matorral ( $P >0.05$ ).

La prueba de Kruskal-Wallis determinó la existencia de diferencias significativas para las vesículas entre zonas ( $H=114.5$ ,  $gl=2$ ,  $P= <0.001$ ). Sin embargo, esta diferencia nuevamente se presentó entre la zona de la isla de barrera y matorral y para la zona de pioneras y la isla de barrera (“Prueba de Dunn’s”  $P <0.05$ ), ya que la colonización por hifas no difirió significativamente entre la zona de pioneras y la zona de matorral ( $P >0.05$ ).

Con respecto los arbusculos, un ANDEVA de Kruskal-Wallis mostró la existencia de diferencias significativas entre las tres zonas de muestreo ( $H=62.3$ ,  $gl=2$ ,  $P= <0.001$ ). Esta diferencia nuevamente se presentó entre la zona de la isla de barrera y matorral y para la zona de pioneras y la isla de barrera (“Prueba de Dunn’s”  $P <0.05$ ), ya que la colonización por hifas no difirió significativamente entre la zona de pioneras y la zona de matorral ( $P >0.05$ ).



**Figura 15.-**Porcentajes promedio ( $\pm$  E.E) de las principales estructuras fúngicas observadas en las raíces de duna costera, para las tres zonas de muestreo.

### 8.6.2.-Esporas

Se encontraron dos esporas de HMA pertenecientes a dos especies: *Glomus geosporum* y *Scutellospora gregaria*, en solamente un transecto de la zona de dunas costeras. Para la zona de la isla de barrera, a pesar de haber revisado muestras de suelo a lo largo de los 550m no se encontraron esporas.

## 9.- Análisis de suelo

Los análisis de suelo realizados revelaron que la isla de barrera y la duna costera presentan suelos alcalinos con una ligera variación desde la isla de barrera hasta la zona de dunas costeras (pioneras y matorral), los resultados de N (%) mostraron que tanto la isla de barrera como la zona de duna costera presentan valores similares, mientras que el P(%) es ligeramente mayor en la zona de duna costera. (Tabla 7).

**Tabla 7.-** Características del suelo para las dos zonas de muestreo, isla de barrera y duna costera (zona de pioneras y matorral).

<b>Zona</b>	<b>Distancia</b>	<b>pH</b>	<b>N (%)</b>	<b>P (%)</b>
Isla de barrera	<i>0 m</i>	9.03	0.08	0.66
	<i>250 m</i>	8.76	0.06	0.12
	<i>550 m</i>	8.8	0.06	0.14
Duna costera	Pioneras	8.85	0.06	0.67
	Matorral	8.91	0.07	0.69

## 10.- Discusión

### 10.1.- Vegetación

La isla de barrera de “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán presentó una cobertura vegetal menor a 5%, este resultado contrasta con lo reportado por Romero *et al.*, (2006) quienes documentan 77% de cobertura de especies pioneras establecidas sobre la duna costera de la barra del Mogote en Baja California Sur. Esto puede estar relacionado con que la formación del Mogote culminó hace unos 5 ó 6 mil años al estabilizarse el ascenso del nivel del mar al final del Pleistoceno, mientras que “La Carbonera” tiene apenas 23 años y se encuentran actualmente en una etapa de estabilización del sustrato.

En la duna costera, la zona de pioneras presentó una cobertura vegetal menor que la zona del matorral, lo cual coincide con lo reportado por Ramos-Zapata *et al.* (2011) quienes reportaron para la vegetación establecida sobre las dunas costeras de Sisal, Yucatán los valores más altos de cobertura vegetal (35%) en la zona de matorral en comparación con la zona de pioneras (21.6%). Esto puede ocurrir por el proceso sucesional al que está sometida la vegetación; Flores *et al.*, 2003 y Moreno-Casasola (2006) señalan que el proceso de sucesión comienza con la aparición de especies de escasa altura principalmente herbáceas y conforme se estabiliza el sustrato se establecen especies arbustivas y arbóreas.

Las dunas estabilizadas, en donde se encuentran especies de matorral, presentan una menor fluctuación de temperatura y humedad que en la playa, la cantidad de nutrientes en el suelo es mayor y el impacto del viento ya no es tan extremo, puesto que los primeros cordones de dunas sirven como rompevientos y protegen las dunas internas, las cuales llegan a presentar coberturas cercanas a 50% en la costa del Golfo de México (Castillo y Moreno-Casasola 1998).

La zona de estudio, isla de barrera y duna costera de “La Carbonera”, puede ser considerada rica en especies vegetales y diversas, puesto que en conjunto se reportan 37 especies, de las cuales la isla de barrera presenta 13 especies pertenecientes a 13 Familias y la duna costera 35 especies pertenecientes a 27 Familias.

Estos valores superan a trabajos previos como el de Romero *et al.*, (2006) quienes en la duna costera del Mogote, Baja California Sur reportan que tanto la riqueza específica como la diversidad ecológica tienden a ser mayores en la zona del matorral ( $H=2.4$ ,  $S=26$ ) en comparación con la zona de pioneras donde se encontró un total de nueve especies con un índice diversidad de 2.4. Castillo (2000) quien realizó un estudio de las dunas costeras en 44 sitios del Golfo de México, con una alta variación desde localidades muy pobres con solo 16 especies y otras muy ricas con 115 y 112, la autora considera que esta variación posiblemente esté correlacionada con factores ambientales.

A nivel mundial también se ha reportado una baja riqueza florística, como lo señalado por Alarcón y Cuenca (2005), quienes reportan solamente 15 especies pertenecientes a 11 Familias (73% herbáceas y 27% arbustivas) en la duna costera de Paraguaná, Venezuela; y Beena *et al.*, (2000) quienes reportan en las dunas costeras estabilizadas de la India 28 especies pertenecientes a 14 Familias, donde *Ipomea pes-caprae* fue la especie con mayor cobertura (65%).

Sin embargo, la isla de barrera presenta una riqueza y diversidad vegetal menor comparada con la comunidad vegetal establecida en la duna costera. Al realizar un análisis más detallado de la riqueza y diversidad para las tres zonas en que fue dividida la isla de barrera: Laguna, Centro y Mar; se encontró que la zona del centro presenta los valores más altos de diversidad y riqueza vegetal en comparación con la zona de la laguna y mar, estas diferencias pueden ser explicadas porque las especies que se encuentran bajo la influencia del mar están expuestas a los efectos de la aspersion salina, capaz de dañar la parte aérea de las plantas herbáceas produciendo necrosis de las partes expuestas y del viento, capaz de limitar el crecimiento de la plantas y producir roturas de acuerdo a su intensidad, se considera que ambos factores son más intensos y disminuyen gradualmente tierra adentro (Jiménez-Quiroz, 1991).

La isla de barrera comparte diez especies con la zona de duna costera aledaña, lo que indica que probablemente la vegetación de estas dunas es la fuente principal de propágulos para la isla de barrera. En las dunas, las plantas utilizan como medios de dispersión el agua (Porter, 1976), el viento y animales (García, 1991) los cuales acarrear propágulos de comunidades cercanas que funcionan como fuente de propágulos (García, 1991).

Estudios como el de Murray (1996) quien analizó el medio de dispersión de las plantas en la isla Krakatoa después de la erupción de un volcán, demuestran que de las plantas con flor presentes en la isla (92 especies), el 72% llegaron por corrientes marinas, el 10% por aves y el 16% por viento. Un estudio realizado en las islas de Hawaii, demostró que más de la mitad de las plantas con flor llegaron por semillas transportadas por aves ya sea pegadas al plumaje 12.8% o llevadas internamente 39%, solo 1.4% fueron llevadas por viento y aproximadamente el 23% pudo haber llegado por mar (Carlquist, 1970). Hasta el momento en “La Carbonera” no hay estudios sobre dispersión de propágulos, pero los trabajos anteriormente descritos podrían estar relacionado con el medio de dispersión que ocurre en el sitio de estudio.

Algunos estudios documentan que las especies de duna costera muestran un amplio rango de respuestas a factores que afectan la germinación como la luz, la temperatura, la salinidad y el enterramiento (Zhang y Maun, 1990). Salinas (1992) propone que los matorrales de los sistemas de dunas costeras ofrecen sitios en condiciones menos extremas y que son apropiados para la germinación y establecimiento de especies sucesionales mas avanzadas. Morrison y Yarranton (1974) plantean que la zona de matorral puede funcionar como nodriza modificando las condiciones de temperatura, contenido de nutrientes y pH del suelo lo que permite el establecimiento de nuevas especies y facilita el proceso de sucesión vegetal.

## 10.2.- HMA

Los resultados de colonización micorrícica en el sistema radical mostraron que todas las especies vegetales analizadas presentaron colonización por hongos micorrizógenos arbusculares, incluyendo a la especie *Cakile lanceolata* miembro de la Familia Brassicaceae que se ha reportado como no formadora de micorriza (Allen, 1991; Annapura et al., 1996), esto contrasta con el enfoque clásico de los HMA, en el cual se documentaba que durante las primeras etapas sucesionales las especies que colonizaban nuevos hábitats son especies no micotróficas (Nicolson, 1960, Reeves et al., 1979; Miller, 1979). La presencia de colonización micorrícica en miembros de la Familia Brassicaceae es un indicativo de que en las dunas costeras de la costa de Yucatán no existe un aporte elevado de nutrimentos a través de las mareas, lo cual sugiere que las especies requieren de la asociación micorrícica para optimizar la contribución efectiva de nutrimentos y de esta manera elevar las probabilidades de supervivencia (Allen, 1991).

La colonización micorrícica fue de tipo *Arum* y estuvo presente a partir de los 50 m de estabilización del sustrato en la isla de barrera, lo cual sugiere que las plantas en sistemas recién formados se asocian con los HMA para lograr su establecimiento durante las primeras etapas sucesionales, ello coincide con algunos estudios realizados en dunas costeras de Hawaii que documentan que en ambientes nuevos los HMA se encuentran asociados a las especies vegetales y son esenciales para su establecimiento durante las primeras etapas sucesionales (Koske y Gemma, 1992).

Por otra parte, la colonización micorrícica fue mayor en la zona de duna costera que la de la isla de barrera, esto puede estar relacionado con la estabilización del sustrato lo que concuerda con lo reportado por Corkidi y Rincón (1997) quienes registran un mayor porcentaje de colonización conforme aumenta la estabilización del sustrato en las raíces de plantas de zona de matorral bajo (62%) y matorral alto (42.3%) en comparación con la zona de pioneras (26%) incluida la especie *Sesuvium portulacastrum*. *S. portulacastrum* fue colonizada por HMA en la isla de barrera y fue reportada en las dunas de Hawaii como especie no micotrófica (Koske y Gemma, 1990).

Por otro lado, Alarcón y Cuenca (2005) reportan valores de colonización de 28.7 a 92.2% en las dunas costeras de Paraganuá, Península de Venezuela, lo que fue similar a lo que se reportó en este trabajo, aunque los valores promedio de colonización más elevados se presentaron en la duna costera (pioneras =93% y matorral=94%) y los menores en la isla de barrera (=58%); esta variación puede estar relacionada con el estado sucesional en que se encuentran las especies vegetales, el cual influye en el grado de colonización por HMA(Nicolson, 1960). Las hifas fueron las estructuras mejor representadas en las raíces de las plantas de “la Carbonera”, lo que coinciden con lo reportado por Corkidi (1997) en las dunas de La Mancha, Veracruz, sus resultados indican que el 97% de las especies, incluidas especies no-micotróficas, fueron colonizadas por HMA y las hifas fueron las estructuras que presentaron los valores más altos. La autora reportó mayor porcentaje de colonización en especies de la zona de duna establecida en comparación con la zona de playa, duna embrionaria y dunas móviles.

Las vesículas y arbuscúlos se encontraron en menor proporción que las hifas, mientras que los ovillos y esporas presentaron valores relativamente muy bajos. Bonfante-Fasolo (1984) menciona que cuando la colonización micorrícica empieza a envejecer, el hongo produce estructuras de almacenamiento comúnmente conocidas como vesículas, esto puede estar relacionado con lo encontrado en las raíces de dunas costeras del sitio de estudio.

A pesar de que todas las especies vegetales presentaron colonización micorrícica arbuscular en su rizósfera sólo se encontraron dos morfoespecies en uno de los transectos de la zona de duna costera: *Glomus geosporum* y *Scutellospora gregari*. Beena et al., (2000) reporta en dunas costeras de la costa oeste de la India con diferentes grados de perturbación (de moderada a severamente perturbadas), 2.2 esporas en 100g de suelo en el periodo de secas y 0.95 en la temporada de lluvias. Por otra parte, Analia (2001) evaluó la diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en Santa Catarina, al sur de Brasil a lo largo de un gradiente de estabilización (dunas embrionaria, dunas fijas y dunas litorales) y sus resultados indican que el número total de esporas y su riqueza aumentan conforme la duna se encuentra en un sustrato establecido, y las especies de *Gigaspora* dominaron la zona de duna embrionaria, mientras que *Glomaceae* dominó la duna fija.

La Carbonera” Chuburná, Yucatán presenta suelos alcalinos con una ligera variación entre la isla de barrera y la zona de dunas costeras. Los análisis de fósforo mostraron porcentajes ligeramente mayores en la duna costera, mientras que los niveles de nitrógeno fueron similares desde el punto de acumulación de sustrato en la isla de barrera hasta la zona de dunas. Estudios previos han demostrado que factores como el pH y el contenido de fósforo presentes en el suelo influyen negativamente en la colonización micorrícica. Zak *et al.*, (1995) menciona que el déficit de nutrientes como el nitrógeno limita el crecimiento o supervivencia de las plantas. Hayman (1987) menciona que al existir una menor cantidad de fósforo en el suelo se incrementa en la planta la síntesis de la enzima fosfata, la cual inhibe a las lectinas y permite el desarrollo de los HMA dentro de las raíces. Nelsen *et al.*, (1981) menciona que los HMA del género *Glomus*, se desarrollan mejor en suelos ligeramente alcalinos o neutros, lo que coincide con los resultados encontrados en el presente trabajo.

## 11.- Conclusión

La cobertura vegetal en la isla de barrera fue menor al 5% mientras que en la duna se presentaron valores mayores a 15%. En cuanto a la riqueza de especies vegetales la isla de barrera presentó 13 especies y la duna costera 35 especies, los valores de ambas zonas coinciden con lo reportado en la zona de pioneras de las dunas costeras de Baja California Sur y Venezuela, donde se reportan nueve y 15 especies respectivamente, lo cual indica un alto grado de conservación del sistema vegetal.

De acuerdo al índice de variación de Pearson (ID) y la relación entre la media y la varianza, la zona de la isla de barrea en formación y la zona de pioneras presentaron una distribución agregada, mientras que la zona del matorral presentó una distribución al azar. Sin embargo, el índice de similitud de Jaccard no reveló afinidad entre las tres zonas, pero si se encontraron diferencias en las tres zonas en que se dividió la Isla de barrera (Laguna, Centro y Mar). Se encontró colonización micorrízica arbuscular en todas las especies vegetales analizadas, pero no se encontraron esporas de HMA en el suelo rizosférico de la isla de barrera, lo que significa que las pocas esporas que llegan, germinan y establecen la asociación de manera inmediata, asimismo la ausencia de esporas podría ser un indicativo de que el método de dispersión podría ser por hifas en el suelo, lo que requiere menor gasto energético que la producción de esporas.

En la zona de dunas únicamente se encontraron dos esporas de dos especies diferentes, s una de ellas coincide con lo reportado por Barredo-Pool *et al.*, (1998).Debido a lo anterior, es necesario realizar un análisis que incluya determinar el potencial de inóculo.

La isla de barrera en formación no presenta influencia de sus dos fronteras, el mar y la laguna, que afecte la cobertura vegetal y el porcentaje de colonización micorrízica de las plantas, esto puede deberse a que las variaciones físicas, climáticas y edáficas son similares a lo largo de la isla de barrera. Esta información puede servir como herramienta para el conocimiento de la vegetación presente en la isla de barrera y su interacción con HMA puesto que hasta el día de hoy se cuenta con muy poca información de la zona de estudio.

## Referencias Bibliográficas

- Acosta, I, 1993. Lluvia de semillas en matorrales de dunas costeras. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Alarcón C. Cuenca G. 2005. Arbuscular mycorrhizas in coastal sand dunes of the Paraguaná Península, Venezuela. *Mycorrhiza* 16: 1–9
- Al-Karaki GN. 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress.
- Allen M.F., MacMahon J.A. y Andersen D.C. 1984. Reestablishment of endogonaceae on Mount St. Helens: survival of residuals. *Mycologia* 76: 1031-1038.
- Allen, M. F. 1987. Re-establishment of mycorrhizas on Mount St Helens: migration vectors. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 88: 413–417.
- Allen, E. B., M. F. Allen, 1990. The mediation of competition by micorrhizae in sucesional and patchy environments. En: Grace, J. B. and G. D. Tilman (eds.) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York. Pp 367-389.
- Allen M. F. 1991. *The ecology of micorrhizae*. University Press, Cambridge.
- Allen EB. 1995. *La restauración de zonas áridas perturbadas con especial referencia a los hongos micorrízicos*. Pp. 167-177. In: R. Orellana, J. A. Escamilla y A. Larqué Saavedra (Eds.) *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, Yucatán, México.
- Allen MF. 1995. *La micorriza y las rehabilitaciones de suelos áridos perturbados: Procesos y prácticas*. Pp. 151-166. In: R. Orellana, J. A. Escamilla y A. Larqué Saavedra (Eds.) *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, Yucatán, México.
- Allen, E.D., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jiménez y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30 : 261-274.
- Álvarez-Arellano, A. D. y J. Gaitán Morán. 1994. Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano: Geología. pp 13-74. En: G. de la Lanza-Espino y C. Cáceres-Martínez (eds). *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. UNAM-UABCS, 525 pags.

- Annapura, K., K. Tilak y K. G. Mukerji, 1996. Arbuscular micorrhizal symbiosis-recognition and specificity. En: Concepts in Mycorrhizal Research. K.G. Mukerji (ed.) Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Analia S. Cordoba, Margarida M. de Mendonça, Sidney L. Stürmer and Paul T. Rygielwicz. 2001. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along a sand dune stabilization gradient: A case study at Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, South Brazil . *Mycoscience* Volume 42, Number 4, 379-387.
- Anderson R.C., Liberta A.E. y Dickman L.A. 1984. Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia* 64: 111-117.
- Augé, M.2001. "Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis" *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Badillo, M. Gallardo, A. Galindo Ma. C. Chiappa, X. 2009. Métodos para monitorear comunidades de peces en la zona costera. UNAM\_Sisal. 36p. Producto digital disponible en [www.pmaec.com/monamb\\_peces.htm](http://www.pmaec.com/monamb_peces.htm).
- Bago, B. 2000. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226:263-274.
- Bates, R. L., and Jackson, J. A. 1984. *Dictionary of Geologic Terms*, 3rd ed., Anchor Press/Doubleday, Garden City, NY.
- Braun-Blanquet 1964. *Pflanzensociologie: Grundzuge der Vegetationskunde*. 3te aufl. Springer-Verlag, Wein. 865 pp.
- Barbour, M. G. 1992. Life at the leading edge: the beach plant syndrome. In: Seeliger, U. (ed.) *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press Inc. San Diego, California, p. 291-308.
- Bashan Y, EA Davis, A Carrillo-Garcia y RG Linderman. 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Appl. Soil. Ecol.* 14:165-175.
- BAZZAZ, F.A. 1996. *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.

Becard G.T. Béguiristain y G. Nagahashi, 1996. Signaling in plant and root-infecting fungi associations. En *Radical Biology: Advances and Perspectives on the Function on Plant Roots*, eds. H. Flores, J.P. Lynch, D. Eissensant. 164-177. ASPP.

Begón M. Harter J.L. 1999. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades* (3a Edición). Ediciones Omega S. A; Barcelona, 1148 pp.

Beena K.R., NS Raviraja y KR Sridhar. 2000a. Seasonal variations of arbuscular mycorrhizal fungal association with *Ipomoea pes-caprae* of coastal sand dunes, Southern India. *J. Environment*.

Beena, K.R. Arun, A.B. Raviraja, N.S. Sridhar, K.R. 2001. Association of arbuscular mycorrhizal fungi with plants of coastal sand dunes of west coast of India. *Tropical Ecology* 42: (2): 213-222.

Bonfante-Fasolo. P. 1984. Anatomy and morphology of VA micorrhizae. Pp. 5-33. In: *VA Mycorrhiza*. Powell, C. E. & D. J. Bagyaraj (eds.). CRC Press, Boca Ratón.

Bonfante P., R. Ballestrini y K. Mendgen. 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker and Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytol.* 128:93-101.

Braunberger PG, LK Abbott y AD Robson. 1994. The effect of rain in the dry season on the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the growing season of annual clover-based pastures. *New Phytologist* 127: 107-114.

Boorman, L.A. y R.M. Fuller. 1977. Studies on the impact of paths on the dune vegetation.

Capurro, L. Eúan J. Herrera, J. 2002. Manejo Sustentable del ecosistema costero de Yucatán. Departamento de Recursos del Mar, CINVESTAV. Avance y perspectiva vol. 21. Mérida. Yucatán.

Carlquist, S. 1970. *Hawaii a natural history*, Natural History Press, Garden City, New York, 463 pp.

Carrillo, L., Ramos-Zapata J. y Orellana, R. 2004. Micorrizas vesículo-arbusculares en plantas pioneras de la duna costera del estado de Yucatán, pp 206-213.

Carter, R.W.G. (1988). *Coastal Environments*. Academic Press, London, 617 pp.

- Carter, R. W. G., Nordstrom, K. F. y Psuty, N. P. 1990. The study of coastal dunes. In: Nordstrom, K., Psuty, N. y Carter, B. (eds.) Coastal Dunes: Form and Process. John Wiley Sons. Chichester, p. 1-14.
- Castillo, S. y P. Moreno-Casasola, 1996. Sand dune vegetation: an extreme case of species invasion. *Journal of Coastal Conservation*, 2: 13-22.
- Castillo, S. y P. Moreno-Casasola. 1998. Análisis de la flora de dunas costeras del Golfo y Caribe de México. *Acta Botánica Mexicana* 45: 55-80.
- Castillo, S., J. Popma y P. Moreno-Casasola, 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche. *Journal of Vegetation Science*, 2: 73-88.
- Castillo, S., Popma y P. Moreno-Casasola, 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, México. *Journal of Vegetation Science*, 2: 73-88.
- Castillo, S. 2000. Estudios florísticos sobre vegetación costera del Golfo y Caribe de México: Un enfoque metodológico a partir de bases de datos. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F.
- Clapp JP, JP Young, J Merryweather y AH Fitter. 1995. Diversity of fungal symbionts in Clark R. B., S. K. Zeto y R. W. Zobel. 1999. Arbuscular mycorrhizal fungal isolates effectiveness on growth and root colonization of *Panicum virgatum* in acid soil. *Soil. Biol. Biochem.* 31: 1757-1763.
- Chen, H. y M.A. Maun. 1999. Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecol.* 140: 53-60.
- Centro Nacional de Prevención de Desastres (CENAPRED), 2005. Características e impacto socioeconómico de los huracanes “Stan” y “Wilma” en la República Mexicana en 2005. México, D.F.
- Corkidi, L. y E. Rincón, 1997. Micorrizas arbusculares en un ecosistema de dunas costeras del Golfo de México. En: Avances de la investigación micorrízica en México. R. Zuleta, M. Escalona y D. Trejo (eds.) Universidad Veracruzana. Pp: 53-67.
- CONAGUA. 2006. Datos meteorológicos de dos estaciones Sisal y Celestún, Yucatán. Comisión Nacional del Agua, Gerencia Regional Península de Yucatán. Subgerencia Regional Técnica. Jefatura de Proyectos de Aguas Superficiales.

- Daniels, B.A. y H. D. SKIPPER. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: N. C. Schenck (ed.). *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society. St. Paul. Pp. 29-35.
- De Jong, T. and P. G. Klinkhamer, 1988. Seeding establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *Journal of Ecology*, 76: 393-402.
- Dickson. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163:187-200.
- Dickson. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163:187-200.
- Dominik T (1951) Studies of mycotropism of plants growing in sand dunes or inland. (in Polish) *Acta Soc Bot Pol* 21:125–164.
- Duch Gary, J. 1988. La conformación territorial del Estado de Yucatán. Los componentes del medio físico. Centro Regional de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Duffaud, M. H. 1998. Vegetation of Atlantic coast dunes from the Adour to Noirmoutier. *Revue Forestiere Francaise*, 50: 328-348.
- Durán R., Méndez M., Dorantes E.A. y Dzib G. 2007. Evaluación, diagnóstico y restauración de la vegetación y flora nativa de la duna costera en el norte de Yucatán, Informe final, SEMARNAT, Mérida, México.
- Durán, R. Torres, W. Espejel. I. 2011. Vegetación de dunas costeras. *Revista Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán I Ecosistemas y Comunidades*.
- Eldred, R. A. and A. Maun. 1982. A multivariate approach to the problem of decline in vigor of *Ammophila*. *Canadian Journal of Botany*, 60: 1371-1380.
- Eriksson, A. 2001. Arbuscular mycorrhiza in relation to management history, soil nutrients and plants species diversity. *Plant Ecology*. 155: 129-137.
- Espejel, I.(1987) A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 14: 499-519.
- Franken P. y N. Requena, 2001. Molecular approaches to arbuscular functioning. En *The Mycota IX. Fungal Associations*, eds. B Hock. 19-28. Berlin: Springer-Verlag.

- Ferrera-Cerrato R. 1983. La micorriza vesículo-arbuscular en los diferentes agroecosistemas. Pp. 13-17. *In*: Symposium: La sequía y su impacto. Colegio de Postgraduados. Edo. de México.
- Friese, CF. Allen, MF. 1991. The spread of VA mycorrhizal fungus hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83: 409-418.
- Fisher JJ. 1982. Barrier islands. *In*: Schwartz ML (ed.), *The Encyclopedia of Beaches and Coastal Environments*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA, pp. 124-134.
- Flores, J.S. & Espejel, I. (1994) Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense* (ed. J.S. Flores), pp. 1-35. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- García, A. 1981. La dispersión de las semillas. *Revista Ciencias*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco.
- Gaviño G. TÉCNICAS BIOLÓGICAS SELECTAS DE LABORATORIO Y DE CAMPO. México D.F. Ed. Limusa S.A de C.V 1984.
- Green N. E., Graham S.O. and Schenk N.C. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. *Mycologia* 68: 929-934.
- González- Loera, J. y P. Moreno-Casasola. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: efecto de una perturbación artificial. *Biótica*, 7: 533-550.
- Griffin D. H. 1981. *Fungal physiology*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Guadarrama P. Ramos-Zapata J. Salinas-Peba L. Solís U. Fabián-Méndez D. Carmona A. 2011. Estructura, composición y asociación micorrícica de la vegetación de La Carbonera, Chuburná, Yucatán. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Sisal, Yucatán.
- Harley J. L. y S.E. Smith. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Londres.
- Harrison MJ, 1997. The arbuscular mycorrhiza symbiosis: an underground association. *TIPS* 2: 54-60.
- Harris, D. y Elder, A.P. 1987. Carbon requirements of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *En*: Safir, G.R. (editor) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plant*. CRC. Boca Ratón, Florida. pp. 93-99.
- Hayman, D. S., 1974. Plant growth response to vesicular arbuscular mycorrhiza. VI. Effect of light and temperature. *New Phytol* 73: 71-80.

- Hayman, D.S., Jonson, A.M. y Ruddlesdin, I. 1975. The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicula-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *Plant Soil* 43:489-495.
- Herman P. 2000. *Biodiversity and evolution in mycorrhizae of the desert* . Pp. 141-160. In: Ch W
- Hernández-Cuevas, L., Castillo, S., Guadarrama, P., Martínez, Y., Romero-Romero, M.A. y Sánchez-Gallén I. 2003. *Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel*. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Herrera, J. Comín, A. Capurro, L. 2004. Los usos y abusos de la zona costera en la península de Yucatán. CINVESTAV. Mérida. Yucatán.
- Hesp, P. 2000. Coastal sand dunes. Form and function. CDVN Technical Bulletin No. 4. Press, Nueva York, 392 p.
- Honrubia M., P. Torres, G. Díaz y A. Cano. 1992. Manual para micorrizar plantas en viveros forestales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, INOCA, Murcia.
- Hoyt JO. 1967. Barrier island formation. Reply. *Geol. Soc. Am. Bull.* 79: 1427-1432.
- INVAM, 2011. Suborder glomineae in classification of Glomales <http://invam.caf.wvu.edu/classification/htm>.
- Janos DP (1980) Vesicular arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151-162.
- Janos DP (1980) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12 :56–64
- Jasper DA, Abbott LK, Robson AD (1991) The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist* 118: 471-476.
- Jasper DA; LK Abbott and AD Robson. 1993. The survival of infective hyphae of vesiculararbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. *New Phytologist* 124: 473-479.
- Jiménez-Quiroz M.C. 1991. Contribución al conocimiento de los productores primarios de la Ensenada de la Paz. Análisis de la comunidad de manglar. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 223.

- Kooijman, A. M.; J.C.R. Dopheide; J. Sevink; I. Takken; y J.M. Verstraten. 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology*, 86: 511-526.
- Koske RE, Gemma JN (1990) VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long distance codispersal of plants and fungi. *Am J Bot* 77: 466-474
- KOSKE, R. E., J. N. GEMMA, and T. FLYNN. 1992. Mycorrhizae in Hawaiian angiosperms: A survey with implications for the origin of the native flora. *Am. J. Bot.* 79: 853-862.
- Lambais, MR. Mehdy, MC. 1995. Differential expression of defense-related genes in arbuscular mycorrhiza. *Can. J. Bot.* 73: 533-540.
- Lara F.V. 1987. Estudio de la endomicorriza (V-A) en los agroecosistemas de las zonas áridas y semiáridas del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.
- Ledesma-Vázquez, J. Johnson, ME, Backus, DH, Mirabal, C. 2007. Evolución costera de un depósito de barrera transgresivo a terraza marina en isla Coronados, Baja California Sur, México. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México. 335-351 pp.
- Lortie C.J. y Cushman J.H. 2007. Effects of a directional abiotic gradient on plant community dynamics and invasion in a coastal dune system. *Journal of ecology* 95:468-481.
- Lot A. y Chiang F. Compiladores. Manual del herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. México D.F. Ed. Limusa S.A de C.V 1986.
- McIlveen W.D. y Cole H. Jr. 1976. Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps, and birds. *Canadian Journal of Botany* 54: 1486-1489.
- Martínez, M. L.; P. Moreno-Casasola y G. Vazquez. 1997. Effect of disturbance by sand movement and inundation by water on tropical dune vegetation dynamics. *Canadian Journal of Botany*. 75: 2005-2014.
- Maun, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dunes system. In: *Proceedings of the Symposium on Coastal sand dunes*. Septiembre 12-14, Guelph. Ontario. p. 251-276.

- Maun, M.A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dunes systems. *Vegetatio*, 111: 59-70.
- Miller RM (1979) Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhizae in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert. *Can J Bot* 57 : 619–623.
- Montaño NM, Camargo-Ricalde SL, García-Sánchez R, Monroy A. (eds.) 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems). Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAM-Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp.
- Moreno-Casasola P., E. Peresbarbosa R. y A. C. Travieso Bello (Eds). 2006. Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal. Instituto de Ecología, A. C., 00 CONANP y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. Xalapa, Ver. México. 1266 pp.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos, *Biotica* 7. (4): 577-602.
- Moreno-Casasola, P., E. Van der Maarel, S. Castillo, M. L. Huesca e I. Pisanti, 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver. I. *Biótica*, 7: 491-526.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. *Journal of Biogeography*, 15: 787-806.
- Moreno-Casasola, P., I. Espejel; S. Castillo; G. Castillo; R. Durán; J.J. Pérez; J. L. De León; I. Olmsted y J. Trejo 1999. Flora de los ambientes arenosos y rocosos de las costas de México En: *Diversidad Biológica de Iberoamérica 2º Volumen*. G. Halffter (Ed.) CYTED. México, D.F. p. 177-258.
- Moreno-Casasola, P. y G. Vázquez. 1999. The relationship between vegetation dynamics and water level in tropical dune slacks. *J. Veg. Science* 10: 515-524.
- Moreno-Casasola, P., M. Martínez y G. Castillo-Campos. 2008. Designing Ecosystems in degraded tropical sand dunes. *Ecoscience* 15(1):44-52.
- Morrison, R.G. y A. Yarraton. 1974. Vegetational heterogeneity during primary sand dune succession. *Can. J. Bot.* 52: 397-410.
- Morton J.B. 1990. Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): their role in macro and micro-evolutionary processes. *Mycotaxon* 37: 493-515.

- Mosse, B. y Phillips, J.M. 1971. The influence of phosphate and other nutrients on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizae in culture. *J. Gen. Microbiol.* 69:157-166.
- Murray, D. R. 1986. Seed dispersal by wáter, en D.R. Murray (Ed.), Seed dispersal, Academic Press Australia, pp. 49-81.
- Nelsen, C. E., N. C. Bolgiano, S. C. Furutant, G. R. Safir y B.H. Zandstra, 1981. The effect of soil phosphorus levels on mcorrhizal infection of field grown onion plants and on mycorrhizal reproduction. *J. Amer. Hort: Sci.* 106. Pp. 786-788.
- Nicolson TH (1960) Mycorrhizae in the Gramineae. II. Development in different habitats particularly sand dunes. *Trans Br Mycol Soc* 43 :132–145.
- Olson, J.S. (1958) Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Botanical Gazette*, 119, 125±170.
- Pawlowska, T. E. and **I. Charvat**. 2002. Influence of Edaphic and Environmental Factors on Arbuscular Mycorrhizae. In A.K. Sharma and B.N. Johri, eds., *Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils*. Science Publishers, Inc. Enfield (NH), U.S.A.
- Pérez. N. 1993. Banco de semillas de matorrales de dunas costeras. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F.
- Persad-Chinnery S. B., L. E. Chinnery y R. B. G. Dales.1992. Enhancement of in vitro spore germination of *Gigaspora rosea* by cellulose preparation. *Mycol. Res.* 94: 626-628.
- PHILLIPS , J. M. y D. S. HAYMAN, 1970. Improved procedures for cleaning roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. 55: 158-160.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds.). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* . Academic Press, EE.UU., 472 pp.
- Pirozynski, L. A., y D. W. Malloch. 1975. The origin of plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems* 6: 153-164.
- Poggie, J.J. 1962. *Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico*.
- Powell C.L. 1979. Mycorrhizal infectivity of eroded soils. *Soil Biology and Biochemistry* 12: 247-250.
- Programa de manejo reserva estatal EL PALMAR, 2006. Secretaria de Ecología, Gobierno del estado de Yucatán.

- PRONATURA. 1996. Sistema de Monitoreo Ambiental y Centro de Datos de Biodiversidad para los humedales de la costa del estado de Yucatán, México. Apoyado y financiado por: NAWCC, U.S. Fish and Wildlife Service, University of Colorado at Boulder y SEMARNAP. 132 p.p.
- Redhead, J.F. 1975. Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of *Khaya grandifolia* C. D. D. En: Sanders, F.E., Mosse, B. y Tenker, P.B. (editores). *Endomycorrhizas*. Academic Press, Londres. pp. 447-459.
- Read D.J., Koucheiki H.K. y Hodgson J. 1976. Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. *New Phytologist* 76: 641-653.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, Londres, 258 p.
- Read, D.J., 1989. Micorrizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems. *Proc. Roy. Soc. Endinburg* 968:89-100.
- Redecker D., J. B. Morton y T. D. Bruns. 2000b. Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinusum* and *Sclerocyttis coremioides*. *Mycologia* 92:282-285.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. DF, México.
- Reeves FB, Wagner DW, Moorman T, Kiel J (1979). The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed versus natural environments. *Journal Botany* 66: 1–13
- Reyes-Quintanar CK, R Ferrera-Cerrato, A Alarcón y S Rodríguez Z. 2000. *Microbiología de la relación de nodricismo entre leguminosas arbóreas y Neobuxbaumia tetetzo en suelos no erosionados y erosionados en Zapotitlán de las Salinas, Puebla*. Pp. 56-68. In: A Alarcón y R.
- Rivera-Arriaga, E., G. Palacio Aponte, G. Villalobos Zapata, R. Silva Casarín y P. Salles Afonso De Almeida, 2004. Evaluación de Daños en las Zonas Costeras de la Península de Yucatán por el Huracán "Isidoro". Desarrollo de Propuestas de Investigación y Mitigación en Manejo Integrado de Recursos Costeros. Sección Campeche. Universidad Autónoma de Campeche. 158 p.

- Romero-López Blanca, León José, Cruz Gustavo, Pérez José. 2006. Estructura y composición de la vegetación costera El Mogote, Baja California Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. 79:21-32.
- Salinas, M.G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Sanders IL, RM Alt, K Groppe, T Boller y A Wiemken. 1995. Identification of ribosomal DNA polymorphisms among and within spores of the Glomales: application to studies on the genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist* 130: 419-427.
- Stahl E (1900) Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Eine vergleichend- biologische Studie. *Jahrb Wiss Bot* 34 : 539–668
- SEMARNAP. 2000. Estrategia ambiental para la gestión integrada de la zona costera. Propuesta. Instituto Nacional de ecología-SEMARNAP México D.F. 40 P
- Schlesinger WH, JF Reynolds, GL Cunningham, LF Huenneke, WM Jarell, RA Virginia y WW Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 127: 1043-1048.
- Schroder M. y Janos DP ,2004. Phosphorus and intraspecific density alter plant responses to arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*. 264:335-348.
- Sigüenza, C. Espejel, I. y Allen, E.B. 1996. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 6: 151-157.
- Simon L., J. Bousquet, R. Lévesque y M. Lalonde. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67-69.
- Smith S, Read DA (1997) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press. Gran Bretaña. 605 pp.
- Stanley MR, RT Koide y DL Shumaway. 1993. Mycorrhizal symbiosis increases growth,
- Stephenson AG, JL Poulton, TC Lau y RT Koide. 1998. Effects of soil phosphorus level and
- Sieverding, E. 1983. Manual de métodos para la investigación de la micorrizar vesículo-arbuscular en el laboratorio. CIAT, Cali, 121 p.

- Sylvia DM y SE Williams. 1992. *Vesicular arbuscular mycorrhizae and environmental stress*. Pp. 101-124. In: Bethlenfalvay GJ and RG Linderman (Eds.). *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA-Special Publication No. 54.
- Solow, A. 1993. A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62: 191-193.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Schüßler A., D. Schwarzott y C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105:1413-1421.
- Torres, W. Méndez, M. Dorantes. A. Durán, R. 2010. Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 86:37-51.
- Van der Heijden MGA; JN Klironimos, M Ursic, P Moutoglis, R Streitwolf-Engle, R Boller, A Weimken y IR Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Van der Maarel, E. (Ed.) 1993 y 1997. *Dry Coastal Ecosystems*. Elsevier Publishing Co., Amsterdam, Vol. 1 y 2. 207p.
- Vega E, 2007.- Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. Dirección General de Investigación de Ordenamiento Ecológico y Conservación de Ecosistemas. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F.
- Volpin, H. Elkin, Y. Okon, Y. Kapulnik, Y. 1994. A vesicular arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intradix*) induces a defense response in alfalfa roots. *Plants Physiol.* 104: 683-689.
- Warner N.J., Allen M.F. and MacMahon J.A. 1987. Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia* 79: 721-730.
- Whitford, 1986. (Ed.). *Pattern and process in desert ecosystems*. University of New Mexico Press.
- Yañez-Arancibia, A. (1986). "Ecología de las zonas costeras. Análisis de siete tópicos". AGT Editor, S.A. México.
- Zak JC, R Sinsabaugh y WP MacKay. 1995. Windows of opportunity in desert ecosystems: their implications to fungal development. *Canadian Journal of Botany* 73 (supplement 1):1407-1414.

Zheng, Y., X. Zhixiao, Y. Yu, L. Jiang, H. Shimizu y G.M. Rimmington. 2005. Effects of burial in sand and water supply regime on seedling emergence of six species. *Annals of Bot.* 95(7): 1237-1245.