



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Efecto de la concentración de fósforo en la asociación micorrízica arbuscular y el crecimiento de *Acaena elongata* L. (Rosaceae), en un bosque templado de la Cd. Mx., México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

YASMIN VÁZQUEZ SANTOS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Silvia Castillo Argüero

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde

Departamento de Biología, UAM I

Dr. Javier Álvarez Sánchez

Facultad de Ciencias, UNAM

CD. MX. JUNIO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Efecto de la concentración de fósforo en la asociación micorrízica arbuscular y el crecimiento de *Acaena elongata* L. (Rosaceae), en un bosque templado de la Cd. Mx., México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

YASMIN VÁZQUEZ SANTOS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Silvia Castillo Argüero

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde

Departamento de Biología, UAM I

Dr. Javier Álvarez Sánchez

Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, CD. MX. JUNIO, 2019

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0380/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **11 de marzo de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **VÁZQUEZ SANTOS YASMIN** con número de cuenta **309133089** con la tesis titulada "**Efecto de la concentración de fósforo en la asociación micorrízica arbuscular y el crecimiento de *Acaena elongata* L. (Rosaceae), en un bosque templado de la Cd. Mx., México**", realizada bajo la dirección de la **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**:

Presidente: **DR. CÉSAR MATEO FLORES ORTIZ**
Vocal: **DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ**
Secretario: **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ**
Suplente: **DR. NOÉ MANUEL MONTAÑO ARIAS**
Suplente: **M. EN BIOL. EDUARDO CHIMAL SÁNCHEZ**

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 20 de mayo de 2019



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Coordinador del Programa



AGNS/VMVA/ASR/grf*

Agradecimientos Institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el respaldo económico autorizado para el trabajo de campo y la asistencia a congresos de tipo nacional e internacional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico (beca no.818569) otorgado durante la realización de mi proyecto de Maestría (2 años).

A los proyectos PE201817 “Ecología de la vegetación secundaria y los hongos como indicadores del estado de conservación de un bosque templado de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México” y IN21118PAPIIT “Efecto de los disturbios antrópicos en la diversidad funcional en un bosque templado dentro de la Ciudad de México”, a cargo de la Dra. Silvia Castillo-Argüero.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero (Tutora principal) y a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Javier Álvarez Sánchez (Facultad de Ciencias, UNAM) y la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde (UAM unidad Iztapalapa), por su asesoría profesional.

Agradecimientos Académicos

A mi tutora la Dra. Silvia Castillo Argüero, por su entero compromiso, apoyo, asesoría y retroalimentación en cada uno de los apartados de este trabajo de investigación.

A mi comité tutorial la Dra. Sara Lucia Camargo Ricalde de la UAM-Iztapalapa y el Dr. Javier Álvarez Sánchez de la Facultad de Ciencias UNAM, por su entero compromiso en la revisión y seguimiento del presente trabajo de investigación.

A la M.C. Yuriana Martínez Orea, por su ayuda continúa en la resolución de dudas acerca de conceptos de germinación y fisiología vegetal, así como por su ayuda en el trasplante de las plántulas de *A. elongata*.

Al Biól. Marco Antonio Romero Romero, por su asesoría técnica en la base de datos y la mejora de la calidad de las fotos del material biológico.

A la M.C. Leticia Bonilla Valencia, por su ayuda en la resolución de dudas en el análisis estadístico.

A la Dra. Irene Sánchez Gallén de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por su apoyo en el préstamo de material de laboratorio y su continua retroalimentación y orientación en la metodología.

A los estudiantes de Biología: J. Daniel Aldana Barrios, Carmina Taylor y Nadia Peña por su ayuda y apoyo en el monitoreo y medición del crecimiento de las plántulas de mi especie de estudio y por su compañía en las salidas de campo.

Agradecimientos a título personal

A mis padres María de la Luz Santos M. y Felipe Vázquez H., por todo el apoyo, amor, cariño y el buen ejemplo que siempre me han brindado. Han sido un pilar esencial en mi continua formación académica y personal; han sido padres excelentes demostrando, siempre, tener buenos valores y virtudes maravillosas, personas fuertes que a pesar de las adversidades han sabido guiarme a mí y a mis hermanos dando siempre su mejor versión. Muchas gracias por todo.

A ti mi compañero de vida, Dioneo F. L. Z., que me has apoyado en este camino desde hace ya diez años. Es muy grato tener en mi vida a alguien como tú, con muchas cualidades, deseos de superarse y de salir adelante; de ti he recibido grandes aprendizajes, consejos y motivaciones. Además has estado en los momentos más alegres de mi vida, pero también en los más tristes, siempre dándome tu mano para caminar juntos.

A mis hermanos Anayeli, Luis Antonio y Luz María, quienes me han apoyado emocionalmente y me han motivado a darles un buen ejemplo. Somos compañeros de aventuras, de alegrías y de tristezas, no cabe duda que su compañía y motivación contribuye mucho a mi crecimiento personal y profesional.

A la Dra. Silvia Castillo, quien aparte de ser mi tutora la considero una gran amiga y un maravilloso ser humano, has sido un apoyo para cada uno de tus estudiantes, siempre procurando nuestro bienestar y nuestro aprendizaje.

A todos los integrantes del Laboratorio de Dinámica de Comunidades, personas maravillosas con muchas metas por cumplir y una gran inspiración para los que vienen de atrás. En este grupo encontré un lugar cálido para trabajar, un ambiente ameno y donde siempre existe alguien con quien puedas contar (profesional y personalmente). Es un grupo maravilloso de trabajo y me enorgullece formar parte de ese equipo.

Dedicatoria

A mis padres y a mi compañero de vida

En la vida existen personas que siempre estarán a tu lado sin importar por qué situación atraveses, brindándote su apoyo y compañía, son esas personas por las que vale la pena luchar continuamente y esforzarse cada día más; para mí esas personas son mis padres y mi esposo. Ellos me levantan cuando tropiezo, me animan cuando estoy abatida, me apoyan cuando me siento sola, me alegran cuando estoy triste, me alientan a seguir adelante y están a mi lado cuando estoy alegre. Muchas gracias a los tres “Los amo”.

“Cuando hay una tormenta
los pajaritos se esconden,
pero las águilas vuelan
más alto”

Mahatma Gandhi

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	1
LISTA DE CUADROS	4
LISTA DE ANEXOS	4
RESUMEN	6
ABSTRACT	7
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. El bosque templado y la disponibilidad de fósforo.....	8
1.2. El fósforo en el suelo.....	10
1.3. El crecimiento de las plantas y el fósforo.....	12
1.4. Las malezas y los hongos micorrizógenos arbusculares.....	14
1.5. El fósforo como modulador de la función de los hongos micorrizógenos arbusculares.....	15
2. ANTECEDENTES	19
3. JUSTIFICACIÓN	21
4. HIPÓTESIS	23
5. OBJETIVOS	24
5.1. General.....	24
5.2. Específicos.....	24
6. MATERIALES Y MÉTODOS	25
6.1. Sitio de estudio.....	25
6.2. Especie de estudio.....	27
6.3. Descripción del inóculo.....	28
6.4. Recolecta y procesamiento de suelo.....	29
6.5. Recolecta y germinación de semillas de <i>A. elongata</i>	30
6.6. Determinación de las concentraciones de fósforo.....	31

6.7.	Montaje del experimento.....	32
6.8.	Medidas de crecimiento.....	33
6.9.	Colonización por hongos micorrizógenos arbusculares.....	35
6.9.1.	Procesamiento de raíces (método Koske y Gemma (1989)).....	35
6.9.2.	Cuantificación de la colonización micorrícica arbuscular por el método modificado de McGongle <i>et al.</i> , 1990.....	36
7.	PROCESAMIENTO DE DATOS	37
7.1.	Medidas de crecimiento.....	37
7.2.	Índice de respuesta a la micorrización (IRM).....	38
8.	ANÁLISIS DE RESULTADOS	39
9.	RESULTADOS	41
9.1.	Crecimiento de <i>Acaena elongata</i> L.....	41
9.2.	Contenido de fósforo en el tejido vegetal.....	47
9.3.	Colonización total por HMA.....	48
9.4.	Correlaciones de Spearman.....	50
9.5.	Producción de estructuras reproductivas.....	53
10.	DISCUSIÓN	55
11.	CONCLUSIÓN	60
12.	LITERATURA CITADA	61
13.	ANEXOS	77

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** El ciclo del fósforo. Dinámica de movimiento del fósforo a través de las rocas, el agua y los organismos. Po= fósforo en forma orgánica y Pi= fósforo en forma inorgánica <https://www.sciencelearn.org.nz/resources/961-the-phosphorus-cycle>. Modificado por Vázquez Santos.
- Figura 2.** La disponibilidad de fósforo para las plantas. La mayor parte del fósforo en el suelo no se encuentra disponible para las plantas. En este diagrama se comparan las rutas del fósforo no disponible con la ruta del fósforo disponible. <https://www.sciencelearn.org.nz/resources/961-the-phosphorus-cycle>.
- Figura 3.** Modelo “*trade balance*” o modelo de equilibrio funcional. Predicción de la respuesta de la asociación micorrícica arbuscular en función del suministro de nitrógeno (N), eje X, y fósforo (P), eje Y. Tomado de Johnson (2010).
- Figura 4.** Predicciones sobre la respuesta del crecimiento de *A. elongata* en los diferentes tratamientos.
- Figura 5.** Ubicación geográfica del área de estudio. a) Localización de la Ciudad de México en la República Mexicana, b) Cuenca del río Magdalena dentro de la delegación Magdalena Contreras, c) Tipos de vegetación en la cuenca del río Magdalena, unidades ambientales del bosque de *A. religiosa* de color gris intermedio. Mapa modificado de Galeana-Pizaña *et al.*, 2013.
- Figura 6.** *Acaena elongata* L. a) Individuo con estructuras reproductivas y hojas compuestas, b) flores jóvenes, c) flores maduras y fruto joven, d) frutos jóvenes, e) fruto maduro y jóvenes. Fotos tomadas por: E. Gustavo Tovar Bustamante, 2017.
- Figura 7.** Abundancia de esporas de HMA en el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, a nivel de género (Vázquez-Santos, 2016).
- Figura 8.** Germinación de semillas de *A. elongata*. a) bolsas de germinación, vermiculita como sustrato y plántulas de la especie, b) y c) cotiledones de *A. elongata* y (d) primeras hojas compuestas de la especie. Laboratorio de Dinámica de Comunidades, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Figura 9.** Porcentaje de germinación de las semillas de *A. elongata* extraídas del bosque de *A. religiosa*, de la cuenca del río Magdalena.
- Figura 10.** Montaje del experimento en el paraje Copilco, dentro del bosque de *Abies religiosa*, en la cuenca del río Magdalena.

Figura 11. Meses de monitoreo de la altura, cobertura, grosor de tallo y número de hojas de *A. elongata*. Alt= altura, D1= diámetro vertical y D2= diámetro horizontal. Los cuadros en color anaranjado indican los meses en los que se registraron los datos.

Figura 12. Obtención de algunas variables de las plantas de *A. elongata*: a) Secado en una estufa, b) y c) Peso fresco y seco, respectivamente en una balanza analítica y d) Cuantificación de la clorofila.

Figura 13. Variación en la temperatura y meses de cosecha. En marcador rojo los valores de temperatura promedio mensual. Los cuadros en color naranja representan los meses de extracción de plántulas (denominadas cosechas), para obtener medidas de crecimiento indirectas así como el porcentaje de colonización total por HMA.

Figura 14. Disposición espacial de las raíces en la laminillas para determinar el porcentaje de colonización por HMA en individuos de *A. elongata*.

Figura 15. Variables de crecimiento directas: a) altura, b) cobertura, c) grosor de tallo y d) número de hojas. Las barras en color azul claro corresponden a tratamientos sin HMA, y en azul fuerte a tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm E.E.$ Las letras distintas indican los tratamientos estadísticamente diferentes $P < 0.05$.

Figura 16. Variables de crecimiento de *A. elongata*: a) PST= peso seco total, b) razón raíz/vástago, c) proporción radical, d) LAR= razón de área foliar, e) clorofila. Las barras en color azul claro corresponden a los tratamientos sin HMA y en azul fuerte a los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm E.E.$ Letras diferentes indican diferencias significativas $P < 0.05$.

Figura 17. Proporción de la parte aérea y de la raíz (en peso seco), para cada uno de los tratamientos $\bar{X} \pm E.E.$ Las barras en color azul representan a los tratamientos sin HMA, las barras en color verde a los tratamientos con HMA. Las letras muestran diferencias significativas $P < 0.05$.

Figura 18. Tasa relativa de crecimiento (TRC) con base en el peso seco total ($g/g \cdot d^{-1}$) $\bar{X} \pm E.E.$ Se grafican datos a los T1= 140 días, T2=192 días, T3= 252 días, T4= 308 días y T5=364 días. Las barras en color claro representan a las muestras sin HMA, las barras en color más oscuro representan a las muestras con HMA.

Figura 19. Contenido de P en tejido vegetal (%) en los ocho tratamientos. Las barras en color azul claro indican los tratamientos sin HMA, en azul fuerte indican los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm E.E.$

Figura 20. Porcentaje de colonización (%) por HMA en los ocho tratamientos. Las barras en color azul claro indican los tratamientos sin HMA, en azul fuerte indican los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm E.E.$ Letras indica diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 21. Índice de respuesta a la micorrización $\bar{X} \pm E.E.$, para cada uno de los tratamientos.

Figura 22. Correlación de Spearman para el tratamiento control (0 g P kg^{-1}): a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde: PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila, P= fósforo, Col= porcentaje de colonización por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas.

Figura 23. Correlación de Spearman para la concentración 0.05 g P kg^{-1} : a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila, P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas.

Figura 24. Correlación de Spearman para la concentración 0.2 g P kg^{-1} : a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila, P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas.

Figura 25. Correlación de Spearman para la concentración 2 g P kg^{-1} : a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila, P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas.

Figura 26. Porcentaje de individuos que presentaron estructuras reproductivas (\bar{X}). Las barras color verde muestran a los tratamientos sin HMA, las naranja los tratamientos con HMA.

Figura 27. Cambio del porcentaje de colonización por HMA y la LAR de acuerdo con la concentración de P. Línea roja representa al porcentaje de colonización por HMA y la línea azul a la razón de área foliar (LAR).

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Valores promedio (\pm) DS de los parámetros químicos de suelo del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena en la temporada de lluvias y de secas. Datos pertenecientes al 2017. CE= conductividad eléctrica, MO= materia orgánica, P= fósforo y Nt= nitrógeno total.

Cuadro 2. Concentraciones de fósforo en el suelo en condiciones de campo y concentraciones de P añadidas experimentalmente.

Cuadro 3. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para la altura, cobertura, el grosor de tallo y número de hojas de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con los modelos se muestran con tipografía negrita.

Cuadro 4. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para el PST= peso seco total, masa seca, de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con los modelos se muestran con tipografía negrita.

Cuadro 5. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para la TRC = tasa relativa de crecimiento de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con el modelo se muestran con tipografía negrita.

Cuadro 6. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos para el porcentaje de colonización por HMA en las raíces de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con el modelo se muestran con tipografía negrita.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Técnica de tinción de raíces.

Anexo 2. Resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento directas: altura (mm), cobertura (cm²), grosor de tallos (mm) y número de hojas. El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita indica diferencias significativas.

Anexo 3. Resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento indirectas: PST (g), Masa seca (g), relación R: V (mm). El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita muestra diferencias significativas.

Anexo 4. Continuación del resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento indirectas: proporción radical (RMF), razón de área foliar (LAR) y clorofila. El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita indica diferencias significativas.

Anexo 5. Valores promedio de la Tasa Relativa de Crecimiento de *Acaena elongata* L.

Anexo 6. Modelos de crecimiento con PST para los ocho tratamientos. El análisis de regresión exponencial fue significativo para todos los tratamientos. Se presenta el valor del coeficiente [1]= punto de corte del modelo en el eje Y, y el coeficiente [2]= coeficiente del exponente X, donde X=Tiempo.

Anexo 7. Se muestran los valores del coeficiente de correlación de Spearman para las variables correlacionadas: PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz/vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción de la raíz, LAR= razón de área foliar, número de hojas, ancho, largo, clor= clorofila, P= fósforo y colonización por HMA. a) Representa al tratamiento control sin HMA, b) representa al tratamiento control con HMA, c) tratamiento $0.05 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, sin HMA y d) tratamiento $0.05 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, con HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las negativas.

Anexo 8. Se muestran los valores del coeficiente de correlación de Spearman para las variables correlacionadas: PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz/vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción de la raíz, LAR= razón de área foliar, número de hojas, ancho, largo, clor= clorofila, fósforo y colonización por HMA. a) Representa al tratamiento $0.2 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, sin HMA, b) representa al tratamiento $0.2 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, con HMA, c) tratamiento $2 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, sin HMA y d) tratamiento $2 \text{ g} \cdot \text{Kg}^{-1}$ de P, con HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las negativas.

RESUMEN

El fósforo es un nutriente esencial para el crecimiento de las plantas, pero limitado en el suelo de los bosques templados, por lo que las plantas de estos ecosistemas han desarrollado estrategias para maximizar su absorción, tal como la asociación micorrícica arbuscular, la cual puede jugar un papel importante en el crecimiento de las plantas. El objetivo de esta investigación fue analizar el efecto de la asociación micorrícica arbuscular en el crecimiento de *Acaena elongata* L., bajo diferentes concentraciones de fósforo en un bosque templado de la Cd. Mx., México. La predicción central de este trabajo es que las medidas de crecimiento se relacionarían positivamente a los porcentajes de colonización en una baja concentración de fósforo y negativamente en una alta concentración de este nutriente. Se realizó un diseño experimental de bloques al azar dentro del bosque de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. & Cham., donde se trabajaron cuatro concentraciones de fósforo: control (0 g P kg⁻¹), baja (0.05 g P kg⁻¹), intermedia (0.2 g P kg⁻¹) y alta (2 g P kg⁻¹), con un total de 560 plántulas. Estas últimas fueron extraídas por cosechas cada dos meses, durante un año, y se midió su crecimiento, contenido de P en tejido vegetal y los porcentajes de colonización. Hubo diferencias significativas entre tratamientos y entre las cosechas para la colonización y algunas medidas de crecimiento. Los mayores valores en las variables de crecimiento se presentaron en el tratamiento de baja (0.05 g P kg⁻¹) y alta (2 g P kg⁻¹) concentración de P. El porcentaje de colonización fue significativamente menor en la concentración más alta de P. Las correlaciones establecidas entre las medidas de crecimiento, la cantidad de P en tejido vegetal y la colonización se encontraron influenciadas por la concentración de P en el suelo. Se concluye que la disponibilidad de fósforo en el suelo influye directamente en la dinámica de la asociación micorrícica arbuscular, manteniendo un mutualismo en condiciones de escasez, pero no así en condiciones de abundancia de P, donde solo podría favorecerse el hospedero.

Palabras clave: bosque templado, crecimiento, fertilización, maleza, micorriza arbuscular.

ABSTRACT

Phosphorus is an essential nutrient for plant growth, but it is limited in the soil of temperate forests, so plants in these ecosystems have developed strategies to maximize its absorption, such as the arbuscular mycorrhizal association, which has a very important role in the growth of plants. The main objective of this study was to analyze the effect of the arbuscular mycorrhizal association on the growth of *Acaena elongata* L., under different concentrations of phosphorus in a temperate forest located in Mexico City. The prediction of this work is that the growth measures would be positively related to the colonization percentages in a low concentration of phosphorus and negatively in a high concentration of this nutrient. A randomized block experimental design was made in the forest of *Abies religiosa*, where four concentrations of phosphorus, control (0 g P kg⁻¹), low (0.05 g P kg⁻¹), intermediate (0.2 g P kg⁻¹) and high (2 g P kg⁻¹) were handled, with a total of 560 seedlings. The seedlings were harvested every two months, during one year, to obtain growth averages, the P content in plant tissue and the AM colonization. There were significant differences between treatments and between harvests for AM colonization and growth. The highest values in the growth variables occurred in the treatment of low concentration (0.05 g P kg⁻¹) and high (2 g P kg⁻¹) of P. The percentage of AM colonization was significantly lower at the highest concentration of P. The correlations established between the growth measures, the concentration of P in plant tissues and the AM colonization were influenced by the concentration of P in the soil. In conclusion the availability of phosphorus in the soil directly influences the dynamics of the arbuscular mycorrhizal association, maintaining a mutualism in conditions of limited, but not in conditions of abundance of P, where only the host could be favored.

Key words: temperate forest, plant growth, fertilization, weed, arbuscular mycorrhiza.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. El bosque templado y la disponibilidad de fósforo

El bosque templado presenta un clima con marcada estacionalidad a lo largo del año y un invierno durante el cual la temperatura cae por debajo de los 0 °C, forma parte del conjunto de vegetación típico de latitudes no tropicales; sin embargo, dada la ubicación de México, dentro de la zona tropical, la presencia de estos ecosistemas está relacionada con el efecto de la altitud y el clima, por lo que se asocian estrechamente a zonas montañosas (Tamayo, 1990). Estos bosques se caracterizan por presentar un estrato alto o arbóreo, uno medio o arbustivo y uno bajo o herbáceo, siendo el estrato arbóreo el dominante y el más homogéneo en cuanto a su composición (Rzedowski, 1978).

Los bosques templados brindan importantes servicios ecosistémicos de suministro (agua y alimentos), regulación (clima y nutrientes), soporte (ciclos biogeoquímicos) y culturales (religioso y recreativo) (Almeida-Leñero *et al.*, 2007; Hansen *et al.*, 2013). Sin embargo, han sido estos grandes beneficios los que han ocasionado que estos ecosistemas hayan sido y sigan siendo fuertemente alterados por el ser humano, modificando no sólo la composición, estructura y funcionalidad de las especies que lo habitan, sino también las propiedades fisicoquímicas del sistema suelo (Chen *et al.*, 2001; Yimer *et al.*, 2008), repercutiendo directamente en la disponibilidad de nutrientes.

De manera natural, la dinámica del reciclaje de nutrientes en los bosques templados es lenta en comparación con las selvas tropicales húmedas, ya que la cantidad de materia orgánica en forma de hojarasca sobrepasa a la materia orgánica del suelo (MOS), presentando así un mantillo tipo Moder¹, a causa de la lenta descomposición de las acículas de las grandes coníferas, así como de los troncos y ramas caídos, que tienen alto contenido de material recalcitrante o de difícil descomposición. Aunado a lo anterior, las condiciones ambientales que caracterizan a este tipo de ecosistemas, tales como bajas temperaturas y un pH del suelo ligeramente ácido, limitan la actividad de los descomponedores, por lo que la composición y abundancia de estos organismos del suelo juegan un papel esencial en los procesos de reciclaje y liberación de nutrientes (Críquet *et al.*, 2004; Berg, 2014).

¹ Tipo de mantillo donde se distinguen los horizontes L=litter, Of=orgánico fermentado y Oh= orgánico humificado. El primer horizonte es dominante en grosor, debido a la lenta descomposición de la hojarasca, asociado con la recalcitrancia de las acículas de las coníferas (Gallardo, 1988).

La cantidad de nutrientes que se encuentran acumulados en los bosques templados es considerable e incluso pueden haber suelos muy desarrollados; sin embargo, su disponibilidad para las plantas es limitado y esto tiene consecuencias en el establecimiento, crecimiento y reproducción de las especies vegetales, tal es el caso del fósforo (P) un nutriente crítico para la fotosíntesis, que interviene en procesos como la síntesis de proteínas, desarrollo radicular, acumulación y producción de energía para las actividades bioquímicas (Zhu y Smith, 2001; Cerón y Aristizábal, 2012), además forma parte de los ácidos nucleicos (ADN y ARN) y es componente de los lípidos de la membrana celular (Smith y Read, 2008).

En los sistemas templados el P es considerado un nutriente limitante para la productividad primaria (Marschner, 1995; Satti *et al.*, 2003; Ritter *et al.*, 2005); su escasez puede ser consecuencia de factores como: a) tasas extremadamente lentas de intemperismo y lixiviación, como resultado de los procesos pedogenéticos (Richardson *et al.*, 2004); b) el origen y tipo de material parental, ya que los suelos derivados de cenizas volcánicas, principalmente Andosoles, son suelos dominados por alófanos, los cuales tienen la capacidad de fijar fósforo en la superficie de las arcillas minerales amorfas, lo mismo ocurre en suelos derivados de caliza, pero ahí el ion que limita la disponibilidad de P es el Ca^{2+} al formar complejos insolubles (Boschetti, 2001; Galicia *et al.*, 2015), mientras que en suelos ácidos pueden ser el aluminio y el hierro; c) la estacionalidad, ya que los suelos expuestos a una estacionalidad marcada por periodos secos y lluviosos tienen una alta proporción de su fósforo inorgánico (Pi) en formas de fosfato de hierro (Richardson *et al.*, 2004); d) el desarrollo del suelo o pedogénesis, debido a que el pH se hace más ácido y la disponibilidad de P decrece conforme avanza el proceso pedogenético (Barancíková *et al.*, 2007; Roberts *et al.*, 2015), e) los cambios en la calidad y cantidad del mantillo modificarán la cantidad de fósforo orgánico (Po) y su mineralización en el suelo, f) la diversidad y actividad de los microorganismos encargados de la mineralización del P (Eichlerová *et al.*, 2015). Es importante mencionar que ninguno de estos factores actúa de manera aislada, sino que se presentan simultáneamente en el sistema, lo que hace aún más complejo establecer relaciones de causa-efecto en la disponibilidad de P en el suelo (Figura 1).

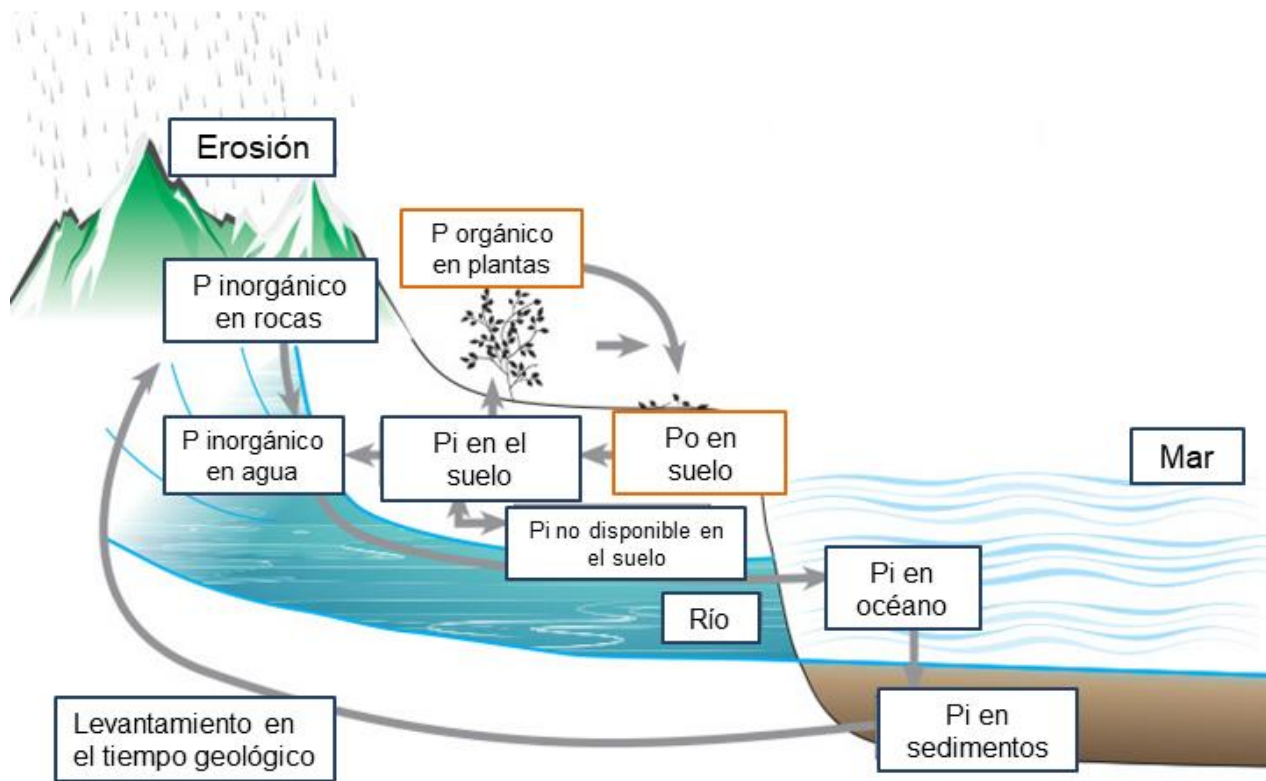


Figura 1. El ciclo del fósforo. Dinámica del fósforo a través de los diferentes almacenes. Po= fósforo en forma orgánica y Pi= fósforo en forma inorgánica <https://www.sciencelearn.org.nz/resources/961-the-phosphorus-cycle>. Modificado por Vázquez Santos.

1.2. El fósforo en el suelo

Hedley *et al.* (1982) propusieron un fraccionamiento secuencial del fósforo en el suelo que permite separar al fósforo orgánico (Po) e inorgánico (Pi) que varían en su biodisponibilidad para las plantas y los microorganismos. La principal entrada de fósforo inorgánico proviene de las apatitas y depósitos de fosfato, de donde es liberado a través de procesos de meteorización química, lixiviación y erosión. El Pi generalmente se encuentra fijado en forma de fosfatos de Ca^{2+} y Mg^{2+} en suelos con un pH básico, mientras que con el Fe^{2+} y Al^{3+} en suelos de pH ácido, especialmente del grupo de las caolinitas y ocluido en los óxidos de hierro y aluminio, por lo que no se encuentra disponible para las plantas (Holford, 1997; Richardson *et al.*, 2004; Cerón y Aristizábal, 2012). Por otra parte, la principal entrada de Po la constituyen los residuos de plantas, animales y microorganismos que liberan compuestos como ácidos nucleicos, fosfolípidos y ésteres. Es importante mencionar que el Po se

1.3. El crecimiento de las plantas y el P

El crecimiento de las plantas es un proceso fisiológico complejo, que depende directamente de diversos factores tales como la fotosíntesis, la respiración, la división celular, la elongación, la diferenciación celular y la asignación de recursos a los diferentes órganos, los cuales a su vez son influenciados por la interacción de factores ambientales (p.ej. la temperatura, la intensidad de luz), edáficos (p. ej., la disponibilidad de agua y nutrientes) y biológicos (p. ej., la densidad de población, calidad de la semilla y etapa fenológica de la planta madre), lo que hace más difícil predecir una relación de causalidad (Lambers *et al.*, 1998; Schulze *et al.*, 2005; Taíz y Zeiger 2007). La modificación de alguno de estos factores, por ejemplo a causa de las actividades antropogénicas, hace necesario el estudio del crecimiento de aquellas especies que tienen una alta capacidad de colonizar sitios perturbados, como es el caso de *A. elongata*, ya que su capacidad competitiva y abundancia pueden tener repercusiones sobre la estructura, composición y función del ecosistema (Augspurger, 1983; Martínez-Camacho *et al.*, 2018). El éxito de este tipo de especies, conocidas como malezas, ha sido explicado a través de sus rasgos de historia de vida, tales como: eficientes síndromes de dispersión, rápido crecimiento, alta tolerancia al estrés, producción constante de estructuras reproductivas y crecimiento vegetativo (Baker, 1974).

En el caso de las malezas, su tasa de crecimiento es alta, ya que rara vez se encuentran limitadas por algún factor ambiental o biótico; son excelentes competidoras, tolerantes a condiciones externas adversas, crecen bajo diversos rangos climáticos y heterogéneas condiciones edáficas, es por ello que tienen un gran éxito al colonizar sitios perturbados (Baker, 1974). Sin embargo, al igual que el resto de las plantas, en su etapa de plántula son altamente sensibles, debido a su pequeño tamaño y a sus bajos niveles de defensa tanto morfológicos como fisiológicos (Leck *et al.*, 2008). La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistencia de la semilla, pero tampoco tiene la robustez física de la planta adulta (Kitajima y Fenner, 2000). Es durante este periodo vulnerable donde la joven planta debe crecer rápidamente, establecer una raíz profunda que le asegure el agua en los periodos de sequía, competir por el espacio, la luz y los nutrientes, así como dotarse de defensas químicas y mecánicas para resistir la presión de los herbívoros. Dada la alta sensibilidad de las plántulas, la interacción con algunos microorganismos del suelo podría favorecer su establecimiento, crecimiento y supervivencia (Kiers *et al.*, 2000; Van der Heijden, 2004; Zangaro *et al.*, 2005).

Los individuos que logran pasar a la etapa adulta tienen requerimientos nutricionales y una asignación de recursos distinta, por lo que deben enfrentar las condiciones que limitan su crecimiento entre ellas la deficiencia de fósforo en el suelo, la cual produce diversas respuestas en las plantas. Por ejemplo, niveles deficientes de P en el suelo pueden causar una disminución del área foliar, debido a que este elemento es indispensable para la formación de las células que componen los tejidos y como consecuencia de una reducción en la asignación de carbohidratos a las raíces, dado que la mayoría de estos compuestos son requeridos por este órgano, por lo que existe una relación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la oferta de carbohidratos (Botía y Medina, 2002; Angulo, 2006). Por otro lado, mayores niveles de fósforo disponible en el suelo incrementan el peso seco de la planta y promueven el crecimiento radical, debido a mayores tasas en el crecimiento de raíces centrales y laterales relacionadas con una mayor producción de pelos radicales (Roveda y Polo, 2007).

Las plantas que habitan ambientes con bajo contenido de P en el suelo, como ocurre con los bosques templados (Frossard *et al.*, 2000; Cornwell, 2008; Berg, 2014), han desarrollado estrategias para maximizar su absorción, y así poder ocupar espacios nutricionalmente distintos, una de estas estrategias son las asociaciones mutualistas con microorganismos, los cuales les permiten obtener eficientemente una mayor cantidad de nutrientes, en comparación con los que las raíces por sí solas serían capaces de hacer, tal es el caso de la asociación micorrízica arbuscular la cual es formada por los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA Phylum Glomeromycota, Smith y Read, 2008; Richardson y Simpson, 2011). Esta interacción podría estar jugando un papel importante, al conferirles atributos que favorecen su crecimiento y tolerancia bajo condiciones adversas, tal es el caso de la asociación micorrízica arbuscular

En la interface raíz-suelo, el Pi puede ser absorbido a través de la epidermis, incluyendo los pelos radicales, directamente como Pi, mientras que los HMA a través del micelio extra-radical en el suelo e intra-radical que coloniza las células corticales están involucrados en la absorción, el transporte y la transferencia de Pi a través de la micorriza arbuscular (Smith *et al.*, 2003). Ambas vías operan a través de las membranas plasmáticas fúngica y vegetal, a través de proteínas transportadoras que transfieren aniones de Pi del apoplasto al citoplasma contra una fuerte concentración de gradiente (Karandashov y Bucher, 2005). Es decir, la

micorriza arbuscular induce el transporte de Pi y juega una función importante en la absorción de Pi para la planta (Javot *et al.*, 2007).

1.1. Las malezas y los HMA

Las malezas son un grupo de plantas cuyas poblaciones crecen aceleradamente en campos de cultivo, cerca de caminos y en sitios con frecuentes disturbios naturales o antrópicos (Vibrans, 2002; Calderón de Rzendowski y Rzendowski, 2004). Ecológicamente estas plantas tienen una participación importante en el proceso de sucesión vegetal al ser pioneras, evitar la erosión del suelo, aportar MO, contribuir al ciclaje de nutrientes e incluso servir como plantas trampa para controlar plagas de cultivo (Espinoza y Sarukhán, 1997; Rzedowski *et al.*, 2005; Villaseñor y Magaña, 2006). No obstante, son plantas conocidas por tener una buena habilidad competitiva por los nutrientes, el agua y la luz llegando a afectar fuertemente la composición, estructura y funcionalidad del ecosistema (Lorenzi, 2008).

El éxito de las malezas en la colonización de ambientes perturbados ha sido atribuido a sus rasgos de historia de vida (Baker, 1974); sin embargo, también es importante considerar que las malezas, al igual que el resto de las plantas, son capaces de establecer interacciones mutualistas con otros microorganismos (Klironomos, 2002; Li *et al.*, 2016). Un claro ejemplo es la asociación micorrícica arbuscular, la cual puede resultar benéfica para las plantas que la presentan, aunque la dirección y magnitud de la interacción puede ser modificada por varios factores como el estatus invasivo, las relaciones filogenéticas y biogeográficas de la planta, la cantidad de nutrientes en el suelo, el inóculo de HMA, y la identidad genética de los interactuantes (Cavagnaro *et al.*, 2001; Klironomos, 2003; Treseder, 2004; Reynolds, 2006; Shah y Reshi, 2007; Shah *et al.*, 2008; Hoeksema *et al.*, 2010; Mossenssini *et al.*, 2014; Bunn *et al.*, 2015).

Evolutivamente existen especies de malezas no micotróficas (denominadas hospederos débiles) y especies micotróficas (denominadas hospederos fuertes) (Li *et al.*, 2006). Aquellas malezas consideradas como hospederos débiles tienen una respuesta inferior a la colonización micorrícica con relación a los hospederos fuertes (Li *et al.*, 2016). Aquellas plantas con una colonización micorrícica menor al 20% tienen mayor probabilidad de manifestar una respuesta micorrícica negativa (Feldmann *et al.*, 2009), y algunas posibles explicaciones son: i) existe un efecto inhibitorio directo de los HMA en el desarrollo de las raíces (Allen *et al.*, 1989), ii) un posible efecto inhibitorio directo de exudados alelopáticos

liberados por los HMA en el crecimiento de las plantas (Francis y Read, 1994) y iii) desventajas competitivas de las plantas débiles comparadas con las plantas hospederas fuertes en respuesta a la colonización por HMA (Sanders y Koide, 1994). Algunos estudios afirman que los HMA tienen un efecto antagónico en plantas enfermas y plantas no hospederas, muchas de estas plantas focales son malezas y/o especies invasoras (Allen *et al.*, 1989; Francis y Read, 1995; Rinaudo *et al.*, 2010; Veiga *et al.*, 2011). Mientras que en aquellos hospederos fuertes los HMA pueden propiciar un incremento en su abundancia relativa fomentando que la interacción pueda tener efectos benéficos en la funcionalidad de las malezas, favoreciendo así las características del suelo y la comunidad microbiana benéficas para ellas (Pringle *et al.*, 2009).

Algunas especies de malezas no micorrícicas han sido reportadas como prolíferas en ecosistemas con una alta densidad de HMA (Mooney y Hobbs, 2000; Stinson *et al.*, 2006); sin embargo, el incremento en la abundancia de estas especies con poca dependencia micorrícica tiene repercusiones ecológicas importantes, debido a que pueden disminuir la densidad de HMA en el suelo (Vogelsang *et al.*, 2004), lo que resulta perjudicial para la productividad y diversidad de plantas nativas (Busby, 2013). Por lo que su estudio ha tomado gran importancia.

1.2. El fósforo como modulador de la función de los HMA

La micorriza arbuscular es una interacción mutualista que se establece entre las raíces de casi el 85% de las familias vegetales con los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Los hongos micorrizógenos arbusculares, generalmente, tienen efectos benéficos sobre su hospedero en términos de su crecimiento, supervivencia y reproducción, ya que incrementan la absorción de agua y nutrientes limitantes, como por ejemplo el P, a través de sus hifas extra-radicales (Baylis, 1959; Hayman 1982; Newsham *et al.*, 1995; Hart y Klironomos, 2002; Smith y Read, 2008). Sin embargo, esto puede modificarse dependiendo de la variación genética de los interactuantes, la disponibilidad de los recursos en el suelo, la condición fisiológica del hospedero y de las condiciones micro y macroambientales (Johnson *et al.*, 1997; Lambers *et al.*, 1998; Kiers *et al.*, 2000; Jones y Smith, 2004; Schulze *et al.*, 2005; Johnson, 2010; Smith and Smith, 2011a; Treseder, 2013). En consecuencia, la respuesta del crecimiento de las plantas ante la colonización por HMA varía entre especies y va desde,

prácticamente, ninguna respuesta hasta una dependencia obligatoria por los HMA (Allen, 1991) e incluso un comportamiento tipo parasito (Johnson, 1997).

El resultado de la asociación es un movimiento neto de iones altamente inmóviles en el suelo captados por el micelio externo de los HMA, tales como el fósforo (P), el nitrógeno (N), el cobre (Cu) y el zinc (Zn) que son transportados hacia el micelio interno y a los sitios especializados de intercambio (arbusculos) en la raíz de la planta hospedera; mientras que la planta le proporciona carbono (C) (Smith y Read, 2008) y lípidos (Keymer *et al.*, 2017).

Cuando los HMA colonizan a la planta, el hongo emite una señal que reconoce el hospedero para que no inicie una reacción de defensa; mientras que la planta adicionalmente, libera compuestos o exudados que estimulan el crecimiento de las hifas en diferentes puntos de control, para que ocurra la colonización fúngica (Gadkar *et al.*, 2001). Esta estimulación es mayor en plantas deficientes de P (Elias y Safir, 1987; Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001). En condiciones de deficiencia de P, la planta invierte una gran cantidad de recursos para poder mantener la asociación micorrícica, ya que aproximadamente entre el 20 y 50% del carbono (C) fijado por fotosíntesis es trasladado al hongo para la formación, mantenimiento y función de las estructuras micorrícicas (Johnson *et al.*, 1997). Thrall *et al.* (2007) sugieren que la asociación mutualista es más probable que ocurra en un ambiente con limitación de nutrientes y una asociación parasita es más probable que exista en ambientes con alta fertilidad, teniendo umbrales que son especie-específicos. Esta variación tiene interesantes implicaciones ecológicas que pueden determinar directamente el curso de la sucesión vegetal en un determinado ambiente (Callaway *et al.*, 2004; Reinhart y Callaway, 2006).

La capacidad que tienen los HMA para incrementar la asimilación de fósforo ha sido atribuido a: i) la formación de una red hifal bajo el suelo (por medio del micelio extra-radical) que permite explorar un volumen más grande de suelo; ii) el diámetro de sus hifas que ayuda a incrementar el área superficial de absorción; iii) a la formación de polyfosfatos (poly P) y, por lo tanto, menor fósforo inorgánico interno; iv) a la producción de ácidos orgánicos y fosfatasas que catalizan la liberación de P a partir de complejos órgano-minerales, y la mineralización de P a partir del Po (Graham y Miller, 2005).

Si bien la eficiencia y diversidad funcional de los HMA en la absorción de P ha sido probada, es importante tomar en cuenta que la funcionalidad de la simbiosis es el resultado de la interacción bidireccional de dos factores principales; uno es la disponibilidad de

nutrientes en el suelo y el otro es la oferta de carbono por parte de la planta; a su vez, estos dos factores se encuentran condicionados por otros a una escala mayor, como factores abióticos (temperatura, precipitación, cantidad de luz, pH entre otros) y bióticos (interacciones con otros microorganismos, frecuencia e intensidad del disturbio) (Frossard, 2000; Álvarez-Sánchez *et al.*, 2012). Existe una clara conexión entre los procesos aéreos y del subsuelo, y no debemos perder de vista que también existe una red de interacciones en el suelo y que los HMA, al igual que las plantas, compiten por la obtención de recursos (Maherali y Klironomos, 2007).

El déficit o enriquecimiento de recursos en el suelo genera una respuesta diferente de la asociación micorrícica arbuscular; bajo este supuesto Johnson (2010) en su modelo denominado “*trade balace*” ha contemplado cuatro posibles escenarios en función de la disponibilidad de N y P (macronutrientes) y la oferta de C (Johnson, 2010):

- I) El C limita la asociación mutualista cuando el N y el P están en baja disponibilidad, ya que la limitación de N restringe la adquisición fotosintética de C por parte de la planta, los interactuantes son capaces de soportar una simbiosis benéfica debido a que la planta responderá de manera positiva recompensando al hongo que incrementará la movilización de los nutrientes hacia la planta.
- II) Una fuerte asociación mutualista es promovida cuando el P se encuentra en baja disponibilidad, haciendo que el intercambio de C por P sea favorable y un suministro de C por parte de la planta no es limitado por la deficiencia de N.
- III) El comensalismo es posible cuando el P está altamente disponible, ya que la planta no tiene que intercambiar C por P, pero la demanda de C por parte de los HMA se mantiene, ya que el crecimiento de los hongos está limitado por el N
- IV) El parasitismo puede ocurrir en un sistema rico en N y P, ya que la planta reducirá la asignación de recursos a las raíces y la formación de estructuras micorrícicas, cuando no hay limitación de recursos al no beneficiarse al intercambiar C por P, además de que la demanda de C por parte de los HMA no es limitada por la deficiencia de N (Figura 3).

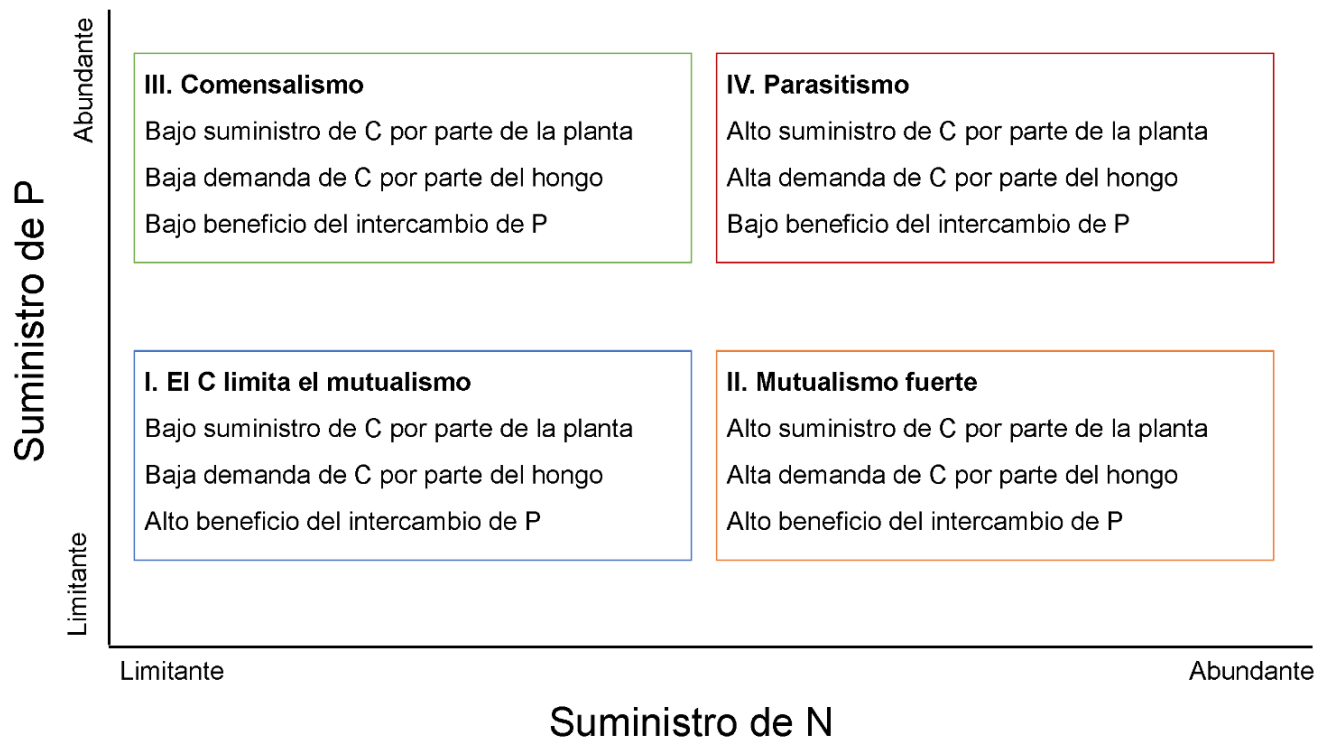


Figura 3. Modelo “*trade balance*” o modelo de equilibrio funcional. Predicción de la respuesta de la asociación micorrízica arbuscular en función del suministro de nitrógeno (N), eje X, y fósforo (P), eje Y. Tomado de Johnson (2010).

Otro estudio que ejemplifica la importancia del P en la dinámica de la asociación micorrízica arbuscular es el que realizaron Jefwa *et al.* (2009). En el que mencionan que en aquellos sistemas que se encuentran en bajo constante perturbación antrópica como las zonas agrícolas, la colonización puede ser inhibida por la presencia de P_i disponible a causa del arado, como resultado de la ruptura de los agregados del suelo, lo mismo ocurre con la adición de fertilizantes en zonas de cultivo (Renker *et al.*, 2005), (Figura 3). El cambio en la proporción P_i/P_o en el suelo ocasionada a causa del chaponeo o mala reforestación, también influye en la colonización, ya que si la mayor fuente de P se encuentra en su forma orgánica habrá mayor actividad enzimática de fosfatasas y, por lo tanto, una mayor colonización; mientras que si la mayor fuente de P se encuentra en su forma inorgánica la actividad enzimática de fosfatasas disminuirá (Tarafdar y Marschner, 1994) y como consecuencia habrá una menor colonización de HMA (Sakurai *et al.*, 2008).

2. ANTECEDENTES

La disponibilidad de P en el suelo puede ser modificada por las actividades antropogénicas como el cultivo, la ganadería, la adición de fertilizantes y la tala, ya que estas prácticas afectan directamente las propiedades físicas y químicas del suelo, ocasionando por ejemplo una disminución del espacio poroso (compactación), una mayor densidad aparente, ruptura de agregados por el arado, baja conductividad hidráulica, menor retención de agua, decremento de la materia orgánica, pH más ácido y disminución en la cantidad de bases intercambiables (Elliott, 1986; Selles *et al.*, 1999; Sánchez *et al.*, 2002; Jefwa *et al.*, 2009; Cruz-Ruiz *et al.*, 2012).

La disponibilidad de recursos es uno de los factores principales que determinan la dinámica de la interacción entre el hongo micorrícico y su hospedero. Investigaciones como las de Antunes y Cardoso (1991), Johnson (1993), Johnson (1997), Portilla *et al.* (1998), Rillig *et al.* (2002), Johnson *et al.* (2003), Nagy *et al.* (2009) y Johnson (2010), aseguran que el porcentaje de colonización micorrícica es mayor cuando el suelo tiene baja fertilidad, ya que la fijación de carbono es limitada por los nutrientes minerales; por el contrario, cuando ni el hongo ni su hospedero tienen limitación de nutrientes, la fertilización puede causar que la colonización y la biomasa micorrícica decline, debido a que su hospedero puede obtener de manera eficiente los nutrientes a través de las raíces. Tales cambios en el porcentaje de colonización, inducidos por la disponibilidad de recursos en el suelo, entre el hospedero y el hongo sugieren un modelo de equilibrio funcional, determinado por el balance entre el C y los nutrientes.

Schwiger *et al.* (2007), realizaron un estudio en condiciones de invernadero donde aseguran que la magnitud del efecto en el crecimiento de la planta varía con la cantidad de fósforo disponible en el suelo y la identidad del HMA, ya que no todos tienen la misma capacidad de transportar el P de manera eficiente Majewska *et al.* (2017). En su estudio, las plantas micorrizadas creciendo en baja concentración de P presentaron una mayor respuesta al crecimiento con respecto a las no micorrizadas, pero las que tenían mayor concentración de P tuvieron una considerable reducción de la colonización micorrícica; similar a lo reportado por Johnson (1993). Por su parte Menge *et al.* (1978) quienes trabajaron con *Sorghum vulgare* Pers., y Koide y Li (1990) con *Helianthus annuus* L., en condiciones de

invernadero, así como Duke *et al.* (1994) con la especie *Agropyron desertorum* en condiciones de campo, indicaron que las plantas hospederas pueden reducir la colonización micorrícica cuando los niveles de P son extremadamente bajos o muy altos, por lo que el beneficio de la asociación micorrícica, bajo estas condiciones, es pequeño.

Antunes y Cardoso (1991), quienes trabajaron con platas de cítricos, encontraron un incremento significativo en la materia seca y contenido de P en las hojas, en concentraciones baja e intermedia de P, con HMA. El crecimiento de las plantas no inoculadas y el de la concentración más alta de P fueron significativamente bajos. Este decremento del crecimiento absoluto de las plantas inoculadas en el nivel más alto de P, fue explicado por la toxicidad del P. Por su parte, Zhu y Smith (2001), quienes trabajaron con *Triticum aestivum* L. (cv. Krichauff) en condiciones de invernadero, encontraron que la adición de P reduce significativamente la relación raíz/tallo de las plantas, dado que la asignación de recursos a la formación de tallos y hojas incrementa, mientras que la formación de raíces disminuye. Por lo que la fertilización incrementa significativamente la concentración de P en el tallo, pero no en las raíces. Cuando la disponibilidad de P en el suelo es limitante, los tejidos jóvenes obtienen el nutriente a expensas de las hojas viejas. Por lo tanto, cuando se desarrollan síntomas de deficiencias nutricionales (p. ej., Hojas verde oscuro y pequeñas), las concentraciones de estos nutrientes son altas en las hojas jóvenes y bajas en las hojas viejas. Hays *et al.* (1982), quienes trabajaron con *Bouteloua graells* en condiciones de invernadero, también observaron una reducción de la relación raíz: vástago en concentraciones altas del nutriente. Además, encontraron que las plantas inoculadas fueron consistentemente más pequeñas que las plantas no inoculadas. Esta reducción en el crecimiento fue significativa en concentraciones bajas de P, cuando el porcentaje de colonización era mayor al 71%, dando como resultado un efecto perjudicial sobre el crecimiento en lugar de benéfico (un comportamiento, posiblemente, parasito).

Sin embargo, el efecto que tiene la adición de P en el suelo sobre el crecimiento de las plantas no puede generalizarse, ya que en el estudio realizado por Li *et al.* (2016), quienes trabajaron con dos especies de *Larix*, observaron que la fertilización con P solo tuvo efectos positivos en el crecimiento y la tasa fotosintética neta de *L. olgensis*, pero un efecto negativo sobre el de *L. Kaempferi*. Lo que sugiere que el efecto de la fertilización puede variar entre genotipos.

3. JUSTIFICACIÓN

El bosque templado es el segundo tipo de ecosistema dominante en la República Mexicana, abarcando aproximadamente el 16.6% de la superficie total (INEGI, 2011). Los estudios que involucran a los HMA con este ecosistema son escasos (Montaño *et al.*, 2012), ya que las especies arbóreas que habitan los bosques templados son consideradas, generalmente, hospederos ectomicorrícicos obligados (Read y Pérez-Moreno, 2003). Sin embargo, algunos estudios realizados en México sugieren que estos bosques también pueden albergar una alta diversidad de HMA (Olvera-Morales *et al.*, 2011; González-Cortés *et al.*, 2012), ya que también presentan una alta diversidad florística en el sotobosque (herbáceas y arbustos) que forma asociación micorrícica, principalmente, con los HMA (Brundrett, 2009).

En la Ciudad de México (CDMX) aún existen remanentes de bosque templado, uno de ellos es la cuenca del río Magdalena al sur de la ciudad, donde el bosque de *Abies religiosa* es el tipo de vegetación más extenso dentro de la cuenca. Este bosque tiene gran importancia desde el punto de vista ecológico en la regulación de la erosión del suelo, la captura de carbono, la recarga de acuíferos, en el mantenimiento de una alta diversidad de macromicetos de los cuales algunos son comestibles (Ávila-Akerberg *et al.*, 2002; Tovar-Bustamante, 2017). Al ser una de las pocas áreas verdes inmersas en la ciudad está sometido a continuas perturbaciones antrópicas, tales como la deforestación, el chaponeo, la ganadería y la contaminación de suelo y agua (Ávila-Akerberg, 2002). Estas prácticas tienen consecuencias en diversas direcciones y a diferentes escalas, una de ellas es la creación de claros en el bosque, que modifican las condiciones microambientales favoreciendo así el incremento en la abundancia de algunas especies de plantas y limitando el establecimiento de otras.

Las especies que colonizan sitios perturbados como es el caso particular de *Acaena elongata* L., pueden llegar a formar manchones densos que, a largo plazo, llegarían a ocasionar cambios significativos en la estructura y composición vegetal, así como en el proceso de regeneración natural del bosque (Castillo-Argüero *et al.*, 2009), lo que hace necesario enfocar estudios que nos permitan tener una idea de aquellas condiciones o interacciones bióticas que pueden jugar un papel importante en la colonización y crecimiento de estas plantas en sitios perturbados. *Acaena elongata* L. es una maleza nativa dominante

del estrato arbustivo del bosque de *A. religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. (Pinaceae) de la cuenca del río Magdalena (CRM), en la Ciudad de México (CDMX) (Santibáñez-Andrade, 2009; Reyes-Ronquillo, 2014), cuyo éxito la colonización y el establecimiento en sitios perturbados ha sido explicado, principalmente, por sus rasgos de historia de vida. Por ejemplo, mecanismos eficientes de dispersión, crecimiento rápido y producción constante de flores y frutos, lo que hace que esta planta sea un buen modelo de estudio. Sin embargo, estudios como los de Richardson *et al.* (2000); Klironomos (2002); Fumanal *et al.* (2006), Bushby *et al.* (2012) y Majewska *et al.* (2017) han demostrado que la asociación de este tipo de plantas con los HMA puede tener impactos positivos sobre su establecimiento, supervivencia, crecimiento y éxito reproductivo, incrementando así su capacidad competitiva.

Vázquez-Santos (2016), demostró que *A. elongata* L. tiene una asociación con los HMA, que si bien puede ser benéfica en etapas tempranas de su ciclo de vida, en la etapa reproductiva o adulta, parece tener efectos negativos, ya que observó que la producción de flores y frutos de esta especie es inversamente proporcional al porcentaje de colonización por los HMA, lo que sugiere que estos hongos podrían estar fungiendo como antagonistas, teniendo efectos negativos sobre la producción de estructuras reproductivas. No obstante, este resultado no puede generalizarse, ya que la dirección de la asociación micorrícica arbuscular depende no solo de la fenología de la planta, sino también de las propiedades edáficas y de las condiciones ambientales.

Uno de los principales factores que tiene efectos sobre la funcionalidad de los HMA es la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Johnson, 2010). En el presente estudio se parte de la idea de que el factor más importante que limitará o favorecerá la colonización de los HMA es el contenido de P en el suelo, ya que un estudio realizado por Delgadillo-Duran (2011), demostró que el nitrógeno (N) no es un nutriente limitante en el suelo del bosque de *A. religiosa*, pero sí el P. Además, la disponibilidad de fósforo en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM es muy baja comparada con la de otros bosques templados (Baltazar-Arenas, 2009; Chapulín, 2009; Choreño-Parra, 2018). Por lo que estudiar la respuesta del crecimiento de una especie catalogada como maleza ante la colonización por HMA en diferentes escenarios de nutrientes, resulta crucial, debido a que además de ser un campo poco explorado, podría contribuir a fortalecer el entendimiento de la interacción HMA-maleza y, de cómo dicha interacción podría ser influenciada por la disponibilidad de nutrientes en el suelo así como por los rasgos de vida del hospedero.

4. HIPÓTESIS

Dado que la interacción que establecen los hongos micorrizógenos arbusculares con las raíces de las plantas puede ser modificada por los cambios fenológicos y fisiológicos de su hospedero así como por la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo, se espera que:

- El porcentaje de colonización cambiará con la edad de *A. elongata* en cada uno de los tratamientos.
- Existirán cuatro posibles escenarios del crecimiento de *A. elongata* con respecto a la colonización por HMA y la concentración de P en la planta. Estas cuatro posibles respuestas no son equivalentes a los cuatro escenarios que propone Johnson (2010) en su modelo, pero serán explicadas bajo las premisas que sustentan el modelo, en términos de la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Figura 4).

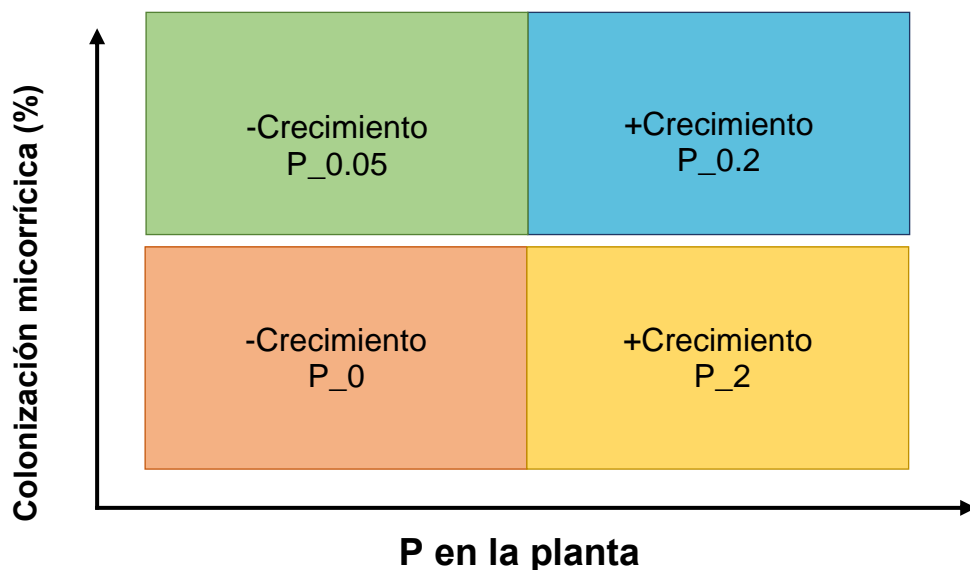


Figura 4. Predicciones sobre la respuesta del crecimiento de *A. elongata* en los diferentes tratamientos de P en función de su asociación micorrícica arbuscular.

- Las variables de crecimiento de *A. elongata* se asociarán positivamente con los porcentajes de colonización en bajas concentraciones de P y negativamente en altas concentraciones de este nutriente.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Analizar la respuesta de la asociación micorrícica arbuscular con base en las variables de crecimiento de *Acaena elongata* L., bajo diferentes concentraciones de fósforo, en el suelo del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, CDMX.

5.2. Específicos

- Describir el desempeño de *A. elongata* a través de algunas medidas de crecimiento a través del tiempo para cada tratamiento.
- Conocer la cantidad de fósforo en el tejido vegetal para cada tratamiento a través del tiempo.
- Evaluar el porcentaje de colonización total de HMA de las raíces de *A. elongata*, en distintos tiempos para cada tratamiento.
- Asociar las medidas de crecimiento con el porcentaje de colonización por HMA y la concentración de P en el tejido vegetal, para cada uno de los tratamientos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Sitio de estudio

La cuenca del río Magdalena (CRM) se localiza en la vertiente occidental de la Sierra de las Cruces, en el límite suroccidental (SO) de la Ciudad de México; es parte de la cuenca del Valle de México, se localiza entre las coordenadas 19°14'35" y 19° 17'53" de latitud Norte y 99°15'06" y 99°20'18" de longitud Oeste; y pertenece al sistema montañoso del Eje Neovolcánico Transmexicano. Cuenta con un relieve montañoso que va desde los 2,470 m s.n.m. al NE (noreste) a los 3,850 m s.n.m. al SO (suroeste) (Álvarez, 2000). Forma parte importante del remanente de vegetación del bosque templado dentro de la Ciudad de México (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). Los valores de precipitación incrementan conforme hay ascenso de altitud, se registra una mínima de 1,000 mm en la parte baja (bosque de *Quercus* spp.) y una máxima de 1,500 mm en las partes altas (bosque de *Pinus hartwegii*) (Álvarez, 2000).

La CRM yace sobre rocas volcánicas (andesitas, dacitas, tobas andesitas y brechas) y es el resultado de la actividad volcánica durante los periodos Terciario y Cuaternario; se localiza entre las fallas con dirección noroeste-suroeste, a lo largo del Volcán Tres Cruces, la Caldera Ocotil y la Caldera Santa Rosa-Judío (Castro-Gutiérrez, 2013). Los suelos encontrados en la cuenca son, generalmente, jóvenes; en su mayoría Andosoles (A), los cuales tienen su origen de cenizas volcánicas producto de la reciente actividad volcánica. También existen otros tipos de suelo como el Litosol (L) y el Feozem (J); el primero es un suelo duro, con un alto contenido en arcillas ocasionado al desarrollo pedogenético, y el segundo se caracteriza por tener un color oscuro en el horizonte superficial, debido a que tiene un alto contenido de materia orgánica (Santibáñez-Andrade, 2009; WRB, 2014).

Se distinguen tres comunidades vegetales, la primera de ellas es el bosque de encino (*Quercus* spp.) que se distribuye en la parte baja entre los 1,200 y 2,700 m s.n.m; la segunda es el bosque de oyamel (*Abies religiosa*) ubicado en la parte intermedia entre los 2,800 y 3,650 m s.n.m. y por último, el bosque de pino (*Pinus hartwegii*) que está ubicado en la parte alta de la cuenca entre los 3,650 y 4,200 m s.n.m. (Ávila–Akerberg, 2002; Galeana-Pizaña *et al.*, 2009) (Figura 5).

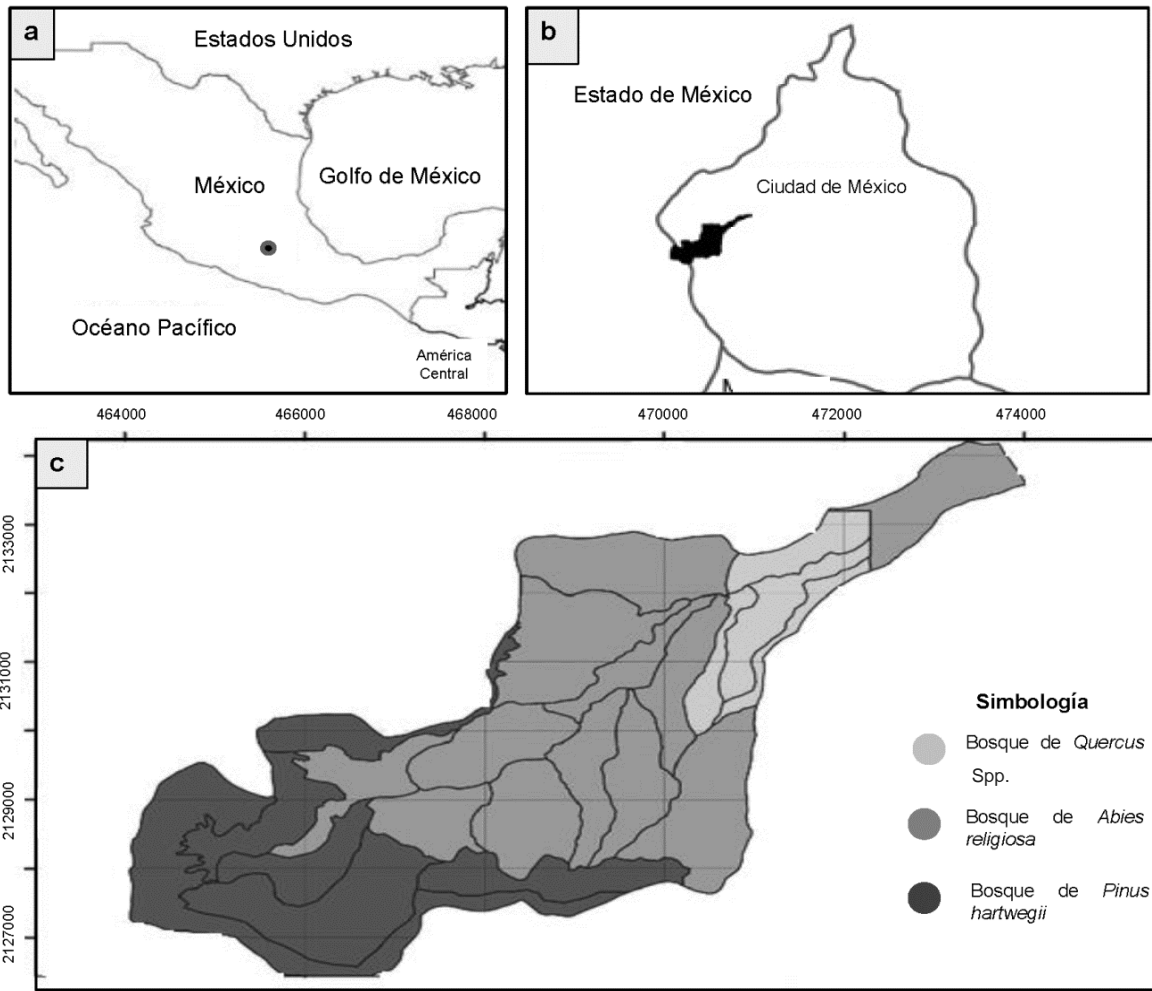


Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio. a) Localización de la Ciudad de México en la República Mexicana, b) Cuenca del río Magdalena dentro de la delegación Magdalena Contreras, c) Tipos de vegetación de la cuenca del río Magdalena, unidades ambientales del bosque de *A. religiosa* de color gris intermedio. Mapa modificado de Galeana-Pizaña *et al.*, 2013.

El bosque de *A. religiosa*, también conocido como bosque de oyamel, tiene una extensión aproximada de 1,130 ha lo que representa el 37.8% de la superficie total, esto lo hace el tipo de vegetación más extenso de las tres que existen dentro de la cuenca (Galeana-Pizaña *et al.*, 2009; Santibáñez-Andrade, 2009). El tipo de clima es templado subhúmedo, con una temperatura media anual de 18 °C, una oscilación térmica menor a 5 °C; la temporada lluviosa es en verano; el periodo frío es de noviembre a diciembre y el más cálido de marzo a septiembre (Delgadillo-Duran, 2011). Las condiciones de pendiente varían desde 2° hasta

50°. Los dos suelos dominantes son de tipo Litosol y Andosol húmico, el último es rico en materia orgánica (MO), con textura franco-arenosa, rocosidad promedio de 18%; húmedo la mayor parte del año, y en algunos sitios se encuentra cubierto casi en su totalidad por líquenes y musgos (Rzedowski y Rzedowski, 2001). La disponibilidad de N en el suelo es alta, mientras que la disponibilidad de P es baja y limitante (Delgadillo-Duran, 2011) (Cuadro 1). La especie dominante del estrato arbóreo es *A. religiosa* (Santibáñez-Andrade, 2009) y los estratos arbustivo y herbáceo son dominados por *Acaena elongata* (Reyes-Ronquillo, 2014).

Cuadro 1. Valores promedio \pm E.E. de los análisis químicos de suelo del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena en la temporada de lluvias y de secas. Datos pertenecientes a muestras colectadas en 2017. CE= conductividad eléctrica, MO= materia orgánica, P= fósforo y Nt= nitrógeno.

Temporada	pH	CE 1:5 H ₂ O mmhos/c dSm ⁻¹	MO (%) Walkley- Black	P (ppm) Olsen	Nt (%) Kjeldahl
Lluvias	5.94 \pm 0.4	0.08 \pm 0.1	25.01 \pm 5.7	7.0 \pm 4.4	0.72 \pm 0.2
Secas	5.98 \pm 0.2	0.08 \pm 0.02	19.93 \pm 4.79	5.87 \pm 3.5	0.60 \pm 0.6

6.2. Especie de estudio

Acaena elongata L. (Rosaceae) es un arbusto característico de los bosques templados, su área de distribución se remonta desde el centro de México hasta Colombia (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En México, se encuentra localizada en las zonas montañosas de los bosques de encino y de coníferas, principalmente del bosque de *A. religiosa* (Rzedowski y Rzedowski, 2005). De acuerdo con el estudio realizado por Sánchez-González *et al.* (2005), se encontraron más de cuatro especies del género *Acaena* en los bosques templados del Eje Neovolcánico Transmexicano.

Acaena elongata, presenta una elevada tasa de crecimiento, se dispersa exitosamente por exozoocoria, donde el principal vector es el ganado (Molinillo y Farji, 1993), es tolerante a una gran variedad de condiciones ambientales (Baker, 1974; Castillo-Argüero *et al.*, 2009) y sus semillas se conservan viables al menos por un año (Martínez-Camacho, 2015), presenta crecimiento vegetativo (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y tiene producción de flores y frutos

durante todo el año (Díaz-López, 2015; Vázquez-Santos, 2016) (Figura 6). De acuerdo con Vázquez-Santos (2016), es una especie que presenta elevados porcentajes de colonización micorrícica por HMA. Existen otras especies del género *Acaena* que se han reportado como hospederas de los HMA (Gynn y Richards, 1985; Wang y Qiu, 2006).

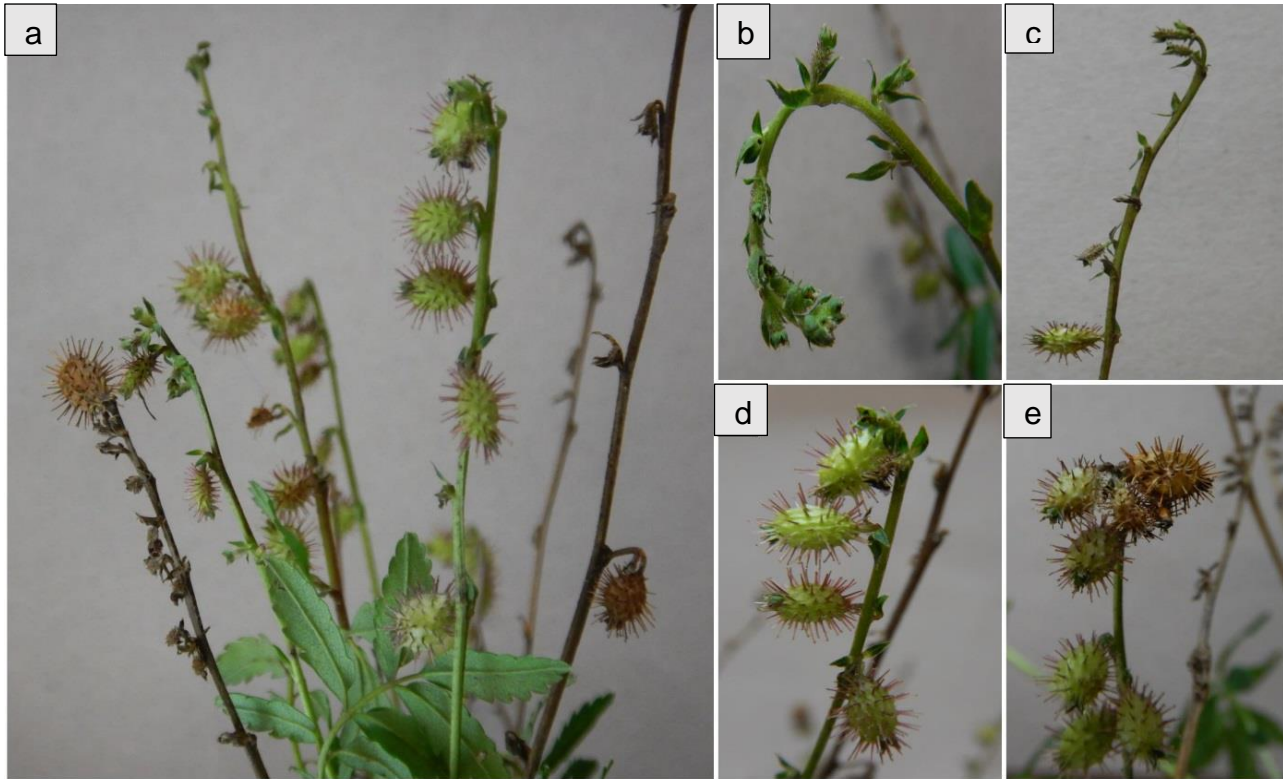


Figura 6. *Acaena elongata* L. a) Individuo con estructuras reproductivas y hojas compuestas, b) flores jóvenes, c) flores maduras y fruto joven, d) frutos jóvenes, e) fruto maduro y jóvenes. Fotos: E. Gustavo Tovar Bustamante, 2017.

6.3. Descripción del inóculo

Vázquez-Santos (2016) describió la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA en 80 muestras de suelo de 50 g cada una, las muestras pertenecen a parcelas establecidas en el bosque de *A. religiosa* de CRM, donde se registraron 29 morfo-especies pertenecientes a nueve familias y diez géneros. El género más abundante fue *Acaulospora* con el 77.7% del total de las esporas registradas, seguido por *Ambispora* con el 9.07 %, *Claroideoglossum* con 4.96%, *Funneliformis* con 3.8%, y los géneros *Archaeospora*, *Diversispora*, *Glomus*,

Rhizophagus, *Sclerocystis* y *Scutellospora*, presentaron porcentajes inferiores al 2.5% (Figura 7).

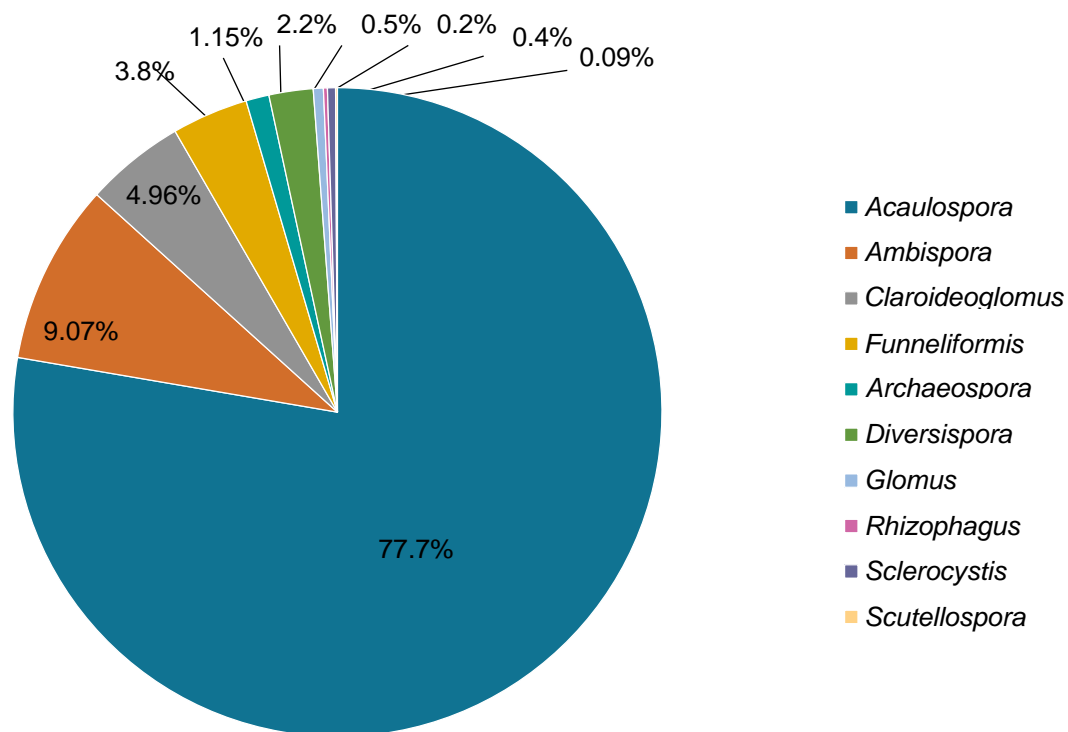


Figura 7. Abundancia de esporas de HMA a nivel de género en el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México, México (Vázquez-Santos, 2016).

6.4. Recolección y procesamiento del suelo

Durante los meses de octubre-diciembre de 2016, se recolectaron aproximadamente 560 kg de suelo en diferentes puntos del bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, de los primeros 20 cm de profundidad, retirando previamente el mantillo. El suelo se homogeneizó y se dividió en dos partes iguales. La primera parte fue utilizada como inóculo para los tratamientos “no estériles”, suponiendo que se encontraban los propágulos suficientes de HMA tales como esporas, fragmentos de raíces colonizadas y micelio. La segunda mitad fue sometida a un proceso de pasteurización, esta proporción de suelo se utilizó para los tratamientos “estériles”, donde los propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares fueron eliminados en su totalidad o en su mayoría. El suelo fue pasteurizado a 100 °C en una autoclave vertical por una hora; este procedimiento se repitió por tres días consecutivos a la misma hora y temperatura.

6.5. Recolecta y germinación de semillas de *A. elongata*

Se recolectaron, aproximadamente, 1 250 semillas de *A. elongata* en los meses de octubre y noviembre de 2016 (final de la temporada lluviosa), ya que de acuerdo con estudio realizado por Vázquez-Santos (2016) fue en estos meses cuando se presenta la mayor producción de frutos maduros para la especie. Se recolectaron aquellos frutos que presentaron un color marrón (Fig. 5), se introdujeron en una bolsa de plástico y posteriormente se secaron a temperatura ambiente.

A principios del mes de diciembre de 2016 las semillas fueron desinfectadas con hipoclorito de sodio al 10% y germinadas en charolas de germinación utilizando vermiculita estéril como sustrato (Figura 8), fueron regadas diariamente con el propósito de favorecer la germinación de las semillas. El proceso de germinación se realizó en el laboratorio de Dinámica de Comunidades, en la Facultad de Ciencias de la UNAM y para homogeneizar lo más posible las condiciones de luz, las charolas se rotaron diariamente, durante 2 meses.

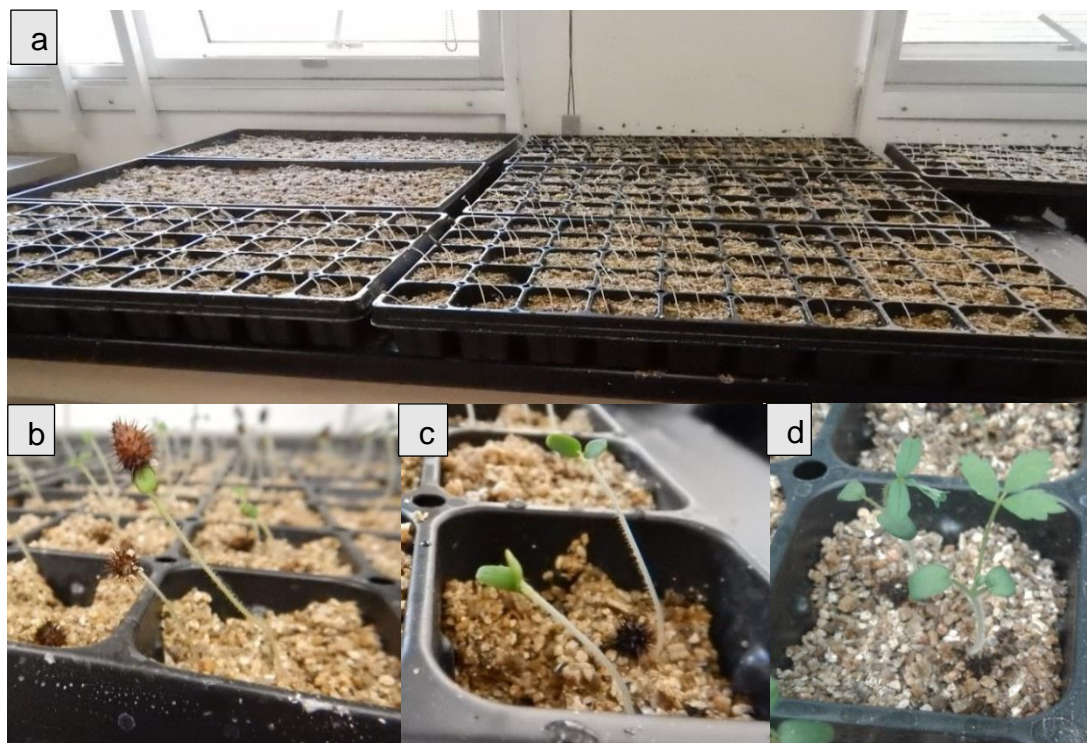


Figura 8. Germinación de las semillas de *A. elongata*. (a) bolsas de germinación, vermiculita como sustrato y plántulas de la especie, (b y c) cotiledones de *A. elongata* y (d) primeras hojas compuestas de la especie. Laboratorio de Dinámica de Comunidades, Facultad de Ciencias, UNAM.

La germinación comenzó a registrarse después de los 18 días de haberse sembrado. El 55% de las semillas sembradas germinaron en el día 40 y, para el día 60 el 91% (Figura 9). Es importante mencionar que al regarlas diariamente se aceleró su proceso de germinación, dado que de acuerdo con Martínez-Camacho (2015) la germinación de esta especie en condiciones naturales inicia a los 59 días de haberlas sembrado.

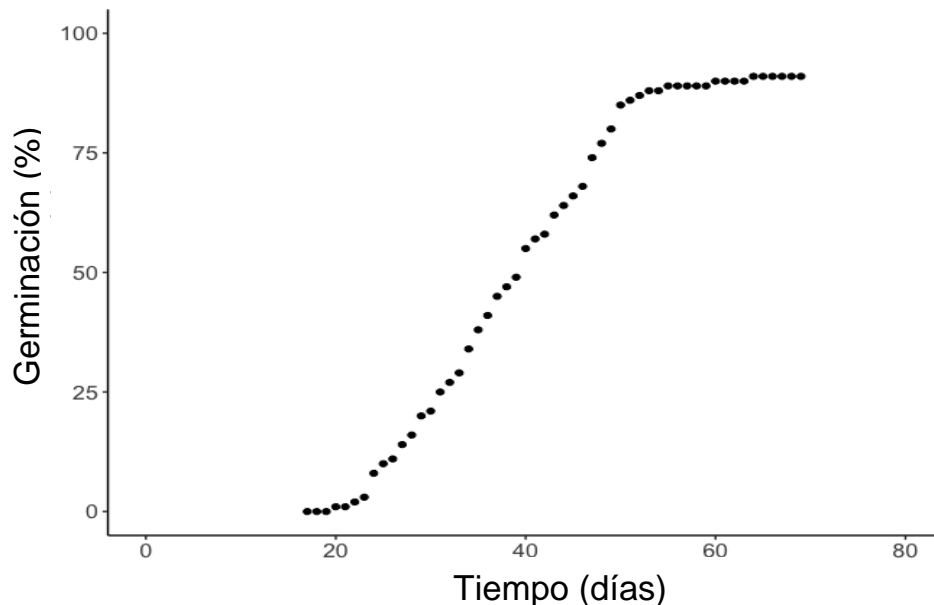


Figura 9. Porcentaje de germinación de las semillas de *A. elongata* recolectadas en el bosque de *A. religiosa*, de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México, México.

6.6. Determinación de las concentraciones de fósforo

Las concentraciones de fósforo utilizadas para el presente trabajo fueron elegidas con base en 180 datos de P disponible (ppm) en suelo del bosque de *A. religiosa* de la CRM, que ha obtenido el equipo de trabajo del Laboratorio “Dinámica de comunidades” de la Facultad de Ciencias, UNAM (datos no publicados). Los datos de concentración de P corresponden al periodo 2012-2017, se localizaron los valores mínimo, máximo e intermedio de P, después estos valores fueron transformados de ppm a g P kg^{-1} (ya que la mayoría de los estudios publicados utilizan esta unidad); por último los valores de P fueron contrastados con los utilizados en los trabajos de Hays *et al.* (1982), Antunes (1991), Osonubi (1994), Zhu y Smith (2001) Guadarrama *et al.* (2014) y Cole *et al.* (2016), quienes también trabajaron con

diferentes concentraciones de P en su experimento. De esta manera se establecieron cuatro niveles de concentración de fósforo (Cuadro 2).

Cuadro 2. Concentraciones de fósforo en el suelo en condiciones de campo y concentraciones de P añadidas experimentalmente para establecer los tratamientos a probar.

Tratamiento	P en condiciones de campo (g P kg ⁻¹)	P añadido en condiciones experimentales g P kg ⁻¹
Control		0
Baja	0.002	0.05
Intermedia	0.01	0.2
Alta	0.036	2

Se utilizó como fuente de P el fertilizante superfosfato triple [Ca (H₂PO₄)₂·H₂O] o también conocido como fosfato monocálcico, el cual se pesó y colocó en sobres de papel para facilitar posteriormente el montaje del experimento.

6.7. Montaje del experimento

Se montó un exclusorio de 3m × 6m bajo las condiciones ambientales del bosque de *A. religiosa*, en un lugar asignado por los comuneros de la Magdalena “*Atlitic*” (Figura 10).

Dentro del exclusorio se colocaron ocho mesas (bloques) con dimensiones de 2m × 1m cada una, sobre las cuales, en el mes de marzo, se montaron 560 bolsas de cultivo con capacidad de 2 kg, perforadas en la parte inferior para permitir el drenaje del agua. Se agregó, aproximadamente, 1kg de suelo a cada bolsa; 280 bolsas con suelo no pasteurizado y las otras 280 bolsas con suelo pasteurizado. Se etiquetaron por tratamiento, por individuo y por bloque. Una vez marcada cada maceta se realizó el trasplante de las plántulas de *A. elongata* germinadas previamente.

Quince días después del trasplante, se procedió a colocar el fertilizante (superfosfato triple) establecida para cada tratamiento: i) control P [0 g P kg⁻¹], ii) la concentración baja de P [0.02 g P kg⁻¹], iii) la concentración intermedia de P [0.2 g P kg⁻¹], y iv) la concentración alta de P [2 g P kg⁻¹]. Las plántulas se regaron dos veces por semana, durante un año.

Se eligió un diseño experimental de bloques al azar, evaluando como factores de variación el tratamiento, el tiempo y los bloques.

Se instaló un HOBO (easy Log USB-ONSET), dentro del exclusorio para obtener los valores de temperatura media mensual.



Figura 10. Montaje del experimento para observar la respuesta del crecimiento de *A. elongata* ante la fertilización y presencia de HMA en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México México.

6.8. Medidas de crecimiento

Las mediciones iniciaron a finales del mes de marzo de 2017. Por cada tratamiento se seleccionaron 10 plántulas (Total de 80 plántulas), a las cuales se les registró la altura, la cobertura, el grosor del tallo y el número de hojas cada dos meses por un año, con ayuda de un vernier (Figura 11).

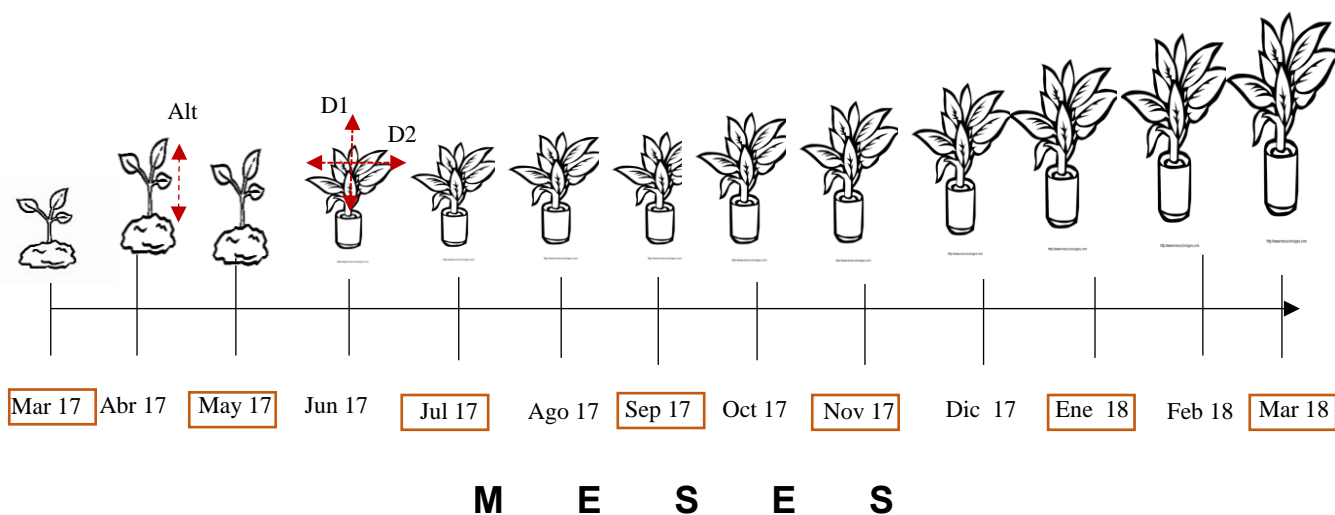


Figura 11. Meses de monitoreo de la altura, cobertura, grosor de tallo y número de hojas de *A. elongata*. Alt= altura, D1= diámetro vertical y D2= diámetro horizontal. Los cuadros en color anaranjado indican los meses en los que se tomaron los datos.

La cobertura de cada individuo se obtuvo con los diámetros perpendiculares registrados en campo; de acuerdo con Bonilla-Valencia (2017), se asumió que para cada individuo la cobertura tiende a presentar una forma circular, mediante la siguiente fórmula:

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

Dónde: **C**= cobertura, **D1**= diámetro horizontal, **D2**= diámetro vertical,

Por otra parte, 240 plántulas (6 lotes de 40) fueron destinadas para obtener medidas indirectas del crecimiento a través de un método destructivo. Cada dos meses se eligieron al azar 5 macetas por cada tratamiento (denominada cosecha), a cada plántula elegida se le registró el peso fresco total, posteriormente se secaron en un horno Riossa ® a 72 °C durante 24 horas y, se obtuvo el peso seco de la raíz y la parte aérea con una balanza analítica OHAUS ®; el área foliar se obtuvo mediante un medidor de área foliar AM300 y la cantidad de clorofila con ayuda de un colorímetro CCM-300 OPTI-SCIENCES (Figura12). Las plántulas fueron extraídas al azar en cada uno de los bloques.



Figura 12. Obtención de algunas variables de las plantas de *A. elongata*: a) Secado del material vegetal en una estufa, b) y c) peso fresco y seco del material vegetal, respectivamente en una balanza analítica y d) medición de clorofila en la plántula.

Es importante mencionar que al no existir condiciones controladas de temperatura fue necesario el monitoreo de esta variable durante todo el experimento. Los meses seleccionados para la toma de datos, abarcan las temporadas lluviosa y seca del año (lluvias= mayo-octubre y secas= noviembre-abril) (Figura 13).

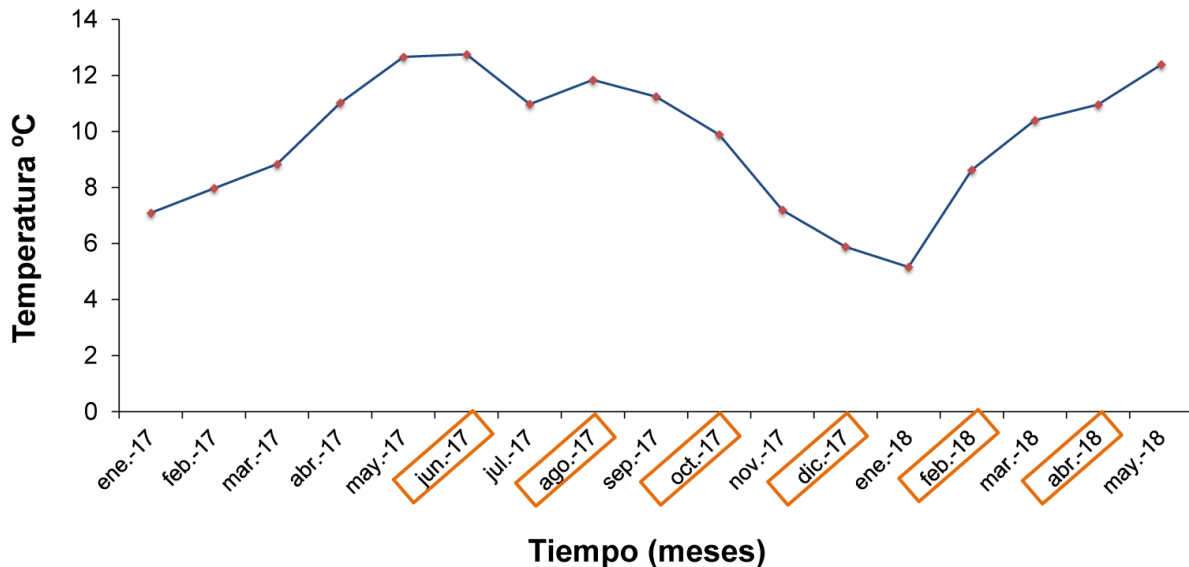


Figura 13. Variación en la temperatura y meses de cosecha. En marcador rojo los valores de temperatura promedio mensual. Los cuadros en color naranja representan los meses de extracción de plántulas (denominadas cosechas), para obtener medidas de crecimiento indirectas así como raíz para determinar el porcentaje de colonización total por HMA.

6.9. Colonización por HMA

Simultáneamente a la extracción de plántulas para la obtención de las medidas indirectas de crecimiento (Figura 13), se realizaron al azar 6 extracciones de raíces con 5 repeticiones por cada tratamiento (40 plantas por cada extracción), durante los mismos meses, para determinar el porcentaje de colonización por HMA. Se extrajeron las raíces más finas de cada individuo para posteriormente ser procesadas.

6.9.1 Procesamiento de raíces método Koske y Gemma (1989)

Las raíces se sometieron a KOH al 10%, HCl al 10% y azul de tripano al 0.05%. Se conservaron en lactoglicerol hasta su montaje (Anexo 1).

Posteriormente se llevó a cabo el montaje de las raíces. Se tomaron de 20 a 25 fragmentos de raíz de aproximadamente 2 cm de largo, el número de fragmentos dependió de la edad y el tratamiento, se colocaron de forma paralela a lo ancho del portaobjetos (Fig. 14). Se añadieron tres gotas de PVLG (alcohol polivinílico con lactoglicerol) como medio de montaje y se colocó el cubreobjetos (24 mm x 50 mm), presionando ligeramente sobre cada raíz con la goma de un lápiz para distender las raíces, evitando la producción de burbujas. Finalmente, se etiquetó cada una de las muestras, con los datos correspondientes y se dejaron secar a temperatura ambiente (Hernández-Cuevas *et al.*, 2008).

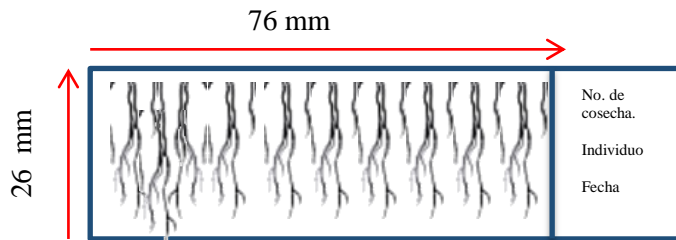


Figura 14. Disposición espacial de las raíces montadas para determinar el porcentaje de colonización total por HMA en individuos de *A. elongata*.

6.9.2 Cuantificación de la colonización micorrícica arbuscular por el método de McGonigle *et al.*, 1990

Se observaron las preparaciones en un microscopio óptico (OLYMPUS®) a 20X y 40X, iniciando por un extremo superior de la preparación del primer segmento de raíz, a partir de ahí, se movió la platina de manera horizontal sobre una línea imaginaria, hacia los 19 o 24 segmentos de raíces faltantes; una vez que se llegó al último segmento de raíz del extremo opuesto al que se comenzó, se repitió el procedimiento tres veces más, obteniendo un total de 80 a 90 campos observados.

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

$$\text{Colonización (\%)} = \frac{\text{No. de campos colonizados}}{\text{No. total de campos observados}} (100)$$

7. PROCESAMIENTO DE DATOS

7.1. Medidas de crecimiento

Las medidas indirectas de crecimiento fueron determinadas a través de las siguientes ecuaciones propuestas por Hunt (1982):

- ❖ RGR (por sus siglas en inglés Relative growth rate) o tasa relativa de crecimiento (TRC).

$$\text{TRC PS} = \frac{\ln \text{PsT}_{t+1} - \ln \text{PsT}_t}{(t + 1) - t}$$

Dónde:

TRC PS= Tasa Relativa de Crecimiento del peso seco

lnPsT_t= Logaritmo natural del peso seco total, al tiempo t

lnPsT_{t+1}= Logaritmo natural del peso seco total, al tiempo t+1

- ❖ Masa seca: muestra el porcentaje que representa el peso seco con relación al peso fresco.

$$\text{MS} = \frac{\text{Ps}}{\text{Pf}} * 100$$

Dónde:

MS= Materia seca en porcentaje

Ps= Peso de la muestra después de la desecación

Pf= Peso de la muestra antes de la desecación

- ❖ Relación raíz/vástago (R/V)

$$\text{R/V} = \frac{\text{PSr}}{\text{PSv}}$$

Dónde:

PSr= Peso seco de la raíz

PSv= Peso seco del vástago

- ❖ La proporción de la parte aérea (AMF)

$$AMF = \frac{PA}{PTp}$$

Dónde:

PA= Peso seco de la parte aérea de la planta

PTp= Peso seco total de la planta

❖ La proporción de la raíz (RMF, siglas del inglés “root mass fraction”).

$$RMF = \frac{Pr}{PTp}$$

Dónde:

Pr= Peso seco de la raíz

PTp= Peso seco total de la planta

❖ La razón de área foliar (LAR, siglas del inglés “Specific leaf area”)

$$LAR = \frac{Af}{PTp}$$

Dónde:

Af= Área foliar

PTp= Peso seco total de la planta

7.2. Índice de respuesta a la micorrización (IRM)

El IRM estimó el efecto que tienen los hongos micorrizógenos en el PST de las plantas. Se deben comparar tratamientos en los que la única diferencia sea la presencia de micorrizas. Los rangos de este índice se encuentran entre $-\infty$ y 100% (Plenchette *et al.*, 1983). Este índice expresa la diferencia del peso seco entre las plantas micorrizadas y no micorrizadas en términos de la masa seca de la planta micorrizada, dados en porcentaje.

$$IRM = \left(\frac{PSTm(g) - PSTnm(g)}{PSTm} \right) * 100$$

Dónde: **PSTm**= peso seco total de la planta micorrizada y **PSTtotalnm**= peso seco total de la planta no micorrizada.

8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R studio ver. 3.3.1. Para conocer la influencia que tiene el tratamiento y el tiempo sobre las variables de crecimiento (altura, cobertura, grosor de tallo, número de hojas, cantidad de clorofila, peso seco total, masa seca, relación raíz/vástago, proporción radical y la razón de área foliar), se realizaron modelos lineales de efectos mixtos (LME, librería nlme) (Pinheiro *et al.*, 2016). Para todos los modelos, se utilizaron los residuales para comprobar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Los coeficientes de predicción lineal se estimaron utilizando el método de máxima verosimilitud restringida (REML). Los factores fijos del modelo fueron: los tratamientos (con 0 g P kg⁻¹, 0.05 g P kg⁻¹, 0.2 g P kg⁻¹ y 2 g P kg⁻¹ niveles de concentración de P, cada nivel sin y con HMA), y los tiempos de medición. Mientras que los bloques fueron incorporados como un factor aleatorio. La mayoría de los datos fueron transformados, excepto LAR, para cumplir los supuestos del modelo. La altura, la cobertura, el grosor de tallo, número de hojas, la masa seca y la relación R/V mediante la función Rank (método promedio), el PST y la clorofila mediante la función log.

Por otra parte se realizó un modelo lineal generalizado (librería lme4) (GLM, McCullagh, 2018), para conocer el efecto de los tratamientos y el tiempo sobre la tasa relativa de crecimiento (TRC) y el contenido de P en tejido vegetal. La TRC fue analizada bajo una estructura de medias repetidas con un factor dentro de grupos (tratamientos de P, con ocho niveles) y un factor entre grupos (tiempo, con seis niveles). Se trabajaron con un modelo probabilístico Gamma y una función de enlace "identidad". El tratamiento control 0 g P kg⁻¹ sin HMA fue utilizado como nivel de referencia.

Así mismo, se realizó un modelo lineal de efectos mixtos (LME) para conocer la influencia de los tratamientos, el tiempo y la interacción de estos factores sobre el porcentaje de colonización total por HMA. Esta variable fue transformada con la función $\arcsin(x)/100$. Se utilizaron los mismos factores fijos y aleatorios que en los modelos realizados para las variables de crecimiento.

Las diferencias entre los tratamientos para las medidas de crecimiento y la colonización se obtuvieron a través de comparaciones múltiples por el método de Bonferroni.

El índice de respuesta a la micorrización se analizó a través de un análisis de varianza (AnDeVA) de un factor (el tratamiento). Posteriormente se aplicó una comparación múltiple de

medias utilizando la prueba de Tukey (Montgomery, 1991), con el fin de conocer las diferencias entre los tratamientos.

Por último se realizaron correlaciones con el método de Spearman (library corrplot) para las variables: PST (peso seco total), MS (masa seca), R: V (razón raíz-vástago), AMF (proporción aérea), RMF (proporción radical), LAR (razón de área foliar), número de hojas, ancho y largo de hojas, clorofila, contenido de P en tejido vegetal y la colonización total por HMA.

9. RESULTADOS

9.1. Medidas de crecimiento

Se observó que los factores tratamiento y tiempo influyen significativamente ($P < 0.001$) sobre la altura, cobertura, grosor de tallo y número de hojas, mientras que la interacción de estos factores no influye significativamente sobre estas variables de crecimiento (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para la altura, cobertura, grosor de tallo y número de hojas de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con los modelos se muestran con tipografía negra.

Factor de variación	gl	Altura		Cobertura		Grosor de tallo		No. De hojas	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Tratamiento	7, 565	910.922	<0.001	9.521	<0.001	3.296	0.002	4.930	<0.001
Tiempo	7, 565	10.882	<0.001	129.935	<0.001	102.827	<0.001	129.948	<0.001
Tratamiento : Tiempo	49,565	0.792	0.843	0.723	0.921	0.822	0.800	0.846	0.763

En el Cuadro del anexo 2 se muestra la dirección de la influencia de cada uno de los factores (el signo “menos” denota una influencia negativa). Para la altura, cobertura y el grosor del tallo la influencia del tratamiento y el tiempo fue positiva; mientras que para el número de hojas los tratamientos 0.05 g P kg^{-1} con HMA y 2 g P kg^{-1} sin HMA influyeron de manera negativa.

El análisis de comparación de medias mostró que la altura fue significativamente mayor en los tratamientos 0.05 g P kg^{-1} con HMA ($\bar{X}=91.3 \pm 5.1 \text{ mm}$) y 0.2 g P kg^{-1} sin HMA ($\bar{X}=89.2 \pm 7.4 \text{ mm}$); mientras que la altura promedio más baja se presentó en el tratamiento 0.2 g P kg^{-1} con HMA ($\bar{X}=47.32 \pm 3.02 \text{ mm}$). La cobertura siguió un patrón similar al de la altura, donde el tratamiento 0.2 g P kg^{-1} sin HMA tuvo la mayor cobertura ($\bar{X}=0.030 \pm 0.0027 \text{ m}^2$) y el valor más bajo de cobertura fue para el mismo tratamiento de P pero con HMA ($\bar{X}=0.011 \pm 0.0013 \text{ m}^2$) (Figura 15).

El grosor del tallo fue mayor en los tratamientos 0.05 g P kg⁻¹ sin y con HMA (\bar{X} =2.15 ±0.30 mm, \bar{X} =2.22 ±0.14 mm, respectivamente) y 2 g P kg⁻¹ sin HMA (\bar{X} =2.64 ±0.19 mm) (\bar{X} =2.04 ±0.15 mm); mientras que el valor más bajo se presentó también en el tratamiento 0.2 g P kg⁻¹ (\bar{X} =1.42 ±0.09 mm) con HMA. Mientras que los valores más bajos de número de hojas se presentaron en los tratamientos 0.2 g P kg⁻¹ (\bar{X} =72 ±8.66 hojas) y 2 g P kg⁻¹ con HMA (\bar{X} =87.5 ±13.48 hojas).

Es importante mencionar que no se presentaron diferencias significativas entre tratamientos sin HMA y con HMA para las concentraciones 0 g P kg⁻¹, 0.05 g P kg⁻¹ y 2 g P kg⁻¹, pero sí para los tratamientos 0.2 g P kg⁻¹ (Figura 15).

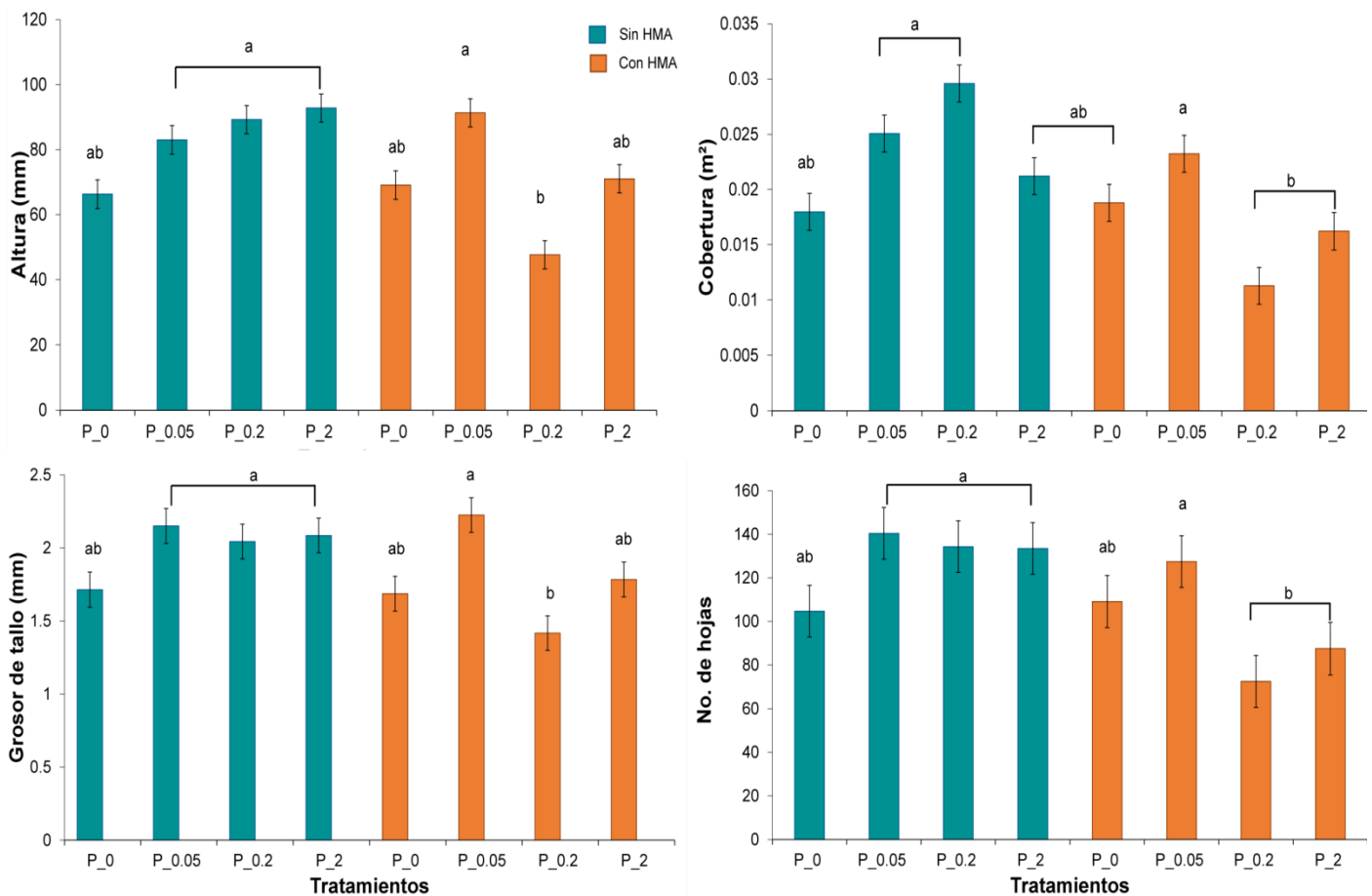


Figura 15. Variables directas del crecimiento de *A. elongata*: a) altura, b) cobertura, c) grosor de tallo y d) número de hojas $\bar{X} \pm E.E.$ Las barras en color verde corresponden a tratamientos sin HMA, y en anaranjado a los tratamientos con HMA. Las letras distintas indican los tratamientos estadísticamente diferentes $P < 0.05$.

Para el caso de las variables de crecimiento indirectas los resultados del modelo lineal de efectos mixtos (LME) mostraron que el tratamiento y el tiempo son factores que influyen significativamente sobre el PST, la relación raíz-vástago, la proporción radical (RMF), la razón de área foliar y el contenido de clorofila (Cuadro 4). En el anexo 3 y 4 se puede observar que los tratamientos 0.05 g P kg⁻¹, 0.2 g P kg⁻¹ y 2 g P kg⁻¹ con HMA presentaron efectos negativos sobre la RMF, mientras que el efecto de los tratamientos 0.05 g P kg⁻¹, 0.2 g P kg⁻¹ y 2 g P kg⁻¹ con HMA sobre la LAR fueron positivos.

Cuadro 4. Resumen estadístico del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para el PST= peso seco total, masa seca, R/V= relación raíz: Vástago, RMF= proporción radical, LAR= razón de área foliar y clorofila de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas se muestran con tipografía negra.

Factor de variación	gl	Peso seco total		Masa seca		R/V	
		F	P	F	P	F	P
Tratamiento	7, 192	8.296	<0.001	9.019	<0.001	3.538	0.001
Tiempo	5, 192	164.523	<0.001	127.386	<0.001	32.184	<0.001
Tratamiento: Tiempo	35, 192	1.862	0.005	1.537	0.037	1.537	0.052

Factor de variación	df	RMF		LAR		df	Clorofila	
		F	P	F	P		F	P
Tratamiento	7, 192	3.067	0.004	3.296	0.003	7, 180	7.750	<0.001
Tiempo	5, 192	35.115	<0.001	34.703	<0.001	5, 180	31.210	<0.001
Tratamiento: Tiempo	35, 192	1.484	0.050	1.704	0.013	35, 180	4.170	<0.001

El PST fue mayor en los tratamientos 0.05 g P kg⁻¹ (\bar{X} =2.14 ±0.45 g), 0.2 g P kg⁻¹ (\bar{X} =2.29 ±0.41 g) y 2 g P kg⁻¹ (\bar{X} =1.84 ±0.40 g) sin HMA; mientras que el valor promedio más bajo fue para los tratamientos 0.2 g P kg⁻¹ (\bar{X} =1.08 ±0.36 g) y 2 g P kg⁻¹ con HMA (\bar{X} =1.14 ±0.40 g). La relación raíz-vástago fue mayor en el tratamiento 0.2 g P kg⁻¹ con HMA (\bar{X} =2.56 ± 0.57) y, el valor más pequeño fue para el tratamiento 0.05 g P kg⁻¹ con HMA (\bar{X} =0.54 ±0.085). La proporción de la raíz fue mayor en los tratamientos 0 g P kg⁻¹ sin y con HMA (\bar{X} =0.46 ±0.036,

$\bar{X}=0.41 \pm 0.025$), el valor promedio más bajo lo presentó el tratamiento 0.05 g P kg^{-1} con HMA ($\bar{X}=0.32 \pm 0.028$). La razón de área foliar fue mayor en los tratamientos con HMA. El contenido de clorofila fue mayor en el tratamiento P_0 sin HMA ($\bar{X}=389.74 \pm 18.9 \text{ (Mg/m}^2)$) y menor en el tratamiento P_2 con HMA ($\bar{X}=342.15 \pm 25.5 \text{ Mg/m}^2$) (Figura 16).

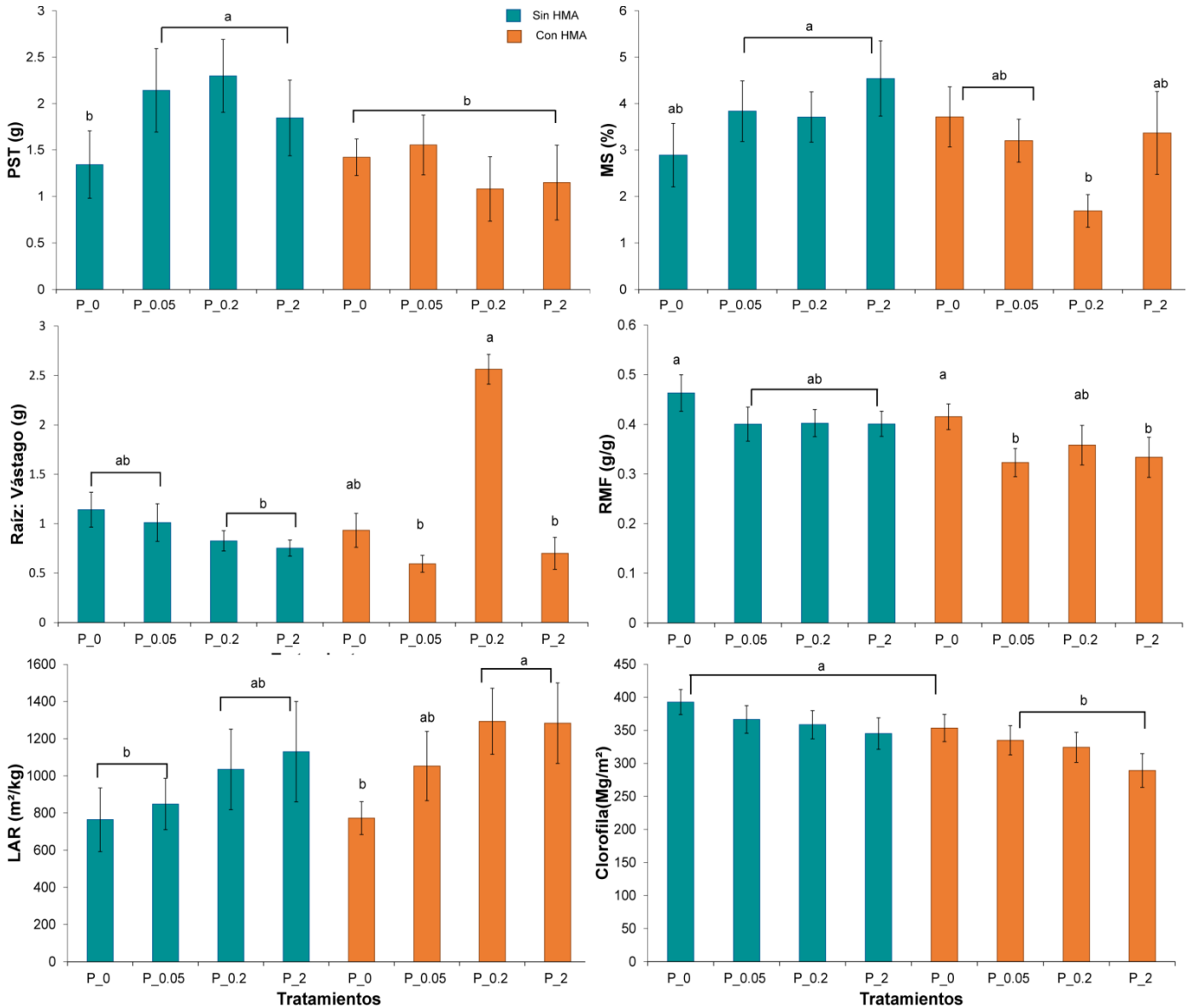


Figura 16. Variables de crecimiento de *A. elongata*: a) PST= peso seco total, b) razón raíz/vástago, c) proporción radical, d) LAR= razón de área foliar, e) clorofila. Las barras en color azul claro corresponden a los tratamientos sin HMA y en azul fuerte a los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm \text{E.E.}$ Letras diferentes indican diferencias significativas $P < 0.05$.

El peso seco de la parte aérea y de la raíz mostró diferencias significativas entre tratamientos. En cinco de los ocho tratamientos, la distribución de la biomasa seca fue mayor en la parte aérea que en la radical, siendo el tratamiento 0.05 g P kg⁻¹ sin HMA (\bar{X} =3.22 g) el que presentó el valor máximo de biomasa aérea. En contraste, los tratamientos 0 g P kg⁻¹ sin y con HMA y, 0.2 g P kg⁻¹ sin HMA fueron los únicos que presentaron una mayor biomasa radical con respecto a la aérea (Figura 17).

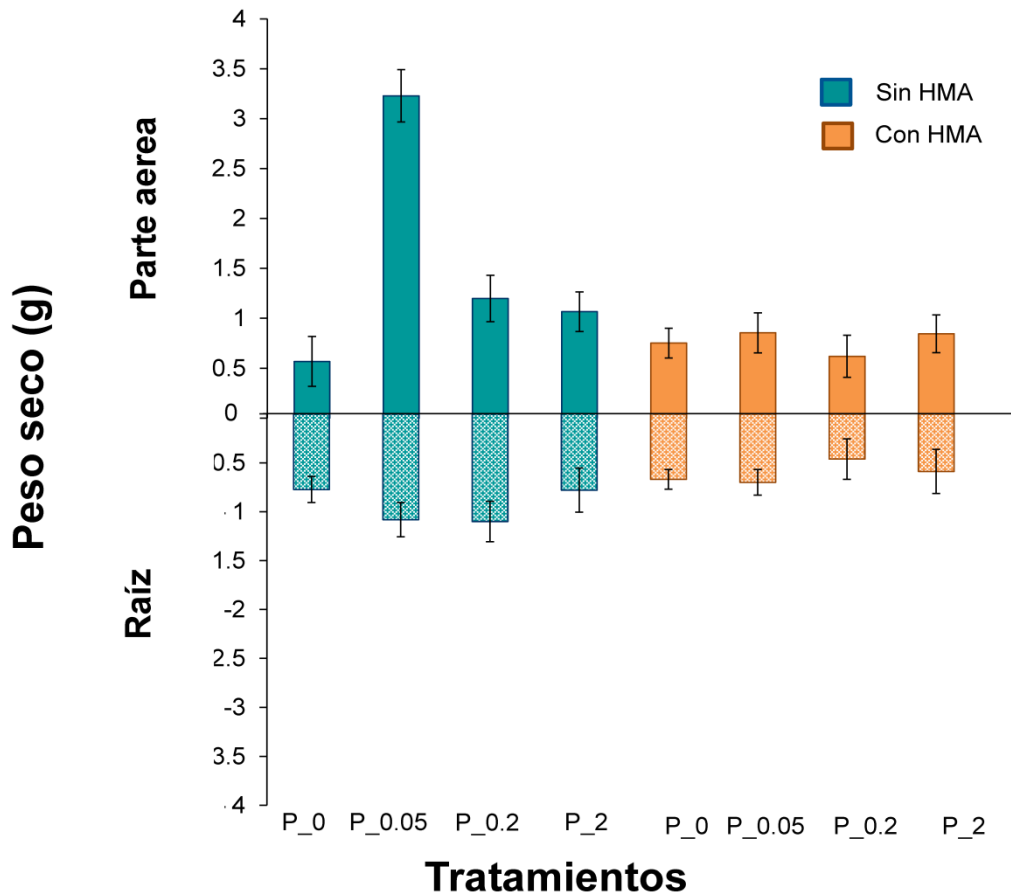


Figura 17. Asignación de biomasa seca a la parte aérea y de la raíz (en peso seco), para cada uno de los tratamientos $\bar{X} \pm E.E.$ Las barras en color azul representan a los tratamientos sin HMA y las de color verde a los tratamientos con HMA. Letras distintas muestran diferencias significativas a $P < 0.05$.

De acuerdo con el modelo lineal generalizado (GLM) el tratamiento y el tiempo influyeron significativamente sobre la TRC, pero no así la interacción de estos factores. Los tratamientos 0.05 g P kg⁻¹ sin y con HMA y, 0.2 g P kg⁻¹ con HMA mostraron una influencia negativamente significativa sobre la TRC, es decir que bajo estas concentraciones la TRC de las plantas de *A. elongata* disminuyó en comparación con la muestra control y con el resto de los tratamientos (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resumen estadístico del modelo lineal generalizado (GLM) para la TRC = tasa relativa de crecimiento de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con el modelo se muestran en tipografía negra.

Factor de variación	df	TRC (g*g*d ⁻¹)		
		coeficiente	t	[P(> t)]
Intercepto	180	0.057	5.427	<0.0001
P_0 cHMA	180	-0.003	-0.759	0.454
P_0.05 sHMA	180	-0.008	-2.401	0.023
P_0.05 cHMA	180	-0.006	-1.841	0.076
P_0.2 sHMA	180	-0.004	-1.088	0.286
P_0.2 cHMA	180	-0.007	-2.002	0.055
P_2 sHMA	180	-0.004	-1.221	0.232
P_2 cHMA	180	0.008	1.280	0.211
Tiempo2	180	-0.044	-4.378	<0.0001
Tiempo3	180	-0.042	-4.133	<0.0001
Tiempo4	180	-0.041	-3.970	<0.0001
Tiempo5	180	-0.048	-4.755	<0.0001
Tiempo6	180	-0.043	-3.990	<0.0001

T1= 140 días, T2= 196 días, T4= 252 días, T5= 308 días, T6= 364 días

Existió crecimiento de las plántulas de *A. elongata* en los diferentes tiempos y para los ocho tratamientos (Figura 18). Es importante mencionar la TRC inicialmente fue mayor y conforme paso el tiempo disminuyó de manera exponencial.

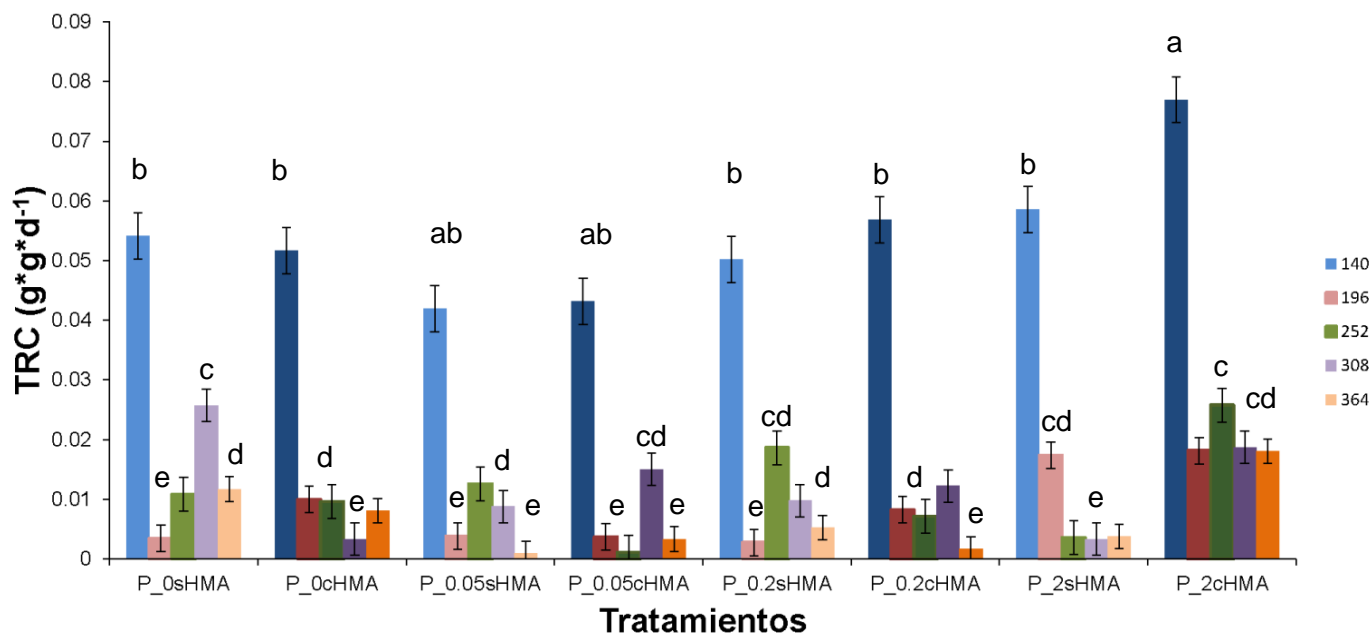


Figura 18. Tasa relativa de crecimiento (TRC) con base en el peso seco total ($\text{g/g}\cdot\text{d}^{-1}$) $\bar{X} \pm \text{E.E.}$ Se grafican datos a los T1= 140 días, T2=192 días, T3= 252 días, T4= 308 días y T5=364 días. Las barras en color claro corresponden a los tratamientos sin HMA y las que están en color más oscuro a los tratamientos con HMA. Letras distintas indican diferencias significativas $P < 0.05$.

9.2. Contenido de P en tejido vegetal

El contenido de P en el tejido vegetal no varió entre los ocho tratamientos de acuerdo con el GLM (Figura 19).

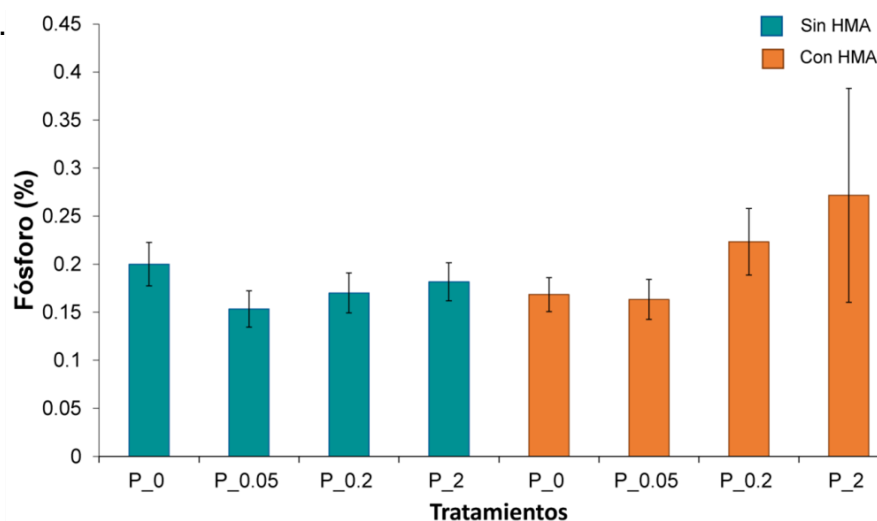


Figura 19. Contenido de P en el tejido vegetal (%) de *Acaena elongata* sometida a ocho tratamientos de P. En color azul claro se indican los tratamientos sin HMA, en azul fuerte se indican los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm \text{E.E.}$

9.3. Colonización por HMA

El tratamiento influyó significativamente sobre el porcentaje de colonización por HMA, de acuerdo con el LME. En el Cuadro 6 se muestra que la más baja concentración de P añadido con o sin HMA tuvo un efecto positivo en el porcentaje de colonización, mientras que al incrementar las concentraciones de P esta influencia fue negativa; es decir, el porcentaje de colonización micorrícica decrece conforme incrementa la cantidad de P añadido. Aunque para el tratamiento P_2 con HMA la influencia retorna a ser positiva.

Cuadro 6. Resumen del modelo lineal de efectos mixtos (LME) para el porcentaje de colonización total por HMA en las raíces de *Acaena elongata* L. Las diferencias significativas de acuerdo con el modelo se indican en tipografía negrita.

EFECTO	gl	Colonización (%)		
		Estimado	t	[P(> t)]
P_0sHMA	180	0.103	2.221	0.027
P_0cHMA	180	0.059	0.896	0.371
P_0.05sHMA	180	-0.036	-0.547	0.585
P_0.05cHMA	180	0.070	0.999	0.319
P_0.2sHMA	180	-0.085	-1.285	0.200
P_0.2cHMA	180	-0.029	-0.445	0.656
P_2sHMA	180	-0.066	-0.951	0.342
P_2cHMA	180	0.007	0.109	0.913
Tiempo2	180	0.067	1.018	0.309
Tiempo3	180	-0.064	-0.971	0.332
Tiempo4	180	0.052	0.797	0.426
Tiempo5	180	0.040	0.615	0.539
Tiempo6	180	0.040	0.625	0.559

T1= 140 días, T2= 196 días, T4= 252 días, T5= 308 días, T6= 364 días

Se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). Los tratamientos P_0 ($\bar{X} = 31.6$ E.E. = $\pm 12.1\%$), P_0.05 ($\bar{X} = 33.5$ E.E. = $\pm 14.1\%$) y P_0.2 ($\bar{X} = 28.49$ E.E. = $\pm 11.5\%$), presentaron los mayores valores de colonización total por HMA. Mientras que el tratamiento P_2 fue el que presentó el porcentaje de colonización micorrícica más bajo con $\bar{X} = 20.7$ E.E. = $\pm 14.7\%$ (Figura 20).

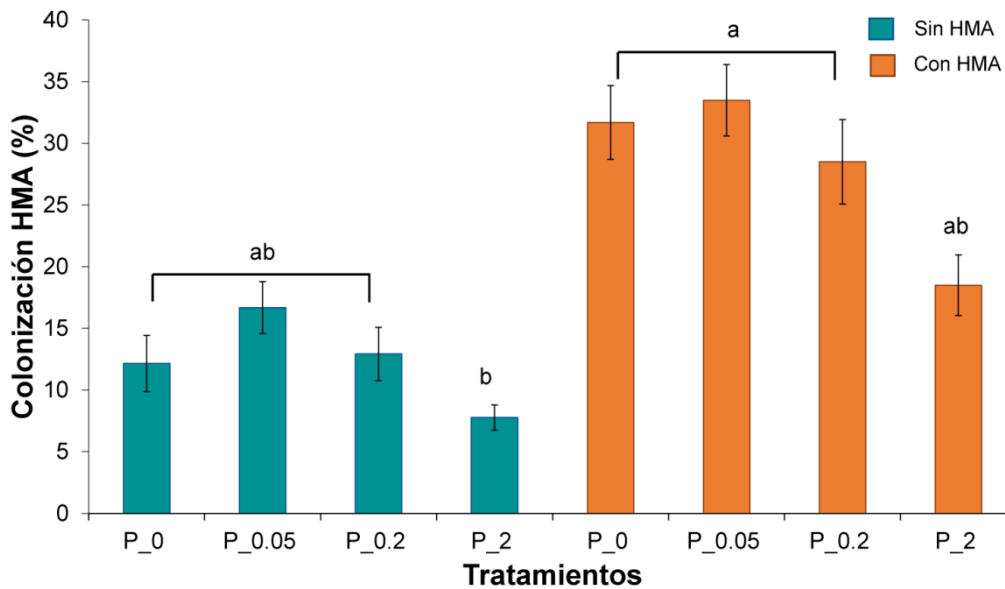


Figura 20. Porcentaje de colonización (%) por HMA en los ocho tratamientos. En color azul claro se muestran los tratamientos sin HMA y en azul fuerte los tratamientos con HMA, $\bar{X} \pm E.E.$ Letras distintas indica diferencias significativas con $P < 0.05$.

El índice de respuesta a la micorrización (IRM) mostró diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo con el ANDeVa ($F_{(3,24)}=2.50$, $P= 0.069$). Este índice fue positivo únicamente para el tratamiento P_0 ($\bar{X}=24.1 \pm 26.1$). Mientras que el valor más pequeño y más negativo lo presentó el tratamiento P_0.2 ($\bar{X}=-269.6 \pm 17.3$) (Figura 21).

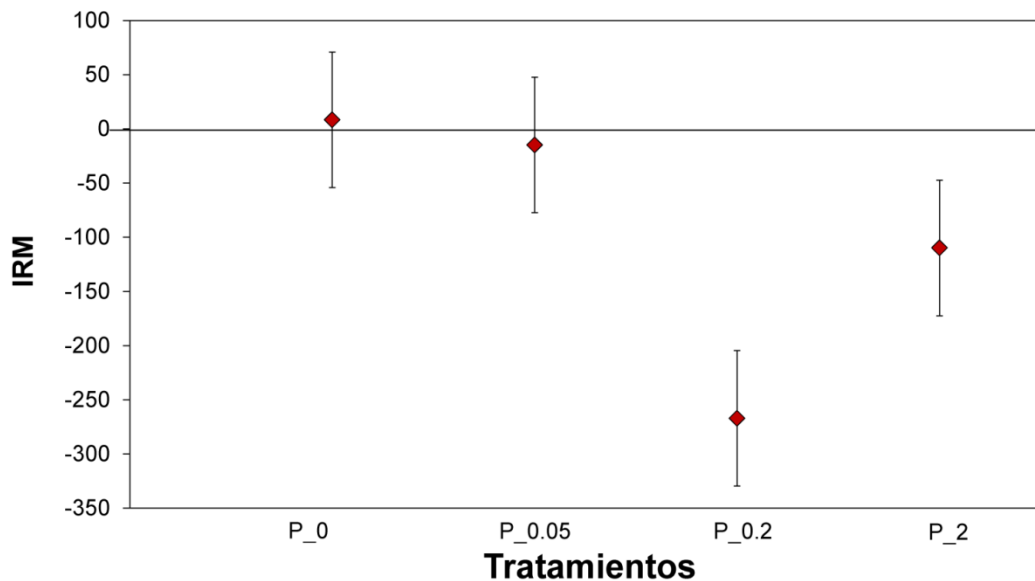


Figura 21. Índice de respuesta a la micorrización $\bar{X} \pm E.E$ de *A. elongata* bajo cuatro concentraciones diferentes de fertilización de P.

9.4. Correlaciones de Spearman

P_0 sin HMA: El PST tuvo una significativa asociación positiva con el número, ancho, largo y con la cantidad de clorofila de la hoja. Mientras que esta variable se asoció negativamente con la cantidad de P en el tejido vegetal. La relación R.V se asoció positivamente con la proporción de la raíz (RMF) y negativamente con la proporción aérea (AMF). La proporción aérea se asoció positivamente con el índice de área foliar (Figura 22a).

P_0 con HMA: El PST también presentó una asociación positiva con el número, ancho y la cantidad de clorofila de la hoja. Mientras que esta variable se asoció negativamente con la proporción aérea. La MS se asoció positivamente con el ancho y largo de la hoja. La relación R. se asoció positivamente con la proporción de la raíz (RMF) y negativamente con la proporción aérea (AMF) y, el contenido de P en tejido. La proporción aérea se asoció positivamente con la razón de área foliar y la cantidad de P. La LAR, número, ancho y largo de las hojas se asociaron positivamente con la clorofila, el contenido de P y el porcentaje de colonización (Figura 22b).

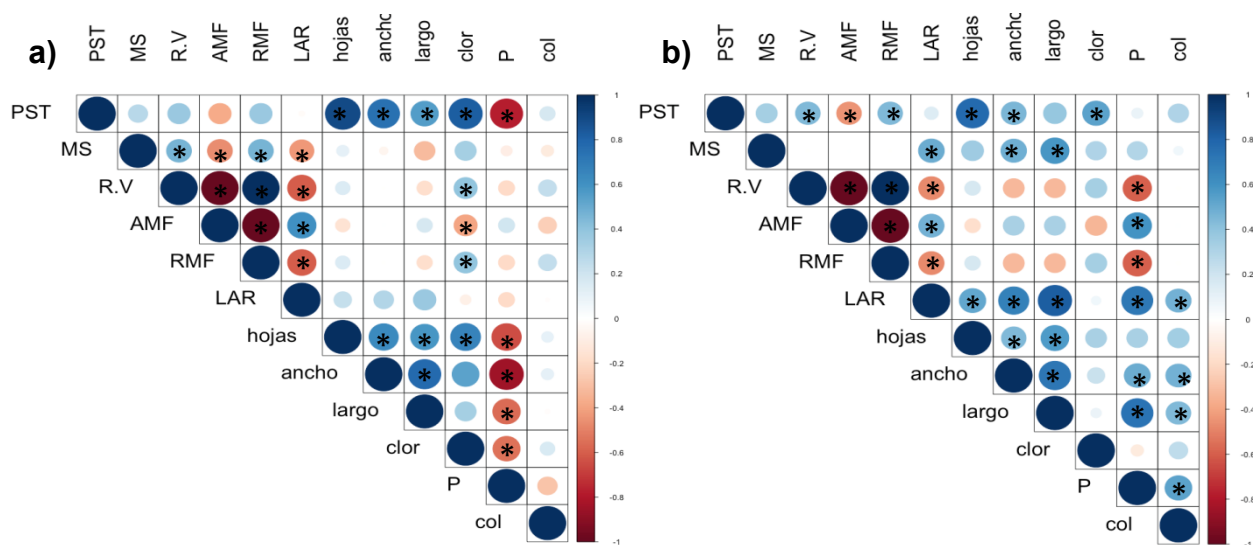


Figura 22. Correlación de Spearman para la concentración P_0 **a)** tratamiento sin HMA y **b)** tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz: vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila (Mg/m^2), P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas. El asterisco señala aquellas asociaciones estadísticamente significativas $P < 0.05$.

P_0.05 sin HMA: El PST tuvo una asociación positiva con la MS y el número de hojas. Mientras que esta variable se asoció negativamente con el LAR. El número, ancho y largo de las hojas se asociaron positivamente con la clorofila y el contenido de P (Figura 23a).

P_0.05 con HMA: El PST presentó una significativa asociación positiva con la MS, el número de hojas y la cantidad de clorofila. Mientras que esta variable se asoció negativamente con el LAF. La proporción aérea se asoció positivamente con largo de la hoja y la cantidad de P. El LAR, número, ancho y largo de las hojas se asociaron positivamente con la clorofila, el contenido de P y el porcentaje de colonización micorrícica (Figura 23b).

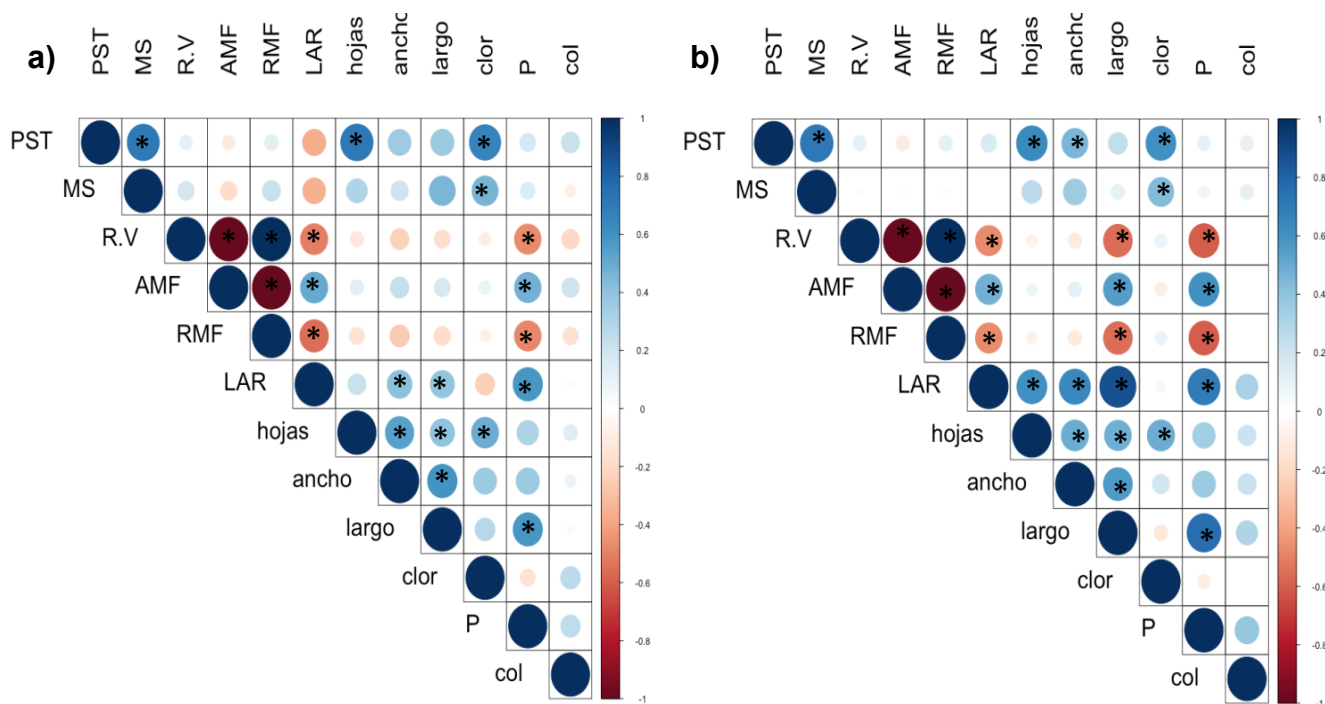


Figura 23. Correlación de Spearman para la concentración P_0.05 a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz: vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila (Mg/m^2), P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las negativas. El asterisco señala aquellas asociaciones estadísticamente significativas $P < 0.05$.

P_0.2 sin HMA: El PST tuvo una asociación fuerte y positiva con la MS, el número hojas y la cantidad de clorofila. Mientras que esta variable se asoció negativamente con la AMF y el contenido de P. La MS mostró una asociación negativa con el LAR. La relación raíz: vástago se asoció negativamente con la proporción aérea (AMF) y el P. La LAR presentó una asociación positiva con el contenido de P. La cantidad de clorofila se asoció negativamente con el contenido de P (Figura 24a).

P_0.2 con HMA: El PST presentó una asociación fuerte y positiva con la MS, el número y largo y la cantidad de clorofila de las hojas. Mientras que esta variable se asoció negativamente con el contenido de P. La relación raíz: vástago se asoció negativamente con el largo de la hoja. La proporción aérea se asoció positivamente con el LAR. El ancho de las hojas y el contenido de P se asociaron negativamente con el porcentaje de colonización micorrícica (Figura 24b).

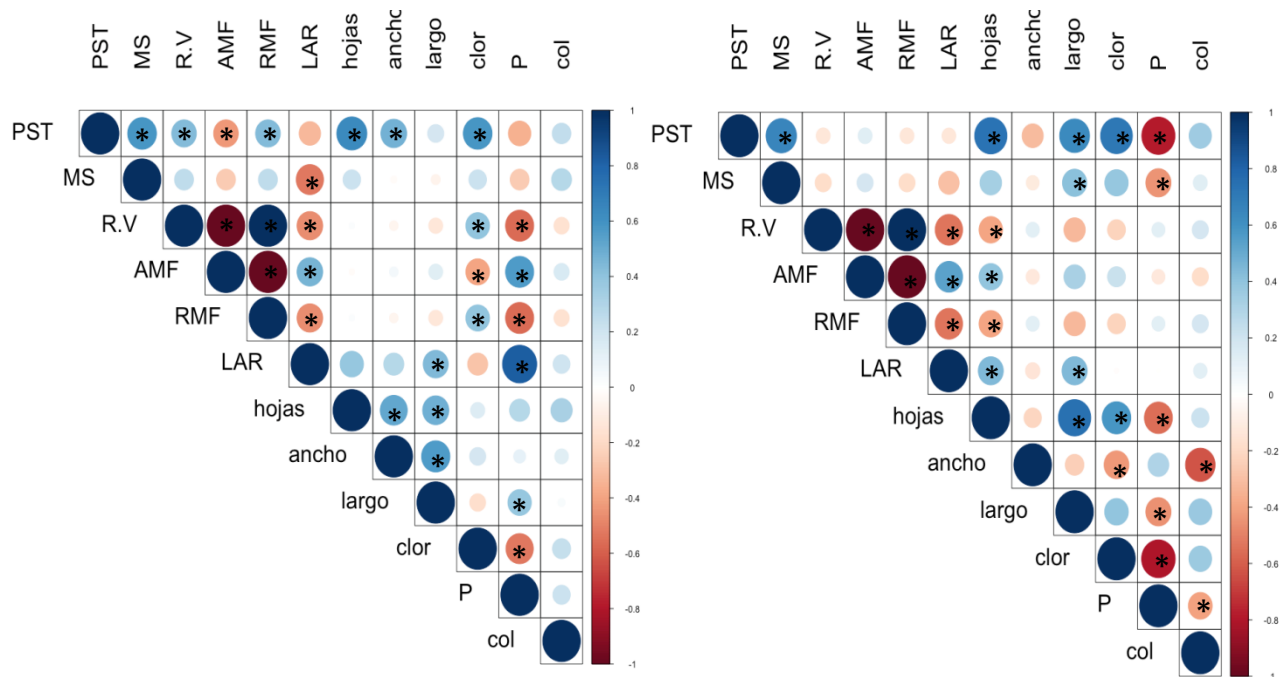


Figura 24. Correlación de Spearman para la concentración P_0.2 a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz: vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila (Mg/m²), P= fósforo, Col= porcentaje de colonización por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las negativas.

P_2 sin HMA: El PST tuvo las mismas asociaciones positivas y negativas que le tratamiento P_0.2. La MS mostró una asociación negativa con el contenido de P. La LAR presentó una asociación positiva con el ancho de las hojas. La cantidad de clorofila se asoció negativamente con el contenido de P (Figura 25a).

P_2 con HMA: El PST presentó una asociación fuerte y positiva el LAR, el número ancho y largo de las hojas y la cantidad de clorofila. Mientras que esta variable se asoció negativamente con el contenido de P. La proporción aérea se asoció negativamente con el contenido de P. Tanto la LAR, la cantidad de clorofila y el número de hojas se asociaron negativamente con el contenido de P (Figura 25b).

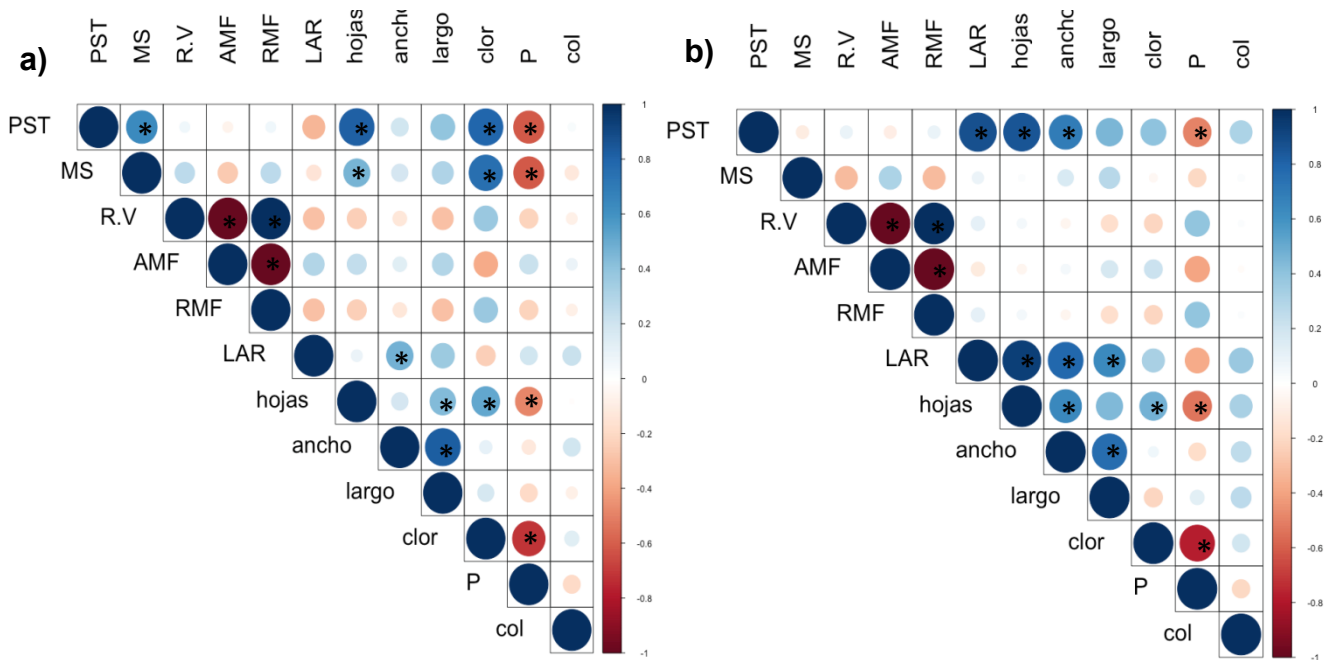


Figura 25. Correlación de Spearman para la concentración P_2 a) tratamiento sin HMA y b) tratamiento con HMA. Donde PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz: vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción raíz, LAR= razón de área foliar, clor= clorofila (Mg/m^2), P= fósforo, Col= porcentaje de colonización total por HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las negativas.

Para todos los tratamientos la relación raíz: vástago se asoció positivamente con la proporción de la raíz (RMF) y negativamente con la proporción aérea (AMF), largo de la hoja

y el contenido de P en tejido. En los Anexos 7 y 8 se pueden observar los valores del coeficiente de correlación de Spearman, para todas las variables correlacionadas.

9.5. Producción de estructuras reproductivas

A lo largo del experimento se pudo observar el surgimiento de estructuras reproductivas (flores y frutos, jóvenes e inmaduros). El tratamiento que presentó una mayor producción de estas estructuras fue aquel con la más alta concentración de P añadido (2 g P Kg^{-1}) pero sin HMA. Mientras que las plantas en los tratamientos con HMA únicamente presentaron estas estructuras en las concentraciones 0.05 y 2 g P Kg^{-1} de P (Figura 26).

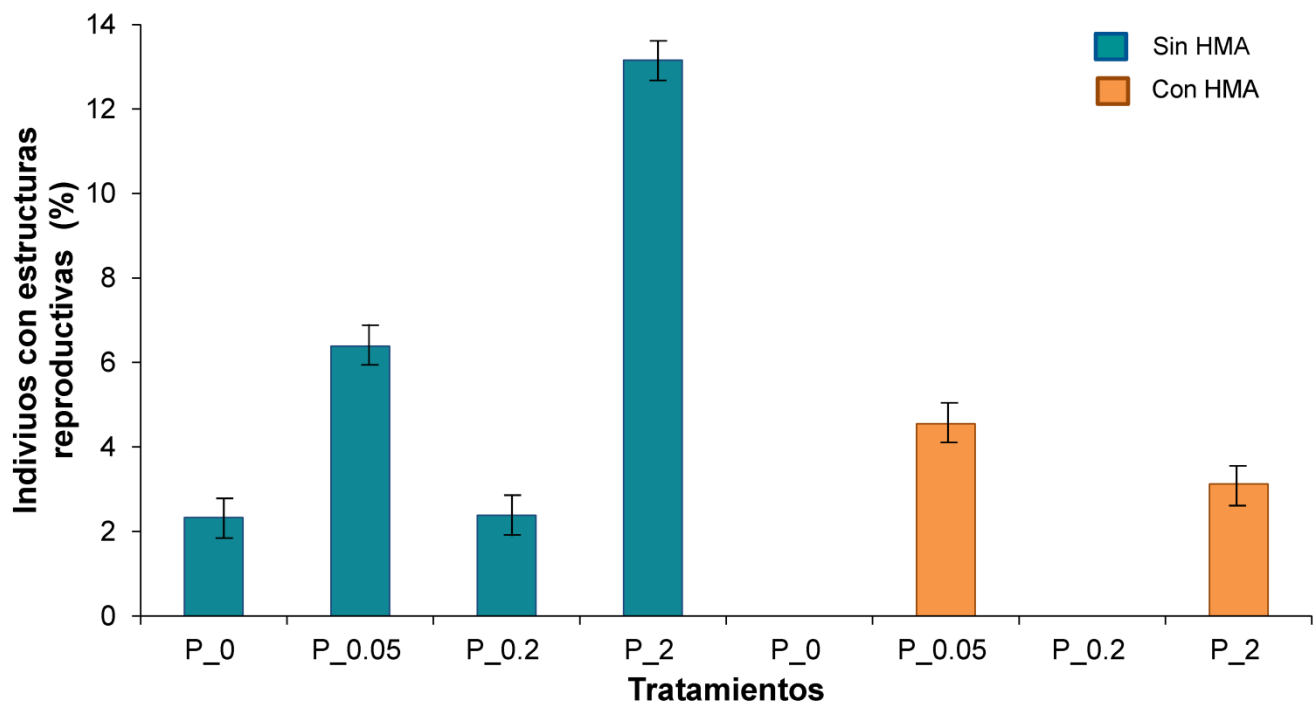


Figura 26. Porcentaje de individuos que presentaron estructuras reproductivas ($\bar{X} \pm E.E$). Las barras color verde corresponden a los tratamientos sin HMA y las naranjas a los tratamientos con HMA.

10. DISCUSIÓN

Se sabe que los hongos micorrizógenos arbusculares tienen efectos benéficos sobre su hospedero en términos de su supervivencia, crecimiento y reproducción, ya que incrementan la absorción de agua y nutrientes limitantes, como por ejemplo el P, a través de sus hifas extra-radicales (Baylis, 1959; Newsham *et al.*, 1995; Johnson 1998; Hart y Klironomos, 2002; Guadarrama *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008). Sin embargo, no todos los hospederos responden de la misma manera ante la colonización por HMA, debido a que otros factores pueden modificar esta respuesta, tales como la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la condición fisiológica del hospedero (Lambers *et al.*, 1998; Kiers *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2005; Johnson, 2010; Smith and Smith, 2011a; Treseder, 2013). En el caso de *A. elongata* la colonización por HMA parece no influir positivamente sobre su crecimiento en concentraciones bajas (0.05 g P kg^{-1}) e intermedias (0.2 g P kg^{-1}) de P añadido, dado que no se observaron diferencias significativas en las medidas de crecimiento, para los tratamientos sin HMA y con HMA (Figura 15 y 16). Sin embargo, es importante mencionar que este resultado pudo haber sido influenciado por el porcentaje de colonización que se registró en los tratamientos control (sin HMA), enmascarando el verdadero efecto de los HMA sobre el crecimiento de *A. elongata*.

De acuerdo con Antunes y Cardoso (1991), Johnson (1993), Johnson *et al.* (1997), Fitter (1998), Lekberg y Koide (2005) y Johnson (2010), la colonización por HMA mejora la absorción de P, siempre y cuando, este nutriente se encuentre en el suelo en concentraciones de bajas a intermedias, dando como resultado un beneficio en el crecimiento de las plantas micorrizadas. En la zona de estudio bajos niveles de P disponible han sido reportados (Delgadillo-Duran, 2011), por lo que se esperaba observar un mayor crecimiento en las plantas micorrizadas de los tratamientos control y 0.05 g*kg^{-1} de P añadido. Sin embargo, de acuerdo con el GLM la cantidad de P en el tejido vegetal no fue influenciada por la concentración de P y el inoculo micorrícico. Nuestros resultados se contraponen a los obtenidos por Johnson (1998), quien encontró que la concentración de P influyó positivamente sobre la cantidad de P en el tejido de la planta, sin embargo, también mencionó que el inóculo micorrícico puede o no afectar dicha cantidad, ya que depende de la especie vegetal. Por ejemplo, *Salsola kali* tiene una notable capacidad de secuestrar fosforo disponible, sin embargo, el inoculo no tuvo efectos sobre el contenido de P en sus tejidos en todos los gradientes de P; en contraste las plántulas micorrizadas de *Panicum virgatum*

presentaron una mayor concentración de P en sus tejidos con respecto a las no micorrizadas, en todos los gradientes de P. Así mismo, la altura, cobertura, grosor de tallo, número de hojas y el peso seco total tampoco fueron mayores en los tratamientos con HMA en concentraciones bajas e intermedias, contrario a lo que se esperaba. Estos resultados también se contraponen a los obtenidos por Guadarrama *et al.* (2004), donde las plantas de *Heliocarpus appendiculatus* inoculadas con HMA fueron significativamente más grandes con respecto a las plantas no inoculadas, en los tratamientos control y en la concentración más baja de P añadido. El mayor crecimiento de *A. elongata* se presentó cuando la concentración de P añadido fue baja, tanto para el tratamiento “con HMA” como para el tratamiento “sin HMA (0.05 g*kg⁻¹)”, al igual que en la concentración más alta de P sin HMA (2 g*kg⁻¹), lo que indica que la disponibilidad de P en el suelo es la que determina el incremento de su crecimiento y no la colonización por HMA. Aunque, como se mencionó anteriormente, el verdadero efecto de los HMA sobre el crecimiento de *A. elongata*, en concentraciones bajas pudo haber sido enmascarado por la presencia de colonización en el tratamiento control. Mientras que el crecimiento fue significativamente menor en la concentración intermedia y alta de P con HMA (0.2 y 2 g P kg⁻¹), lo que sugiere un desbalance en la relación costo-beneficio de la interacción, pudiendo llegar a ser negativa (un posible parasitismo, Figura 27).

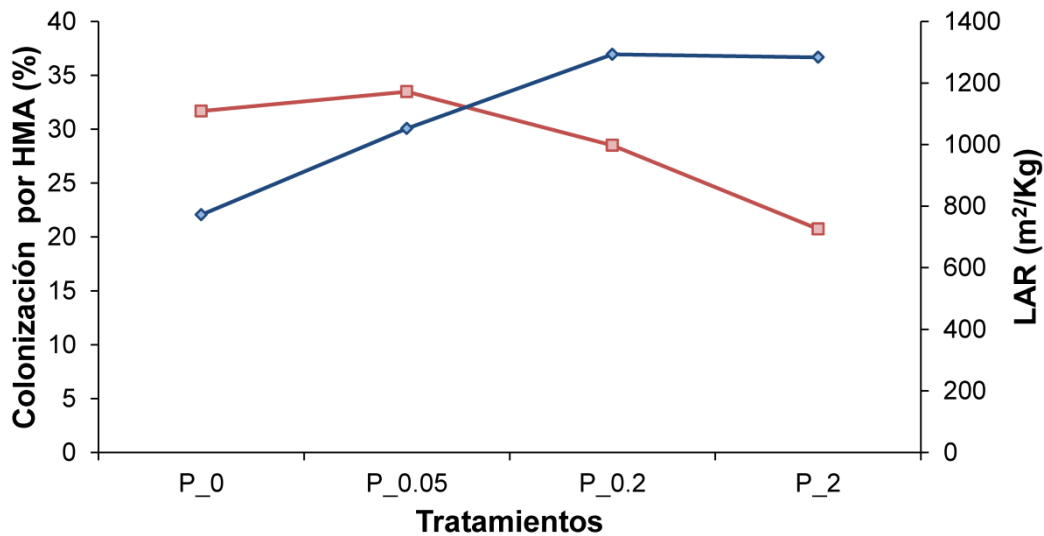


Figura 27. Cambio del porcentaje de colonización por HMA y la LAR de acuerdo con la concentración de P. Línea roja representa al porcentaje de colonización por HMA y la línea azul a la razón de área foliar (LAR).

Como se puede observar en la Figura 27, la razón de área foliar (LAR) fue la única variable en la que se pudo observar el efecto positivo de la colonización, en los tratamientos control y P 0.05 g P kg⁻¹ (bajo), es decir que los HMA incrementaron el área foliar por unidad de peso seco total (m²*Kg⁻¹), por lo que, indirectamente, incrementaron la cantidad de C fijado por fotosíntesis, existiendo así una relación positiva entre el hongo y la planta, en términos del área foliar. Sin embargo, existió una disminución significativa de LAR en los tratamientos intermedio y alto de P, en los tratamientos con HMA. Así mismo, los resultados del experimento confirman una disminución en la LAR asociada con la baja disponibilidad de P en el suelo. Esta disminución del área foliar se relaciona posiblemente con reducciones en la acumulación de materia seca en hojas, lo que sugiere que las plantas de *A. elongata*, bajo condiciones de estrés por P, reducen su crecimiento vegetal debido al decremento del P disponible (Usuda y Shimogawara, 1995). Givnish (1988), también encontró que la LAR disminuye conforme disminuye la disponibilidad de recursos.

Las plantas crecen más rápido cuando disponen de abundancia de agua y nutrientes; sin embargo, las tasas de crecimiento tienen también un componente genético, lo que explicaría la ausencia de diferencias significativas en la TRC entre los ocho tratamientos. En concentraciones altas de nutrientes en el suelo, el crecimiento de las plantas no micorrizadas superan el crecimiento de las plantas micorrizadas (Johnson, 2010), esto debido a que mayores niveles de P disponible incrementan el peso seco de la planta y promueven el crecimiento radical, lo que está relacionado a mayores tasas en el crecimiento de raíces centrales y laterales, lo que se refleja en una mayor elongación y producción de pelos radicales, por lo que pueden obtener eficientemente los nutrientes, sin necesidad de depender de la asociación micorrícica arbuscular. Por otro lado, que en las plantas inoculadas decrecen su tamaño a causa de la asociación que mantiene con los HMA, ya que estos últimos demandan mayor cantidad de C, lo que sugiere que su desempeño podría ser más de tipo parasítico. Los resultados de este trabajo muestran que las plantas de los tratamientos sin HMA presentaron significativamente mayor crecimiento con respecto a los que tenían HMA en las concentraciones intermedia (0.2 g*kg⁻¹) y alta (2 g*kg⁻¹) de P añadido. Si bien la alta disponibilidad de nutrientes resulta favorable para el crecimiento de la planta, no es benéfica para el desarrollo de los HMA, ocasionando una disminución del porcentaje de colonización en estos tratamientos como respuesta a una baja asignación de fotosintatos a las raíces (Johnson *et al.*, 1997; Johnson, 2010).

Los rasgos de historia de vida de *A. elongata*, son factores evolutivos que puede estar modificando su asociación con los HMA, ya que incluso en el tratamiento control (0 g*kg^{-1} fósforo añadido), donde se esperaba una mayor respuesta de las plantas micorrizadas a causa de la baja disponibilidad de P, los HMA no tuvieron un efecto positivo sobre su crecimiento e incluso mostraron tener un menor crecimiento con respecto a los otros tratamientos. Estos rasgos involucran conseguir un mayor tamaño en menos tiempo para captar más recursos (luz, agua y nutrientes) y un sistema radical eficiente para explorar un mayor volumen de suelo (Baker, 1974). Sin embargo, bajo condiciones de limitación de nutrientes, donde lo importante no es crecer, sino poder tolerar el estrés, su asociación con los HMA resulta necesaria. Esto pudo reflejarse mediante el tratamiento control que fue el único que obtuvo un valor positivo en el índice de respuesta a la micorrización (IRM), es decir que la planta presentó una respuesta favorable en términos del PST ante la colonización por HMA; mientras que los tratamientos con mayor concentración de P añadido las plantas presentaron un IRM negativo. Janos (1988) predice que en suelos infértiles, la respuesta de la planta ante la micorrización sería positiva, debido a que el costo del hongo en términos de C es equivalente a la absorción de P por parte de la micorriza, aunque esta absorción también puede decrecer por la limitación de algún otro nutriente (Smith y Read, 2008; Lett *et al.*, 2011). En consecuencia, los resultados de esta tesis respaldan el hecho de que los suelos en la CRM limitan el desarrollo de *A. elongata* e incrementan su respuesta a la micorrización arbuscular.

De acuerdo con el modelo de equilibrio funcional propuesto por Johnson (2010), la asignación de biomasa a la parte aérea y subterránea de las plantas es controlada por el recurso más limitante, en este caso el P. La asignación de recursos a los tallos y las hojas es enfatizada cuando la luz es el recurso limitante, y la asignación a las raíces es mayor cuando los minerales y el agua son más escasos que la luz (Brouwer, 1983; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Titlyanova *et al.*, 1991). En este estudio de tesis, la biomasa radical fue mayor en el tratamiento control (0 g*kg^{-1}) con y sin HMA, lo cual indica que bajo estas condiciones las plantas destinan más recursos a la formación de raíces, al estar en un suelo con limitación de P; mientras que la biomasa aérea fue mayor conforme incrementaba la concentración de P en el suelo. Este resultado concuerda con lo reportado por Ericsson (1995) quien observó que en bajas concentraciones de P las plántulas de *Betula ondu*la,

asignaron mayor biomasa a raíces, mientras que en los demás tratamientos presentaron mayor biomasa aérea al estar es un suelo sin limitación de P.

La estrecha relación que existe entre los procesos que ocurren sobre el suelo y bajo suelo permite establecer asociaciones entre los HMA y el crecimiento de su hospedero. En todos los tratamientos se observaron asociaciones positivas entre el peso seco total, la masa seca, el número, largo y ancho de las hojas, debido a que son atributos que tienen una respuesta positiva a la ganancia en peso. Además, se observó una correlación negativa entre la proporción aérea y la proporción de la raíz, ya que son inversamente proporcionales. En el tratamiento control (0 g P kg^{-1}), el porcentaje de colonización micorrícica presentó correlación positiva con el peso seco total, la LAR, el número, largo y ancho de las hojas, así como con el contenido de P en el tejido vegetal, por lo que sí existe un efecto positivo de la colonización micorrícica arbuscular sobre algunos parámetros del crecimiento. Mientras que estas asociaciones se hicieron más débiles conforme se incrementó la concentración de P, llegando a observarse asociaciones negativas entre el porcentaje de colonización micorrícica con la proporción aérea, el ancho de las hojas y el contenido de P en el tejido vegetal, en el tratamiento 0.2 g P kg^{-1} . En el tratamiento con la más alta concentración de P (2 g P kg^{-1}) las asociaciones observadas retornaron a ser positivas, donde la producción de estructuras reproductivas que caracterizó a los individuos de este tratamiento (Figura 27), puede ser una explicación, ya que la planta al necesitar mayor cantidad de recursos para la formación de flores y frutos, requieren de la asociación con los HMA.

La producción de estructuras reproductivas, es un proceso costoso para la planta (Obeso, 2000), por lo que mantener la asociación podría ser favorable (Vega-Frutis, 2009). Los tratamientos que presentaron una mayor producción de estas estructuras fueron: 0.05 g*kg^{-1} y 2 g*kg^{-1} , ambos con y sin HMA. Cabe destacar que los tratamientos sin HMA fueron significativamente mayores. Estos resultados son similares a los obtenidos por Nakatsubo (1997), Allen y Allen (1986), Lu y Koide (1994), quienes reportaron que la colonización por HMA decrece la producción de flores y frutos, ya que el mantenimiento de la asociación también implica un gasto energético para la planta. La floración temprana de las plantas no micorrizadas cuando la concentración de P añadido fue baja, puede ser una respuesta compensatoria al déficit de P y a su vez una estrategia reproductiva, que le ha permitido a *A. elongata* sobrevivir en condiciones adversas.

El éxito de *A. elongata* en sitios perturbados dentro del bosque de *Abies religiosa* de la CRM se encuentra relacionado a su rápido crecimiento y a su dependencia micorrícica en condiciones de limitación de P. Esta tesis permitió hacer un acercamiento a la compleja dinámica de la asociación micorrícica arbuscular en una especie de maleza, ya que algunos autores afirman que este tipo de plantas no necesitan asociarse con los HMA, debido a que, presentan características que les permiten enfrentarse a condiciones estresantes. No obstante, se pudo observar que, si bien los HMA no favorecen su crecimiento, si pueden jugar un papel importante en su establecimiento y tolerancia al estrés, en sitios perturbados, esto como resultado de la poca disponibilidad de P en el suelo del bosque. Por lo que la escasa disponibilidad de este nutriente por una parte regula el crecimiento de *A. elongata* y por la otra favorece posiblemente la permanencia de la asociación micorrícica arbuscular.

11. CONCLUSIONES

El crecimiento de *A. elongata* no fue favorecido por la colonización micorrícica arbuscular en concentraciones bajas de P, ya que no se observaron diferencias significativas en su crecimiento cuando se inoculó con HMA.

La respuesta del crecimiento de *A. elongata* fue mayor en los tratamientos 0.05 g*kg^{-1} de P sin y con HMA y, 2 g*kg^{-1} sin HMA, lo que sugiere que el P añadido en estas concentraciones es el principal factor regulador de su crecimiento.

Cuando la disponibilidad de P en el suelo decrece, la colonización por HMA incrementa. Mientras que la colonización disminuye significativamente en la concentración más alta de P, debido a que la planta podría estar obteniendo los nutrientes de manera eficiente sin la asociación micorrícica arbuscular y destinando menos carbono al mantenimiento de la misma.

Las plantas mostraron una alta respuesta a la micorrización arbuscular en condiciones de deficiencia de P, pero esta respuesta decreció cuando incrementó la disponibilidad de P.

El grado y dirección de las correlaciones entre la colonización por HMA y las variables de crecimiento de *A. elongata* son dependientes de la concentración de fósforo.

12. LITERATURA CITADA

- Aerts R. y Chapin F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1–67.
- Albaugh T.J., Allen H.L. Dougherty P.M., Kress L.W. y King J.S. 1998. Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions. *Forest Science* **44**: 317–328.
- Allen E.B. y Allen M.F. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* **104**: 559–571.
- Allen E.B. y Allen M.F. 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany* **75**: 257–266.
- Allen M.F. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge. Xx pp.
- Allen M.F., Allen E.B. y Friese C.F. 1989. Responses of the nonmycotrophic plant (*Salsola kali*) to invasion by vesiculararbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **111**:45–49.
- Allen, E.B. y Allen M.F. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. In J.B. Grace y G.D. Tilman (eds). *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, New York, 367–389 pp.
- Almeida-Leñero L., Nava M., Ramos A., Espinosa M., Ordoñez M.J. y Jujnovsky J. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica* **84**: 53–64.
- Álvarez K.E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en los Dinamos; área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. xx pp.
- Álvarez-Sánchez J. y Monroy-Ata A. 2008. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrícicas y sus implicaciones en la restauración. SEMARNAT-CONACYT. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 3,8, 232 pp.
- Álvarez-Sánchez J., Johnson N.C., Antoninka A., Chaudhary V.B., Lau M.K., Owen S.M., Sánchez-Gallen I., Guadarrama P. y Castillo S. 2012. Large-scale diversity patterns in

- spore communities of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza: Occurrence in Natural and Restored* (M. Pagano, Ed.). Nova Science Publishers, Inc. New York, USA. 29-47 pp.
- Angulo R. 2006. Lulo: el cultivo generalidades del cultivo. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Conciencias y Centro de Investigaciones y Asesorías Agroindustriales, Bogotá. 99 pp.
- Antunes V. y Cardoso E.J.B.N. 1991. Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant and Soil* **131**(1): 11–19.
- Augsburger C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**: 257–267.
- Ávila-Akerberg V. 2002. La vegetación de la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Baker H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 1–24.
- Baltazar-Arenas M. 2009. Actividad arilsulfatasa y azufre en suelos y tejido foliar en cuatro especies de coníferas en bosque templado. Tesis de Licenciatura. Facultad de estudios superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Barancíková G., Liptaj T. y Prónayová N. 2007. Phosphorus fractions in arable and mountain soils and their humic acids. *Soil and Water Research* **2**(4): 141–148.
- Baylis G.T.S. 1959. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth of *Griselinia littoralis* (Cornaceae). *New Phytologist* **58**: 274–280.
- Berg B. 2014. Decomposition patterns for foliar litter- A teory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*, **78**: 222–232
- Bonilla-Valencia L., Martínez-Orea Y., Castillo-Argüero S., Barajas-Guzmán G., Romero-Romero M.A., Díaz-López E.T. 2017. Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **144**(3): 313–327.
- Boschetti N.G. 2001. Dinámica de las fracciones orgánicas e inorgánicas del fósforo del suelo y su disponibilidad para las plantas. Tesis para al grado de Magister Scientiae. Facultad de Agronomía Universidad Nacional de Buenos Aires. 113 pp.
- Botía T.C., Medina L.M. 2002. Determinación de síntomas por deficiencias Inducida de nutrientes en lulo (*Solanum quitoense* Lam y Uchuva *Physalis peruviana* L). Corporación Universitaria de ciencias Aplicadas y Ambientales (U.D.C.A).

- Brouwer R. 1983. Functional equilibrium: Sense or nonsense? Netherlands. *Journal of Agricultural Science* **31**: 335–348.
- Brundrett M.C. 2009. Mycorrhizal association and others means of nutrition in vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, **320**: 37-77.
- Bunn R.A., Ramsey P.W. y Lekberg Y. 2015. Do native and invasive plant differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology* **103**: 1547–1556.
- Busby R.R., Stromberger M.E., Rodriguez G., Gebhart D.L. y Paschke M.W. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungal community differs between a coexisting native shrub and introduced annual grass. *Mycorrhiza* **23**: 129–141.
- Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. 2004. Manual de malezas de la región Salvatierra, Guanajuato. Instituto de Ecología A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México 321 p.
- Callaway R.M., Thelen G.C., Barth S., Ramsey P.W. y Gannon J.E. 2004. Soil fungi alter interaction between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. *Ecology* **85**: 1062–1071.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y., Meave J.A., Hernández-Apolinar M., Núñez-Castillo O., Santibáñez-Andrade G. y Guadarrama-Chávez, P. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A, Cano-Santana Z (eds) Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México 107–117 pp.
- Castro-Gutiérrez C. 2013. El papel de las especies invasoras en la estructura herbácea del bosque de *Quercus rugosa*, en la cuenca del río Magdalena, D.F. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Cavagnaro T.R., Gao L.L., Smith F.A. y Smith, S.E. 2001. Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytologist* **151**(2): 469–475.
- Cerón R.L.E. y Aristizábal G.F.A. 2012. Nitrogen and phosphorus cycles dynamics in soils. *Revista Colombiana de Biotecnología* **14**(1): 285–295.
- Chapulín G.J., Mohedano C.L. y Razo Z.R. 2010. Cambios en el suelo y vegetación de un bosque de pino afectado por incendio. *Terra latinoamericana* **28**: 79–87.

- Chen S.K., Edwards C.A. y Subler S. 2001. A microcosm approach for evaluating the effects of the fungicides benomyl and captan on soil ecological processes and plant growth. *Applied Soil Ecology* **18**: 69–82.
- Choreño-Parra E.M. 2018. Modificación de la composición química y la actividad microbiana del mantillo por el incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en un bosque de *Abies religiosa*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ciclo del Fósforo. <https://www.sciencelearn.org.nz/resources/961-the-phosphorus-cycle>.
Última fecha de consulta 14 de abril de 2018.
- Cole J.C., Smith M.W., Penn C.J., Cheary B.S., y Conaghan K.J. 2016. Nitrogen, phosphorus, calcium, and magnesium applied individually or as a slow release or controlled release fertilizer increase growth and yield and affect macronutrient and micronutrient concentration and content of field-grown tomato plants. *Scientia horticultrae* **211** : 420–430.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy, O., ... y Queded H.M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* **11**(10): 1065–1071.
- Críquet S., Ferre E., Farnet A. y Le Petit J. 2004. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology & Biochemistry* **36**: 1111–1118.
- Cruz-Ruiz E., Cruz-Ruiz A., Aguilera-Gómez L.I., Norman-Mondragón H.T., Velázquez R.A., Nava-Bernal G., Dendooven L. y Reyes Reyes B.G. 2012. Edaphic Characteristics of a Forest Temperate by Effect of the lands use change. *Terra Latinoamericana* **30**(2): 189–197.
- Delgadillo-Duran E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Díaz-López T. 2015. Fenología reproductiva del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Duke S.E., Jackson R.B. y Caldwell M.M. 1994. Local reduction of mycorrhizal arbuscule frequency in enriched soil microsites. *Canadian Journal of Botany* **72**: 998–1001.

- Eichlerová I., Homolka L., Zifčáková L., Lisá L., Dobiasová P. y Baldrian P. 2015. Enzymatic systems involved in decomposition reflects the ecology and taxonomy of saprotrophic fungi. *Fungal Ecology* **13**: 10–22.
- Elias K.S. y Safir G.R. 1987. Hyphal elongation of *Glomus fasciculatus* in response to root exudates. *Applied and Environmental Microbiology* **53**(8): 1928–1933.
- Elliott, E.T. 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen, and Phosphorus in native and cultivate soils. *Soil Science Society of America Journal* **50**: 627–633.
- Elser J.J., Bracken M.E., Cleland E.E., Gruner D.S., Harpole W.S., Hillebrand H. y Smith J.E. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **10**(12): 1135–1142.
- Ericsson T. 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* **168**: 205–214.
- Espinosa-García F.J. y Sarukhán J. 1997. Manual de malezas del valle de México: claves, descripciones e ilustraciones. México, Fondo de Cultura Económica.
- Feldmann F., Gillessen M., Hutter I. y Schneider C. 2009. Sould we breed for effective mycorrhiza symbioses? En: Feldmann F. Alford DV, furk C. (eds) Crop Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors: Current Potential and Future demands. Braunschweig: Deutseche Phytomedizinische Gesellschaft 507–522 pp.
- Field C. y Mooney. H. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants. In: Givinish, T.J. (eds), On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge, 25–55 pp.
- Fitter A.H. 1988. Water relations of red clover *Trifolium pratense* L. as affected by VA mycorrhizal infection and phosphorus supply before and during drought. *Journal of Experimental Botany* **39**: 595–603.
- Francis R. y Read D.J. 1994. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* **159**: 11–25.
- Francis R. y Read D.J. 1995. Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany* **73**: S1301–S1309.
- Frossard E., Condon L.M., Oberson A., Sinaj S. y Fardeau J.C. 2000. Processes Governing Phosphorus Availability in Temperate Soils. *Journal Environmental Quality* **29**: 15–23.

- Fumanal B., Plenchette C., Chauvel B., Bretagnolle F. 2006. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza* **17**: 25–35.
- Gadkar V., David-Schwartz R., Kunik T. y Kapulnik Y. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors involved in host recognition. *Plant physiology* **127**(4): 1493–1499.
- Galeana-Pizaña J.M., Ordóñez-Díaz J.A.B. y Corona-Romero N. 2013. Estimación de contenido de carbono en la cuenca del río Magdalena, México. *Madera y Bosques* **19**:53–69.
- Galena- Pizaña J.M., Romero C.N. y Díaz O.A.B. 2009. Análisis dimensional de la cobertura vegetal-uso de suelo en la cuenca del río Magdalena. *Ciencia Forestal Mexicana* **34**: 137–158.
- Galicia L., Gamboa C.A.M., Cram S., Chávez V.B., Peña R.V., Saynes V. y Siebe C. 2015. Almacén y dinámica del carbono orgánico del suelo en bosques templados de México. *Terra Latinoamericana* **34**: 1–29.
- Gallardo, J. F. 1980. El humus. *Investigación y ciencia*, **46**: 8–16.
- Givnish T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 63–92.
- González-Cortés J.C., Vega-Fraga M., Varela-Fregoso L., Martínez-Trujillo M., Carreón-Abud Y. y Gavito M.E. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities and land use change: the conversión of temperate forests to avocado plantations and maize fields in central Mexico. *Fungal Ecology* **5**: 16–23.
- Graham J. y Miller R. 2005. Mycorrhizas: gene to function. *Plant and Soil* **274**: 79–100.
- Guadarrama P., Álvarez-Sánchez J. y Estrada-Torres A. 2004. Phosphorus Dependence in Seedlings of a Tropical Pioneer Tree: The Role of Arbuscular Mycorrhizae. *Journal of Plant Nutrition* **27**(12): 2159–2174.
- Gynn E.G. y Richards A.J. 1985. *Acaena novae-zelandiae* T. Kirk. *Journal of Ecology* **73**: 1055–1063.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O. y Townshend R.G. 2013. *Science* **342**: 850–853.

- Hart M. y Klironomos J.N. 2002. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. En: van der Heijden M.G.A. y I.R. Sanders (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer Alemania. 225–239 pp.
- Hayman D.S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular-mycorrhizal fungi. *Phytopathology* **72**: 1119-1125.
- Hays R., Reid C.P.P., John T.S. y Coleman D.C. 1982. Effects of nitrogen and phosphorus on blue grama growth and mycorrhizal infection. *Oecologia* **54**(2): 260–265.
- Hedley M.J., Stewart J.W.B. y Chauhan B.S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society of America Journal* **46**: 970–976.
- Hernández-Cuevas L., Guadarrama-Chávez P., Sánchez-Gallen I. y Ramos-Zapata J. 2008. Micorriza arbuscular, colonización intraradical y extracción de esporas del suelo. En: Álvarez-Sánchez J. y Monroy A.A. (eds.) *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 1–16 pp.
- Hoeksema J.D., Chaudhary V.B., Gehring C.A., Johnson N.C., Karst J. y Koide R.T. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* **13**: 394–407.
- Holford I.C.R. 1997. Soil phosphorus; its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research* **35**:227–240.
- Hunt R. 1982. *Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold Ltd.
- INEGI. 2011. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <https://www.inegi.org.mx/>. Última fecha de consulta 25 de mayo de 2018.
- Janos D.P. 1988 Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate-zone approaches appropriate? In: Ng FSP (ed) *Trees and mycorrhiza*. Forest Research Institute, Malaysia, Kuala Lumpur, Malaysia, 133–188 pp.
- Javot H., Penmetsa R.V., Terzaghi N., Cook D.R. y Harrison M.J. 2007. A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **104**: 1720–1725.

- Jefwa J. M., Mungátu J., Okoth P., Muya E., Roimen H. y Njuguini S. 2009. Influence of land use types on occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in the high-altitude regions of MT. Kenya. *Tropical and subtropical Agroecosystems* **11**: 277–290.
- Johnson N.C. 1993. Can Fertilization of Soil Select Less Mutualistic Mycorrhizae? *Ecological Applications* **3**: 749–757.
- Johnson N.C. 1998. Responses of *Salsola Kali* and *Panicum virgatum* to mycorrhizal fungi, phosphorus and soil organic matter: implications for reclamation. *Journal of Applied Ecology* **35**: 86–94.
- Johnson N.C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* **185**(3): 631–647.
- Johnson N.C., Graham J.H. y Smith F. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New phytologist* **135**: 575–585.
- Johnson N.C., Rowland D.L., Corkidi L., Egerton-Warburton L., Allen E.B. 2003. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology* **84**: 1895–1908.
- Joner E.J., van Aarle I.M. y Vosatka M. 2000. Phosphatase activity of extra-radical arbuscular mycorrhizal hyphae: a review. *Plant and Soil* **226**:199–210.
- Jones M.D. y Smith S.E. 2004. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany* **82**: 1089–1109.
- Kant S., Bi Y.M. y Rothstein S.J. 2011. Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **62**: 1499–1509.
- Karandashov V. y Bucher M. 2005. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Plant Sciences* **10**: 22–29.
- Keymer A., Pimprakar P., Wewer V., Huber C., Brands M., Bucerius S.L., Delaux P.M., Klingl V., von Roepenack-Lahaye E., Wang T.L., Eisenreich W., Dörmann P., Parniske M. y Gutjahr C. 2017. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *Elife* **6**: e29107.
- Kiers E.T., Lovelock C.E., Krueger E.L. y Herre E.A. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* **3**: 106–113.

- Kiers E.T., West S.A. y Denison R.F. 2002. Mediating mutualisms: farm management practices and evolutionary changes in symbiont co-operation. *Journal of Applied Ecology* **39**:745–754.
- Kitajima K. y Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* **2**: 331–359.
- Klironomos J.N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**: 67–70.
- Klironomos J.N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* **84**(9): 2292–2301.
- Koide R.T. y Li M. 1990. On host regulation of the vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **114**: 59–64.
- Koske R.E. y Gemma J.N. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological research* **92**(4):486–488.
- Lambers H., F.S. Chapin III y Pons T. L. 1998. Plant physiological Ecology. Nueva York EU. 540 pp.
- Leck M.A., Simpson R.L. y Parker V.T. 2008. Why seedlings? *Seedling ecology and evolution*, 3–13 pp.
- Lekberg Y. y Koide T. 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist* **168**: 189–204.
- Lett C.N., DeWald L.E. y Horton J. 2011. Mycorrhizae and soil phosphorus affect growth of *Celastrus orbiculatus*. *Biological Invasions* **13**: 2339–2350.
- Li J., Guo Q., Zhang J., Korpelainen H. y Li C. 2016. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth and physiological traits of two *Larix* species. *Environmental and Experimental Botany* **130**: 206–2015.
- Li M.R., Jordan N., Roger T.K., Anthony C., Yannarell y Adam S.D. 2016. Meta-Analysis of Crop and Weed Growth Responses to Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Implications for Integrated Weed Management. *Weed Science* **64**: 642–652.
- Lorenzi H. 2008. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 1087 pp.
- Lu X. y Koide R.T. 1994. The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* **128**:211–218.

- Maherali H. y Klironomos J.N. 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* **316**:1746–1748.
- Majewska M.L., Rola K. y Zubek S. 2017. The growth and phosphorus acquisition of invasive plants *Rudbeckia laciniata* and *Solidago gigantea* are enhanced by arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **27**(2): 83–94.
- Maldonado-Mendoza I.E., Dewbre G.R. y Harrison M.J. 2001. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant Microbe Interaction* **14**(10): 1140–1148.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants, 2nd edn. London, UK: Academic Press, 889 pp.
- Martínez-Camacho Y.D. 2015. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, México D. F. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Martínez-Camacho Y.D., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea, Y. y Sánchez-Coronado, M.E. 2018. Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **89**(3):806–814.
- McCullagh, P. 2018. Generalized linear models. Routledge.
- McGonigle T.P., Miller M.H., Evans D.F., Fairchild G.L. y Swan J.A. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **115**: 495–501.
- Menge J.A., Steirle D., Bagyaraj D.J., Johnson E.L.V. y Leonard R.T. 1978. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytologist* **80**: 575–578.
- Miller R.M. 1987. The ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae in grass and shrublands. *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants* (ed. GR Safor), CRC Press, Boca Raton, USA, 135–170 pp.
- Mokany K., Raison R.J. y Prokushkin A.S. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomas. *Global Change Biology* **12**: 84–96.

- Molinillo F. y Fargi G. 1993. Cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal Range Manage* **46**: 557–561.
- Montaño N.M., Alarcón A., Camargo-Ricalde S.L., Hernández-Cuevas L.V., Álvarez-Sánchez J., González-Chávez M.C.A, Gavito M., Sánchez-Gallén I., Ramos-Zapata J.A., Guadarrama P., Maldonado-Mendoza I.E., Castillo S., García-Sánchez R., Trejo D., Ferrera-Cerrato R. 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: historical synthesis and future prospects. *Symbiosis* **57**: 111–126.
- Mooney H.A. y Hobbs R.J. 2000. Invasive species in a changing world. Island, Washington D.C. 457 pp.
- Mossenssini A.M., Araújo Bonduki V.H., Rogério Tótola M., Ferreira F.A., Dura Costa M. 2014. Arbuscular mycorrhizal association and occurrence of dark septate endophytes in the roots of Brazilian weed plants. *Mycorrhiza* **24**: 153–159.
- Nagy R., Drissner D., Amrhein N., Jakobsen I. y Bucher M. 2009. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomate is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated. *New Phytologist* **181**: 950–959.
- Nakatsubo T. 1997. Effects of arbuscular mycorrhizal infection on the growth and reproduction of the annual legume *Kummerowia striata* growing in a nutrient-poor alluvial soil. *Ecological Research* **12**: 231–237.
- Newman, E.I. y Reddell P. 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist* **106**: 745–751.
- Newsham K.K., Fitter A.H. y Watkinson A.R. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect and anual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology* **83**:991-1000.
- Olivera-Morales D., Castillo-Argüero S., Guadarram P., Ramos-Zapata J., Álvarez-Sánchez J., Hernández-Cuevas L. 2011. Establecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* Née inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**: 115–121.
- Osonubi O. 1994. Comparative effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus fertilization on growth and phosphorus uptake of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L.) plants under drought-stressed conditions. *Biology and fertility of soils* **18**(1): 55–59.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., Core Team R. 2016. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–128.

- Plenchette C., Fortin J.A. y Furlan V. 1983. Growth response of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* **70**:199–209.
- Portilla-Cruz I., Molina G.E., Cruz-Flores G., Ortiz M. I. y Manske G.G.B. 1998. Colonización micorrízica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. *Terra* **16**: 55–61.
- Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parret J.L., Rillig M.C. y Klironomos J.N. 2009. Mycorrhizal symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **40**: 699–715.
- Read J.D. y Pérez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems a journey towards relevance? *New Phytologist* **157**: 475–492.
- Reeves F.B., Wagner T. y Kiel J. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A Comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environment. *American Journal of Botany* **66**: 6–13.
- Reinhart K.O. y Callaway R.M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* **170**: 445–457.
- Renker C., Blanke V. y Buscot F. 2005. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in grassland spontaneously developed on area polluted by a fertilizer plant. *Environmental Pollution* **135**: 255–256.
- Reyes-Ronquillo I.G. 2014. Las malezas en la cuenca del río Magdalena, D.F. indicadoras del estado de conservación del bosque. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Reynolds H.L., Vogelsang K.M., Hartley A.E., Bever J.D. y Schultz P.A. 2006. Variable responses of old-field perennials to arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus source. *Oecologia* **147**: 348–358.
- Richardson A.E. y Simpson R.J. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology* **156**(3): 989–996.
- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J., Rejmanek M. 2000. Plant invasions- the role of mutualisms. *Biological Reviews* **75**: 65–93.
- Richardson J., Peltzer A.D., Allen R.B., McGlone M.S. y Parfitt R.L. 2004. Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef Soil consequence. *Oecologia* **139**: 267–276.

- Rillig M.C., Treseder K.K. y Allen, M.F. 2002. Global change and mycorrhizal fungi. In *Mycorrhizal ecology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 135–160 pp.
- Rinaudo V., Barberi P., Giovannetti M. y van der Heijden M.G.A. 2010. Mycorrhizal fungi suppress aggressive agricultural weeds. *Plant and Soil* **333**: 7–20.
- Ritter E., Starr M. y Vesterdal L. 2005. Losses of nitrate from gaps of different sizes in a managed beech (*Fagus sylvatica*) forest. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 308–319.
- Roberts K., Defforey D., Turner B.L., Condon L. M., Peek S., Silva S., Kendall C. y Paytan. 2015. A., oxygen isotopes of phosphate and soil phosphorus cycling across a 6500 year chronosequence under lowland temperate rainforest. *Geoderma* **257-258**: 14–21.
- Roveda G. y Polo C. 2007. Mechanisms of maize adaptation associated with *Glomus* Spp. In soils with low phosphorus availability. *Agronomia Colombiana* **25(2)**: 349–356.
- Rzedowski G.C. de y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Rzedowski J. y Rzedowski G.C. de, 2005. Portulacaceae. En: Rzedowski, G.C. de y J. Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Acaena. Instituto de Ecología-Centro Regional del Bajío. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Rzedowski J., Medina Lemos R. y Calderón de Rzedowski G. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (*Burseraceae*). *Acta Botánica Mexicana* **70**: 85-111.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F, 432 p.
- Sakurai M., Wasaki J., Tomizawa Y., Shinano T. y Osaki M. 2008. Analysis of bacterial communities on alkaline phosphatase genes in soil supplied with organic matter. *Soil Science and Plant Nutrition* **54**: 62–71.
- Sánchez M., Soriano M., Delgado G. y Delgado R. 2002. Soil quality in Mediterranean mountain environments effects of land U use change. *Soil Science Society of America Journal* **66**: 948–958.
- Sánchez-González A., López-Mata L. y Granados-Sánchez D. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *A. religiosa* (H.B.K) Cham. & Schltld. De la Faja volcánica Transmexicana. *Boletín del Instituto de Geografía* **56**: 62–76.

- Sanders I.R. y Koide R.T. 1994. Nutrient acquisition and community structure in cooccurring mycotrophic and nonmycotrophic old-field annuals. *Functional Ecology* **8**: 77–84.
- Santibáñez-Andrade G. 2009. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Satti P., Mazzarino M., Gobbi M., Funes F. y Roselli L. 2003. Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north-western Patagonian forests. *Journal of Ecology* **91**:173–181.
- Schulze E.D., Beck K. y Muller-Hohenstein. 2005. Plant ecology. Springer, Germany, 702 pp.
- Schwiger P.F., Robson A.D., Barrow N.J. y Abbott L.K. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungi from three genera induce two-phase plant growth responses on a high-P-fixing soil. *Plant and Soil* **292**: 181–192.
- Selles F. McConkey B.G. y Campbell C.A. 1999. Distribution and forms of P under cultivator and zero tillage for continuous and fallow -wheat cropping systems in the semi-arid Canadian prairies. *Soil and Tillage Research* **51**: 47–59.
- Shah M.A. y Reshi Z. 2007. Invasion by alien *Anthemis cotula* L. in a biodiversity hotspot: Release from native foes or relief from alien friends. *Current Science* **92**: 21–22.
- Shah M.A., Reshi Z. y Rashid I. 2008. Mycorrhizal source and neighbor identity differently influence *Anthemis cotula* L. invasion in the Kashmir Himalaya, India. *Applied Soil Ecology* **40**: 330–337.
- Smith F.A. y Smith S.E. 2011. What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonisation of many economically important crop plants? *Plant and Soil* **348**: 63–79.
- Smith S.E. y Gianinazzi-Pearson V. 1998. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **39**: 221–244.
- Smith S.E. y Read D. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3a edition. Academic Press. Elsevier. Nueva York, 787–788 pp.
- Smith S.E. y Smith F.A. 2011a. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review, Plant Biology* **62**: 227–250.

- Smith S.E., Smith F.A. y Jakobsen I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* **133**: 16–20.
- Son C.L. y Smith S.E. 1988. Mycorrhizal growth responses: interactions between photno irradiance and phosphorus nutrition. *New Phytologist* **108**: 305–314.
- Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R., Wolfe B.E., Callaway R.M., Thelen G.C., Hallett S.G., Prati D. y Klironomos J.N. 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLOS Biology* **4**: 1–5.
- Taíz L. y Zeiger E. 2007. *Fisiología vegetal* (Vol. 10). Universitat Jaume I.
- Tamayo J.L. 1990. Geografía Moderna de México. Trillas, México, 25-28pp.
- Tarafdar J.C. y Marschner H. 1994. Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biology Biochemistry* **26**: 387–395.
- Thrall P.H., Hochbert M.E., Burdon J.J. y Bever J.D. 2007. Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context. *Trends in Ecology y Evolution* **22**: 120–126.
- Titlyanova A.A., Tesařova M. 1991. Regimes of biological cycle (in Russian). Nauka, Novosibirsk
- Tovar-Bustamante G. 2017. Estructura y composición de la comunidad de macromicetos del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Cd. Mx., México. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Treseder K.K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* **164**: 347–355.
- Treseder K.K. 2013. The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant and soil* **371**: 1–13.
- Usuda H. y Shimogawara K. 1995. Phosphate deficiency in maize. VI: Changes in the two-dimensional electrophoretic patterns of soluble proteins from second leaf blades associated with induced senescence. *Plant Cell Physiology* **36**(6): 1149–1155.
- Van Der Heijden M.G. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology letters* **7**(4): 293–303.
- Van Der Heijden M.G., Bardgett D.R. y Straalen M.N. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**: 296–310.

- Van der Heijden M.G., Klironomos J.N., Ursic M., Moutgolis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Weimken A. y Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69–72.
- Van der Putten W.H., Van Dijk C. y Peters B.A.M. 1993. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in fore dune vegetation. *Nature* **362**: 53–56.
- Vázquez-Santos Y. 2016. Los hongos micorrizógenos arbusculares en la fenología reproductiva de *Acaena elongata* L. del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, Cd. Mx. México. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vega-Frutis R. y Guevara R. 2009. Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant and Soil* **322**: 165–176.
- Veiga R.S.L., Jansa J., Frossard E., Van der Heijden M.G.A. 2011. Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *Plos One* **6** (12): e27825.
- Vibrans H. 2002. Origins of weeds: benefits of clean seed. En D. Pimentel, ed. *Encyclopedia of Pest Management*. E.U.: CRC Press, 558-562 pp.
- Villaseñor J.L. y Magaña P. 2006. Plantas introducidas en México. *Ciencias* **82**: 38-40.
- Vogelsang K.M., Bever J.D., Griswold M. y Schultz P.A. 2004. The use of mycorrhizal fungi in erosion control applications. Final report for caltrans. California department of transportation contract no. 65A0070. California Department of Transportation, Sacramento 150 pp.
- Wang B. y Qiu Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* **16**: 299–363.
- WRB World reference base for soil resources. 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, 85–117 pp.
- Yimer F., Messing I., Ledin S. y Abdelkadir A. 2008. Effects of different land use types on infiltration capacity in a catchment in the highlands of Ethiopia. *Soil Use Manage* **24**: 344–349.
- Zangaro W., Nishidate F.R., Camargo F.R.S., Romagnoli G.G. y Vandressen J. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **21**(5): 529–540.

- Zhang S., Jiang H., Zhao H., Korpelainen H. y Li C. 2014. Sexually different physiological responses of *Populus cathayana* to nitrogen and phosphorus deficiencies. *Tree Physiology* **34**: 343–354.
- Zhu Y.G. y Smith S.E. 2001. Seed phosphorus (P) content affects growth, and P uptake of wheat plants and their association with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant and Soil* **231**: 105–112.

13. ANEXOS

Anexo 1. Técnica de tinción de raíces (Koske y Gemma, 1989; Álvarez y Monroy, 2008).

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

Anexo 2. Resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento directas: altura (mm), cobertura (cm²), grosor de tallos (mm) y número de hojas. El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita indica diferencias significativas.

Factor de variación	df	Altura (mm)			Cobertura (cm ²)			Grosor tallos (mm)			No. De hojas		
		Coeficiente	t	P(> t)	Coeficiente	t	P(> t)	Coeficiente	t	P(> t)	Coeficiente	t	P(> t)
Intercepto	565	11.86	0.30	0.77	35.16	0.93	0.35	60.72	1.48	0.14	32.95	0.84	0.40
P_0 cHMA	565	82.49	1.51	0.13	33.41	0.65	0.52	82.17	1.49	0.14	54.03	1.03	0.31
P_0.05 sHMA	565	142.37	2.59	0.01	69.67	1.35	0.18	68.83	1.24	0.21	10.89	0.20	0.84
P_0.05 cHMA	565	94.89	1.73	0.08	36.48	0.71	0.48	86.54	1.57	0.12	-3.00	-0.06	0.95
P_0.2 sHMA	565	159.03	2.90	<0.001	119.10	2.30	0.02	31.38	0.57	0.57	76.60	1.44	0.15
P_0.2 cHMA	565	127.98	2.31	0.02	38.38	0.73	0.47	51.86	0.92	0.36	61.93	1.13	0.26
P_2 sHMA	565	67.84	1.24	0.22	31.20	0.61	0.54	55.63	1.01	0.31	-5.13	-0.10	0.92
P_2 cHMA	565	41.98	0.77	0.44	19.28	0.37	0.71	82.09	1.48	0.14	59.23	1.10	0.27
Tiempo2	565	82.80	1.52	0.13	67.14	1.32	0.19	36.70	0.67	0.51	69.78	1.36	0.17
Tiempo3	565	240.50	4.41	<0.001	221.85	4.28	<0.001	171.95	3.13	<0.001	196.10	3.66	<0.001
tiempo4	565	362.80	6.65	<0.001	424.43	8.19	<0.001	288.25	5.24	<0.001	320.37	5.95	<0.001
Tiempo5	565	338.00	6.20	<0.001	364.37	7.03	<0.001	326.05	5.93	<0.001	331.00	6.14	<0.001
Tiempo6	565	409.75	7.51	<0.001	391.07	7.55	<0.001	334.70	6.08	<0.001	390.84	7.26	<0.001
Tiempo7	565	432.15	7.92	<0.001	337.33	6.51	<0.001	385.85	7.01	<0.001	454.77	8.44	<0.001
Tiempo8	565	434.45	7.96	<0.001	358.49	6.92	<0.001	412.25	7.49	<0.001	439.60	8.16	<0.001

Anexo 3. Resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento indirectas: PST (mm), Masa seca (g), relación R: V (mm). El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita indica diferencias significativas.

Factor de variación	df	PST (g)			Masa seca (g)			R:V		
		Coeficiente	t	[P(> t)]	Coeficiente	t	[P(> t)]	Coeficiente	t	[P(> t)]
Intercepto	192	-3.598	-9.683	<0.0001	-3.009	-8.288	<0.0001	172.271	7.150	<0.0001
P_0 cHMA	192	0.263	0.496	0.620	1.185	2.301	0.023	-44.119	-1.287	0.200
P_0.05 sHMA	192	-0.081	-0.142	0.887	1.153	2.104	0.037	-26.456	-0.724	0.470
P_0.05 cHMA	192	0.349	0.657	0.512	1.384	2.687	0.008	-80.229	-2.339	0.020
P_0.2 sHMA	192	-0.044	-0.083	0.933	0.848	1.646	0.101	-45.472	-1.326	0.186
P_0.2 cHMA	192	-0.669	-1.259	0.209	-0.322	-0.626	0.532	-24.618	-0.718	0.474
P_2 sHMA	192	-0.883	-1.581	0.115	0.133	0.245	0.807	-16.394	-0.453	0.651
P_2 cHMA	192	-1.370	-2.498	0.013	-0.792	-1.461	0.146	-17.387	-0.485	0.628
Tiempo2	192	1.407	2.604	0.010	2.959	5.475	<0.0001	-95.436	-2.680	0.008
Tiempo3	192	2.767	5.220	<0.0001	2.954	5.734	<0.0001	-61.898	-1.806	0.073
Tiempo4	192	3.508	6.698	<0.0001	3.660	7.131	<0.0001	26.601	0.781	0.436
Tiempo5	192	5.124	9.192	<0.0001	5.235	9.606	<0.0001	54.690	1.512	0.132
Tiempo6	192	4.391	7.524	<0.0001	4.578	7.799	<0.0001	-42.374	-1.097	0.274

Anexo 4. Continuación del resumen estadístico de los modelos lineales de efectos mixtos (LME), realizados para las variables de crecimiento indirectas: proporción radical (RMF), razón de área foliar (LAR) y clorofila. Donde: P_sHMA = 0 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0cHMA= 0 g P kg⁻¹ con HMA, P_0.05sHMA= 0.05 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0.05cHMA= 0.05 g P kg⁻¹ con HMA, P_0.2sHMA= 0.2 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0.2cHMA= 0.2 g P kg⁻¹ con HMA, P_2sHMA= 2 g P kg⁻¹ sin HMA, P_2cHMA= 2 g P kg⁻¹ con HMA. El signo de los coeficientes indica la dirección de la influencia sobre la variable de respuesta. Tipografía negrita indica diferencias significativas.

Factor de variación	df	RMF			LAR			df	Clorofila (Mg*m ²)		
		Coeficiente	t	P(> t)	Coeficiente	t	P(> t)		Coeficiente	t	[P(> t)]
Intercepto	192	0.504	8.184	<0.0001	23.433	0.994	0.321	180	5.358	43.069	<0.0001
P_0 cHMA	192	-0.124	-1.416	0.158	18.043	0.538	0.591	180	-0.239	-1.386	0.168
P_0.05 sHMA	192	-0.085	-0.914	0.362	51.920	1.450	0.149	180	-0.220	-1.272	0.205
P_0.05 cHMA	192	-0.197	-2.257	0.025	31.760	0.946	0.345	180	-0.180	-0.978	0.330
P_0.2 sHMA	192	-0.120	-1.378	0.170	47.573	1.417	0.158	180	-0.194	-1.122	0.264
P_0.2 cHMA	192	-0.081	-0.921	0.358	65.016	1.937	0.054	180	-0.351	-2.018	0.045
P_2 sHMA	192	-0.065	-0.699	0.485	69.125	1.952	0.052	180	-0.169	-0.916	0.361
P_2 cHMA	192	-0.054	-0.589	0.556	131.145	3.742	<0.0001	180	0.001	0.003	0.997
Tiempo2	192	-0.230	-2.510	0.013	169.107	4.861	<0.0001	180	0.032	0.184	0.854
Tiempo3	192	-0.154	-1.763	0.079	124.122	3.701	<0.0001	180	0.021	0.124	0.902
tiempo4	192	0.060	0.692	0.490	68.878	2.068	0.040	180	0.001	0.005	0.996
Tiempo5	192	0.173	1.874	0.062	8.697	0.246	0.806	180	0.595	3.357	0.001
Tiempo6	192	-0.116	-1.161	0.247	96.562	2.561	0.011	180	0.056	0.357	0.782

Anexo 5. Valores promedio de la Tasa Relativa de Crecimiento de *Acaena elongata* L. bajo ocho tratamientos: P_sHMA = 0 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0cHMA= 0 g P kg⁻¹ con HMA, P_0.05sHMA= 0.05 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0.05cHMA= 0.05 g P kg⁻¹ con HMA, P_0.2sHMA= 0.2 g P kg⁻¹ sin HMA, P_0.2cHMA= 0.2 g P kg⁻¹ con HMA, P_2sHMA= 2 g P kg⁻¹ sin HMA, P_2cHMA= 2 g P kg⁻¹ con HMA.

Tratamientos	T1	T2	T3	T4	T5
	140 ds	196 ds	252 ds	308 ds	364 ds
P_0sHMA	0.05416578	0.00347378	0.01083961	0.02573286	0.01169961
P_0cHMA	0.05166211	0.00994579	0.00961187	0.00330461	0.00808939
P_0.05sHMA	0.04191504	0.00383347	0.01254607	0.00875358	0.00089628
P_0.05cHMA	0.04321279	0.00367541	0.00110357	0.01501761	0.00330753
P_0.2sHMA	0.05021617	0.0027538	0.01862715	0.0097738	0.00524441
P_0.2cHMA	0.05678649	0.00821613	0.00716706	0.01220375	0.00162339
P_2sHMA	0.05852044	0.01736456	0.00355422	0.00332179	0.00378293
P_2cHMA	0.07695607	0.01812942	0.02578744	0.01870281	0.01807573

Anexo 6. Modelos de crecimiento con PST para los ocho tratamientos. El análisis de regresión exponencial fue significativo para todos los tratamientos. Se presenta el valor del coeficiente [1]= punto de corte del modelo en el eje Y y el coeficiente [2]= coeficiente del exponente X, donde X=Tiempo.

Tratamiento	Df	Coeficiente [1]	Coeficiente [2]	EE	F	P-value	R²
P_0 SHMA	24	0.00878837	0.018093	0.6768	155.9	<0.0001	0.861
P_0 CHMA	35	0.08151415	0.009526	1.048	29.96	<0.0001	0.448
P_0.05 SHMA	34	0.03261896	0.01351	1.094	49.57	<0.0001	0.5812
P_0.05 CHMA	32	0.04102788	0.01248	0.9564	52.53	<0.0001	0.6096
P_0.2 SHMA	30	0.02514173	0.016224	1.07	61.76	<0.0001	0.6622
P_0.2CHMA	31	0.01226802	0.014382	1.319	32.9	<0.0001	0.49992
P_2 SHMA	24	0.02145919	0.015278	1.307	3272	<0.0001	0.5592
P_2 CHMA	24	0.01624457	0.014859	1.585	16.5	0.00056	0.4133

Anexo 8. Se muestran los valores del coeficiente de correlación de Spearman para las variables correlacionadas: PST= peso seco total, MS= masa seca, R.V= relación raíz/vástago, AMF= proporción aérea, RMF= proporción de la raíz, LAR= razón de área foliar, número de hojas, ancho, largo, clor= clorofila, fósforo y colonización por HMA. a) Representa al tratamiento 0.2 g*Kg⁻¹ de P, sin HMA, b) representa al tratamiento 0.2 g*Kg⁻¹ de P, con HMA, c) tratamiento 2 g*Kg⁻¹ de P, sin HMA y d) tratamiento 2 g*Kg⁻¹ de P, con HMA. El tamaño de los círculos representan la intensidad de la asociación y el color indica la dirección. En azul se muestran las asociaciones positivas y en rojo las asociaciones negativas.

