

17/1/22



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA MICORRÍZICA ESPACIO-
TEMPORAL EN SEIS ESPECIES DE
CACTÁCEAS DE LA SELVA BAJA
CADUCIFOLIA DE CHAMELA, JALISCO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

FLOR LETICIA RIVERA ALVAREZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. JUAN EMMANUEL RINCÓN
SAUCEDO

2001



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Dinámica micorrízica espacio-temporal en seis especies de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.”

realizado por Flor Leticia Rivera Alvarez

con número de cuenta 9022278-4 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Juan Emmanuel Rincón Saucedo

Propietario

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Propietario

Dr. Arcadio Monroy Atá

Suplente

M. en C. Maria Patricia Guadarrama Chávez

Suplente

Dra. Maria del Pilar Huante Pérez

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de

Biología . M.



Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Este trabajo se realizó en la Universidad Nacional Autónoma
de México (U.N.A.M). Instituto de Ecología. Laboratorio de
Ecofisiología del Crecimiento. Por Flor Leticia Rivera Alvarez.

Noviembre 2001.

*No es lo que me trae cansado
este camino de ahora.*

*No cansa
una vuelta sola.*

*Cansa el estar todo un día,
hora tras hora,
y día tras día un año
y año tras año una vida
dando vueltas a la noria.*

León Felipe. Antología rota. (1998)

*Entre vivir la historia e interpretarla se pasan nuestras vidas.
Al interpretarla, la vivimos; hacemos historia; al vivirla, la
interpretamos: cada uno de nuestros actos es un signo. La historia
que vivimos es una escritura; en la escritura de la historia visible
debemos leer las metamorfosis y los cambios de la historia invisible.*

Octavio Paz. El laberinto de la soledad.

Dedico esta tesis y mi esfuerzo:

A ti mamá y papá:

María y Demetrio, por que siempre han estado ahí y porque siempre confiaron en mi y por su infinita paciencia..... pero sobre todo, por haberme dado la vida y porque es mucho lo que me han amado.....

A mis hermanos:

Luis, por su gran ejemplo de dedicación y constancia, por su sincero amor a la academia, por su apoyo, por su confianza en mi, pero sobre todo, por su amistad y cariño.....

y

Rosy, por todo las alegrías que han transcurrido en nuestras vidas, durante la cual siempre me has demostrado tu apoyo, confianza, ánimo y cariño de forma incondicional.

A ustedes tíos José y Belem, porque ustedes saben que no sería lo mismo si no estuvieran aquí.....

A José Alberto (mi primo)..... por que a veces me dan ganas de ser nuevamente adolescente y que me valga todo, y andar aquí, bailar allá, sin más disculpa que la edad. A ti, por el entusiasmo de tus 16 años.

A mis sobrinos Samuel y Andrés, por la inocencia de la niñez que me lleva a recordar el tiempo en que ninguna preocupación es capaz de robarte el sueño. A ustedes, y por ustedes, a quienes espero aún les toque la suerte de pertenecer a ésta, mi muy amada universidad.

A ti tía Delfina por ser tan auténtica y no permitir que el mundo real te toque.

A Roberto A. Otáñez, porque a pesar de las incongruencias tuyas o mías, durante el camino que no ha sido corto, ni mucho menos fácil, he tenido la suerte de tener tu mano y escucharte la palabra exacta que me ha servido de aliento y me ha llenado de fuerza para no dejarme abatir en el ocaso del día. Tú has sido siempre la razón y fuerza que me han impulsado para seguir adelante.

A Araceli Lara, Itzel Cuellar y Azucena Lerma..... por las largas horas de trabajo y diversión en Amoxcalli; por las locuras de laboratorio; por las inolvidables salidas de campo..... por aquella ocasión perdidas en el increíble desierto de Tehuacán, Puebla; y sobre todo, por el consuelo, el ánimo y los consejos oportunos en todo momento durante estos años de amistad.

A Aide Ríos, Lourdes Cruz (lulucas) y a Rocío Burgoa..... por esos añorables días en Chamela; por el mojado, naciente y amado pastizal de Aide y un poco nuestro; por las tardes de playa, stop y avión, por el cariño, el apoyo y la confianza que desde entonces me han dado.

Merle Gómez,, Chamela fue duro para mi en ese entonces..... sin embargo sobrevivimos..... a ti, por haber estado ahí y haberme hecho esa estancia más ligera; por tu amistad incondicional y por todo ese apoyo y aliento que me has brindado durante la realización de esta tesis, aun cuando a veces parecía que nada saldría bien.

A Manuelito Becerril, por el gran cariño que me haz demostrado y por confiar en mi.

Al Sr. Alonso Y Sra. María. Se que nunca dudaron que llegara el momento. A ustedes por abrazarme tantos años.

Chamela , a ti, mi amiga entrañable, que te puedo decir si se te ha dicho tanto. Sabes que una parte de mi corazón está allá contigo y que esa parte de mi historia no será masacrada con el olvido..... en ti se suele pasar del amor al odio y nuevamente viene la añoranza..... después de ti, nada volvió a ser igual.....

A todos ustedes por darle sentido a mi vida, llenarla de alegrías y por compartir mis éxitos...

Finalmente, me la dedico a mi, por que a pesar de las adversidades lo logre.....

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Emmanuel Rincón por su ayuda en la elaboración de este trabajo, así como por su apoyo durante el mismo en que me brindó un espacio en su laboratorio.

A la Dra. Pilar Huante muchas gracias por su asesoramiento tanto en campo, como en el laboratorio.

Un muy especial agradecimiento al Dr. Arcadio Monroy y al Dr. Javier Álvarez por el tiempo y la paciencia dedicada a la revisión y corrección de mi trabajo, así como, a sus valiosas sugerencias, las cuales sirvieron para enriquecerlo.

A la Mtra. en Ciencias Patricia Guadarrama, por la infinita paciencia, por su tiempo brindado en la revisión e identificación de las especies de esporas, así como a los miembros de su laboratorio que colaboraron en ello. Muchas gracias por todos los consejos, sugerencias y apoyo para la culminación de este trabajo.

Un reconocimiento muy especial a la Mtra. en Ciencias Guadalupe Barajas por su amistad y apoyo durante los momentos de desesperación y pleitos continuos con el análisis estadístico. ¡Muchas Gracias!.

A los que forman y formaron parte del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento y que de alguna forma colaboraron en mi trabajo: Aide Ríos (por tu oportuna concepción de día de campo bajo el ardiente sol escarbando raíces en Chamela y las largas noches de laboratorio), Merle Gómez (por tu valiosa ayuda en campo aún a pesar de los moscos patas azules y por toda la ayuda en el laboratorio), Roció Burgoa (por tus oportunas ocurrencias que me hicieron tan gratas las desveladas en el laboratorio), Yvonne Herrerías (por todo tu entusiasmo en campo), Casandra Reyes, Bernardo Sachman, Germán González y Suraya Borrego (por su colaboración en campo), Irma Acosta (por toda la ayuda administrativa, así como por todo el apoyo en su momento).

Quiero dar las gracias a los trabajadores de la estación de Biología, Chamela, quienes de alguna forma directa o indirecta ayudaron a la realización de este trabajo. En especial, quisiera agradecer a Gustavo Verduzco por su inmenso apoyo en campo, así como al ánimo de todos los días en que no se veía el fin de las raíces. A la señora Elena, a doña Eva y familia por su sincera amistad que logró hacer agradable mi estancia.

A ustedes mamá y papá, por que sin ustedes no lo habría logrado, por la infinita paciencia y por el gran amor que me han tenido.

A mis hermanos Luis y Rosy por la lucha constante desde que recuerdo y el impulso que a su manera ambos me han brindado siempre.....

A mis tíos José y Belem, así como a su hijo José Alberto, por todo el cariño apoyo de siempre.

A Roberto A. Otáñez, por toda la ayuda en la carrera, por las traspasadas de química, matemáticas y en mis llegadas de prácticas de campo, por el apoyo y por todos los regalos oportunos cuando he creído que no puedo más, pero sobre todo por arrastrar y seguir llenando mi mente entre felices recuerdos. ¡Mil gracias mi amor!

A la Sra. María Pérez y al Sr. Alonso Otáñez, con mucha gratitud por tantos años de cariño y amistad.

Sin embargo, la realización de este trabajo es el esfuerzo de no solamente tres años, involucra muchos años atrás, en los cuales he tenido la maravillosa oportunidad y la suerte de coincidir con maravillosas personas.... "mis amigos". Ustedes saben, que todos y cada uno ocupa un lugar único e irremplazable en mi corazón. Con cada uno de ustedes he compartido y engendrado una historia, que a su vez forma parte de mi propia historia..... Aidé Ríos, Araceli Lara, Azucena Reyes, Itzel Cuellar, Lulú Cruz, Manuel Becerril, Mauricio Mercado, Merle Gómez, Nayeli Murueta, Roberto Otáñez y Rocío Burgoa.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (U. N. A. M) por todos los años que me ha dado albergue en sus instalaciones para así poder tener una formación académica por medio del CCH Sur y su profesorado; de la Facultad de Ciencias con el apoyo de sus grandes investigadores que dan sentido a la academia por medio de sus maravillosas cátedras (nombrarlos sería muy largo); del Instituto de Química por medio del Dr. Arturo Navarro y el Dr. Ricardo Reyes; del Jardín Botánico por medio de Mabel Hernández y finalmente del Instituto de Ecología por medio del ejemplo directo e indirecto de muchos investigadores, donde por fin logro concluir, espero con buen fin, mi trabajo de tesis. Deseo no defraudarte y conducirme siempre como persona íntegra e intentar ser universal. Gracias mi muy querida *Alma Mater*.

Este trabajo se realizó con el apoyo de los proyectos NSF 9981607, CONACYT G0011-N9607, CONACYT 25828-N, CONACYT N27506N y DGAPA IN205399.

INDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | |
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| ANTECEDENTES..... | 5 |
| 1.- Asociación micorrízica..... | 6 |
| 1.1.- ¿Qué son las micorrizas?..... | 6 |
| 1.2.- Clasificación de micorrizas..... | 7 |
| 1.3.- Desarrollo de la colonización micorrízica..... | 8 |
| 2.- Factores que afectan la colonización micorrízica..... | 12 |
| 2.1.- Hospedero..... | 12 |
| a) Compatibilidad genética de las plantas con los hongos endofíticos..... | 12 |
| b) Exudados de la raíz..... | 12 |
| 2.2.- Endófito..... | 13 |
| a) Interacción endofítica..... | 13 |
| b) Inóculo..... | 14 |
| 2.3.- Factores edáficos..... | 15 |
| a) Características bióticas y abióticas del suelo..... | 15 |
| b) Fauna en el suelo..... | 15 |
| c) Disponibilidad de nutrientes en el suelo..... | 16 |
| 3.- Las micorrizas en las selvas bajas caducifolias..... | 17 |
| 3.1.- Estudios de las micorrizas en las selvas bajas caducifolias..... | 18 |
| OBJETIVOS..... | 21 |
| HIPÓTESIS..... | 23 |
| ZONA DE ESTUDIO..... | 25 |
| MATERIAL Y MÉTODO..... | 30 |
| 1.- Diseño experimental..... | 31 |
| 1.1. Trabajo de campo..... | 31 |
| a) Experimento I. (Variación micorrízica espacio-temporal)..... | 31 |

| | |
|--|-----|
| b) Experimento II. (Medición del porcentaje de inóculo micorrizico en la rizósfera de una cactácea)..... | 35 |
| 1.2.- Trabajo de laboratorio..... | 36 |
| a) Tinción de raíces..... | 36 |
| b) Cuantificación de colonización micorrizica VA..... | 37 |
| c) Extracción de esporas MVA..... | 37 |
| d) Conteo de esporas..... | 38 |
| 1.3.- Análisis estadístico..... | 38 |
| a) Densidad de esporas espacio-temporal..... | 38 |
| b) Densidad de esporas fuera del área de influencia de las cactáceas..... | 39 |
| c) Porcentaje de colonización micorrizica espacio-temporal..... | 39 |
| d) Velocidad de colonización micorrizica..... | 41 |
| ANÁLISIS DE RESULTADOS..... | 43 |
| 1.- Variación espacio-temporal de la densidad de esporas en la rizósfera de cactáceas..... | 51 |
| 2.- Densidad de esporas entre la rizósfera de cactáceas y sitios lejanos a su influencia..... | 59 |
| 3.- Variación espacio-temporal de la colonización micorrizica VA en la rizósfera de cactáceas..... | 63 |
| 4.- Variación temporal de estructuras micorrizicas VA en las seis especies de cactáceas..... | 71 |
| 5.- Velocidad de colonización micorrizica VA en plántulas de cinco especies caducifolias..... | 75 |
| DISCUSIÓN..... | 84 |
| 1.- Dinámica de HMVA en las cactáceas debida a la estacionalidad de la selva..... | 85 |
| a) Densidad de esporas y colonización MVA..... | 85 |
| b) Formación de estructuras micorrizicas VA..... | 89 |
| c) Velocidad del porcentaje de colonización por HMVA en el inicio del verano..... | 91 |
| 2.- Dinámica micorrizica en las cactáceas a través de la distancia de su rizósfera..... | 94 |
| a) Porcentaje de colonización y densidad de esporas..... | 94 |
| b) Densidad de esporas micorrizicas fuera del área de influencia de las cactáceas..... | 96 |
| CONCLUSIONES..... | 99 |
| LITERATURA CITADA..... | 102 |

Resumen

La selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, resulta un sistema interesante para conocer el comportamiento de la dinámica de hongos micorrizicos en la rizósfera de cactáceas, debido, al carácter perenne de esta familia y a la estacionalidad climática (época de lluvias y de secas) de éste ecosistema. Los objetivos de este trabajo fueron 1) cuantificar el efecto de la estacionalidad respecto a la variación de la colonización de hongos micorrizicos vesículo arbúsculares (HMVA) en la rizósfera de cactáceas; 2) determinar la variación espacial de HMVA en el área de influencia de las raíces de cactáceas; 3) determinar la variación espacio-temporal micorrizica fuera del área de influencia de las raíces de las cactáceas y 4) cuantificar el potencial de inóculo micorrizico vesículo arbúscular (VA) en la rizósfera madura de una especie de cactácea comparado con el potencial de la rizósfera madura no perteneciente a cactáceas.

Para desarrollar este trabajo se seleccionaron seis especies de cactáceas (*Opuntia excelsa*, *Opuntia puberula*, *Pachocereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus chrysocarpus*, *Achantocereus occidentalis* y *Cephalocereus purpusii*) con diez réplicas en campo. Se realizaron para cada réplica tres muestreos (secas en Marzo (S); lluvias iniciales en Julio (Lli) y lluvias finales en Septiembre (Llf)), los cuales consistieron en colecta de raíces y suelo a diferente distancia en una raíz principal. Además, se tomó una muestra control por individuo a diez metros de distancia del final de la raíz.

Aparte, se llevó a cabo la germinación de 550 semillas en charolas de plástico con arena sílica de cinco especies caducifolias (*Acacia farnesiana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Ipomoea wolcottiana*, *Tabebuia rosea* y *Hintonia latiflora*), obteniendo un total de 110 plántulas por especie. Posteriormente, se llevó a cabo una primera cosecha de la radícula de 10 réplicas por especie y el resto fue introducido al campo dividido en dos sitios: 1) rizósfera madura de una cactácea (*O. excelsa*) y 2) un sitio testigo que consistió de una rizósfera madura sin influencia de raíces de cactáceas (árboles caducifolios maduros). A partir del día del transplante se llevó a cabo durante diez días, la cosecha de cinco réplicas de raíz por especie en cada sitio.

Los resultados muestran que el número de esporas/100 g de suelo y el porcentaje de colonización por HMVA respecto del tiempo y la distancia de la raíz, mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en todas las especies (con excepción de *O. puberula*). Por otro lado, en el período de lluvias se registraron los valores más altos para ambas variables y los más bajos en el período de secas en las seis especies. Todo lo anterior indica que el número de esporas/100g de suelo y el porcentaje de colonización por

Antecedentes

El crecimiento de las plantas está determinado por diferentes recursos, entre los cuales se pueden citar la luz, el agua y los nutrimentos. Las plantas por su parte, en la rizósfera tienen acceso a los nutrimentos dependiendo de su concentración y disponibilidad, así como, de la capacidad de la raíz para absorberlos (Marschner 1991). A través del tiempo geológico la deficiencia de algunos recursos en la rizósfera, ha contribuido a que las plantas hayan formado relaciones simbióticas de tipo benéfico con otros organismos, tales como los hongos. Dichas relaciones mutualistas modifican la disponibilidad de algunos recursos como los nutrimentos y el agua, afectando la composición de la comunidad vegetal (Janos 1983; Högborg 1986a,b), logrando así, un mayor éxito de las plantas en el suelo donde crecen (Janos 1980a).

1.-Asociación micorrízica.

1.1.-¿Qué son las micorizas?

La asociación micorrízica consiste de tres partes: 1) la raíz, 2) la estructura fúngica en asociación interna con la raíz y 3) el micelio externo (Lambers *et al.* 1998); donde tanto la raíz como el hongo, viven juntos en una relación simbiótica en que ambas partes tienen beneficios de la asociación para mantener un intercambio nutricional bidireccional (Allen 1992). Dicha relación simbiótica ayuda a la dinámica y adquisición de nutrimentos por las plantas (Read *et al.* 1992; Jakobsen *et al.* 1994), mientras que entre el 10 y 20% de la fotosíntesis neta de una planta es requerida para la formación, mantenimiento y funcionamiento de las estructuras de los hongos micorrízicos (Jakobsen y Rosendahl 1990).

Esta relación se presenta en el 83% de las dicotiledóneas, 79% de especies monocotiledóneas y en todas las gimnospermas, incluyendo a algunas epífitas como las orquídeas (Trappe 1987; Wilcox 1991).

La asociación micorrízica aumenta el crecimiento de la planta por medio de una mayor absorción de agua y nutrimentos (Jakobsen *et al.* 1994), debido al talo filamentoso y al diámetro reducido de las hifas que pueden ramificarse y extenderse

apicalmente formando corrimientos hifales extensos, lo cual hace a los hongos excelentes exploradores y colonizadores del sustrato (*Ibidem*).

Además, las micorrizas ofrecen resistencia a las plantas contra patógenos (Dehne 1986); aumentan la tolerancia al déficit de agua por medio de un incremento en el suministro a través de las hifas externas (Hardie y Leyton 1981; Allen 1982); producen oxalatos (Graustein *et al.* 1977) y cambios en la producción de hormonas en las plantas (Levy y Krikun 1980; Allen 1985).

Por otro lado, se ha encontrado a las micorrizas como importantes reguladores entre plantas micorrizicas y no micorrizicas, por ejemplo, en la competencia por los recursos del suelo en la interacción planta-planta cuando un sitio es suficientemente nutritivo, las micorrizas regulan el resultado favoreciendo a la planta que se micorriza. Los individuos que se micorrizan forman corrimientos hifales que pueden unir varias raíces de una o diferentes plantas (Davidson y Christensen 1977; Ogawa 1985). Alternativamente, la simbiosis podría mover los recursos entre ellas y facilitar el crecimiento entre individuos. Por lo anterior, se entiende que las micorrizas pueden afectar la proporción de individuos y de este modo la estructura de la comunidad vegetal (Allen y Allen 1992).

1.2.-Clasificación de micorrizas

La clasificación de las micorrizas (figura 1) es morfológica y está basada en el sitio que ocupa el micelio fúngico en su asociación con la raíz de la planta y no en una funcionalidad diferente (Trappe 1987; Wilcox 1991), en general se pueden dividir en tres grupos:

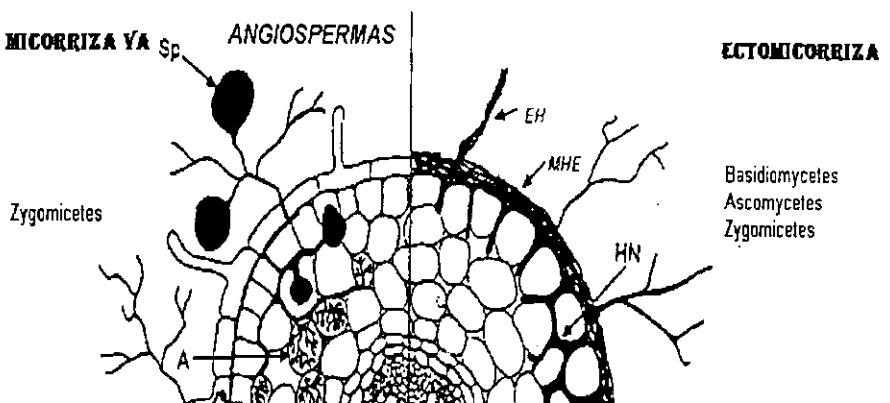
1) **Ectomicorrizas**: donde el tejido fúngico es alargado fuera de la raíz encerrándola en un denso manto compuesto por un gran número de hifas que rodean a las células del endófito; esta asociación simbiótica se forma frecuentemente entre raíces de gimnospermas y hongos basidiomicetes, ascomicetes y zygomycetes (Lambers *et al.* 1998).

2) Endomicorrizas o endotróficas: una gran fracción del tejido hifal está dentro de las células corticales de la raíz. Dentro de este grupo existen tres tipos característicos: orquidioides, ericoides y vesículo-arbúsculares. De las cuales nos interesan las últimas por encontrarse en las raíces de las cactáceas y en general en la selva de "Chamela Jalisco", que es el sitio de estudio .

Las micorrizas Vesículo-Arbúsculares (MVA) se caracterizan por formar arbúsculos y vesículas intracelularmente. En algunos géneros, las vesículas pueden no estar presentes, por lo cual algunos autores proponen que esta micorriza debe llamarse solamente arbúscular. Las MVA se consideran como el tipo más ancestral de simbiosis micorrizica. Se encuentra en helechos y en el grupo filogenéticamente más avanzado (Angiospermas) (Lambers *et al.* 1998).

Los hongos que forman asociaciones MVA incluyen alrededor de 150 especies que pertenecen a los géneros *Gigaspora*, *Scutellispora* (Gigasporaceae), *Glomus*, *Sclerocystis* (Glomaceae), *Acaulospora* y *Entrophospora* (Acaulosporaceae) (Morton 1988) pertenecientes al Orden Zygomycetes.

3) Ectendomicorrizas: la colonización en este tipo de micorrizas se lleva a cabo de forma dual en las raíces, es decir, forman un manto cortical interno y penetran intercelularmente en el córtex. En este grupo se encuentran otros tres tipos: Monotropoides, Pyrolacea y Arbutacea (Harley y Smith 1983).



1.3.-Desarrollo de la colonización micorrízica

El proceso de la colonización en general puede ser dividido en los siguientes pasos: 1) activación del propágulo (espora o hifa); 2) crecimiento en el suelo de la hifa; 3) intercepción de la hifa por la raíz; 4) formación de un punto primario de entrada; 5) ramificación del micelio dentro de la raíz para formar una unidad de entrada para que se inicie la colonización; 6) formación de puntos de entrada y colonizaciones secundarias; 7) formación de segmentos de colonización compuestas de varias unidades y 8) formación de propágulos como por ejemplo, las esporas (Wilson 1984a) (figura 2).

Los puntos 1, 2, 3 y 4 forman la etapa llamada precolonización y los puntos 5, 6, 7 y 8 forman la etapa de desarrollo de la micorriza.

La formación de estructuras en los hongos micorrizicos vesículo-arbúsculares (HMVA) una vez que el hongo ha entrado a la raíz se encuentra en el siguiente orden: 1) los hongos producen intracelularmente espirales en la capa subepidérmica celular; 2) se produce un crecimiento intercelular dentro de la corteza de la raíz; 3) los brazos hifales penetran la pared de las células corticales fuera del plasma membranar; 4) se lleva a cabo una diferenciación hifal entre las células para formar estructuras arbúsculares que rodean la membrana plasmática del hospedero y 5) las vesículas son formadas en un estado tardío de la colonización (Allen 1992).

Las bacterias, los nemátodos y los protoctistas (como la *Amoeba*) se asocian con hifas y esporas moribundas, por lo que tienen un pequeño efecto sobre la asociación micorrízica; tales organismos aparentemente matan a hifas y esporas vivas de hongos MVA (Warnock *et al.* 1982). Además, las hifas y esporas de los hongos MVA son consumidas por mamíferos pequeños o marsupiales y de este modo se extienden a nuevas localidades (Brundrett 1991).

c) Disponibilidad de nutrimentos en el suelo.

Cuando los nutrimentos han sido continuamente extraídos del suelo por las plantas o por la lluvia, la velocidad con que se reponga esta pérdida es un factor clave en la regulación de la productividad del suelo, por lo que los ecosistemas que son autosustentables dependen de su capacidad para recircular y acumular los elementos que contienen en el follaje que ha caído en el suelo (Babbar y Ewel 1989).

Como ya se ha dicho, el nivel de agua es muy importante en éstas asociaciones no sólo por la cantidad de CO_2 que se mantenga en el suelo, sino también porque con el estrés hídrico pueden esperarse varios efectos directos en el crecimiento de la planta e indirectos en su nutrición, por ejemplo, en el suelo seco existe una baja difusión de P y una disminución en la capacidad de las raíces para tomarlo (Cuevas 1995), por lo tanto, si la concentración de P en el suelo es baja, las plantas entonces tienen un rendimiento insuficiente presentándose una alta dependencia micorrízica en las plantas capaces de micorrizarse y por lo tanto una alta colonización de hongos MVA (Bolgiano *et al.* 1983; Duce 1987). Por el contrario, si la concentración de P en el suelo es alta, se limita la colonización micorrízica y probablemente los beneficios a las plantas son eliminados (Bolgiano *et al.* 1983). Así, la baja disponibilidad de nutrimentos generalmente aumenta la formación de MVA y la saturación del suelo generalmente la inhibe (Allen 1991).

encuentran las de hongos MVA (Curl y Truelove 1986). Además, dichos exudados pueden promover la germinación y el crecimiento de sus esporas (Graham 1982; Elías y Safir 1987). Por otro lado, pueden ser involucrados en el desencadenamiento de cambios producidos en los hongos como por ejemplo en los procesos de colonización. Estas moléculas constituyen la comunicación temprana con el sistema que regula los procesos de formación micorrizica. Sin embargo, la eficacia de los exudados como promotores del crecimiento fúngico decrece a medida que aumenta la edad de las plantas (Allen 1992).

2.2 Endófito

a) Interacción endofítica

Los hongos micorrizicos son un componente de la microflora del suelo en muchos ecosistemas (Harley 1971). Sus propiedades endofíticas podrían ayudar a determinar la efectividad de las asociaciones micorrizicas incluyendo la cantidad de hifas producidas en la colonización a la raíz, el promedio del crecimiento hifal, la iniciación de la colonización a la raíz y las características fisiológicas como la regulación de absorción o translocación de nutrimentos por las hifas, así como, el intercambio con el hospedero (Kottke y Oberwinkler 1987).

La competencia entre la ocurrencia de endófitas en algunos suelos podría ser reducida si su actividad fuera cronológicamente separada por diferencias fenológicas, por ejemplo, espacialmente por preferencia de substrato o por especificidad del hospedero (Brundrett 1991). Al respecto, Gemma *et al.* (1989) observaron variaciones estacionales en la producción de esporas entre endófitas coexistentes, lo cual indica un antagonismo entre especies.

Asimismo, las hifas micorrizicas de algunos grupos compatibles pueden fusionarse creando una sola red micelial similar a la de las raíces de las plantas. La red micelial resultante puede abarcar varias plantas hospederas y pueden ser de especies vegetales diferentes (Davidson y Christensen 1977, Ogawa 1985). De lo anterior, se entiende que los hongos micorrizicos compiten por espacio a lo largo de la raíz y por nutrimentos en el suelo con otros hongos micorrizicos, lo mismo que con parásitos y hongos no micorrizicos, bacterias e inclusive las raíces de las plantas (Allen y Allen 1992).

Por otro lado, una de las consideraciones ecológicas importantes que se discuten actualmente es que la diversidad de los hongos micorrizicos no necesariamente está en función de la diversidad de especies de plantas, y en cambio el tipo de micorrizas si puede regular la diversidad vegetal (Allen *et al.* 1995). En contraposición, se sabe, que las adaptaciones ambientales de los hongos micorrizicos son ideales para ser determinadas por las plantas hospederas, mientras que por otro lado se sugiere que la fisiología y genética de los hongos junto con su respuesta a la planta y al ambiente regulan su diversidad (*Ibidem*), lo cual de algún modo reconcilia ambas posturas.

b) Inóculo

Existen tres formas de propágulos favorables para producir MVA: 1) esporas, 2) hifas emergiendo de fragmentos de raíces muertas o senescentes y 3) corrimientos de hifas asociados con plantas vivas (Friese y Allen 1991). De estas tres formas las esporas son consideradas como la estructura más práctica para ser dispersada. Al respecto, se ha encontrado que tanto esporas sexuales (Powell 1976; Tommerup 1988a) como esporas asexuales son un propágulo común de hongos MVA (Wilson y Trinick 1982; Tommerup 1984a). Algunos datos sugieren que la talla de los propágulos puede influenciar en la tasa de colonización (Allen 1992), por ejemplo, los datos de Wilson *et al.* (1983) y Wilson (1984a) demostraron que *Gigaspora decipiens* que posee esporas de gran tamaño y produce una larga masa de tubos germinales colonizó mucho más rápidamente que *Glomus fasciculatum* o *Glomus tenue* que poseen esporas más pequeñas.

Por otro lado, un factor que reduce el tiempo antes de la penetración a la raíz es la competencia entre endófitas, de aquí que la competencia entre hongos con igual número de inóculo se lleve a cabo por medio de un propágulo grande o de una rápida activación de las esporas (Allen 1992).

En la sobrevivencia de las poblaciones de hongos, existe una fase crítica que incluye la persistencia de propágulos quiescentes, además de la germinación subsecuente o crecimiento de estos propágulos cuando contactan una raíz susceptible, así como, la sobrevivencia de alguna colonia y la producción de nuevos propágulos antes de la muerte de la raíz (Allen 1992). Por otro lado, se ha encontrado que la esporulación es relativamente cercana al desarrollo de la colonización (Furlan y Fortín 1973) y que la

germinación de las esporas de algunos hongos MVA sólo ocurre después de completarse un período específico de latencia (Bowen 1987).

En suma, la sobrevivencia de los propágulos está influenciada por su estado fisiológico, condiciones de almacenamiento y tiempo de latencia (Tommerup 1988a).

2.3.-Factores edáficos

a) Características bióticas y abióticas del suelo

La diversidad fisiológica, la germinación y la sobrevivencia de los propágulos de hongos MVA responden al pH, humedad, salinidad y temperatura del suelo (Daniels y Hetrick 1984; Bowen 1987).

Con respecto a la temperatura Klopatek *et al.* (1988) mostraron que en suelos con temperaturas altas existe una reducción en la formación de hongos MVA (Abbott y Robson 1991a). Por otro lado, se sabe que los hongos MVA tienen una gran capacidad de retención de agua (Harley y Smith 1983) y que el nivel de agua en el suelo afecta el desarrollo micorrizico (Bolgiano *et al.* 1983).

Además de lo anterior, el impacto que causan los disturbios por humanos, animales de madriguera, etcétera, sobre los hongos MVA, incluye: (i) una reducción en el número de esporas viable, (ii) pérdida de cadenas de hifas en el suelo y/o (iii) evita el crecimiento hifal de una raíz a otra (Jasper *et al.* 1989).

b) Fauna en el suelo.

Existe una vasta gama de invertebrados y vertebrados consumidores de hifas y esporocarpos micorrizicos (Allen 1991). Los fungívoros pequeños son un importante componente del suelo (Coleman 1985) y son sólo probablemente los principales depredadores de hongos micorrizicos (St. John y Coleman 1983). Se tiene bien documentada la existencia de bacterias y hongos parasíticos especialmente sobre el almacenamiento de propágulos de hongos micorrizicos (Paulitz y Menge 1986) que son elementos importantes en la distribución y desarrollo de las micorrizas en el campo (Ross y Runnecutter 1977; Koske 1981).

3.- Las micorrizas en las selvas bajas caducifolias.

La selva baja caducifolia constituye el límite térmico e hídrico de los tipos de vegetación de las zonas cálido-húmedas, y se presenta en zonas con promedio de temperatura anual superior a 20 °C y precipitación anual de 1200 mm como máximo. Sin embargo, lo común es que sean del orden de 800 mm. Se localiza desde el nivel del mar hasta unos 1700 m de altura y presenta una temporada seca muy severa, la cual puede durar hasta siete u ocho meses del año (Pennington y Sarukhán 1998).

En este tipo de ecosistemas la heterogeneidad en espacio y tiempo respecto a la disponibilidad de recursos es adicionalmente modificada por el patrón de estacionalidad de la lluvia con severas restricciones en el período del establecimiento de las plántulas. El establecimiento y el crecimiento de plántulas tienen una oportunidad en un corto período de tiempo, durante el cual, las plántulas enfrentan cambios en la cantidad de luz que penetra a través del dosel, en la cantidad de nutrimentos y agua sólo en el tiempo en que emergen de entre la competencia con las plántulas vecinas (Huante *et al.* 1998). De este modo, la disponibilidad de nutrimentos en estas selvas varía más acentuadamente espacial y temporalmente (Chapin 1980; Chapin *et al.* 1987) que en otras.

Debido a lo anterior, el estrés primario impuesto en la vegetación es la carencia de agua (Fisher y Turner 1978), lo cual puede causar una disminución en la disponibilidad de minerales relativamente inmóviles como el P (Olsen *et al.* 1961).

Por otro lado, en la asociación micorrízica el sistema radicular es muy importante, pues éste responde a las variaciones espaciales y temporales en la ausencia de nutrimentos, por lo tanto, en esta selva puede ser poco eficiente sin las hifas micorrízicas (Bolan *et al.* 1987).

Sin embargo, en la selva baja caducifolia y en general en sistemas áridos las micorrizas han recibido poca atención (Janos 1980; Mikola 1980; Diem *et al.* 1981; Rose 1981; Allen y Allen 1986) en comparación con las selvas tropicales, donde tanto el potencial de ocurrencia como el papel que juegan han sido muy estudiados por Janos (1983) y Alexander (1989), aun a pesar de que el 40% de todas las selvas en regiones tropicales y subtropicales son selvas secas o caducifolias (Murphy y Lugo 1986).

En estas selvas las formas de vida suculentas son frecuentes, especialmente los

géneros *Agave*, *Opuntia* y *Cephalocereus*. Sin embargo, a pesar de lo xerófilo del ambiente las especies de la familia Cactaceae no son abundantes (Pennington y Sarukhán 1998).

3.1.-Estudios de las micorrizas en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

Dos de las características intrínsecas de la selva tropical caducifolia de Chamela, Jalisco en la Costa del Pacífico de México son: 1) la diversidad en especies de plantas y 2) la alta estacionalidad climática con cambios periódicos en la fisonomía de la vegetación (Lott 1985).

En ésta selva el interés sobre los hongos MVA ha sido enfocado principalmente a la vegetación caducifolia y aun, este no es muy abundante.

En algunos estudios se ha analizado la respuesta micorrizica dependiendo de la tasa de crecimiento, por ejemplo, Huante *et al.* (1993) encontraron que la respuesta de crecimiento de cuatro especies de árboles de la selva de Chamela, Jalisco sustenta la hipótesis de que especies de crecimiento rápido como *Ipomoea wolcottiana*, son poco dependientes de micorrizas ante las especies de crecimiento lento e intermedio como *Caesalpinia eriostachys*. *I. wolcottiana* no mostró dependencia de hongos MVA pues la diferencia de crecimiento entre un tratamiento y otro (+ micorrizas y - micorrizas) no resultó significativa. En cambio, para *C. eriostachys*, la diferencia si resultó significativa creciendo más en el tratamiento de + MVA que en el tratamiento carente de ellas.

Sin embargo en el estudio realizado por Borrego (1999) no se encontró una relación significativa entre la dependencia micorrizica y la tasa relativa de crecimiento (RGR) de 34 especies arbóreas en esta selva.

Por otro lado, también se han hecho estudios sobre el impacto que tiene la perturbación de la selva baja caducifolia por el sistema de roza, tumba y quema en la sobrevivencia de los propágulos infectivos de los hongos micorrizicos arbúsculares, así como los cambios en la composición de especies que se dan debido al manejo. Los resultados mostraron una dinámica temporal de producción de esporas similar entre una zona de pradera y una zona de selva, donde la producción de esporas fue estacional y la riqueza de especies no (Aguilar 2000).

No obstante, en la gran diversidad de la selva tropical caducifolia de la costa del

Pacífico de México las cactáceas comprenden 17 especies (Lott 1993) incluyendo especies arborescentes como *Opuntia excelsa*, la cual constituye el 3.3% de la fitomasa en pie de la selva (Martínez-Yrizar *et al.* 1992). Este porcentaje equivale a sólo una especie de las cactáceas que existen en la selva de Chamela, Jalisco, lo que da una idea de la importancia de estas plantas en este ambiente (Rincón *et al.* 1993).

Sin embargo, los únicos trabajos publicados sobre HMVA en cactáceas son el de Rincón *et al.* (1993) y el de Allen *et al.* (1998).

El primero se realizó con *Pachycereus pecten-aboriginum*. Se encontró que el largo total de la raíz es importante en la adquisición de agua, minerales y nutrientes y que uno de los efectos provocados por los hongos MA en las cactáceas es un incremento en el potencial de explotación de los recursos del suelo para favorecer una asignación mayor a la biomasa de la raíz. Esto lo pudieron comprobar al comparar individuos con y sin inóculo micorrízico donde la cantidad de longitud de la raíz por unidad de biomasa (SRL) fue significativamente mayor en los que fueron inoculados. Esto indicó que las cactáceas que tenían inóculo de MVA invirtieron menor biomasa por unidad de raíz (longitud). En este caso, parece que las micorrizas incrementan en general el vigor de las cactáceas favoreciendo la adquisición de agua y nutrientes.

El segundo mostró patrones estacionales en producción de esporas en árboles caducifolios, árboles de fenología alterna y especies de la familia Cactaceae.

De lo anterior, queda entendido que los pocos estudios sobre hongos micorrízicos que se han llevado a cabo en esta selva, se han abocado principalmente a la respuesta de la planta hospedera en su crecimiento. De tal modo que existe una ausencia de conocimiento en el campo de la ecología de las micorrizas, como por ejemplo, sobre velocidad de colonización, de lo cual no existe ningún tipo de información.

4.- Importancia de los hongos micorrízicos en cactáceas

Las cactáceas en primera instancia, no compiten adecuadamente en hábitats donde otras plantas pueden sobresalir más que ellas creándoles sombra profunda (Gibson y Nobel 1990). Por otro lado, durante la época de sequía junto con las plantas caducifolias se encuentran sometidos a un estrés hídrico y por lo tanto, se dificulta la

absorción de los nutrimentos, sin embargo, debe tomarse en cuenta que las cactáceas son perennes y esto les hace más difícil su sobrevivencia en el periodo de sequía.

En estudios realizados con anterioridad se ha encontrado que las raíces de cactáceas son hábilmente colonizadas por MVA. Sin embargo, han recibido relativamente poca atención (Bethlenfalvay *et al.* 1983).

Se ha comprobado la existencia de ésta asociación simbiótica MVA en plántulas, plantas juveniles e individuos adultos de *Mamillaria gaumeri* y *Pterocereus gaumeri* en la selva baja caducifolia del estado de Yucatán, México (Barredo-Pool 1998); en individuos de *Opuntia bigelovii*, *Opuntia acanthocarpa*, *Echinocactus acanthodes* y *Echinocactus engelmannii* en el desierto del estado de California (Bethlenfalvay 1983).

La simbiosis micorrizica resulta de gran importancia para las cactáceas, ya que les ayuda a desempeñarse exitosamente en el periodo más competitivo con la flora de la selva baja caducifolia. Además, resulta de gran interés conocer la dinámica de los HMVA en su rizósfera, ya que las raíces de estas plantas no mueren en el periodo de sequía y no existe información al respecto. Por otro lado, tampoco existe información sobre la posible relación entre la longitud del sistema radicular con los HMVA, lo cual ayudaría a entender algunas cuestiones de tipo ecológicas, como por ejemplo, la relación que tendrían por su carácter perenne respecto de la flora caducifolia, de tal manera que el estudio sobre esta familia en este tipo de ecosistemas es aun amplio y de gran interés.

Objetivos

OBJETIVOS

Los objetivos planteados en este trabajo a partir de las preguntas mencionadas en la introducción y los elementos expuestos en antecedentes, fueron los siguientes:

Objetivo general:

Evaluar el papel de las cactáceas como reservorio de hongos micorrízicos vesículo-arbúsculares (VA) en la época de secas en el suelo de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

Objetivos particulares:

(1) Cuantificar el efecto de la estacionalidad de la lluvia en la selva baja

Hipótesis

A partir de las preguntas y los objetivos planteados se sugieren las siguientes respuestas al estudio.

- (1) Se espera que las raíces de especies perennes como las cactáceas, funcionen como reservorio de hongos MVA en la época de secas y contribuyan a la regeneración del porcentaje de hongos micorrízicos en la rizósfera de otras plantas en el inicio de las lluvias
- (2) Se espera que la densidad de esporas de HMVA varíe en el tiempo dependiendo de las condiciones ambientales, es decir, que sea más alta en lluvias que en sequía.
- (3) Se espera que el porcentaje de colonización por HMVA tenga un comportamiento estacional, siendo mayor en época de lluvias por la benevolencia climática en comparación con la época seca.
- (4) Al aumentar la longitud del sistema radicular de un individuo, la raíz tiende a incrementar su ramificación y el área de exploración, por lo que se espera que el porcentaje de colonización micorrízico y por ende la densidad de esporas de la misma, se incremente a medida que aumente el eje longitudinal de la raíz.
- (5) Partiendo del supuesto que la rizósfera de cactáceas tuviese un papel de reservorio micorrízico durante la época de sequía y por lo tanto mantenga un porcentaje de esporas más elevado que la rizósfera de las otras familias, se espera que plántulas de especies arbóreas caducifolias sean colonizadas más rápidamente en la rizósfera adyacente a las cactáceas que en la rizósfera no adyacente a ellas.

Zona de
estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que se encuentra dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuitzmala, la cual tiene una superficie de 13,142 ha y se localiza en la cuenca del río Cuitzmala. La estación biológica de Chamela está ubicada en el kilómetro 59 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta (Gómez-Pompa 1995) a 2 km de las costas del Pacífico, municipio de la Huerta en el estado de Jalisco, aproximadamente a 19° 30' N y 105° 3' O (Bullock 1986) (Figura 3).

El clima es cálido-subhúmedo (AwO(x)i) y se caracteriza por una temperatura media anual de 24.9 °C con valores máximos de 29.1-32.0 °C y mínimos de 14.8-22.9 °C. Presenta una marcada estacionalidad que exhibe periodos de lluvias (julio-octubre) y de secas (noviembre-junio) bien definidos. La precipitación promedio anual es de 748 mm con un coeficiente de variación del 16% y un rango de 585-961 mm en Chamela (Bullock 1986) y 782 mm en Cuitzmala.

En la figura 4 se observa que la precipitación más alta se presentó en los meses de julio, agosto y septiembre (252.2, 337.2 y 452.3 mm respectivamente) y la más baja en junio y octubre (90.15, 30.46 mm respectivamente). Las temperaturas más elevadas se presentaron en junio, julio, agosto y septiembre (27.79, 27.24, 27.22, 26.61 °C respectivamente) y las más bajas en enero, febrero, marzo, noviembre y diciembre (22.93, 23.72, 22.64, 21.79 y 21.49 °C).

En esta zona se presenta una alta intensidad y una gran variabilidad de ocurrencia de ciclones tropicales y tormentas convectivas durante el verano, ocasionando que la precipitación media anual sea muy variable (García-Oliva et al. 1991). En general, las corrientes superficiales son escasas y existe un gran número de arroyos que llevan agua sólo durante ciertos días de la época de lluvias y durante algunos ciclones. En los periodos de sequía el agua subterránea es probablemente una quinta parte de los arroyos y se ausenta de los cerros (Bullock 1986). El estrés durante este periodo de sequía aumenta por las condiciones del substrato y mejora por la baja radiación del invierno (Barradas y Fanjul 1985).

La marcada estacionalidad climática constituye la característica más conspicua del ecosistema predominante de la región (Miranda y Hernández X 1963).

Es un área predominantemente montañosa con un relieve dominado por lomeríos (Bullock 1986) bajos (20-250 m.s.n.m.) (Solís 1993). La topografía de la zona es 1991).

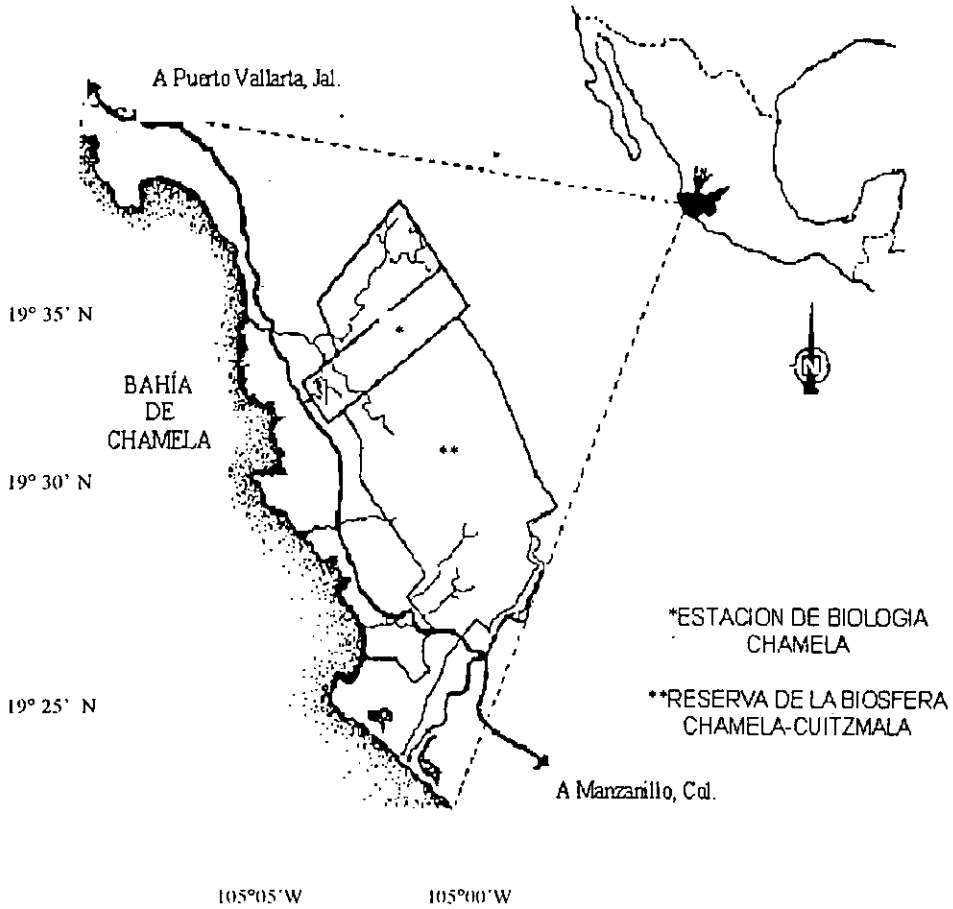


Figura 3. Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM, ubicada en la reserva de la biósfera Chamela-Cuicatlan (Dibujo de Tomás Bravo)

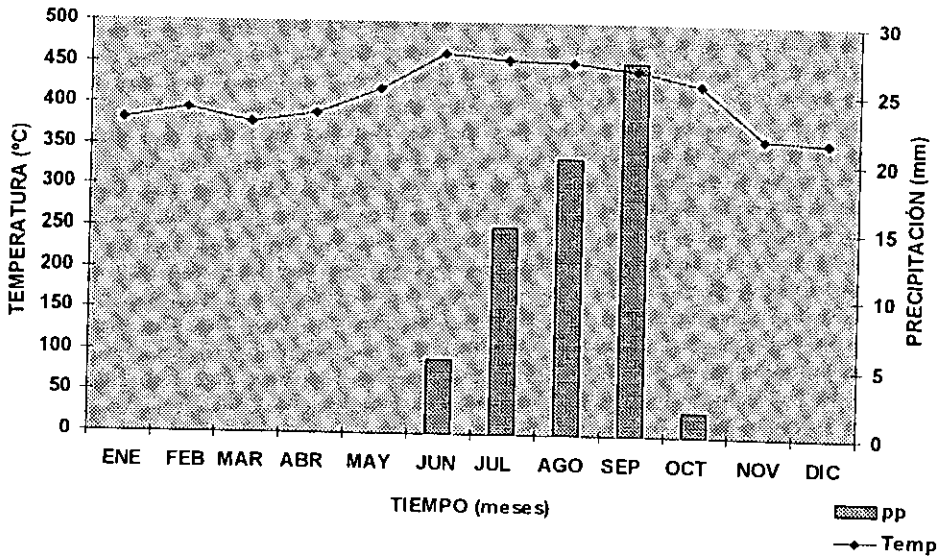


Figura 4. Climograma. Precipitación pluvial (mm) y temperatura (°C) en el año de 1999 en la Estación de Biología Chamela, U.N.A.M. Datos tomados de la página de la Estación de Biología Chamela (<http://www.ibiologia.unam.mx>).

accidentada y las montañas son normalmente de baja elevación (30-150 m ASL) con pendiente de tipo convexo (Barradas 1991). Las pendientes menores al 6% son raras y en cambio los registros de 21% son comunes (Solís 1993). Todo esto permite la presencia de zonas protegidas y expuestas al viento. El suelo presenta un pH neutro (6.89 ± 0.15 $n=10$) con un bajo contenido de materia orgánica ($5.41 \% \pm 1.24$, $n=10$) (Bullock 1986). Además, presenta un buen drenaje y una textura predominantemente arenosa (Barradas 1991).

El tipo de vegetación es denominado como bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978) o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X. 1963). Este tipo de vegetación cubre grandes extensiones en el país desde el estado de Sonora a Chiapas en las costas del pacífico y en el Norte de la Península de Yucatán (Rzedowski 1978).

La estación de Chamela abarca 1600 ha en donde se encuentran alrededor de 1,200 especies de plantas, lo que representa el 62.5% de las especies de plantas presentes en la zona de la Bahía de Chamela (Lott 1993).

La región contiene decenas de especies endémicas que incluyen varios árboles: *Sciadodendron excelsum*, *Jatropha chamelensis*, *Celaenodendron mexicanum*, algunas cactáceas como *Opuntia excelsa* y otras especies como *Agave coliman* (INE y CONABIO 1995).

Dentro de la Estación se distinguen tres tipos de ecosistemas:

I. Selva baja caducifolia: esta selva es la más abundante en la región. Se caracteriza por la alta densidad de plantas en el sotobosque y dosel; la mayoría (95%) de las plantas pierde las hojas durante la época de secas (Rzedowski 1978). La altura promedio de los árboles es de 15 m y la producción de hojas que se concentra entre junio y julio está determinada por la disponibilidad de agua al principio de la época de lluvias. Algunas especies dominantes o muy conspicuas son el iguanero (*Caesalpinia eriostachys*), cuachalalate (*Crescentia alata*) y nopal (*Opuntia excelsa*) (*Ibidem*).

II. Selva mediana subcaducifolia: ésta se distribuye en manchones a lo largo del área de distribución de la selva baja caducifolia, generalmente en zonas con mayor disponibilidad de agua. Se trata de una de las comunidades de distribución más restringida en la reserva. Las especies más conspicuas de ésta vegetación son: cedro macho (*Sciadodendron excelsum*), ramón (*Brosimum alicastrum*), palma de coquito (*Orbignya cohune*) y primavera (*Tabebuia donell-smithii*) (Lott 1993).

III. Selva mediana subperennifolia: se encuentra restringida a los cauces de los arroyos y su extensión es muy limitada. Presenta dos estratos arbóreos bien definidos, uno de 15 m de altura y otro de 16-25 m. Las especies arbóreas más importantes son: *Brosimum alicastrum*, *Astronium graveolens*, *Couepeia polyandra*, *Tabebuia donell-smithii* y *Ficus sp* (Rzedowski 1978).

Material
y Método

1. Diseño experimental

1.1 Trabajo de campo

a) Experimento 1. (Variación micorrizica espacio-temporal)

Para conocer la dinámica espacio-temporal de colonización y abundancia de hongos micorrizicos-vesículo arbúsculares (HMVA) en la rizósfera de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, se trabajó con seis especies de la familia Cactaceae (*Acanthocereus occidentalis*, *Cephalocereus purpusii*, *Opuntia excelsa*, *Opuntia puberula*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Stenocereus chrysocarpus*) (tabla 1).

Tabla 1. Características generales (Familia, Número de costillas, forma de vida y talla máxima) de de [as seis especies de cactáceas (*Achantocereus occidentalis*, *Cephalocereus purpusii*, *Opuntia excelsa*, *Opuntia puberula*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Stenocereus chrysocarpus*) tomadas de (Lott 1993).

| | <i>A. occidentalis</i> | <i>C. purpusii</i> | <i>O. excelsa</i> | <i>O. puberula</i> | <i>P. pecten aboriginum</i> | <i>S. chrysocarpus</i> |
|-------------------------|------------------------|--------------------------|-------------------|--------------------|---------------------------------|--------------------------|
| Familia | Cactaceae | Cactaceae | Cactaceae | Cactaceae | Cactaceae | Cactaceae |
| No. de costillas | 3 alas | 12 costillas | Forma cladodios | Forma cladodios | 11 costillas | 9 costillas |
| Forma de vida | Arbustiva | Arbórea candeliceriforme | Arbórea | Rastrera | Arbórea candeliceriforme | Arbórea candeliceriforme |
| Talla máxima | 4.5 m. | 6 m. | 6-10 m. | 80 cm. | 5-10 m. | 10 m. |

Se realizó un marcaje al azar en el campo, de diez réplicas de individuos adultos de cada una de las especies mencionadas, distribuidas en la reserva de la selva baja caducifolia de la estación biológica de Chamela, Jalisco (Figura 5) en el mes de marzo del año de 1999 en época de secas.

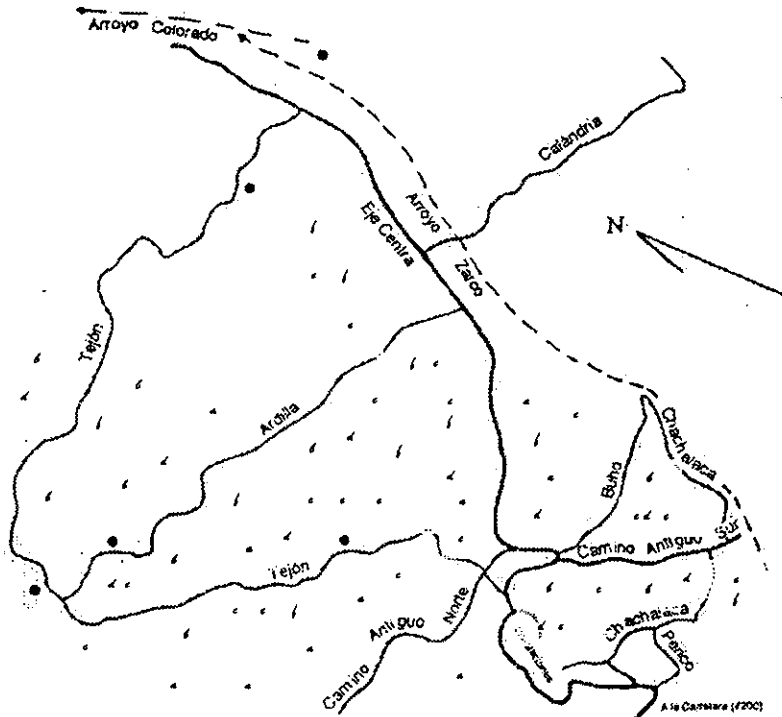


Figura 5. Mapa de las veredas destinadas al estudio dentro de la estación de Biología, Chamela-Cuitzmala y la ubicación de los sesenta individuos de cactáceas en campo. La longitud de las veredas en metros es la siguiente: Ardilla 1380 m, Buho 475 m, Calandria 850, Camino Antiquo Norte 700 m, Camino antiguo Sur 400 m, Chachalaca 1075 m, Eje Central 2500, Perico 210 m, Tejón 3000 m y Verdín 110 m. Las especies marcadas en campo son: *Achantocereus occidentalis* (a), *Cephalocereus purpusii* (b), *Opuntia excelsa* (c), *Opuntia puberula* (d), *Pachycereus pecten-aboriginum* (e) y *Stenocereus chrysocarpus* (f).

Una vez marcados los individuos se procedió a coleccionar muestras de raíces finas y de suelo adyacente a diferentes distancias de una raíz principal en cada réplica. La obtención de raíz se efectuó destubriendo una de las raíces conductoras de cada individuo desde la base del tronco y siguiendo su curso hasta que ésta terminara o fuera imposible seguirla por factores físicos (como hundimientos de la misma o bien por factores bióticos como hormigueros, descomposición de la raíz, etcétera) con el fin de obtener muestras a tres o dos diferentes distancias, donde el número de distancias dependía de la longitud de la raíz de cada especie (Figura 6).

En el caso de *Opuntia puberula*, solo se obtuvo una muestra en todos los individuos. En *Acanthocereus ocridentnlis* dos y en el resto de las especies tres muestras.

Además de las muestras de raíces se tomaron muestras de suelo ($200 \text{ g} \pm$) adyacente a la porción de raíz coleccionada, y una muestra control ($200 \text{ g} \pm$ de suelo) alejada diez metros de donde terminaba la raíz del individuo para asegurar que no hubiese influencia de ésta. Una vez terminada la colecta se tomó la ubicación geográfica de la raíz principal con el fin de no volver a realizar un muestreo posterior en la misma. Finalmente, la raíz era cubierta tratando de afectar lo menos posible al individuo; tanto las raíces como el suelo fueron guardadas en bolsas etiquetadas y posteriormente almacenadas en refrigeración.

Este muestreo se realizó tres veces, uno en época de secas (Marzo (S)) y dos en época de lluvias: uno al principio de las lluvias (Julio (Lli)) y otro al final (Septiembre (Llf)) con el fin de estimar el efecto de la estacionalidad en la variación de la colonización micorrizica VA y la densidad de esporas en la rizósfera, así como evaluar la importancia del carácter perenne de las raíces de cactáceas en la época seca en torno a las MVA con respecto del resto de la selva.

En cada uno de los muestreos se realizó la colecta de raíces y suelo en diferente raíz conductora para tratar de abarcar la mayor área posible de la rizósfera de cada individuo, evitando las raíces en pendientes superiores respecto a cada réplica para evitar varianzas muy altas por el efecto ladera.

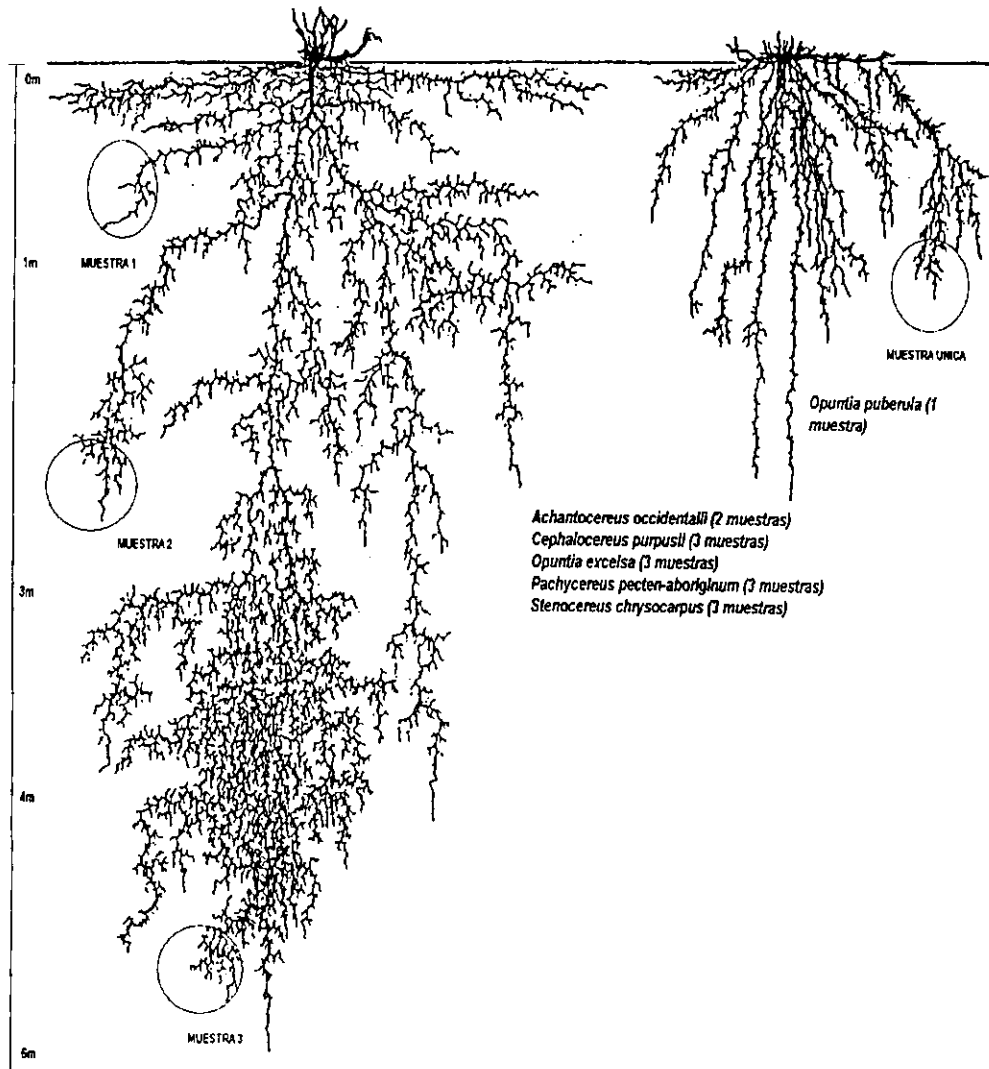


Figura 6. Esquema del muestreo de raíces en las seis especies de cactáceas. A la izquierda se encuentra la longitud de la raíz en metros. La raíz de la izquierda representa al sistema radicular de las especies a las que se les colectó dos o tres muestras y a la derecha una raíz de tamaño pequeño como la de *O. puberula*. Los círculos representan el número de muestra a lo largo de una raíz.

b) Experimento II. (Medición del potencial de inóculo micorrízico en la rizósfera de una cactácea)

Este experimento se llevo a cabo con el propósito de saber que papel juegan las cactáceas en la recolonización de hongos MVA hacia el resto de la selva en el inicio de la época de lluvias debido al carácter perenne de sus raíces en sequía. Para lograr este fin, se midió la velocidad de colonización micorrizica VA asociada a la rizósfera de las cactáceas, comparada con la de una rizósfera no perteneciente a estas en el inicio de la época de lluvias, utilizandose como estimador a plántulas de cinco especies de árboles caducifolios: *Hintonia latiflora*, *Acacia farnesiana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Tabebuia roseae* a *Ipomoea Wolcottiana*- (Tabla 2). Esto se llevo a cabo a finales de junio (17 de junio- 3 de julio de 1999) en el comienzo de las lluvias.

Se obtuvo la germinación de 110 semillas por cada especie (mencionadas anteriormente) dando un total de 510 semillas.

Tabla 2. Características de las plántulas de las cinco especies de árboles caducifolios (*Acacia farnesiana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Hintonia latiflora*, *Ipomoea wolcottiana* y *Tabebuia roseae*) de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. La tasa de crecimiento de cada especie fue tomada de Flores (2000).

| | <i>Hintonia latiflora</i> | <i>Acacia farnesiana</i> | <i>Caesalpinia eriostachys</i> | <i>Tabebuia roseae</i> | <i>Ipomoea wolcottiana</i> |
|------------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------------------|----------------------------|
| Familia | Rubiaceae | Leguminosae | Leguminosae | Bigoniaceae | Convolvulaceae |
| Forma de vida | Arbustiva | Arbustiva | Árborea | Árborea | Árborea |
| Tasa relativa de crecimiento | Lenta | Intermedia | Intermedia | Intermedia | Rápida |

La germinación de las semillas se realizó mediante la escarificación de *A. farnesiana*, e *I. Wolcottiana* y la hidratación de las otras especies. Posteriormente, se colocaron en charolas de plástico con arena sílica previamente humedecida y se cubrieron con plástico transparente al cual se le hicieron orificios para mantener condiciones de humedad y circulación del aire. Las charolas fueron regadas diariamente.

Una vez que emergió la radícula de las semillas se realizó una cosecha inicial de raíz de diez réplicas por especie. Posteriormente, se realizó un transplante de 250 plántulas al campo en dos sitios diferentes previamente seleccionados por la ligera inclinación del suelo y condiciones de luz, en la rizósfera de una *Opuntia excelsa* (sitio uno) ubicada en un terreno de superficie homogénea, y en la rizósfera de árboles caducifolios (sitio dos o testigo) con condiciones de superficie y luz similares al sitio uno, donde no existiese influencia de raíces de cactáceas, a partir de ese día considerado como día cero (con la cosecha inicial) se llevó a cabo en el lapso de 10 días la cosecha de raíces de cinco réplicas por especie en ambos sitios.

1.2. Trabajo de laboratorio

En el laboratorio de la Estación, las muestras de raíces de ambos experimentos fueron teñidas utilizando la técnica de Koske y Gemma (1989).

a) Tinción de raíces

- 1) Se lavaron las raíces con agua corriente hasta quedar libres de suelo.
- 2) Se colocaron a baño María sometidas a hidróxido de potasio (KOH) al 25% por diez minutos con el propósito de iniciar una aclaración.
- 3) Se lavaron nuevamente con agua corriente para retirar el KOH
- 4) Se sometieron a peróxido de oxígeno (H_2O_2) hasta que se aclararon, el tiempo varió de 1 a 30 días en Marzo (S) y de 1 a 5 días en Julio (Ll) y Septiembre (Ll) en las raíces de las especies de cactáceas. En *C. eriostachys* a *I. wolcottiana* el tiempo fue de 12 hrs. Las especies restantes no requirieron del uso de agua oxigenada pasando enseguida al siguiente paso.
- 5) Se colocaron durante veinte minutos en ácido clorhídrico (HCl) al 25% con el fin de que penetrara el azul de tripano (G) al que se sometieron posteriormente por espacio de veinte minutos a baño María.
- 7) Una vez teñidas se almacenaron en lactoglicerina para una posterior cuantificación de porcentaje de colonización por MVA.

b) Cuantificación de colonización micorrízica VA

La medición del porcentaje de colonización por hongos MVA se realizó por medio de la técnica "Gidline intersection" utilizando el método del microscopio compuesto (McGonigle et al. 1990).

En las raíces de cactáceas:

- 1) Las raíces fueron segmentadas en fragmentos de 1 cm, logrando un total de 100 cm por cada distancia en cada réplica por especie.
- 2) Los segmentos de raíz se montaron en cubreobjetos con alcohol polivinílico (APV) para poder ser observados al microscopio óptico OLYMPUS BH-2.
- 3) Se realizó un conteo de estructuras fúngicas (hifas, arbusculos, vesículas, ovillos, hifas asociadas a arbusculos y vesículas a intersecciones sin estructuras fúngicas) en 100 intersecciones por individuo, utilizando la reglilla del ocular del microscopio.

En las raíces de las plántulas caducifolias:

- 1) Se realizó la observación de estructuras fúngicas en toda la raíz obtenida que dependía del día de cosecha y de la especie.

c) Extracción de esporas MVA

Para el aislamiento de esporas se utilizó la técnica de tamizado en humedo de 100 g de suelo seco por decantación. Posteriormente, las muestras de suelo fueron sometidas a centrifugación en gradientes de densidad de sacarosa ((Daniels y Skipper 1983).

Lo anterior se realizó de la siguiente forma: 1) las muestras de suelo fueron pesadas en seco hasta obtener 100 g, posteriormente, 2) fueron pasadas por tamices de 1.19 mm, 0.59 mm y 0.074 mm en el orden mencionado con ayuda de agua corriente. 3) Se prepararon gradientes de glucosa al 60% y 20%, enseguida 4) se colocaron 15 ml en cubetas de centrifuga (la solución al 20% se colocó primero y posteriormente la de al 60% quedando bajo la primera solución para formar un gradiente). 5) Las cubetas fueron centrifugadas por 10 minutos a una velocidad de 3000 r.p.m. en una centrifuga IEC HN-SII Centrifuge. 6) El sobrenadante fue decantado en pequeños tamices de 153 y 36 micras de abertura donde se lavaron con agua corriente para quitar los residuos de azúcar. 7) Finalmente las esporas obtenidas se fijaron en formol-Ac. acético-Alcohol (FAA) para su posterior conteo.

d) Conteo de esporas

Las esporas obtenidas de la centrifugación. 1) fueron decantadas (Daniels y Skipper 1983) en un sistema de microfiltración (Micro Filtration Systems) de nitrato de celulosa con un tamaño de poro de 0.45 μ m y 47mm de diámetro como superficie total y posteriormente 2) contadas al microscopio estereoscópico (Olympus SZ-PT) con ayuda de un cuentabultos y una jeringa para insulina. Posteriormente 3) se realizó una separación de esporas por forma, tamaño y color por medio de una jeringa para insulina y 4) algunas esporas fueron montadas en una gota de alcohol polivinílico (APV) y de Meltzer (para detectar compuestos amiloides y dextrinoides de la pared de la espora, tiñéndose de colores que van de amarillo a rosa).

1.3. Análisis estadístico

a) Densidad de esporas eespacio-temporal

Con el objeto de saber si existían diferencias significativas en la densidad de esporas con respecto de la estacionalidad (secas, inicio de lluvias y finales de lluvias) y la distancia (1, 2 o 3) por especie, se aplicó un análisis de varianza multifactorial (ANOVA) y una prueba de Tukey. Para ello se transformaron los datos de esporas de las seis especies de cactáceas a raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de 1) Homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett) y 2) Normalidad de errores (Sokal y Rohlf 1981). El ANOVA se realizó usando el programa STATISTICA (StatSoft 1995). Los factores fueron tiempo (Marzo (S), Julio (Ll) y Septiembre (Ll)) y distancia, teniendo como variable independiente al No. de esporas/ 100g de suelo en cada especie.

Los datos de la especie *S. chrysocarpus* se corrieron aparte para el factor tiempo, ya que solamente fueron utilizados los datos de los meses de Marzo (S) y Julio (Ll) debido a la falta de datos del tercer muestreo.

Posteriormente, con el fin de observar la tendencia del número de esporas de hongos MVA y su colonización a través de la distancia de la raíz y del tiempo, se realizaron para cada mes en cada especie, ajustes por medio de regresiones lineales en el programa Table-Curve.

b) Densidad de esporas fuera del área de influencia de las cactáceas

Con la finalidad de saber si las cactáceas actúan como reservorio MVA en la época de secas (Marzo (S)) y saber si existían diferencias en densidad de esporas entre las seis especies de cactáceas con respecto de sus controles (sitios alejados de su rizósfera) en cada uno de los meses en que se realizó la colecta, se llevaron a cabo pruebas t de Student por medio del programa STATISTICA (StatSoft 1995) para lo que se llevaron a cabo transformaciones de los datos del número de esporas a raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de 1) Homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett) y 2) Normalidad de errores (Sokal y Rohlf 1981).

Se tomaron en cuenta únicamente los datos de la distancia mas alejada de cada individuo por especie, considerando que fue la distancia en donde se registró mayor número de esporas. En *S. chrysocarpus* se utilizaron solamente los datos de Marzo (S) y Julio (Lli).

c) Porcentaje de colonización micorrízica espacio-temporal.

Una vez obtenidos los datos de estructuras de hongos MVA en las raíces observadas al microscopio se obtuvo el porcentaje de colonización total por medio de la siguiente fórmula:

$$C\% = \frac{(Q + U) 100}{W}$$

donde: C% = porcentaje total de colonización por HMVA

Q = arbusculos

U = hifas asociadas

W = Y - (P+Q+R+S+T+U+V)

donde: P = no colonización

Q = arbusculos

R = arbusculos+vesículas

S = vesículas

T = coils

U = hifas asociadas

V = hifas no asociadas

Con los datos obtenidos del porcentaje de colonización MVA se realizaron transformaciones (Tabla 3) y se aplicó un análisis de varianza factorial (ANOVA) con el programa STATISTICA (StatSoft 1995), para el factor tiempo (secas, lluvias iniciales y lluvias finales) y el factor distancia con respecto de la colonización por hongos MVA. Posteriormente, se aplicaron pruebas de Tukey para los datos de las seis especies. En la especie *S. chrysocarpus* solo se tomaron en cuenta los datos de las épocas de secas y lluvias iniciales.

Tabla 3. Transformaciones llevadas a cabo en los datos de colonización MVA de la raíz de las seis especies de cactáceas para cumplir con los supuestos de 1) Homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett), 2) Normalidad de errores y 3) con el fin de poder realizar el análisis de varianza factorial (ANOVA) (Sokal y Rohlf 1981).

| --ESPECIE | TRANSFORMACION |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| <i>Opuntia excelsa</i> | LOG. NATURAL DE LA RAÍZ DEL ARCOSENO |
| <i>Cephalocereus purpusii</i> | ARCOSENO |
| <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> | RAÍZ DEL ARCOSENO |
| <i>Stenocereus chrysocarpus</i> | ARCOSENO |
| <i>Achantocereus occidentalis</i> | LOG. NATURAL DE LA RAÍZ DEL ARCOSENO |
| <i>Opuntia puberula</i> | RAÍZ DEL ARCOSENO |

Posteriormente, se realizaron ajustes por medio de regresiones lineares en el programa Table-Curve con el fin de conocer la relación entre la colonización micorrizica a lo largo de la raíz contra el tiempo.

A continuación, con el fin de observar la variación del porcentaje de estructuras MVA a través del tiempo en cada especie, a partir del porcentaje de cada estructura MVA observada (hifas, vesículas y arbusculos) se obtuvo un porcentaje promedio por cada estructura en cada réplica y posteriormente en cada especie (sin tomar en cuenta la distancia) en cada mes de colecta. La variación de frecuencia de estructuras MVA se obtuvo por medio de histogramas.

d) Velocidad de colonización micorrízica

Una vez que los datos micorrízicos fueron obtenidos en cada una de las especies *A. farnesiana*, *C. eriostachys*, *H. latilora*, *I. Wolcottiana* y *T. rosea* para cada sitio (rizósfera de una cactácea y rizósfera testigo), se obtuvo el porcentaje de colonización bajo la misma fórmula que en las raíces del experimento uno.

El porcentaje de colonización MVA del sitio uno (rizósfera de *O. excelsa*) se comparó con el del sitio testigo (árboles caducifolios), por medio de un análisis no paramétrico (Kruskal Wallis) en el programa STATISTICA (Stat Soft 1995) debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad (Sokal y Rohlf 1981).

A continuación se obtuvieron promedios de los datos por día en las cinco especies para cada sitio, a los cuales se les sacaron proporciones con el fin de acotar a la unidad.

Con el objeto de observar la tendencia de la colonización micorrízica respecto del tiempo y del sitio en cada especie (una vez obtenidas las proporciones), se aplicaron ajustes por medio de regresiones lineares en el programa Table-Curve. Finalmente, se obtuvo la velocidad máxima de colonización por HMVA de cada especie en ambos sitios por medio de la primera derivada máxima (d_{max}) de cada curva.

Finalmente en la figura número 7, se muestra el diagrama de flujo general del trabajo.

Diagrama de flujo.

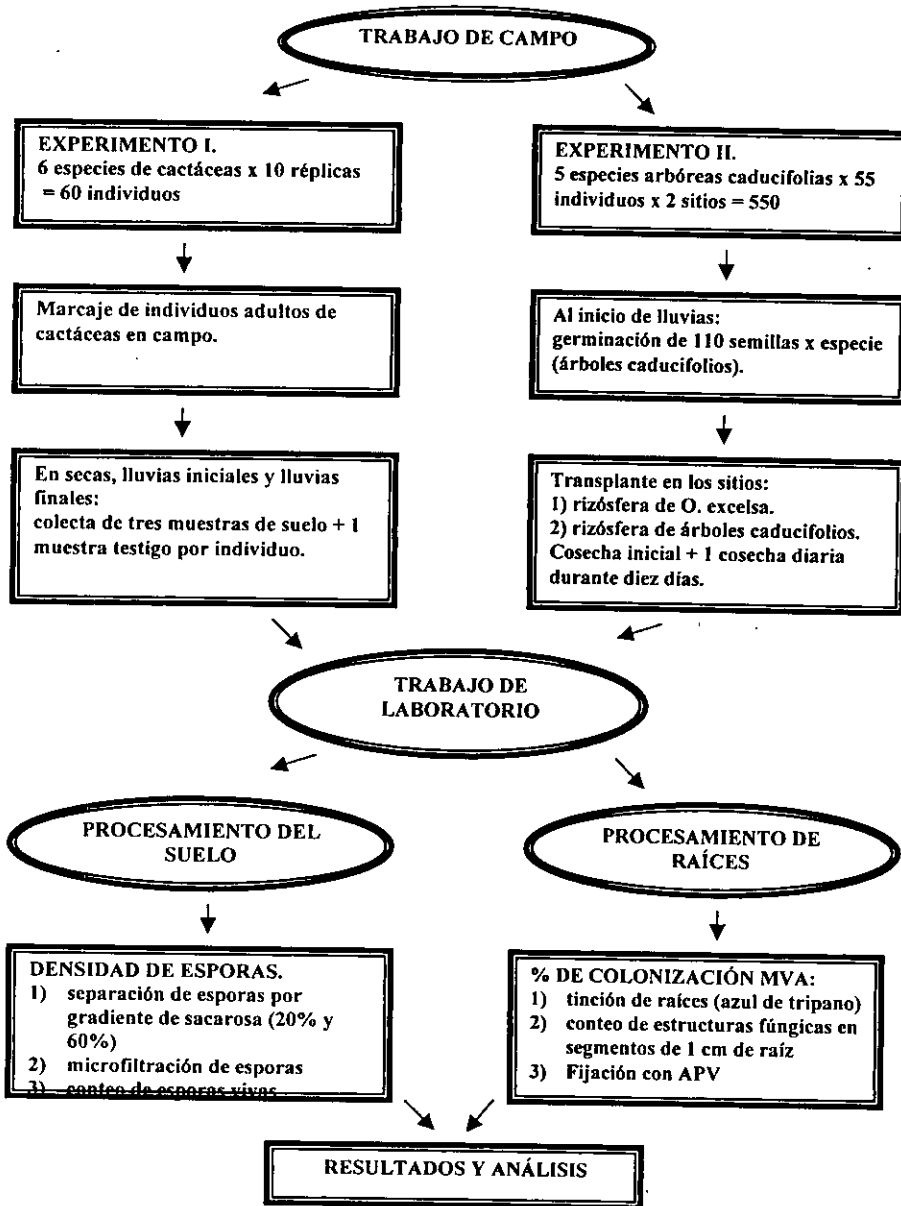


Figura 7. Diagrama general del trabajo de campo

Análisis de resultados

En la tabla 4 se muestra la velocidad de la tasa relativa de crecimiento (TRC) de las especies vecinas de las cactáceas de este trabajo, las cuales en estudios anteriores se ha encontrado que las que tienen una TRC rápida poseen baja dependencia hacia formar micorrizas. Las especies con TRC lenta tienen alta dependencia hacia formar micorrizas como *Celaenodendron mexicanum*. Por último, tenemos a las especies con TRC intermedia, las cuales tienen una dependencia intermedia entre las anteriores hacia la micorrización, por ejemplo *Caesalpinia eriostachys* (Huante *et al.* 1993). Las especies *O. excelsa*, *O. puberula*, *C. purpusii* y *S. chrysocarpus* presentaron un mayor porcentaje de especies vecinas con TRC intermedia (59.25%, 53.84%, 34.78% y 52.63% respectivamente), seguido por especies de TRC rápida (29.62%, 23.07%, 30.43% y 26.31% respectivamente) y por último de lento (11.11%, 19.23%, 26.08%, 10.52% respectivamente). En el caso de *A. occidentalis*, el mayor porcentaje fue con TRC rápida (40.90%), seguidas de especies con TRC intermedia (36.36%) y por último de TRC lenta (18.18%). Por último, *P. pecten-aboriginum* presentó un mayor porcentaje de especies vecinas con TRC intermedia (52.38%) y el porcentaje de especies vecinas con TRC rápida (19.04%) y lento (19.04%) fue igual.

Por lo que respecta a la fauna encontrada, asociada a las raíces, se observó una gran homogeneidad de riqueza en todas las especies. Sin embargo, la presencia de los organismos encontrados fue estacional. El grupo dominante, establecido por los ácaros y sus huevecillos, se exhibió en los tres meses en los que se realizaron las colectas (Marzo (S), Julio (Lli) y Septiembre (Llf)), lo mismo que un grupo no dominante como fue el de los escorpiones; la presencia de *Phyllophaga sp.* fue sólo en el mes de Marzo (S), mientras que los oligoquetos (lombrices de tierra) se presentaron tanto en Julio (Lli) como en Septiembre (Llf).

En cuanto a la cantidad de raíces absorbentes, así como a la accesibilidad en el campo de las raíces conductoras (tabla 4), *O. excelsa* y *O. puberula* presentaron raíces conductoras de forma superficial en su mayoría y en abundancia intermedia las absorbentes. *C. purpusii* y *A. occidentalis* mostraron una mayor presencia de raíces conductoras en forma superficial y en cantidad abundante las absorbentes. Finalmente, *S. chrysocarpus* y *P. pecten-aboriginum* exhibieron en la mayoría de sus individuos raíces conductoras de difícil acceso (las cuales tendían a hundirse) y la cantidad de las raíces absorbentes fue en general escasa.

Tabla 4- Tres características importantes en el proceso de micorrización encontradas en *O. excelsa*, *O. puberula*, *C. purpusii*, *A. occidentalis*, *S. chrysocarpus* y *P. pecten-aboriginum*: 1) Árboles vecinos con tipo de tasa de crecimiento: lenta (L), intermedia (I) y rápida (R), obtenidas de Flores (2000); 3) fauna de la rizosfera; 4) características de la raíz: raíces principales y cantidad de raíz absorbente.

| ESPECIE | RÉPLICA | ARBOLES VECINOS | FAUNA DE LA RIZOSFERA | CARACTERÍSTICAS CUALITATIVAS DE LA RAÍZ |
|------------------------|---------|---|---|---|
| <i>Opuntia excelsa</i> | 1 | <i>Caesalpinia coriaria</i> I, <i>Cordia alliodora</i> R, <i>Caesalpinia criostachys</i> I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 2 | <i>Caesalpinia criostachys</i> I, <i>Heliocarpus pallidus</i> R, <i>Ipomoea wolcottiana</i> R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 3 | <i>Casearia tremula</i> L, <i>Caesalpinia platyloba</i> I, <i>Caesalpinia criostachys</i> I. | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 4 | <i>Cnidocolus multilobus</i> R, <i>Cordia elaeagnoides</i> R, <i>Cordia alliodora</i> R, <i>Jacquinia pungens</i> L. | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 5 | <i>Caesalpinia criostachys</i> I, <i>Caesalpinia platyloba</i> I. | -ácaros -huevecillos -escorpiones | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 6 | <i>Caesalpinia sclerocarpa</i> I, <i>Cordia alliodora</i> R, <i>Caesalpinia criostachys</i> I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 7 | <i>Albizia occidentalis</i> I, <i>Tabebuia rosea</i> I. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: escasa |
| | 8 | <i>Ipomoea wolcottiana</i> I, <i>Cocoloba barbadensis</i> L, <i>Guazuma ulmifolia</i> R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos | Raíces conductoras: de difícil acceso Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 9 | <i>Ruprechtia fusca</i> L. | -ácaros -huevecillos, -escorpiones | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 10 | <i>Plumeria ngra</i> I, <i>Crescentia alata</i> I, <i>Tabebuia donnell-smithii</i> I | -ácaros -huevecillos. -escorpiones | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |

Continua

| | | | | |
|-------------------------|----|---|---|---|
| <i>Opuntia puberula</i> | 1 | Amphipterygium adstringens R. Swietenia humilis L. | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 2 | Caesalpinia criostachys I. Jacuina pungens L. | -ácaros. -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 3 | Spondia purpurea I. Cordia alliodora R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 4 | Thouinia paucidentata I. Chloroleucon manguicense I Cordia alliodora R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 5 | Caesalpinia cortaria I. Caesalpinia platyloba I. | -ácaros -huevecillos. -Uropigidos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 6 | Acacia farnesiana I. Apoplanesia paniculata I. Caesalpinia sclerocarpa I | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 7 | Heliocarpus pallidus R. Caesalpinia platyloba I. Ipomoea wolcottiana R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras: superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 8 | Heliocarpus pallidus R. Caesalpinia criostachys I. Caesalpinia platyloba I. | -ácaros -huevecillos. -anélidos | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 9 | Caesalpinia criostachys I. Guapira macrocarpa (L). | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 10 | Thouinia paucidentata I. Celaenodendron mexicanum L, Recchia mexicana L. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |

Continuación de la tabla 4

| | | | | |
|-------------------------------|----|--|--|--|
| <i>Cephalocereus purpusii</i> | 1 | Cnidocolus multilobus R Jatropha standleyi L. Plumeria rubra I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 2 | Caesalpinia coriaria I. Algunas leguminosas (¿). | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 3 | Casearia tremula L. Caesalpinia coriaria I. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 4 | Plumeria rubra I, arbustos de troncos delgados (¿). | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 5 | Amphipterygium adstringens R. Thouinia paucidentata I. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 6 | Caesalpinia coriaria I, Enterolobium cyclocarpum I. | -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 7 | Recchia mexicanum L. Amphipterygium adstringens R. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 8 | Coccoloba barbadensis L. Ceiba pentandra R. Cochlospermum vitifolium R. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 9 | Plumeria rubra I, Celaenodendron mexicanum-L. Cnidocolus multilobus R.. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 10 | Jatropha standleyi L. Ceiba pentandra R. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |

Continuación de la tabla 4

| | | | | |
|-----------------------------------|----|---|--|---|
| <i>Achantocereus occidentalis</i> | 1 | Caesalpinia eriostachys I, Tabebuia rosea I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 2 | Plumeria rubra I, Jatropha standleyi L, Cuidoscolus multilobus R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 3 | Coccoloba barbadensis L, Acacia farnesiana I, Caesalpinia platyloba I. | -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 4 | <i>Apoplanesia paniculata I.</i> | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 5 | Guazuma ulmifolia R, Algunas leguminosas y arbustos de troncos delgados (¿). | -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 6 | Celaenodendron mexicanum L, Coccoloba barbadensis L. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. -escorpiones | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 7 | Cordia alliodora R, Heliocarpus pallidus R, Coclospermum vitifolia R. | -ácaros -huevoecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 8 | Ipomoea wolcottiana R, Thouinia paucidentata I. | -ácaros, -huevoecillos. -escorpiones. -oligoquetos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 9 | Caesalpinia eriostachys I, Heliocarpus pallidus R, Guapira macrocarpa (¿). | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 10 | Cochlospermum vitifolium R Guazuma ulmifolia R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevoecillos. | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |

Continuación de la tabla 4

| | | | | |
|---------------------------------|----|--|--|--|
| <i>Stenocereus chrysocarpus</i> | 1 | Caesalpinia eriostachys I. Amphipterygium adstringens R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 2 | Casahuate tremula L. Jacuina pungens L. | -ácaros -huevecillos. -escorpiones | Raíces conductoras : superficiales. Cantidad de raíz absorbente: abundante. |
| | 3 | Guapira macrocarpa (L.). | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -escorpiones. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 4 | Caesalpinia eriostachys I. Thouinia paucidentata I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. -oligoquetos.. | Raíces conductoras: de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: intermedia. |
| | 5 | Spondia purpurea I. Caesalpinia eriostachys I. Cordia alliodora R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente. Escasa. |
| | 6 | Caesalpinia coriaria I. Plumeria rubra I. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras: de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 7 | Pithecellobium dulce R. Crescentia alata I. | -ácaros -huevecillos. -Nidos de hormiga. | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 8 | Acacia farnesiana I. Cordia alliodora R. Heliocarpus pallidus R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 9 | Enterolobium cyclocarpum I | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 10 | Albizia occidentalis I. | -ácaros -huevecillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente. Intermedia. |

Continuación de la tabla 4

| | | | | |
|--------------------------------------|----|--|---|---|
| <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> | 1 | Caesalpinia eriostachys I. Cordia alliodora R. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 2 | Ceiba pentandra R. Tabebuia domell-smithii Jacuina pungens L. | -ácaros -huevo-cillos, I -escorpiones | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 3 | Amphipterygium adstringens R. | -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 4 | Chloroleucon mangüense I Caesalpinia platyloba I. | -ácaros -huevo-cillos, -oligoquetos. -escorpiones. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 5 | Guapira macrocarpa (¿). Caesalpinia coriaria I. | -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 6 | Jatropha standleyi L. Acacia farnesiana I. | -ácaros -huevo-cillos, -oligoquetos | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 7 | Jatropha standleyi L. Ipomoea wolcottiana R. Algunas leguminosas (¿). | -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 8 | Spondia purpúrea I. | -Phyllophaga sp. -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 9 | Caesalpinia eriostachys I. Thouinia paucidentata I. Enterolobium cyclocarpum I | -ácaros -huevo-cillos. -oligoquetos. -escorpiones | Raíces conductoras : de difícil acceso (se hunden). Cantidad de raíz absorbente: escasa. |
| | 10 | Thevetia ovata L. Chloroleucon mangüense I | -ácaros -huevo-cillos. | Raíces conductoras : de difícil acceso. Cantidad de raíz absorbente: escasa. |

Continuación de la tabla 4

1. Variación espacio-temporal de la densidad de esporas en la rizósfera de cactáceas

Con el objeto de conocer la dinámica de la densidad de esporas micorrizicas en la rizósfera de cactáceas, se tomó en cuenta el número de esporas/100 g de suelo en función de dos factores: 1) distancia (1, 2 y 3 dependiendo de la longitud de la raíz de cada especie) y 2) tiempo: Marzo (S), Julio (Lli) y Septiembre (Llf), donde el primer mes representa la época seca, el segundo el inicio del periodo de lluvias y el tercero el final de éstas.

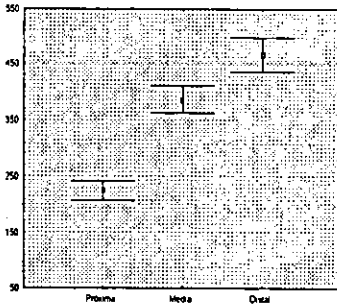
Con respecto a *S. chrysocarpus*, debido a la ausencia de datos de la tercera colecta en algunas réplicas, se trabajó únicamente con dos meses (Marzo (S) y Julio (Llf)) y sus respectivas distancias para la realización del ANOVA y los análisis estadísticos posteriores.

En las seis especies de cactáceas (*O. excelsa*, *C. purpusii*, *P. pecten-aboriginum*, *S. chrysocarpus*, *A. occidentalis* y *O. puberula*), el análisis de varianza factorial (figuras 8 y 9) resultó significativo ($p < 0.05$) para ambos factores (distancia y tiempo) en las cinco primeras especies, mientras que para la última especie sólo se realizó el ANOVA para el segundo factor, puesto que sólo se obtuvo una distancia dado el tamaño de su raíz (Tabla 5).

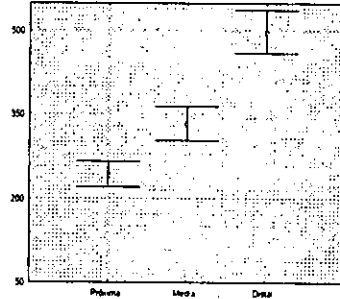
Los resultados indican que existen diferencias significativas en cuanto al número de esporas/100 g de suelo a través del tiempo y la distancia de la rizósfera. La prueba de Tukey realizada para cada variable independiente (distancia y tiempo), indicó diferencias significativas ($p < 0.05$) en el número de esporas entre los tres meses de colecta para todas las especies con excepción de *S. chrysocarpus* donde se analizaron únicamente dos (Marzo (S) y Julio (Lli)), así como para las distancias en cada especie (tres distancias las cuatro primeras especies y dos la última) (Tabla 6).

Con los resultados anteriores se deducen dos puntos importantes con respecto de la densidad de inóculo micorrízico en cactáceas de selva baja caducifolia: 1) éste cambia a través de la distancia de la raíz de un individuo y 2) varía en el tiempo en la selva baja caducifolia de Chamela, es decir, tiene un comportamiento estacional, observándose un aumento en el inicio de las lluvias (Julio (Lli)) y un decremento en el periodo de secas (Marzo (S)).

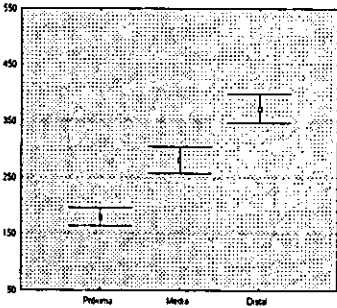
Número de esporas/100 g de suelo



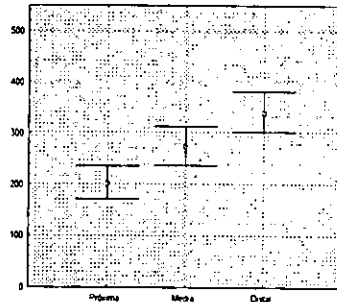
Opuntia excelsa



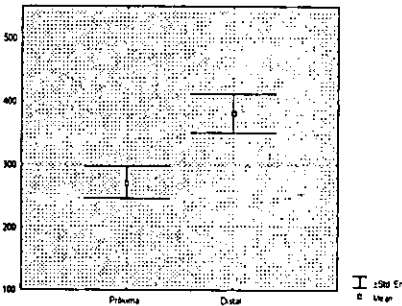
Cephalocereus purpusii



Pachycereus pecten-aboriginum



Stenocereus chrysocarpus

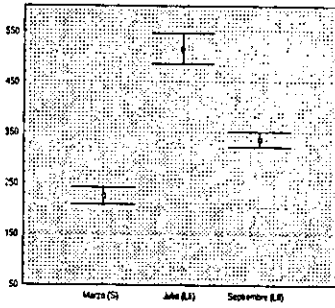


Achantocereus occidentalis

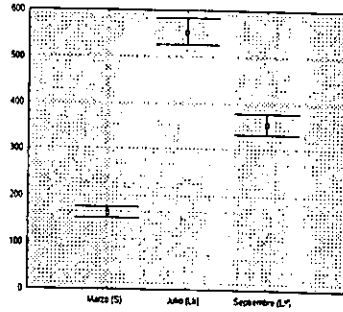
Distancia (categorías)

Figura 8. Variación del número promedio de esporas/100 g de suelo a través de tres diferentes distancias de la rizósfera, en seis especies de cactáceas en la selva baja caducifolia de Chanela, Jalisco. Los cuadrados (■) representan el promedio de las muestras y las barras (τ) el error estándar. N=10

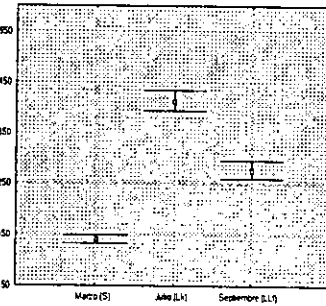
Número de esporas/100 g de suelo



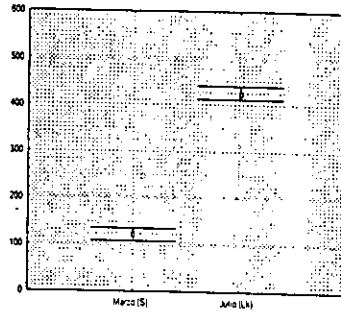
Opuntia excelsa



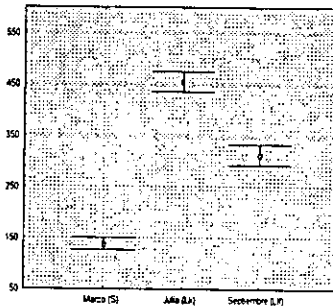
Cephalocereus purpusii



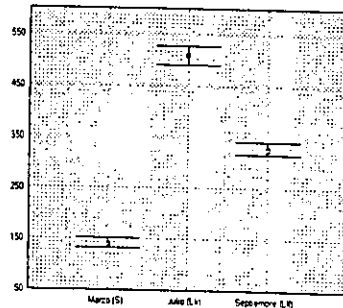
Pachycereus pecten-aboriginum



Stenocereus chrysocarpus



Achantocereus occidentalis



Opuntia puberula

Tiempo (meses)

Figura 9. Variación del Número promedio de esporas/100 g de suelo en la rizósfera de seis especies de cactáceas a través del tiempo en diferentes meses del año: Marzo (S) (sequia), Julio (LI) (lluvias iniciales) y Septiembre (LII) (lluvias finales) en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Los cuadrados (■) muestran los promedios y las barras (I) el error estándar. N=10.

Tabla 5. Análisis factorial de varianza de seis especies de la familia Cactaceae: *Opuntia excelsa* (O.e.), *Cephalocereus purpusii* (C.p.), *Pachycereus pecten-aboriginum* (P.p-a.), *Achantocereus occidentalis* (A.o.), *Stenocereus chrysocarpus* (S.c.) y *Opuntia puberula* (O.p.) para la variable: número de esporas (NE). Donde 1= Época (secas, lluvias iniciales y lluvias finales) y 2= Distancia (1, 2 y 3 de la rizósfera de cactáceas).

| Especie | Variable | Factor | Suma de Cuadrados | g.l. | Cuadrado Medios | F | p |
|---------|----------|--------|-------------------|------|-----------------|--------|--------|
| O.e. | NE | 1 | 455.101 | 81 | 1.723 | 264.21 | 0.001 |
| | | 2 | 349.930 | 81 | 1.723 | 203.14 | 0.001 |
| C.p. | NE | 1 | 869.799 | 81 | 1.471 | 591.10 | 0.0001 |
| | | 2 | 344.862 | 81 | 1.471 | 234.36 | 0.001 |
| P.p-a. | NE | 1 | 540.197 | 81 | 1.050 | 514.27 | 0.001 |
| | | 2 | 262.924 | 81 | 1.050 | 250.30 | 0.01 |
| A.o. | NE | 1 | 577.996 | 54 | 0.475 | 121.95 | 0.001 |
| | | 2 | 151.023 | 54 | 0.475 | 317.71 | 0.01 |
| S.c. | NE | 1 | 476.77 | 54 | 2.188 | 678.16 | 0.0001 |
| | | 2 | 102.98 | 54 | 2.188 | 47.29 | 0.001 |
| O.p. | NE | 1 | 1988.1 | 27 | 2168.363 | 79.53 | 0.0001 |
| | | | | | | | |

Tabla 6. Comparación múltiple de medias (Prueba de Tukey) para seis especies de cactáceas (*Opuntia excelsa*, *Cephalocereus purpusii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Achantocereus occidentalis*, *Stenocereus chrysocarpus* y *Opuntia puberula*). Donde 1= SECAS, 2= LLUVIAS INICIALES, 3= LLUVIAS FINALES, NS= NO SIGNIFICATIVO ($P > 0.05$).

| Especie | Época | 1 | 2 | 3 |
|--------------------------------------|-------|---------|--------|--------|
| <i>Opuntia excelsa</i> | 1 | NS | 0.001 | 0.0001 |
| | 2 | 0.001 | NS | 0.0001 |
| | 3 | 0.0001 | 0.0001 | NS |
| <i>Cephalocereus purpusii</i> | 1 | NS | 0.0001 | 0.001 |
| | 2 | 0.0001 | NS | 0.001 |
| | 3 | 0.001 | 0.001 | NS |
| <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> | 1 | NS | 0.001 | 0.001 |
| | 2 | 0.001 | NS | 0.001 |
| | 3 | 0.01 | 0.001 | NS |
| <i>Achantocereus occidentalis</i> | 1 | NS | 0.0001 | 0.01 |
| | 2 | 0.0001 | NS | 0.01 |
| | 3 | 0.001 | 0.01 | NS |
| <i>Stenocereus chrysocarpus</i> | 1 | NS | 0.01 | _____ |
| | 2 | 0.01 | NS | _____ |
| <i>Opuntia puberula</i> | 1 | NS | 0.0001 | 0.01 |
| | 2 | 0.0001 | NS | 0.01 |
| | 3 | 0.00001 | 0.01 | NS |

En la figura 10, se puede observar la relación espacio-temporal que existe respecto a la densidad de esporas por medio de regresiones lineares en cinco especies (*O. excelsa*, *C. purpusii* y *P. pecten-aboriginum*, *Stenocereus chrysocarpus*, *Achantocereus occidentalis* y *Opuntia puberula*), la cual resultó significativa ($p < 0.05$) en cuanto a la relación entre las variables distancia y número de esporas/100 g de suelo (para datos de significancia ver Tabla 7).

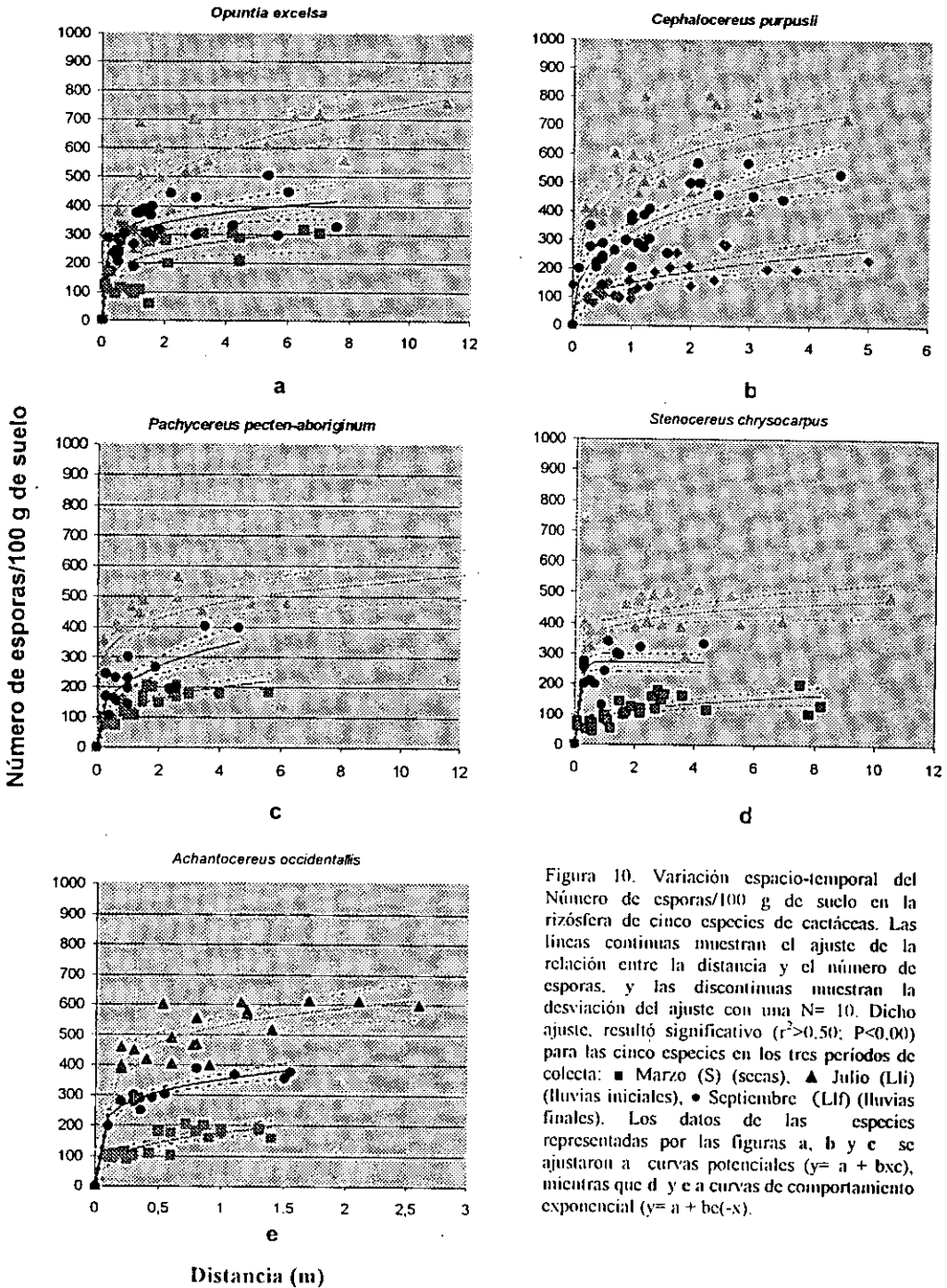


Tabla 7. Datos de significancia de los ajustes lineares de *Opuntia excelsa* (A), *Cephalocereus purpusii* (B), *Pachycereus pecten-aboriginum* (C), *Achantocereus occidentalis* (D) y *Stenocereus chrysocarpus* (E), obtenidos de la densidad de esporas de hongos MVA en las tres épocas de colecta Marzo (S), Julio (Lli) y Septiembre (Llf).

| E | Marzo (S) | | | | Julio (Lli) | | | | Septiembre (Llf) | | | |
|---|-----------|-------|------|----------------|-------------|--------|------|----------------|------------------|--------|------|----------------|
| | F | P | R | r ² | F | p | R | r ² | F | p | R | r ² |
| A | 2.72 | 0.01 | 0.71 | 0.51 | 4.18 | 0.0001 | 0.91 | 0.84 | 5.34 | 0.0001 | 0.91 | 0.84 |
| B | 6.89 | 0.01 | 0.70 | 0.50 | 11.66 | 0.0001 | 0.87 | 0.77 | 45.63 | 0.001 | 0.87 | 0.77 |
| C | 14.82 | 0.01 | 0.70 | 0.50 | 20.34 | 0.01 | 0.90 | 0.81 | 29.23 | 0.001 | 0.91 | 0.84 |
| D | 8.20 | 0.001 | 0.92 | 0.85 | 7.78 | 0.01 | 0.77 | 0.60 | 98.80 | 0.0001 | 0.98 | 0.98 |
| E | 15.64 | 0.001 | 0.92 | 0.85 | 18.9 | 0.01 | 0.78 | 0.62 | 201.1 | 0.001 | 0.93 | 0.88 |

Como se observa en la figura ya señalada, la densidad de esporas/100 g de suelo crece a través de la distancia, por ejemplo, *O. excelsa* presentó 260 esporas/100 g de suelo en una distancia de 0.6 m de raíz y 760 esporas/100 g de suelo para 11.20 m de raíz en Julio (Lli). Sin embargo, como se aprecia en la ordenada al origen de las graficas de la figura ya mencionada, el crecimiento de la densidad no es asintótico, pues el número de esporas aumenta rápidamente en el primer metro y paulatinamente detiene su incremento entre los 2 y 11.20 m. Este patrón de comportamiento se presentó en los tres meses para las cinco especies. En *A. occidentalis* (figura 10e), en la cual el ajuste se realizó con dos distancias debido a longitud de la raíz de los individuos, de igual forma se aprecia, que el número de esporas/100 g de suelo aumenta en la distancia de la raíz.; en el mes de Julio (Lli) por ejemplo, presentó 490 esporas/100 g de suelo en 0.6 m de longitud de raíz y 613 esporas/100 g de suelo en 1.70 m de longitud de raíz para el mismo individuo y aunque es evidente el aumento en el número de esporas, la diferencia en la longitud de la raíz en la tercera distancia es casi tres veces mayor y el número de esporas no es por lo menos el doble.

En cuanto a la relación del número de esporas/100 g de suelo con respecto del tiempo, se aprecia en la figura 10, que la mayor cantidad de esporas se presentó en Julio (Lli) y la menor en Marzo (S) para las cinco especies; por ejemplo, *O. excelsa*

(figura 10a) presentó en Julio (Lli) valores desde 260 hasta 760 esporas/100 g de suelo entre la primer y tercer distancia de raíz. En contraste, en Marzo (S) presentó valores desde 60 hasta 320 esporas/100 g de suelo entre la primer y tercer distancia de raíz.

En la figura 11, se observa el comportamiento de los datos del número de esporas/100 g de suelo a través del tiempo y la distancia en *O. puberula* por medio de regresiones lineares. Los datos tuvieron para los tres meses su mejor ajuste a comportamientos inversamente proporcionales ($y=a+b/x$), los cuales resultaron no significativos ($p>0.05$) para la distancia. Esto indica que en individuos pequeños la distancia no tiene efecto sobre el número de esporas/100 g de suelo, sin embargo, en el tiempo el número de esporas varió entre los tres meses siendo más alto en Julio (Lli) (288-550 esporas/100 g de suelo) y más bajo en Marzo (S) (45-199 esporas/100 g de suelo).

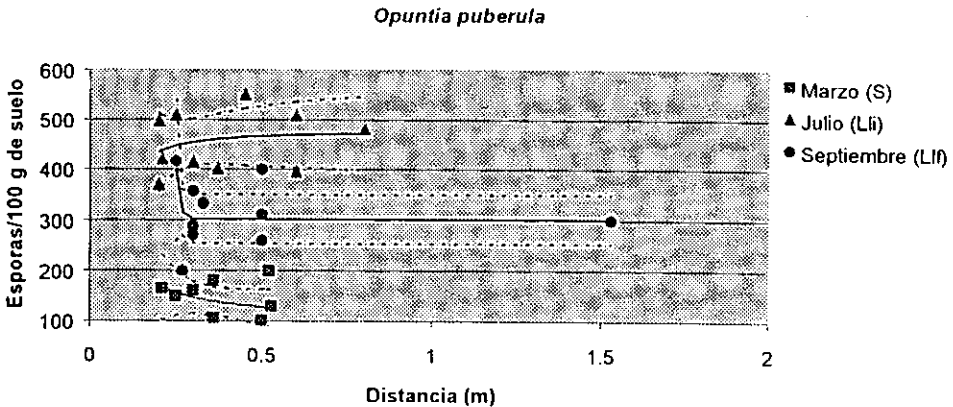


Figura 11. Variación espacio-temporal del Número de esporas/100 g de suelo en la rizósfera de *Opuntia puberula*. El ajuste resultó no significativo ($P>0.05$; $r^2<0.50$) en los tres meses: ■ Marzo (S) (secas) ▲ Julio (Lli) (lluvias iniciales) y ● Septiembre (Llf) (lluvias finales). El mayor número de esporas se obtuvo en el mes de Julio (Lli) (288-550 esporas/100 g de suelo) y el menor en Marzo (S) (45-199 esporas/100 g de suelo). N= 10.

Por otro lado, los géneros y especies que se encontraron e identificaron en la rizósfera de cactáceas en los tres periodos de tiempo fueron 10 y son los siguientes: *Acaulospora scrobiculata* Trappe; *Acaulospora sp1*; *Glomus aff. reticulatum*; *Gigaspora sp1*; *Gigaspora sp2*; *Glomus constrictum* Trappe; *Glomus fasciculatum (Thaxter)* Gerdemann y Trappe emend. Walker y Koske; *Glomus geosporum* (Nicolson y Gerdemann) Walker; *Glomus sp1*; *Glomus sp2* y *Glomus sp3*.

2. Densidad de esporas entre la rizósfera de cactáceas y sitios lejanos a su influencia

Al comparar los datos de densidad de esporas de la distancia más alejada de la base de cada especie de cactácea con sitios alejados (sitios testigo) diez metros de su área de influencia en los tres meses de colecta, se encontró que en el mes de Marzo (S) diferencias significativas ($t_{(18)}= 18.33$; $p= 0.0001$, $F= 2.34$; $t_{(18)}=17.64$; $p=0.01$, $F= 3.45$; $t_{(18)}= 18.92$; $p=0.001$, $F= 2.99$; $t_{(18)}=15.79$; $p=0.01$, $F= 1.98$; $t_{(18)}=8.32$; $p=0.01$, $F= 5.67$; $t_{(18)}=5.26$; $p=0.001$, $F= 9.34$) en todas las especies de cactáceas, donde el mayor número de esporas se obtuvo en la rizósfera de cactáceas en todos los casos.

Con respecto del mes de Julio (Lli) existen diferencias en cantidad de inóculo micorrizico entre la rizósfera de las cactáceas con respecto de los sitios testigos en el inicio de lluvias (Julio (Lli)) solamente para *O. excelsa* y *C. purpusii*, mientras que, para el resto de las especies esta diferencia ya no se mantiene como en la época de secas (Marzo (S)). Las especies *O. excelsa* y *C. purpusii* muestran diferencias significativas ($t_{(18)}=2.94$; $p=0.001$, $F= 5.44$; $t_{(18)}=2.70$; $p=0.01$, $F= 7.78$) respectivamente, siendo mayor en ambos casos el número de esporas en la rizósfera de éstas; mientras que, en *P. pecten-aboriginum*, *A. occidentalis*, *S. chrysocarpus* y *O. puberula* no hubo diferencias significativas ($t_{(18)}=1.66$; $p=0.11$, $F= 0.98$; $t_{(18)}=1.56$; $p=0.13$, $F= 1.77$; $t_{(18)}=18.92$; $p=0.00$, $F= 4.32$; $t_{(18)}=0.51$; $p=0.62$, $F= 1.45$ respectivamente).

Por último en el mes de Septiembre (Llf), *O. excelsa* mantiene aún una diferencia significativa en número de esporas con respecto del sitio testigo junto con *P. pecten-aboriginum* ($t_{(18)}=3.66$; $p=0.00$, $F= 1.88$; $t_{(18)}=2.46$; $p=0.02$, $F= 6.78$ respectivamente); en este mes, el número de esporas es mayor en la rizósfera de las cactáceas que en el sitio testigo. En contraste, las especies *C. purpusii*, *A. occidentalis*, *S. chrysocarpus* y *O.*

puberula no muestran diferencias significativas ($t_{(18)}=1.49$; $p=0.15$, $F= 4.55$; $t_{(18)}=1.56$; $p=0.14$, $F= 0.99$; $t_{(18)}=0.98$; $p=0.39$, $F= 0.78$ respectivamente) en la cantidad de inóculo entre su rizósfera y sitios alejados de su influencia (figura 12).

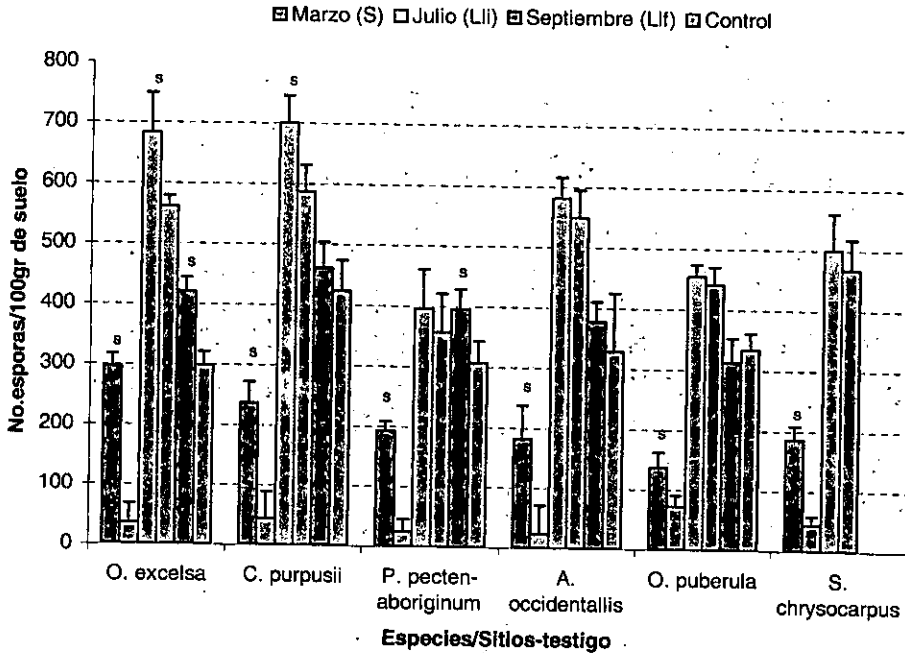


Figura 12. Comparación en el Número promedio de esporas/100 g de suelo entre la última distancia de la rizósfera colectada de cada especie de cactácea (*Opuntia excelsa*, *Cephalocereus purpusii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Achantocereus occidentalis*, *Opuntia puberula* y *Stenocereus chrysocarpus*) y los sitios alejados de su influencia en los tres meses de colecta: Marzo (S) en color marrón, Julio (Ll) en color verde y Septiembre (Ll) en color rojo. La letra "s" muestra las diferencias significativas ($p<0.01$) entre la rizósfera de la cactácea y su sitio testigo el cual se muestra en color naranja. N= 10.

La figura 13, muestra los ajustes de los controles de las seis especies a través de la distancia y el tiempo por medio de regresiones lineares, las cuales, como se observa, no fueron significativas ($p > 0.05$) en todas las especies. Esto expresa que el número de esporas/100 g de suelo en sitios alejados de la influencia de la rizósfera de las cactáceas no sigue aumentando como en la rizósfera de las mismas, por lo que no muestra una tendencia de comportamiento en la distancia y demuestra ser un evento independiente de la rizósfera de los individuos.

No obstante, el número de esporas (figura 13) en cuanto a la variable tiempo, varió de forma similar en las seis especies de cactáceas, pues la mayor cantidad de esporas se encontró en el mes de Julio (Lli) (por ejemplo desde 340 hasta 701 esporas/100 g de suelo en el testigo de *O. excelsa*) y la menor en Marzo (S) (por ejemplo desde 8 hasta 48 esporas/100 g de suelo en el testigo de *O. excelsa*).

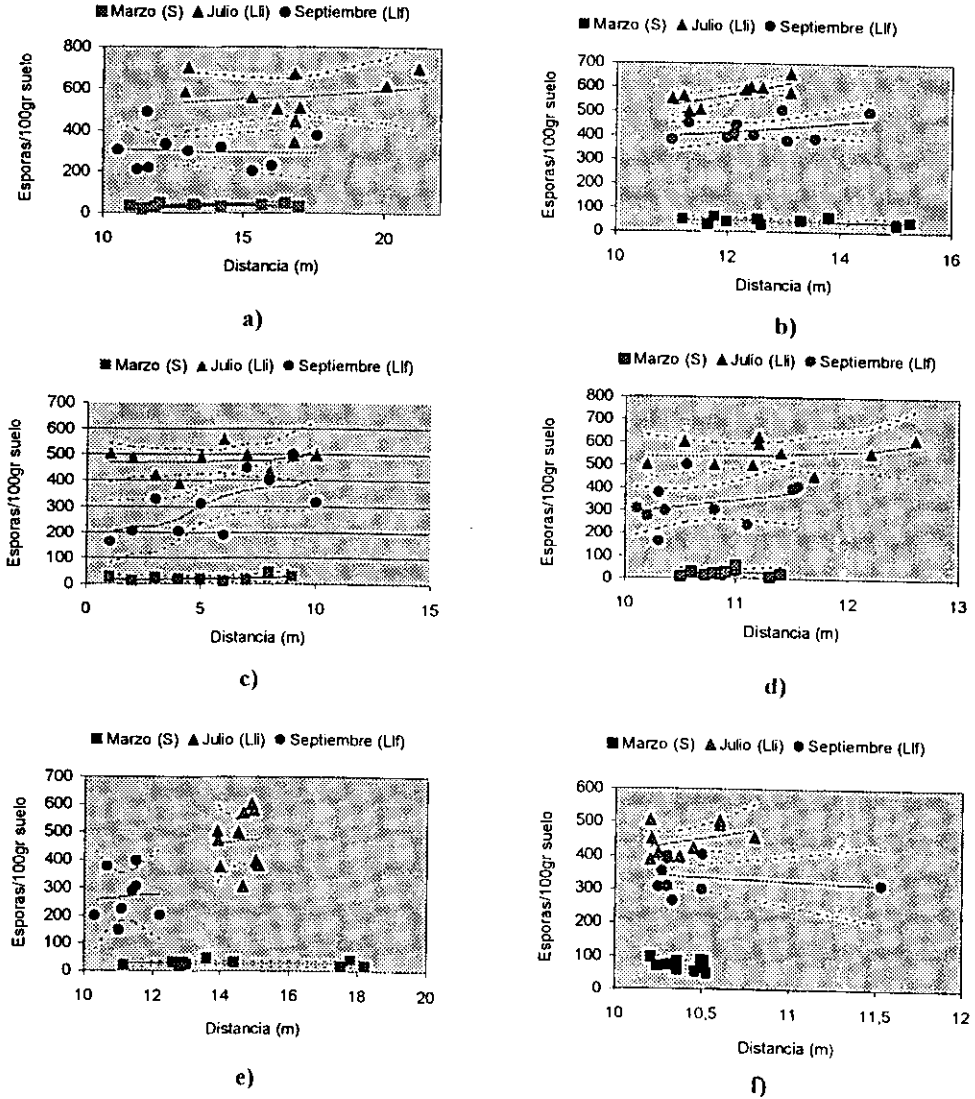


Figura 13. Densidad espacio-temporal del No. de esporas/100gr de suelo a través de la distancia en sitios alejados de la influencia del inóculo de la rizósfera de cactáceas en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Los ajustes de los sitios testigo resultaron no significativos ($P > 0,05$) en todos los casos, donde a) es el sitio testigo de *Opuntia excelsa*, b) de *Cephalocereus purpusii*, c) de *Pachycereus pecten-aboriginum*, d) de *Stenocereus chrysocarpus*, e) de *Achantocereus occidentalis* y f) de *Opuntia puberula*. Las líneas continuas muestran el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación estándar del ajuste. $N = 10$.

3. Variación espacio-temporal de la colonización micorrízica VA en la rizósfera de cactáceas

Con el objeto de conocer la dinámica espacio-temporal de la colonización micorrízica VA en la rizósfera de cactáceas, se aplicó un ANOVA considerando dos factores: 1) distancia (1, 2 y 3 dependiendo de la longitud de la raíz de la especie) y 2) tiempo (Marzo (S) Julio (Lli) y Septiembre (Llf)).

En cinco especies de cactáceas (*O. excelsa*, *C. purpusii* y *P. pecten-aboriginum*, *S. chrysocarpus* y *A. occidentalis*), el análisis de varianza para ambos factores resultó significativo ($p < 0.05$) (figuras 14 y 15), mientras que, para *O. puberula* sólo para el segundo factor resultó significativo (figura 15 y tabla 8). Este resultado señala dos puntos importantes acerca del porcentaje de la colonización micorrízica: 1) cambia a través de la distancia de la raíz y 2) varía en el tiempo de forma estacional (de sequía a lluvias).

La prueba de Tukey mostró que la variación de la colonización micorrízica se presentó en las tres distancias para las cuatro primeras especies y en las dos distancias de la quinta, una con respecto de la otra, del mismo modo que entre los tres meses (Tabla 9).

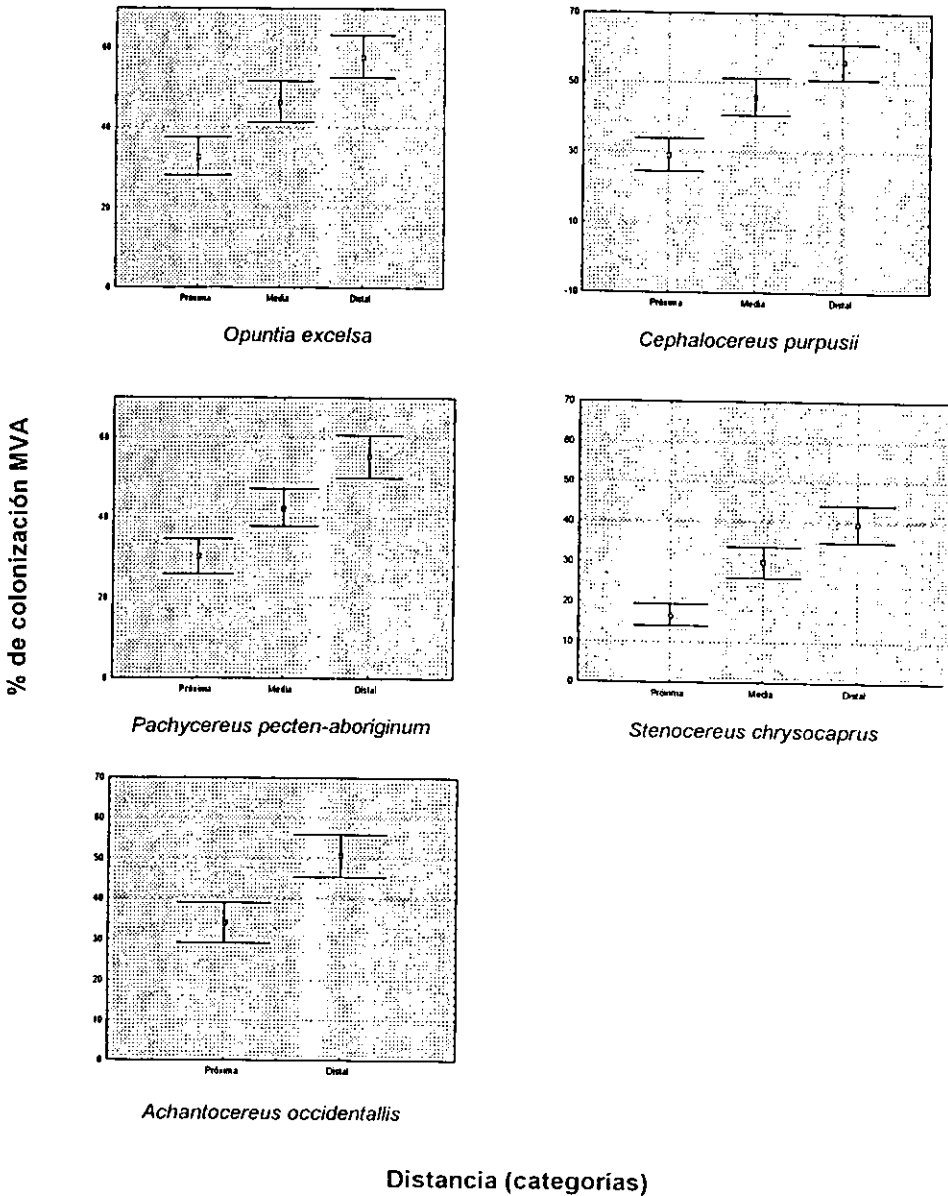


Figura 14. Variación del promedio del porcentaje de colonización micorrizica vesículo arbuscular (%MVA) a través de tres distancias en la rizósfera de seis especies de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Donde los cuadrados (■) representan el promedio de la muestra y la barra (I) el error estándar. N= 10.

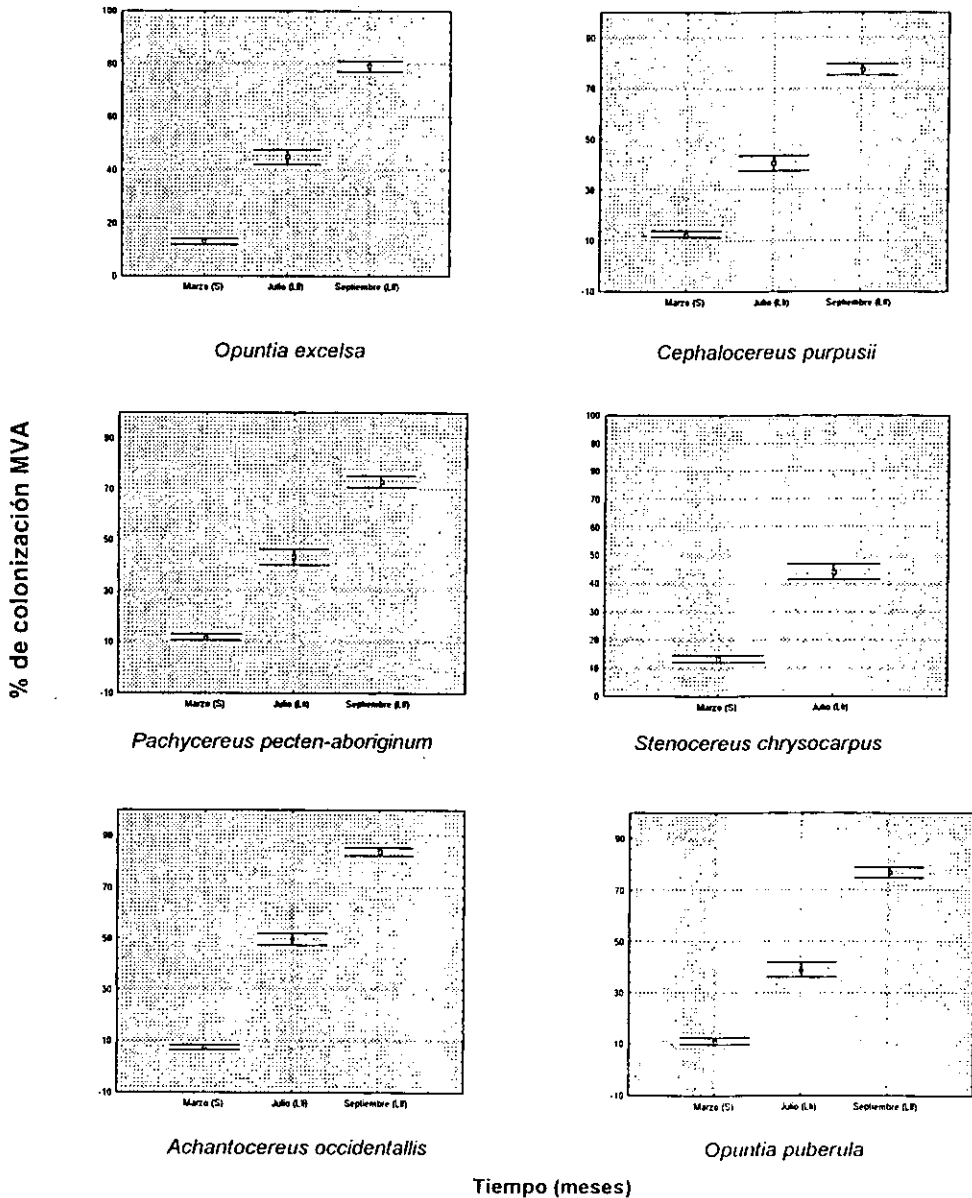


Figura 15. Variación del porcentaje de colonización micorrizica en la rizósfera de cactáceas a través del tiempo en los meses de colecta: Marzo (S) (sequia), Julio (L.I) (lluvias iniciales) y Septiembre (L.F) (lluvias finales) en seis especies de cactáceas en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Los cuadrados (■) representan el promedio de las muestras y las barras (I) el error estándar. N=10.

Tabla 8. Análisis factorial de varianza de seis especies de la familia Cactaceae: *Opuntia excelsa* (O.e.), *Cephalocereus purpusii* (C.p.), *Pachycereus pecten-aboriginum* (P.p-a.), *Achantocereus occidentalis* (A.o.), *Stenocereus chrysocarpus* (S.c.) y *Opuntia puberula* (O.p.) para la variable Porcentaje de colonización micorrizica (PCM). Donde 1=Época (Secas, Lluvias iniciales y Lluvias finales) y 2= Distancia (1, 2 y 3 de la rizósfera de cactáceas).

| Especie | Variable | Factor | Suma de Cuadrados | g.l. | Cuadrados Medios | F | p |
|---------|----------|--------|-------------------|------|------------------|--------|--------|
| O.e. | PCM | 1 | 13679.62 | 81 | 9.038 | 151.43 | 0.0001 |
| | | 2 | 2684.49 | 81 | 9.038 | 296.99 | 0.01 |
| C.p. | PCM | 1 | 1.908 | 81 | 0.001 | 201.64 | 0.001 |
| | | 2 | 0.336 | 81 | 0.001 | 355.23 | 0.01 |
| P.p-a. | PCM | 1 | 12020.130 | 81 | 21.027 | 571.63 | 0.0001 |
| | | 2 | 2285.101 | 81 | 21.027 | 108.67 | 0.001 |
| A.o. | PCM | 1 | 9272.6 | 54 | 9.576 | 96.29 | 0.001 |
| | | 2 | 2066.951 | 54 | 9.576 | 215.84 | 0.01 |
| S.c. | PCM | 1 | 6453.787 | 54 | 13.094 | 492.87 | 0.001 |
| | | 2 | 1258.5 | 54 | 13.094 | 96.110 | 0.001 |
| O.p. | PCM | 1 | 45.520 | 27 | 0.103 | 441.83 | 0.0001 |
| | | 2 | | | | | |

Tabla 9. Comparación múltiple de medias (Prueba de Tukey) para seis especies de cactáceas (*Opuntia excelsa*, *Cephalocereus purpusii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Achantocereus occidentalis*, *Stenocereus chrysocarpus* y *Opuntia puberula*). Donde 1= DISTANCIA UNO DE LA RAÍZ, 2= DISTANCIA DOS DE LA RAÍZ, 3= DISTANCIA TRES DE LA RAÍZ, NS= NO SIGNIFICATIVO ($P>0.05$).

| Especie | Distancia | 1 | 2 | 3 |
|--------------------------------------|-----------|--------|--------|--------|
| <i>Opuntia excelsa</i> | 1 | NS | 0.01 | 0.001 |
| | 2 | 0.01 | NS | 0.0001 |
| | 3 | 0.001 | 0.0001 | NS |
| <i>Cephalocereus purpusii</i> | 1 | NS | 0.0001 | 0.0001 |
| | 2 | 0.0001 | NS | 0.001 |
| | 3 | 0.0001 | 0.001 | NS |
| <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> | 1 | NS | 0.01 | 0.01 |
| | 2 | 0.01 | NS | 0.001 |
| | 3 | 0.001 | 0.01 | NS |
| <i>Achantocereus occidentalis</i> | 1 | NS | 0.001 | |
| | 2 | 0.001 | NS | |
| <i>Stenocereus chrysocarpus</i> | 1 | NS | 0.001 | 0.01 |
| | 2 | 0.001 | NS | 0.01 |
| | 3 | 0.01 | 0.01 | NS |

La relación del porcentaje de colonización micorrizica en función del espacio y tiempo por medio de regresiones lineares (figura 16), mostró resultados significativos ($p<0.05$) (Tabla 10 para valores de significancia) para cinco de las especies (*O. excelsa*, *C. purpusii*, *P. pecten-aboriginum*, *Stenocereus chrysocarpus* y *A. occidentalis*).

En cuanto al factor distancia, se puede observar que la tendencia del porcentaje de colonización micorrizica es aumentar en función de ella. Es decir, el porcentaje de colonización micorrizica se incrementó a medida que crece la raíz, del mismo modo que el aumento en la densidad de esporas/100 g de suelo analizado anteriormente. De este modo, las distancias con porcentajes de colonización micorrizica más bajos son las distancias más pequeñas, mientras que a distancias mayores aumentó la

colonización. Por ejemplo, para *O. excelsa* en una distancia de 1 m tuvo un 50% de colonización micorrízica, en comparación con una distancia de 7.60 m donde se registró un 90.09% en el mes de Septiembre (Llf).

El aumento acelerado en la colonización micorrízica VA ocurrió en el primer metro y posteriormente este crecimiento va disminuyendo hacia los siguientes metros. Por ejemplo, *O. excelsa* en los meses de Julio (Lli) y Septiembre (Llf) presentó un rápido aumento de colonización MVA de un 20% y un 60% de colonización respectivamente en el primer metro de distancia, hasta un 60% y un 90% en distancias de entre 6 y 11.20 m de distancia en la raíz. En *S. chrysocarpus* por medio de un ajuste de tipo potencial en el mes de Marzo (S) y Julio (Lli) y uno exponencial en Septiembre (Llf), se observa que el comportamiento es igual a las otras cuatro especies, aun cuando no se pudo realizar un ANOVA para el tercer mes. Sin embargo, el ajuste mostrado sigue el mismo patrón de comportamiento y presenta la colonización más alta en Septiembre (Llf) (desde 55.22% hasta un 92.23% de colonización MVA entre la primer y tercer distancia) y la más baja en Marzo (S) (desde 4.55% hasta 23.68% de colonización MVA entre la primer y tercer distancia). En el caso de *A. occidentalis* se observa que el ajuste sigue el mismo patrón de comportamiento con solo dos distancias de colecta en sus individuos.

Con respecto del tiempo (Marzo (S), Julio (Lli) y Septiembre (Llf)), el porcentaje de colonización micorrízica VA tuvo sus valores máximos en el mes de Septiembre (Llf) y los menores en Marzo (S) en las cinco especies, por ejemplo, para *O. excelsa* en el mes de Marzo (S) el porcentaje de colonización MVA tuvo un rango de entre un 1.29% y un 21.33% de colonización MVA entre la primer y tercer distancia de raíz, mientras que en Septiembre (Llf) el rango varió de 50% a 90.99% entre la primer y la tercer distancia de la raíz. Estos datos ratifican que existe diferencia en el porcentaje de colonización micorrízica debido a la estacionalidad de la selva.

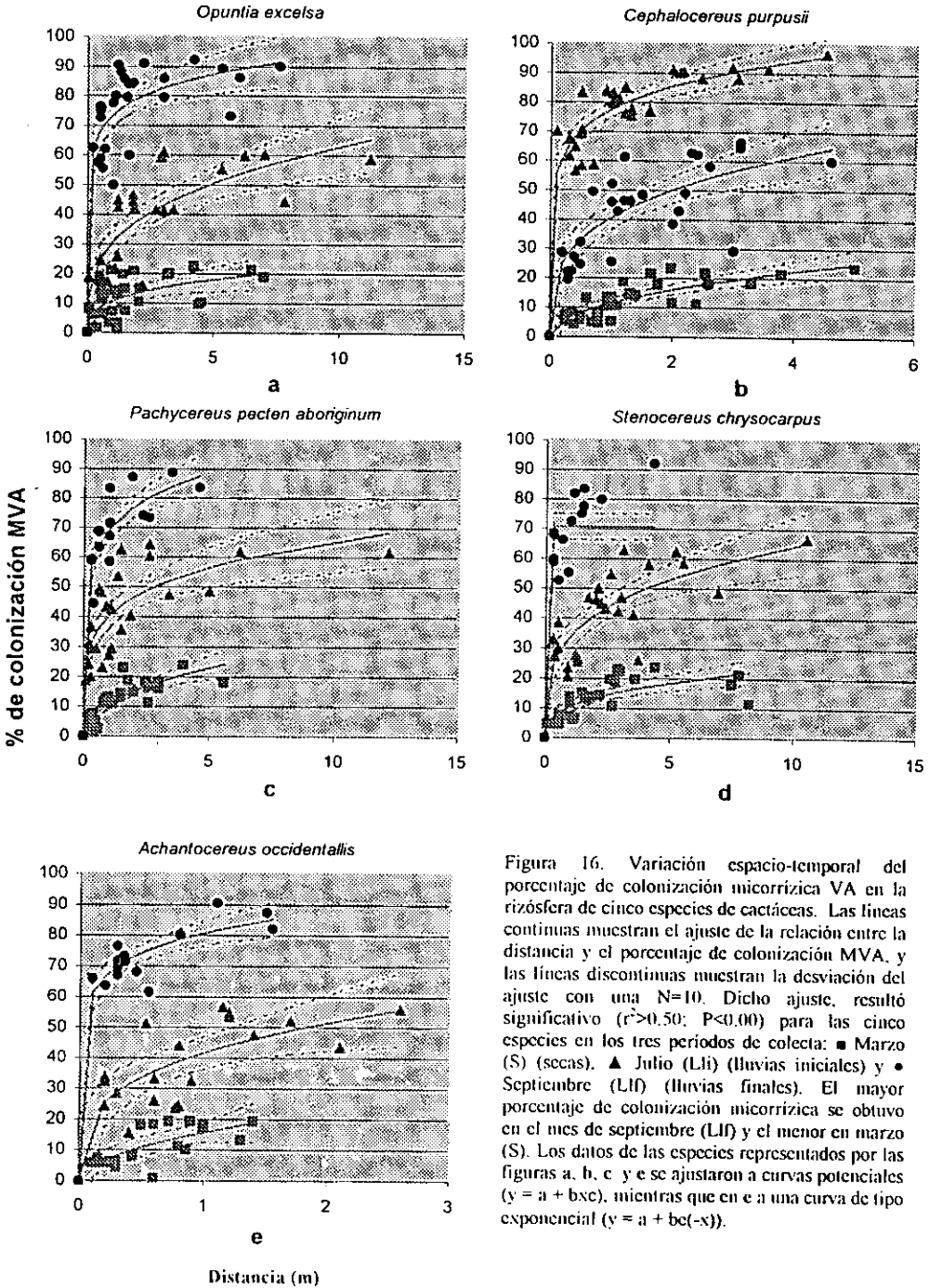


Figura 16. Variación espacio-temporal del porcentaje de colonización micorrizica VA en la rizósfera de cinco especies de cactáceas. Las líneas continuas muestran el ajuste de la relación entre la distancia y el porcentaje de colonización MVA, y las líneas discontinuas muestran la desviación del ajuste con una $N=10$. Dicho ajuste, resultó significativo ($r^2 > 0.50$; $P < 0.00$) para las cinco especies en los tres periodos de colecta: ■ Marzo (S) (secas), ▲ Julio (LI) (lluvias iniciales) y ● Septiembre (LI) (lluvias finales). El mayor porcentaje de colonización micorrizica se obtuvo en el mes de septiembre (LI) y el menor en marzo (S). Los datos de las especies representados por las figuras a, b, c y e se ajustaron a curvas potenciales ($y = a + bxc$), mientras que en e a una curva de tipo exponencial ($y = a + bc(-x)$).

Tabla 10. Datos de significancia de los ajustes lineares de *Opuntia excelsa* (A), *Cephalocereus purpusii* (B), *Pachycereus pecten-aboriginum* (C), *Achantocereus occidentalis* (D) y *Stenocereus chrysocarpus* (E), obtenidos del porcentaje de colonización por hongos MVA en las tres épocas de colecta Marzo (S), Jilío (Lli) y Septiembre (Llf).

| E | Marzo (S) | | | | Julio (Lli) | | | | Septiembre (Llf) | | | |
|---|-----------|-------|------|----------------|-------------|--------|------|----------------|------------------|--------|------|----------------|
| | F | P | R | r ² | F | p | R | r ² | F | p | R | r ² |
| A | 13.77 | 0.01 | 0.70 | 0.50 | 14.96 | 0.0001 | 0.90 | 0.81 | 450.90 | 0.0001 | 0.94 | 0.90 |
| B | 9.90 | 0.01 | 0.84 | 0.72 | 34.54 | 0.001 | 0.87 | 0.77 | 88.76 | 0.0001 | 0.95 | 0.92 |
| C | 23.45 | 0.01 | 0.85 | 0.73 | 43.54 | 0.01 | 0.91 | 0.84 | 54.01 | 0.001 | 0.98 | 0.98 |
| D | 56.05 | 0.001 | 0.81 | 0.67 | 233.54 | 0.01 | 0.91 | 0.83 | 15.13 | 0.0001 | 0.97 | 0.95 |
| E | 34.65 | 0.001 | 0.71 | 0.51 | 454.55 | 0.01 | 0.78 | 0.62 | 72.45 | 0.001 | 0.98 | 0.98 |

Por último, en la figura 17 se observa la relación espacio-temporal con la colonización MVA en *O. puberula* donde se aplicó una regresión lineal que resultó no significativa ($p > 0.05$). Esto quiere decir que la distancia de la raíz en individuos pequeños no tiene efecto sobre el porcentaje de colonización micorrizica VA. Sin embargo, como en las especies anteriores la colonización micorrizica más alta se presenta en el mes de Septiembre (Llf) (desde 77.5% hasta un 89.13% de colonización MVA entre la primer y tercer distancia) y la más baja en Marzo (S) (desde 4.25% hasta un 8.33% de colonización MVA).

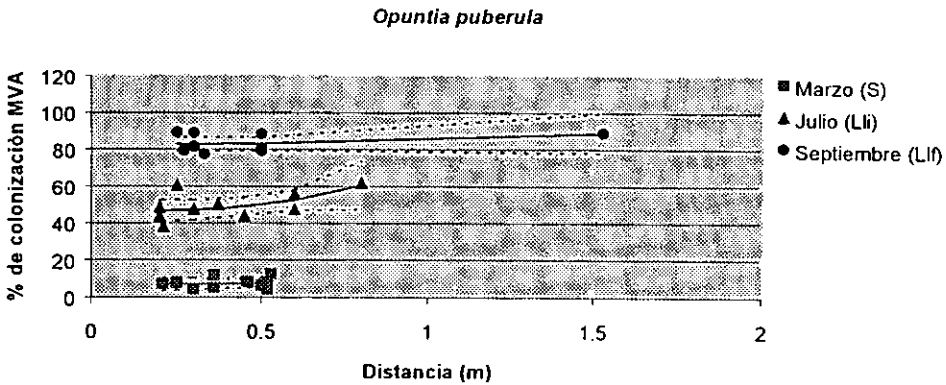


Figura 17. Variación espacio-temporal del porcentaje de colonización micorrizica en la rizósfera de *Opuntia puberula*. Las líneas continuas muestran el ajuste de la relación entre la distancia y el porcentaje de colonización MVA, y las líneas discontinuas muestran la desviación del ajuste con una $N=10$. Dicho ajuste resultó no significativo ($P>0.05$; $r^2<0.50$) en los tres meses: ■ Marzo (S) (secas); ▲ Julio (Lli) (lluvias iniciales) y ● Septiembre (Llf) (lluvias finales). El mayor porcentaje de colonización micorrizica se obtuvo en el mes de Septiembre (Llf) (77.5% - 89.13% de colonización micorrizica) y el menor Marzo (S) (4.24% - 8.33% de colonización micorrizica). $N= 10$.

4. Variación temporal de estructuras micorrízicas VA en las seis especies de cactáceas

Con el objeto de conocer la distribución de frecuencias de las estructuras de tipo micorrízico VA en el tiempo, se realizaron histogramas con los datos de porcentaje de colonización micorrízica por tipo de estructura sin tomar en cuenta la distancia.

En la figura 18, se muestra la variación del porcentaje de colonización total por tipo de estructura para las seis especies de cactáceas, donde se observa un aumento progresivo de arbusculos y vesículas a través del tiempo.

En las seis especies se aprecia que el porcentaje de arbusculos y vesículas se encuentra en muy baja proporción en el mes de marzo; posteriormente tienen una mayor presencia hacia el mes de julio y su más alta incidencia en el mes de

Septiembre (Llf). Respecto a las hifas, solo en Marzo (S) mantienen un porcentaje mayor al de las otras dos estructuras y baja progresivamente en el transcurso del verano, por ejemplo, en la especie de *A. occidentalis*, la variación del porcentaje de estructuras micorrízicas en su rizósfera en el mes de Marzo (S) con porcentajes muy pequeños; las vesículas (1.42%) y los arbuscúlos (0.95%) en comparación con las hifas (5.55%) tienen un porcentaje menor. En cuanto al mes de Julio (Lli), se aprecia un aumento en el porcentaje de las tres estructuras, siendo menor el de arbuscúlos (5.21%) y mayor el de vesículas (10.87%). Por último, en Septiembre (Llf) se percibe que el mayor porcentaje lo presentó la estructura vesicular (20.16%), seguido de los arbuscúlos (16.53%) y por último las hifas (7.34%) que presentaron un porcentaje menor al del mes anterior.

De esta forma, se podría decir que el porcentaje de estructuras micorrízicas aumenta en el tiempo siendo éste diferencial entre ellas, puesto que se aprecia que el porcentaje de arbuscúlos es el más alto en Julio (Lli) que es el inicio de las lluvias y el de vesículas en el final de las mismas (Septiembre (Llf)), de acuerdo al desarrollo de los hongos MA. Así, por el modo de incrementarse las estructuras podrían señalarse dos aspectos importantes: 1) El porcentaje de estructuras micorrízicas cambia en el tiempo en función de la estación de la selva baja caducifolia y 2) El cambio en el porcentaje de frecuencia es diferencial entre las estructuras a través del tiempo, es decir, el mayor porcentaje de una estructura no coincide con el de las otras, si no que, el punto máximo de cada una se observa en diferentes tiempos.

Por otro lado, podría señalarse a *O. excelsa*, *C. purpusii* y *O. puberula* como las especies con una mayor presencia de estructuras micorrízicas VA en el mes de septiembre (Llf), que es el periodo donde se tiene una mayor formación éstas en las seis especies. Sin embargo, es importante hacer notar en la especie *O. puberula* la colecta de una sola distancia.

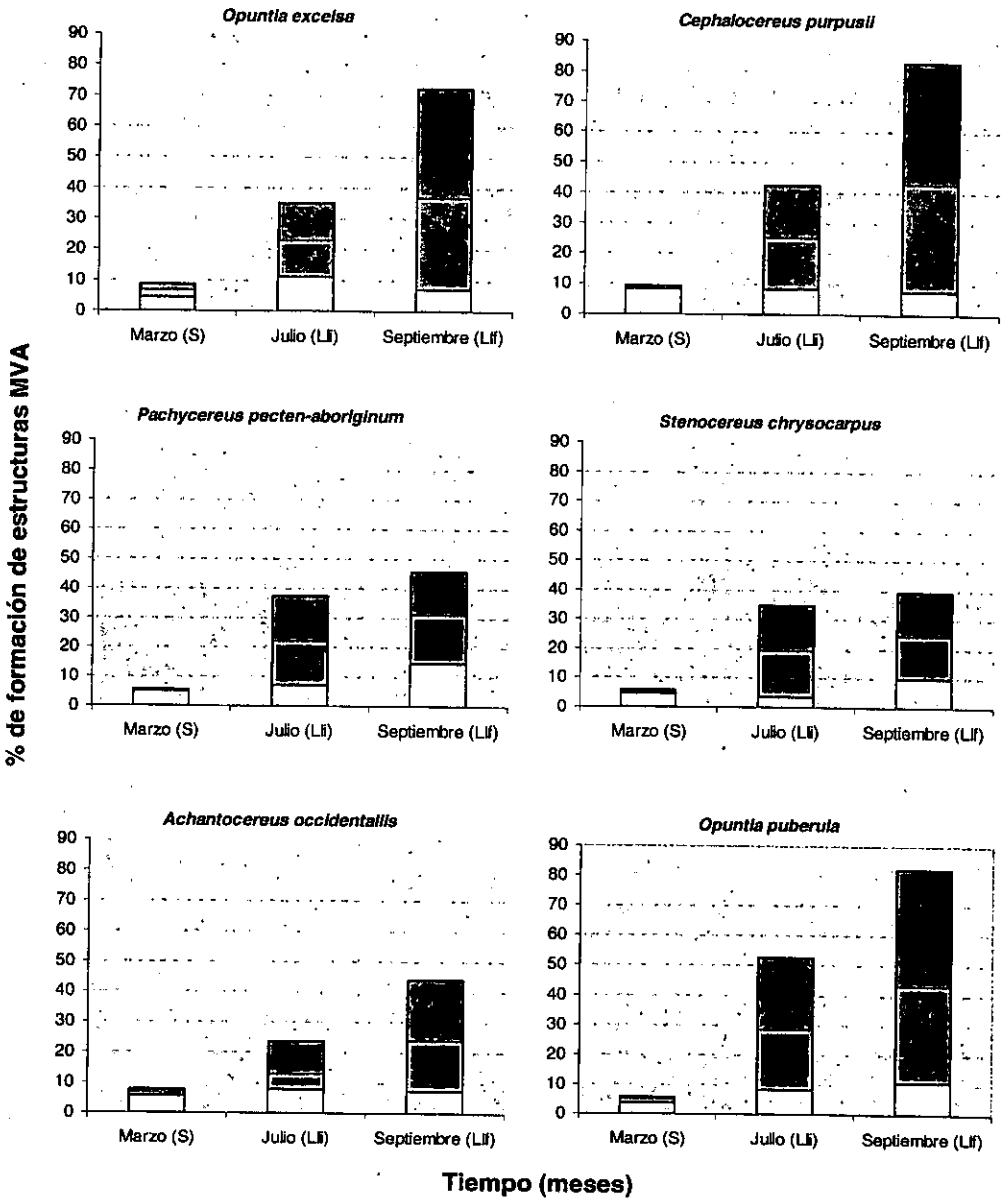


Figura 18. Diferencia del porcentaje de formación de estructuras micorrícicas vesículo-arbúsculas (MVA) a través del tiempo en los períodos de Marzo (S) (secas), Julio (Li) (lluvias iniciales) y Septiembre (Lif) (lluvias finales) en las seis especies de cactáceas. En todas las especies el mayor porcentaje de estructuras se obtuvo en septiembre (Lif), ocupado principalmente por vesículas, seguido de arbúsculos y por último hifas; mientras que el menor porcentaje se presentó en Marzo (S) ocupado en su mayor parte por hifas y representadas con un pequeño porcentaje las otras dos estructuras.

Donde: ■ = vesículas, ■ = arbúsculos y ■ = hifas.

Finalmente, al llevar a cabo una comparación de la longitud de la raíz, número de esporas/100 g de suelo (de forma global) y porcentaje de micorrización VA (de forma global) entre las seis especies sometidas a colecta, puede decirse que las especies que presentan tanto un mayor número de esporas/100 g de suelo como un mayor porcentaje de colonización MVA, son aquellas que poseen una longitud de raíz mayor (*O. excelsa* y *C. purpusii*), además tuvieron una mayor producción de esporas a lo largo del año en los diferentes periodos estacionales. Sin embargo, *O. puberula* que posee la longitud de raíz más pequeña entre las seis especies y no posee el número de esporas/100 g de suelo y el porcentaje de colonización MVA más pequeño, de hecho es una de las especies de mayor producción de esporas, sin embargo, la longitud de su raíz no permitió más de una colecta por individuo y esa característica en comparación con el resto de las especies la deja por debajo de todas ellas, puesto que la producción en general de las otras cinco especies por individuo, es mayor por la longitud de sus raíces (Tabla 11).

Tabla 11. Comparación de longitud de raíz, número de esporas/100 g de suelo (global) y porcentaje de colonización MVA (global) entre las seis especies (*Opuntia excelsa*, *C. purpusii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus chrysocarpus*, *A. occidentalis* y *O. puberula*) de cactáceas. Donde el número de símbolos "+", aumenta conforme aumenta alguno de las características a comparar.

| ESPECIE | LONGITUD DE LA RAÍZ | NO. DE ESPORAS GLOBAL | PORCENTAJE DE COLONIZACION MVA GLOBAL |
|-----------------------------|---------------------|-----------------------|---------------------------------------|
| <i>O. excelsa</i> | +++++ | +++++ | +++++ |
| <i>C. purpusii</i> | +++++ | +++++ | +++++ |
| <i>P. pecten-aboriginum</i> | +++ | ++++ | ++++ |
| <i>S. chrysocarpus</i> | ++++ | +++ | ++ |
| <i>A. occidentalis</i> | ++ | ++++ | +++ |
| <i>O. puberula</i> | + | ++++ | +++++ |

5. Velocidad de colonización micorrízica VA en plántulas de cinco especies caducifolias

Se midió el porcentaje de colonización por HMVA en plántulas de cinco especies caducifolias (*H. latiflora*, *C. eriostachys*, *T. roseae*, *A. farnesiana* e *I. wolcottiana*), transplantadas en la época de lluvias iniciales en dos sitios diferentes: 1) rizósfera de una cactácea (*O. excelsa*) y 2) especies arbóreas caducifolias (sitio testigo).

Con el propósito de saber si existían diferencias significativas en la velocidad de colonización entre los dos sitios para cada especie se aplicaron pruebas no paramétricas (Kruskal Wallis), las cuales resultaron significativas ($H=10.54$; $P=0.00$) para *H. latiflora*; ($H=5.57$; $P=0.01$), *T. roseae*; ($H=32.45$; $P=0.00$), *A. farnesiana*; ($H=31.53$; $P=0.00$), *I. wolcottiana* y ($H=8.22$; $P=0.01$) *C. eriostachys*. Por lo tanto, estos datos indican que existen diferencias con respecto de la velocidad de colonización entre los dos sitios en las cinco especies. Sin embargo, no indican con que velocidad se llevó a cabo en cada uno y por ende en cuál de los dos sitios fue mayor.

La velocidad con la que se llevó a cabo la colonización micorrízica VA de las especies ya mencionadas, se obtuvo realizando regresiones lineares por especie para cada sitio, obteniéndose la primera derivada máxima ($d_{m\acute{a}x}$) de cada curva y se comparó entre los sitios intraespecíficamente.

La colonización micorrízica VA con respecto del tiempo en *H. latiflora* para los sitios uno (rizósfera de *O. excelsa*) y dos (plántulas arbóreas caducifolias) o testigo (figura 19), mostró valores significativos ($P<0.05$; $r^2>0.50$) por medio de regresiones lineares en ambos sitios). Los dos sitios están descritos bajo una curva potencial, sin embargo, el sitio uno se ajustó a una curva potencial invertida a diferencia del sitio testigo, donde el ajuste fue a un modelo potencial normal.

En el sitio uno, se observa que el porcentaje de micorrización entre el día uno y día cinco se mantuvo bajo (0.01 - 0.05%) y constante, aumentando en los días subsecuentes y alcanzando para el día diez un 0.19% de colonización micorrízica. Por otro lado, en el sitio testigo se inicia la colonización con un 0.03% (día uno) y subió progresivamente en los siguientes días alcanzando solo un 0.14% de colonización micorrízica; por lo tanto se concluye que el sitio uno alcanzó un porcentaje mayor de colonización con respecto al sitio dos durante los diez días en que se realizó el experimento (en la tabla 12 se muestran los porcentajes finales de colonización MVA

en las cinco especies para cada sitio).

En el caso de *T. rosean* los ajustes del porcentaje de colonización micorrízica a través del tiempo resultaron significativos para ambos sitios ($P < 0.05$; $r^2 > 0.50$ respectivamente para el sitio uno y dos). Ambos sitios se ajustaron a un modelo potencial que se muestra en la figura 20. En ambos sitios se observa que la colonización micorrízica VA inició el tercer día con un 0.07% y 0.05% para el sitio uno y dos, respectivamente. Se aprecia que la colonización avanza de forma irregular en el sitio uno y casi constante en el dos. En la rizósfera de la cactácea (sitio 1) el porcentaje alcanzado para el día diez es un 0.21% de colonización micorrízica y en la rizósfera de los árboles caducifolios un 0.20%. Estos datos indican que en el sitio uno se alcanzó al final de los diez días un porcentaje mayor de colonización micorrízica con respecto del sitio dos (tabla 12)..

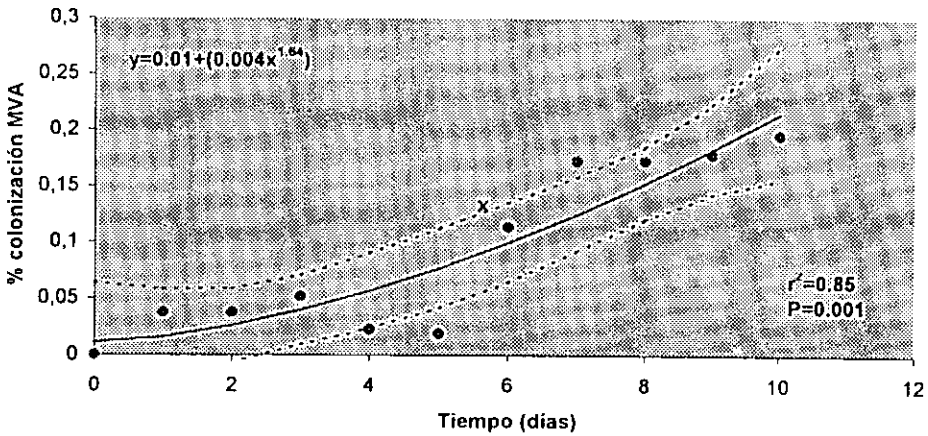
El porcentaje de colonización micorrízica en *A. farnesiana* mostró datos significativos ($P < 0.005$; $r^2 > 0.50$) en los sitios uno y dos respectivamente. Los datos del sitio uno se ajustaron a un modelo logístico donde se pueden describir tres fases: una lineal donde se inicia el establecimiento, una exponencial en la que se lleva a cabo un rápido incremento en la colonización y una asíntota en la que existe una típica pausa en el incremento de la colonización menor al 100% (McGonigle 2001). Los datos del sitio dos se ajustaron a uno exponencial (figura 21). En el sitio uno, se puede observar que la colonización micorrízica VA no aparece hasta el día tres (0.04%), a partir del cual se incrementa exponencialmente hasta el día 7 (0.15%), llegando a una asíntota entre los días 8 y 10 (0.17-0.18%). En el sitio dos se observa el inicio de la micorrización en el séptimo día (0.013%) alcanzando en el décimo un porcentaje (0.48%) más alto que en el sitio uno (tabla 12).

Los datos en colonización micorrízica VA de *I. wolcottiana* (figura 22), mostraron en sus ajustes valores significativos ($P < 0.05$; $r^2 > 0.50$) para el sitio uno y dos respectivamente. El sitio uno se ajustó a un modelo potencial mientras que el sitio testigo a un modelo exponencial. En el sitio 1 se observa que el incremento de la colonización micorrízica VA iniciada a partir del día uno (0.03%) alcanzó un valor máximo de 0.12% en el día diez., mientras que, en el sitio dos la colonización micorrízica se inició a partir del quinto día (0.09%), alcanzando finalmente un 0.29% el día décimo (tabla 12). Esto nos indica que el sitio dos (testigo) alcanzó un porcentaje mayor que el sitio uno en menor tiempo.

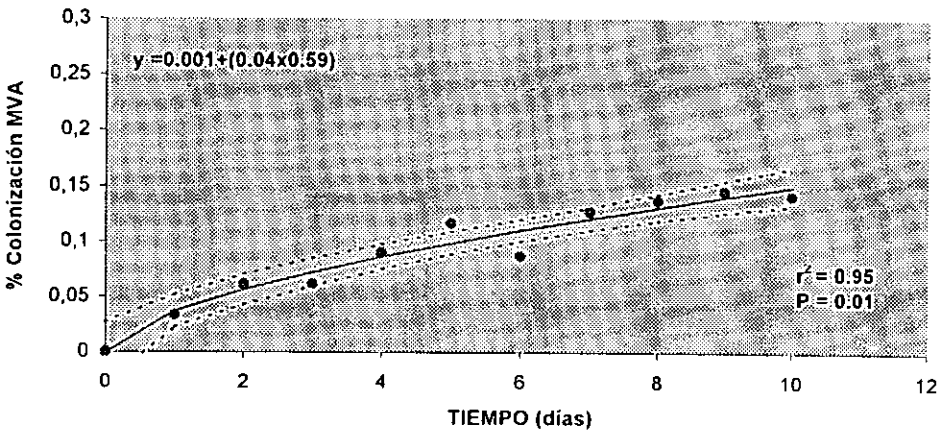
C. eriostachys mostró un ajuste significativo ($P < 0.05$; $r^2 > 0.50$) para el sitio uno y no significativo ($P > 0.05$; $r^2 < 0.50$) para el sitio dos (figura 23). Los datos del sitio uno se ajustaron a un modelo potencial mientras que los del sitio dos a un modelo exponencial. En ambos ajustes se observa que la colonización micorrizica VA inicia el día dos; sin embargo en la rizósfera de la cactácea (sitio uno) aumentó entre los días 3 y 4, disminuyó los días 5 y 6 y posteriormente aumentó progresivamente los siguientes días hasta alcanzar un 0.19% en el día 10. En contraste en la rizósfera de plántulas de árboles caducifolios (sitio II) se observó que la colonización micorrizica aumentó en el tiempo, oscilando principalmente entre un 0.08 y 0.11% de colonización micorrizica. Esto indicó que el porcentaje de colonización micorrizica más alto se alcanzó en el sitio uno en los diez días que duró el experimento (tabla 12).

Tabla 12. Porcentaje final de colonización MVA al termino de diez días en cinco especies de plántulas arbóreas caducifolias en la rizósfera madura de una cactácea (sitio I) y en la rizósfera de árboles caducifolias al inicio de las lluvias en el mes de junio del año 1999.

| ESPECIE | % MVA FINAL (SITIO I) | % MVA FINAL (SITIO II) |
|--------------------------------|------------------------|-------------------------|
| <i>Hintonia latiflora</i> | 0.19 | 0.14 |
| <i>Tabebuia rosea</i> | 0.21 | 0.20 |
| <i>Acacia farnesiana</i> | 0.18 | 0.48 |
| <i>Ipomoea wolcottiana</i> | 0.12 | 0.29 |
| <i>Caesalpinia eriostachys</i> | 0.19 | 0.11 |

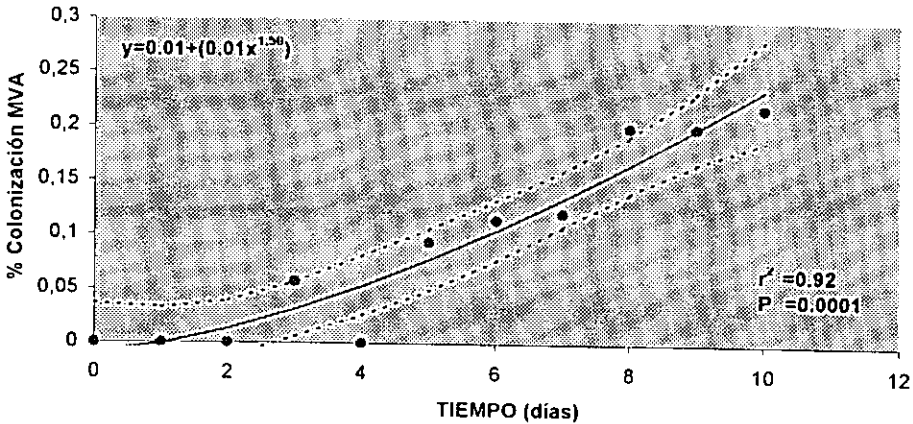
Hintonia latiflora

a) SITIO I

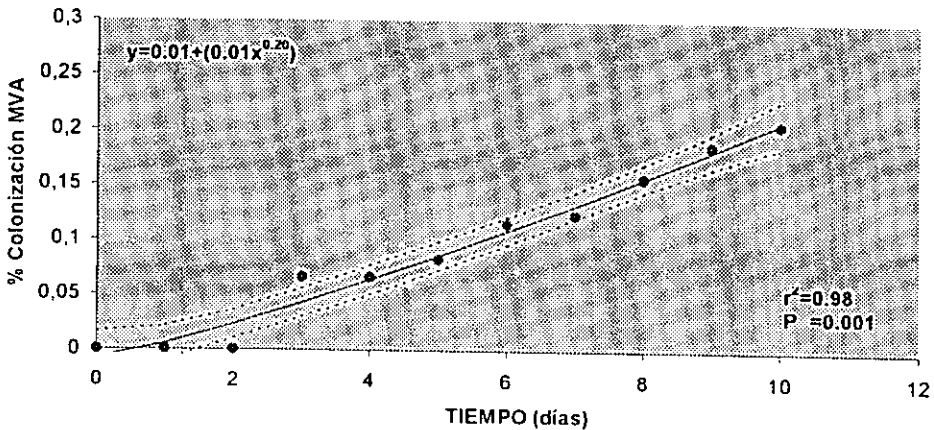
Hintonia latiflora

b) SITIO II

Figura 19. Velocidad del porcentaje de colonización micorrízica en el lapso de diez días, medida en la rizósfera de una cactácea (*Opuntia excelsa*), a) SITIO I y en la rizósfera de especies de árboles caducifolios b) SITIO II; utilizando como estimador a *Hintonia latiflora*. Las líneas continuas representan el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación del ajuste (N=5)

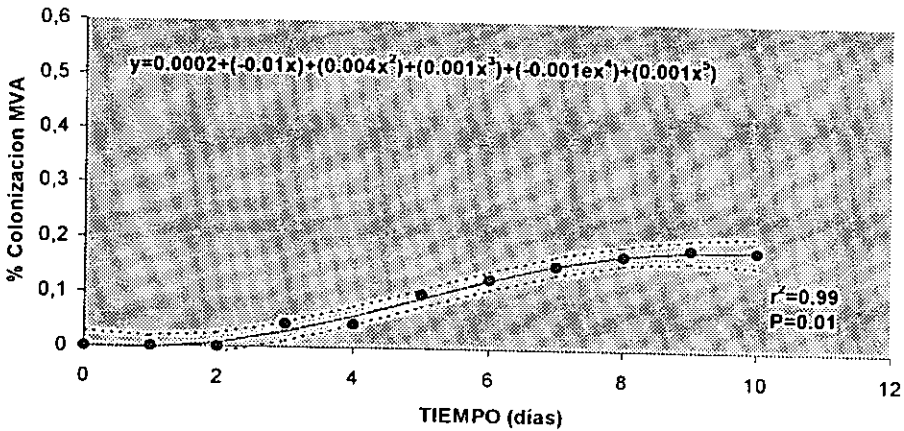
Tabebuia rosea

a) SITIO I

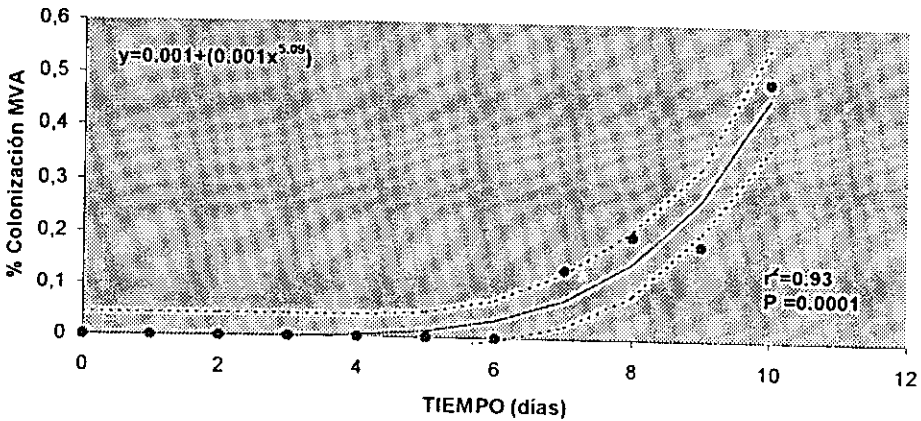
Tabebuia rosea

b) SITIO II

Figura 20. Velocidad del porcentaje de colonización micorrizica en el lapso de diez días, medida en la rizósfera de una cactácea (*Opuntia excelsa*) a) SITIO I y en la rizósfera de especies de árboles caducifolios b) SITIO II; utilizando como estimador *Tabebuia rosea*. Las líneas continuas representan el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación del ajuste. (N=5).

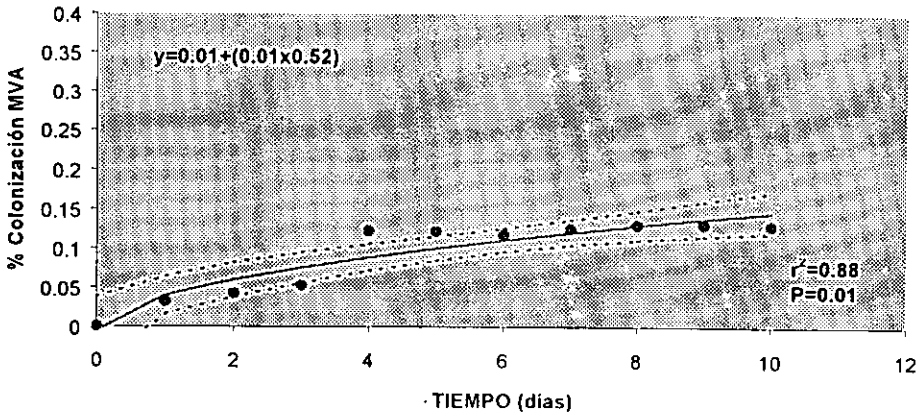
Acacia farnesiana

a) SITIO I

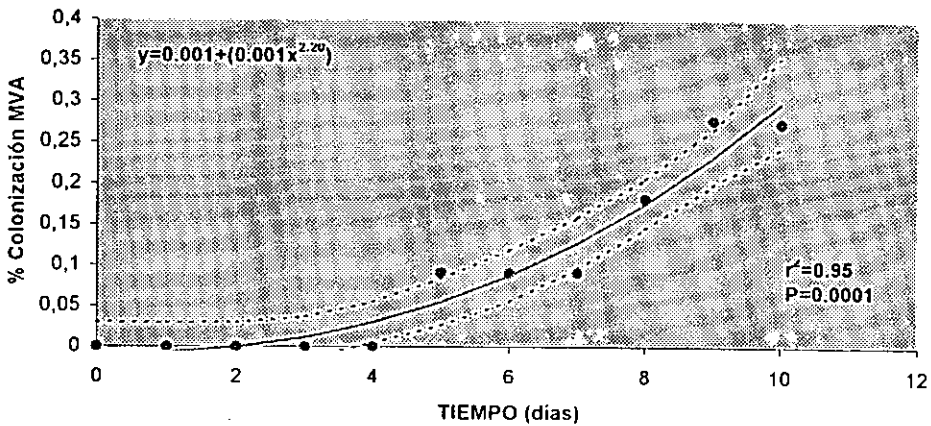
Acacia farnesiana

b) SITIO II

Figura 21. Velocidad del porcentaje de colonización micorrízica en el lapso de diez días, medida en la rizósfera de una cactácea (*Opuntia excelsa*) a) SITIO I) y en la rizósfera de especies de árboles caducifolios b) SITIO II; utilizando como estimador a *Acacia farnesiana*. Las líneas continuas representan el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación del ajuste. (N=5).

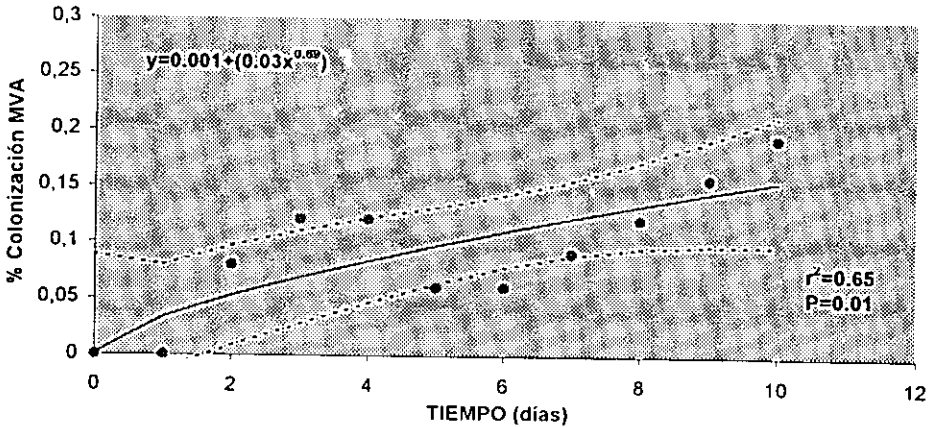
Ipomoea wolcottiana

a) SITIO I

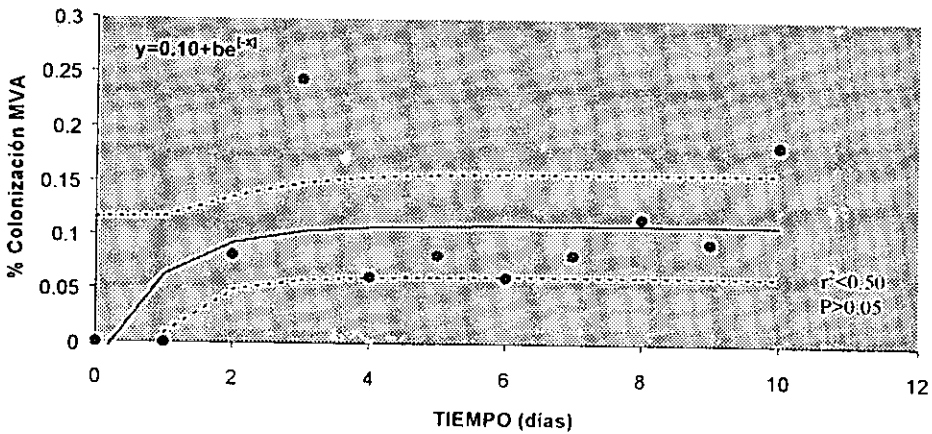
Ipomoea wolcottiana

b) SITIO II

Figura 22. Velocidad del porcentaje de colonización micorrizica en el lapso de diez días, medida en la rizósfera de una cactácea (*Opuntia excelsa*) a) SITIO I) y en la rizósfera de especies de árboles caducifolios b) SITIO II; utilizando como estimador a *Ipomoea wolcottiana*. Las líneas continuas representan el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación del ajuste. (N=5).

Caesalpinia eriostachys

a) SITIO I

Caesalpinia eriostachys

b) SITIO II

Figura 23. Velocidad del porcentaje de colonización micorrizica en el lapso de diez días, medida en la rizósfera de una cactácea (*Opuntia excelsa*) a) SITIO I y en la rizósfera de especies de árboles caducifolios b) SITIO II; utilizando como estimador a *Caesalpinia eriostachys*. Las líneas continuas representan el ajuste de los datos y las líneas discontinuas la desviación del ajuste. (N=5).

En la tabla 13 se observa la $d_{m\acute{a}x}$ de cada sitio para cada una de las cinco especies (*H. latiflora*, *A. farnesiana*, *T. rosea*, *C. eriostachys* e *I. wolcottiana*). *H. latiflora*, *T. rosea* y *C. eriostachys* mostraron una tasa de velocidad en la colonización micorrizica mayor en el sitio uno (0.033% de colonización micorrizica/día; 0.036% de colonización micorrizica/día; 0.040% de colonización micorrizica/día) en comparación con el sitio dos (0.022% de colonización micorrizica/día; 0.026% de colonización micorrizica/día; 0.012% de colonización micorrizica/día) respectivamente. Por lo tanto se puede decir que hubo una mayor velocidad de micorrización en la rizósfera de la cactácea con respecto de la rizósfera de árboles caducifolios en *H. latiflora*, *T. rosea* y *C. eriostachys*. Por otro lado en *A. farnesiana* e *I. wolcottiana* se obtuvo una tasa máxima de velocidad en la colonización micorrizica en el sitio dos (0.054% de colonización micorrizica/día; 0.06% de colonización micorrizica/día) que en el sitio uno (0.034% de colonización micorrizica/día; 0.020% de colonización micorrizica/día) respectivamente. Estos resultados indican que la velocidad del porcentaje de micorrización fue mayor en la rizósfera de árboles caducifolios con respecto de la rizósfera de la cactácea *O. excelsa* en *A. farnesiana* e *I. wolcottiana*.

Tabla 13. Primera derivada máxima alcanzada en el sitio I (rizósfera de *O. excelsa*) y sitio II (rizósfera de árboles caducifolios) del porcentaje de colonización micorrización en plántulas de cinco especies caducifolias (*Hintonia latiflora*, *Acacia farnesiana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Tabebuia rosea* e *Ipomoea wolcottiana*) de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco en el inicio de lluvias de 1999 en un periodo de diez días. N=5 individuos. Los valores indicados en negritas son la primera derivada máxima mayor entre los dos sitios.

| | <i>H. latiflora</i> | <i>A. farnesiana</i> | <i>C. eriostachys</i> | <i>T. roseae</i> | <i>I. wolcottiana</i> |
|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 1 ^{er} . Derivada máxima ($d_{m\acute{a}x}$) en el sitio uno | 0.033 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.034 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.040 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.036 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.020 $d_{m\acute{a}x}$ |
| 1 ^{er} . Derivada máxima ($d_{m\acute{a}x}$) en el sitio dos | 0.022 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.054 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.012 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.026 $d_{m\acute{a}x}$ | 0.060 $d_{m\acute{a}x}$ |

Discusión

En la selva baja caducifolia durante la estación seca, parte de la vegetación pierde sus hojas (Kozłowski 1991) y minimiza la actividad de sus raíces perdiendo un porcentaje de raíz fina (Cuevas 1995). Debido a esto, una gran fracción de la flora de la selva disminuye su metabolismo entrando a una fase de latencia para poder sobrevivir al estrés hídrico del suelo y llegar al siguiente periodo de lluvias (Kozłowski 1991). La pérdida de raíces produce cambios en la concentración de carbono en el suelo (Cuevas 1995) y una reducción en el porcentaje de colonización micorrízica global en la selva. Por otro lado, la estación de lluvias con la rehidratación del suelo de la selva da paso a la regeneración del dosel (Kozłowski 1991) y raíces nuevas que ayudan a la inducción de nuevas colonizaciones micorrízicas a partir de propágulos existentes.

1. Dinámica de HMVA en las cactáceas debida a la estacionalidad de la selva

a) Densidad de esporas y colonización MVA

El porcentaje de la colonización MVA y el número de esporas de hongos micorrízicos a través del tiempo en las seis especies de cactáceas, tuvieron un incremento paulatino entre la época de secas y la época de lluvias. Sin embargo, los niveles máximos de colonización y densidad de esporas no se registraron en el mismo periodo de la época lluviosa, esto es, el porcentaje más alto de colonización MVA se obtuvo al final de la época de lluvias, mientras que, la mayor densidad de esporas se registró en el inicio de las mismas.

En el estudio de Allen *et al.* (1998) realizado en la misma selva, se encontró que la producción de esporas y la colonización micorrízica tiende a ser más alta en la estación lluviosa, siendo la esporulación mayor en el inicio del verano (150-280 esporas por cien gramos de suelo) y menor en la estación seca. Además, se encontró en la sequía una menor cantidad de raíces finas con respecto del verano al igual que en el presente trabajo.

Otro estudio realizado en esta selva es el de Aguilar (2000), quien encontró que la abundancia total del número de esporas varió de forma estacional en la selva, siendo

mayor en el verano con respecto de la época seca. Sin embargo, sus datos muestran un mayor número de esporas en septiembre (90 esporas por cien gramos de suelo) que en julio en el año de 1993 y por el contrario, mayor en julio que en septiembre en el año de 1994. No obstante, en el mismo estudio se encontró un pico máximo de esporas en el mes de julio para una zona de pradera en los dos años de estudio. Además, otro dato contraste del trabajo de Aguilar (2000) con el presente, fue el hecho de que el porcentaje de colonización no varió estacionalmente.

Otros estudio de sistemas tropicales secos han reportado entre 117 y 15.531 esporas en 25 g de suelo seco Jonson y Wedin (1997).

Por otro lado, los estudios llevados a cabo en selvas tropicales húmedas, donde cabe mencionar la ausencia de la familia de las cactáceas, reportan una mayor cantidad de esporas de hongos MA en la época seca con respecto de la época de lluvias (Guadarrama y Álvarez 1999), sin embargo, las selvas tropicales altas tienen una precipitación promedio anual superior a los 2000 mm (Pennington y Sarukhán 1998), mientras que en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco es de 748 mm, esto las hace completamente diferentes en cuanto a la humedad del suelo, pH, luz, temperatura y presencia de organismos en la rizósfera, factores que tienen influencia directa sobre los hongos MVA (Daniels-Hetrick 1984; Brundrett 1991).

El mayor número de esporas encontrado en la época seca, podría depender de las concentraciones de esporas iniciales, la resistencia de las mismas y su reintroducción por mecanismos de dispersión, así como, el impacto de los cambios en las condiciones del suelo durante la actividad, y sobrevivencia de los hongos (Brundrett 1991), debido a que una estacionalidad pronunciada en las selvas caducifolias podría actuar como una perturbación (Huante *et al.* 1993). De tal modo, que la densidad del número de esporas/100 g de suelo en la época de secas para la selva de Chamela en la rizósfera de cactáceas, puede estar condicionada a la diversidad fisiológica, la germinación y a la sobrevivencia de los propágulos de hongos MVA que responden al pH, humedad, salinidad y temperatura del suelo (Daniels, Hetrick 1984; Bowen 1987).

Así, se puede decir que los patrones de tipo estacionales contrastantes en la producción de esporas indican que existe una respuesta por parte de los hongos MVA hacia la disponibilidad del recurso agua en el ecosistema (Aguilar 2000).

Además, la densidad de esporas podría haber sido afectada por la presencia de ácaros y parásitos consumidores de éstas (Paulitz y Menge 1986). Por otro lado, el

desplazamiento a través de la rizósfera de escorpiones y uropígididos entre otros organismos que quizá no fueron observados, pudo haber contribuido al resultado final encontrado, al actuar como dispersadores (Ross y Runnecutter 1977; Koske 1981; Brundrett 1991) de las esporas y llevarlas a otras localidades o incluso aumentar la densidad estudiada.

Por otro lado, en cuanto a la diversidad de especies de esporas micorrízicas encontradas, se observa que respecto de otros trabajos realizados en la misma selva (Aguilar 2000; Allen *et al* 1998), existen especies asociadas a la rizósfera de las cactáceas no reportadas anteriormente en la selva de Chamela, tales como *Acaulospora scrobiculata* Trappe, Walker, *Glomus constrictum* Trappe y *Glomus aff. reticulatum* Bhattacharjee y Mukerji.

Sin embargo, en la selva baja caducifolia del estado de Yucatán, México, se han encontrado esporas de hongos micorrízicos asociadas a la rizósfera de especies de cactáceas de los mismos géneros y similares a las especies de éste trabajo. Dichas especies son las siguientes: *Acaulospora (aff. scrobiculata)*, *Glomus (aff. geosporum)* y *Gigaspora* (Barredo-Pool 1998).

En este contexto, podría proponerse que se lleven a cabo estudios de densoespecies asociados a la rizósfera de cactáceas de forma estacional, lo cual no se realizó en éste trabajo y podría ser importante para saber cual especie de HMVA influye más sobre esta familia. y posiblemente contribuya más a la resistencia de estrés hídrico en la época de secas.

Respecto al porcentaje de colonización por HMVA, se deben contemplar la presencia de coleópteros como la del género *Phyllophaga sp.* en la época de secas, el cual tuvo una gran incidencia en la rizósfera de varios individuos en las seis especies de cactáceas. Este género se sabe que es consumidor de raíces y puede causar un detrimento en las funciones propias del sistema radicular (Morón, 1986), entre las cuales podría estar la formación de micorrizas, ya que al ser consumidas las raíces del individuo, probablemente podrían estar siendo consumidas estructuras micorrízicas, o bien, simplemente podría existir una menor área radicular susceptible de colonización MVA. Por otra parte, en el verano puede decirse que al rehidratarse el suelo se inicia consecuentemente la rehidratación de las raíces. Se ha encontrado que las cactáceas en una primera lluvia después de estar sometidas a un estrés hídrico pronunciado, producen raíces denominadas "raíces de lluvia"; por ejemplo, *O. puberula* puede

desarrollar nuevas raíces en unas pocas horas después de una lluvia (Gibson y Nobel 1990). Esto podría ser un factor importante para la producción de esporas debido al incremento de actividad en las raíces. Además, aumenta el porcentaje de colonización, lo cual sugiere que al iniciarse las primeras lluvias el número de esporas que aún persiste en el suelo termina su estadio de latencia e inicia la germinación de las esporas logrando los primeros contactos con las raíces que le circundan en el suelo.

En la época seca, las cactáceas aunque son plantas perennes se encuentran sometidas a un estrés hídrico muy alto en el suelo, lo que quizá pueda llevar a los hongos micorrízicos a un periodo de trabajo minimizado. Esto es, que se dediquen única y exclusivamente a proporcionarle a la planta, el suministro mínimo necesario para sus procesos metabólicos primarios (fotosíntesis, respiración, etcétera) y adquirir de esta forma los carbohidratos que ellos necesitan para seguirse manteniendo y no para gastar energía en la producción de nuevas generaciones por medio de una esporulación que podría conducirle a la muerte. De tal forma que la planta hospedera podría dedicar ese periodo de tiempo a aumentar su parte epigea (lo cual no fue medido y habría sido muy difícil considerando que la tasa de crecimiento de las cactáceas es muy lenta). En este sentido, debe entenderse que al iniciarse la época de lluvias y rehidratarse las raíces como se mencionó anteriormente, las micorrizas ya no se vean forzadas a detener su ciclo vital por lo que reinicien la esporulación de las nuevas generaciones.

Allen *et al.* (1998) encontró en *O. excelsa* y *O. puberula* una densidad de esporas mayor en octubre (inicio de la época de secas) en comparación con el mes de marzo (mitad de época de secas) donde el nivel de esporas bajó. En el mes de octubre termina la época de lluvias y el suelo se mantiene aún hidratado, a partir de este mes la densidad de esporas comienza a bajar. Esto es, podría sugerirse que el nivel de esporas inicial y la esporulación decrecen a medida que se deshidrata el suelo, además de que las esporas quizá sean depredadas por nemátodos. En relación a este punto, Morte *et al.* (2000) en estudios realizados con *Helianthemum almeriense* encontró un mayor incremento en la conductividad de agua a través de las raíces micorrizadas bajo condiciones de estrés hídrico, que bajo condiciones de humedad. Esto sugiere una gran eficiencia de los hongos micorrízicos para la toma de agua; sin embargo como se señala anteriormente, el potencial hídrico del suelo en la selva de Chamela hacia el mes de marzo debe ser ya muy desfavorable y esto afecta la relación de los hongos MVA.

Además de lo anterior, se debe señalar la importancia de la rehidratación de las raíces en las especies vecinas a las cactáceas observadas en campo. Algunas de éstas se sabe por estudios anteriores (Huante 1993, Borrego 1999) que se micorrizan. Por otro lado, es importante señalar que la mayoría de los individuos estudiados tenían como vecinos a individuos de especies con tasa de crecimiento intermedia, en las cuales se ha encontrado que existe cierta dependencia micorrízica (Janos 1980b; Huante 1993). Este dato puede no ser importante en época de secas, ya que los individuos vecinos pueden no influir sobre el resultado del porcentaje de colonización micorrízica en las cactáceas debido a la pérdida de raíz fina y al marchitamiento que sufren en el suelo seco (Gibson y Nobel 1990). Sin embargo, en la época de lluvias durante la cual ocurre un rápido incremento de raíces (Cuevas 1995), los individuos vecinos pueden tener significancia en el resultado de la colonización por hongos micorrízicos en las cactáceas debido a la distribución espacial de las raíces vecinas en la rizósfera. Además, la actividad entre plantas vecinas afecta la formación micorrízica debido a la competencia de las plantas que en parte, se debe a una función de la densidad de las mismas, la cual determina la disponibilidad de los recursos (Allen 1991).

Al final de la época de lluvias se encontró un número de esporas por gramo de suelo intermedio entre el muestreo de la época de secas y el de inicio de lluvias, mientras que, para la colonización micorrízica fue el mayor porcentaje. Esto sugiere que después de que hubo una gran esporulación se produjo una alta colonización; por lo que la alta densidad de inóculo presente en el inicio de las lluvias disminuyó a finales de las mismas debido quizá a que una gran parte de esporas posiblemente ya había germinado. Generalmente, porcentajes de colonización alta se relacionan con densidades de inóculo bajo e inversamente.

b) Formación de estructuras micorrízicas VA

En la época de secas el porcentaje de colonización generalmente fue pequeño, correspondiendo en la mayor parte a las hifas. Las vesículas que se presume son estructuras de almacenamiento (Read *et al.* 1992), fueron registradas en una muy pequeña proporción. Esto podría deberse al tiempo tan avanzado de la época seca en la que se realizó el muestreo y a que las micorrizas pudieron haber ocupado gran parte de las reservas de las vesículas para las funciones vitales del hospedero, obteniendo

posteriormente los hongos su alimento a partir de los productos de la planta. En cuanto a los arbusculos, los cuales se encontraron en proporciones muy pequeñas, se ha mencionado en otros estudios que tienen la función de incrementar la superficie de membranas para el intercambio de metabolitos y el transporte entre el plasma membranal del hospedero y la hifa del hongo (Smith *et al* 1994b). La proporción de vesículas pudo haber decrecido puesto que dado el avance de la temporada seca el hospedero había consumido la gran mayoría de reservas almacenadas en dichas estructuras. En cuanto a los arbusculos su disminución podría deberse a la vida promedio de estas estructuras, la cual tal vez no sea muy grande, ya que se sabe que la absorción de algunos nutrimentos como la del fósforo por el hospedero involucra gastos de energía, ya que se ha observado actividad de ATPasa asociada a la membrana de la planta hospedera (Marx *et al.* 1982).

En el inicio de la época de lluvias el porcentaje de hifas se mantuvo en algunos casos como en el de *C. purpusii*, decreció como en *S. chrysocarpus*, o aumentó como en *O. excelsa*. Sin embargo, el porcentaje de vesículas y arbusculos en todos los casos fue en aumento alcanzando en la mayoría de las especies un porcentaje de arbusculos mayor al inicio del verano y de vesículas al término de éste. Tal resultado puede relacionarse con el ciclo de vida de los hongos micorrízicos VA donde se ha visto que la formación de arbusculos (Varela y Estrada-Torres 1999) se lleva a cabo en una fase temprana, mientras que, la formación de vesículas ocurre en la fase tardía. Esto corresponde al final de las lluvias donde la mayor parte del porcentaje total fue de vesículas, seguida de los arbusculos y una muy pequeña cantidad de hifas, las cuales son las primeras estructuras en formarse durante la colonización (*Ibidem*).

En la época de secas *O. excelsa*, *C. purpusii* y *O. puberula*, tuvieron un porcentaje de colonización total de entre 8 y 10%, mientras que, *P. pecten-aboriginum*, *S. chrysocarpus* y *A. occidentalis* tuvieron un porcentaje de entre 5% y 7% de colonización. En la época de lluvias iniciales las primeras tres especies, tuvieron entre un 35% y 53% de colonización, mientras que las tres últimas especies, registraron entre un 24% a un 37%. Con respecto de la última época *O. excelsa*, *C. purpusii* y *O. puberula* mostraron una colonización de entre 70% y 85%, en comparación con las tres restantes que presentaron un porcentaje de entre 39% a 45% de colonización por individuo.

Dichas diferencias podrían estar sustentadas en factores físicos y biológicos. Varios

individuos estaban ubicados junto a cuerpos de agua en el caso de las tres especies con menor porcentaje de estructuras fúngicas. Esto coincide con los resultados de Reid y Bowen (1979) quienes estudiaron la respuesta de colonización dependiendo de los niveles de agua en el suelo durante ocho días; en dicho estudio la colonización alta apareció en suelos con un despreciable déficit de agua, mientras que decreció con un contenido de agua solamente bajo y fue inhibida con una saturación hídrica en el suelo.

La alta humedad y el exceso de agua pudo ser determinante en *S. chrysocarpus* y *P. pecten-aboriginum*, ocasionando la presencia de raíces en estado de descomposición sobre todo en la primer especie. Al respecto es importante recordar que *P. pecten-aboriginum* tuvo una alta densidad de esporas/100g de suelo en el final de la época de lluvias y la esporulación no cuenta con el sustrato adecuado radicular, por lo que las estructuras micorrízicas representan un considerable costo de carbono para la planta, el cual puede ser compensado o no por un beneficio en términos de entrada de nutrimentos (Fitter 1991). Asimismo, Redhead (1975) menciona que al morir la raíz se incrementa el número de esporas y dadas las malas condiciones de algunos individuos se pudo haber causado un incremento en la esporulación y un decremento en el desarrollo de la colonización micorrízica.

En cuanto a *S. chrysocarpus*, un factor que pudo haber influido en el resultado final del verano, fue la pérdida de réplicas durante las lluvias, además, esta especie presentó la cantidad más pequeña de raíces finas con respecto del resto de las especies. Al encontrarse los individuos de esta especie en tan malas condiciones en la última colecta, podría pensarse que la especie es susceptible a las lluvias (aun cuando no hay estudios al respecto) y que la época más favorable para su desarrollo es la de sequía. Sin embargo, la corroboración de esta proposición nos llevaría a otros experimentos, como por ejemplo, mediciones comparativas del desarrollo diferencial de *S. chrysocarpus* entre tratamientos bajo diferentes cantidades de agua y luz.

c) Velocidad del porcentaje de colonización por HMVA en el inicio del verano

Las cinco especies utilizadas como estimador de la velocidad de la colonización por hongos micorrízicos VA mostraron diferencias entre las dos rizósferas. En la rizósfera de cactáceas tuvieron una velocidad mayor del inicio de la colonización *H. latiflora*, *T.*

rosea y *C. eriostachys* con respecto del sitio testigo, mientras que, en las otras dos especies (*A. farnesian* e *I. wolcottiana*) la velocidad de colonización más alta se presentó en el sitio testigo.

Estos resultados en cierto sentido podrían sugerir a la rizósfera de algunas cactáceas como un reservorio de inóculo micorrizico, ya que tres de las especies utilizadas como estimador tuvieron una tasa de velocidad mayor en el porcentaje de colonización micorrízica en la rizósfera de *O. excelsa* en comparación con la de las especies caducifolias.

En el caso de *A. farnesiana* e *I. Wolcottiana*, las cuales tuvieron una velocidad mayor en el porcentaje de colonización en la rizósfera de árboles caducifolios, se puede señalar que la formación de arbusculos y vesículas en la rizósfera de *O. excelsa* para la primera especie y el inicio de colonización en el sitio uno, sucedió en el tercer y primer día para *A. farnesiana* e *I. wolcottiana* respectivamente después del transplante, mientras que, en la rizósfera de árboles caducifolios se llevó a cabo entre el quinto y el séptimo día, respectivamente, para cada especie después del transplante.

La formación de estructuras micorrízicas (vesículas y arbusculos) en la rizósfera de cactáceas en *A. farnesiana* pudo haber producido un gasto energético alto tanto en la plántula como en su hongo u hongos simbios, más alto quizá que en el simple mantenimiento hifal como sucedió en el sitio dos y ésto pudo haber contribuido a una disminución de la velocidad del porcentaje de colonización MVA al término de los diez días y contribuir así al resultado obtenido.

El hecho de que el inicio de la colonización en la rizósfera de árboles caducifolios para ambas especies comenzara en un tiempo tardío después del transplante en comparación con el sitio uno, pudo deberse a la fisiología propia de las especies. *A. farnesiana* es una especie con tasa de crecimiento intermedio e *I. wolcottina* es de rápido crecimiento (Flores 2000), en la cual se han observado con anterioridad diferencias significativas en el crecimiento entre tratamientos con micorrizas y sin micorrizas (Huante *et al.* 1993).

En la rizósfera de *O. excelsa* respecto del porcentaje de colonización de *A. farnesiana*, podría sugerir que el nivel de porcentaje en el que se encontraba la colonización en ésta especie en el sitio uno, había alcanzado el nivel máximo de colonización que podía soportar la cantidad de raíz producida hasta ese momento dado el modelo logístico de sus datos; de ser así, al producirse más raíz en el tiempo las raíces de las plántulas

podrían iniciar nuevas colonizaciones y volver de ese modo a producirse un incremento MVA. En el sitio dos, la misma especie tuvo un modelo exponencial, el cual podría en un tiempo mayor llegar a la asintota, pues se observaron las dos primeras etapas del modelo logístico (lineal y exponencial).

La simbiosis MVA desarrollada en *C. eriostachys*, mostró un comportamiento irregular en ambos sitios y se registró una velocidad mayor en la rizósfera de *O. excelsa*. El ajuste para el sitio dos no mostró una correlación entre el tiempo y el porcentaje de colonización siendo la única especie en ésta situación. Esto podría deberse al rango genético del que puede hacer uso la especie para lograr un establecimiento eficiente. En ambos sitios no se presentaba un dosel cerrado; la penetración de luz en un rango del uno al diez se ubicaba en el siete, lo mismo que la de la lluvia. Esto es importante dado que Huante *et al.* (1993) señala que en un gradiente de dependencia (de alto a bajo) en relación a la preferencia de hábitat (de sitio cerrado a abierto) podría establecerse en el siguiente orden: *C. eriostachys*, *P. manguéense*, *C. alliodora* e *I. wolcottiana*.

Estos resultados por lo tanto, podrían apoyar la idea de que la rizósfera de cactácea sirve como reservorio de inóculo micorrízico y que por lo tanto ayuda en cierta medida a la recuperación del sistema micorrízico en la selva. Al respecto se ha dicho que la proporción de esporas viables es muy baja (alrededor del 5%) y que por lo tanto no representan un propágulo muy importante en el ecosistema, de tal forma que las raíces colonizadas, así como las redes preexistentes de hifas podrían representar a los propágulos principales (Aguilar 2000).

2. Dinámica micorrizica en las cactáceas a través de la distancia de su rizósfera

a) Porcentaje de colonización y densidad de esporas

La variación en la colonización y el número de esporas a través de la distancia de la rizósfera fue similar entre ambas en las seis especies de cactáceas. Es decir, la densidad de esporas y la colonización micorrizica aumentaron a medida que se incrementó la distancia de la raíz en *A. occidentalis*, *C. purpusii*, *O. excelsa*, *P. pecten-aboriginum* y *S. chrysocarpus*. Por el contrario, en *O. puberula* no se observó esa tendencia, lo cual podría indicar que en especies de cactáceas con una raíz pequeña el factor distancia no tiene efecto sobre el número de esporas y la colonización por HMVA. *O. puberula* posee un tamaño de raíz pequeño en comparación con el resto de las especies de este estudio. Su número de raíces secundarias es alto y crecen aproximadamente desde el inicio del tronco del arbusto, mientras que en las otras cinco especies el crecimiento de las raíces secundarias se inicia por lo menos a partir del metro de distancia del tronco del individuo. Así, la cantidad de esporas y el porcentaje de colonización por HMVA se distribuye de forma aparentemente homogénea en todas las ramificaciones que hay a lo largo de toda su superficie de raíz. Además, puede ser el efecto no analizado de la producción de algún tipo de exudado o incluso el efecto de organismos asociados a la raíz pues se sabe que tanto los exudados (Curl y Truelove 1986; Graham 1982; Elias y Safir 1987; Allen 1992) como algunos microorganismo (St John y Coleman 1983; Coleman 1985) afectan la asociación con hongos MVA. Además, ésta especie presentó flores (a mediados de la época seca) y frutos (al inicio de la época de lluvias), lo cual pudo haber influenciado en algún modo el grado de colonización y esporulación a lo largo de su raíz, debido a cambios fisiológicos de la planta hospedera, los cuales pudieron haber afectado el desarrollo de los hongos simbioses.

Las especies en que la distancia si tuvo efecto sobre la colonización por HMVA y la densidad del número de esporas, puede deberse a que a medida que la longitud de la raíz aumenta, la cual aumenta con la edad, tiende a ramificarse produciendo mayor cantidad de raíces secundarias (Cuevas 1995) y este hecho lleva consigo una superficie mayor de raíces finas, lo cual puede propiciar grandes redes miceliales entre más

ramificaciones existan y así una mayor producción de esporas. Al aumentar el tamaño de la raíz y alejarse del tronco principal del individuo, aumenta la superficie de raíces y propicia un mayor número de contactos entre raíces finas con las raíces de otros individuos. Las mallas o redes hifales crean una unidad funcional similar a la de las raíces de las plantas y puede abarcar varias plantas hospederas de diferentes especies (Davidson y Christensen 1977; Ogawa 1985; Allen y Allen 1992), lo que implica una optimización de los recursos, sobre todo cuando son escasos, por ejemplo el recurso hídrico disponible en el suelo (Mosse y Hayman 1971). De tal forma que la contribución que puede tener la formación de una red hifal es importante en la maduración de un ecosistema. En este contexto, si las raíces de cactáceas sirven como conectores de la red hifal en la comunidad vegetal de la selva y si mantienen esa red hifal en la época seca, podría considerarse el hecho de que la red hifal se reconstruya en cierto porcentaje cada nuevo período de lluvias. Para comprobar esto tendría que hacerse un análisis de la distribución de individuos de cactáceas en relación a individuos de otras especies.

Por otro lado, el porcentaje de colonización por hongos MVA y el número de esporas en función de la distancia de la raíz en *O. excelsa*, *C. purpusii*, *P. pecten-aboriginum*, *A. occidentalis* y *S. chrysocarpus* se ajustó en la mayoría de los casos a un modelo potencial. En dichos modelos se ha encontrado que el desarrollo de colonización por HMVA se produce para cada hongo individualmente y es influenciado por la densidad de inóculo, como pueden ser las esporas (Allen 1992). Por ejemplo, al incrementarse la producción de esporas se incrementa la velocidad con la que comienza la fase de colonización y por el mismo motivo se incrementa la tasa de velocidad de su desarrollo (Wilson y Trinick 1982). Debido a esto, podría deducirse que la prolongación de la pendiente de cada curva en cada especie de cactácea, se debe al aumento de esporas conforme se incrementa la distancia de la raíz y esto no permite la formación temprana de una meseta, la cual se ha dicho que depende del volumen total de inóculo y del área del tejido de la raíz. (Allen 1992).

Además, en dichos modelos se presentó un fenómeno importante a resaltar. En el inicio de las curvas del aumento del porcentaje de colonización y de esporas de hongos MVA a través de la distancia, es decir, entre cero y un metro ocurrió un rápido incremento en la colonización por HMVA y en la producción de esporas, posteriormente se observó menor velocidad de incremento alcanzando finalmente una

meseta para estas dos variables, la cual se mantuvo aún a pesar de que siguiera aumentando la longitud de la raíz.

Lo anterior podría explicarse porque entre menor sea la distancia de la raíz conductora al tronco del individuo, la densidad de raíz fina es menor, lo cual posiblemente provoque una mayor velocidad tanto en la colonización MVA como en la producción de esporas (lo cual no quiere decir que sean los registros más altos) para aumentar la absorción de agua y nutrimentos necesarios del suelo que podría ser insuficiente si se obtuvieran únicamente por medio de las raíces finas. Sin embargo, en distancias mayores a un metro, donde el incremento se da más pausado, la proporción de colonización por HMVA y la densidad de esporas se encuentran en mayor proporción con respecto de las anteriores, lo cual puede ser causa del incremento en número de raíces finas.

b) Densidad de esporas micorrízicas fuera del área de influencia de las cactáceas

En los sitios alejados de la influencia de la rizósfera de las cactáceas, la mayor densidad de esporas se obtuvo al inicio de la época de lluvias y la menor en la época de secas. Sin embargo, el número de esporas comparado entre la rizófora de cactáceas y sitios alejados de su influencia mostró diferencias en la época de secas en todas las especies, siendo menor en los sitios testigo (fuera del área de influencia de las cactáceas) con respecto de la rizósfera de las cactáceas. Esto sugiere que efectivamente la rizósfera de las cactáceas podría estar actuando como reservorio micorrízico en la época en que existe un alto estrés hídrico en el suelo, manteniendo una densidad de esporas micorrízicas mayor en comparación con el resto de la vegetación de la selva. Esto es importante en la dinámica y recolonización por hongos micorrízicos en esta selva, ya que en parte el inicio de las colonizaciones por HMVA hacia las plantas en el inicio de la época de lluvias podría iniciarse a partir de la rizósfera de las cactáceas, de las cuales podría decirse que las especies *O. excelsa* y *C. purpusii* son las más importantes para el mantenimiento del número de esporas, debido al área espacial que ocupa su rizósfera y al hecho de que en todos los meses son junto con *O. puberula* las que presentan una mayor densidad de esporas. *O. puberula* no podría considerarse importante en este contexto, puesto que posee un sistema radicular muy pequeño y por lo tanto el área que ocupa su rizósfera respecto de especies vecinas no es

representativa en este sentido.

En el inicio de la época de lluvias el número de esporas en sitios alejados a la influencia de *A. occidentalis*, *P. pecten-aboriginum*, *S. Chrysocarpus* y *O. puberula* no presentaron diferencias en la densidad de inóculo. Esto indica una rápida rehidratación en las primeras lluvias por las especies cadurrizas, lo cual impulsa al sistema a una esporulación masiva para futuras colonizaciones hacia la rizósfera de la selva. Los sitios testigo de *C. purpusii* y *O. excelsa* por el contrario mostraron menor densidad de inóculo micorrízico, esta diferencia en número de esporas con respecto de sitios alejados a la influencia de cactáceas puede deberse a que estas dos especies no se encontraban junto a cuerpos de agua como algunos individuos de las especies anteriores, lo cual es un factor que puede afectar la densidad de inóculo en las otras especies ya que un exceso de humedad en el suelo también afecta la densidad de esporas micorrízicas (Reid y Bowen 1979). De tal modo, que el resultado final en estas especies pudo haber sido la suma del inóculo que aun no progresaba hacia nuevas colonizaciones provenientes de la época de secas (el cual ya era más alto en la rizósfera de cactáceas), más el inóculo de las nuevas esporulaciones con el inicio de la precipitación.

Por otra parte, las diferencias en número de esporas en la época de lluvias finales entre sitios alejados de la influencia de cactáceas y la rizósfera de las mismas que se registraron en *O. excelsa* y *P. pecten-aboriginum* donde fue mayor; pueden deberse a diversos factores. *O. excelsa*, es una de las especies que mantuvo diferencias en la densidad de número de esporas desde la época de secas, por lo que podría inferirse que la velocidad de esporulación que mantuvo esta especie en general fue muy alta. Además, la especie fructificó a finales de la época seca y a principios de lluvias, por lo que a finales de éstas, una vez que la planta dejó de gastar tanta energía en fructificar, los HMVA pudieron haber elevado sus demandas de carbohidratos obtenidos de la fotosíntesis del hospedero y así aumentar la esporulación.

En un estudio realizado con especies herbáceas por Sigüenza *et al.* (1996) en un sistema de dunas en el estado de Baja California, encontraron que en *Abronia umbellata*, *Atriplex julacea* y *Camissonia californica* hay un máximo de producción de esporas y colonización después de la etapa de floración, mientras que, en *Lotus spp.* y *Haplopappus venetus* los niveles de colonización más alta coinciden con la floración y la maduración de los frutos. En las especies que presentaron flores y frutos en éste

trabajo (*O. excelsa* y *O. puberula*) la máxima producción de esporas se presentó en la maduración de los frutos con el inicio del verano y la máxima colonización al final del verano cuando terminó la fructificación.

En cuanto a *P. pecten-aboriginum*, se podría explicar su resultado si se considera que una gran mayoría de los individuos tenían raíces que empezaban a descomponerse en la última colecta, por lo que presumiblemente la esporulación fue una respuesta de las micorrizas para asegurar recursos al empezar a carecer de una buena retroalimentación, ya que las raíces seguramente empezaban a tener una deficiente conducción de agua y por lo tanto de nutrimentos.

Conclusiones

La dinámica micorrizica mostró un comportamiento similar en las seis especies de cactáceas tanto en el tiempo, como en el espacio.

- La rizósfera de cactáceas actuó como reservorio micorrizico en el periodo de sequía albergando en éste un mayor número de esporas de HMVA en comparación con la rizósfera de árboles caducifolios sólo en esa época.
- La densidad de esporas que persiste en el suelo durante la época seca es menor con respecto de la época de lluvias, donde la mayor esporulación en la rizósfera de las cactáceas y en general en toda la selva se produjo en el inicio del período lluvioso.
- La colonización MVA es susceptible de la carencia del recurso agua, por lo que el menor porcentaje se lleva a cabo en el periodo de sequía y al final del verano se alcanza el más alto porcentaje de colonización por HMVA en la rizósfera de cactáceas.
- La formación de estructuras micorrizicas varía de forma estacional. Los arbúsculos y las vesículas en comparación con las hifas aumentan en número durante el verano, principalmente hacia el final de este.
- La densidad de esporas y el porcentaje de colonización por HMVA aumenta en función de la longitud de la raíz en las cactáceas de tallas altas, por lo que su potencial de inóculo hacia otras plantas aumenta a medida que aumenta el eje principal de su sistema radicular.

Conclusiones

Sin la ciencia, la filosofía estaría ciega; sin la filosofía, la ciencia sería dogmática. El conocimiento científico se refiere a cosas determinadas, pero no funda valores ni señala direcciones de vida. Es objetivo, pero no resuelve todos los problemas, e incluso excluye a los más importantes para los hombres. En esta falla de la ciencia, cabe la filosofía. Es una orientación en el mundo, un proceso infinito.

Ikram Antaki. El banquete de Platón. Filosofía.

Abbott LK y Robson AD. 1991a. **Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas.** *J. Agric. Ecos. Envir.* 35, 121-150

Aguilar FM. 2000. **Impacto de la roza-tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrízicos arbusculares de una selva baja caducifolia.** Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. Div. Estudios de Posgrado. U.N.A.M.

Alexander IJ. 1989. **Micorrizas in tropical forest.** En *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savannah Ecosystems.* (ed) J Proctor. Blackwekk Scientific Publications, Oxford, England. Pp 169-188.

Allen EB y Allen MF. 1986. **Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition.** *New Phytol.* 104:559-571

____ y _____. 1992. **Mycorrhizae and Plant. Community Development: Mechanisms and Patterns.** Pp 455-479. En *The fungal community: Its orgation and role in the ecosystem.* Second edition. Mycology Series, Marcel Dekker, New York 10016 (U.S.A) Vol. 9. pp976.

_____, _____, Allen DJ, Helm JM, Trappe R, Molina y Rincón E. 1995. **Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity.** *Plant Soil.* 170:47-67.

_____, Rincón E, Allen M, Pérez-Jiménez A y Huante P. 1998. **Disturbance and Seasonal Dynamics of Mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico.** *Biotropica.* 30(2): 261-274.

Allen MF. 1985. **Spatial patterning and soil saprophytic microbiota: Impacts of strip mining, importance and management strategies.** Pages 322-326 En *Proceedings of the American Society for Surface Mining and Reclamation, Symposium on "How microorganisms improve reclamation: Their importance and management in mine soils."*

_____. 1991. **The Ecology of Mycorrhizae.** Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. Cambridge. 184pp.

_____. 1992. **Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-Fungal Process.** Chapman y Hall. New York. London. 534pp.

Babbar IL y Ewell JJ. 1989. **Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales.** *Biotropica.* 21(1): 20-29.

Balandreau J y R Knowles. 1978. **The rhizosphere.** p: 243-268. En: Dommergues YR y SV Krupa (eds.) *Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants.* Elsevier, Amsterdam.

Barradas V. 1991. **Radiation regime in a Tropical dry deciduous forest in western México.** *Theor. Appl. Climatol.* 44: 57-64.

_____ y Fanjul L. 1985. **Equilibrio hidrico y evapotranspiración en una selva**

- baja caducifolia de la costa de Jalisco, México.** *Biótica*. 10 (2): 199-210
- Barredo-Pool F, Varela L, Arce-Montoya M y Orellana R. 1998. **Estudio de la asociación micorrizica en dos cactáceas nativas del estado de Yucatán, México.** Pp: 69-73. En *Avances de la investigación micorrizica en México*. Rodríguez Z y Aguilar E, Trejo MA (Ed). Universidad Veracruzana, México.
- Bethlenfalvay GJ, Dakessian S y Pacovsky RS. 1984. **Mycorrhizae in a southern California desert: ecological implications.** *Can J Bot.* 62:519-524.
- Bolan NS, Robson AD y Barrow NJ. 1987. **Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants.** *Plant Soil.* 22: 401-410.
- Bolgiano NC, Safir GR y Warncke DD. 1983. **Mycorrhizal Infection and Growth of Onion in the Field in Relation to Phosphorus and Water Availability.** *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108(5):819-825.
- Borrego S. 1999. **Efecto de las Micorizas Arbusculares en el Crecimiento de Plántulas de Especies Arbóreas en una Selva Baja Caducifolia.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. Pág. 60.
- Bowen GD. 1987. **The biology and physiology of infection and its development.** En *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. Ed. GR. Safir, pp. 27-57. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Brundrett M. 1991. **Mycorrhizas in Natural Ecosystems.** *Advances in Ecological Research*. Vol. 21:171-313.
- Bullock SH. 1986. **Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico.** *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology*. 36, 297-316.
- Chapin FS III. 1980. **The mineral nutrition of wild plants.** *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260.
- , Bloom AJ, Field CB y Waring RH. 1987. **Plant responses to multiple environmental factors.** *Bioscience*. 37, 49-57.
- Coleman DC. 1985. **Through a ped darkly: An ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions.** *Ecological Interactions in Soil: Plants, Microbes and Animals*. Vol. 4. 1-21.
- Cuevas E. 1995. **Biology of the belowground system of tropical dry forest.** En Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds.). *Seasonally dry tropical forest*, pp. 362-383. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Curl EA y Truelove B. 1986. **The Rhizosphere.** Springer-Verlag, Berlin.
- Daniels-Hetrick BA. 1984. **Ecology of VA mycorrhizal fungi in VA Mycorrhiza.** Ed.

- CL. Powell and DJ Bagyaraj. pp 35-55. CRC Press, Boca Raton FL.
- Daniels BA y Skipper HD. 1983. **Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil.** En: *Methods and principles of mycorrhiza research.* Sheneck, N. C. Paul, Minnesta. Pp. 29-37.
- Davidson DE y Christensen M 1977. **Root-microfungal and mycorrhizal associations in a shortgrass prairie.** In *The Belowground Ecosystem: A Synthesis Plant-associated Processes,* J. K. Marshall (Ed). Colorado State University, Ft. Collins, pp. 279-287.
- Dehne HW. 1986. **Development of VA mycorrhizal fungi and interactions with *Cochliobolus sativus* in roots of gramineae.** En *Physiological and Genetical Aspects of mycorrhizae.* (ed. By V. Gianinazzi-Person y S. Gianinazzi), pp. 773-779. INRA. Paris.
- Diem HG, Gueye I, Gianinazzi-Pearson V, Fortin JA y Dommergues R. 1981. **Ecology of VA mycorrhizae in the tropics: the semi-arid zone of Senegal.** *Acta Oecol Plant.* 2:53-62.
- Elias KS y Safir GR. 1987. **Hyphal elongation of *Glomus fasciculatus* in response to root exudates.** *Applied and Environmental Microbiology.* Vol. 53 (8): 1928-1933
- Fisher RA y Turner NC. 1978. **Plant productivity in the arid and semiarid zones.** *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33:317-345.
- Fitter AH. 1991. **Cost and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions.** *Experientia.* 47: 350-355
- Flores T. 2000. **Disponibilidad de nutrimentos, diseño funcional de raíces y tasa de crecimiento de 30 especies de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Frank AB. 1885. **Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch unterirdische Pilze.** *Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft.* 3, 128-145
- Friese CF y Allen MF. 1991. **The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture.** *Mycologia.* 83: 409-418.
- Furlan V y Fortin JA. 1973. **Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three temperature regimes. (Onions).** *Nat can.* 100 (5): 467-477
- García-Oliva F, Mass JM y Galicia L. 1991. **Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of México.** *Geografiska Annaler.* 73:179-186.
- Gemma JN, Koske RE y Carreiro M. 1989. **Seasonal dynamics of selected species of V-A mycorrhizal fungi in a sand dune.** *Mycological Research.* Vol. 92 (3): 317-321
- Gibson AC y Nobel PS. 1990. **The Cactus Primer.** Harvard University Press.

- Cambridge. 286pp.
- Gómez-Pompa A y Dirzo R. 1995. **Reservadla biosfera y otras áreas naturales protegidas de México.** INE y CONABIO
- Graham JH. 1982. **Effect of citrus root exudates on germination of chlamydospores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigeaum*.** *Mycologia*. Vol 74 (5): 831-835
- Graustein VC, Cromack KJr y Sollins P. 1977. **Calcium oxalate: occurrence in soils and effect on nutrient geochemical cycles.** *Science*. 198:1252-1254.
- Guadarrama P y Álvarez-Sánchez J. 1999. **Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different enviroments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico.** *Mycorrhiza*. 8: 267-270.
- Hardie K y Leyton K. 1981. **The influence of vesicular-arbuscular micorriza on growth and water relations of red clover . I. En phosphate deficient soil.** *New Phytologist*. 89:599-284.
- Harley JL. 1971. **Fungi in ecosystems.** *Journal of Applied Ecology*. 8, 627-42.
- _____ y Smith SE. 1983. **Mycorrhizal simbiosis.** Academic Press, London
- Hogberg P. 1986a. **Nitrogen-fixation and nutrient relations in savanna woodland trees. Tanzania.** *Journal of Applied Ecology*. 23: 675-88.
- _____ . 1986b. **Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa: a review.** *Journal of Tropical Ecology*. 2: 359-72
- Huante P y Rincon E. 1998. **Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates.** *Oecologia*. 113, 53-66
- _____ , _____ y Allen E. 1993. **Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in México.** *Mycorrhiza*. 2: 141-145.
- _____ , _____ y _____ . 1998. **Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings.** *Oecologia*. ((((((
- INE y CONABIO. 1995. **Reservas de la biosfera y otras áreas naturales de México.** México. Investigación y coordinación Arturo Gómez-Pompa y Rodolfo Dirzo.
- Jakobsen I, Joner EJ y Larsen J. 1994. **Hyphal phosphorus transport, a keystone to mycorrhizal enhancement of plant growth.** En *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*, S. Gianinazzi y H. Schuepp (eds). Birkhäuser verlag, Basel, pp. 133-146.
- _____ y Rosendahl L. 1990. **Carbon flow into into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants.** *New Phytol*. 115: 77-83.

- Janos DP. 1980a. **Mycorrhizae influence tropical succession.** En *Biotropica*. 12: 56-64
- _____. 1980b. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth.** *Ecology*. 61: 151-162.
- _____. 1983. **Tropical micorrizas, nutrient cycles and plant growth.** *Tropical Rain Forest: ecology and management*, ed. S. L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick, pp. 327-345. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jasper DA, Abbott LK y Robson AD. 1989. **Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of VA mycorrhizal fungi.** *New Phytol.* 112: 93-99
- Jonson NC y Wedin D. (1997). **Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland.** *Ecological Applications*. 7: 171-182.
- Klopatek CC, DeBano LF y Klopatek JM. 1988. **Effects of simulated FIRE on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon-juniper woodland soil.** *Plant and Soil*. 109, 245-9.
- Koske RE 1981. **A preliminary study of interactions between species of vesicular-arbuscular fungi in a sand dune.** *Mycological Society*. 76, 411-416
- _____. y Gemma JN. 1989. **A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas.** *Mycol. Res.* 92 (4): 486-505
- Kottke I y Oberwinkler F. 1987. **The cellular structure of the Harting net: Coenocytic and transfer cell-like organization.** *Nordic Journal of Botany*. Vol 7 (1) 85-95
- Kozlowski TT. 1979. **Tree growth and environmental stresses.** Univ. of Washington Press, Seattle.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 1998. **Plant Physiological Ecology.** Springer. Pp. 590.
- Levy Y y Krikun J. 1980. **Effect of vesicular-arbuscular micorriza on *Citrus jambhiri* water relations.** *New Phytologist*. 85:25-31.
- Lott EJ. 1985. **Listados Florísticos de la estación de biología Chamela, México.** Instituto de Biología, Universidad Nacional, Autónoma de México.
- Lott EJ. 1993. **Annotated checklist of the vascular flora de Chamela Bay region, Jalisco México.** En *California Academy Sciences*. 148:1-60
- McGonigle T. 2001. **On the use of non-linear regression whit the logistic equation for changes whit time of percentage root length colonized by arbuscular mycorrhizal fungi.** *Mycorrhiza*. 10: 249-254.

- Marschner H. 1991. **Mechanism of adaptation of plants to acid soils.** *Plant Soil.* 134, 1-20.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhan J, Pérez-Jimenez A, Rincón E, Mass M, Solis-Magallanes A y Cervantes L. 1992. **Aboveground living phytomass of a tropical deciduous forest in the coast of Jalisco, Mexico.** *Journal Tropical Ecol.* 8: 87-96.
- Marx CJ, Dexheimer V, Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi S. 1982. **Enzymatic studies on the metaboism of vesicular arbuscular mycorrhiza. IV. Ultracytoenzimological evidence (ATP ase) for active transfer processes in the host arbuscule interface.** *New Phytol.* 90: 37-43
- Mikola P. 1980. **Tropical mycorrhiza research.** Clarendon Press, Oxford, England.
- Miranda F y E Hernández X. 1963. **Los tipos de vegetación y su clasificación.** *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28:29-179.
- Morte A, Lovisolo C, Schubert A. 2000. **Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia claveryi*.** *Mycorrhiza.* 10:115-119.
- Morton JB. 1988. **Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification.** *Mycotaxon.* XXXII, pp 267- 324.
- Mosse B y Hayman DS. 1971. **Plant growth responses to Vesicular-arbuscular micorriza. II. In unsterilized field soils. (allium cepa, Endogone).** *New phytol.* 70 (1): 29-34
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. **Ecology of tropical dry forest.** *Annu Rev Ecol Syst.* 17:67-88
- Ogawa M 1985. **Ecological characters of ectomycorrhizal fungi and their mycorrhizae: an introduction to the ecology of higher fungi.** *JARQ* 18: 305-314.
- Olsen SR, Watanabe FS y Danielson RE. 1961. **Phosphorus absorption by corn roots as affected by moisture and phosphorus concentration.** *Soil Sci. Soc. Proc.* 25:289-294.
- Paulitz TC y Menge JA. 1986. **The effects of a mycoparasite on the mycorrhizal fungus, *Glomus deserticola*.** *Phytopathology.* 76, 351:354
- Pennington TD y Sarukhan J. 1998. **Árboles tropicales de México.** U.N.A.M. Fondo de Cultura Económica. Pp. 521.
- Powell CLI. 1976. **Development of mycorrhizal infections from Endogone spores and infected root segments.** *Transactions of the British Mycological Society.* 66:439-445.
- Read DJ, Lewis, DH, Fitter AH y Alexander IJ. 1992. **Mycorrhizas in Ecosystems.** C.A.B. International. Cambridge.

- Redhead JF. 1975. **Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of *Khaya grandifoliola* CDS.** En Sanders E, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas*. Academic, London, pp 447-459
- Reid CP y Bowen GD. 1979. **Effects of soil moisture on v/a mycorrhiza formation and root development in *Medicago*.** p. 211-279. En J.H. Harley and R.S. Russell (eds.). *The soil-root interface*. Academic Press, New York.
- Rincón E, Huante P y Ramírez Y. 1993. **Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pectin-aborigntum*.** *Mycorrhiza*. 3:79-81.
- Rose SK. 1981. **Vesicular-arbuscular endomycorrhizal associations of some desert plants of Baja California.** *Can J Bot.* 59:1056-1060.
- Ross JP y Ruttencutter R. 1977. **Population dynamics of two vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi and the role of Hyperparasitic fungi.** *Phytopathology*. 67, 490-6.
- Rzedowski J. 1978. **La vegetación de México.** Editorial Limusa. México, 432 pp.
- Schenck NC e Ivonne P. 1990. **Manual for the Identification of VA Mycorrhizal fungi.** pág. 285
- Siguenza C, Espejel I. y Allen E. 1996. **Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California.** *Micorrhiza*. 6: 151-157.
- Smith SE, Dickson S, Morris C y Smith FA 1994b. **Transport of phosphate from fungus to plant in VA mycorrhizas: calculations of the area of symbiotic interface and of fluxes from two different fungi to *Allium porrum* L.** *New Phytologist* 127, 93/99.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1981. **Biometry.** Freeman, New York
- Solís VE. 1993. **Características Fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional.** Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. Facultad de Ciencias. 73pp.
- St. John TV y Coleman DC. 1983. **The role of mycorrhizae in plant ecology.** *Canadian Journal of Botany*. 61, 1005-14.
- Taylor, TN. W. Remy; H Hass y H Kerp. 1995. **Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian.** *Mycologia*. 87: 560-573.
- Tommerup IC. 1984a. **Persistence of infectivity by germinated spores of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil.** *Transactions of the British Mycological Society*. 82, 275-282.
- _____. 1988c. **Long-term preservation by L-drying and storage of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi.** *Transsactions of the British Mycological Society*. 90,

585-591.

- Trappe JM. 1987. **Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the Angiosperms from an evolutionary standpoint.** *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, ed. G.R. Safir. CRC Press, Boca Raton. pp. 5-25.
- Varela L y Estrada-Torres A. 1999. **El papel de los microorganismos de la rizósfera y de la micorriza en la absorción de nutrientes minerales y agua.** En *Ecología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Orellana R, Escamilla J. Larquéc-Saavedra. CICY. 137-150
- Warnock AJ, Fitter AH y Usher MB (1982). **The influence of a springtail *Folsomia candida* (Insecta: Collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular-arbuscular endophyte *Glomus fasciculatum*.** *New Phytologist*. 99, 285-92.
- Wilcox HE. 1991. **Mycorrhizae.** En *Plant roots: The hidden half*, Y. Waisel, A. Eshel, y U. Kafkaki (eds). Marcel Dekker, New York, pp. 731-765.
- Wilson JM. 1984a. **Comparative development of infection by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi.** *New Phytologist*. 97, 413-426.
- _____ y Trinick MJ. 1982. **Factors affecting the estimation of numbers of infective propágulos of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi by the most probable number method.** *Australian Journal of Soil Research*. 21, 73-81.
- _____ , _____ y Parker CA. 1983. **Identification of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi using immunofluorescence.** *Soil biology and biochemistry*. 15, 439-445.