



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**POTENCIAL ALELOPÁTICO DE *Pennisetum ciliare* L.: SU EFECTO EN
PLANTAS Y MICROORGANISMOS DEL SUELO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Ecología)

PRESENTA

ADÁN SILVA FLORES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. María del Rocío Cruz Ortega

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Facultad de Ciencias, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO

OCTUBRE, 2018



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.


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 03 de abril de 2017, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, al alumno **SILVA FLORES ADÁN** con número de cuenta **514013871** con la tesis titulada: "**POTENCIAL ALELOPÁTICO DE *Pennisetum ciliare*: SU EFECTO EN PLANTAS Y MICROORGANISMOS DEL SUELO**", bajo la dirección de la **DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN**:

Presidente:	DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Vocal:	DR. NOE MANUEL MONTAÑO ARIAS
Secretario:	DRA. MARÍA DEL ROCÍO CRUZ ORTEGA
Suplente:	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Suplente	DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a. 05 de septiembre de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el apoyo académico y administrativo para llevar a cabo mis estudios de posgrado.

Agradezco al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP), el soporte económico otorgado para la participación en un curso nacional, un congreso nacional y un congreso internacional.

Agradezco la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (registro 363151). El proyecto de tesis fue financiado por el proyecto DGAPA-PAPIIT (IN212914).

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial por sus comentarios y sugerencias, Dra. Rocío Cruz Ortega – Instituto de Ecología UNAM, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez – Facultad de Ciencias, UNAM y Dra. Clara Tinoco Ojanguren – Instituto de Ecología – Unidad Hermosillo UNAM.

El presente trabajo se llevó a cabo en el laboratorio de Alelopatía del Instituto de Ecología – UNAM, bajo la dirección de la Dra. Clara Tinoco Ojanguren.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco especialmente a la Dra. Clara Tinoco Ojanguren, mi asesora, por su apoyo, paciencia, confianza y dirección en esta tesis.

Agradezco a la Dra. Rocío Cruz Ortega por su gran apoyo, amistad y paciencia.

Agradezco al Químico José F. Martínez Rodríguez, por su valioso apoyo técnico y ayuda en los muestreos de campo.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen de la Facultad de Ciencias de la UNAM por su apoyo en la extracción de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares.

Al M.C Enrique Solís Villalpando del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología UNAM por los análisis físicos y químicos de suelos usados en esta tesis.

A la M.C. Laura Hernández Cuevas de la Universidad de Tlaxcala por ayudarme a identificar las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares.

Agradezco a Tere Caudillo por su invaluable ayuda en el laboratorio.

Agradezco a miembros del laboratorio de Alelopatía (Dra. Rocío, Dra. Anaya, Blanca, Tere, Aurora, Mariana, Carolina, Paola, Selene, Violeta, Natalia, Martin, Liz, Orlando) por haberme permitido integrarme y proveerme un espacio para trabajar en el Instituto de Ecología.

A Ana Carolina González Trillo, risueña y de inmenso corazón, nada hubiera sido igual de no haberte conocido.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo y mi alegría a mi familia biológica, a mi otra familia biológica y a mi familia por adopción de quienes recibo apoyo y ahínco. Nada de este camino es sin ellos.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	12
ABSTRACT	13
1INTRODUCCIÓN	14
2ANTECEDENTES	16
2.1Alelopatía.....	16
2.2Microorganismos y micorrizas arbusculares en las invasiones biológicas	17
3HIPÓTESIS	20
4OBJETIVOS	21
4.1Objetivo general	21
4.2Objetivos particulares	21
5MÉTODOS	22
5.1Interacción alelopática del zacate buffel con especies nativas.....	22
5.1.1Especies estudiadas.....	22
5.1.2Diseño experimental	22
5.2Interacción de <i>Pennisetum ciliare</i> con hongos micorrizógenos arbusculares del matorral espinoso	26
5.2.1Rancho El Diamante	26
5.3Análisis estadístico	30
6RESULTADOS.....	31
6.1Interacción alelopática del <i>Pennisetum ciliare</i> con especies nativas en arena estéril y suelo natural	31
6.1.1 <i>Acacia willardiana</i>	32
6.1.2Biomasa total y área foliar de <i>Acacia willardiana</i> en arena estéril y suelo natural	32
6.1.3 <i>Amaranthus palmeri</i>	33
6.1.4Biomasa total y área foliar de <i>Amaranthus palmeri</i> en arena estéril y suelo natural.....	33
6.1.5 <i>Ipomoea arborescens</i>	34
6.1.6Biomasa total y área foliar de <i>Ipomoea arborescens</i> en arena estéril y suelo natural	34
6.1.7 <i>Mimosa distachya</i>	35
6.1.8Biomasa total y área foliar de <i>Mimosa distachya</i> en arena estéril y suelo natural	35
6.1.9 <i>Pennisetum ciliare</i>	36
6.1.10 Biomasa total y área foliar de <i>Pennisetum ciliare</i> en arena estéril y suelo natural	36
6.2Características de los suelos de pradera de zacate buffel y matorral espinoso	38
6.3Esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en praderas de buffel y matorral espinoso.....	39

Figura 10. Esporas encontradas en rizósfera del zacate buffel.....	40
7DISCUSIÓN.....	41
8CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	45
9LITERATURA CITADA.....	46
10ANEXOS.....	56
10.1Anexo 1. Solución Hoagland a 0.5 de fuerza iónica, ajustado a pH (Hoagland y Arnon, 1950)	56
10.2Anexo 2: Tablas con datos numéricos del análisis de crecimiento para cada especie	57

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representación de estructuras de la simbiosis con hongos micorrizógenos arbusculares.....	18
Figura 2. Diseño del experimento de invernadero para la determinación del efecto alelopático de zacate buffel en especies nativas	23
Figura 3. Localización del rancho el Diamante en el Estado de Sonora, México.....	26
Figura 4. Sitios de colecta: matorral espinoso y pradera de zacate buffel	27
Figura 5. Biomasa total y área foliar de <i>Acacia willardiana</i> en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo	31
Figura 6. Biomasa total y área foliar de <i>Amaranthus palmeri</i> en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo	33
Figura 7. Biomasa total y área foliar de <i>Ipomoea arborescens</i> en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo	34
Figura 8. Biomasa total y área foliar de <i>Mimosa distachya</i> en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo	36
Figura 9. Biomasa total y área foliar de <i>Pennisetum ciliare</i> en tratamientos de exudados, de lixiviados y testigo	37
Figura 10. Esporas encontradas en rizósfera del zacate buffel	41

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros del análisis de crecimiento y formulas.....	24
Tabla 2. ANOVA de dos vías para las especies estudiadas probando la interacción entre el sustrato y el tratamiento.....	30
Tabla 3. Características de los suelos de rizósfera de zacate buffel, bajo especies nativas en pradera y en matorral espinoso, en temporada de secas y lluvias	38
Tabla 4. Medias \pm errores estándar de esporas por gramo de suelo, viabilidad de los seis sitios en tiempos de secas y de lluvias, y porcentaje de micorrización en raíces de buffel	39
Tabla 5. Efecto alelopático de buffel en la biomasa de <i>Acacia willardiana</i> , <i>Amaranthus palmeri</i> , <i>Ipomoea arborescens</i> , <i>Mimosa distachya</i> y <i>Pennisetum ciliare</i>	55
Tabla 6. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Acacia willardiana</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril.....	56
Tabla 7. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Amaranthus palmeri</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril	56
Tabla 8. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Amaranthus palmeri</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.	57
Tabla 9. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Ipomoea arborescens</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril	57
Tabla 10. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>mimosa distachya</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.	58
Tabla 11. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Pennisetum ciliare</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril.	58
Tabla 12. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de <i>Pennisetum ciliare</i> en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.	59

En el momento en que podamos decir exactamente por qué esta especie es más abundante en individuos que aquella, por qué esta especie y no otra puede ser naturalizada en un país dado, entonces y sólo entonces, podremos encontrarnos justamente sorprendidos de no poder explicar la extinción de una especie dada o de un grupo de especies.

Charles Darwin

RESUMEN

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), especie de pasto africano, ha sido introducido en distintas partes del mundo por su alto valor como forraje y su tolerancia al pastoreo y la sequía. En el estado de Sonora, México, se han sembrado extensas áreas a partir de las cuales se ha dispersado y ha invadido la vegetación natural de matorral xerófilo. Su presencia ha ocasionado cambios notables en la estructura y funcionamiento de los matorrales áridos y semiáridos, además de las consecuencias asociadas a la pérdida de biodiversidad y productividad. En esta tesis, se abordó el estudio del efecto alelopático de *Pennisetum ciliare* en el crecimiento de plantas nativas y en la abundancia de esporas del suelo en una pradera inducida. Se llevó a cabo un ensayo en invernadero con arena estéril y suelo natural, para probar el efecto alelopático de lixiviados y exudados de buffel directamente sobre plantas nativas, e indirectamente mediado por la presencia de microorganismos. Se probó el potencial alelopático de *Pennisetum ciliare* como planta donadora de aleloquímicos sobre cinco especies como plantas receptoras: *Acacia willardiana*, *Amaranthus palmeri*, *Ipomoea arborescens*, *Mimosa distachya* y *Pennisetum ciliare*. Se determinaron la abundancia de esporas por gramo de suelo y viabilidad de hongos micorrizógenos arbusculares en una pradera de buffel y matorral espinoso; y el porcentaje de colonización de raíces. Se presentan los resultados de biomasa, área foliar y parámetros de crecimiento (TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRR/PT), donde en mayor medida el tratamiento de lixiviados y después el de exudados inhibieron el crecimiento de las plantas. Además, en los sitios de pradera se registraron menores concentraciones de nutrientes (C Orgánico, N total, NH_4^+ , NO_3^- , P total y P- NaHCO_3) y una menor abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares. Se concluye que *Pennisetum ciliare* tiene un efecto alelopático en todas las especies utilizadas. Se presentan resultados que muestran la interacción alelopática de buffel además de una metodología plausible para el estudio de la alelopatía en plantas exóticas e invasoras.

ABSTRACT

Around the world *Pennisetum ciliare* (Buffelgrass) has been introduced for its high value as forage and tolerance to grazing and drought, in large areas of the northwestern region of the state of Sonora, Mexico. Buffelgrass also has invaded large areas of desert scrub outside where was planted. Induction of pastures and invasion has caused significant changes in the structure and function of desert and thorn scrub, as well as the consequences associated with biodiversity and productivity loss. This study proposes that buffelgrass has an allelopathic effect on the germination and plant growth and on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) which favor its growth and uptake of nutrients promoting the pasture maintenance and invasion. We made Greenhouse experiments, using as substrates bare and sterile soil, *P. ciliare* as an allelopathic donor and *Acacia willardiana*, *Amaranthus palmeri*, *Ipomoea arborescens*, *Mimosa distachya* and *Pennisetum ciliare* as test plants. Also soil organic C, total N and P, extractable P, and mineral N contents were determined in samples collected during the dry and rainy seasons, in buffelgrass pasture site an adjacent undisturbed thornscrub and soil under native plants located in both areas. We also measured the number of AMF spores, its abundance and root colonization during the dry and rainy seasons in these sites. We show an inhibition effect of leachates and root exudates on biomass, leaf area and growth parameters (AGR, RGR, NAR, LWF, SLA, LWR, AC, RW/TW, SW/TW, LW/TW y PRR/TW). We found less nutrient concentration (Organic C, total N, NH_4^+ , NO_3^- , total P and P- NaHCO_3) and a minor quantity of spores in buffel pasture soils. We conclude that *Pennisetum ciliare* had a clear allelopathic effect on plant growth as leachates and exudates inhibited plant growth. We also showed that buffelgrass pasture soil has less nutrients (Organic C, total N, NH_4^+ , NO_3^- , total P and P- NaHCO_3) and AMF spores than soils under native plants in pastures and thorn scrub. We demonstrate the allelopathic interaction of buffelgrass through a reproducible technique for the study of allelopathy in exotic and invasive plants.

1 INTRODUCCIÓN

El cambio de uso de suelo y la invasión de plantas exóticas a comunidades naturales se consideran una amenaza a nivel global, ya que afectan la función de los ecosistemas y amenazan la diversidad biológica (Ehrenfeld, 2010). Tanto el cambio de uso de suelo a monocultivos de plantas exóticas, como la invasión de las mismas a ecosistemas naturales, produce el desplazamiento de plantas nativas y el establecimiento de barreras para la germinación, establecimiento y sobrevivencia de estas últimas (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008; Morales-Romero *et al.*, 2012). Los mecanismos usados por plantas exóticas para desplazar y/o interferir en el establecimiento y permanencia de plantas nativas dependen de las capacidades intrínsecas y de la habilidad competitiva de ambas partes (Mack *et al.*, 2000). Sin embargo, han sido propuestos algunos mecanismos como la alelopatía (Callaway y Ridenour, 2004), la interacción positiva con mutualistas del suelo (Klironomos, 2002), así como la interacción de ambos mecanismos (Wolfe y Klironomos, 2005).

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link; sinónimo = *Cenchrus ciliaris* L.), especie nativa de Asia y África, ha sido ampliamente introducido como forraje en regiones áridas y semiáridas del mundo como son: Australia, el sur de los Estados Unidos, Hawái y México (Phillips y Comus, 2000; Marshall *et al.*, 2012). El zacate buffel es una de las invasoras más importantes en el Estado de Sonora, que pone en riesgo paisajes y ecosistemas (Van Devender *et al.*, 1997; Castellanos *et al.*, 2010; Franklin y Molina-Freaner, 2010). En el Estado, alrededor de 1,600,000 hectáreas de vegetación natural han sido convertidas en praderas de zacate buffel (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006; Franklin *et al.*, 2006); esto ha ocasionado cambios notables en la estructura y funcionamiento de los matorrales xerófilo y espinoso, así como la pérdida de biodiversidad y productividad (Franklin y Molina-Freaner, 2010; Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2013). El alto potencial de invasividad de esta especie se ha relacionado con su rápida germinación y crecimiento, así como su eficiente producción y dispersión de semillas (Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2016).

Entre los mecanismos de invasión en *Pennisetum ciliare*, se reconocen su habilidad como competidora, su capacidad de rebrote después de incendios y sus bajos requerimientos de agua para germinar (Castellanos *et al.*, 2002; Ward *et al.*, 2006; Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2016). Así mismo, hay evidencias sobre su potencial alelopático, que contribuyen a explicar el impacto que pudieran tener en plantas nativas durante el proceso de invasión y revegetación (Cheam, 1984; Nurdin y Fulbright, 1990; Hussain *et al.*, 2010; Silva-Flores, 2013). Silva-Flores,

(2013) encontró que los lixiviados de la parte aérea (hojas, tallos y flores) y que los suelos donde crece *Pennisetum ciliare* inhiben la germinación, crecimiento y biomasa de plantas nativas (*Ipomoea arborescens*, *Lophocereus schottii* y *Stenocereus thurberi*). Existen, además, reportes sobre la inhibición de la germinación de plantas de cultivo y malezas por los lixiviados del zacate buffel (Cheam, 1984; Nurdin y Fulbright, 1990),

Además de los factores ya mencionados, hay reportes sobre la interacción de buffel con la microbiota del suelo y/o su capacidad de modificarla; sin embargo, el conocimiento de esta interacción es casi nulo (Traveset, 2015). Por ejemplo, en un estudio donde se comparó la micorrización entre pastos nativos del desierto Chihuahuense y de *Pennisetum ciliare*, se encontró en buffel una mayor colonización de sus raíces que en las de plantas nativas (Pezzani *et al.*, 2006). También se ha reportado que, en pastizales inducidos, la inoculación y asociación de zacate buffel con hongos micorrizógenos arbusculares favorece su crecimiento y la absorción de nutrientes (N, P, K) (Díaz Franco y Garza Cano, 2006; Khan *et al.*, 2007; Khan *et al.*, 2008). Por lo anterior, es necesario el conocer la interacción del zacate buffel con la microbiota y especies nativas, mediada por la presencia de aleloquímicos. Esto permitirá avanzar en el conocimiento de los efectos del zacate en los ecosistemas y aportar elementos para el manejo de ambientes donde se ha establecido esta especie.

Dada la magnitud del proceso de cambio de uso de suelo para la siembra de praderas de zacate buffel y su rápida invasión y efecto en el matorral xerófilo y espinoso del Estado de Sonora, en este trabajo se estudió el potencial alelopático como mecanismo que facilita la capacidad de invasión del zacate a través de la interacción con plantas nativas y hongos micorrizógenos arbusculares.

2 ANTECEDENTES

2.1 Alelopatía

Las plantas liberan compuestos llamados aleloquímicos, que se producen y se exudan en diferentes partes de éstas y tienen diferente naturaleza y funciones. La mayoría de los aleloquímicos, son clasificados como metabolitos secundarios ya que no forman parte del metabolismo primario de la planta (fotosíntesis, respiración, transporte de solutos, translocación, síntesis de proteínas, asimilación de nutrientes) (Demain y Fang, 2000). Los compuestos pueden ser de naturaleza volátil, o formar parte de lixiviados o exudados de diferentes partes de las plantas (Inderjit y Duke, 2003; Inderjit *et al.*, 2011). Se pueden encontrar aleloquímicos en flores, frutos, semillas, hojas, tallos y raíces. También lo son compuestos aleloquímicos generados por la descomposición de hojarasca (Rice, 1984; Friedman, 1995). Una gran variedad de aleloquímicos han sido identificados, incluyendo ácidos fenólicos, cumarinas, terpenoides, flavonoides, alcaloides, glucósidos y glucosinolatos (Nasr y Shariati, 2005). Los aleloquímicos intervienen en las interacciones ecológicas de la planta con el ambiente como: protección contra herbívoros, contra patógenos, alelopatía, promoción de asociaciones simbióticas e interacciones con polinizadores; además funcionan dando protección a la planta contra rayos ultravioleta o altas temperaturas (Metlen *et al.*, 2009). El ambiente y estrés físico, químico y biológico experimentado por las plantas pueden afectar la producción de aleloquímicos (Bertin *et al.*, 2003).

A los procesos ecológicos que involucran metabolitos secundarios (aleloquímicos) producidos por plantas, algas, bacterias y hongos, mismos que influyen sobre el crecimiento y desarrollo de otros sistemas biológicos, se les considera procesos alelopáticos (Anaya, 2003). La alelopatía es un fenómeno frecuente e importante en sistemas agrícolas y en ecosistemas (Mallik, 2008; Inderjit *et al.*, 2011). Los problemas relacionados con la presencia de alelopatía en los cultivos agrícolas son: decremento en la riqueza y diversidad de especies, autotoxicidad en cultivos, inhibición de la germinación y crecimiento de plántulas (Mallik, 2008). En comunidades vegetales, la alelopatía ha sido implicada en la formación de patrones de distribución y en procesos tales como sucesión ecológica y el ciclo del nitrógeno (Rice, 1984; Hierro y Callaway, 2003; Inderjit, 2005). Algunas plantas exóticas liberan al medio compuestos hidrosolubles que reducen el crecimiento de especies nativas o facilitan el proceso de invasión (Ridenour y Callaway, 2001; Bais *et al.*, 2003).

Entre los aleloquímicos producidos por las plantas se incluyen sustancias que inhiben el crecimiento de plantas vecinas y microorganismos del suelo (sustancias alelopáticas) y las que no son inhibitorias (sustancias no alelopáticas). Los aleloquímicos, principalmente los fenoles, influyen en el crecimiento y desarrollo de plantas vecinas y microorganismos del suelo (Bertin *et al.*, 2003). A su vez los aleloquímicos liberados por las plantas pueden ser inocuos a otras plantas, pero son transformados por microorganismos en compuestos que afecten alelopáticamente a otros organismos (Inderjit *et al.*, 2011).

Los mecanismos de acción de los aleloquímicos en las plantas receptoras, pueden afectar procesos como: división y elongación celular, la permeabilidad de la membrana celular, absorción de minerales, fotosíntesis, respiración, síntesis de proteínas, lípidos y metabolismo de ácidos orgánicos, estimulación o inhibición de la actividad enzimática específica en las relaciones hídricas y en la síntesis de ADN y ARN (Rice, 1984; Vivanco *et al.*, 2005; Duke y Dayan, 2006).

2.2 Microorganismos y micorrizas arbusculares en las invasiones biológicas

Los microorganismos del suelo, tales como bacterias y hongos, tienen papeles centrales en la fertilidad y mantenimiento de la salud de las plantas (Kirk *et al.*, 2004). Además, influyen en la coexistencia de las plantas (Nijjer *et al.*, 2007). Patógenos y microorganismos simbiotes del suelo tienen un gran efecto en la abundancia de los individuos, en la diversidad de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas (Inderjit y Van Der Putten, 2010). Las plantas exóticas pierden las interacciones bióticas originales con patógenos, mutualistas y competidores y establecen interacciones con nuevas especies, bajo otras condiciones abióticas (Mitchell *et al.*, 2006). Los microorganismos del suelo afectan la interacción de las plantas exóticas con las plantas nativas (Callaway *et al.*, 2004). Las plantas invasoras cambian las comunidades microbianas del suelo y afectan los ciclos biogeoquímicos, lo que puede beneficiarles, y por otro lado afectar a las plantas nativas (Levine *et al.*, 2006). De los microorganismos relacionados en el proceso de invasión, destacan las micorrizas por aumentar el volumen de área de absorción de nutrientes y agua de la planta (Weir, 2007; Pringle *et al.*, 2009).

Las micorrizas son asociaciones mutualistas establecidas entre las raíces de plantas y diversas familias de hongos (Pringle *et al.*, 2009). La relación simbiótica entre hongos

formadores de micorrizas y raíces de la mayoría de las plantas es generalmente benéfica presentándose en más del 90 % de las especies conocidas (Brundrett, 1995). Hay siete tipos de micorrizas (arbuscular, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutoide, monotropoide, ericoide y orquideoide), las micorrizas arbuscular y ectomicorrizas son las más abundantes (Allen y Banfield, 2005; Smith y Read, 2008). Las micorrizas tienen tres roles principales en las invasiones biológicas: pueden invadir nuevos hábitats al asociarse a plantas exóticas o con plantas nativas, pueden facilitar la invasión de plantas exóticas y pueden responder a la introducción de plantas exóticas asociándose a ellas (Pringle *et al.*, 2009).

Las micorrizas arbusculares (MA) son una asociación entre los hongos pertenecientes al phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001) e incluye tres clases (Archaeosporomycetes, Glomeromycetes y Paraglomeromycetes), cinco órdenes (Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales y Paraglomerales), catorce familias, 17 géneros y aproximadamente 302 especies descritas (Schüßler y Walker, 2010). Las micorrizas arbusculares contribuyen a la agregación de las partículas de suelo y pueden proteger a la planta frente al ataque de patógenos y herbívoros (Sieverding, 1991; Van Der Heijden *et al.*, 2015), También, incrementan la productividad y son importantes en ecosistemas naturales y en cultivos (Brundrett, 2009) (Figura 1).

Los recursos del suelo determinan el grado de colonización de estructuras de hongos micorrizógenos arbusculares y el efecto que estas tienen en las plantas. En suelos con más nutrientes la colonización es menor, en comparación con los suelos con menos cantidad de nutrientes (Govindaraju *et al.*, 2005). En pastizales, las asociaciones con micorrizas están ampliamente distribuidas e influyen en la historia de vida, demografía, interacción entre especies y en los procesos del suelo (incremento en la absorción de nutrientes y agua) (Hartnett y Wilson, 1999). En suelos con menos nutrientes el papel de las micorrizas se vuelve más importante y la riqueza de especies de micorrizas disminuye ante las plantas invasoras y otros disturbios (Gillespie y Allen, 2006), causando así un cambio en la composición y función de las comunidades del suelo, afectando directamente el establecimiento, crecimiento y presencia de asociaciones bióticas (Wolfe y Klironomos, 2005).

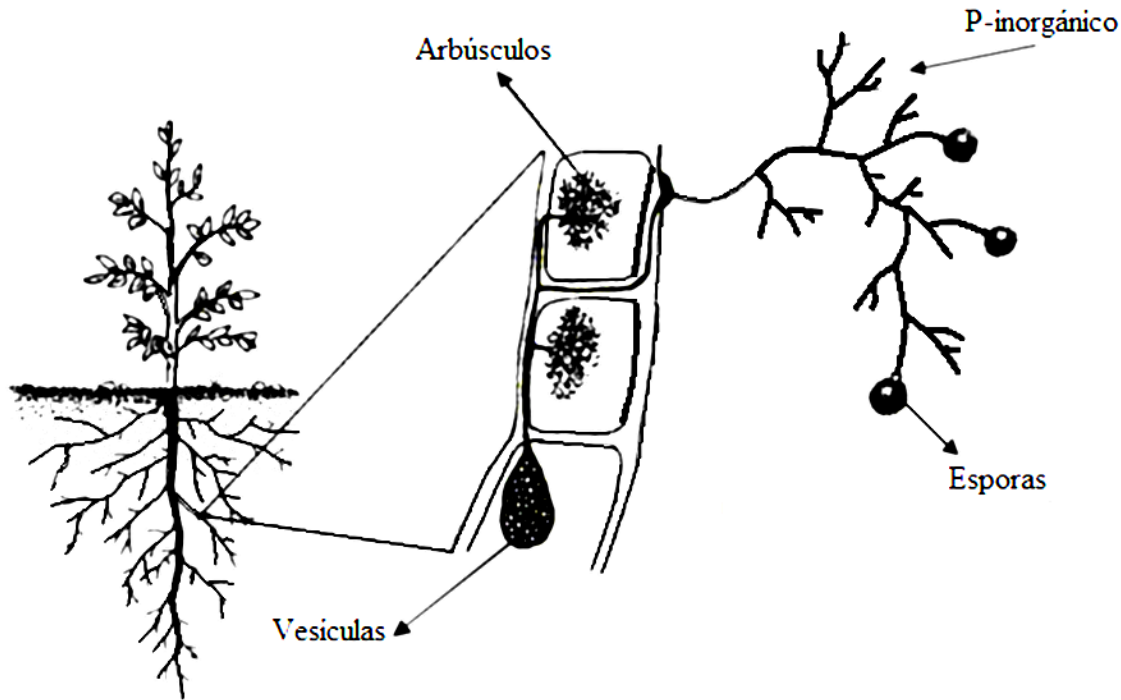


Figura 1. Representación de estructuras de la simbiosis con hongos micorrizógenos arbusculares. Modificado de: González-Chávez *et al.*, (2007).

La forma en que una especie invasora obtiene ventaja sobre las plantas nativas es afectando su colonización por micorrizas al reducir la abundancia de estos hongos o reduciendo el porcentaje de colonización (Weir, 2007). Por otro lado, las plantas invasoras han mostrado que tienen la capacidad de inhibir las asociaciones entre hongos micorrizógenos y plantas nativas mediante la liberación de aleloquímicos (Mummey y Rillig, 2006). De esta forma las plantas invasoras reducen la capacidad para producir recursos y recompensas para la micorriza o interfiriendo en el establecimiento y permanencia de la simbiosis (Hale y Kalisz, 2012). Paradójicamente, algunos de los aleloquímicos pueden potenciar la formación de asociaciones con hongos micorrizógenos que son benéficas para las plantas exóticas (Weir, 2007).

3 HIPÓTESIS

Con base en los antecedentes, se plantean las siguientes hipótesis:

1. Debido a que el zacate buffel libera aleloquímicos por lixiviación de hojas y por exudados de raíces que pueden inhibir el crecimiento de otras plantas. Se espera encontrar una menor biomasa y área foliar en las plantas receptoras en el experimento de invernadero aún con la presencia o ausencia de microorganismos en el suelo.
2. Debido a que la conversión de matorral espinoso a pradera de zacate buffel altera las características estructurales, ambientales y funcionales del ecosistema, transformándolo en un sistema con disturbio. Se espera encontrar un menor número de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en las praderas de buffel.

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Determinar experimentalmente y en una pradera inducida de zacate buffel el efecto alelopático de *Pennisetum ciliare* en la interacción de plantas y los hongos micorrizógenos arbusculares.

4.2 Objetivos particulares

- Determinar, en condiciones de invernadero, el efecto alelopático de lixiviados y exudados de raíz del zacate buffel en el crecimiento de especies nativas de un matorral espinoso.
- Determinar la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares y su viabilidad en época de secas y de lluvias, en un sitio de matorral espinoso convertido en pradera de zacate buffel y un sitio adyacente no perturbado.
- Relacionar la concentración estacional de C, N, P y otros parámetros físicos y químicos del suelo, con el comportamiento estacional de los hongos micorrizógenos arbusculares, en un sitio de matorral espinoso convertido en pradera de zacate buffel y un sitio adyacente no perturbado.
- Determinar el porcentaje de colonización de raíces por hongos micorrizógenos arbusculares en zacate buffel, en época de secas y de lluvias.

5 MÉTODOS

5.1 Interacción alelopática del zacate buffel con especies nativas

5.1.1 Especies estudiadas

Para determinar el efecto de buffel en el crecimiento de especies nativas, se realizó un experimento en invernadero, para el cual se seleccionaron plantas del matorral espinoso, las cuales tuvieron germinación y crecimiento adecuados para los ensayos. Las plantas seleccionadas fueron: 1) ***Acacia willardiana*** Rose; (Fabaceae), es un árbol que se distribuye en el suroeste del estado de Sonora (Turner *et al.*, 1995); el género *Acacia* forma asociaciones con hongos micorrizógenos arbusculares (Brundrett *et al.*, 1996). 2) ***Amaranthus palmeri*** S. Wats; (Amarantaceae) es una hierba anual que es una maleza en tierras de uso humano y una planta invasora en Norteamérica (Ward *et al.*, 2013); esta planta no forma asociación con micorrizas de ningún tipo, por lo que al ser independientes de los HMA permite contrastar aún más el efecto entre la alelopatía y los hongos micorrizógenos (Tester *et al.*, 1987). 3) ***Ipomoea arborescens*** (Humb. y Bompl.) G. Don; (Convolvulaceae) es un árbol que se distribuye en Sinaloa y en la zona sur y centro de Sonora (Turner *et al.*, 1995); *Ipomoea arborescens* es micorrizada por HMA (Camargo-Ricalde y Dhillion, 2003). 4) ***Mimosa distachya*** Benth (Fabaceae) es un arbusto que crece en arroyos, planicies aluviales y zonas bajas de Sonora, Sinaloa y Chihuahua (Shreve y Wiggins, 1964). El género *Mimosa*, en general, forma asociaciones con hongos micorrizógenos arbusculares (Brundrett, 1991). 5) ***Pennisetum ciliare*** Link; (Poaceae) es un zacate arbustivo perene de hasta un metro y medio de altura por un metro de diámetro (Van Devender y Dimmitt, 2006); es una planta que es micorrizada por HMA (Pezzani *et al.*, 2006).

5.1.2 Diseño experimental

El trabajo experimental y procesamiento de muestras de este estudio se llevaron a cabo en el Laboratorio de Alelopatía e invernadero del Instituto de Ecología de la UNAM, Ciudad Universitaria, Ciudad de México.

Las semillas se germinaron (25 °C, 12 h fotoperiodo, 92 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en una cámara de germinación (Convion 125L) y las plántulas de dos días se trasplantaron a macetas con “peat moss” en condiciones de invernadero, parcialmente controladas, donde crecieron por 70 días.

Durante el crecimiento, se regaron cada dos días con agua desionizada y se fertilizaron con solución Hoagland 0.5 de fuerza iónica (Solución Hoagland, Anexo 1), aplicada cada dos semanas. El experimento de alelopatía, se dividió en dos ensayos de acuerdo al sustrato: 1) con arena sílice estéril (AS) y, 2) con suelo natural (SN) del sitio de estudio (Matorral espinoso del Rancho el Diamante). Debido a problemas de espacio los experimentos en cada sustrato no se realizaron al mismo tiempo, por lo que no se consideraron comparables. Cada ensayo tuvo tres tratamientos. Los tratamientos fueron ideados de forma tal que se podía separar el efecto de los exudados de raíz y de los lixiviados de la parte aérea de buffel (tallos y hojas); para esto se tomaron las precauciones que son mencionadas de forma particular en la sección de riego.

Las plantas de 70 días de edad se sembraron en tubos de PVC diseñados para este experimento (Figura 2). Las plantas de zacate buffel (como emisora de aleloquímicos) se crecieron junto a las plantas nativas (receptoras): *Acacia willardiana* (palo blanco), *Amaranthus palmeri* (quelite), *Mimosa distachya* (desgraciada), *Ipomoea arborescens* (palo santo) y *Pennisetum ciliare* (buffel); esta última se incluyó para explorar el efecto autotóxico de esta planta. Para cada especie y tratamiento se tuvieron 5 réplicas.

Ensayo con arena sílice estéril: el objetivo principal de este ensayo fue observar el efecto alelopático de buffel sin la presencia de suelo o microorganismos del suelo. La arena sílice permite un mayor contraste del efecto alelopático de buffel que con los suelos naturales. Las plantas de dos meses de edad se trasplantaron a las columnas de PVC llenas con arena sílice (AS); las columnas tuvieron una capacidad de 2,010 cm³ de arena. La arena sílice fue previamente esterilizada en autoclave (2 h, 121 °C, 15 Psi / 24 h, este proceso se repitió 2 veces). Las plantas se regaron diariamente de manera manual, aplicándose aproximadamente el 10 % (85 mL) de líquido para saturación de una columna llena con arena (850 mL). En los tratamientos de arena sílice con exudados (ASE) y testigo (AS) se aplicaron 85 mL de agua en la boca de la columna para la planta donadora y las plantas receptoras. En el tratamiento de arena sílice con exudados (ASE), donde el objetivo fue observar el efecto de lixiviados de raíz, se vertió el agua sin tocar la parte aérea de buffel para lavar solo los exudados de la raíz. En el tratamiento de lixiviados (ASL) se aplicaron 85 mL de lixiviados en agua solo en la boca de la columna para la planta receptora. Además, se aplicaron 85 mL de solución Hoagland de 0.5 de fuerza iónica, al momento de trasplantar y en la tercera semana de crecimiento; para evitar que las diferencias entre los tratamientos se debieran a la ausencia de nutrientes de la arena sílice estéril.

Ensayo suelo natural: se mezcló suelo natural (SN) (sin esterilizar, para tener el efecto completo del suelo), con arena sílice en proporción 1:1. Con esta mezcla, se llenaron las columnas (Figura 2). El riego fue manual, aplicándose aproximadamente 25 mL de líquido en cada planta (aproximadamente 10 % del agua necesaria para saturar), ya que el suelo natural tiene una mayor cantidad de limos y arcillas y retiene por más tiempo el agua de riego. En los tratamientos, donde se creció con exudados (SNE) y en el tratamiento creciendo sin buffel (Testigo, SN), se aplicaron 25 mL de agua en la boca de la columna para la planta donadora y la planta receptora. En el tratamiento de lixiviados (SNL) se aplicaron 25 mL de lixiviados solo en la boca de la columna para la planta receptora. El riego se llevó a cabo 6 días por semana. No se aplicó solución nutritiva.

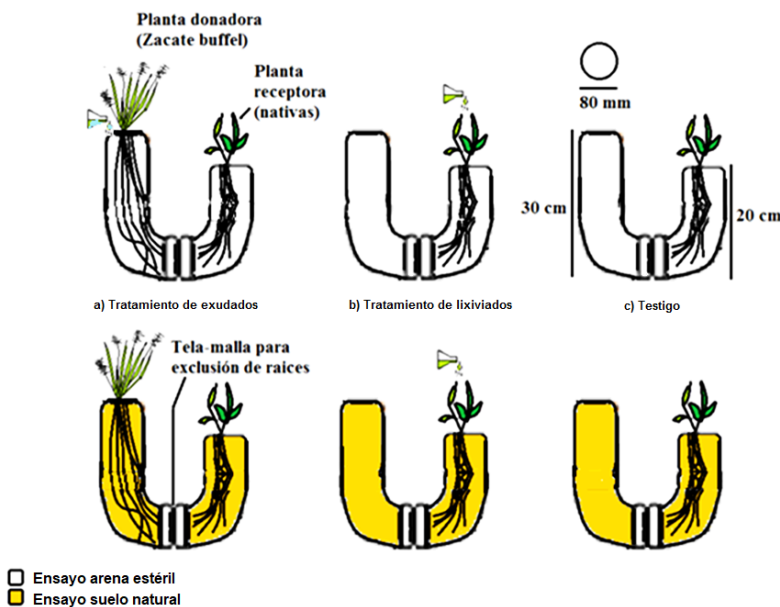


Figura 2. Diseño del experimento de invernadero para la determinación del efecto alelopático de zacate buffel en especies nativas (izquierda), Columna de PVC (derecha). Se muestran los contenedores diseñados para el experimento y descritos en materiales y métodos. El diseño consistió de dos ensayos independientes: uno con sustrato de arena estéril (contenedores blancos) y otro con sustrato de suelo natural (contenedores marcados en amarillo). En cada ensayo se tuvieron tres tratamientos: **a)** tratamiento de exudados de raíz **b)** tratamiento de lixiviados y **c)** un testigo en el que la nativa creció sin buffel y sin lixiviados.

Los lixiviados fueron con tejido aéreo de buffel (hojas y tallos) previamente secados en horno de secado a 40°C por 24 h. Se sumergió el tejido de buffel en agua desionizada estéril en concentración de 1 % (g/v), por tres horas. Los lixiviados se filtraron a través de papel

Whatman No. 4. Se midieron los potenciales osmóticos y pH de cada uno de los lixiviados en un osmómetro (Osmette A, Precision Systems Inc.) y un potenciómetro (PH 210, HANNA Instruments), respectivamente. La técnica utilizada se basó en los trabajos de Cruz-Ortega *et al.*, 2002 y Silva-Flores (2013).

Para evaluar el efecto de la interacción alelopática del zacate buffel en el crecimiento de las plantas nativas y del mismo zacate buffel (autotoxicidad), en arena estéril y suelo natural, se llevó a cabo un análisis clásico de crecimiento con base en los parámetros propuestos por Hunt (1990).

Tabla 1. Parámetros del análisis de crecimiento y formulas.

Parámetro	Biomasa Total	Tasa Absoluta de Crecimiento (TAC)	Tasa Relativa de Crecimiento (TRC)
Formula		$\frac{(P_2 - P_1)}{(T_2 - T_1)}$	$\frac{(\ln P_2 - \ln P_1)}{(T_2 - T_1)}$
Unidades	mg	mg día ⁻¹	mg mg ⁻¹ día ⁻¹
Parámetro	Tasa de Asimilación Neta (TAN)	Proporción del Área Foliar (PAF)	Área Foliar Específica (AFE)
Formula	$\frac{\frac{(P_2 - P_1)}{(T_2 - T_1)} * (\ln AF_2 - \ln AF_1)}{(AF_2 - AF_1)}$	$\left[\frac{(AF_1)}{(P_1)} + \frac{(AF_2)}{(P_2)} \right] \div 2$	$\left[\frac{(AF_1)}{(PH_1)} + \frac{(AF_2)}{(PH_2)} \right] \div 2$
Unidades	mg cm ⁻² día ⁻¹	cm ² mg ⁻¹	cm ² mg ⁻¹
Parámetro	Peso Foliar Especifico (PFE)	Coefficiente Alométrico	Asignación de biomasa raíces
Formula	$\left[\frac{(PH_1)}{(P_1)} + \frac{(PH_2)}{(P_2)} \right] \div 2$	$\frac{PR}{(PT + PH)}$	PR/PT
Parámetro	Asignación de Biomasa a Tallos	Asignación de Biomasa a Hojas	Asignación de Biomasa a Reproducción
Formula	PS/PT	PH/PT	PF/PT

* P₁ = peso seco inicial, P₂ = peso seco final, T₁ = Tiempo cosecha inicial, T₂ = Tiempo cosecha final, AF₁ = área foliar total inicial, AF₂ = área foliar total final, PH₁ = peso seco total inicial de las hojas, PH₂ = peso seco total final de las hojas, PR = peso seco total de la raíz, PS = peso seco total del tallo, PH = peso seco total de las hojas, PF = peso seco total de las flores.

El análisis permite evaluar los aspectos fisiológicos y morfológicos del crecimiento mediante la tasa de asimilación neta (TAN) y la proporción del área foliar (PAF),

respectivamente. Estos parámetros se asocian con la tasa de crecimiento relativo de esta forma: $TRC = TAN + PAF$; dicha tasa indica el cambio en la proporción de biomasa seca con respecto a la biomasa total en el tiempo.

Para el análisis clásico de crecimiento se hicieron dos cosechas, al inicio y al final del experimento. En el ensayo con arena sílice estéril, la primera cosecha se llevó a cabo a las 10 semanas (70 días) de crecimiento de las especies (tiempo al trasplantar a la columna). La segunda cosecha se llevó a cabo al terminar el experimento (36 días de crecimiento en columna). En el ensayo con suelo natural, la primera cosecha se llevó a cabo a las 9 semanas (64 días) de edad en las especies. Después del trasplante la segunda cosecha se llevó a cabo al terminar el experimento (42 días de crecimiento en columna). En la primera cosecha se tomaron 5 plantas por especie, cada una se fraccionó en raíces, tallo, hojas y flores. Al final se cosecharon el total de plantas por tratamiento y especie. Se midió el área foliar con un medidor de área (Licor® LI 3000). De cada una de las partes se registró el peso seco, para lo cual se secaron en estufa por 96 horas a 60 °C.

5.2 Interacción de *Pennisetum ciliare* con hongos micorrizógenos arbusculares del matorral espinoso

El trabajo de campo incluyó la colecta de suelos y raíces y se llevó a cabo en el rancho El Diamante localizado a 28° 41' N, 110° 15' O (Figura 3).

5.2.1 Rancho El Diamante

El área de estudio se encuentra a una altitud en el intervalo de 350-400 msnm, la temperatura media anual varía entre 22 °C y 23 °C y la precipitación media anual es de 531 ± 39 mm (1982-2007). El 80% de la precipitación anual cae entre los meses de julio y septiembre (Comisión Nacional del Agua, Delegación Hermosillo, Sonora). Los meses de abril y mayo son considerados como los más secos del año. Las heladas ocurren ocasionalmente en los meses de febrero y marzo (Turner y Brown, 1994). En la región, el material parental está constituido por rocas sedimentarias del período Terciario (INEGI, 1988). Los suelos dominantes son Regosoles y Leptosol con Xerosol lúvico y Feozem haplico (INEGI 1988). El tipo de vegetación dominante es el matorral espinoso, con cactáceas columnares (*Pachycereus pecten-aboriginum*, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi*, *S. alamosensis* y *Lophocereus schottii*)

y especies arbóreas (*Cercidium praecox*, *C. microphyllum*, *Prosopis glandulosa*, *Olneya tesota*, *Jatropha cordata*, *Ipomoea arborescens* y *Guaiaacum coulteri*) (Turner et al., 1995).

Se seleccionó este sitio porque en el 2003 se estableció una pradera de zacate buffel con fines ganaderos; adyacente a la pradera se tiene un área de vegetación natural de matorral espinoso. Además, es un sitio donde se han realizado trabajos ecológicos de comparación entre el matorral y la pradera, por lo que existe información previa (Figura 3).

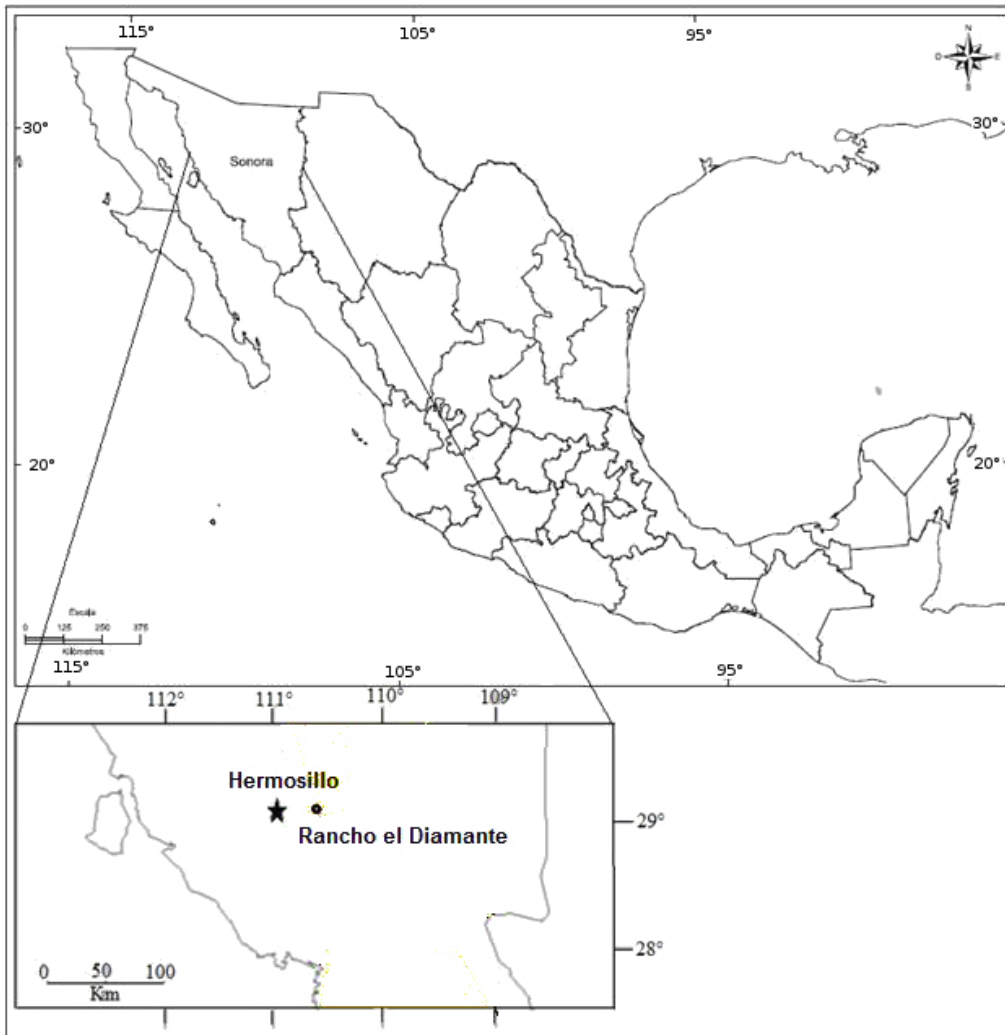


Figura 3. Localización del rancho el Diamante en el Estado de Sonora, México.



Figura 4. Sitios de colecta: matorral espinoso (izquierda) y pradera de zacate buffel (derecha). Fotografías: Adán Silva.

Muestreo de raíces y suelos. El muestreo de raíces de zacate buffel y suelo se efectuó en la época de secas (mayo) y de lluvias (agosto) del 2014. Se colectaron muestras de suelo y raíces (5 muestras por sitio de muestreo). Los suelos se tomaron entre los 0-15 cm de profundidad y fueron muestras de 1 kg. Estas se colectaron de la rizósfera de zacate buffel de pradera, de la rizósfera de especies nativas creciendo en praderas de zacate buffel y de la rizósfera de plantas nativas del matorral espinoso. Las especies nativas de donde se colectaron los suelos fueron: *Parkinsonia microphylla*, *Acacia cochliacanta*, *Guaiacum coulteri*, *Prosopis velutina*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y de la rizósfera del pasto invasor *Pennisetum ciliare*. Los suelos se llevaron al laboratorio donde se secaron en condiciones ambientales. Las raíces se colectaron entre los 0-15 cm de profundidad del suelo de cinco individuos de zacate buffel en la pradera. Las raíces se lavaron con agua corriente y se almacenaron en bolsas ziploc a 4° C.

Aislamiento y cuantificación de esporas: las esporas se extrajeron usando la técnica de tamizado húmedo y gradientes de sacarosa (Modificado de Brundrett et al., 1996). Para ello, muestras de 100 g de suelo se pasaron con agua corriente a través de tamices de 750 μm y de 45 μm . El contenido del tamiz de 45 μm disuelto en agua se centrifugó a 3500 RPM por cinco minutos y se eliminó el sobrenadante. El precipitado disuelto en una solución de sacarosa al 40 % se centrifugó por un minuto y medio a 3500 RPM en una solución de sacarosa al 40 %. Se separó el sobrenadante en un papel filtro Whatman # 1 lavando con agua corriente para eliminar la sacarosa. Se observaron las esporas al microscopio y se contaron por procedencia.

Viabilidad de esporas: en un tubo eppendorf se agregó 1 mL de agua destilada, 1 mL de solución de bromuro de tetrazolio (1%) y 20 esporas. Se cubrió el tubo y se dejó en la oscuridad a temperatura ambiente (~ 20 °C) por 72 h. Las esporas viables se tiñeron de color

rojo a rosado y fueron observadas en el estereoscopio. La viabilidad de HMA se reportó como el porcentaje de esporas teñidas del total (An *et al.*, 1998).

Características físicas y químicas de los suelos: se determinó pH, textura, fósforo (total y P-NaHCO₃), Nitrógeno (NH₄, NO₃ y total) y carbono orgánico de cada muestra de suelo en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos, Colegio de Postgraduados, Edo. de México. La materia orgánica se determinó por oxidación-humedad con ácido sulfúrico y dicromato de potasio (Klute, 1986) y se obtuvo el carbono orgánico por el factor de equivalencia de Van Benmelen (C=1,724/MO) (Pribyl, 2010). El pH se determinó a partir de 10 g de muestra agitada por media hora en 25 mL de agua destilada (Bates, 1955). La textura se determinó con 50 g de suelo reposado un día en una solución de calgon al 5 %, después se agitó por un minuto y se aforó a volumen en una probeta de 1 litro. A los cuarenta segundos se tomó la primera lectura con un densímetro (para medir arenas), y a las dos horas se realizó la segunda lectura (para medir arcillas) (Bouyoucos, 1936). Para determinar nitrógeno y fósforo total las muestras se colocaron en tubos digestores (1g de muestra + 7 mL de ácido sulfúrico) y se colocaron en parrillas de digestión a 375 °C, se aforaron y se filtraron los lixiviados en viales. Se prepararon diluciones 1 a 10 (para N total) y se leyeron en el autoanalizador (System Technicon Industrial, 1977). se midió el contenido de amonio y nitrato usando el método de extracción usando KCl 2M midiendo después en el autoanalizador. El contenido de P-NaHCO₃ fue medido en submuestras de 0.5 g de suelo en 30 ml de NaHCO₃ 0.5 M dejando reposar por 16 h, posteriormente se centrifugo a 10,000 rpm a 0°C por 10 minutos. El supernadante se filtró y fue medido en el autoanalizador (APHA, 1992).

Tinción de raíces y determinación del porcentaje de colonización: el método utilizado es una modificación del propuesto por (Phillips y Hayman, 1970). Dicho método, requiere el montaje de raíces teñidas en portaobjetos para ser evaluadas con microscopia óptica. La tinción de raíces se realizó a través de los siguientes pasos: a) clareo, b) blanqueo, c) acidificación, d) tinción y e) decoloración. El porcentaje de colonización se midió a partir de 10 fragmentos de raíz teñida de aproximadamente 1 cm de longitud, seleccionados al azar, registrando la presencia de estructuras propias de la micorriza arbuscular por cada campo óptico de observación microscópica, con un aumento equivalente a 400X. Los reactivos empleados en la tinción fueron: hidróxido de potasio (10%), peróxido de hidrógeno (10%), ácido clorhídrico (1N), lacto-glicerol y azul de Tripano (0.05%). El porcentaje de colonización

se determinó a partir de la siguiente fórmula: % Colonización = (n intersecciones micorrizadas) x 100 (n intersecciones observadas) (Giovannetti y Mosse, 1980).

5.3 Análisis estadístico

La comparación en el crecimiento entre los tratamientos en cada especie, en los distintos experimentos realizados en el invernadero, se llevó a cabo con un análisis de varianza de dos vías para evaluar las interacciones entre factores, y de una vía para obtener las diferencias entre tratamientos. Se hizo una comparación utilizando un Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, para evaluar si existían diferencias en la densidad de esporas de HMA, viabilidad y porcentaje de colonización de raíces de buffel. La prueba Post-Hoc para cada análisis fue Tukey HSD $P < 0.05$. Todos estos análisis se hicieron en el programa R versión 3.5.0 (The R foundation for statistical computing 2017). Las gráficas se elaboraron en el programa Sigma Plot 11.0.

6 RESULTADOS

6.1 Interacción alelopática del *Pennisetum ciliare* con especies nativas en arena estéril y suelo natural

El pH (6.69 ± 0.96) y potenciales osmóticos (18.4 ± 5.6 mOsm/L) de los lixiviados de buffel para el ensayo de arena estéril y para el ensayo de suelo natural, ($pH = 7.19 \pm 0.45$ y potencial osmótico = 16.8 ± 4.2 mOsm/L) se mantuvieron en niveles de pH neutro y potencial osmótico bajos, de manera que estas características no afectaron el resultado de los tratamientos.

Tabla 2. ANOVA de dos vías para las especies estudiadas probando la interacción entre el sustrato y el tratamiento. NS: No Significativo ($P > 0.05$); * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

	Arena Estéril						Suelo Natural					
	Especie (E)		Tratamiento (T)		E*T		Especie (E)		Tratamiento (T)		E*T	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Biomasa	282.61	***	33.49	***	12.75	***	190.55	***	8.06	***	7.70	***
Área Foliar	96.03	***	6.92	**	3.32	**	100.85	***	0.85	ns	3.21	**
TAC	129.56	***	55.35	***	21.04	***	335.10	***	18.14	***	17.32	***
TRC	137.93	***	8.82	***	1.71	ns	267.08	***	0.97	ns	2.89	**
TAN	15.32	***	26.44	***	12.15	***	34.74	***	0.75	ns	3.39	**
PAF	136.12	***	0.00	ns	0.03	ns	13.72	***	0.06	ns	0.07	ns
AFE	93.40	***	0	ns	0.07	ns	12.64	***	0.20	ns	0.3	ns
PFE	55.24	***	2.87	ns	0.71	ns	17.87	***	1.32	ns	0.36	ns
CA	4.11	**	0.96	ns	0.56	ns	15.71	***	3.23	*	2.78	*
Asignación a Raíces	13.66	***	2.88	ns	1.42	ns	39.74	***	2.93	ns	2.16	*
Asignación a Tallos	20.67	***	2.73	ns	1.81	ns	106.08	***	0.55	ns	1.6	ns
Asignación a Hojas	27.72	***	6.91	**	1.9	ns	5.79	***	3.67	*	1.01	ns

En la tabla 2 se muestra el resultado de ANOVA de dos vías (Especie, Tratamiento y Especie*Tratamiento) para los ensayos (arena estéril y suelo natural). Se presentaron diferencias en todas las especies en ambos ensayos. En la interacción Especie*Tratamiento se presentaron diferencias en el ensayo en arena en biomasa, área foliar y TAC; en el ensayo en suelo natural se presentaron diferencias en biomasa, área foliar, TAC, TRC, TAN, CA y

asignación a raíces. Los resultados de biomasa y área foliar se muestran para cada una de las especies. Los resultados del análisis de crecimiento se muestran en el anexo 2.

6.1.1 *Acacia willardiana*

6.1.2 Biomasa total y área foliar de *Acacia willardiana* en arena estéril y suelo natural

En el ensayo de arena estéril se observó que los tratamientos de exudados (ASE) y con lixiviados (ASL) inhibieron la biomasa total y el área foliar de *Acacia willardiana*. Los valores más bajos de biomasa y área foliar se presentaron con el tratamiento de lixiviados en arena estéril ($F=4.40$, g. l.=4, $P<0.05$; $F=5.64$, g. l.=4, $P<0.05$). En el ensayo de suelo natural se observó una menor biomasa ($F=5.43$; g. l.=4; $P<0.05$) con lixiviados (SNL), pero no presentaron diferencias en el área foliar.

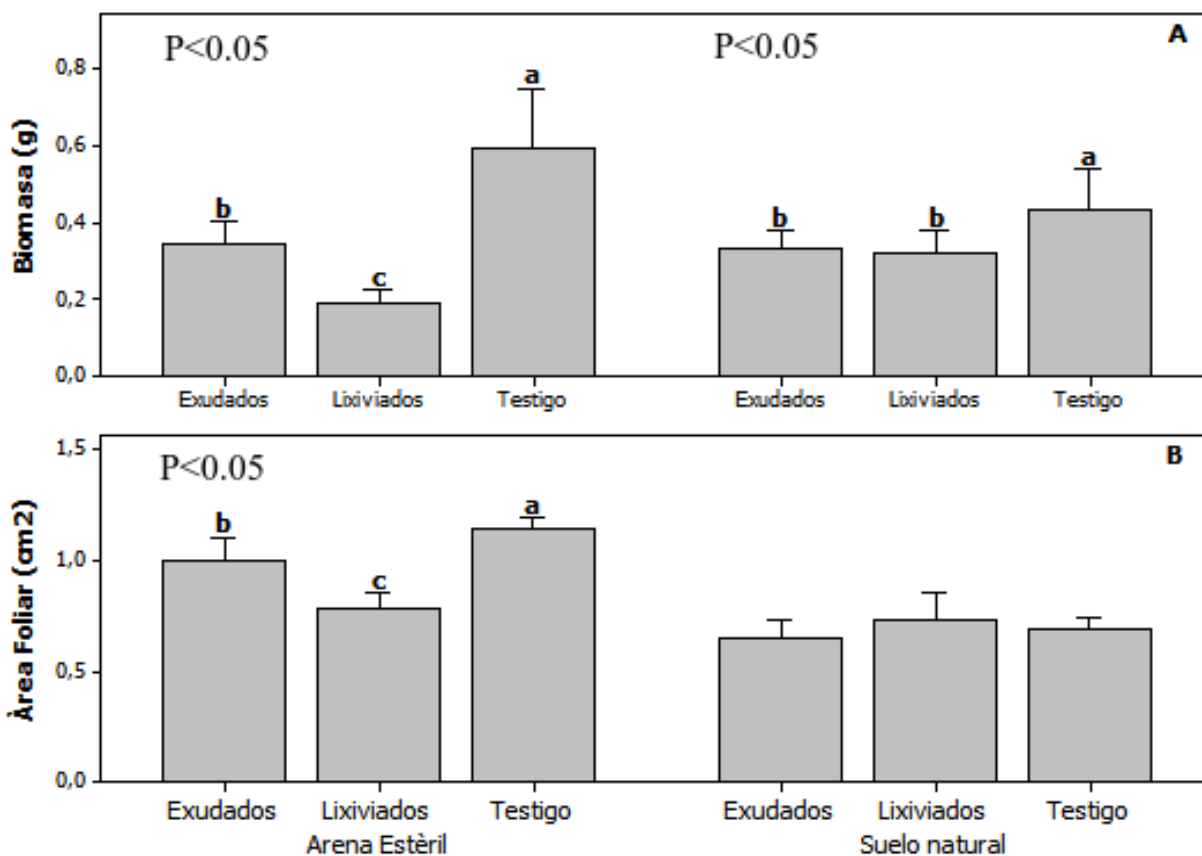


Figura 5. Biomasa total (A) y área foliar (B) de *Acacia willardiana* en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo. Se muestran medias \pm errores estándar (N=5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, $P<0.05$).

Análisis de crecimiento

Ensayo con arena estéril. Se detectó diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluta (TAC) ($F=4.45$, g. l.=4, $P<0.05$), en el orden AS>ASE>ASL (ver anexo 2, tabla 6).

Ensayo con suelo natural. No se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos.

6.1.3 *Amaranthus palmeri*

6.1.4 Biomasa total y área foliar de *Amaranthus palmeri* en arena estéril y suelo natural

Se encontraron diferencias significativas en la biomasa total en las plantas del ensayo de arena estéril ($F=56.61$, g. l.=4, $P<0.001$). En donde el orden de magnitud de mayor a menor biomasa fue AS > ASL > ASE. En el ensayo de suelo natural también se observaron diferencias significativas ($F=31.42$, g. l.=4, $P<0.001$), el tratamiento SNE tuvo una mayor biomasa seguido del SN y SNL.

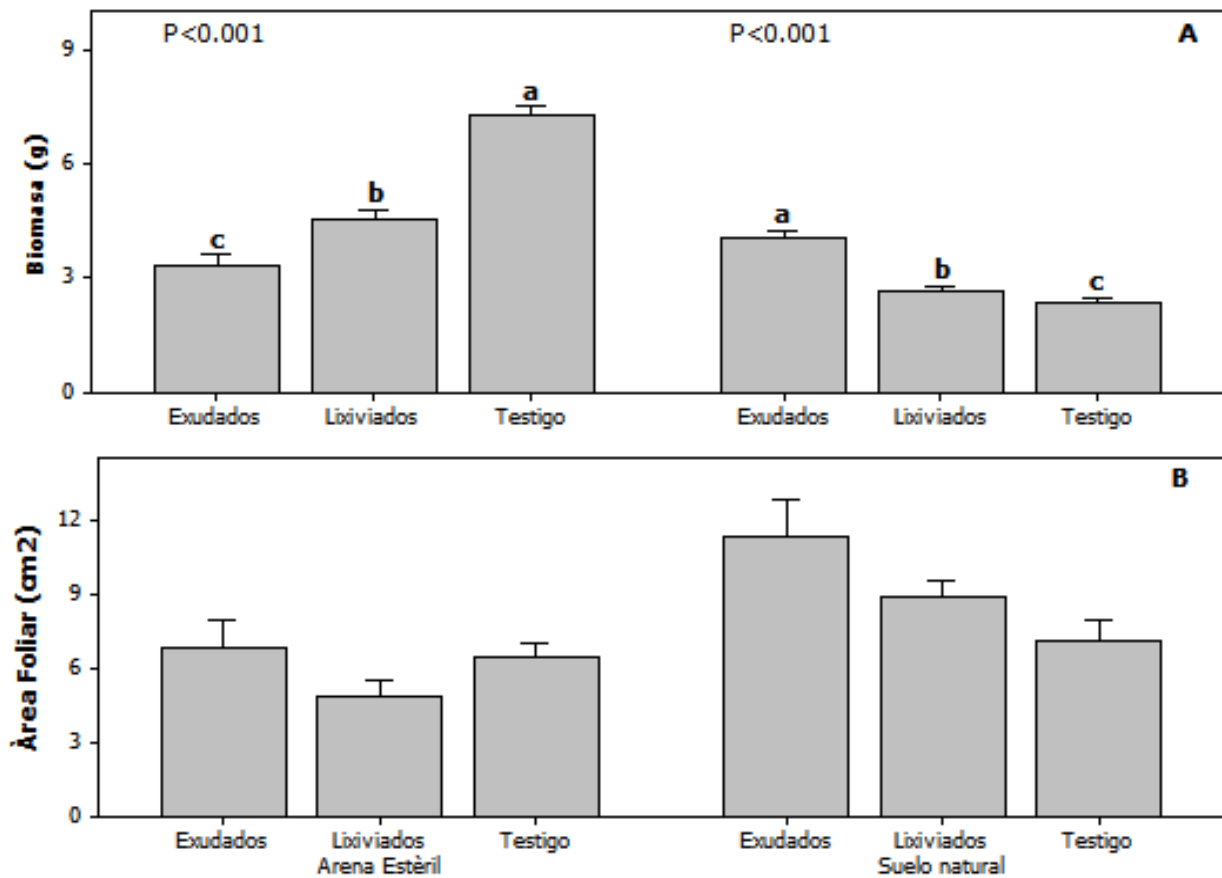


Figura 6. Biomasa total (A) y área foliar (B) de *Amaranthus palmeri* en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo. Se presenta la media \pm error estándar (N = 5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, $P<0.05$).

Análisis de crecimiento

Ensayo con arena estéril. Se observaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluto (TAC) (F=747.81; g. l.=4; P<0.001), la tasa de crecimiento relativo (TRC) (F=38.42; g. l.=4; P<0.001), la tasa neta de crecimiento (TAN) (F=101.49; g. l.=4; P<0.001), PAF (F=12.63; g. l.=4; P<0.01) el peso foliar específico (PFE) (F=27.32; g. l.=4; P<0.001), el coeficiente alométrico CA (F=23.60; g. l.=4; P<0.001), la asignación de biomasa a hojas (PH/PT) (F=26.75; g. l.=4; P<0.001); todas decrecieron en el orden AS > ASL > ASE. La asignación de biomasa a raíz (PR/PT) (F=24.36; g. l.=4; P<0.001) y la asignación de biomasa a tallo (PS/PT) (F=8.18; g. l.=4; P<0.01) disminuyeron en el orden AS = ASL > ASE (ver anexo 2, tabla 7).

Ensayo con suelo natural. Se observaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluto (TAC) (F=81.87; g. l.=4; P<0.001) y la tasa de crecimiento relativo (TRC) (F=37.16; g. l.=4; P<0.001), las cuales disminuyen en el siguiente orden SNE > SNL = SN (ver anexo 2, tabla 8).

6.1.5 *Ipomoea arborescens*

6.1.6 Biomasa total y área foliar de *Ipomoea arborescens* en arena estéril y suelo natural

Se registraron diferencias significativas en la biomasa total (F=3.88; g. l.=4; P<0.05) y el área foliar (F=4.38; g. l.=4; P<0.05) en las plantas del ensayo de arena estéril pero no en el ensayo de suelo natural. El orden de magnitud en biomasa y área foliar fue AS > ASE = ASL.

Análisis de crecimiento

Ensayo con arena estéril. Los resultados del análisis de crecimiento indicaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluto (TAC) y en la tasa de crecimiento relativo (TRC) (F=4.30; g. l.=4, P<0.05; F=4.21 g. l.=4, P<0.05, respectivamente) en el orden AS > ASE = ASL (ver anexo 2, tabla 9).

Ensayo con suelo natural. No se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos para el análisis de crecimiento.

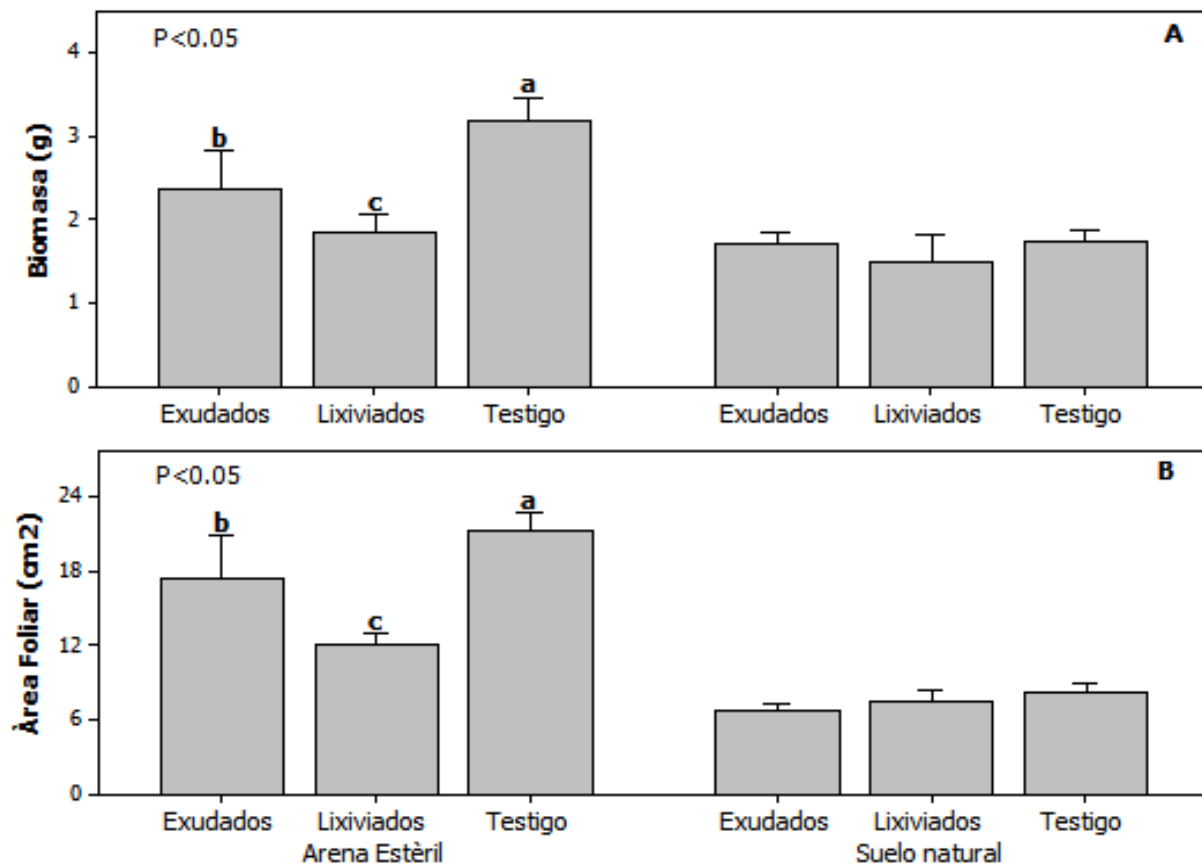


Figura 7. Biomasa total (A) y área foliar (B) de *Ipomoea arborescens* en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo. Se presenta la media \pm errores estándar (N=5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, $P < 0.05$).

6.1.7 *Mimosa distachya*

6.1.8 Biomasa total y área foliar de *Mimosa distachya* en arena estéril y suelo natural

Se registraron diferencias significativas en la biomasa total y área foliar en las plantas de ambos ensayos. En el ensayo de arena estéril el área foliar mostró diferencias significativas ($F=4.98$; g. l.=4; $P < 0.05$), disminuyendo en los tratamientos en el siguiente orden AS > ASE = ASL. También se observaron diferencias en el ensayo de suelo natural en el área foliar ($F=16.03$; g. l.=4; $P < 0.001$) en el siguiente orden SNL > SN = SNE.

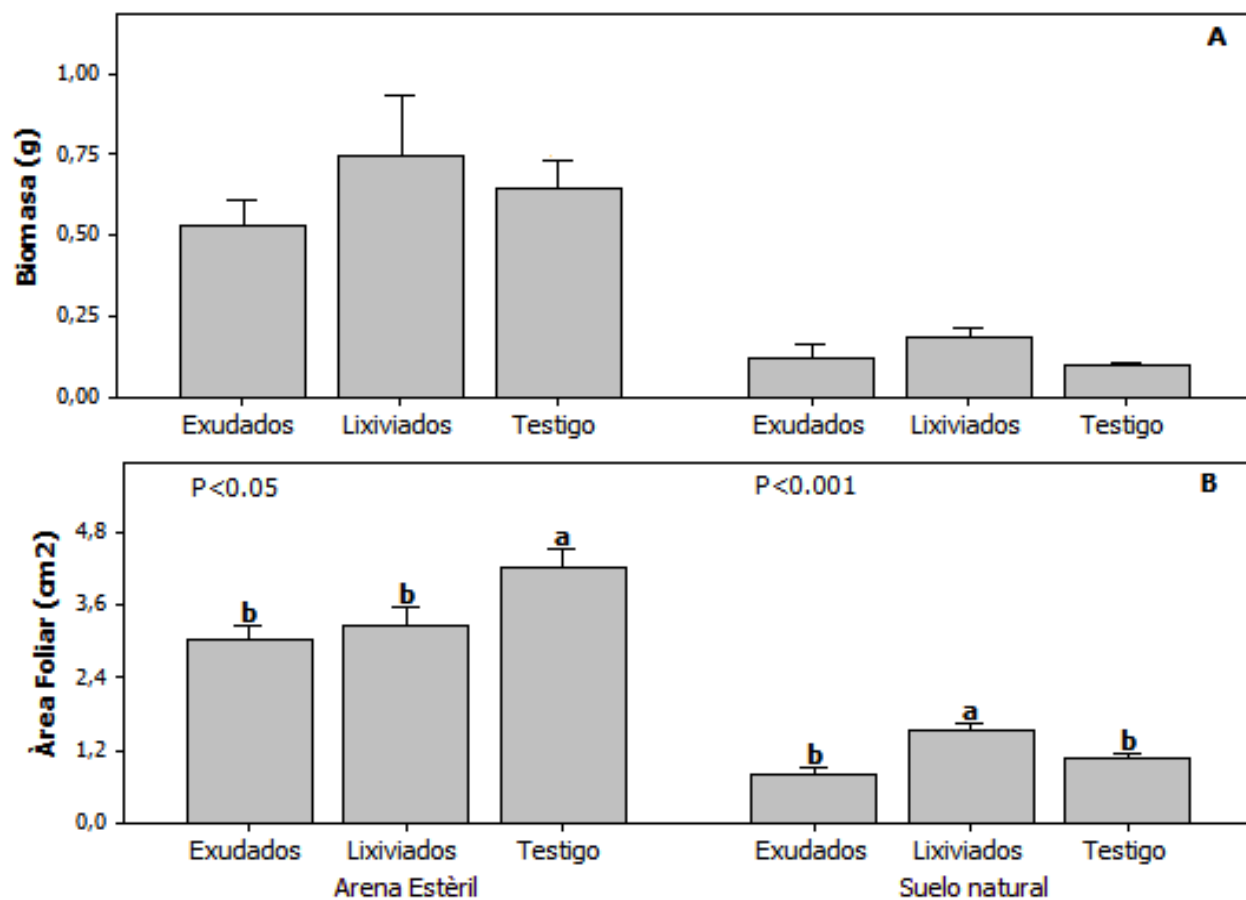


Figura 8. Biomasa total (A) y área foliar (B) de *Mimosa distachya* en tratamientos de exudados, lixiviados y testigo. Se presenta la media \pm errores estándar (N=5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, P<0.05).

Análisis de crecimiento

Ensayo con arena estéril. No se detectaron diferencias significativas en el análisis de crecimiento.

Ensayo con suelo natural. Se detectaron diferencias en la asignación de biomasa a hojas (PH/PT) (F=4.29; g. l.=4; P<0.05) que disminuyo en el orden SN > SNL = SNE (ver anexo 2, tabla 10).

6.1.9 *Pennisetum ciliare*

6.1.10 Biomasa total y área foliar de *Pennisetum ciliare* en arena estéril y suelo natural

Pennisetum ciliare presentó diferencias significativas en biomasa (F=4.59; g. l.=4; P<0.05) en el ensayo de arena estéril en el orden AS > ASE > ASL. En cuanto al ensayo de suelo natural, sólo se registraron diferencias en el área foliar (F=4.85; g. l.=4; P<0.01).

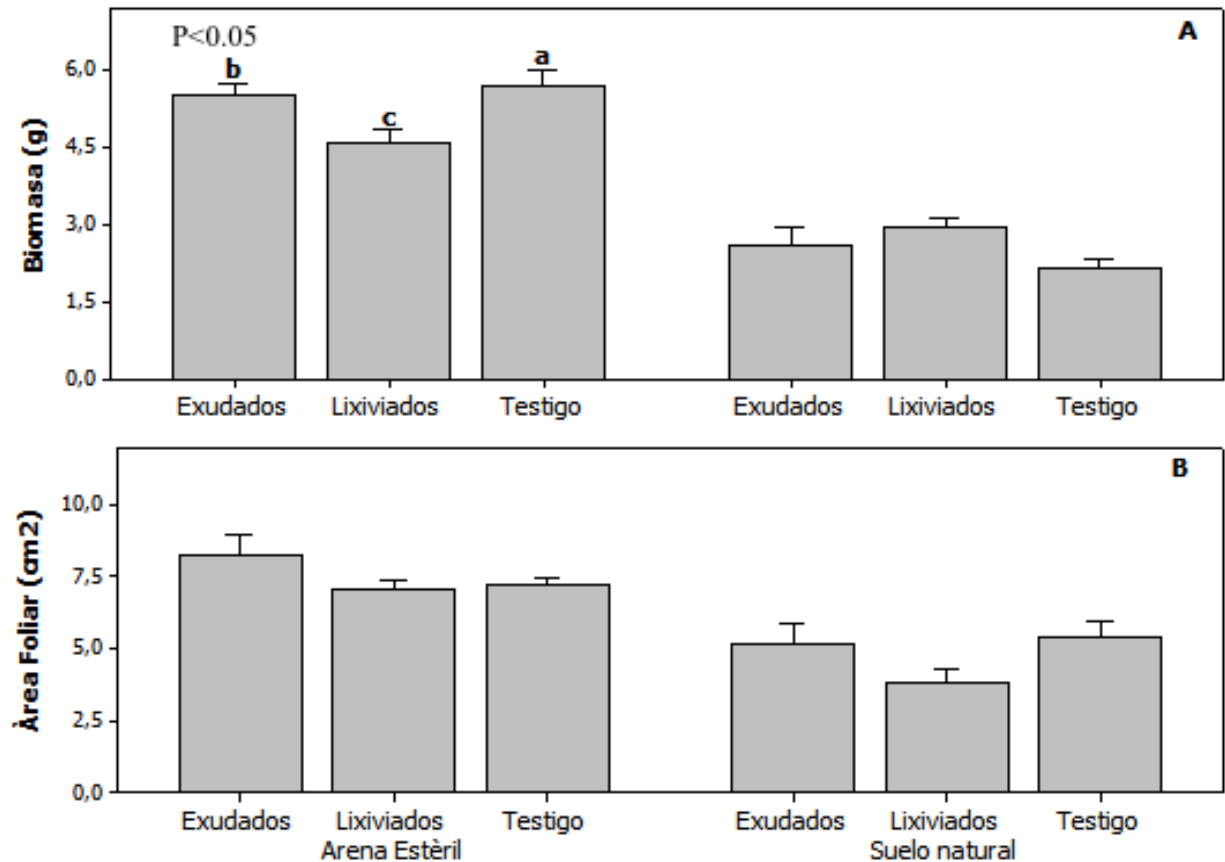


Figura 9. Biomasa total (A) y área foliar (B) de *Pennisetum ciliare* en tratamientos de exudados, de lixiviados y testigo. Se muestra las medias \pm errores estándar (N=5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, $P < 0.05$).

Análisis de crecimiento

Ensayo con arena estéril. Se detectaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluto (TAC) ($F=8.05$; g. l.=4; $P < 0.01$), la tasa de crecimiento relativo (TRC) ($F=5.57$; g. l.=4; $P < 0.05$) y TAN ($F=4.26$; g. l.=4; $P < 0.05$) en el orden decreciente AS = ASE > ASL. También, se encontraron diferencias significativas en la asignación de biomasa a hojas (PH/PT) ($F=10.18$; g. l.=4; $P < 0.05$) en el orden ASE = ASL > AS (ver anexo 2, tabla 11).

Ensayo con suelo natural. Se detectaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento absoluto (TAC) ($F=9.91$; g. l.=4; $P < 0.01$), la tasa de asimilación neta (TAN) ($F=8.38$; g. l.=4; $P < 0.01$), el coeficiente alométrico (CA) ($F=12.23$; g. l.=4; $P < 0.01$) y la asignación de biomasa a raíz (PR/PT) ($F=11.08$; g. l.=4; $P < 0.01$) decrecieron en el orden SNL > SNE = SN, Por otro lado la asignación de biomasa a hojas (PH/PT) ($F=5.10$; g. l.=4; $P < 0.05$) decreció en el orden SNL > SN = SNE (ver anexo 2, tabla 12).

6.2 Características de los suelos de pradera de zacate buffel y matorral espinoso

La textura de todos los suelos fue media (franca y migajón arenoso, Tabla 3). Se observaron diferencias importantes en su magnitud de capacidad de intercambio catiónico (Rango 3.7-8.4 cmol kg^{-1}). El suelo debajo de especies nativas de la pradera presentó los valores más altos de CIC, tanto en época de secas como en lluvias. Los valores más bajos de CIC se observaron en el área de buffel en la pradera en ambas temporadas. Se observaron diferencias en pH, carbono orgánico, nitrógeno total, cociente carbono/nitrógeno, nitrato, cociente amonio/nitrato, fósforo soluble y número de esporas por gramo de suelo.

Tabla 3. Características de los suelos de rizósfera de zacate buffel, bajo especies nativas en pradera y en matorral espinoso, en temporada de secas y lluvias. Se muestra: pH, materia orgánica, nitrógeno, fosforo, CIC: capacidad de intercambio catiónico, porcentajes de arcillas, limos y arcillas y textura. Resultados de una muestra compuesta de tres submuestras. Se muestran en negritas los valores más altos en cada temporada.

	Temporada secas			Temporada lluvias		
	Rizósfera Buffel	Nativas Pradera	Nativas Matorral	Rizósfera Buffel	Nativas Pradera	Nativas Matorral
<i>pH (H₂O)</i>	6.85	6.46	6.16	6.92	6.78	7.20
<i>C Orgánico (mg N g⁻¹)</i>	12.79	25.3	17.58	8.76	22.29	13.88
<i>N total(mg N g⁻¹)</i>	1.53	2.35	1.99	1.42	2.05	1.56
<i>C/N</i>	8.35	10.78	8.82	6.14	11.24	8.88
<i>NH₄ (μg N g⁻¹)</i>	2.50	2.57	3.93	3.29	2.00	2.86
<i>NO₃ (μg N g⁻¹)</i>	1.84	1.67	5.89	6.24	4.08	4.60
<i>NH₄/NO₃</i>	1.45	1.58	0.70	0.54	0.48	0.62
<i>P NaHCO₃ (mg P g⁻¹)</i>	6.04	7.38	8.21	8.29	7.75	9.04
<i>P total (mg P g⁻¹)</i>	246.04	287.71	225.21	235.63	313.75	287.71
<i>CIC (cmol kg⁻¹)</i>	4.6	8.4	6.3	3.7	6.6	5.3
<i>Arena (%)</i>	45	50	61	56	55	44
<i>Limo (%)</i>	40	35	25	30	20	28
<i>Arcilla (%)</i>	15	15	14	14	25	28
<i>Textura</i>	Franco	Franco	Migajón arenoso	Migajón arenoso	Migajón arenoso	Migajón arenoso

6.3 Esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en praderas de buffel y matorral espinoso

El número de esporas por gramo de suelo presentó diferencias significativas por temporada ($F=6.27$; g. l.=4; $P<0.05$), entre sitios ($F=4.18$; g. l.=4; $P<0.05$) y en la interacción Temporada*Sitio ($F=5.12$; g. l.=4; $P<0.05$); la mayor abundancia de esporas estuvo en la temporada de secas y las nativas matorral en secas presentó la mayor abundancia de esporas y la menor se registró en rizósfera de buffel (lluvias) y nativas pradera (secas). Por otro lado, se determinó la colonización intraradical en raíces de buffel, donde se encontró una mayor cantidad de estructuras de colonización en la época de lluvias que de seca ($F=10.03$; g. l.= 4; $P<0.05$). La viabilidad no presentó diferencias significativas. En la figura 10 se muestran algunas de las fotografías de las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en las praderas de buffel.

Tabla 4. Medias \pm errores estándar de esporas por gramo de suelo, viabilidad de los seis sitios en tiempos de secas y de lluvias, y porcentaje de micorrización en raíces de buffel. Valores estadísticamente significativos (Tukey HSD, $P< 0.05$). * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; n.s: diferencias no significativas.

	Temporada secas			Temporada Lluvias		
	Rizosfera Buffel	Nativas Pradera	Nativas Matorral	Rizosfera Buffel	Nativas Pradera	Nativas Matorral
Esporas 50 g ⁻¹ suelo	32 ^b ± 4.91	22.33 ^c ± 5.83	56.67 ^a ± 3.80	27.33 ^c ± 2.29	32.67 ^b ± 6.03	33.67 ^b ± 4.69
Viabilidad (%)	32 ± 16.43	26 ± 8.94	34 ± 16.73	22 ± 16.43	26 ± 13.41	32 ± 19.23
Colonización HMA de raíces de buffel (%)	29.67 ^a ± 3.85	--	--	56 ^a ± 5.15	--	--

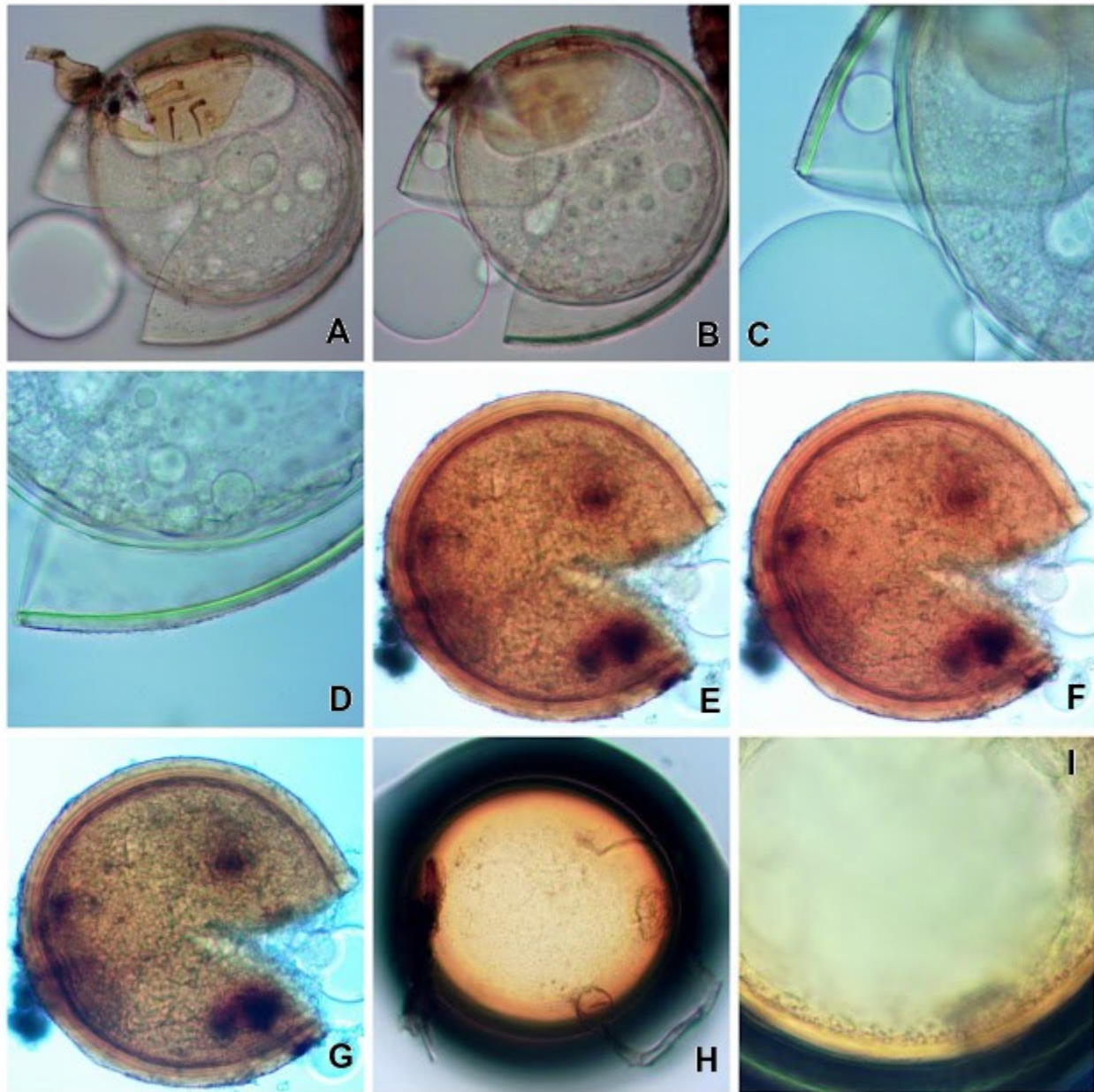


Figura 10. Esporas encontradas en rizósfera del zacate buffel. *Scutellospora* sp. (A, B, C y D), *Glomus* sp. (E, F y G) y *Gigaspora* sp. (H e I).

7 DISCUSIÓN

Esta tesis muestra un claro **efecto alelopático** del zacate buffel sobre las plantas nativas. El tratamiento de lixiviados fue el que causó una **mayor inhibición** en el crecimiento de las plantas. El efecto alelopático de buffel se probó en especies con diferentes hábitos de crecimiento, encontrando una **respuesta diferencial** entre las especies. Además, se observaron diferencias en la respuesta dependiendo del tipo de sustrato que se utilizó en el experimento. En el ensayo con arena estéril, los exudados y lixiviados de *Pennisetum ciliare* afectaron alelopáticamente en términos del crecimiento en biomasa y área foliar de las cinco especies. En el ensayo de suelo natural solo se observó un efecto alelopático en *Acacia willardiana*, *Amaranthus palmeri* y *Mimosa distachya*. El tratamiento de lixiviados fue el que causó una mayor inhibición en el crecimiento de las plantas. Estos resultados concuerdan con estudios previos del efecto de alelopatía en zacate buffel (Cheam, 1984; Nurdin y Fulbright, 1990; Hussain *et al.*, 2011; Silva-Flores, 2013; Espinoza-Gámez, 2016), en los que se observó un efecto inhibitorio de lixiviados y suelo bajo plantas de buffel en la germinación de semillas y crecimiento de plántulas de cultivos, malezas y nativas.

Se han identificado diferentes metabolitos secundarios o aleloquímicos en las plantas de buffel. Hussain *et al.*, (2011), identificaron los ácidos orgánicos clorogénico, ferúlico, cafeico, *p*-OH-benzoico, *p*-cumárico, vanílico, siríngico y gentísico en extractos de la planta completa de buffel. Por otra parte, Vo Duyen (2013) identificó los siguientes compuestos en raíces de buffel: ácido *p*-OH-benzoico, vanílico, siríngico y *p*-cumárico. Ambos estudios sugieren a estos compuestos como los causantes del efecto alelopático de buffel. Todos los compuestos identificados para buffel han sido reportados como alelopáticos en plantas cultivables y forestales que fueron expuestas experimentalmente a éstos (Warrag, 1995; Wardle *et al.*, 1996; Mack *et al.*, 2000). Los lixiviados pueden tener un efecto directo causando estrés aleloquímico sobre las raíces de las plantas receptoras, ya que se forman complejos con nutrientes como N y P haciéndolos no disponibles (Inderjit y Nilsen, 2003). De esta forma, el zacate buffel podría reducir la absorción de nutrientes por las plantas inhibiendo su crecimiento como se observa en los resultados de las tasas de crecimiento (Anexo 2). Algunas plantas ante el estrés ambiental y biótico responden adecuando su fenotipo para una mayor absorción de nutrientes y luz (Callaway *et al.*, 2004). Al reducir el crecimiento general se reduce también el área foliar de las plantas (Inderjit y Duke, 2003).

En general, en el **ensayo de suelo natural el efecto inhibitorio de buffel fue más bien poco o nulo**. Esto posiblemente se debe al potencial amortiguador de los microorganismos y de las partículas del suelo. Los aleloquímicos en el suelo están expuestos a la degradación y transformación, por lo que su efecto puede variar en el tiempo y en las especies con distintas tolerancias (Thorpe y Callaway, 2006). También se ha sugerido que algunas plantas pueden solubilizar nutrientes del suelo y hacerlos disponibles para otras plantas (Rout y Callaway, 2009). Debido a la heterogeneidad de hábito de crecimiento de las plantas utilizadas, los resultados se discuten a continuación de forma individual. *Acacia willardiana*, presentó una inhibición en área foliar por los tratamientos con exudados y con lixiviados de buffel en ambos sustratos (Figura 5), lo que indica que esta planta es susceptible a la interferencia química de buffel. Esto coincide con los resultados reportados en el trabajo de Espinoza-Gámez (2016) donde la presencia de buffel inhibe la germinación y permanencia de *Acacia willardiana*. La menor tolerancia de esta especie podría deberse a características intrínsecas, ya que es, por ejemplo, una especie rara, es decir de distribución restringida (Turner *et al.*, 1995). Klironomos (2002) relaciona el efecto del suelo y los microorganismos con la presencia de plantas de distribución rara en una comunidad. A su vez, las tasas de crecimiento (TAC y TAN) muestran un menor valor en los tratamientos con exudados y lixiviados (Tabla 6). Los atributos foliares pueden verse afectados por la presencia de HMA, dado que la concentración de nutrientes y agua de la planta podrían verse incrementados por su presencia (Sánchez-Gallen *et al.*, 2009). *Ipomoea arborescens* solo se vio inhibida en el ensayo de arena estéril, principalmente por los lixiviados (-42.72), viéndose reducido su crecimiento (TAC, TRC) (Tabla 8), mostrando que es una especie susceptible a los aleloquímicos de buffel posiblemente solo en sus primeras etapas de vida ya que en etapas posteriores no muestra dicha susceptibilidad (Silva-Flores 2013).

En los experimentos con *Amaranthus palmeri* y *Mimosa distachya* ambas especies se vieron inhibidas en biomasa y área foliar en el ensayo de arena estéril, pero fueron estimuladas en su crecimiento por exudados y lixiviados de buffel en el ensayo de suelo natural. Es posible que en ambas especies ocurriera un efecto tampón del suelo ante los aleloquímicos de buffel o que, por la presencia de microorganismos, entre ellos las micorrizas arbusculares el efecto de los aleloquímicos se vea disminuido (Tester *et al.*, 1987). En *Amaranthus palmeri* ocurrió una estimulación en porcentaje del 72 % en biomasa en el tratamiento con exudados y del 11% al crecer con lixiviados. También, en los parámetros de crecimiento para esta especie (Tablas 6 y 7), en el ensayo de arena estéril, *Amaranthus palmeri* presentó un menor

crecimiento en los tratamientos (exudados y lixiviados). Resultados tan distintos nos hace constatar que buffel produce aleloquímicos que inhiben (ensayo arena estéril) pero que estos aleloquímicos tienen un cambio en el suelo (ensayo suelo natural). Por otro lado, *Mimosa distachya* se vio estimulada en crecimiento tanto en el tratamiento de lixiviados (+14.72) del ensayo de arena estéril como en el tratamiento de exudados (+26.67) como en el de lixiviados (+93.02), con una mayor asignación de biomasa a hojas en el ensayo de suelo natural (PH/PT) (Tabla 10). Esto sugiere una muy baja susceptibilidad de esta especie a los aleloquímicos de buffel. En su revisión sobre aleloquímicos en suelo Bertin *et al.* (2003) mencionan que la actividad biológica de los aleloquímicos en la rizósfera puede alterarse rápidamente por la degradación química por el metabolismo de los microorganismos; además, los compuestos pueden ser inmovilizados en partículas del suelo y oxidarse. Esta alteración puede ocurrir antes de que los aleloquímicos alcancen a la planta receptora (Inderjit *et al.*, 2011), o también, estos aleloquímicos pueden inhibir la presencia de patógenos (Inderjit *et al.*, 2011). Por otro lado, *Mimosa distachya* es una de algunas plantas nativas que se han reportado como plantas que llegan a recolonizar praderas de buffel (Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2013), de esta manera, la insensibilidad a los compuestos alelopáticos de buffel podría ser parte de su capacidad de regeneración en praderas. Es importante conocer la razón específica para que estas plantas puedan recolonizar praderas de buffel, para posteriores esfuerzos de conservación y/o restauración.

En Pennisetum ciliare los exudados y lixiviados afectaron alelopáticamente su biomasa y área foliar en el ensayo de arena estéril y solo el área foliar en el ensayo de suelo natural. Esto concuerda con lo observado en los parámetros de crecimiento (Tablas 10 y 11). El efecto inhibitorio en biomasa sugiere algún efecto de **autotoxicidad**. Múltiples reportes de observaciones en campo lo han mencionado como un posible efecto, pero sin mostrar datos palpables (Franks, 2002; Celaya-Michel, 2010); también se ha mencionado en experimentos en laboratorio (Nurdin y Fulbright, 1990; Hussain *et al.*, 2011; Silva-Flores, 2013). Por otro lado, en praderas de buffel se ha observado que con un manejo inadecuado tienen una vida limitada o requieren resiembras frecuentes; se menciona, además, que después de unos años las praderas de buffel se vuelven improductivas y que es difícil su restauración o bien que el proceso de sucesión es inapreciable a corto e incluso mediano plazo (Celaya-Michel, 2010; Morales-Romero *et al.*, 2014). Esto último podría indicar un posible efecto después de una acumulación de metabolitos en el suelo, o de condiciones que permitan, en época de

crecimiento, una mayor concentración de aleloquímicos en lixiviados o en los exudados de la raíz; por ejemplo, con plantas mayores y/o con una mayor densidad de individuos de buffel (Weidenhamer, 2006). Resulta importante y necesario conocer más a fondo la interacción entre especies pioneras que aparecen en sucesión secundaria como mimosa, y las comunidades microbianas y nutrientes del suelo en praderas de buffel.

En los sitios de pradera se registraron bajas concentraciones de nutrientes y de abundancia de esporas. Desafortunadamente los datos obtenidos no permitieron asociar las variables físicas y químicas con las de los hongos micorrizógenos arbusculares. Sin embargo, sí se pudo observar diferencias en la abundancia de esporas. Los resultados sugieren que en el suelo de las praderas ocurren alteraciones en las concentraciones de nutrientes en suelos. Estos cambios están asociados a la conversión del matorral a pradera, al tiempo de la conversión y a la variación estacional (Celaya-Michel *et al.*, 2015). Los resultados obtenidos podrían estar relacionados con el tipo de manejo existente en las praderas como el uso de maquinaria pesada para el desmonte, en conjunto con la permanencia del material remanente del matorral original y el material vegetal aportado por el buffel. Este cambio espacio-temporal en los recursos disponibles para buffel y los organismos nativos sin duda influyen en las comunidades del suelo. El buffel es una especie con gran demanda de N y P (McIvor, 2003) y una gran producción de biomasa, con lo cual podría estar extrayendo cantidades significativas de N y P del suelo (Castellanos *et al.*, 2018). Los parámetros de suelo fueron menores en la pradera y es donde se encontró una mayor abundancia de esporas respecto a los otros dos sitios con más nutrientes en la época de secas. Las condiciones más favorables de nutrientes estuvieron en el área de matorral espinoso y bajo las plantas nativas en la pradera; en estos dos sitios la abundancia de esporas de micorrizas fue menor (Tabla 3). Estas diferencias pueden estar relacionadas con una menor cantidad de nutrientes (Johnson *et al.*, 2010). En estos sitios en la época de lluvias no se presentaron diferencias en la abundancia de esporas ni en la viabilidad de hongos micorrizógenos arbusculares, esto pudo deberse a que están activamente formando simbiosis con las plantas (Van Der Heijden *et al.*, 2015).

8 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

- A partir de los resultados obtenidos se puede concluir de los ensayos en invernadero que *Pennisetum ciliare* tiene un claro efecto alelopático en todas las especies receptoras, ya que, primeramente, el tratamiento de lixiviados y después el tratamiento de exudados (exudados) influyeron en el crecimiento en arena estéril.
- Sobre los parámetros de los hongos micorrizógenos arbusculares, se concluye que los sitios de pradera presentaron una menor abundancia de esporas de HMA, tanto en época de lluvias como de secas, lo que podría deberse al efecto de buffel.
- El porcentaje de colonización de hongos micorrizógenos arbusculares en las raíces de buffel fue mayor en la época de lluvias que de secas.
- Este estudio confirma que la alelopatía puede ser un fenómeno importante concerniente al comportamiento de *Pennisetum ciliare* y su potencial invasivo.

La metodología de este trabajo permite separar el efecto de los compuestos aleloquímicos del efecto amortiguador de los constituyentes del suelo. Se sugiere usar un tercer ensayo de suelo natural estéril en futuros experimentos, para separar el efecto físico y químico del suelo con el efecto metabólico de los microorganismos. Un experimento próximo sería usar herramientas moleculares con la finalidad de conocer la diversidad de microorganismos del suelo para determinar con mayor detalle el efecto indirecto de buffel sobre las plantas nativas y el directo sobre otras comunidades microbianas del suelo. También son primordiales los estudios en campo, donde se incluya una mayor cantidad de especies vegetales y a una mayor escala. Además, se hace hincapié en el estudio del efecto de buffel sobre la germinación de plantas nativas en campo, tanto en praderas como en matorrales de las zonas áridas de México.

9 LITERATURA CITADA

- Allen, E. E., y Banfield, J. F. (2005). Community genomics in microbial ecology and evolution. *Nature Reviews Microbiology*, 3(6), 489–498. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1157>
- An Z. Q., Guo B. Z. y Hendrix J. W. (1998) Viability of soil borne spores of glomalean mycorrhizal fungi, *Soil Biology and Biochemistry*, 30(8–9), pp. 1133–1136. doi: 10.1007/s.
- Anaya A. L. (2003) Ecología química. Ciudad de México: Plaza y Valdés.
- Bais, H. P., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R. M., y Vivanco, J. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science*, 301(5638), 1377–1380. <https://doi.org/10.1126/science.1083245>
- Bates R. G. (1955) Electrometric pH Determinations: Theory and Practice. John Wiley and Sons, Inc., New York. Disponible en: <http://clinchem.aaccjnls.org/content/1/2/149>.
- Bertin, C., Yang, X., y Weston, L. a. (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256, 67–83. <https://doi.org/10.1023/A:1026290508166>
- Bouyoucos G. J. (1936) Directions for making mechanical analyses of soils by the hydrometer method. *Soil Science*, 42(3). Disponible en: https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/1936/09000/DIRECTIONS_FOR_MAKING_MECHANICAL_ANALYSES_OF_SOILS.7.aspx.
- Brundrett, M. (1991). *Mycorrhizas in Natural Ecosystems*. (M. Begon, A. H. Fitter, y A. Macfadyen, Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 21). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T., y Malajczuk, N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. *The Journal of Biological Chemistry* (Vol. 32). Canberra, Australia: ACIAR Monograph. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00703-7.x>
- Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320(1–2), 37–77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Búrquez, A., y Martínez-Yrizar, A. (2006). Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. En *Manejo, conservación y restauración de*

recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica. Siglo XXI editores.

- Callaway, R. M., Theron, J. M., Bartha, S., Thelen, G. C., Bartha, S., Ramsey, P. W., y Gannon, J. E. (2004). Soil fungi alters interactions between the invaders *Centaurea maculosa* and North American natives. *Ecology*, 85(4), 1062–1071. <https://doi.org/10.1890/02-0775>
- Callaway, R. M., y Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 436–443. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
- Camargo-Ricalde, S. L., y Dhillon, S. S. (2003). Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal “resource islands” within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, 13(3), 129–136. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0206-5>
- Castellanos, A. E., Bravo, L. C., Koch, G. W., Llano, J. M., López, D., Méndez, R., Rodríguez J. C., Romo R., Sisk T. D. y Yáñez, G. (2010). Impactos Ecológicos por el Uso del Terreno en el Funcionamiento de Ecosistemas Áridos y Semiáridos de Sonora. En F. Molina-Freaner y T. R. Van Devender (Eds.), *Diversidad Biológica del Estado de Sonora*. Hermosillo, Sonora: CONABIO-UNAM. <https://doi.org/10.1029/2004GL020009>
- Castellanos A. E., Llano-Sotelo J. M., Machado-Encinas L. I., López-Piña J. E., Romo-Leon J. R., Sardans J. y Peñuelas J. (2018) Foliar C, N, and P stoichiometry characterize successful plant ecological strategies in the Sonoran Desert, *Plant Ecology*, 219, pp. 775–788. doi: 10.1007/s11258-018-0833-3.
- Castellanos, A., Yáñez, G., Valdez-Zamudio, D., Castellanos-Villegas, A. E., Yáñez, G., y Valdez-Zamudio, D. (2002). Drought-tolerant exotic buffel-grass and desertification. En Tellman B. (Ed.), *Weeds Across Borders: Proceedings of a North American Conference* (pp. 99–112). Tucson, AZ: Arizona-Sonora Desert Museum. <https://doi.org/978-0-9811963-0-5>
- Celaya-Michel, H. (2010). *Cambios en la diversidad funcional de la vegetación en la región centro de Sonora y su efecto en la dinámica de nitrógeno y respiración del suelo*. Universidad de Sonora. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1604.8486>
- Celaya-Michel H. García-Oliva F., Rodríguez J. C. y Castellanos-Villegas A. E. (2015) Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link), *Terra Latinoamericana*, 33(1), pp. 79–93.

- Cheam, A. H. (1984). Allelopathy in buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.). Part I. Influence of buffel grass association on calotrope (*Calotropis procera* (Ait.) W.T.Ait.). *Australian Weeds*, 3(4), 133–136.
- Cruz-Ortega, R., Ayala-Cordero, G., y Anaya, A. L. (2002). Allelochemical stress produced by the aqueous leachate of *Callicarpa acuminata*: Effects on roots of bean, maize, and tomato. *Physiologia Plantarum*, 116(1), 20–27. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1160103.x>
- Demain, A. L., y Fang, A. (2000). The Natural Functions of Secondary Metabolites. In *Advances in Biochemical Engineering/ Biotechnology* (Vol. 69, pp. 1–39). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/3-540-44964-7_1
- Díaz Franco, A., y Garza Cano, I. (2006). Colonización micorrízica arbuscular y crecimiento de genotipos de pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(3), 203–206. Retrieved from <https://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/29-3/3a.pdf>
- Duke, S. O., y Dayan, F. E. (2006). Modes of action of phytotoxins from plants. En M. J. Reigosa, N. Pedrol, y L. González (Eds.), *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications* (pp. 511–536). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4280-9_23
- Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 59–80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
- Espinoza-Gómez, D. O. (2016). *Efecto de la invasión de zacate buffel (Pennisetum ciliare (L.) Link) en la germinación y establecimiento de cuatro especies nativas del matorral xerófilo de Sonora*. Universidad de Sonora.
- Franklin, K. A., Lyons, K., Nagler, P. L., Lampkin, D., Glenn, E. P., Molina-Freaner, F., Markow Therese y Huete, A. R. (2006). Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation*, 127(1), 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.018>
- Franklin, K., y Molina-Freaner, F. E. (2010). Consequences of Buffelgrass Pasture Development for Primary Productivity, Perennial Plant Richness, and Vegetation Structure in the Drylands of Sonora, Mexico. *Conservation Biology*, 24(6), 1664–1673. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01540.x>

- Franks, A. J. (2002). The ecological consequences of Buffel Grass *Cenchrus ciliaris* establishment within remnant vegetation of Queensland. *Pacific Conservation Biology*, 8(2), 99–107. <https://doi.org/10.1071/PC020099>
- Friedman, J. (1995). Allelopathy, autotoxicity, and germination. En *Seed development and germination* (pp. 19–43). Editorial Marcel Dekker.
- Gillespie, I. G., y Allen, E. B. (2006). Effects of soil and mycorrhizae from native and invaded vegetation on a rare California forb. *Applied Soil Ecology*, 32(1), 6–12. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.03.008>
- Giovannetti, M., y Mosse, B. (1980). An Evaluation of Techniques for Measuring Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Infection in Roots. *New Phytologist*, 34(3), 489–500. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04556.x>
- González-Chávez, M., Alarcón, A., y Ferrera-Cerrato, R. (2007). Biodiversidad funcional de los hongos micorrízicos arbusculares en zonas áridas y semiáridas. En *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Ciudad de México: Mundi Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM.
- Govindaraju M., Pfeffer Philip E., Jin H R., Abubaker J., Douds D. D., Allen J. W., Bucking H., Lammers P. J., y Shachar-Hill Y. (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis, *Nature*. Macmillian Magazines Ltd., 435, pp. 819–823. doi: <https://doi.org/10.1038/nature03610>.
- Hale, A. N., y Kalisz, S. (2012). Perspectives on allelopathic disruption of plant mutualisms: a framework for individual- and population-level fitness consequences. *Plant Ecology*, 213(12), 1991–2006. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0128-z>
- Hartnett, D. C., y Wilson, G. W. T. (1999). Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, 80(4), 1187–1195. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080{\[\]1187:MIPCSA}2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080{[]1187:MIPCSA}2.0.CO;2)
- Hierro, J. L., y Callaway, R. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256(1), 29–39. <https://doi.org/10.1023/A:1026208327014>
- Hoagland, D. R., y Arnon, D. I. (1950). *The Water-Culture Method for Growing Plants without Soil* (2da ed., Vol. 347). Berkeley, CA: The College of Agriculture. University of California.
- Hunt, R. (1990). *Basic Growth Analysis*. Unwin hyman Inc. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6>
- Hussain, F., Ahmad, B., y Ilahi, I. (2010). Allelopathic effects of *Cenchrus ciliaris* L. and *Bothriochloa pertusa* (L.) A. Camus. *Pakistan Journal of Botany*, 42(5), 3587–3604.

- Hussain, F., Ilahi, I., Malik, S. A., Dasti, A. A., y Ahmad, B. (2011). Allelopathic effects of rain leachates and root exudates of *Cenchrus ciliaris* L. and *Bothriochloa pertusa* (L.) A. Camus. *Pakistan Journal of Botany*, 43(1), 341–350.
- Inderjit. (2005). Soil microorganisms: An important determinant of allelopathic activity. *Plant and Soil*, 274(1–2), 227–236. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0159-x>
- Inderjit y Duke S. O. (2003) Ecophysiological aspects of allelopathy, *Planta*, 217(4), pp. 529–539. doi: 10.1007/s00425-003-1054-z.
- Inderjit, y Nilsen, E. T. (2003). Bioassays and Field Studies for Allelopathy en Terrestrial Plants: Progress and Problems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(3–4), 221–238. <https://doi.org/10.1080/713610857>
- Inderjit y Van Der Putten, W. H. (2010). Impacts of soil microbial communities on the plant soil feedback. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(9), 512–519.
- Inderjit, Wardle, D. A., Karban, R., y Callaway, R. M. (2011). The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(12), 655–662. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.003>
- INEGI. (1988). Atlas Nacional del Medio Físico. Porción Norte de Sonora. Ciudad de México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Johnson, N. C., Wilson, G. W. T., Bowker, M. A., Wilson, J. A., y Miller, R. M. (2010). Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5), 2093–2098. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906710107>
- Khan, I. A., Ahmad, S., Mirza, S. N., y Nizami, M. (2007). Growth Response of Buffel Grass (*Cenchrus ciliaris*) to Phosphorus and Mycorrhizal Inoculation. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 72(2), 129–132.
- Khan, I. A., Mirza, S. N., Nizami, S. M., y Hayat, R. (2008). Yield and nutrient uptake of *Cenchrus ciliaris* as affected by VA mycorrhizal inoculation. *Sarjad Journal of Agriculture*, 24(2), 289–292.
- Kirk, J. L., Beaudette, L. A., Hart, M., Moutoglis, P., Klironomos, J. N., Lee, H., y Trevors, J. T. (2004). Methods of studying soil microbial diversity. *Journal of Microbiological Methods*, 58(2), 169–188. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2004.04.006>
- Klironomos, J. N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 417(6884), 67–70. <https://doi.org/10.1038/417067a>

- Klute A. (1986) *Methods of Soil Analysis: Part 1—Physical and Mineralogical Methods*. Madison, WI: Soil Science Society of America, American Society of Agronomy (SSSA Book Series). doi: 10.2136/sssabookser5.1.2ed.frontmatter.
- Levine, J. M., Pachepsky, E., Kendall, B. E., Yelenik, S. G., y Lambers, J. H. R. (2006). Plant-soil feedbacks and invasive spread. *Ecology Letters*, 9(9), 1005–1014. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00949.x>
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689–710. [https://doi.org/10.1890/0012-9623\(2005\)86\[249b:IIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9623(2005)86[249b:IIE]2.0.CO;2)
- Mallik, A. U. (2008). Allelopathy in forested ecosystems. En R. Sen Zeng, A. U. Mallik, y S. M. Luo (Eds.), *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry* (pp. 363–386). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77337-7_19
- Marshall, V. M., Lewis, M. M., y Ostendorf, B. (2012). Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: A review. *Journal of Arid Environments*, 78, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.11.005>
- Mclvor, J. G. (2003). Competition affects survival and growth of buffel grass seedlings - is buffel grass a colonizer or an invader? *Tropical Grasslands*, 37(3), 176–181.
- Metlen, K. L., Aschehoug, E. T., y Callaway, R. M. (2009). Plant behavioral ecology: dynamic plasticity in secondary metabolites. *Plant, Cell and Environment*, 32(6), 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x>
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., ... Vázquez, D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9(6), 726–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alves, J., y Molina-Freaner, F. (2012). Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 77(1), 123–129. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.09.005>
- Morales-Romero, D., Campo, J., Godinez-Alvarez, H., y Molina-Freaner, F. (2014). Soil carbon, nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 199, 231–237. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.09.015>

- Morales-Romero, D., y Molina-Freaner, F. (2008). Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72(3), 228–237. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.05.012>
- Mummey, D. L., y Rillig, M. C. (2006). The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil*, 288(1–2), 81–90. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9091-6>
- Nasr, M., y Shariati, M. (2005). The use of allelochemical to delay germination of *Astragalus cycluphyllus* seeds. *Journal of Agronomy*, 4(3), 147–150. <https://doi.org/10.3923/ja.2005.147.150>
- Nijjer, S., Rogers, W. E., y Siemann, E. (2007). Negative plant-soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1625), 2621–2627. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0804>
- Nuridin, y Fulbright, T. E. (1990). Germination of 2 legumes in leachate grasses. *Journal of Range Management*, 43(5), 466–467. <https://doi.org/10.2307/3899014>
- Pezzani, F., Montaña, C., y Guevara, R. (2006). Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert. *Mycorrhiza*, 16(4), 285–295. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0044-y>
- Phillips, J. M., y Comus, P. W. (2000). *A Natural History of the Sonoran Desert. The Quarterly Review of Biology* (Vol. 75). Arizona, EEUU: Arizona-Sonora Desert Museum.
- Phillips, J. M., y Hayman, D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assesment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55, 164–165. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Pribyl, D. W. (2010). A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma*, 156(3–4), 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.02.003>
- Pringle, A., Bever, J. D., Gardes, M., Parrent, J. L., Rillig, M. C., y Klironomos, J. N. (2009). Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 699–715. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173454>
- Rice, E. L. (1984). *Allelopathy*. New York, EEUU: Academic Press.

- Ridenour, W. M., y Callaway, R. M. (2001). The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126(3), 444–450. <https://doi.org/10.1007/s004420000533>
- Rout, M. E., y Callaway, R. M. (2009). An invasive plant paradox. *Science*, 324, 734–735. <https://doi.org/10.1126/science.1173651>
- Sánchez-Gallen, I., Álvarez-Sánchez, F. J., y Guadarrama, P. (2009). Restauración y uso de hongos micorrizógenos arbusculares: un análisis de parámetros foliares. En N. M. Montaña-Arias, S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez, y A. Monroy-Ata (Eds.), *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems)* (pp. 239–257). Ciudad de México: Instituto Nacional de Ecología - SEMARNAT, Mundi - Prensa SA de CV, UAM - Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., y Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105(12), 1413–1421. <https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>
- Schüßler, A., y Walker, C. (2010). *The Glomeromycota. A species list with new families and new genera*. The Royal Botanic Garden Kew. Libraries at the Royal Botanic Garden Edinburgh. <https://doi.org/10.1097/MPA.0000000000000188>
- Shreve, F., y Wiggins, I. L. (1964). *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford Academic Press.
- Sieverding, E. (1991). *Vesicular Arbuscular Mycorrhizae Management in Tropical Agroecosystems*. Federal Republic of Germany. Eschborn: Technical Cooperation.
- Silva-Flores, A. (2013). *Efecto alelopático de Pennisetum ciliare (L.) Link en la germinación y desarrollo inicial de plantas del Desierto Sonorense*. Universidad de Sonora. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1604.8486>
- Smith, S. E., y Read, D. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier Ltd.
- System Technicon Industrial. (1977). *Technicon Publication Methods No. 329-74 WB. Individual / Simultaneous Determinations of Nitrogen and or Phosphorous in BD Acid Digest*. Technicon Industrial System, New York.
- Tester, M., Smith, S. E., y Smith, F. A. (1987). The phenomenon of “nonmycorrhizal” plants. *Canadian Journal of Botany*, 65(3), 419–431. <https://doi.org/10.1139/b87-051>
- Thorpe, A. S., y Callaway, R. M. (2006). Interactions between invasive plants and soil ecosystem: Positive feedbacks and their potential to persist. En M. W. Cadotte, S. M.

- McMahon, y T. Fukami (Eds.), *Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature* (pp. 323–341). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4925-0_15
- Tinoco-Ojanguren, C., Reyes-Ortega, I., Sánchez-Coronado, M. E., Molina-Freaner, F., y Orozco-Segovia, A. (2016). Germination of an invasive *Cenchrus ciliaris* L. (buffel grass) population of the Sonoran Desert under various environmental conditions. *South African Journal of Botany*, *104*, 112–117. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.10.009>
- Tinoco-Ojanguren, C., Díaz, A., Martínez, J., y Molina-Freaner, F. (2013). Species diversity and regeneration of native species in *Pennisetum ciliare* (buffelgrass) pastures from the thornscrub of Sonora, México. *Journal of Arid Environments*, *97*, 26–37. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2013.05.009>
- Traveset, A. (2015). Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas. *Ecosistemas Revista Científica de Ecología y Medio Ambiente*, *24*(1), 67–75. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.11>
- Turner, R. M., Bowers, R. M., y Burgess, T. L. (1995). *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. Tucson, AZ: The university of Arizona press.
- Turner, R. M., y Brown, D. (1994). Sonoran desertscrub. En D. E. Brown (Ed.) *Biotic communities: Southwestern United States and northwestern Mexico* (Segunda Ed, pp. 181–221). Salt Lake City, Utah: University of Utah Press.
- Van Der Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M. A., y Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, *205*, 1406–1423. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Van Devender, T. R., Felger, R. S., Búrquez, A. M., y M, A. B. (1997). *Exotic Plants in the Sonoran Desert Region, Arizona and Sonora*. *California Exotic Pest Plant Council: Symposium Proceedings*.
- Van Devender, T. R., y Dimmitt, M. A. (2006). *Conservation of Arizona Upland Sonoran Desert Habitat. Status and Threats of Buffelgrass (Pennisetum ciliare) in Arizona and Sonora*.
- Vivanco, J. M., Cosío, E., Loyola-Vargas, V. M., y Flores, H. E. (2005). Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*.
- Vo Duyen, T. (2013). *Detection and attempted Quantification of allelopathic chemicals in buffelgrass (Pennisetum ciliare) root leachates using reverse phase-HPLC*. University of Arizona.

- Ward, J. P., Smith, S. E., y McClaran, M. P. (2006). Water requirements for emergence of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). *Weed Science*, 54(4), 720–725. <https://doi.org/10.1614/WS-05-163R1.1>
- Ward, S. M., Webster, T. M., y Steckel, L. E. (2013). Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*): A Review. *Weed Technology*, 27(1), 12–27. <https://doi.org/10.1614/WT-D-12-00113.1>
- Wardle, D. A., Nicholson, K. S., y Rahman, A. (1996). Use of a comparative approach to identify allelopathic potential and relationship between allelopathy bioassays and “competition” experiments for ten grassland and plant species. *Journal of Chemical Ecology*, 22(5), 933–948. <https://doi.org/10.1007/BF02029946>
- Warrag, M. O. A. (1995). Autotoxic potential of foliage on seed germination and early growth of mesquite (*Prosopis juliflora*). *Journal of Arid Environments*, 31(4), 415–421. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(05\)80124-7](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(05)80124-7)
- Weidenhamer, J. D. (2006). Distinguishing allelopathy from resource competition: The role of density. En *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications* (pp. 85–103). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4280-9_4
- Weir, T. L. (2007). The role of Allelopathy and mycorrhizal associations in biological invasions. *Allelopathy Journal*, 20(1), 43–50. <https://doi.org/0971-4693/94>
- Wolfe, B. E., y Klironomos, J. N. (2005). Breaking New Ground: Soil Communities and Exotic Plant Invasion. *BioScience*, 55(6), 477–487. [https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0477:BNGSCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0477:BNGSCA]2.0.CO;2)

10 ANEXOS

10.1 Anexo 1. Solución Hoagland a 0.5 de fuerza iónica, ajustado a pH (Hoagland y Arnon, 1950)

Macronutrientes	
Compuesto	Concentración (Molaridad final, mM)
Ca(NO ₃) ₂ ~4 H ₂ O	2.5
KNO ₃	2.5
MgSO ₄ ~7 H ₂ O	1
MES buffer	0.5
Micronutrientes	
Compuesto	Molaridad final (μM)
NaFe EDTA	50
KH ₂ PO ₄	20
H ₃ BO ₃	10
Na ₂ MoO ₄ ~2H ₂ O	0.2
ZnSO ₄ ~7H ₂ O	1
MnCl ₂ ~4H ₂ O	2
CuSO ₄ ~5H ₂ O	0.5
CoCl ₂ ~6H ₂ O	0.2
NiSO ₄ ~6H ₂ O	0.2

10.2 Anexo 2: Tablas con datos numéricos del análisis de crecimiento para cada especie

Tabla 5. Efecto alelopático de buffel en la biomasa (g) de *Acacia willardiana*, *Amaranthus palmeri*, *Ipomoea arborescens*, *Mimosa distachya* y *Pennisetum ciliare*. Los datos se expresan en porcentaje de la inhibición (-) o estimulación (+) con respecto a los testigos de cada ensayo.

		Arena estéril		Suelo natural	
		Exudados	Lixiviados	Exudados	Lixiviados
<i>Acacia willardiana</i>	Biomasa	-42.14	-67.86	-23.25	-25.51
	Área foliar	-12.69	-31.51	-4.70	+7.31
<i>Amaranthus palmeri</i>	Biomasa	-53.87	-37.55	+72.22	+11.61
	Área foliar	+5.87	-25.03	+58.51	+24.68
<i>Ipomoea arborescens</i>	Biomasa	-25.95	-42.06	-0.88	-12.87
	Área foliar	-18.33	-43.21	-16.60	-8.70
<i>Mimosa distachya</i>	Biomasa	-18.34	+14.72	+26.69	+93.02
	Área foliar	-27.74	-22.90	-23.21	+42.67
<i>Pennisetum ciliare</i>	Biomasa	-3.35	-19.25	+19.67	+36.57
	Área foliar	+13.9	-2.37	-4.39	-28.82

Tabla 6. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Acacia willardiana* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril. Se presentan medias (\pm desviación estándar) (N = 5). Las letras minúsculas indican diferencias significativas (Tukey HSD, $p > 0.05$) * 0.05; ** 0.01; *** 0.001; ns: diferencias no significativas. TAC (mg día^{-1}); TRC ($\text{mg mg}^{-1} \text{ día}^{-1}$); TAN ($\text{mg cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) AFE ($\text{cm}^2 \text{ mg}^{-1}$); PFE (mg mg^{-1}).

Tratamiento	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT
Exudados	0.008 ^b ± 0.001	-1.06 ± 0.19	0.011 ± 0.002	4.51 ± 0.59	14.12 ± 2.37	0.33 ± 0.03	0.43 ± 0.22	0.07 ± 0.02	0.19 ± 0.05	0.08 ± 0.01
Lixiviados	0.003 ^c ± 0.001	-1.625 ± 0.193	0.005 ± 0.002	5.18 ± 0.67	19.65 ± 2.48	0.33 ± 0.03	1.52 ± 0.73	0.11 ± 0.03	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01
Testigo	0.015 ^a ± 0.05	-0.667 ± 0.378	0.02 ± 0.006	4.68 ± 0.93	18.47 ± 5.42	0.31 ± 0.02	1.52 ± 1.18	0.19 ± 0.06	0.28 ± 0.1	0.13 ± 0.05
P valor	<0.05	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Tabla 7. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Amaranthus palmeri* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril. (Tukey HSD, $p > 0.05$).

Tratamiento	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT	PRr/PT
Exudados	0.006 ^c ± 0.002	1.163 ^c ± 0.09	0.002 ^c ± 0.001	1.36 ± 0.14	4.49 ^a ± 0.56	0.28 ^a ± 0.007	0.23 ^c ± 0.03	0.17 ^b ± 0.02	0.44 ^a ± 0.19	0.34 ^a ± 0.16	0.05 ± 0.03
Lixiviados	0.041 ^b ± 0.002	1.478 ^b ± 0.04	0.013 ^b ± 0.001	0.87 ± 0.1	3.53 ^b ± 0.43	0.24 ^b ± 0.004	0.45 ^b ± 0.05	0.31 ^a ± 0.15	0.33 ^b ± 0.02	0.26 ^b ± 0.14	0.10 ± 0.13
Testigo	0.122 ^a ± 0.001	1.952 ^a ± 0.03	0.033 ^a ± 0.002	0.78 ± 0.08	4.39 ^a ± 0.38	0.19 ^b ± 0.013	0.56 ^a ± 0.01	0.16 ^b ± 0.05	0.45 ^a ± 0.22	0.15 ^b ± 0.07	0.05 ± 0.08
P Valor	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	ns	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	<0.001	ns

Tabla 8. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Amaranthus palmeri* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.

Tratamiento	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT	PRr/PT
Exudados	0.095 ^a ± 0.003	1.438 ^a ± 0.04	0.16 ± 0.001	9.12 ± 3.03	18.19 ± 4.09	0.43 ± 0.02	0.59 ± 0.09	0.17 ± 0.05	0.44 ± 0.07	0.34 ± 0.04	0.05 ± 0.02
Lixiviados	0.059 ^b ± 0.002	1.003 ^b ± 0.05	0.011 ± 0.01	9.41 ± 2.91	18.65 ± 3.77	0.44 ± 0.02	0.81 ± 0.15	0.15 ± 0.03	0.39 ± 0.05	0.28 ± 0.05	0.18 ± 0.08
Testigo	0.052 ^c ± 0.002	0.893 ^c ± 0.04	0.12 ± 0.001	9.22 ± 2.92	18.14 ± 4.21	0.44 ± 0.02	0.69 ± 0.12	0.18 ± 0.02	0.44 ± 0.04	0.27 ± 0.05	0.15 ± 0.09
P Valor	<0.001	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Tabla 9. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Ipomoea arborescens* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril.

Tratamiento	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT
Exudados	0.04 ^b ± 0.01	0.79 ^b ± 0.18	0.004 ± 0.001	8.98 ± 2.06	31.43 ± 6.41	0.29 ± 0.03	0.09 ± 0.03	0.07 ± 0.04	0.68 ± 0.38	0.25 ± 0.12
Lixiviados	0.03 ^c ± 0.002	0.59 ^b ± 0.13	0.003 ± 0.001	7.92 ± 1.35	26.49 ± 2.2	0.3 ± 0.03	0.07 ± 0.03	0.06 ± 0.02	0.68 ± 0.17	0.15 ± 0.07
Testigo	0.07 ^a ± 0.003	1.15 ^a ± 0.08	0.006 ± 0.001	7.96 ± 1.41	25.59 ± 2.48	0.30 ± 0.03	0.08 ± 0.03	0.07 ± 0.02	0.65 ± 0.21	0.28 ± 0.10
P Valor	<0.05	<0.05	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Tabla 10. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *mimosa distachya* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.

Tratamiento	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT
Exudados	0.001 ± 0.001	-2.23 ± 0.3	0.002 ± 0.002	9.41 ± 1.5	47 ± 7.82	0.22 ± 0.02	1.29 ± 0.32	0.17 ± 0.1	0.36 ± 0.08	0.46 ^a ± 0.1
Lixiviados	0.003 ± 0.001	-1.65 ± 0.14	0.002 ± 0.14	8.89 ± 0.47	32.07 ± 2.85	0.29 ± 0.01	0.56 ± 0.14	0.16 ± 0.02	0.40 ± 0.09	0.43 ^b ± 0.09
Testigo	0.0004 ± 0.001	-2.92 ± 0.12	0.004 ± 0.001	10.35 ± 0.62	35.81 ± 5.64	0.33 ± 0.04	0.55 ± 0.15	0.18 ± 0.01	0.40 ± 0.02	0.41 ^b ± 0.02
P Valor	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05

Tabla 11. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Pennisetum ciliare* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en arena estéril.

Tratamientos	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT	PRr/PT
Exudados	0.10 ^a ± 0.01	1.68 ^a ± 0.04	0.02 ± 0.001	1.78 ± 0.13	5.03 ± 0.36	0.36 ± 0.02	0.24 ± 0.03	0.19 ± 0.07	0.38 ± 0.24	0.37 ^a ± 0.11	0.06 ± 0.03
Lixiviados	0.07 ^b ± 0.01	1.50 ^b ± 0.05	0.01 ± 0.002	1.81 ± 0.21	5.4 ± 0.57	0.33 ± 0.01	0.27 ± 0.03	0.21 ± 0.07	0.39 ± 0.18	0.33 ^a ± 0.14	0.07 ± 0.04
Testigo	0.11 ^a ± 0.01	1.72 ^a ± 0.05	0.02 ± 0.001	1.67 ± 0.18	5.26 ± 0.50	0.31 ± 0.005	0.30 ± 0.03	0.22 ± 0.09	0.41 ± 0.02	0.27 ^b ± 0.01	0.47 ± 0.1
P valor	<0.01	<0.05	0.05	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	ns

Tabla 12. Valores promedio \pm error estándar de las variables que describen el crecimiento: TAC, TRC, TAN, PAF, AFE, PFE, CA, PR/PT, PS/PT, PH/PT y PRr/PT de *Pennisetum ciliare* en los tratamientos de exudados, lixiviados y testigo creciendo en suelo natural.

Tratamientos	TAC	TRC	TAN	PAF	AFE	PFE	CA	PR/PT	PS/PT	PH/PT	PRr/PT
Exudados	0.05 ^a ± 0.01	0.94 ± 0.002	0.013 ^b ± 0.004	3.56 ± 0.63	15.99 ± 4.28	0.3 ± 0.05	0.871 ^a ± 0.18	0.19 ^b ± 0.04	0.37 ± 0.07	0.37 ^a ± 0.03	0.31 ± 0.06
Lixiviados	0.06 ^a ± 0.03	1.1 ± 0.04	0.018 ^a ± 0.002	3.12 ± 0.46	13.85 ± 4.11	0.33 ± 0.06	0.443 ^c ± 0.1	0.22 ^b ± 0.19	0.38 ± 0.09	0.32 ^{ab} ± 0.15	0.30 ± 0.09
Testigo	0.04 ^b ± 0.001	0.79 ± 0.06	0.009 ^c ± 0.001	3.7 ± 0.46	15.79 ± 4.29	0.32 ± 0.06	0.461 ^b ± 0.16	0.23 ^a ± 0.04	0.39 ± 0.04	0.28 ^b ± 0.01	0.45 ± 0.1
P valor	<0.01	ns	<0.01	ns	ns	ns	<0.01	<0.01	ns	<0.05	ns