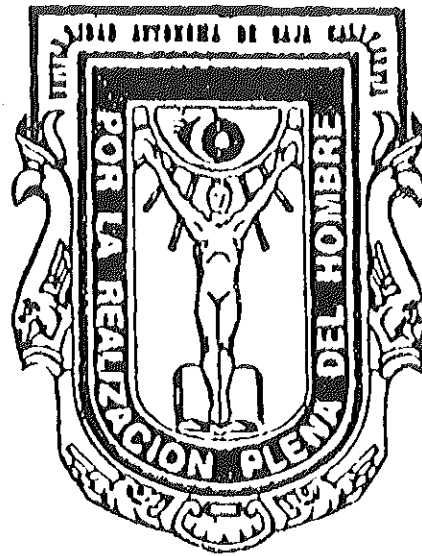


**UNIVERSIDAD AUTONOMA  
DE BAJA CALIFORNIA  
FACULTAD DE CIENCIAS**



**MAESTRIA EN MANEJO DE ECOSISTEMAS  
DE ZONAS ARIDAS**

**DINAMICA DE MICORRIZA  
VESICULO-ARBUSCULAR EN SIETE ESPECIES  
VEGETALES DE LAS DUNAS DE  
EL SOCORRO, B. C.**

**TESIS**

**QUE PRESENTA**

**Concepción Sigüenza López**

**Como requisito final para obtener el grado de**

**MAESTRA EN CIENCIAS**

**Ensenada, B. C.**

**Noviembre de 1993**

**DINAMICA DE LA MICORRIZA VESICULO-ARBUSCULAR EN  
SIETE ESPECIES VEGETALES  
DE LAS DUNAS DE EL SOCORRO, B.C.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**CONCEPCION SIGÜENZA LOPEZ**

**Aprobada por:**

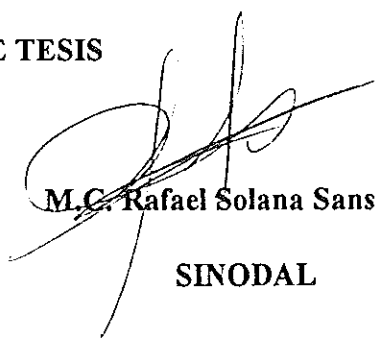
**Dra. Edith B. Allen**

**DIRECTORA DE TESIS**

*Ileana Espejel*

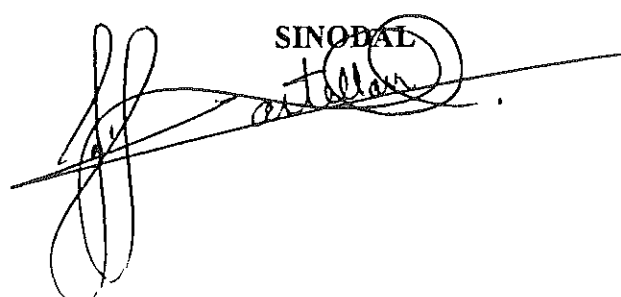
**Dra. M. Ileana Espejel Carbajal**

**CODIRECTORA DE TESIS**

  
**M.C. Rafael Solana Sansores**

**SINODAL**

**M.C. José de Jesús Castellón Olivares**

  
**SINODAL**

*A CESAR, DESDE LUEGO*

## AGRADECIMIENTOS

*A la Dra. Edith B. Allen, por la dirección de este trabajo.*

*A la Dra. Ileana Espejel por la codirección de esta tesis, y por su apoyo en todo momento.*

*Al M.C. Rafael Solana Sansores por la asesoría estadística.*

*Al M.C. José de Jesús Castellón Olivares por sus valiosos comentarios.*

*Al M.C. Faustino Camarena Rosales, por su interés a lo largo de la realización de esta tesis.*

*A la M.C. Irma Rivera Garibaldi por que estuvo siempre dispuesta a ayudar.*

*Al Biól. Elías Torres Balcázar, por facilitar la realización de esta investigación.*

*Al compañero Raúl Tovar, sin cuya ayuda en el campo y el laboratorio, este trabajo hubiera sido mucho más difícil.*

*A la Dra. Meredith Gould Chambers por la revisión y sugerencias en el resumen.*

*Al compañero Ing. Rogelio López, por su amistad y ayuda.*

*A las secretarias Bertha, Lulú, Mayra, Mimi y especialmente a Blanquita por no perder la paciencia.*

*A Martha y Cony, por su valiosa ayuda en las "máquinas".*

## **INDICE**

### **RESUMEN/ABSTRACT**

|                                                                        |           |
|------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>                                                 | <b>1</b>  |
| <b>2.ANTECEDENTES.</b>                                                 | <b>5</b>  |
| 2.1. Definiciones                                                      | 5         |
| 2.2. Dunas costeras                                                    | 6         |
| 2.3. Micorriza de dunas costeras                                       | 6         |
| 2.4. Efecto de la micorriza sobre la planta y su entorno               | 7         |
| 2.4.1. Fijación del suelo                                              | 7         |
| 2.4.2. Relaciones hídricas                                             | 7         |
| 2.4.3. Nutrición mineral y crecimiento                                 | 8         |
| 2.5. Aspectos ecológicos de la simbiosis.                              | 9         |
| 2.5.1. Influencia en la colonización y sucesión                        | 9         |
| 2.5.2. Influencia en la competencia                                    | 10        |
| 2.6. Factores que afectan a las poblaciones de hongos y a la simbiosis | 10        |
| 2.6.1. Disturbio                                                       | 10        |
| 2.6.2. Factores ambientales                                            | 11        |
| 2.6.3. Fenología                                                       | 12        |
| 2.6.4. Micotrofia                                                      | 14        |
| 2.6.4.1. Evolución de la micotrofia                                    | 14        |
| 2.6.4.2. Arquitectura de la raíz                                       | 15        |
| 2.6.4.3. Etapa sucesional                                              | 15        |
| 2.7. Efectividad del inóculo de las diferentes dunas                   | 15        |
| 2.8. Efecto del nitrógeno en la simbiosis                              | 16        |
| <b>3. HIPOTESIS</b>                                                    | <b>18</b> |
| <b>4.OBJETIVOS.</b>                                                    | <b>18</b> |
| <b>5. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO</b>                              | <b>19</b> |
| 5.1. Características geológicas                                        | 20        |
| 5.2. Características climáticas                                        | 21        |
| 5.3. Características de la vegetación                                  | 21        |
| 5.4. Descripción de las especies seleccionadas                         | 23        |

|                                                           |           |
|-----------------------------------------------------------|-----------|
| <b>6. MATERIALES Y METODOS</b>                            | <b>28</b> |
| 6.1. Muestreos                                            | 28        |
| 6.2. Procesamiento de muestras                            | 28        |
| 6.3. Evaluación de la infección en raíces                 | 29        |
| 6.4. Extracción y conteo de esporas                       | 29        |
| 6.5. Ensayo en macetas                                    | 29        |
| 6.6. Colecta y tratamiento de semillas                    | 31        |
| 6.7. Inoculación                                          | 32        |
| <b>7. RESULTADOS</b>                                      | <b>33</b> |
| 7.1. Resultados de campo                                  | 33        |
| 7.1.1. Características climáticas                         | 33        |
| 7.1.2. Porcentajes de infección y números de esporas      | 33        |
| 7.1.3. Características morfológicas de la infección       | 44        |
| 7.1.4. Análisis de suelos                                 | 45        |
| 7.2. Experimento                                          | 45        |
| 7.2.1. Observaciones                                      | 45        |
| 7.2.2. Primera cosecha                                    | 47        |
| 7.2.3. Segunda cosecha                                    | 47        |
| 7.2.4. Descripción de resultados                          | 47        |
| <b>8. DISCUSION.</b>                                      | <b>51</b> |
| 8.1. Campo                                                | 51        |
| 8.1.1. Variación en porcentajes de infección en el campo  | 51        |
| 8.1.2. Variación en porcentajes de vesículas y arbúsculos | 53        |
| 8.1.3. Variación en número de esporas                     | 55        |
| 8.2. Experimento                                          | 56        |
| <b>CONCLUSIONES.</b>                                      | <b>59</b> |
| <b>9.REFERENCIAS</b>                                      | <b>60</b> |
| <b>APENDICE A.</b>                                        | <b>71</b> |
| <b>APENDICE B.</b>                                        | <b>72</b> |

## INDICE DE TABLAS

|                                                                                                             |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla I. Contenido de nitrógeno en la duna móvil.                                                           | 45 |
| Tabla II. Contenido de nitrógeno bajo planta.                                                               | 45 |
| Tabla III. Peso seco en <i>A. maritima</i> , <i>A. umbellata</i> , <i>H. venetus</i><br>y <i>Lotus</i> spp. | 47 |
| Tabla IV. Contrastes entre tratamientos.                                                                    | 48 |
| Tabla V. Porcentajes de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en<br>siete especies.          | 72 |

## INDICE DE FIGURAS

|                                                                                                                                              |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. Esquema de una micorriza                                                                                                           | 5  |
| " 2. Mapa de localización del sitio de estudio                                                                                               | 19 |
| " 3. Climograma                                                                                                                              | 21 |
| " 4. <i>Abronia maritima</i> Nutt. ex Wats.                                                                                                  | 23 |
| " 5. <i>Abronia umbellata</i> Lam.                                                                                                           | 24 |
| " 6. <i>Atriplex julacea</i> S. Wats.                                                                                                        | 25 |
| " 7. <i>Camissonia cheiranthifolia</i> (Hornem. ex Spreng.) Rainmann.                                                                        | 25 |
| " 8. <i>Haplopappus venetus</i> (HBK) Blake.                                                                                                 | 26 |
| " 9. <i>Helianthus niveus</i> (Benth.) Brandege.                                                                                             | 27 |
| " 10. <i>Lotus</i> spp.                                                                                                                      | 27 |
| " 11. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Abronia maritima</i> Nutt. ex Wats.                           | 34 |
| " 12. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Abronia umbellata</i> Lam.                                    | 35 |
| " 13. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Atriplex julacea</i> S. Wats.                                 | 36 |
| " 14. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Camissonia cheiranthifolia</i> (Hornem. ex Spreng.) Rainmann. | 36 |
| " 15. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Haplopappus venetus</i> (HBK) Blake.                          | 37 |
| " 16. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Helianthus niveus</i> (Benth.) Brandege.                      | 38 |
| " 17. Porcentaje de infección, vesículas, arbuscúlos y número de esporas en <i>Lotus</i> spp.                                                | 39 |
| " 18. Porcentajes de infección en las siete especies.                                                                                        | 40 |
| " 19. Número de esporas en las siete especies.                                                                                               | 41 |
| " 20. Porcentaje de infección (vesículas) en las siete especies.                                                                             | 42 |
| " 21. Porcentaje de infección (arbuscúlos) en las siete especies.                                                                            | 43 |
| " 22. Peso seco en <i>A. maritima</i> , <i>A. umbellata</i> , <i>H. venetus</i> y <i>Lotus</i> spp.                                          | 50 |
| " 23. Porcentajes de infección (box-whisker) en las siete especies.                                                                          | 73 |
| " 24. Número de esporas (box-whisker) en las siete especies.                                                                                 | 74 |



## RESUMEN

Se estimaron a partir de esporas, las poblaciones de hongos micorrizógenos vesículo-arbusculares (MVA) asociados con siete especies vegetales de dunas costeras de El Socorro, Ensenada, B.C., a lo largo de seis meses. Asimismo, se describió la tendencia estacional de distribución de la infección MVA en las mismas especies durante la temporada húmeda (enero-marzo) y la temporada seca (abril-julio). Se hicieron comparaciones de la especie pionera (*Abronia maritima*) de la duna móvil con otras seis especies (*Abronia umbellata*, *Atriplex julacea*, *Camissonia cheiranthifolia*, *Haplopappus venetus*, *Helianthus niveus* y *Lotus* spp.) de la duna fija. En el campo se encontró que *A. maritima* no desarrolla micorriza y la cantidad de esporas en su rizosfera es baja. Todas las especies de duna fija forman micorriza y, aunque el número de esporas es variable, es mayor que en la especie de duna móvil. Los valores más altos en porcentaje de infección total y la abundancia de esporas no coinciden temporalmente en todas las especies pero los porcentajes son mayores en el verano que en la primavera. Los arbusculos son más abundantes, cuando el suelo está húmedo y las vesículas cuando este se seca. Se realizó un experimento para probar los efectos de la fertilización con nitrógeno, con y sin inoculo de hongos MVA provenientes de las dos dunas en el crecimiento de *A. maritima*, *A. umbellata*, *H. venetus* y *Lotus* spp. El crecimiento de las plantas solo inoculadas fue el mismo que el del control. El mayor incremento en biomasa está relacionado con la fertilización con nitrógeno en *A. maritima* y *H. venetus*, (las especies más abundantes de la duna móvil y fija respectivamente). En *A. umbellata* y *Lotus* spp. no hay diferencias significativas entre tratamientos. En el experimento no se observó formación de micorriza o esta fue muy baja en *H. venetus* y *Lotus* spp. y no se observó en las otras dos especies. Según los resultados obtenidos se puede concluir que estas especies son simbiontes facultativas.

## ABSTRACT

The populations of vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi associated with seven plant species from El Socorro, Ensenada, B.C. were sampled during six months. The spore numbers were estimated as well as the infection trends during the wet season (January-March) and the dry season (April-July). The pioneer species (*Abronia maritima*) from the mobile dune was compared with six species from the fixed dune (*Abronia umbellata*, *Atriplex julacea*, *Camissonia cheiranthifolia*, *Haplopappus venetus*, *Helianthus niveus* and *Lotus* spp.). *A. maritima* was not observed to form mycorrhizae in the field and the spore numbers in its rizosphere was low. All the species from the fixed dune had mycorrhizae and although spore numbers were variable, they were higher than those in the species on the mobile dune. Maximum percentages of infection and spore abundance did not coincide temporally in all the species, but they were higher in the dry season than in the wet season. Arbuscules were most abundant when the soil was wet in the beginning of the growth season and vesicles were most abundant when the soil was dry. The effects of nitrogen with and without VAM inoculum from the different dunes on the growth of the plant species were tested in greenhouse cultures of *A. maritima*, *A. umbellata*, *H. venetus* y *Lotus* spp.. Growth of the plants inoculated with VAM was the same as in the controls. Increase biomass was correlated with nitrogen fertilization in *A. maritima* and *H. venetus* ( the most common species on mobile and fixed dune respectively). *A. umbellata* and *Lotus* spp. did not show significant differences among treatments. Low or no mycorrhizae formed in culture of *H. venetus* and *Lotus* spp, and none was observed in the other two species . Thus these species are facultative symbionts.

## 1.INTRODUCCION

La existencia de una simbiosis entre muchas plantas y ciertos hongos presentes en sus raíces había sido registrada desde el siglo pasado (Allen M., 1991). Sólo recientemente se ha puesto de manifiesto su importancia. Aproximadamente el 95% de las especies vegetales pertenecen a familias que son típicamente micorrizógenas<sup>1</sup>, la gran mayoría de las cuales forman micorriza vesículo-arbuscular (MVA<sup>2</sup>).

La micorriza facilita la absorción de nutrientes (Mikola, 1982; Trappe, 1981), mejora la obtención de agua (Safir *et al.* 1971; Allen *et al.* 1981; Hardie y Leyton 1981; Stahl y Smith, 1984); y permite la estabilización de suelos arenosos (Sutton y Shepard, 1976; Koske y Polson, 1984; Koske y Tews, 1987; Evans y Miller, 1990).

El hongo MVA promueve el crecimiento de las plantas a través del incremento en la obtención de minerales del suelo, mientras más crece la planta, deriva más cantidad de carbono hacia el suelo, lo cual estimula la actividad de la microbiota; los productos del metabolismo microbiano mejoran la estructura del suelo y esto permite un incremento en crecimiento tanto en la planta como en el hongo asociado (Bethelenfalvay *et al.* 1985)

Se sabe que esta simbiosis interviene en procesos de competencia (Allen y Allen, 1984 y 1986; Janos, 1985). También en procesos de sucesión se ha visto que puede ser importante (Moorman y Reeves, 1979; Janos, 1980; Allen y Allen, 1988; Allen y Allen, 1990).

La mayor parte de la investigación sobre la micorriza VA ha sido realizada en relación con la agricultura y en procesos de reforestación más que en ecosistemas naturales (Koske y Polson, 1984).

Dentro de los trabajos ecológicos, muchos han sido autoecológicos (Allen, *et al.* 1981; Allen, M. 1983; Ebberts *et al.* 1987 pero la investigación sinecológica sobre la micorriza va en aumento (Read *et al.* 1976; Trappe, 1981; St. John y Coleman, 1983; Allen, M. 1991).

---

<sup>1</sup>En este trabajo se utilizan los términos micorrizógeno para referirse al simbionte fúngico o vegetal que es capaz de desarrollar este tipo de simbiosis. El término micorrícico (relativo a la micorriza), es preferido sobre micorrízico.

<sup>2</sup>MVA son las iniciales de Micorriza (micorrizógeno o micorrícico) vesículo arbuscular; este último término también representado por las iniciales V-A.

Actualmente, debido a que los ecosistemas están cada vez más dañados y se requiere, en muchos de ellos, iniciar un proceso de restauración, el enfoque de las investigaciones se ha dirigido hacia este aspecto (Reeves *et al.* 1979; Moorman y Reeves, 1979; Allen, M. 1989).

En México, hace algunos años se vienen realizando estudios respecto a la simbiosis micorrízica y, al igual que en otros países, el énfasis se ha dado a la aplicación agrícola ( Ferrera-Cerrato y Macedo 1983; González 1986; Jaen 1987; Varela y Vázquez, 1989; Gavito y Varela, 1990) y a aspectos forestales (Candelario 1983; Valdés *et al.* 1983; Guzmán-Plazola *et al.* 1984).

Recientemente se ha empezado a investigar sobre la simbiosis micorrízica en ecosistemas naturales (Huante *et al.*, en prensa) como son las dunas costeras (Rincón, com.pers.). Por estudios realizados en otros países se sabe que en este tipo de vegetación la relación suele ser importante en la agregación de las partículas de arena, lo que estabiliza a la duna (Sutton y Sheppard, 1976; Koske y Tews, 1987); favorece la obtención de nutrientes (Nicolson y Johnston, 1979; Sylvia, 1989); como mediadora en procesos de colonización (Koske y Polson, 1984) y es posible que juegue un papel importante en la sucesión como ocurre en otros ecosistemas (Janos, 1980; Allen E. y Allen M., 1984; Allen M. y Allen E. 1991).

Las dunas costeras son ecosistemas que, por su localización, están sujetas a usos como recreación activa, urbanización y en general turísticos. Las dunas son fácilmente impactadas, incluso por el pisoteo de la gente (Ranwell y Boar, 1986; Espejel, 1993).

Un uso turístico especialmente dañino es la introducción de vehículos para todo terreno ya que destruyen la vegetación en forma casi total. Adicionalmente, el suelo resulta compactado donde el tráfico es intenso, formándose una capa impermeable que dificulta el restablecimiento de la vegetación (Hosier y Eaton, 1980).

En el estado de Baja California, el impacto sobre las dunas costeras es un problema que ha aumentado en los últimos años, las dunas cercanas a los centros de población han sido considerablemente alteradas. Actualmente no existe control sobre el uso turístico y recreativo por lo que el futuro de los sistemas de dunas costeras en buen estado de conservación es incierto (Escofet *et al.* 1993).

No hay duda que la situación económica del país requiere la captación de divisas y el turismo es una fuente importante de las mismas. Es por tanto, necesario tratar de conciliar el desarrollo turístico con la conservación de los ecosistemas amenazados por este desarrollo; es posible que algunas áreas de dunas puedan ser conservadas, pero otras requerirán ser restauradas (Gómez-Morín *et al.*, 1992).

Este tipo de asociación planta-hongo ha sido reportada en la mayoría de las especies vegetales de las dunas. Es importante mencionar que su presencia ocurre tanto en aquellas especies vegetales que son dominantes en dunas

inestables (Koske y Halvorson, 1981) como en dunas estabilizadas (Giovannetti y Nicolson, 1983)

En cuanto a la conservación cabe mencionar que la selección de sitios destinados a ser conservados basados en clasificación de vegetación o en distribución de especies vegetales puede estar pasando por alto muchas especies de hongos. Nantel y Newman (1992), ponen esto en evidencia al encontrar 240 especies de hongos asociadas sólo a 27 especies de plantas.

Como señala Allen M. (1991), la mayor limitación para entender la ecología de las micorrizas reside en nuestra incapacidad para percibir la escala a la cual interactúan los dos simbiosistas entre ellos y con su entorno, que puede ser de unos cuantos centímetros cúbicos. Teniendo en cuenta que hongos y bacterias pueden constituir hasta 80% de la biomasa heterótrofa del suelo incluidos vertebrados (Jeffrey, 1987), es clara la necesidad de conservar también estos organismos, tanto por su valor ecológico actual dentro de los ecosistemas como por su valor potencial de uso futuro que justifica con creces su conservación.

En el caso de los hongos que forman micorriza, su utilización en la agricultura como biofertilizantes ha sido ampliamente estudiada (Mosse y Hayman, 1971; Mosse, 1972; Black y Tinker, 1979; Menge, 1983; Hayman y Tavares, 1985). Asimismo el potencial forestal de la micorriza VA también ha sido investigado (Frankland y Harrison, 1985; Kormanik, 1985; Kough *et al* 1985; Lapeyrie y Chilvers, 1985).

La selección de cepas agrónomicamente importantes, consiste en aislar las que tengan mayor rendimiento (Haas y Krikun, 1985; Miller *et al* 1985a y b; Reyes, 1987) que soporten condiciones de salinidad, acidez o una textura determinada del suelo (Lambert *et al* 1980). Posteriormente, se produce un inóculo de cepas seleccionadas (Menge y Timmer, 1982; Daft, 1983; Gianinazzi y Gianinazzi-Pearson, 1986; Guzmán-Plazola, 1989; Jarstfer y Sylvia, 1992).

Con lo anterior se muestra parte de la importancia potencial de las especies o cepas aun desconocidas que pueden existir en los ecosistemas poco estudiados; la utilidad de diferentes especies y cepas de las mismas evidencia también la necesidad de su conservación.

No obstante que conservar es mejor que restaurar, no hay elección cuando se habla de sitios que están tan alterados que en ellos no queda mucho por conservar.

La Sociedad de Restauración Ecológica de E.U. define la restauración como "la alteración intencional de un sitio para establecer un ecosistema histórico autóctono definido. La meta de este proceso es emular la estructura, funcionamiento, diversidad y dinámica del ecosistema específico." Implícito en la definición está el hecho de que con la restauración se trata de imitar tanto como sea posible, algún inventario de especies predefinido (Aronson *et al*, 1993). Lo cual, debería incluir también a los microorganismos.

El papel que juega la micorriza en la restauración no es del todo conocido; sin embargo, dado que favorece a las plantas en procesos de competencia y sucesión y es un fenómeno generalizado en muchos ecosistemas, es de esperarse que permita el establecimiento exitoso de especies micotróficas en sitios que requieran restaurarse. Este proceso ha sido evidenciado en estudios de restauración de zonas áridas, como los de Waaland y E. Allen, (1987); E. Allen, (1989); M. Allen, (1989); Bainbridge y Virginia, (1990).

Los trabajos de Sylvia y Will (1988); Sylvia (1989) y Will y Sylvia (1990); consignan el beneficio que aportan los hongos MVA asociados a especies de pastos utilizadas en la restauración de dunas.

Es un hecho que en la conservación y la restauración el conocimiento y manejo de las micorrizas puede ser de utilidad por lo que en este trabajo se propuso el estudio de las características de la simbiosis en las dunas con fines de aplicación en programas de conservación y restauración.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. DEFINICIONES

El término micorriza proviene de las palabras griegas myke=hongo y rhiza=raíz. Es una simbiosis no-patógena o ligeramente patógena entre un hongo y las raíces de una planta (Ainsworth y Bisby, 1983).

Allen M. (1991), la define como una simbiosis mutualista entre planta y hongo, localizada en la raíz u otra estructura semejante en la cual las sustancias elaboradas se mueven desde la planta al hongo y las sustancias inorgánicas se transportan del hongo hacia la planta.

La micorriza vesículo-arbuscular es la más común de todos los tipos de micorriza, la mayoría de las plantas cultivadas y silvestres la presentan (Cooke, 1977). Algunas características morfológicas de la misma pueden observarse en la Figura 1.

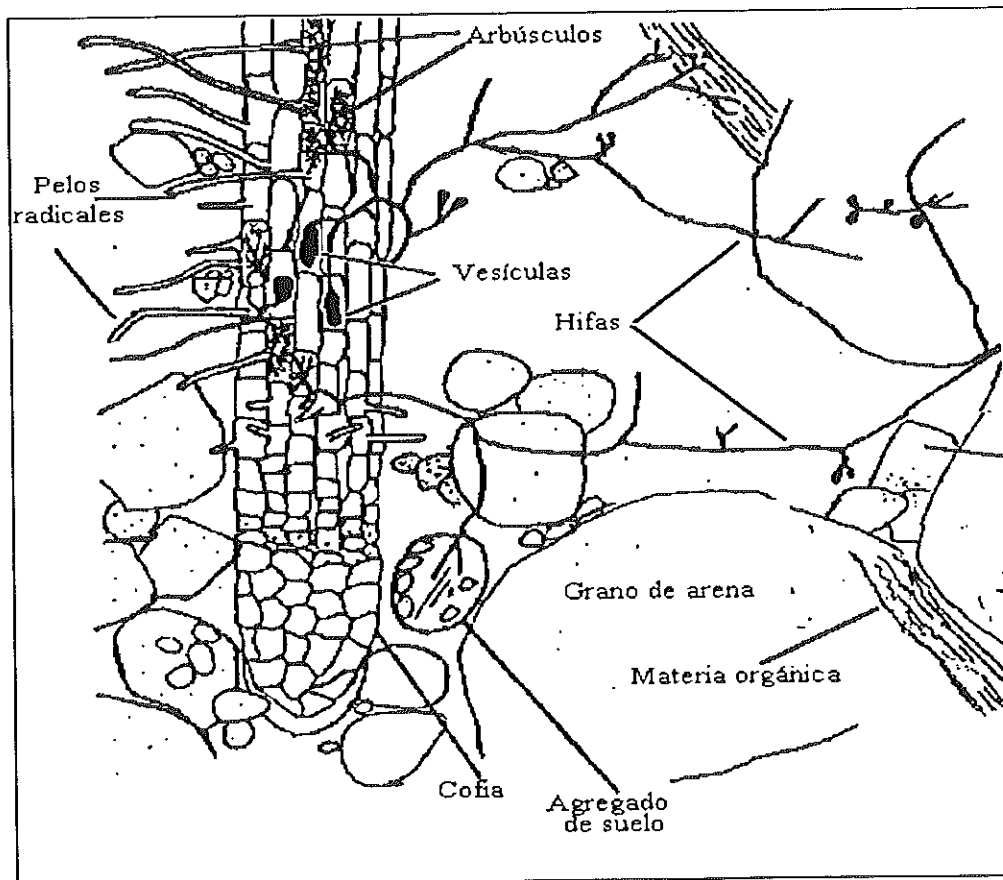


Figura 1. Esquema de una micorriza.

## 2.2. DUNAS COSTERAS

Las dunas se pueden definir como una formación topográfica de origen eólico compuesta por granos depositados por el viento a partir de una fuente natural de arena. Las dunas se desarrollan en cualquier medioambiente en el cual existan partículas de roca sueltas del tamaño de un grano de arena, que estén sujetas a la acción del viento, pudiendo migrar y acumularse formando masas no consolidadas (Moreno-Casasola, 1982).

Las dunas son frecuentemente deficientes en muchos nutrientes necesarios para las plantas, particularmente, nitrógeno (Barbour, 1970); y el fósforo (Atkinson, 1973). Por lo anterior y por su poca capacidad de retención de agua, (especialmente cuando son de reciente formación) (Ranwell, 1972), constituyen ambientes difíciles para las plantas que en ellas se establecen (Barbour, 1992).

Desde hace mucho se sabe que hay una pérdida progresiva de carbonatos conforme aumenta la edad de la duna; que existe un cambio de una condición alcalina a ácida y que existe un incremento progresivo en el contenido de materia orgánica (Salisbury, 1922). Por lo que existen diferencias sustanciales entre una duna móvil (más joven) y una fija (más antigua). Debido a esto, las condiciones de fertilidad a que está sujeta una planta pionera son más limitantes que aquellas a las que está expuesta una planta de estadios sucesionales posteriores.

De hecho, otros trabajos (Ranwell, 1972) han demostrado que el contenido de agua a capacidad de campo en suelos de dunas más antiguas, es de aproximadamente el doble que el de dunas jóvenes.

## 2.3. MICORRIZA EN DUNAS COSTERAS

El conocimiento ecológico de las dunas es fundamental para su conservación y/o restauración. En diversos ecosistemas los intentos de reforestación sin bases ecológicas han conducido a resultados desastrosos como ocurrió repetidas veces al tratar de introducir coníferas sin sus simbiontes micorrizógenos (Mikola, 1970).

Existen diversos trabajos que mencionan la presencia de plantas micorrizógenas en dunas costeras. Dentro de los primeros están los realizados por Nicolson en 1959, 1960, en los que consigna la amplia distribución de esta simbiosis en los ecosistemas de dunas costeras. Khan (1974) reportó la ocurrencia de micorrizas en halófitas, hidrófitas y xerófitas en Pakistán. Entre las halófitas, reporta algunas especies de dunas.



Asímismo Koske y Halvorson (1981) en una sistema de dunas costeras en Rhode Island observaron que las especies vegetales consideradas como dominantes estaban todas colonizadas. Koske y Gemma (1990) corroboraron que los hongos VA son un componente casi constante en la vegetación costera, ya que 70% de las 44 especies colonizadoras que examinaron forman micorriza VA.

## **2.4. EFECTO DE LA MICORRIZA SOBRE LA PLANTA Y SU ENTORNO**

### **2.4.1. FIJACION DEL SUELO**

Teniendo en cuenta que los factores importantes que limitan el establecimiento de las plantas en las dunas son factores ambientales extremos como la infertilidad y la poca capacidad de retención de humedad (Kachi y Hirose, 1983), la simbiosis puede ser muy útil en aspectos como adhesión de las partículas de arena y fijación de la planta al suelo. Este efecto es de suma importancia en las dunas, debido a que por sus características, puede constituir un sustrato inestable para las plantas, especialmente en las dunas móviles (Barbour, 1992).

A partir del trabajo de Nicolson (1959), pueden visualizarse los efectos de la micorriza sobre plantas de dunas. El autor concluyó que las micorrizas proporcionan un sistema de absorción de nutrientes aumentado, especialmente durante los estadios tempranos de la infección, en que pudo observar abundante micelio externo. La presencia de infecciones extensivas interconectadas con profuso micelio externo (que atrapa las partículas vecinas) proporciona las condiciones necesarias para hacer más eficiente la absorción de nutrientes y la transferencia de los mismos en las plantas.

Asímismo, Koske, (1975) pudo observar que el hongo MVA actuaba como una red que mantenía unidas las partículas de arena, lo que determinaba en parte, la estabilidad de la duna.

También Sutton y Sheppard, (1976) encontraron que un hongo MVA del género *Glomus* fué el factor dominante en la agregación de las partículas de arena en un experimento de inoculación en frijol. El extracto de suelo mejoró el desarrollo micorrícico, la cantidad de arena adherida a las raíces y la cantidad de arena agregada. Esto último, podría estar asociado con el mejoramiento en el desarrollo micorrícico, aunado a que la presencia de otros organismos del suelo puede incrementar la colonización.

### **2.4.2 RELACIONES HIDRICAS**

En otros ecosistemas se ha comprobado que, además de las ventajas nutricionales que proporciona la simbiosis, existe un efecto favorable de la micorriza en la estructura del suelo, con la consiguiente retención de humedad (Bethelenfalvay *et al.* 1985). Esto puede ser fundamental para la sobrevivencia de las plantas en suelos

arenosos como los que caracterizan a las dunas. Es un hecho que la simbiosis tiene un efecto benéfico adicional en las relaciones hídricas de las plantas, ya que se ha comprobado que existe una correlación significativa entre el mejoramiento en el crecimiento de las plantas con micorriza y la cantidad de agua retenida en el suelo, lo que no se observó en ausencia de la simbiosis (Dakessian *et al.* 1986).

Además, se ha encontrado que la presencia de micorriza mejora la conductividad hídrica en pastos (Allen *et al.*, 1981; Stahl y Smith, 1984), en trébol rojo (Hardie y Leyton, 1981) y en cítricos (Graham y Syvertsen, 1984).

### 2.4.3. NUTRICION MINERAL Y CRECIMIENTO

El mejoramiento en la obtención de nutrientes por parte de los hongos MVA, ha sido estudiado en otros ecosistemas (Janos, 1975, 1980) así como desde el punto de vista agrícola (Gerdemann, 1964; Mosse y Hayman, 1971; Khan, 1972; Menge, 1983). En las dunas las investigaciones enfocadas hacia este aspecto son más escasas.

Nicolson (1959), considera que las micorrizas proporcionan un sistema de absorción de nutrientes aumentado que permite una mayor eficiencia en la absorción y transferencia de los mismos en las plantas de dunas.

Sylvia y Burks (1988), encontraron que el crecimiento de *Uniola paniculata* un pasto pionero, se incrementa con la inoculación con hongos MVA en ensayos de invernadero. Posteriormente, Sylvia (1989) realizó ensayos de inoculación en invernadero, vivero y campo en la misma especie de pasto. En el ensayo de invernadero se observó cierto incremento en crecimiento en plantas con micorriza. En el ensayo de vivero, aunque no se observaron incrementos en crecimiento, se logró la colonización de la raíz, con lo que la micorriza pudo ser eficientemente transferida al campo. Finalmente en el ensayo de campo, se obtuvieron incrementos en peso seco considerablemente mayores a los obtenidos previamente.

Will y Sylvia (1990), encontraron que, aunque la aplicación de bacterias del suelo favorecía la colonización por hongos MVA no existía un efecto en el crecimiento de las plantas. Sin embargo, la aplicación de bacterias y fertilizante mejoraron el crecimiento, al igual que la inoculación con hongos VA solos. Esto coincide con lo que encontraron Allen, E. *et al.* (1993), quienes no encontraron un efecto significativo en el crecimiento de *Artemisia tridentata* al agregarle el filtrado del suelo que contenía otros microorganismos del suelo adicionales a los hongos MVA.

Aunque la micorriza VA puede afectar la composición de las comunidades vegetales a través de los efectos en el crecimiento de las especies que las componen, su valor ecológico no puede ser inferido solamente a partir de los efectos en crecimiento (Janos, 1975).

## 2.5. ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA SIMBIOSIS

### 2.5.1. INFLUENCIA EN LA COLONIZACION Y SUCESION

También es importante conocer como la MVA puede contribuir a la adaptación de la planta a su ambiente, por ejemplo:

La micorriza tiene influencia en procesos de colonización y sucesión en otros ecosistemas (Janos, 1980; Allen y Allen, 1991). Con respecto a las dunas, Koske y Polson (1984) en una revisión de la información sobre estabilización de dunas mencionan que en los últimos 25 años se ha acumulado evidencia suficiente que liga la presencia de hongos MVA al éxito de plantas estabilizadoras de dunas; concluyendo que la micorriza es de vital importancia para el crecimiento y sobrevivencia de las especies colonizadoras más importantes.

La importancia de las micorrizas en aspectos de colonización y sucesión ha sido corroborado en otros ecosistemas:

Se ha encontrado que la densidad de inóculo (esporas, hifas y raíces infectadas) presente en un ecosistema, puede determinar la tasa de sucesión. Sobre todo en lugares donde la competencia entre especies colonizadoras no micotróficas y especies de estadios sucesionales tardíos es un mecanismo que dirige la sucesión (Allen y Allen, 1984). Por esta razón, es importante que exista una fuente de inóculo para que pueda darse la introducción de especies de estadios sucesionales más avanzados (Allen E., 1989). En las dunas lo anterior puede ser muy importante ya que las especies sucesionalmente tardías caracterizan a las dunas fijas.

Al respecto Trappe (1988) puntualiza que los patrones de colonización y desarrollo de las comunidades vegetales están determinados por la disponibilidad de propágulos de hongos micorrizógenos y aclara que aunque esto está dicho en términos ecológicos, la agricultura y lo forestal son simplemente ecología aplicada.

Sin embargo, donde la sucesión es dirigida por la facilitación más que por la competencia, los hongos micorrizógenos pueden jugar un papel diferente (Allen y Allen 1988) observaron que al reducirse la abundancia de una especie no micotrófica, se reducía también la de un pasto micotrófico, aparentemente la especie no micotrófica protegía al pasto del viento y la nieve, facilitando su establecimiento durante la primavera.

El bioma de dunas costeras está caracterizado por presentar especies vegetales micotróficas facultativas en todas sus etapas sucesionales, si acaso es posible encontrar plantas no micotróficas poco frecuentes sólo en parches fértiles, como la línea de marea alta, donde se depositan materiales que proporcionan nutrientes. Sin embargo, la trascendencia de la simbiosis como mediadora en la competencia entre especies depende de la variabilidad de la respuesta de las plantas a la infección (Allen y Allen, 1990).

## **2.5.2. INFLUENCIA EN LA COMPETENCIA**

Respecto del efecto de la micorriza sobre la competencia, varios autores mencionan que los micótrofos obligados son probablemente mejores competidores que los facultativos o no-micotróficos en suelos infértiles (Fitter, 1977; Janos, 1980 Hetrick *et al.*, 1989; Miller y Allen, 1992). En ecosistemas donde predominan especies obligadamente micorrizógenas la inoculación puede acelerar la tasa de sucesión; pero en aquellos en los que predominan especies facultativamente micotróficas y la facilitación es el mecanismo que controla la sucesión, la presencia de simbiosis puede incluso retardar la sucesión (Allen y Allen 1988).

Janos, (1985), por su experiencia en bosques tropicales, argumenta que las interacciones micorrícicas influyen en la composición de la comunidad afectando las habilidades competitivas de las plantas. Propone que la diferenciación del nicho con respecto a la nutrición mineral puede ser afectada por: i) la dependencia de las plantas a los diferentes tipos de micorriza, ii) la dependencia exclusiva de las mismas a micobiontes específicos o, iii) la independencia de las especies vegetales a la micorriza, como resultado de otras adaptaciones para la obtención de nutrientes o por alta fertilidad del suelo.

## **2.6. FACTORES QUE AFECTAN A LAS POBLACIONES DE HONGOS Y A LA SIMBIOSIS**

### **2.6.1. DISTURBIO**

El efecto detrimental del disturbio natural o antropogénico en la simbiosis y en las poblaciones de hongos, ha sido reportado por varios autores:

Sylvia y Will (1988), hicieron una comparación de la presencia de propágulos fúngicos en una zona restaurada con arena, reforestada con pastos y sin reforestar y una duna estable. Los hongos VA se establecen lentamente en los pastos trasplantados, aun después de dos estaciones de crecimiento, los niveles de colonización y esporulación fueron significativamente más bajos de los encontrados en la duna estable. Además, hubo un cambio en la dominancia de especies fúngicas encontradas en la zona plantada comparada con la estable.

Se sabe que el disturbio ejerce un efecto perjudicial en la colonización y en las poblaciones de hongos, como lo han mostrado Giovanetti y Avio (1983) y Giovannetti y Nicolson (1983), quienes declaran que en tres sitios estudiados el número total de esporas fue inversamente proporcional a la erosión y disturbio antropogénico.

En otros ecosistemas se han realizado observaciones similares: en un estudio comparativo entre zonas áridas con y sin disturbio se observó que la micorriza estaba presente en el 99% de las plantas en zonas sin alterar,

mientras que en zonas modificadas se reducía a porcentajes menores del 1% (Reeves *et al.* 1979).

Se ha reportado que después del disturbio las plantas pioneras son típicamente no-micotróficas o facultativas (Miller, 1979; Reeves *et al.*, 1979; Janos 1980; Allen y Allen, 1980). Por ejemplo, Allen, M. (1987) encontró que, en terrenos vírgenes como los que se presentan después de la erupción de un volcán, las plantas pioneras carecían de micorriza.

Sin embargo, la respuesta al disturbio depende de la vegetación existente. Por ejemplo, en una zona de pastizal con trébol sobrevivieron al disturbio de 10 a 25 veces más propágulos que en el suelo de bosque o en zonas con alta proporción de plantas no micorrizógenas. El mayor número de propágulos permite que los hongos MVA mantengan una alta infectividad en el suelo después del disturbio (Jasper, *et al.*, 1991).

Asimismo, Gemma y Koske (1990), reportan que en sustratos volcánicos en Hawaii las plantas micotróficas invaden en poco tiempo; el mecanismo por el medio del cual llegan los propágulos es desconocido, los autores mencionan que el número de pioneras no micotróficas es muy reducido en Hawaii y especulan que la constante presencia del vulcanismo (30 millones de años) ha permitido la evolución de mecanismos efectivos de dispersión y estrategias de historias de vida que permiten a las plantas invadir estos sitios y establecerse.

Con respecto a las dunas, Koske y Polson (1984) mencionan que los factores mecánicos, ambientales o químicos que reducen o eliminan los hongos MVA de los suelos de dunas, podrían tener serias consecuencias para programas de estabilización de las mismas.

## 2.6.2. FACTORES AMBIENTALES

Koske,(1981) puntualiza los factores que afectan la ocurrencia y densidad de esporas de especies de hongos VA en la rizosfera de plantas de dunas en orden de importancia como sigue:

1. El sitio (características físicas que también pueden estar afectando la fisiología del hospedero).
2. Especies vegetales hospederas.
3. Presencia de otros hongos VA.

Por lo tanto, la introducción, establecimiento y persistencia de cepas deseables de hongos VA para propósitos agrícolas o de reforestación puede depender de estos tres factores.

Koske (1987) realizó un estudio en el que examinó las diferencias en la composición de la comunidad fúngica a lo largo de un gradiente latitudinal de 355 km en la costa del Atlántico. Encontraron que algunas especies fueron más abundantes en el norte y otras en el sur. La temperatura tiene un efecto sobre la comunidad fúngica y este puede ser separado en dos componentes, uno que es el efecto directo sobre el hongo y el otro el efecto indirecto a través del hospedero.

Las especies de hongos y plantas involucradas y su abundancia pueden determinar, el tamaño de las poblaciones de esporas. Se ha encontrado que la diversidad fúngica se correlaciona con el porcentaje de cobertura de *Ammophila breviligulata*, coincidiendo la más alta diversidad en regiones de la duna con mayor cobertura (Koske y Halvorson, 1981).

La etapa sucesional de la vegetación de la duna afecta la diversidad de especies de hongos MVA en ella (Koske, 1975). Se observó que esta era mayor en dunas fijas que en las dunas más jóvenes, también la densidad de esporas se incrementó con el grado de estabilización de la duna. Observaciones similares realizaron Koske y Halvorson (1981) en Rhode Island, quienes mencionan que los altos porcentajes de infección y las altas densidades de esporas son indicadoras de una duna bien estabilizada.

En algunas dunas la rápida acumulación de arena que conlleva al desarrollo continuo de nuevas raíces puede estar explicando los bajos niveles de infección, como fue determinado por Nicolson (1960), en una caracterización de la micorriza en pastos de dunas amarillas en que encontró un bajo nivel de infección en *Ammophila arenaria*.

### **2.6.3. FENOLOGIA**

Dentro de las condiciones ambientales las variaciones estacionales juegan el papel más importante en los cambios fisiológicos en el hospedero, el cual influencia directamente la simbiosis (Giovannetti 1985).

Se ha encontrado que existen fluctuaciones estacionales en las poblaciones de esporas. Khan (1974) detectó un incremento en otoño e invierno y una disminución en primavera y verano. Esto es debido a un aumento en la formación de esporas o a una reducción en la germinación. Estas variaciones pueden estar afectadas por el cambio en producción de raíces, la cual a su vez, está influenciada por cambios temporales.

En relación con los porcentajes de infección Van Duin *et al.* (1989), notaron que las raíces originadas en la estación de crecimiento anterior no presentaban colonización, en cambio, al iniciarse otra estación de crecimiento, las raíces nuevas fueron rápidamente colonizadas.

Giovannetti (1985) y Giovannetti y Avio (1985) al encontrar la coincidencia entre algunas características fenológicas de las plantas, las estaciones del año y la producción de esporas y desarrollo de infección, mencionan que es difícil dilucidar el factor que influye en estas fluctuaciones.

También Mayr y Godoy (1989), encontraron que la fenología de la planta y el clima afectan a la simbiosis.

Por su parte Brundrett y Kendrick (1988) sólo encontraron arbusculos en las raíces de reciente formación en especies arbóreas, pero no hubo fluctuaciones estacionales marcadas en la colonización total. Esto lo atribuyen a que sus raíces son de larga vida; pero en las especies con raíces de vida corta encontraron que la colonización aumenta cuando la raíz crece, pero disminuye cuando las raíces senecen. Esto contradice lo observado por Hayman desde 1970, quien encontró que el trigo desarrollaba niveles altos de infección sólo después de que había ocurrido la floración y el crecimiento de raíces.

Los resultados de Cooke *et al* (1992) coinciden con los de Brundrett y Kendrick (1988) en un estudio sobre la misma especie arbórea en que no pudieron definir una tendencia mantenida en la colonización.

Los resultados de varios autores coinciden en cuanto a existencia de fluctuaciones estacionales tanto en poblaciones de hongos como en porcentajes de infección en dunas (Nicolson y Johnston 1979; Puppi *et al* 1986; Gemma *et al.* 1989) y en otros ecosistemas (Rabatin, 1979; Gay, *et al.* 1982; Rosendahl y Rosendahl, 1992; López-Sánchez y Honrubia, 1990)

Allen M., (1983) encontró que la fenología del hongos estaba relacionada con la de la planta. La lluvia y la temperatura dictaron los períodos de crecimiento activo. Los arbusculos, el sitio de mayor intercambio de carbono y fósforo entre la planta y el hongo, son abundantes sólo durante la obtención activa de nutrientes y periodo de crecimiento; la infección tardía podría representar un esfuerzo mantenido en facilitación de la esporulación y finalmente, podría esperarse la senescencia de las raíces finas y de las hifas después de una sequía prolongada.

Según Gemma y Koske (1988), con el muestreo intensivo de las dunas, se demostraron tendencias estacionales en abundancia de esporas y habilidad de germinación en *Gigaspora gigantea*. Los mismos autores identificaron un período de dormancia endógena en esporas de reciente formación que sirve aparentemente para mantener una alta población de inóculo en el suelo en la estación de no crecimiento del hospedero.

Sin embargo, Sylvia (1986) quien realizó un estudio en el que determinó la abundancia y diversidad de hongos MVA asociados con *Uniola paniculata*, un pasto perenne pionero en dunas de Florida, no encontró una tendencia en las poblaciones de esporas a través de las estaciones en 1984, ya que una especie fue más frecuente en mayo, tres en agosto y dos en noviembre. Menciona que si se trabaja individualmente con poblaciones de diferentes especies fúngicas, las diferencias pueden no ser evidentes.

Lo anterior coincide con lo que posteriormente reportaron otros autores quienes examinaron la contribución de interacciones interespecíficas y factores edáficos a la estructura de la comunidad MVA y encontraron que la competencia interespecífica parece ser importante en la determinación de la abundancia de

esporas. Altas densidades de esporas de una especie estuvieron típicamente asociadas con bajas densidades de otras. Los autores piensan que las diferentes respuestas a esta variable puede ser interpretada como estrategias para minimizar la competencia directa (Gemma *et al* 1989).

#### 2.6.4. MICOTROFIA

##### 2.6.4.1 Evolución de la micotrofia

Por medio del análisis de una base de datos que engloba gran parte de la información disponible sobre micorriza, Trappe, (1987) ha propuesto varias hipótesis: la primera de ellas es que la asociación micorrícica VA es primitiva comparada con la que desarrollan otros grupos de hongos como los ascomycetos y basidiomycetos. La segunda es que la micotrofia facultativa y la autotrofia (no micotrofia) son los tipos tróficos más avanzados. La tercera hipótesis es que la evolución progresa de asociaciones tróficas con hongos primitivos hacia asociaciones fúngicas más avanzadas y finalmente hacia la independencia. Las dos primeras son bastante factibles según la información disponible, la última presenta varias excepciones, ya que en ciertas familias, la micotrofia VA y la autotrofia están presentes sin el estadio intermedio de micotrofia con hongos superiores.

Desde los primeros trabajos que involucraban el estudio de la micorriza se puso en evidencia que existen muchas especies dentro de familias como las Commelinaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Fumariaceae, Nyctaginaceae, Phytolaccaceae, Polygonaceae, Portulacaceae y Urticaceae que nunca forman micorriza (Janos, 1983). De hecho, hay familias completas que fueron consideradas no-micorrizógenas como las Chenopodiaceae y Brassicaceae, pues cuando se observó infección en especies de estas familias, no se observaron arbuscúlos, por lo que esta relación no se consideró mutualista, ya que es por medio de estas estructuras que se realiza el intercambio de nutrientes del hongo hacia la planta (Hirrel, *et al.* 1978).

En otros trabajos se ha demostrado la formación de la simbiosis en especies pertenecientes a las Chenopodiaceae consideradas "no-micorrizógenas". Williams y Aldon (1976) la reportan en *Atriplex canescens*, una especie perenne, y mencionan que las especies que no forman micorriza en esta familia son generalmente anuales. Sin embargo, Allen *et al.* (1989) encontraron que aun la anual *Salsola kali* forma arbuscúlos por un corto período. Allen, M. (1983) reporta micorriza con arbuscúlos, es decir, micorriza funcional en *Atriplex gardneri* y aclara que para observar todas las estructuras de la simbiosis es necesario realizar muestreos a lo largo de la estación de crecimiento.



#### 2.6.4.2. Arquitectura de la raíz

Por otra parte, la dependencia la micotrofia ha sido también explicada en función la morfología de raíz (Baylis, 1975) según los cual, las raíces poco ramificadas o "magnolioides" pertenecen a especies altamente micotróficas, mientras que las raíces muy ramificadas del tipo "graminoide" pertenecen a especies menos dependientes de la simbiosis.

A este respecto, recientemente Hetrick, (1991) propone la hipótesis de que en condiciones de baja fertilidad, la raíz adquiere un patrón elongado y poco ramificado que permite la exploración en busca de nutrientes, la planta segrega exudados radicales que en presencia de propágulos micorrizógenos permiten la formación de micorriza, después de lo cual, el hongo limita el crecimiento de la raíz haciéndola más dependiente de la simbiosis, pero en condiciones de alta fertilidad el patrón de desarrollo de la raíz se ve sustituido por uno muy ramificado que permite la absorción de los nutrientes disponibles y la simbiosis no es propiciada.

#### 2.6.4.2. Etapa sucesional

Se sabe que el nivel de micotrofia depende también de la etapa sucesional a que pertenezca una especie; muchas pioneras pertenecen a familias no-micorrizógenas, las especies facultativamente micotróficas llegan en etapas posteriores de la sucesión y las especies obligadamente micotróficas son tardías en la sucesión (Janos, 1980; Allen y Allen, 1990). Adicionalmente, Trappe, (1987) menciona que las especies anuales suelen ser menos dependientes de la simbiosis.

Sin embargo, las pioneras de dunas parecen ser la excepción, ya que en especies como *Ammophila breviligulata*, *Solidago sempervirens* y *Uniola paniculata* se ha observado colonización (Koske 1987). Es posible que su capacidad de reproducirse vegetativamente sea una ventaja en la obtención del inóculo micorrizógeno, ya que Koske y Gemma, (1990), mencionan que la cercana asociación entre propágulos de hongos MVA y fragmentos vegetativos de *Sporobolus virginicus* y *Jacquemontia sandwichesis* sugieren un mecanismo de codispersión que parece asegurar el mantenimiento de la simbiosis.

### 2.7. EFECTIVIDAD DEL INOCULO DE LAS DIFERENTES DUNAS

La efectividad del inóculo total medida como incremento en biomasa vegetal, puede estar determinada tanto por la abundancia de propágulos como por la efectividad independiente de las especies presentes. Apoyando esto (Syvia y Burks 1988) encontraron que sólo algunas de las cepas aisladas incrementaban significativamente la altura, peso seco y concentración de fósforo, es decir, eran más efectivas. Los autores explican que las diferencias

en efectividad pueden estar reflejando la habilidad de los hongos MVA en:

- 1) colonizar la raíz (infectividad)
- 2) Producir hifas externas
- 3) Tomar y transportar fósforo eficientemente.

Si lo anterior es cierto, un indicador de la efectividad de un tipo de inóculo en el campo, es el porcentaje de infección MVA que se encuentre en las especies vegetales presentes.

Además, son varios los autores que hacen hincapié en el aumento tanto en abundancia como en diversidad de especies con la madurez de las dunas (Nicolson y Johnston 1979; Koske 1975; Giovannetti y Avio 1983). Por lo que es de esperarse que la efectividad del inóculo de duna fija sea mayor, bajo estas consideraciones.

## 2.8. EFECTO DEL NITROGENO EN LA SIMBIOSIS

Es un hecho que la aplicación de nitrógeno incrementa la absorción de fósforo; especialmente cuando el nitrógeno es aplicado en forma de amonio, ya que el efecto de acidificación del suelo promueve la disponibilidad del fósforo (Miller, 1971). Asimismo, en gran medida el efecto de la micorriza es un mejoramiento en la obtención de fósforo (Hayman, 1982). Por esto, ha sido ampliamente reportado el efecto de la fertilización con este nutriente sobre la simbiosis (Harley y Smith 1983; Mosse, 1973; Menge *et al.*, 1978; Buwalda *et al.*, 1982).

Sin embargo, la información disponible sobre el efecto del nitrógeno en la simbiosis es escasa y contradictoria; algunos de los reportes mencionan que el efecto es negativo. Hayman, (1970), encontró que la adición de nitrato de amonio afectaba tanto al número de esporas como al porcentaje de infección. Los resultados de Sylvia y Neal (1990) indican que al igual que ocurre con el fósforo, el estrés de nitrógeno favorece la colonización micorrícica.

Se menciona que la reducción en la formación de micorriza es mayor cuando el nitrógeno es  $\text{NH}_4^+$  que cuando es  $\text{NO}_3^-$  y se sugiere que el efecto del amonio puede deberse a una disminución en el pH de la rizosfera y con esto una disminución en la germinación de las esporas (Chambers *et al.* 1980; Thompson, 1986).

Asimismo, el efecto negativo del pH extremo sobre la germinación de *Glomus epigaeus* un hongo MVA ha sido observado por Daniels y Trappe (1980).

Sin embargo, Johnson *et al.* (1984) encontraron que aun controlando el pH, los niveles de infección fueron bajas tanto a pH 5 como pH 7 al utilizar amonio y más altas a pH 7 que a pH 5 al utilizar nitrato.

Kruckelmann (1975) encontró que en dos sitios diferentes; después de la aplicación de fertilizante en

forma de estiércol (equivalentes a 224 Kg N/Ha) los resultados fueron negativos; pero en otro sitio al aplicar fertilizante mineral o composta, se observó un incremento en número de esporas.

Por su parte Hayman, (1982) menciona que el efecto sobre leguminosas parece ser menos severo y que para predecir los efectos de la adición de fertilizantes sobre las poblaciones de hongos MVA, es necesario tener una idea de la fertilidad inicial del suelo, ya que en suelos muy pobres la infertilidad puede estar limitando la producción de esporas. Esto puede explicar los efectos contradictorios observados por Kruckelmann (1975).

Otros autores como Hepper, (1983) han encontrado resultados positivos de la aplicación de crecientes concentraciones de nitrógeno (en forma de nitrato) sobre la colonización en lechuga. Aparentemente existía una relación con la presencia de fósforo, ya que no observó respuesta a la aplicación de fósforo cuando los niveles de nitrógeno eran muy bajos. La autora aclara que se debe considerar si el nutriente afecta directamente la cantidad de infección o si cambia las tasas de crecimiento de la raíz, comparadas con la velocidad de dispersión de la infección en la misma.

Por su parte, Vejsadová *et al.* (1989), reporta que a niveles de nitrógeno de 8.8 y 17.6 ppm (suficiente) y niveles de fósforo de 0.46 y 4.6 ppm (deficiente), la infección fue significativamente alta comparada con tratamientos deficientes en nitrógeno (este nutriente fue aplicado en forma de nitrato de calcio tetrahidratado).

Los estudios del efecto de fertilizantes en la simbiosis han sido realizados principalmente en especies cultivadas, el efecto en especies silvestres podría ser diferente. Ranwell y Boar, (1986) reportan que los intentos para modificar la fertilidad de una duna perturbada con fertilizantes, reduce marcadamente la variedad de especies y la susceptibilidad de la vegetación a la sequía.

Es importante considerar el efecto de la fertilización en las poblaciones de hongos asociados con especies vegetales silvestres con potencial para restauración, para determinar las condiciones ideales de crecimiento de estas especies y facilitar su establecimiento. Dado la condiciones generales de baja fertilidad de las dunas, podría pensarse que la fertilización puede favorecer el establecimiento de plantas en ellas.

En el Estado de Baja California, los trabajos en dunas se limitan a estudios florísticos y ecológicos (Johnson, 1973, Wiggins, 1980; Espejel & Moreno-Casasola, manuscrito, Espejel, 1991), pero sin tomar en cuenta la simbiosis micorrícica.

Es posible que existan variaciones en la distribución de la simbiosis a través de la duna y entre las especies presentes, por lo que existe la necesidad de conocer muchas de estas características antes de tratar de establecer programas de manejo o restauración.

### **3. HIPOTESIS**

1. La infección micorrícica cambia durante las temporadas de lluvia y sequía. Los arbusculos son mas abundantes al inicio de la infección y más tarde las vesículas.
2. La producción de esporas es mayor en la temporada seca.
3. La micorriza mejora el crecimiento de las plantas de los diferentes tipos de dunas.
4. El inóculo de la duna fija es mas efectivo (en términos de incremento en biomasa vegetal) que el inóculo de la duna móvil.
5. El nitrógeno disponible limita el crecimiento de las plantas de la duna fija más que el de la especie de la duna móvil.
6. El nitrógeno promueve una respuesta mayor en la formación de micorriza.

### **4.OBJETIVOS**

En una zona de dunas fijas y dunas móviles adyacentes:

- Estimar las poblaciones de hongos MVA asociados con siete especies vegetales.
- Describir la dinámica de la infección V-A en siete especies vegetales durante los periodos de lluvia y sequía.
- Probar los efectos del inóculo micorrizógeno, del nitrógeno y ambos sobre las siete especies seleccionadas.

## 5. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

La localidad conocida como El Socorro se encuentra 22 Km al sur de San Quintín, B.C. a  $30^{\circ}23' N$  y  $115^{\circ}52' O$ . (Fig.2)

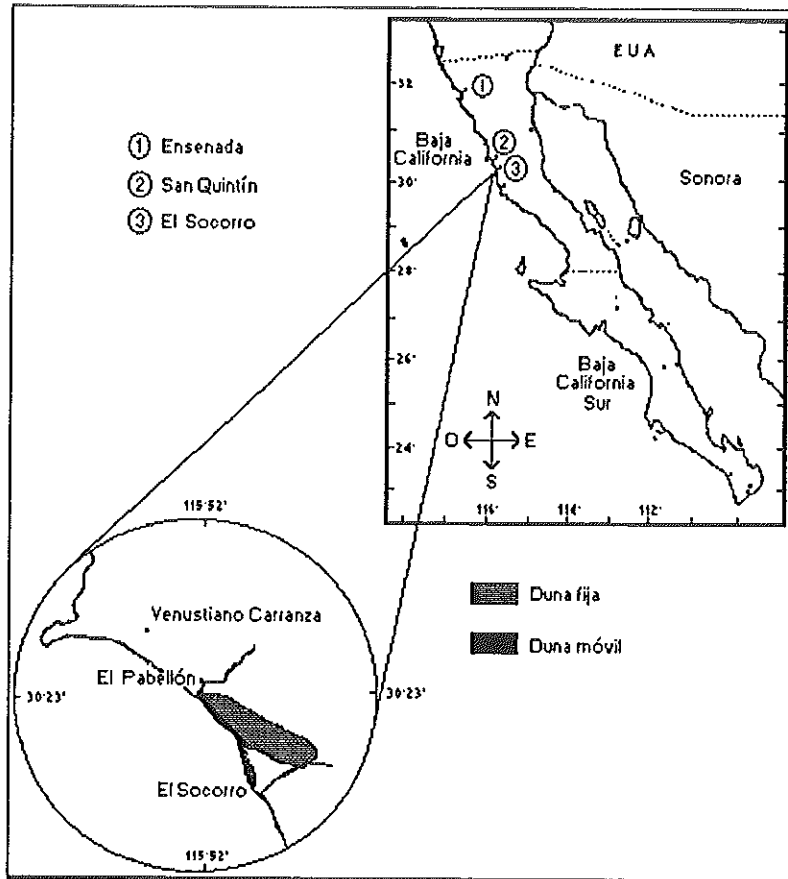


FIGURA 2. Localización del sitio de estudio

El sitio fue elegido debido a las características geológicas y ecológicas singulares del sistema de dunas costeras. Generalmente, las dunas fijas se encuentran situadas detrás de las móviles. En El Socorro, ambos tipos de substratos (móvil y fijo) forman un primer cordón de dunas mixto (Fig.2) El sistema de dunas costeras en su conjunto está muy bien conservado y es poco frecuentado por turistas y personas locales, lo cual garantizaba su conservación durante el tiempo de este trabajo.

El lugar corresponde a un sistema complejo de dunas costeras que comprende dos unidades: una faja masiva de 6 Km de largo y 1 Km de ancho, con un eje S de  $60^{\circ} E$ , un ángulo de  $33^{\circ}$  con dirección a la costa y una cordillera estrictamente costera. Su estructura indica dos y posiblemente tres estados de desarrollo. El mayor de

todos (zona de estudio) tiene un patrón superficial de cordilleras angostas paralelas cercanamente juntas, particularmente en el flanco sur, siguiendo la dirección de la faja. El interior de la duna estable es un área de dunas móviles de 2 Km de longitud y .5 Km de ancho. Las unidades son de gran tamaño, algunas de aproximadamente 30 m de altura, del tipo cordillera transversal. El movimiento de la masa de dunas es esencialmente a lo largo del eje de la faja, con cierta tendencia hacia el este. Una angosta playa indica que no están siendo erosionadas en la actualidad (Cooper, 1967)

### **5.1. CARACTERISTICAS GEOLOGICAS**

La Península de Baja California y el Golfo de California fueron probablemente reconocibles después de la orogenia del Cretácico Medio, hace unos 100 millones de años, pero eventos posteriores han determinado la configuración actual de la línea de costa. A través del Cenozóico estuvo sujeta a procesos de emersión e inmersión. La Península consiste en un batolito granítico cubierto con lavas en su parte central y bordeado en su lado oeste por planos costeros y montañas de rocas sedimentarias en el norte. Las únicas rocas más antiguas que el batolito son las formaciones sedimentarias y metasedimentarias a lo largo de la costa noroeste de Tijuana hasta la península de Vizcaíno. Estas rocas sugieren que el área fue un archipiélago volcánico con arrecifes de coral en el Cretácico temprano (Durham y Allison, 1960).

En cuanto al suministro de arena de las dunas, Inman y Brush (1973), piensan que en climas áridos los ríos proporcionan más arena por volumen de agua que en climas húmedos ya que la mayoría del material erosionado es arena y esta no es retenida por la vegetación. En este caso son dos los ríos que proporcionan arena al sistema de dunas, uno al norte y otro al sur del mismo (Fig. 2).

Existe evidencia de que existió un suministro abundante de arena en el pasado reciente a lo largo de la costa entre San Quintín y El Rosario, cuando el nivel del mar fue menor, durante la glaciación Wisconsin, prueba de ello son los remanentes de campos de dunas extendidas tierra adentro (Cooper, 1967) (Fig. 2).

## 5.2. CARACTERISTICAS CLIMATICAS

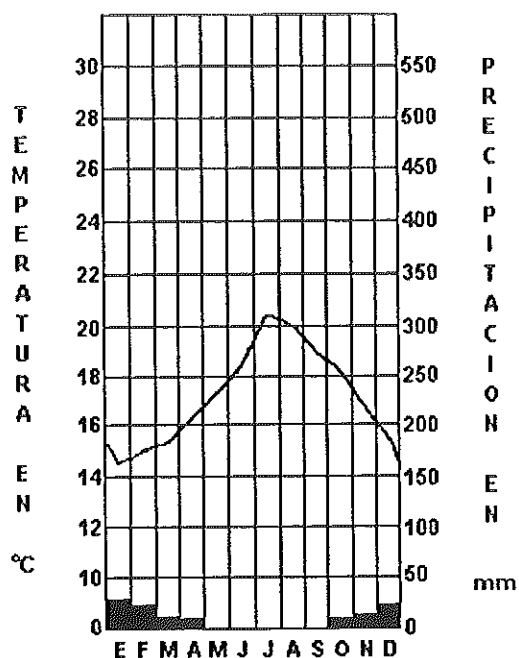


Figura 3. Climograma

La estación climática más cercana es la 02-042 correspondiente al El Socorrito (Fig 2).

Según el sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1964) y con base en las cartas de climas Ensenada 11R-II, Tijuana 11S-VII; Mexicali 11S-VIII de la Dirección de planeación de la Comisión de estudios del territorio Nacional de 1970; el sitio corresponde a un clima BWks(e). Es decir, muy seco a desértico, templado con verano cálido, con una temperatura media anual entre 12 y 18°C, la del mes más frío entre -3 y 18°C y la del mes más caliente mayor de 18°. El régimen de lluvias de invierno: por lo menos tres veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad fría del año que en el más seco y un porcentaje de lluvia invernal mayor de 36 de la anual. Extremoso, con una anual oscilación entre 7 y 14°C. Los vientos dominantes son NNW

## 5.3. CARACTERISTICAS DE LA VEGETACION

La información contenida en este capítulo constituye parte del trabajo que están realizando Espejel y Cruz (sin publicar).

El primer cordón de dunas está formado en su extremo norte (Fig. 2) por una serie de dunas móviles que se elevan gradualmente desde el nivel del mar y alcanzan 20 m de altura en la porción media de tal cordón de dunas. Entre las parábolas se desarrollan manchones uniespecíficos de una pionera semisuculenta rastrera denominada "alfombrilla" (*Abronia maritima*). En un estudio fitosociológico preliminar se encontró que

denominada "alfombrilla" (*Abronia maritima*). En un estudio fitosociológico preliminar se encontró que únicamente en las dunas embrionarias y en aquellas con un alto grado de movilidad (erosión y acreción de arena) ocurren manchones sin forma definida de 20 a 30 m<sup>2</sup> de cobertura formando una comunidad tipo denominada A. maritima.

La comunidad de la pionera nativa se enriquece con otras pioneras rastreras pero exóticas como *Carpobrotus edulis* y *Mesembryanthemum crystallinum*, así como de plantas de la duna fija formando una franja de ecotono de aproximadamente 10 m de ancho. Los individuos de las pocas especies de la duna fija como *Atriplex julacea*, *Haplopappus venetus* y *Helianthus niveus* que se encuentran en el ecotono de duna móvil y fija se observó que tenían mayor cobertura y tamaño que en la duna fija. Esta zona es dinámica a lo largo del año, en la ladera barlovento se observó erosión eliminando el sustrato de una pequeña población de arbustos de *Astragalus anemophyllus* la cual únicamente se reportó en dicha ladera. Es interesante observar la dinámica entre las plantas en esta zona de ecotono. Por ejemplo, en *A. maritima* se observó que el área cubierta por las plantas en estadio de senectud eran invadidas por las pioneras exóticas y por los arbustos *Haplopappus venetus* y *Helianthus niveus*.

La duna fija alcanza los 30 m de altura y esta cubierta por un matorral de duna de 60 cm de altura con individuos sobresalientes de *Lycium brevipes* y *Aesculus parryi*. La cresta de la duna fija esta dominada por comunidades que preliminarmente se han clasificado por la abundancia de las especies en: *Haplopappus venetus*, *Atriplex julacea*, *Helianthus niveus* y *Abronia umbellata*. Especies como *Camissonia cheiranthifolia*, *Lotus* spp. y *Nemacaulis denudata* ocupan lugares protegidos en los claros de la duna. En el perfil de duna se observó en la ladera barlovento que las comunidades son más pequeñas con manchones de *Astragalus anemophyllus* una endémica de Baja California. Asimismo hay presencia de *Dudleya lanceolata* y cactáceas como *Opuntia cholla* y *Mamillaria* sp. La cresta de la duna oscila entre 50 y 60 m de ancho con una cobertura vegetal densa que en el invierno se incrementa por efecto de la lluvia, ya que muchas de las especies son caducifolias durante el verano. Asimismo la mayoría de las anuales son invernales aumentando la cobertura vegetal. Durante el año que se trabajó, la presencia de una plaga modificó las coberturas originales de especies como *Camissonia cheiranthifolia*, posteriormente, se han observado plagas que han atacado a otras de las especies dominantes como son *Haplopappus venetus* y *Asclepias* sp.

En la ladera sotavento el matorral de duna esta densamente cubierto por arbustos de especies como *Croton* sp., *Asclepias* sp., *Simmondsia chinensis*, *Ephedra* sp. *Aesculus parryi*, *Cuscuta salina*, *Abronia umbellata*, algunas de hasta 1 m de altura. La ladera tiene una fuerte pendiente de suelo arenoso que fácilmente se ha erosionado cuando ha habido deforestación por vehículos de todo terreno, los cuales fueron utilizados en el pasado y sus huellas son distinguibles pues no se ha recuperado la cobertura vegetal original.

Hacia el sur, el sistema de dunas se continúa hacia tierra adentro con una serie de hondonadas húmedas y dunas fijas de menor altura, flanqueadas por un matorral costero desértico al noreste y un pastizal introducido al



sur del sistema (Fig. 2). En el extremo de este complejo sistema se encuentran una serie de dunas parabólicas con alturas de 30 a 50 m aproximadamente y dominadas por comunidades vegetales que preliminarmente están conformadas por las mismas especies que la duna fija del primer cordón de dunas.

#### 5.4. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS

La selección de las especies se hizo con base en su importancia ecológica (mayor cobertura y abundancia) en la duna y su potencial para programas de restauración. *Abronia maritima* es una especie pionera, las demás son representativas de estadios más avanzados en la sucesión de la duna.

La información acerca de la presencia de micorriza en las especies seleccionadas es prácticamente inexistente. La poca información sobre este aspecto en Baja California es la reportada por Rose, (1981) para especies del desierto. Un trabajo realizado en la Isla San Miguel (Koske y Halvorson, 1989a) reporta la presencia de la simbiosis en *Camissonia cheiranthifolia*.

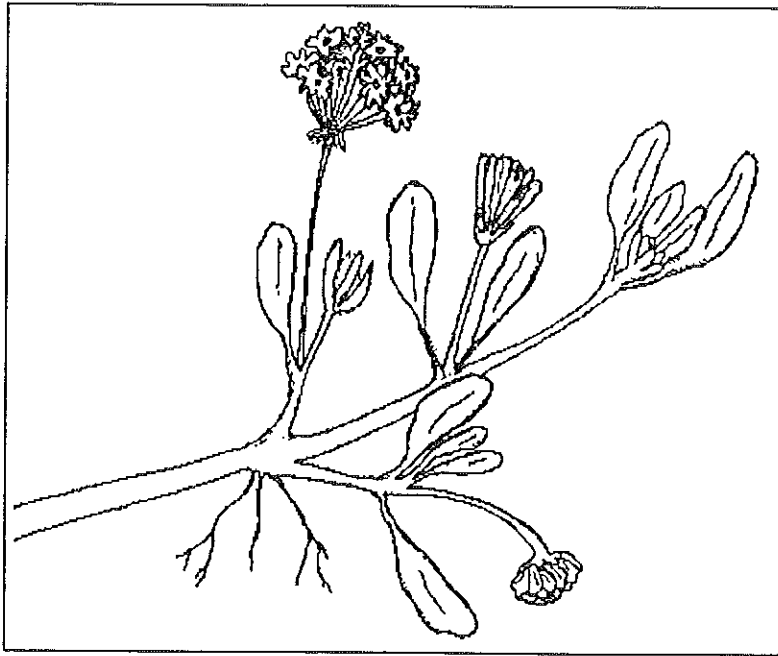


Figura 4. *Abronia maritima*

*Abronia maritima* Nutt. ex Wats. Pertenece a la familia Nyctaginaceae, es una hierba perenne postrada. Pionera de dunas, no halófito, una de las principales formadoras de dunas. A diferencia de otras especies formadoras de dunas, no se reproduce vegetativamente. Se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico desde Morro Bay CA, E.U.A. (35°N) hasta Playa de Oro en Colima, México (19°N) (Johnson, 1985). Su raíz principal es profunda y produce abundantes raíces adventicias. Se observó en floración a partir de febrero declinando hacia

agosto. Johnson, (1973), la reporta desde los 5m aprox. hasta los 100, de la línea de marea, dependiendo del perfil de la duna. Janos, (1980), menciona que especies que pertenecen a la familia Nyctaginaceae usualmente no forman micorriza. Sin embargo, Koske y Halvorson (1989b), reportan la presencia de esporas de dos especies de hongos MVA en suelo adyacente a las raíces de esta especie.

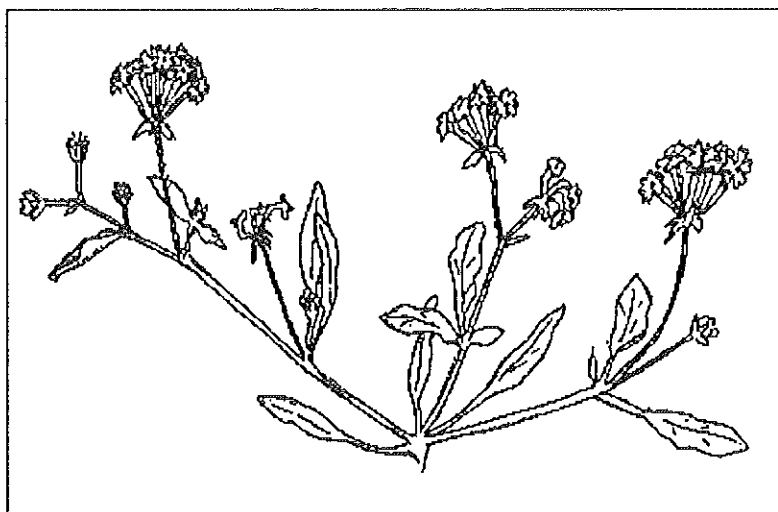


Figura 5. *Abronia umbellata*

*Abronia umbellata* Lam. Familia Nyctaginaceae. Hierba postrada anual, se reproduce por semillas, la floración se observó desde febrero hasta mayo. Presenta una raíz pivotante poco ramificada. Johnson, (1973), la reporta desde el sur de California E.U. (30°40') hasta El Rosario, B.C. (30°03'N), considerándola abundante prácticamente en todos los sitios muestreados. Dentro de la duna, se encuentra entre los 20 y 60m a partir de la línea de marea.

*Atriplex julacea* S. Wats.. Familia Chenopodiaceae. Arbusto perenne leñoso en la base, su floración se observó en febrero. Se reproduce por semillas. Su raíz es fibrosa, profusamente ramificada. Johnson, (1973), la reporta en Cabo Colonet como la localidad de colecta más al norte, el siguiente sitio en que la reporta hacia el sur es el Rosario. No la reporta en El Socorro. Se presenta a 50 metros a partir de la playa.

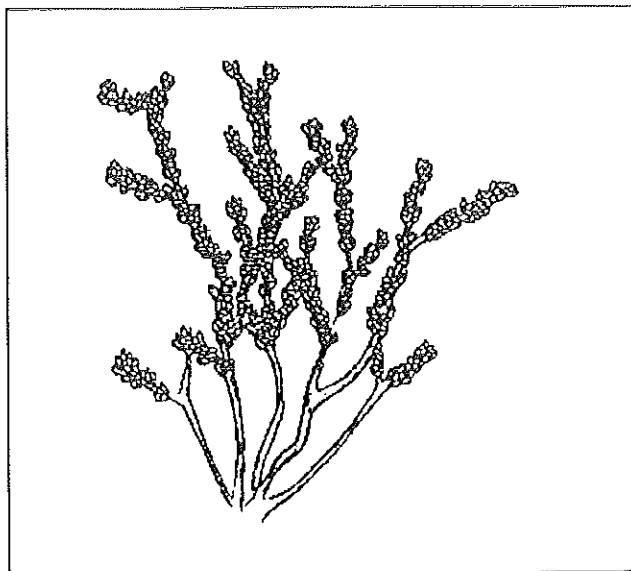


Figura 6. *Atriplex julacea*

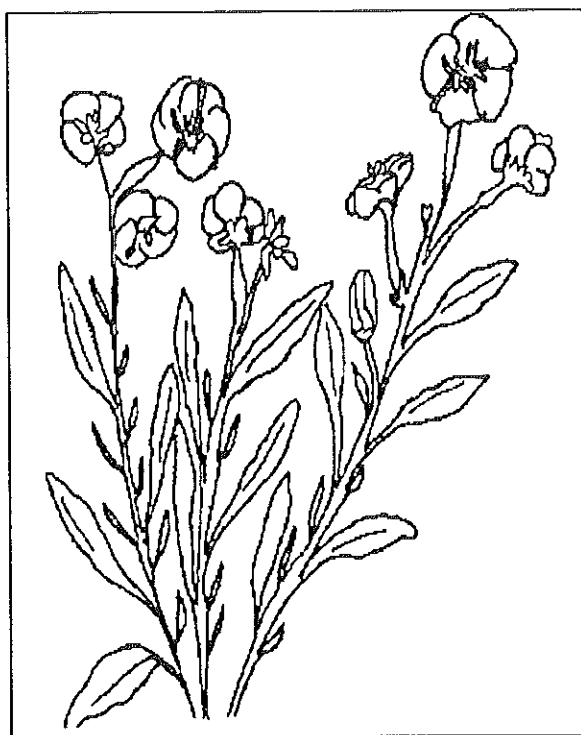


Figura 7. *Camissonia cheiranthifolia*

*Camissonia cheiranthifolia* (Hornem.ex Spreng.).Raimann. Familia Onagraceae. Hierba perenne, más menos leñosa en la base, se reproduce por semillas. Raíz con varias ramificaciones gruesas provenientes de la base

Johnson (1973), la reporta, desde el sur de E.U. hasta el Rosario, B.C.; abundante hasta Ensenada y hacia el sur sólo ocasional. Se observó florecer de febrero a marzo (se encontraba muy dañada por una plaga).

La presencia de micorriza en esta especie está reportada por Koske y Halvorson (1989a) en la Isla San Miguel, frente a las costas de California. La reporta como una especie micotrófica facultativa debida que no en todas las muestras presentaba micorriza.

*Haploppappus venetus* (HBK) Blake. Familia Compositae: Asteraceae. Arbusto perenne semileñoso, se reproduce por semillas, su raíz es central muy ramificada.

Johnson (1973) lo reporta desde el sur de California, E.U. hasta el Rosario, abundante a casi todo lo largo de su distribución. La misma autora menciona que es posible encontrarlo desde aproximadamente los 5 metros a partir de la línea de mareas hasta los 20 m en forma abundante y menos frecuente hasta los 40 m. Sólo lo reporta en Punta Banda. Se observó floreciendo desde junio (Fig. 8).

*Helianthus niveus* (Benth.) Brandege. Compositae: Heliantheae. Arbustiva perenne con la base algo leñosa, su floración se observó desde febrero hasta agosto, se reproduce por semillas. La raíz está constituida por varias ramificaciones gruesas provenientes de la base del tallo, con otras secundarias no muy abundantes.

Johnson (1973) la reporta desde Ensenada hasta el Rosario, de ocasional a abundante, su distribución dentro de la duna a partir del nivel de mareas es de aproximadamente 40 m hasta los 100 (Fig. 9)

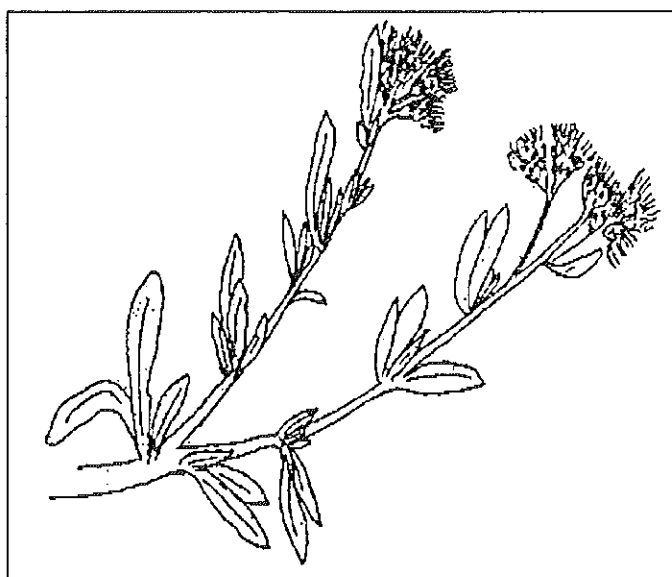


Figura 8. *Haploppappus venetus*



Figura 9. *Helianthus niveus*

*Lotus* spp Familia Leguminosae: Faboideae. Debido al desconocimiento de la presencia de más de una especie y a la gran semejanza entre estas dos (*L.nuttallianus* y *L. distichus*), aparentemente, se muestrearon las dos especies. Ambas florecieron durante todo el período de muestreo.

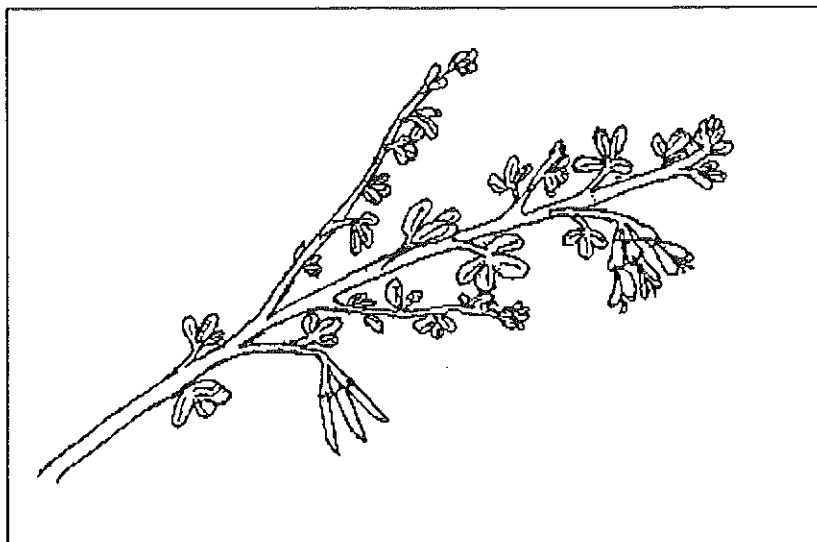


Figura 10. *Lotus* spp.

## **6. MATERIAL Y METODOS**

### **6.1. MUESTREOS**

Se realizaron cinco muestreos (con intervalos de seis semanas entre ellos) de suelo rizosférico y raíces de las siete especies mencionadas.

Se seleccionaron en cada muestreo, 10 plantas adultas de cada especie, con tamaños similares, en las que obtuvieron muestras de raíz y se tomaron aproximadamente 200 gramos de muestra de suelo rizosférico.

En los muestreos iniciales abundaban las raíces superficiales, por lo que las muestras se tomaron a unos 10 cm de profundidad, a partir del 3er muestreo las raíces superficiales aparecían secas, por lo que se obtuvieron las muestras a mayor profundidad. En el último muestreo sólo fue posible obtener raíces de las plantas de duna fija a 30-40 cm de profundidad y en la duna móvil en este último muestreo las raíces fueron colectadas hasta a un metro de profundidad. Debido a la influencia que pudiera tener este factor en los resultados se decidió no continuar los muestreos.

Cada muestreo se realizó en una zona contigua a la muestreada en la ocasión anterior, en un área de aproximadamente 90 m<sup>2</sup>.

Las muestras se mantuvieron en refrigeración hasta el momento en que se procesaron.

Se tomaron también cinco muestras de suelo a lo largo de la duna móvil (frente, cresta y parte posterior, en total 15 muestras) en las que se determinó nitrógeno total (Kjeldahl) y fósforo (Olsen).

Además, se tomaron cinco muestras de suelo bajo planta de cada una de las especies a lo largo de la duna fija y en estas se determinó nitrógeno total en una muestra compuesta para cada especie.

### **6.2. PROCESAMIENTO DE MUESTRAS**

Tanto las muestras de suelo como de raíces se procesaron en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias.

Las raíces se procesaron por el método de Phillips y Hayman (1970) (Apéndice).

### 6.3. EVALUACION DE LA INFECCION EN RAICES

Se realizó según las recomendaciones de E. Allen (com. pers.). Las raíces cortadas en segmentos de 1 cm de longitud aproximadamente se montaron en una laminilla y se observaron bajo el microscopio compuesto.

Se evaluaron 20 segmentos de raíz, registrando la presencia de hifas, vesículas y arbuscúlos en cada segmento colonizado.

Se obtuvo de esta manera el porcentaje de infección en cada una de las muestras de las diferentes especies.

### 6.4. EXTRACCION Y CONTEO DE ESPORAS

El método utilizado es una modificación de Ianson y Allen (1986) del método de adhesión y flotación (Apéndice A).

Una vez obtenidas las esporas:

-Se contaron bajo el microscopio estereoscópico.

-Se secaron en el horno 25 g de suelo durante 24 horas, se volvió a pesar y se reporta número de esporas por gramo de suelo.

### 6.5. ENSAYO EN MACETAS.

Es importante conocer las posibilidades de propagación de las especies vegetales seleccionadas, así como su respuesta a la inoculación con las poblaciones de hongos micorrizógenos que las caracterizan en condiciones naturales, ya que esto prueba la utilidad del inóculo en futuras prácticas de restauración. Para esto se realizó un ensayo en macetas.

Se realizó un diseño factorial de dos factores (Steel y Torrie, 1980).

|                  | Con N             | Sin N             |
|------------------|-------------------|-------------------|
| Inoc. duna móvil | Inoc. d.móvil c/N | Inoc. d.móvil s/N |
| Inoc. duna fija  | Inoc. d.fija c/N  | Inoc. d. fija s/N |
| Sin inóculo      | Sin inoc. c/N     | Sin inoc. s/N     |

Se obtuvieron los siguientes tratamientos:

1. Inóculo de duna móvil
2. Inóculo de duna móvil + nitrógeno
3. Inóculo de duna fija
4. Inóculo de duna fija + nitrógeno
5. Sin inóculo + nitrógeno
6. Sin inóculo sin nitrógeno (testigo)

Se probaron las siete especies con ocho repeticiones (6x8).

La cantidad de nitrógeno aplicada fue calculada a partir del promedio obtenido en las determinaciones de N en suelo bajo las plantas de cada especie (Tabla 2)

Se realizó un análisis de varianza a los datos de peso seco obtenido. A partir de este se propusieron comparaciones planeadas a un  $\alpha=.05$ . Es posible realizar t-1 comparaciones planeadas ortogonales; siendo t= número de tratamientos, sin embargo, si se realiza un número menor de comparaciones se evitan problemas de no ortogonalidad, por esto se realizaron t-2 comparaciones para cada especie (Day y Quinn, 1989), donde:  
 MM= inóculo de duna móvil; MF= inóculo de duna fija; MMN= inoculo de duna móvil + nitrógeno; MFN= inóculo de duna fija + nitrógeno; N= tratamiento sólo con nitrógeno; C= control.

$$\text{Ho: } N + \text{Control} = \frac{\text{MMN} + \text{MM} + \text{MFN} + \text{MF}}{2}$$

$$\text{Ho: } \text{MMN} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MF}$$

$$\text{Ho: } \text{Control} = \frac{N + \text{MMN} + \text{MFN}}{3}$$

$$\text{Ho: } \text{MF} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MMN}$$

$$\text{Ho: } \text{Control} = \frac{\text{MM} + \text{MF}}{2}$$

$$\text{Ho: } \text{MM} = \text{MF}$$



En *Abronia maritima* y *Haplopappus venetus* se plantearon las primeras cuatro hipótesis. En *Lotus spp* se hicieron algunas modificaciones debido a que el tratamiento MMN no se completó. En *A. umbellata* sólo se propusieron las dos últimas hipótesis ya que únicamente se completaron tres tratamientos.

Para los tratamientos con micorriza se colectaron suelo rizosférico y raíces de *Abronia maritima* que constituyó el inóculo de duna móvil. Se preparó una mezcla de suelo y raíces de las seis especies restantes a partes iguales, lo que constituyó el inóculo de duna fija.

El suelo utilizado en el experimento fue colectado en la duna móvil y esterilizado con calor seco a 90-110°C durante 24 hs.

#### 6.6. COLECTA Y TRATAMIENTO DE LAS SEMILLAS.

Es escasa la información acerca de la biología, en especial de la germinación de las especies utilizadas.

*Abronia maritima*: Las semillas se colectaron durante junio y agosto; se eligieron las semillas que todavía estaban sobre la planta tanto secas como ligeramente verdes. Se dejaron secar completamente al ambiente y se almacenaron a 4°C. Johnson (1985), encontró que el porcentaje de germinación en las semillas sin exocarpo es mayor, por esta razón se eliminó mecánicamente.

*Abronia umbellata*. Las semillas se colectaron en mayo. Como es una planta anual en este mes las plantas estaban prácticamente secas, con muchas semillas todavía adheridas a las infrutescencias. Al igual que en la especie anterior se eliminó la cubierta de los aquenios.

*Atriplex julacea*. Las semillas adheridas a los tallos se colectaron durante los dos últimos muestreos y no se aplicó ningún tratamiento para mejorar la germinación.

*Camissonia cheiranthifolia*. Las semillas se colectaron de mayo a agosto, se escogieron las vainas adheridas a la planta, secas y cerradas. En el laboratorio se seleccionaron semillas sanas. Para esta especie Emery (1988) no recomienda tratamiento alguno.

*Haplopappus venetus*. Las semillas se colectaron de junio a agosto, mayormente durante agosto, ya que a finales de mayo comenzó la floración y en el siguiente muestreo esta era más abundante. Las semillas se colectaron estando todavía adheridas a las plantas.

*Helianthus niveus*. Las semillas fueron colectadas de junio a agosto, se arrancaron las cabezuelas adheridas a la planta. Se seleccionaron semillas sanas y con características similares. Emery (1988) menciona que la germinación

puede ser pobre pero no proporciona recomendaciones para mejorarla.

*Lotus spp.* Las semillas fueron colectadas en junio y agosto. Se colectaron semillas dentro de sus vainas frescas pero maduras (de color rojo), se dejaron secar y se seleccionaron semillas de características semejantes (tamaño y color). Emery (1988) menciona que otras especies de *Lotus* mejoran su germinación después de un tratamiento con agua caliente, por lo que un día antes de la siembra se hirvió agua suficiente para cubrirlas, se dejó bajar la temperatura hasta 80°C, se agregaron las semillas y se dejaron en remojo hasta el día siguiente.

Excepto *Lotus spp.* (debido al tratamiento que se le dió) las semillas de las demás especies se desinfectaron superficialmente con hipoclorito de sodio al 10% y se enjuagaron con agua purificada un día antes de la siembra.

## 6.7. INOCULACION

- Se lavó cada maceta con una solución de hipoclorito de sodio al 10% y se enjuagó con agua purificada.
- Se colocó una capa de 1 kg de suelo estéril después 50 g de inóculo y finalmente 800 gr más de suelo estéril.
- Se sembraron aproximadamente 10 semillas por especie en cada maceta.
- Se realizaron riegos por aspersión durante 15 días regando cada tercer día. Una vez germinadas la mayoría de las plántulas, los riegos se hicieron a mano con la misma frecuencia, pero al presentarse un problema de hongos, se hicieron más espaciados primero regando cada semana y después cada 15 días, según fue necesario.
- La concentración del fertilizante fue de .04 % (un promedio del porcentaje de nitrógeno detectado bajo las siete especies, tabla 2), se realizó al mismo tiempo que los riegos, para evitar quemaduras, con una solución de nitrato de amonio, cambiando la concentración según la frecuencia de los riegos.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. RESULTADOS DE CAMPO

#### 7.1.1. CARACTERISTICAS CLIMATICAS

La estación meteorológica más cercana es la de El Socorro, lugar que se encuentra en el extremo sur del sistema de dunas en que se realizó este trabajo (Fig. 2).

Durante los meses en que se realizó este trabajo (enero-agosto), se reportaron los siguientes datos climáticos:

|                         | Precipitación | Temp. media(Temp. máx.-mín.) |
|-------------------------|---------------|------------------------------|
| -----                   | -----         | -----                        |
| Enero (húmedo-templado) | 26 mm         | 13.9°C (26-2)                |
| Febrero "               | 57.5          | 15.4°C (28-5)                |
| Marzo "                 | 44            | 14.8°C (26-6)                |
| Abril* "                | 0             | 14.9°C (25-6)                |
| Mayo (seco-cálido)      | 0             | 19.1°C (29-9)                |
| Junio "                 | 0             | 19.2°C (36-9)                |
| Julio* "                | 0             | 19.9°C (30-8)                |
| -----                   | -----         | -----                        |

\*En estos meses no hubo reporte climático para El Socorro, por lo que se utilizó el de otra estación climática cercana, Santa María del Mar, 10 Km al norte del sitio de trabajo (Figura 2).

#### 7.1.2. PORCENTAJES DE INFECCION Y NUMERO DE ESPORAS

Los resultados obtenidos se explican a continuación; adicionalmente, en la tabla (5) en el apéndice B, se pueden observar los valores correspondientes, así como las figuras (23 y 24) con los valores de porcentajes de infección y número de esporas, respectivamente, con error estándar y desviación estándar.

Respecto a los números de esporas reportados en la tabla 5 en el apéndice y en las figuras 11-17, 19 y 24, cabe aclarar que las observaciones se hicieron con un microscopio de aumento menor a 50x, por lo que es muy probable que no se hayan tomado en cuenta esporas de especies cuyos tamaños excedieron la capacidad del microscopio y del observador.

Los esporocarpos fueron cuantificados como una espora, debido a la dificultad de saber el número que componía a cada uno.

*Abronia maritima* presentó infección típica en tan sólo una de las 50 plantas que se colectaron a lo largo de 7 meses. No se tomó en cuenta por ser muy bajo el porcentaje de infección. Fue frecuente encontrar en el córtex de esta especie estructuras semejantes a vesículas pero sin hifa de sostén o un segmento muy pequeño de hifa.

Aparentemente estas estructuras, aunque casi seguramente fúngicas, no pertenecen a hongos MVA. El mayor número de esporas se presentó en Agosto (cálido y seco) con .22 esporas por gramo de suelo y el mínimo fue de .09 durante el muestreo de marzo (húmedo y templado). El valor más pequeño en número de esporas coincide con la etapa de fructificación (Fig. 11).

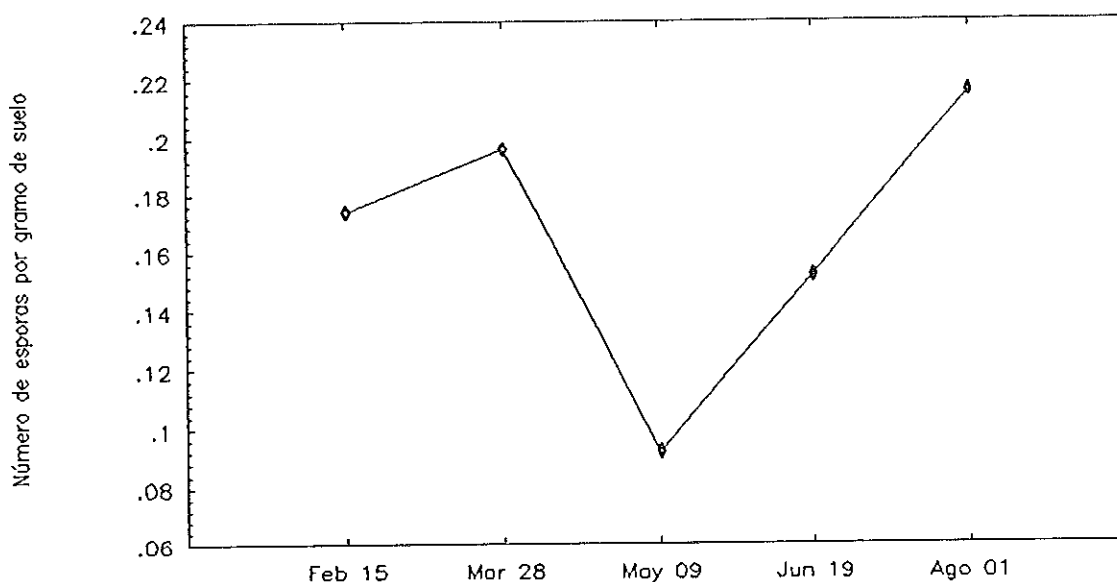


Figura 11. Número de esporas en suelo adyacente a raíces de *Abronia maritima*

*Abronia umbellata*. En esta especie se realizaron tres muestreos debido a que por su forma de vida de hierba, seneció rápidamente y para el 4o. muestreo (junio), las plantas estaban secas. Las gráficas presentan forma de V debido a la drástica disminución en la infección y número de esporas que pudo observarse durante el muestreo de marzo (4% de infección y .4 esporas por gramo de suelo, respectivamente) Esta etapa coincidió con la maduración de frutos (Fig. 12).

El promedio mayor en número de esporas fue igual en el primer muestreo en febrero y en el último en agosto (1.4 por gramo) El nivel máximo de infección se presentó en agosto y fue de 73%. Las vesículas son más abundantes en las últimas muestras (38%), en cambio los arbuscúlos fueron mas abundantes en las primeras muestras (34%). Durante el nivel más bajo de infección los porcentajes de vesículas y arbuscúlos fueron iguales (1.5) (Fig. 12).

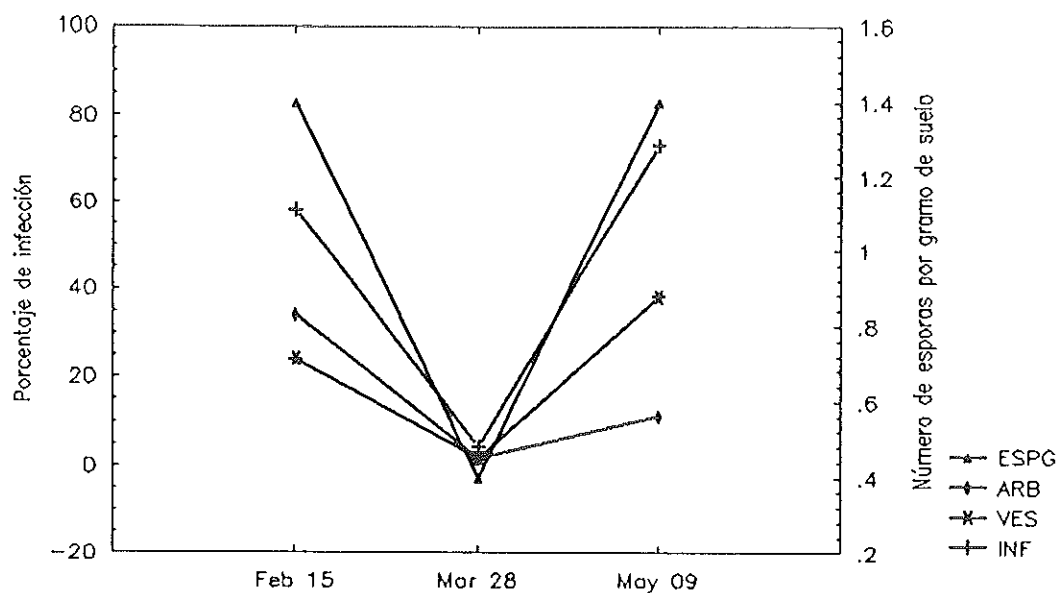


Figura 12. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES), arbusculos (ARB) y esporas (ESPG) asociados con *Abronia umbellata*.

En *Atriplex julacea* el promedio más bajo en la infección se presentó en marzo (sólo 4 de las 10 muestras presentaron infección, dando un promedio de 11.5 %). Esto coincidió con la fructificación. Los arbusculos fueron más abundantes en mayo y menos abundantes en las primeras muestras. El mayor porcentaje de vesículas se observó en las últimas muestras (agosto). El número de esporas más alto se dió en junio y el más bajo en marzo. En el primer muestreo, la muestra con más esporas (6.6 por gramo), contenía una gran cantidad de esporocarpos de color ámbar. Algo similar ocurrió en mayo, en el que la muestra con más esporas (9 por gramo) estaba casi totalmente constituida por esporocarpos de color ámbar con 5-10 esporas cada uno (Fig. 13)

*Camissonia cheiranthifolia*. Esta especie fue muestreada sólo cuatro veces debido a que presentó una plaga que aparentemente fue la causa de la casi total desaparición de la población. El insecto que provocó esto ha sido identificado como *Chrysochus cobaltinus*.

No todas las plantas de cada muestreo presentaban infección. En esta especie también se presentó una depresión en los niveles de colonización. De hecho, en el muestreo de mayo sólo una de las plantas muestreadas presentó infección. En esta fecha se observaron frutos verdes y posteriormente un aumento en la infección hasta alcanzar un promedio de 63%, a pesar de la plaga. Las vesículas y arbusculos muestran la misma tendencia, es decir presentan un porcentaje más alto en las últimas muestras (33.5% y 7%, respectivamente, Fig. 14).

En cuanto al número de esporas este fue considerablemente más alto en el último muestreo (5 esporas por gramo) comparado con el mínimo que fue de .4 en el segundo y tercer muestreo. Durante la observación de las muestras de suelo se observaron esporas demasiado pequeñas para poder definir si estaban vivas o dañadas, por lo que no fueron cuantificadas (Fig. 14).

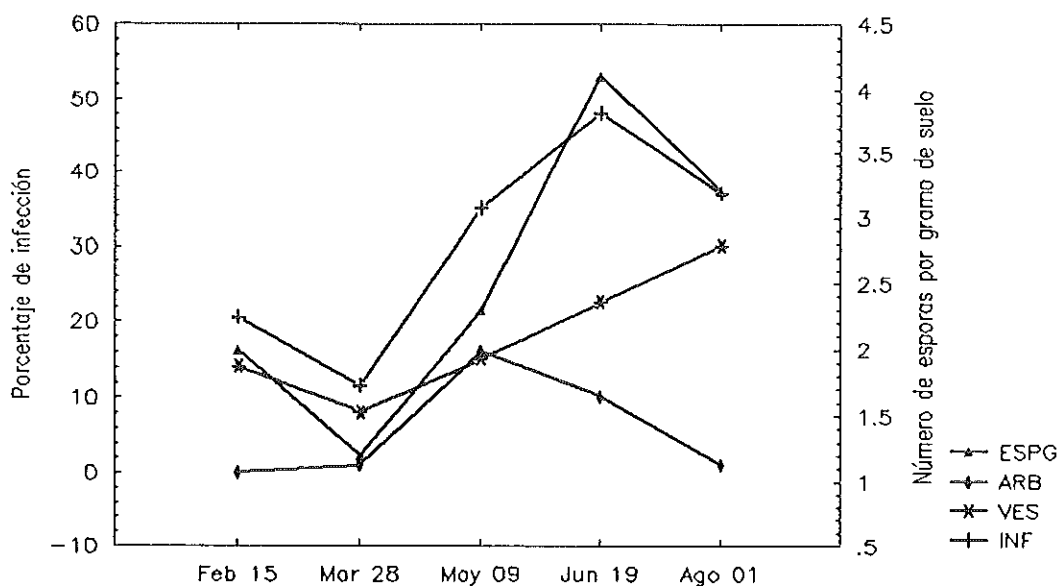


Figura 13. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES), arbuscúlos (ARB) y número de esporas (ESPG) asociados con *Atriplex julacea*.

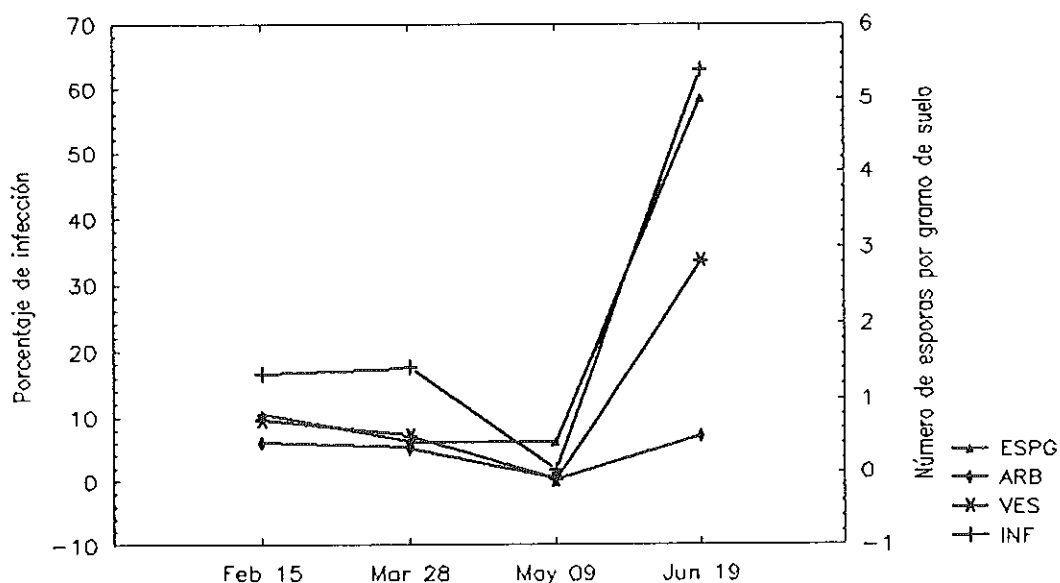


Figura 14. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES), arbuscúlos (ARB) y número de esporas (ESPG) asociadas con *Camissonia cheiranthifolia*.

*Haplopappus* tiene al igual que la especie anterior, una depresión en la infección en la segunda fecha (39%), el valor más alto se observó en junio con 84%. La misma tendencia se presenta en el porcentaje de arbuscúlos, vesículas y esporas. En esta especie se observaron esporocarpos compactos de forma alargada en mayo y en junio se observaron esporocarpos laxos de pocas esporas color ámbar como los observados en *Atriplex julacea*. El desarrollo de flores y frutosa partir de mayo, coincide con los niveles más altos en colonización y producción de esporas (Fig. 15).

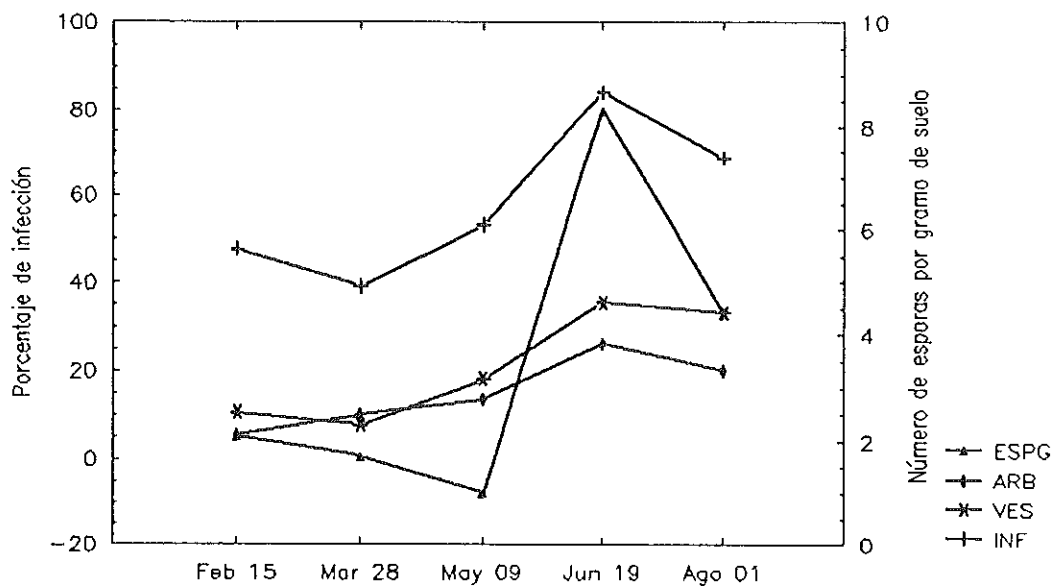


Figura 15. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES), arbuscúlos (ARB) y esporas (ESPG) asociados con *Haplopappus venetus*.

*Helianthus niveus* presentó un pico de infección en el muestreo de junio (seco y cálido) con 74.5% y el nivel más bajo se presentó en marzo (húmedo y templado) con 40.5%. El pico de vesículas se presenta en las últimas muestras, mientras que el pico de arbuscúlos se observó en mayo. El menor número de esporas se observó en las primeras muestras y el mayor en junio. Se observaron en el segundo muestreo abundantes esporocarpos transparentes así como otros de color ámbar, algunos de los cuales tenían esporas muy pequeñas. Se observaron también esporas solas grandes y transparentes sin hifa de sostén. Estas últimas también fue común encontrarlas en las muestras de junio (Fig. 16).

Durante cada muestreo se observaron frutos y semillas, aunque en el último ya eran más escasos.

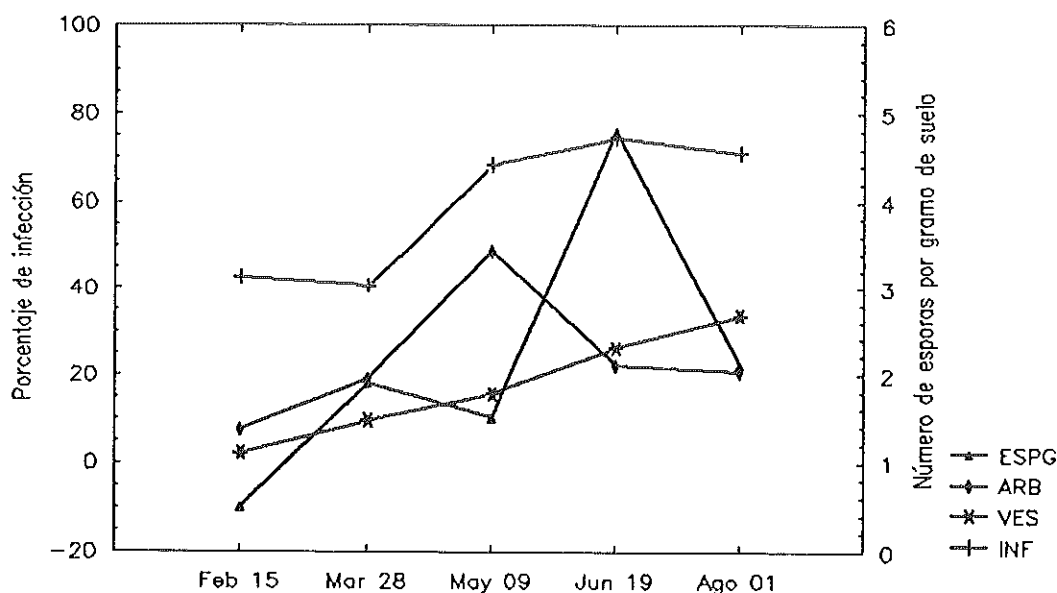


Figura 16. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES), arbuscúlos (ARB) y esporas (ESPG) asociados con *Helianthus niveus*.

En el primer muestreo en *Lotus* spp. tanto la infección como el número de esporas fueron muy bajos. Sólo 1 de las muestras presentó infección (60%). Esta misma planta tuvo .24 esporas por gramo de suelo y sólo otra planta, presentó .04 esporas por gramo de suelo. Durante el segundo muestreo se presentó el porcentaje de infección más alto registrado (71%). Los arbuscúlos fueron más abundantes en el segundo muestreo (45%). Las vesículas siguen la tendencia de la infección total con un porcentaje de 33% (Fig. 17).

en agosto. El mayor número de esporas se presentó en marzo y el menor en febrero. En el cuarto muestreo, la muestra con más esporas (11.6) presentaba un gran número de esporocarpos. Esta especie floreció y produjo frutos durante el período de estudio. Debido a la sequía fueron más escasos en agosto y algunas flores ya no maduraban o las vainas no se llenaban (Fig. 17).

En las figuras (18 y 19) se puede observar la comparación de porcentajes de infección y número de esporas entre las siete especies. No es posible definir una tendencia homogénea en las especies.

En porcentajes de infección (fig. 18), los máximos niveles se observan a de mayo a agosto, excepto en *Lotus* spp.

En cuanto a número de esporas se refiere (fig.19), parece insinuarse una cierta tendencia en cuatro de ellas (*A. julacea*, *C. cheiranthifolia*, *H. venetus* y *H. niveus*) con mayor abundancia de esporas en el verano.

Los porcentajes de vesículas (fig. 20) en general tienden a aumentar al avanzar la temporada seca, en contraste con los arbuscúlos (fig. 21), que son más abundantes de febrero a mayo, es decir en los meses con



húmedad y temperaturas bajas. Estas tendencias son especialmente visibles en las figuras 18 y 19, ya que se observan las especies en conjunto.

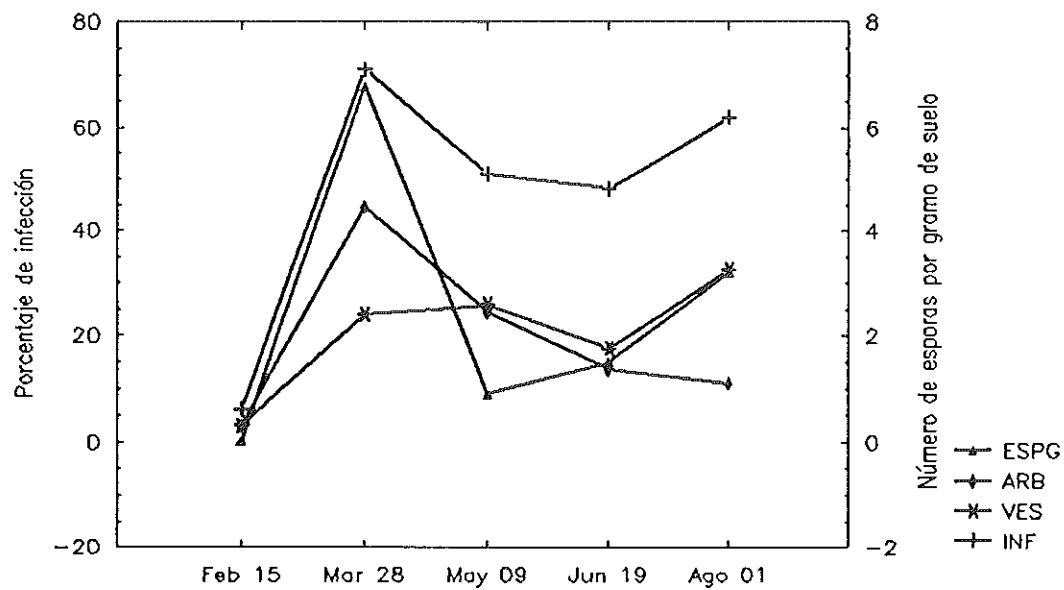


Figura 17. Porcentajes de infección total (INF), vesículas (VES) arbúsculos (ARB) y esporas (ESPG) asociados con *Lotus* spp.

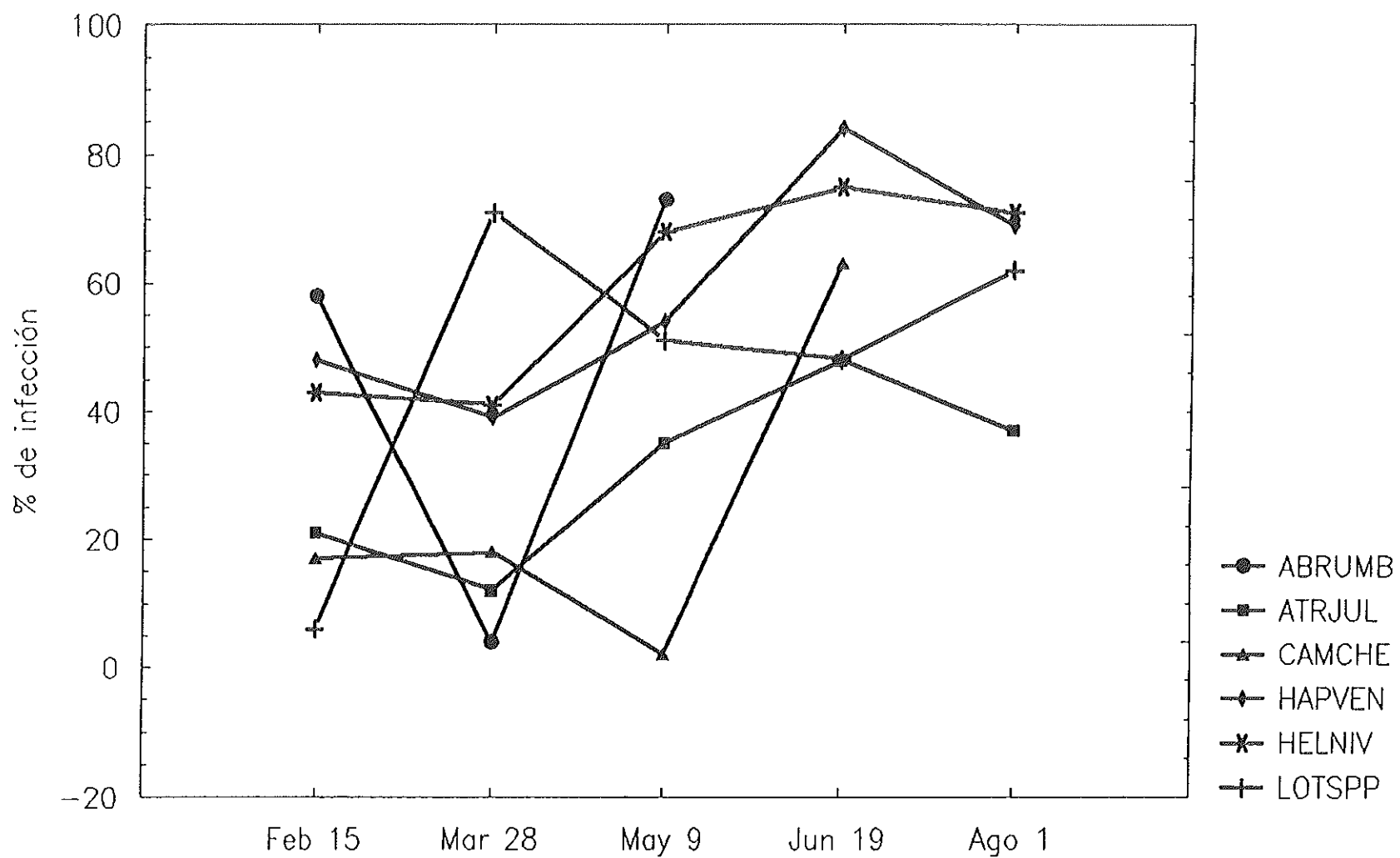


Figura 18. Distribución de la infección en siete especies de dunas. (Los nombres de las especies están indicados con tres letras del nombre y género).

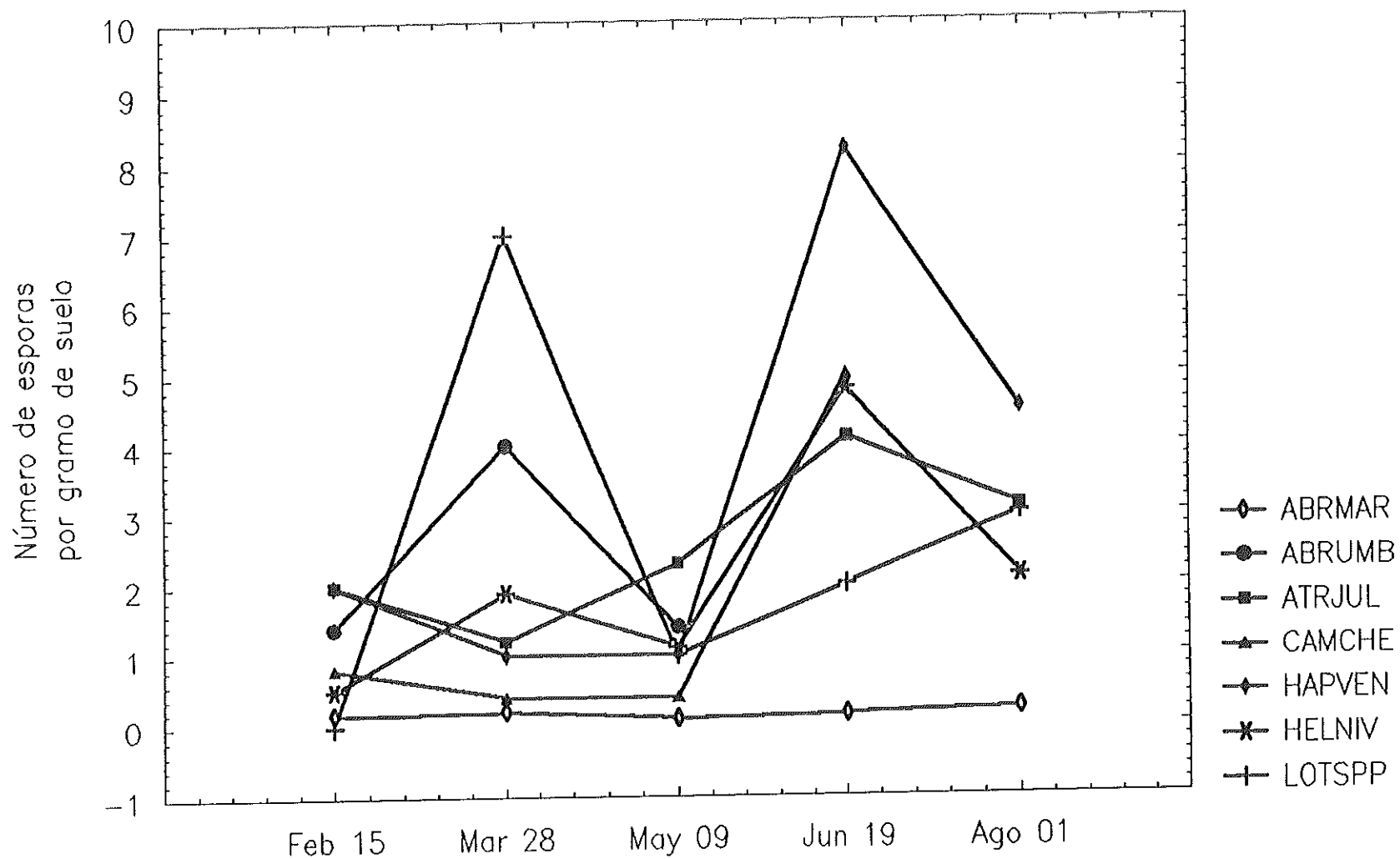


Figura 19. Tendencias en número de esporas en siete especies de dunas (Los nombres de las especies están indicados con tres letras del género y la especie.

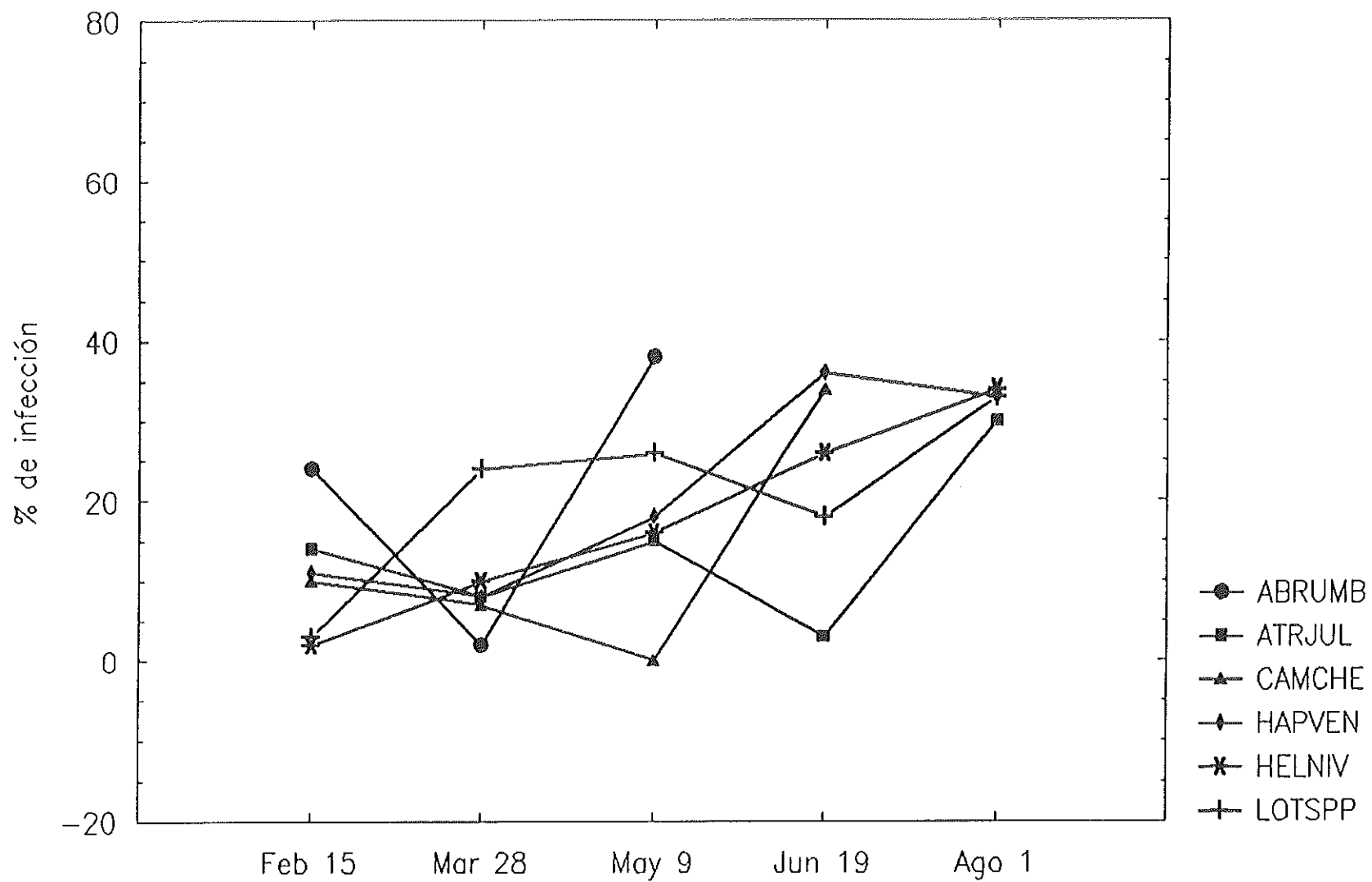


Figura 20. Distribución de la infección (vesículas) en siete especies de dunas

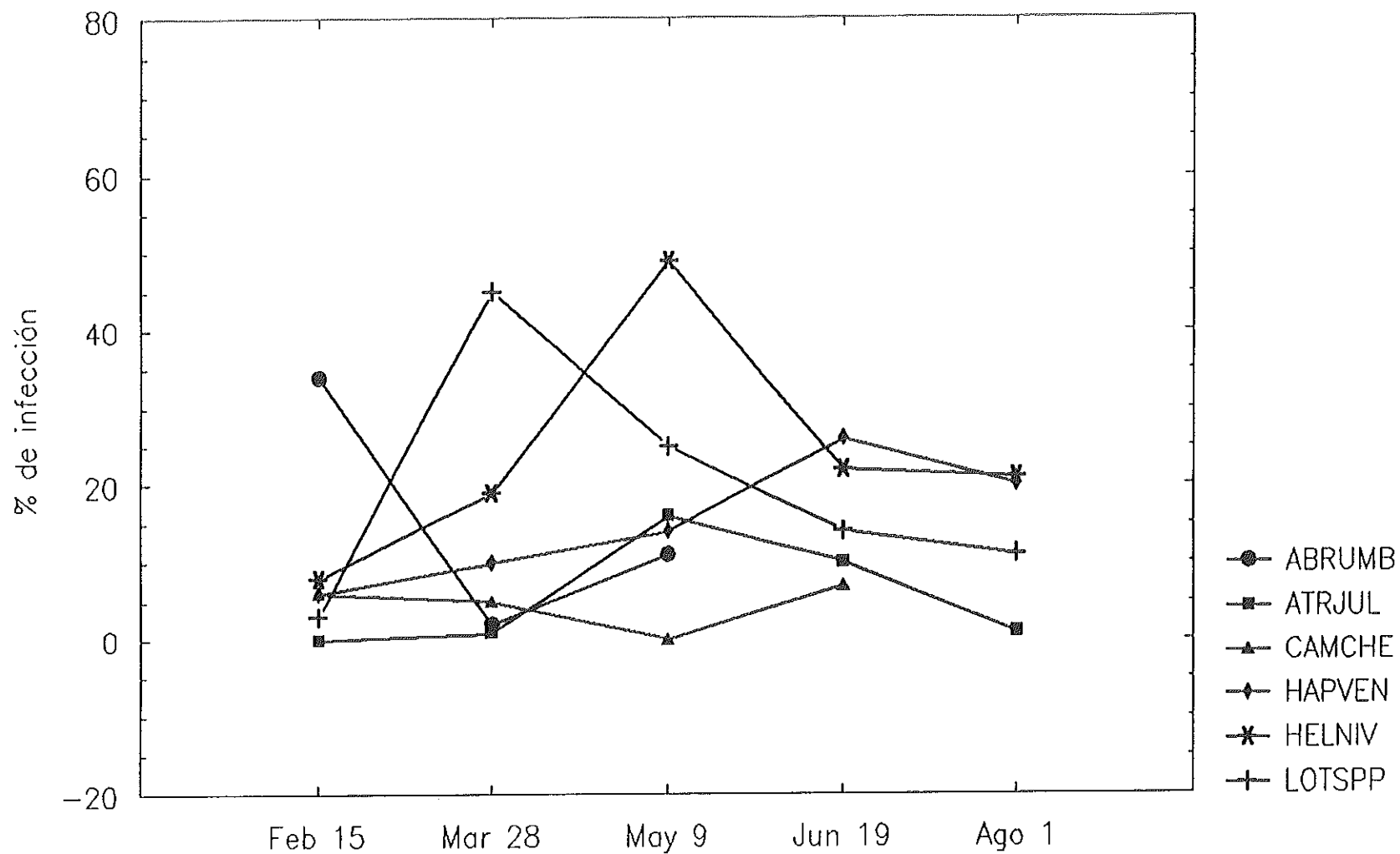


Figura 21. Distribución de la infección (arbusculos) en siete especies de dunas.  
(Representadas con tres letras del género y especie).

### 7.1.3. CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS DE LA INFECCION

Durante las evaluaciones de los porcentajes de infección se anotaron algunas características observada en las siete especies:

*Abronia umbellata*. Durante febrero observaron abundantes hifas en inicio de infección, así como arbuscúlos muy claros; algunas de las muestras presentaron abundantes hongos no MVA.

En el marzo la infección fue baja y menor aun la presencia de vesículas o arbuscúlos. Sin embargo, se encontraron hongos no-MVA. En las muestras de agosto presentaron vesículas muy claras, algunas de ellas contenían estructuras en forma de burbujas.

*Atriplex julacea*. Durante marzo, cuando la infección fue muy baja, se encontraron abundantes hifas septadas, aparentemente de varias especies de hongos (algunas de color café). Nicolson y Johnston (1979) reportan un hongo semejante al observado y mencionan que se trata de *Phialophora radicola* que es un componente importante en algunas especies de dunas fijas. En las muestras de mayo se presentaron arbuscúlos muy claros así como estructuras semejantes a apresorios como las observadas en *Camissonia cheiranthifolia*.

*Camissonia cheiranthifolia*. No se presentaron características sobresalientes, excepto estructuras semejantes a apresorios ("appressorium-like structures"), como las reportadas por Hetrick *et al.* (1985).

*Haplopappus venetus*. En las muestras de febrero se observaron muchas hifas en inicio de infección, los arbuscúlos no eran muy claros. En el siguiente muestreo se observaron enrollamientos así como estructuras semejantes a vesículas pero sin hifa de sostén como las encontradas en *Abronia maritima*. En las muestras de mayo se observaron vesículas extramatricales, así como algunas esporas unidas a una hifa. En el cuarto muestreo se observaron arbuscúlos aparentemente en proceso de digestión, por lo que se veían muy difusos. También se presentaron enrollamientos.

*Helianthus niveus*. Se presentaron arbuscúlos muy septados así como enrollamientos ("coils o pelotons"), especialmente en marzo. Las muestras del cuarto muestreo presentaron vesículas y arbuscúlos claros.

*Lotus spp.* En la única muestra que presentó infección en el primer muestreo se observaron hifas muy delgadas, comparadas con las encontradas en las otras especies, con arbuscúlos muy claros y vesículas pequeñas. En los muestreos posteriores los arbuscúlos fueron claros también y las vesículas más grandes.

#### 7.1.4 ANALISIS DE SUELOS

En el análisis de N y P del suelo de la duna móvil, sólo una de las muestras tuvo una concentración detectable de N. No se intentó determinar concentraciones menores a 10 ppm ni en nitrógeno ni en fósforo. La concentración de N obtenida en uno de los sitios de muestreo fue:

Tabla I. Contenido de nitrógeno en suelo de duna móvil.

| Area de muestreo  | Concentración de N |
|-------------------|--------------------|
| Frente de la duna | .0042%             |
| Cresta de la duna | .0030%             |
| Parte posterior   | .0030%             |

En la tabla II se muestran los resultados del análisis de N bajo planta correspondientes a muestras compuestas de 5 sitios a lo largo de la duna bajo cada una de las especies.

Tabla II. Contenido de nitrógeno bajo planta.

| Especie                           | Concentración de nitrógeno |
|-----------------------------------|----------------------------|
| <i>Abronia maritima</i>           | 0.0140 %                   |
| <i>A. umbellata</i>               | 0.0371 %                   |
| <i>Atriplex julacea</i>           | 0.0308 %                   |
| <i>Camissonia cheiranthifolia</i> | 0.0672 %                   |
| <i>Haplopappus venetus</i>        | 0.0315 %                   |
| <i>Helianthus niveus</i>          | 0.0518 %                   |
| <i>Lotus spp.</i>                 | 0.0210 %                   |

## 7.2. EXPERIMENTO

### 7.2.1. OBSERVACIONES

#### *Abronia maritima.*

Las semillas de esta especie comenzaron a germinar cinco días después de haber sido sembradas. Una semana después habían germinado el 50% de las semillas. Posteriormente se realizó un aclareo, dejando una plántula por maceta. No se presentaron problemas en general con esta especie, aunque en los tratamientos sin N las plántulas presentaban algunas hojas amarillentas.

*A. umbellata.*

Comenzó a germinar también cinco días después de haber sido sembrada. La germinación no fué muy homogénea, en algunas macetas germinaron las semillas y en otras no. De las macetas en que germinaron más semillas, se tomaron plántulas para completar tratamientos, sólo fué posible completar dos tratamientos (con inóculo de duna móvil y con inóculo de duna fija) y el testigo. Hubo algunos problemas de fungosis pero al modificar los riegos, se contrarrestaron.

*Atriplex julacea*

Las semillas de esta especie comenzaron a germinar 3 meses después de haber sido sembradas, por lo cual, no se incluyeron en este trabajo.

*Camissonia cheiranthifolia.*

La semillas de esta especie comenzaron a germinar a los cuatro días de la siembra. Las plántulas eran muy frágiles y se presentaron problemas de fungosis, por lo que esta especie se eliminó del experimento.

*Haploppappus venetus.*

Las semillas de esta especie comenzaron a germinar a los tres días de la siembra. Una semana después había plántulas en más de la mitad de las macetas, hubo algunos problemas de fungosis pero sobrevivieron suficientes plántulas para completar todos los tratamientos.

*Helianthus niveus*

La germinación fue escasa, como ningún tratamiento se completó, se eliminó del experimento.

*Lotus spp.*

Un día antes de realizar la siembra, se aplicó a *Lotus spp.* un tratamiento citado en Emery (1988) para mejorar la germinación en otras especies del mismo género. Después de remojar las semillas de *Lotus* en agua a 80° y dejarla enfriar, se colocaron en un papel filtro. Al día siguiente se encontró que muchas de las semillas habían germinado. Presentaban la testa abierta y produjeron mucilago en el cual estaban embebidas las hojas cotiledonares. Unicamente se sembraron semillas no germinadas. Un día posterior a la siembra, comenzaron a germinar.

Antes de un mes, se hicieron transplantes a las macetas en las que no había germinado ninguna semilla, procurando que pertenecieran al mismo tratamiento. Sin embargo, no se logró completar todos los tratamientos. El tratamiento de inóculo de duna móvil con nitrógeno presentó problemas (no se pudo determinar si fue por fungosis o por toxicidad por el nitrato de amonio) y se eliminó.



### 7.2.2. PRIMERA COSECHA

Dos meses después de iniciado el experimento, se cosecharon la mitad de las repeticiones de cada tratamiento de cada una de las cuatro especies para detectar infección. Sólo dos de las repeticiones de *Haplopappus* con inóculo de duna fija presentaron un porcentaje de infección del 5%. (ningún otro tratamiento de la misma especie ni ninguna otra de las especies presentaba infección en este momento).

### 7.2.3. SEGUNDA COSECHA

Cuatro meses después de la siembra se cosecharon las repeticiones restantes. Los porcentajes de infección y los pesos secos de planta se presentan en la tabla III..

Tabla III. Peso seco promedio en cada tratamiento.

| Especie             | Tratamiento | % de Infección | Peso seco (promedio en g) |
|---------------------|-------------|----------------|---------------------------|
| <i>A. maritima</i>  | MM *        | n.p.           | .1993                     |
| "                   | MF          | "              | .2081                     |
| "                   | MMN         | "              | .6910                     |
| "                   | MFN         | "              | 1.1516                    |
| "                   | N           | "              | 1.4005                    |
| "                   | Control     | "              | .3004                     |
| <i>A. umbellata</i> | MM          | "              | .3771                     |
| "                   | MF          | "              | .2564                     |
| "                   | Control     | "              | .2170                     |
| <i>H. venetus</i>   | MM          | 0              | .1720                     |
| "                   | MF          | 1.7            | .1588                     |
| "                   | MMN         | 0              | .0328                     |
| "                   | MFN         | 5              | .0447                     |
| "                   | N           | 0              | .6011                     |
| "                   | Control     | 0              | .1410                     |
| <i>Lotus spp.</i>   | MM          | 0              | .2138                     |
| "                   | MF          | 2.5            | .2197                     |
| "                   | MFN         | 0              | .1133                     |
| "                   | N           | 0              | .0997                     |
| "                   | Control     | 0              | .1852                     |

\* MM=Inóculo de duna móvil. MF= inóculo de duna fija. MMN= Inóculo de duna móvil con nitrógeno. MFN= Inóculo de duna fija con nitrógeno. N= Con nitrógeno sin inóculo. Control= Sin inóculo y sin nitrógeno. n.p.= no presentó infección.

### 7.2.4. DESCRIPCION DE LOS RESULTADOS

Se realizó una prueba de Bartlett para la homogeneidad de varianzas (Steel y Torrie, 1980) y se comprobó

que las varianzas no son homogéneas, por lo que los datos fueron transformados a logaritmo; después se realizó un análisis de varianza, y una serie de contrastes (Steel y Torrie 1980), cuyos resultados se muestran en la tabla IV.

Tabla IV. Contrastes entre tratamientos

| Especie             | Hipótesis estadística (Ho)                                                              | Nivel de p |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <i>A. maritima</i>  | 1) $N + \text{Control} = \text{MMN} + \text{MM} + \text{MFN} + \text{MF}$<br>-----<br>2 | 0.42       |
|                     | 2) $\text{MMN} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MF}$                                    | 0.30       |
|                     | 3) $\text{Control} = N + \text{MMN} + \text{MFN}$<br>-----<br>3                         | 0.01*      |
|                     | 4) $\text{MF} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MMN}$                                    | 0.004**    |
| <i>A. umbellata</i> | 1) $\text{Control} = \text{MM} + \text{MF}$<br>-----<br>2                               | 0.47       |
|                     | 2) $\text{MM} = \text{MF}$                                                              | 0.06       |
| <i>H. venetus</i>   | 1) $N + \text{Control} = \text{MMN} + \text{MM} + \text{MFN} + \text{MF}$<br>-----<br>2 | 0.00**     |
|                     | 2) $\text{MMN} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MF}$                                    | 0.99       |
|                     | 3) $\text{Control} = N + \text{MMN} + \text{MFN}$<br>-----<br>3                         | 0.08       |
|                     | 4) $\text{MF} + \text{MM} = \text{MFN} + \text{MMN}$                                    | 0.00**     |
| <i>Lotus spp.</i>   | 1) $\text{MM} = \text{MFN} + \text{MF}$<br>-----<br>2                                   | 0.42       |
|                     | 2) $N + \text{Control} = \text{MMN} + \text{MM} + \text{MFN} + \text{MF}$<br>-----<br>2 | 0.93       |
|                     | 3) $\text{Control} = N + \text{MFN}$<br>-----<br>2                                      | 0.11       |

\*= significativo. \*\*= altamente significativo. MM=inóculo de duna móvil; MF= inóculo de duna fija; MMN=inóculo de duna móvil con nitrógeno; MFN=inóculo de duna fija con nitrógeno; N=sólo nitrógeno.

*Abronia maritima*. En la figura 22 se observa que en los tratamientos con nitrógeno la ganancia de peso fue mayor que en los no fertilizados. Las diferencias entre estos tratamientos y el testigo, son significativas según el tercer contraste (tabla IV). La diferencia entre tratamientos inoculados con hongos MVA con nitrógeno es altamente significativa con respecto a los que sólo fueron inculados con hongos MVA (4o. contraste tabla IV).

Lo anterior indica que es el nitrógeno el que está provocando incremento en peso, ya que en presencia de este nutriente, los tratamientos inoculados con hongos MVA tienen una respuesta menor que el tratamiento con fertilizante solo.

La mayor variación se observó en los tratamientos con nitrógeno (figura 22).

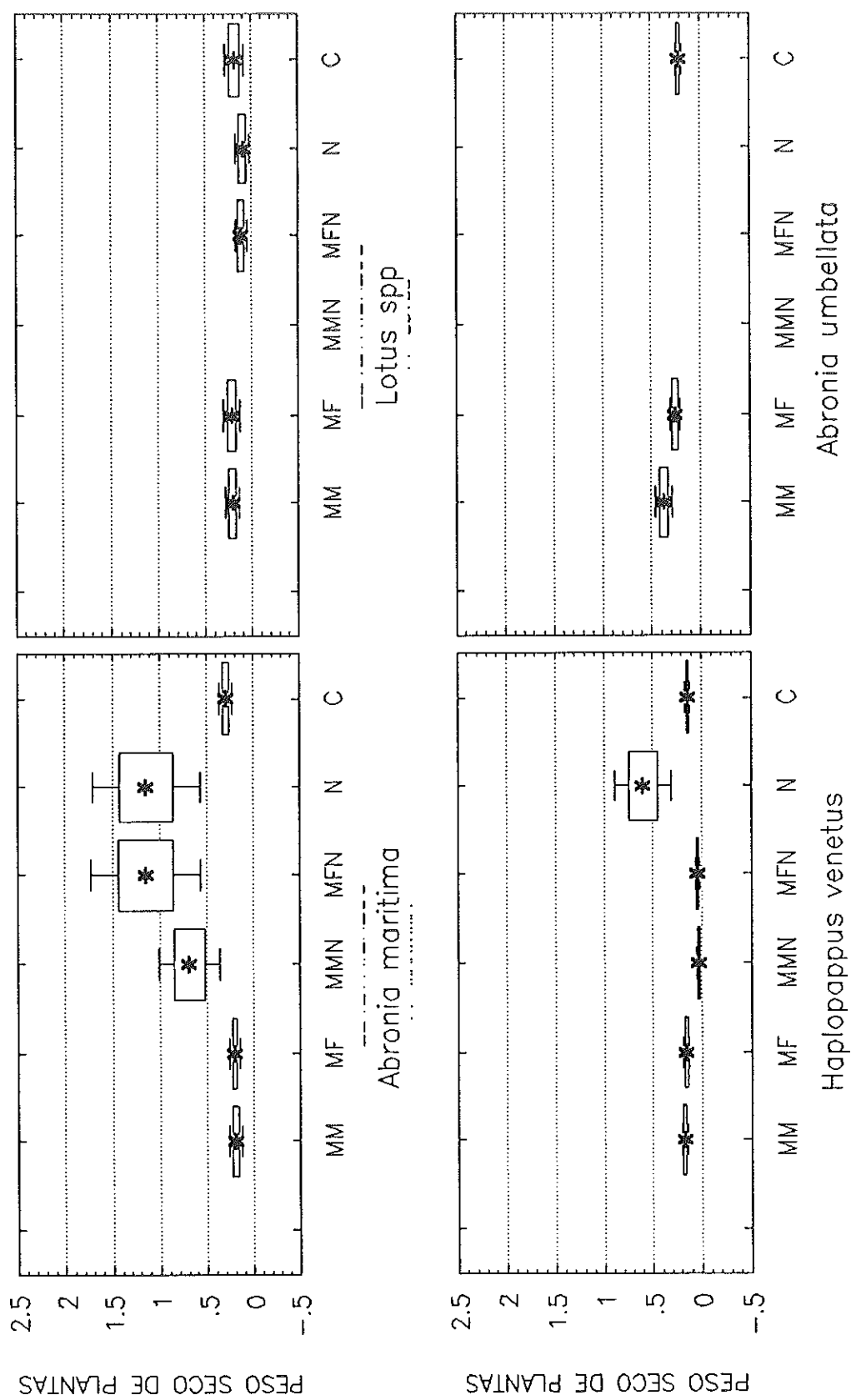


FIGURA 22. Peso seco en cuatro especies. MM=inóc.duna móvil MF=inóc.duna fija  
 MMN=MM+nitrógeno MFN=MF+nitrógeno N=solo nitrógeno C=control

## 8. DISCUSION

La dependencia de una planta hacia la micorriza debe establecerse con observaciones sobre la formación de arbusculos en su hábitat nativo y midiendo la respuesta fisiológica de la planta a la formación de micorriza (Allen, M. 1983).

En el presente trabajo se realizaron observaciones tanto de las características de la simbiosis en el campo como la respuesta fisiológica (representada por el crecimiento), a la inoculación con hongos MVA.

### 8.1. CAMPO

#### 8.1.1 VARIACION EN PORCENTAJES DE INFECCION EN EL CAMPO.

La especie pionera en esta zona de dunas, no presentó infección, ya que sólo se encontraron arbusculos en una de las 50 muestras tomadas a lo largo de siete meses de trabajo. Esta planta, debido a la constante acción del viento esta sujeta a un proceso de enterramiento al cual responde casi duplicando su tasa de crecimiento (Johnson 1985). Es posible que esta característica explique la ausencia de infección, ya que al desarrollar constantemente nuevas raíces adventicias (correspondientes a la colecta), no hay oportunidad de que ocurra la colonización. Black y Tinker (1979) consideran que una rápida tasa de crecimiento de raíces puede redundar en un bajo porcentaje infección.

Asimismo, la escasez de inóculo representada por el bajo número de esporas (tabla 5 en el apéndice) puede ser un factor que también contribuye a la casi nula infección. Un efecto semejante encontraron Nicolson y Johnston (1979) en *Ammophila arenaria*.

A diferencia de otras especies pioneras que son gramíneas rizomatosas, plantas gramíneas o hierbas postradas como *Ammophila spp.*, *Carex spp.*, *Spinifex spp.* e *Ipomoea pes-caprae*; *A. maritima* no se reproduce vegetativamente (Johnson, 1985), lo que puede explicar la escasez de infección. Otras pioneras como *Ammophila breviligulata*, *Solidago sempervirens* y *Uniola paniculata* tienen mayores índices de infección (Koske 1987), a pesar de su característica de pioneras. Es posible que la capacidad de reproducirse vegetativamente sea una ventaja en la obtención del inóculo micorrizógeno. Al respecto, Koske y Gemma, (1990), mencionan que la cercana asociación entre propágulos de hongos MVA y fragmentos vegetativos de *Sporobolus virginicus* y *Jacquemontia sandwichensis* sugieren un mecanismo de codispersión que parece asegurar el mantenimiento de la simbiosis.

Janos (1980) observó que especies de la familia Nyctaginaceae generalmente no presentan micorriza. Aunque en *Abronia maritima* no se detectó infección, si se encontraron esporas de hongos MVA en su rizosfera, esto podría indicar que fueron capaces de reproducirse, ya que son simbioses obligados (Koske, 1988) o que existe dispersión de las esporas por medio de viento o fauna, con la duna fija como fuente de propágulos. Koske y

Halvorson (1989b) reportan la presencia de *Scutellospora arenicola* y *Glomus trimurales* (dos especies de hongos MVA) en suelo adyacente a las raíces de *Abronia maritima*, aunque no mencionan si realizaron observaciones de la colonización.

Se ha reportado que dentro de la misma familia de plantas, las perennes forman micorriza con más frecuencia que las anuales (Williams y Aldon, 1976; Trappe, 1987). En este caso se observó lo contrario, *A. maritima* una perenne, no presentó infección, mientras que la otra Nictaginaceae *A. umbellata*, una hierba anual tuvo una colonización abundante.

Aunque hay que considerar en este caso que *A. maritima*, la perenne es también pionera y que la dependencia de la simbiosis puede variar también con el estado sucesional en el que se encuentran (Nicolson, 1960; Nicolson y Johnston, 1979). Además, muchas pioneras anuales o semileñosas pertenecen a familias no micotróficas (Janos, 1980). También Nicolson (1960) y Nicolson y Johnston (1979) encontraron que los niveles de formación de micorriza fluctúan de acuerdo con el estado de sucesión en la duna. Con la excepción de esta pionera perenne, en el resto de las especies si hubo colonización por hongos MVA. Se observaron tanto estructuras vegetativas (Hifas, vesículas y arbusculos) como reproductivas (esporas en el suelo).

Existe un fenómeno interesante en estas especies que puede ser análogo a la fenología de la anuales, ya que con la sequía además de perder sus hojas, las raíces finas se secan, y permanecen vivas sólo las raíces gruesas. Durante la época húmeda rebrotan florecen y producen semillas. Es importante mencionar que con el avance de la temporada seca, las raíces superficiales y en general las raíces finas morían paulatinamente. Allen (1983) explica que según avanza la temporada seca es de esperarse que ocurra la senescencia de las raíces finas así como la de las hifas asociadas a ellas. Es posible que las tendencias observadas (Figs.11-18) se hayan afectado por la forma de muestreo, en la cual cada muestra se tomó a una profundidad ligeramente mayor que en la ocasión previa.

Los resultados obtenidos en *A. umbellata*, *A. julacea* y *C. cheiranthifolia* coinciden con lo observado por Hayman (1970) en trigo, en el que los altos de infección ocurren sólo después de la floración y el crecimiento de raíces (Fig. 13). Pero la tendencia de infección observada en *Haplopappus venetus* no coincide con la observada en trigo, sino con otras especies de dunas (Giovannetti 1985), en que los niveles más altos de infección ocurren al mismo tiempo que la floración. Diversos autores han observado la simultaneidad entre los cambios fenológicos en la planta y los del hongo (Saif y Khan, 1975; Bethlenfalvay *et al.* 1982a; Allen, 1983; Ebberts *et al.* 1987).

En cuanto a las variaciones entre los porcentajes totales de infección en *Lotus spp.* se encontró que son más altos en marzo. Esta tendencia es observada por Brundrett y Kendrick (1988); Van Duin *et al.* (1989); Cooke *et al.* (1992) y consiste en altas tasas de infección cuando las raíces están en crecimiento y bajas cuando están senesciendo. En las otras especies los porcentajes de infección más altos se observaron en junio o agosto (fig 18); es

decir, cuando el desarrollo de las raíces nuevas había cesado.

Una característica común a todas las especies es un decaimiento en la infección en alguna de las fechas de muestreo. En el caso de *Haplopappus venetus* y *Helianthus niveus*, aunque no es muy notable, la infección más baja oscila alrededor del 40% en promedio en marzo, mientras que la media pico fue de alrededor de 80% en las dos especies (Figs. 14 y 16). En tres especies (*A. umbellata*, *A. julacea*, *C. cheiranthifolia*) esta depresión coincide con el inicio de la fructificación o con la maduración del fruto. Sin embargo no se puede asegurar que esta sea la causa directa de la caída en los niveles de infección, ya que los cambios fisiológicos en el hospedero están influidos a su vez, por las variaciones estacionales (Giovannetti, 1985).

En otras especies hubo ausencia de infección en algunas muestras. En el caso de *Lotus* spp. durante el primer muestreo en 9 muestras; en el caso de *A. umbellata* y *A. julacea* durante el segundo muestreo en 6 muestras y en el caso de *C. cheiranthifolia* durante el tercero con 9 muestras sin infección. Esta ausencia de infección en algunas de las muestras tomadas en las diferentes especies, podría estar confirmando que se trata de especies micotróficas facultativas, como proponen Allen y Allen, (1990) para las plantas del bioma de dunas. En *C. cheiranthifolia* existe un reporte de ausencia de infección en algunas de las muestras tomadas por Koske y Halvorson (1989a) y por esta razón el autor considera que se trata de una especie micotrófica facultativa. En cambio las especies que siempre presentaron micorriza en este trabajo, *H. venetus* y *H. niveus* pueden tener mayor dependencia hacia la simbiosis.

La interpretación de patrones de infección se complica por la dificultad de distinguir las diferentes especies fúngicas y la carencia de conocimiento de su ecología. Además, cuando la infección es considerada sin diferenciar las especies de plantas involucradas, los patrones pueden ser muy diferentes que cuando se consideran las especies vegetales individualmente (Sanders y Fitter, 1991). Esto se observa claramente en este trabajo en el que se estudiaron las tendencias en forma individual con lo cual se perfilaron las diferencias entre especies de plantas.

#### 8.1.2. VARIACION EN PORCENTAJE DE VESICULAS Y ARBUSCULOS

Las tendencias generales coinciden con lo propuesto en las hipótesis, los arbuscúlos son más abundantes en la época húmeda y más tarde lo son las vesículas (Figs. 11-17); de manera individual la tendencia es más clara en *A. umbellata*, *H. niveus* y *Lotus* spp. Estos resultados coinciden con lo observado por M. Allen (1983) para *Atriplex gardneri*; es decir, que los arbuscúlos son abundantes durante la obtención activa de nutrientes y períodos de crecimiento.

Sin embargo, *A. julacea*, *C. cheiranthifolia* y *H. venetus*, no muestran esta tendencia de manera clara, ya que en la primera especie las vesículas siempre fueron más abundantes que los arbuscúlos y en las dos últimas

especies los arbuscúlos sólo superaron ligeramente en una fecha el porcentaje de vesículas (Figs. 13, 15 y 16).

Se ha comprobado que los arbuscúlos son los órganos de intercambio de nutrientes entre el hongo y el hospedero (Scannerini y Bonfante-Fasolo, 1983), sin embargo, otras estructuras conocidas como enrollamientos o "pelotons" también intervienen en el intercambio de nutrientes (M. Allen, 1991). Este otro tipo de estructuras aunque no fueron cuantificadas, se registró su presencia, fueron comunes en las muestras de marzo en *H. venetus* y *H. niveus*. Dado que cumplen la misma función que los arbuscúlos, tal vez sea más adecuado cuantificar "estructuras de intercambio de nutrientes" que arbuscúlos.

Es posible que el caso de *Camissonia cheiranthifolia* deba ser analizado desde otro punto de vista, ya que esta especie estuvo sometida al estrés de defoliación por una plaga. Durante los muestreos se observó que después de un fuerte decaimiento del porcentaje de infección en mayo, los niveles se elevaron a su nivel mayor en junio, a pesar de que las plantas estaban casi totalmente defoliadas.

Estas observaciones coinciden con las de Vilariño et al (1992), quienes encontraron que la mayor abundancia de arbuscúlos en trébol rojo se observó en las plantas sujetas a la remoción parcial de su parte aérea. Por su parte, Bethlenfalvay et. al (1985), encontraron que el pastoreo moderado no tiene un efecto sobre la colonización, pero con el pastoreo intenso observaron una declinación en la misma.

También Wallace et al. (1981), habían encontrado una correlación positiva y significativa entre la intensidad de pastoreo y la frecuencia de infección micorrícica en *Panicum coloratum*; en un trabajo posterior (Wallace et al. 1982) encontraron que cuando el pastoreo (representado por la poda de las hojas) es más intenso, la simbiosis es incapáz de reparar los efectos del mismo. El autor no reporta el efecto de la poda en la intensidad de infección.

El muestreo de agosto se no se realizó en esta especie porque era difícil encontrar ejemplares, aunque algunos de los observados presentaban cierto rebrote. En una visita que se hizo a la zona de trabajo un año después de que se realizaron las colectas, se observó que la población de la especie se encontraba muy menguada.

Es posible que los insectos hayan dañado tanto a la población, que hayan eliminado a los individuos maduros establecidos.

No obstante, se pudo comprobar que las semillas producidas por esta especie son viables a pesar de haber estado sujeta a la plaga, por esto se supone que la especie forma parte del banco de semillas del suelo.



### 8.1.3. VARIACION EN NUMERO DE ESPORAS

Con respecto a las esporas, no se observa una tendencia homogénea, aunque son más abundantes en el último muestreo (agosto) que en el primero (febrero), como se propuso en la tercera hipótesis, los valores de este último muestreo no en todas son los más altos observados. En *Lotus* spp. son más abundantes en el muestreo de marzo después del número mínimo observado en febrero. En *A. umbellata* son igualmente abundantes al principio que al final de su ciclo de vida. En *A. maritima* el número de esporas es tan bajo que no se distingue una tendencia. En *A. umbellata*, *A. julacea*, *C. cheiranthifolia*, *H. venetus* y *H. niveus* sí son más abundantes al final. Esta última tendencia había sido ya reportada por varios autores (Hayman, 1970; Sutton y Barron, 1972; Ebberts *et al.* 1987), por lo cual era lo que se esperaba (Fig. 19).

Es interesante hacer notar que en varios casos las muestras que presentaban mayor número de esporas estaban constituidas en gran parte por esporocarpos de más de cinco esporas cada uno, como en *H. venetus*, *H. niveus* y *Lotus* spp. por lo que es posible que el número real de propágulos sea mayor que el reportado.

En algunas de las especies (*A. maritima*, *A. umbellata*, *A. julacea* y *C. cheiranthifolia*) es posible que exista un efecto sobre la colonización o la producción de esporas debida al desarrollo del fruto como la que observaron Saif y Khan (1975) Puppi *et al.* (1986). Bethlenfalvay *et al.* (1982a) hacen hincapié en que la respuesta varía de acuerdo con el hospedero y la especie de hongo involucrada, pero que definitivamente, el desarrollo del fruto constituye una declinación en la disponibilidad de nutrientes transferibles hacia el hongo.

En cada especie se presentó simultáneamente el mayor porcentaje de infección y el mayor número de esporas, pero estas fechas difieren entre especies (Fig. 18 y 19). Esta relación entre más alta colonización y mayor número de esporas observada en *las especies*, había sido observada por Saif y Khan (1975) en trigo y significa que una mayor biomasa fúngica presente en la raíz puede generar un mayor número de propágulos.

Es posible que las especies vegetales estén asociadas con especies diferentes de hongos MVA, lo cual explicaría parcialmente las diferencias. Sylvia (1986) y Gemma *et al.* (1989) encontraron que si se toman en cuenta las especies fúngicas de manera independiente, las tendencias estacionales pueden ser muy distintas, debido a que también entre las especies fúngicas existen diferencias fenológicas.

Para poder definir patrones es necesario continuar el estudio por varios años las variaciones en los porcentajes de infección, donde tendencia es la variación existente en un sólo año de observaciones y patrón es una tendencia mantenida por varios años. (Sanders y Fitter, 1991).

No es posible deducir la existencia de estacionalidad con las observaciones de dos estaciones del año, pues

se ha visto que las tendencias en la infección pueden variar de un año a otro (Gay *et al.* 1982; Brundrett y Kendrick 1988; Cooke *et al.* 1992)

En las gráficas "box-whisker" (fig. 23 y 24, apéndice), se puede observar la amplia variabilidad encontrada tanto en número de esporas como en porcentajes de infección. No obstante, las tendencias de variación se mantienen; por ejemplo, en *H. niveus* las marcas de desviación estándar siguen la misma tendencia que la media, al igual que en *Lotus* spp. (fig. 23). El hecho de que las marcas de desviación estándar se traslapen puede estar significando que no existen diferencias considerables entre los muestreos como ocurre en los porcentajes de infección en *H. venetus* (fig. 23).

Las tendencias generales observadas pueden resumirse de la siguiente manera: Con la llegada de las lluvias las esporas germinan con lo que se inicia la colonización de las raíces y se desarrollan los arbuscúlos por lo que el beneficio inicialmente va del hongo a la planta. Cuando el suelo comienza a secarse el nivel de arbuscúlos decae. Las vesículas que son órganos de reserva del hongo empezaron a aumentar precisamente al avanzar la sequía. En este punto, los niveles de colonización son también altos, lo que permite al hongo la producción de estructuras reproductivas que permanecerán en el suelo hasta que exista la humedad adecuada para su germinación.

## 8.2. EXPERIMENTO

La figura 22 puede sugerir ciertas diferencias entre tratamientos, pero sólo en *A. maritima* y *H. venetus* hubo diferencias significativas entre algunos de los contrastes.

En la *A. maritima* los tratamientos con nitrógeno tuvieron mayor producción de biomasa, tanto inoculados como sin inocular; en este caso es claro que el efecto es debido al nutriente, ya que el peso seco promedio en el tratamiento con nitrógeno sólo es mayor que el del tratamiento inoculado y con nitrógeno. En *H. venetus* los tratamientos sin inocular son significativamente mayores que los tratamientos inoculados. Los inoculados y fertilizados son significativamente menores que los inoculados sin fertilizar.

Los niveles de infección observados en todo el experimento fueron muy bajos, como había sido observado por otros autores en experimentos de invernadero (Nicolson y Johnston, 1979; Allen, E. com.pers.). Al parecer en las condiciones en que se realizó el experimento (con abundancia de agua y altas temperaturas), se tienen un efecto negativo en la colonización, ya sea afectando al crecimiento del hongo simbiote o afectando la germinación de las esporas utilizadas como inóculo; ya que existe evidencia de que las altas temperaturas y exceso de humedad pueden afectar la germinación de las esporas (Daniels y Trappe, 1980)

Adicionalmente, el efecto del nitrógeno sobre la simbiosis ha sido reportado de manera contradictoria, ya

que Hepper (1983) y Vejsadová *et al.* (1989) tienen resultados positivos, mientras que Chambers *et al.* (1980) Johnson *et al.* (1984) y Thompson, (1986) obtuvieron efectos negativos. Aparentemente esto se debe a la fuente de nitrógeno usada (Chambers, *et al.* 1980) o del nivel de fertilidad previamente existente (Hayman, 1982).

En este caso la fuente de nitrógeno utilizada fue nitrato de amonio, que al solubilizarse libera iones nitrato y iones amonio, el primero de ellos tiende a perderse con el riego, pero el otro se inmoviliza y es fácilmente obtenible por los hongos simbiotes. Sin embargo, Fassbender (1975) menciona que el nitrato de amonio reduce el pH del suelo y esto suele afectar el desarrollo de la simbiosis como han comprobado Chambers *et al.* (1980) y Thompson (1986). Además, la acidificación del suelo favorece la disponibilidad de fósforo (Miller, 1971) y se sabe que al aumentar esta, los niveles de colonización pueden decaer (Menge, *et al.* 1978).

El nivel de fertilidad previo a la aplicación del fertilizante corresponde al de la duna móvil (tabla 1) y fué muy bajo comparado con los de un bosque tropical (1.75%) o un bosque templado (.89%) a la misma profundidad (Jenny, 1950). Pero la fertilización aplicada imitó los niveles promedio encontrados en la duna fija (tabla 2), que si bien no son tan altos como los de otros ecosistemas, permiten la existencia exitosa de estas especies en este ecosistema de dunas.

En *A. maritima*, dado que es una pionera, se entiende que no haya un efecto positivo de la simbiosis pues en el campo no fue posible detectar infección. Es importante notar en *Abronia maritima* la variabilidad observada en los tratamientos con nitrógeno en comparada con los tratamientos sin nitrógeno (Fig. 22). De la misma manera, *H. venetus* presentó una alta variabilidad en el tratamiento con nitrógeno solo pero a diferencia de *A. maritima* la variabilidad y fue menor en los tratamientos con micorriza y nitrógeno y el efecto negativo. En condiciones naturales estas especies se encuentran con la posibilidad de formar micorriza; pero la condición de alta fertilidad no ocurre en la naturaleza, se piensa que esto puede explicar la variabilidad en la respuesta a la fertilización en estas dos especies (Fig. 22)

Las observaciones reportadas por varios autores en cuanto al efecto del nitrógeno en la colonización no son concluyentes, sin embargo, es posible que la acidificación del suelo haya contribuido en los bajos niveles de infección observados (Chambers *et al.* 1980; Hepper, 1983; Johnson *et al.* 1984)

En el caso de *Lotus* spp. y *H. venetus* (Fig. 22), aparentemente la presencia de nitrógeno y micorriza afectó el desarrollo de las plantas. De hecho, en *Lotus* en el tratamiento con nitrógeno e inóculo de duna móvil las plántulas murieron antes de concluir el experimento y los tratamientos con nitrógeno restantes tuvieron un peso menor que el control. Chambers *et al.* (1980), mencionan que la fertilización afectan tanto la nodulación como la fijación de nitrógeno en las leguminosas y es probable que esto explique la respuesta a este nutriente en esta especie.

Por otra parte, el efecto negativo de la micorriza en el crecimiento de las plantas ya ha sido reportado. Cuando las depresiones en crecimiento son transitorias la explicación es que el hongo y la planta están compitiendo por una provisión limitada de fotosintatos, especialmente en plántulas (Smith, 1980). Otra posible explicación a la depresión observada es que cuando las condiciones de fertilidad son altas, el hongo no cumple una función en la obtención de nutrientes, ya que están fácilmente disponibles para la planta, sino que actúa como un parásito que obtiene nutrientes de la planta sin proporcionarle nada a cambio (Bethlenfalvay et al. 1982b; Buwalda y Goh, 1982; Koide, 1985).

Se sabe que la simbiosis no es tan importante en zonas con alta fertilidad como en zonas poco fértiles (Janos, 1975) y dado el origen reciente de las dunas que se estudiaron, se sospecha que su fertilidad podría ser mayor comparada con las zonas de origen anterior como las de la costa atlántica. Los resultados de los análisis de suelos realizados no evidencian estas diferencias, por no ser los suficientemente precisos, pero esta es una posible explicación al contraste entre la escasa respuesta inoculación observada en este trabajo y la observada por otros autores (Koske, 1987; Rincón, com.pers. Allen, E. com.pers.)

Debido a las características de las dunas (baja disponibilidad de agua y baja fertilidad), en el predominan las especies micotróficas facultativas (Allen M. y Allen E., 1991) que Trappe (1987) explica pueden obtener ventajas al no depender de la simbiosis; ya que la aprovechan si están presentes los hongos MVA pero no tienen problemas en ausencia de estos.

Ante resultados como los obtenidos, Allen E. y Cunningham, (1983) mencionan que la experimentación en campo, a largo plazo y bajo condiciones naturalmente variables podría aclararnos mejor la función que desempeña la simbiosis en estos ecosistemas.

## CONCLUSIONES

Retomando lo propuesto por Allen, M. (1983) de que la dependencia micorrícica debe predecirse sobre la base de:

La formación de arbuscúlos en su hábitat nativo y la respuesta fisiológica de la planta a la formación de micorriza.

Si nos basamos en el primer supuesto, las especies que tienden a ser más dependientes de la simbiosis, es decir que presentan abundantes arbuscúlos son *Abronia umbellata*, *Haplopappus venetus*, *Helianthus niveus* y *Lotus spp* y las menos dependientes son *Abronia maritima*, *Atriplex julacea*, y *Camissonia cheiranthifolia*.

En cuanto a su respuesta fisiológica, es visible en el campo que se trata de plantas adaptadas a su ambiente, que se encuentran bien representadas en el y que se reproducen exitosamente, la presencia constante de esta simbiosis en sus raíces nos sugiere una situación adaptativa, cuyo significado ecológico es difícil definir o incluso entrever a través de sólo un experimento, en el cual fue imposible controlar las diversas variables que pueden influir en la fisiología y donde no fue posible evaluar otras variables fisiológicas o morfológicas que hubieran arrojado más luz sobre el fenómeno.

El escaso conocimiento de la biología de las especies probadas limitó el alcance de esta investigación, sin embargo, se ha generado un conocimiento que puede facilitar el uso de estas especies vegetales en la restauración de ecosistemas alterados.

El complemento necesario a este trabajo es la realización de experimentos en el campo, que nos permitan definir limitaciones que no fueron evidentes bajo las condiciones del experimento, como son diferentes regímenes de humedad, el efecto del enterramiento, del viento y el rocío salino, así como la presencia de herbívoros, patógenos y parásitos naturales.

## REFERENCIAS

- Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 1983. 7a. Ed. Commonwealth Agricultural Bureau.
- Allen, E.B. y M.F. Allen. 1980. Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. *J. Appl. Ecol.* 17: 139-147.
- Allen, E.B. 1989. The restoration of disturbed arid landscapes with special reference to mycorrhizal fungi. *J. of Arid Environments.* 17: 279-286.
- Allen, E.B. y G.L. Cunningham. 1983. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels. *New Phytol.* 93: 227-236.
- Allen, E. B. y M. F. Allen. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. *Can. J. Bot.* 62: 2625-2629.
- Allen, E.B. y M.F. Allen. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytol* 104: 559-571.
- Allen E.B. y M.F. Allen. 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *Amer. J. Bot.* 75: 257-266.
- Allen, E.B. y M.F. Allen, 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in sucesional and patchy environments. En: *Perspectives en plant competition.* Academic Press.
- Allen, E.B.; J.P. Cannon y M. Allen. 1993. Controls for rhizosphere microorganisms to study effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Artemisia tridentata*. *Mycorrhiza.* 2:147-152.
- Allen M.F. 1983. Formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Atriplex gardneri* (Chenopodiaceae): Seasonal response in a cold desert. *Mycologia.* 75: 773-776.
- Allen, M.F. 1987. Re-establishment of mycorrhizas on Mount St. Helens: migration vectors. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 88: 413- 417.
- Allen, M.F. 1989. Mycorrhizae and rehabilitation of disturbed arid soils: processes and practices. *Arid Soil Research.* (3): 229-241
- Allen, M.F. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Allen, M.F. y E.B. Allen. 1991. Mycorrhizae and plant community development: mechanisms and patterns. En: *The fungal community, Its organization and role in the ecosytem.* (G.C. Carroll y D.T. Wicklow, eds.). Marcel Dekker. New York.
- Allen, M.F., E.B. Allen y C.F. Friese. 1989. Responses of the non-mycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 111: 45-49
- Allen, M.F.; W.K. Smith; T. Moore Jr. y M. Christensen. 1981. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Bouteloua gracilis* H.B.K. Lag ex Steus. *New Phytol* 88: 683-693

- Aronson, J.; C. Floret; E. Le Floc'h; C. Ovalle y R. Pontanier. 1993. Restoration and Rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology*. 1: 8-17.
- Atkinson, D. 1973. Observation on the phosphorus nutrition of two sand dune communities at Ross Links. *J. of Ecology*. 61: 117-133.
- Bainbridge, D.A. and R.A. Virginia. 1990. Restoration in the Sonoran Desert of California. *Restoration and Management Notes*. 8: 3-14.
- Barbour, M.G. 1970. Germination and early growth of the strand plant *Cakile maritima*. *Bull. of the Torr. Bot. Club*. 97: 13-22.
- Barbour, 1992. Life at the Leading Edge: The beach plant syndrome. En: *Coastal Plant Communities of Latin America* (U.Seeliger ed.). Academic Press.
- Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: *Endomycorrhizas*. F.E. Sanders, B. Mosse y P.B. Tinker. (eds.) Academic Press. New York.
- Bethlenfalvay, G.J. R.S. Pakovsky; M.S. Brown y G.Fuller. 1982a. Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*. 68: 43-54.
- Bethlenfalvay, G.J.: M.S. Brown y R.S. Pakovsky. 1982b. Parasitic and mutualistic associations between mycorrhizal fungus and soybean: Development of the host plant. *Phytopathology*. 72: 889-893.
- Bethlenfalvay, G.J.; R.S. Thomas; S. Dakessian; M.S. Brown y R.N. Ames. 1985. Mycorrhizae in stressed environments effects on plant growth, endophyte development, soil stability and soil water. In: *Arid Lands Today and Tomorrow. Proc. of an International Research and Development Conference*. Tucson Arizona.
- Black, R. and P.B. Tinker. 1979. The development of endomycorrhizal root systems. II. Effect of Agronomic factors and soil conditions on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in barley and on the endophyte spore density. *New Phytol*. 83: 401-413.
- Brundrett, M.C. y B. Kendrick. 1988. The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Can.J. Bot*. 66: 1153-1173.
- Buwalda, J.G. y K.M. Goh. 1982. Host-fungus competition for carbon as a cause of growth depressions in vesicular-arbuscular mycorrhizal ryegrass. *Soil Biol. Biochem*. 14: 103-106.
- Buwalda, J.G.; G.J.S. Ross; D.P. Stribley y P.B. Tinker. 1982. The development of endomycorrhizal root systems. IV. The matematical analysis of effects of phosphorus on the spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in root systems. *New Phytol*. 92: 391-399.
- Candelario, R;D. 1983. Inducción a la formación de ectomicorriza con *Phisolithus tinctorius* (Pers)Coker y Couch. en siete pinos mexicanos. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Chambers, C.S. S.E. Smith y F.A, Smith. 1980. Effects of ammonium and nitrate ions on mycorrhizal infection nodulation and growth of *Trifolium subterraneum* *New Phytol*. 85: 47-62.

Cooke, M.A. P. Widden y I. O'Halloran. 1992. Morphology, incidence and fertilization effects on the vesicular-arbuscular mycorrhizae of *Acer saccharum* in a Quebec hardwood forest. *Mycologia*. 84: 422-430.

Cooke, R. 1977. The biology of symbiotic fungi. John Wiley & Sons. New York.

Cooper, . 1967. Coastal sand dunes of California. *Geol. Soc. Amer. Memoir* 72.

Daft, M.J. 1983. The influence of mixed inocula on endomycorrhizal development. *Plant and Soil*. 71: 331-337.

Daniels, B.A. y J.M. Trappe. 1980. Factors affecting spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus epigaeus*. *Mycologia*. 73: 457-471.

Dakessian, S. M.S. Brown y G.J. Bethelenfalvay. 1986. Relationship of mycorrhizal growth enhancement and plant growth with soil water and texture. *Plant and Soil*. 94: 439-443

Day, R. W. y G.P. Quinn. 1989. Comparissons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological monographs*. 59: 433-463.

Durham, J.W. y E.C. Allison. 1960. The Geologic History of Baja California and its Marine Faunas. *Systematic Zoology*. 9: 47-91.

Ebbers, B.C.; R.C. Anderson y A.E. Liberta. 1987. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie dropseed, *Sporobolus heterolepis* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 74: 564-573.

Evans, D.G. and M.H. Miller. 1990. The role of external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytol.* 114: 65-71.

Emery, D.E. 1988. Seed Propagation of Native California Plants. Santa Barbara Botanic Garden. Santa Barbara CA.

Escofet, A.; Espejel, I.; Fermán, A.J.L.; Gómez-Morín, L.; Torres Moye, G. 1993. Informe final del Ordenamiento territorial del corredor turístico Tijuana-Puntabanda.

Espejel, I. 1993. Conservation and Management of Dry Coastal Vegetation. En : Fermán, A.J.L.; L. Gómez-Morín y D.W. Fischer (eds.). Coastal Management in México. The Baja California Experience. ASCE. Nueva York.

Espejel, I. 1991. Vegetación costera en la microregión Punta Banda-Estero de Punta Banda, B.C. Informe Técnico Final. OEA-SEDUE. Dirección General de Normatividad y Regulación Ecológica. México, D.F.

Espejel, I. y P. Moreno-Casasola. Listado florístico de playas, dunas y matorrales del noroeste de México. *Acta Botánica* (en revisión)

Fassbender, H.W. 1975. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. Turrialba, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Ferrera-Cerrato, R y A.S. Macedo. 1983. La micorriza en los diferentes agroecosistemas del plan Zacapoaxtla, Puebla. Resúmenes de XIV Congreso Nacional de Microbiología. Asociación Mexicana de Microbiología. Chihuahua, Chih.



- Fitter, A.H. 1977. Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. *New Phytologist*. 79: 119-125.
- Frankland, J.C. y A.F. Harrison. 1985. Mycorrhizal infection of *Betula pendula* y *Acer pseudoplatanus*: Relationship with seedling growth and soil factors. *New Phytol.* 101: 133-151.
- García, E. 1964. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana. Offset Larios, México, D.F.
- Gavito, M.E. y L. Varela. 1990. Phenology of the mycorrhizal association in maize fields in México. Innovation and Hierarchical integration. Proceedings of the 8th NACOM. Jackson Wyoming.
- Gay, P.E. P.J. Grubb y H.J. Hudson. 1982. Seasonal changes in the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium, and in the density of mycorrhiza, in biennial and matrix forming perennial species of closed chalkland turf. *J. of Ecology*. 70: 571-593.
- Gemma, J.N. y R.E. Koske. 1988. Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil. *Mycologia*. 80: 211-216
- Gemma, J.N. y R. E. Koske. 1990. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. *Amer. J. Bot.* 77: 1293-1200.
- Gemma, J.N.; R.E. Koske y M. Carreiro. 1989. Seasonal dynamics of selected species of VA mycorrhizal fungi in a sand dune. *Mycological Research*. 92:317-321.
- Gerdemann, 1964. The effect of mycorrhiza on the growth of maize. *Mycologia*, 56: 342-349.
- Gianinazzi, S. y V. Gianinazzi-Pearson. 1986. Progress and headaches in endomycorrhiza biotechnology. *Symbiosis* 2: 139-149.
- Giovannetti, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 84: 679-684.
- Giovannetti, M. y L. Avio. 1983. Endogonaceae spores in marine sand dunes in Italy. *Ann, Microbiol.* 33: 129-135.
- Giovannetti, M. y L. Avio. 1985. Variazione stagionale delle micorrize in dune sabbiose marine. *S.IT.E. Atti.* 5: 581-584.
- Giovannetti, M y T.H. Nicolson. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Italian sand dunes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 80: 552-557.
- Gómez-Morín, L. (Coord.). 1992. Programa de ordenamiento ecológico para el desarrollo urbano y turístico de la microregión La Bufadora-Estero de Punta Banda, B.C. Proyecto de ordenamiento ecológico de regiones geográficas con actividades productivas prioritarias. OEA. Departamento de desarrollo regional y medio ambiente. Secretaría de desarrollo social. Instituto Nacional de Ecología.
- González, Ch.M.C.A. 1986. Estudio de la asociación endomicorrícica en cuatro cultivares de fresa provenientes de cultivo *in vitro*. Tesis profesional Q.F.B. ENEP Zaragoza. UNAM.
- Guzmán-Plazola, R.A. 1989. Evaluación de sustratos y niveles de fósforo, potasio y solución nutritiva para la producción de inóculo micorrízico (V-A) en *Phaseolus vulgaris*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Edafología. Colegio de Postgraduados.

- Guzmán-Plazola, R.; R. Ferrera-Cerrato; J.D. Etchevers, y T. Corona. 1984. The symbiosis *Rhizobium-Glomus* in *Leucaena leucocephala*. En: Proceedings of the 6th NACOM, R. Molina (ed.) Oregon, USA
- Graham, J.H. y J.P. Syvertsen. 1984. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the hydraulic conductivity of roots of two citrus rootstocks. *New Phytol.* 97: 277-284.
- Haas, J.H. y J. Krikun. 1985. Efficacy of endomycorrhizal-fungus isolates and inoculum quantities required for growth response. *New Phytol.* 100:613-621.
- Hardie, K. y L. Leyton. 1981. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I. In phosphate deficient soil. *New Phytol.* 89: 599-607.
- Harley, J.L. y S.E. Smith. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press. London.
- Hayman, D.S. 1970. *Endogone* spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 54: 53-63.
- Hayman, D.S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathol.* 72: 1119-1125.
- Hayman, D.S. y M. Tavares. 1985. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytol.* 100: 367-377.
- Hepper, 1983. The effect of of nitrate and phosphate on the vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of lettuce. *New Phytol.* 92, 389-399.
- Hetrick, B.A.D.; J. Bloom y S.M. Feyerherm. 1985. Root colonization pattern of *Glomus epigaeum*. *Mycologia.* 77: 825-828.
- Hetrick, B.A.D.; G.W. Wilson y D.C. Harnett. 1989. Relationship between mycorrhizal dependence and competitive ability of two tallgrass prairie species. *Canadian Journal of Botany.* 67: 2608-2615.
- Hetrick, B.A.D. 1991. Mycorrhizas and root architecture. *Experientia.* 47: 355-362.
- Hirrel, M.C.; H. Mehravarán y J.W. Gerdemann. 1978. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in the Chenopodiaceae and Cruciferae: do they occur?. *Can. J. Bot.* 56: 2813-2817.
- Hosier, P.E. y T.E. Eaton. 1980. The impact of vehicles on dune and grassland vegetation on a south-eastern North Carolina barrier beach. *Journal of Applied Ecology.* 17: 173-182.
- Huante, P.; E. Rincón; y E.B. Allen. 1993. Effect of vesicular arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in México. *Mycorrhiza* (en prensa)
- Ianson, D.C. y M.F. Allen. 1986. The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites. *Mycologia* 78(2): 164-168
- Inman, D.L. y B.M. Brush. 1973. The coastal challenge. *Science* 181: 20-32.
- Jaen, C.D. 1987. Manejo de la endomicorriza vesículo-arbuscular en la producción de frutales perennifolios (*Carica papaya* cvs. cera y solo) cultivados en vivero. Tesis profesional Biólogo. ENEP Iztacala UNAM, México.

- Janos, D. P. 1975. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on lowland tropical rainforest trees. En: Endomycorrhizas (Sanders, Mosse and Tinker eds.). Academic press, London.
- Janos, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. Ecology 61: 51-162.
- Janos, D.P. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: D.H. Jansen (ed.) Costa Rican Natural History. Univ. Chicago Press. Chicago, IL.
- Janos, D.P. 1985. Mycorrhizal fungi: agents or symptoms of tropical community composition? en R. Molina ed. Proceedings of the 6th North American Conference on Mycorrhizae. Forest Research Laboratory, Corvallis Oregon.
- Jarstfer, A.G. y D.M. Sylvia. 1992. Inoculum production and Inoculation strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: Soil Microbial Ecology. F.B. Metting Jr. (ed.) Marcel Dekker. New York.
- Jasper, D.A. L.K. Abbott y A. D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. New phytol. 114: 641-650.
- Jeffrey, D.W. 1987. Soil-Plant Relationships: An ecological approach. Timber Press. Portland OR.
- Jenny, H. 1950. Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. Soil Sci. 69: 64-69.
- Johnson, A.F. 1973. A survey of the strand and dune vegetation along the Pacific Coast of Baja California, Mexico. Thesis University of California, Davis.
- Johnson, A.F. 1985. The Ecology of *Abronia maritima*. Biotica. 10: 19-34.
- Johnson, C.R. W.M. Jarrell y J.A. Menge. 1984. Influence of ammonium: nitrate ratio and solution pH on mycorrhizal infection, growth and nutrient composition of *Chrysanthemum morifolium* var. Circus. Plant and Soil 77: 151-157.
- Kachi, N. y T. Hirose. 1983. Limiting nutrients for plant growth in costal sand dune soils. J. of Ecol. 71: 937-944.
- Khan, A.G. 1972. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations on growth of cereals. I. Effects of maize growth. New Phytol. 71: 613-619.
- Kahn, A.G. 1974. The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of Endogone spores in adjacent soils. J. of Gen. Microbiol. 81: 7-14.
- Koide, R. 1985. The nature of growth depressions in sunflower caused by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. New Phytol. 99: 449-462.
- Kormanik, P.P. 1985. Development of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a young sweetgum plantation. Can.J. For. Res. 15: 1061-1064.
- Koske, R.E. 1975. *Endogone* spores in Australian sand dunes. Can. J.Bot. 53: 668-672.
- Koske, R. E. 1981. A preliminary study of interactions between species of VA fungi in a sand dune. Trans Br. Mycol. Soc. 76: 411-416.

Koske, R.E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia*. 79: 55-68.

Koske, R.E. 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of some Hawaiian dune plants. *Pacific Science*. 42: 217-229.

Koske, R. E. y L.L. Tews. 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi of Wisconsin sandy soils. *Mycologia* 79: 901-905.

Koske, R.E., J.C. Sutton y B.R. Sheppard. 1975. Ecology of *Endogone* in Lake Huron sand dunes. *Ca. J. Bot.* 53: 57-93.

Koske, R.E. y W.L. Halvorson. 1981. Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. *Can.J. Bot.* 59: 1413-1422.

Koske, R.E. y W. L. Halvorson. 1989 a. Mycorrhizal associations of selected plant species from San Miguel Island, Channel Islands National Park, California. *Pacific Science*. 43: 32-40.

Koske, R.E. y W.L. Halvorson. 1989 b. *Scutellospora arenicola* and *Glomus trimurales*: two new species in the Endogonaceae. *Mycologia*. 81: 927-933.

Koske, R.E. and W. R. Polson. 1984. Are VA Mycorrhizae required for sand dune stabilization. *Bioscience*. 34: 420-424.

Koske, R.E. y J.N. Gemma. 1990. VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long distance codispersal of plants and fungi. *Amer. J. Bot.* 77: 466-474.

Kough, J.L.; R. Molina y R.G. Liderman. 1985. Mycorrhizal responsiveness of *Thuja*, *Calocedrus*, *Sequoia*, and *Sequoiadendron* species of western North America. *Can. J. of For. Res.* 15: 1049-1054.

Kruckelmann, H.W. 1975. Effects of fertilizers, soils, soil tillage, and plant species on the frequency of *Endogone* chlamydospores and mycorrhizal infection in arable soils. En: *Endomycorrhizas* (F.E. Sanders; B. Mosse y P.B. Tinker eds.) Academic Press. Londres Inglaterra.

Lambert, D.H.; H. Cole Jr. y D.E. Baker. 1980. Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. *New Phytol.* 85: 513-520

Lapeyrie F.F. y G.A. Chilvers. 1985. An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in calcareous soil. *New Phytol.* 100: 93-104.

López-Sánchez, M.E. y M. Honrubia. 1990. Seasonal variation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in plants of semiarid soil. *Innovation and hierarchical Integration. Proceedings of the 8th NACOM*. Jackson, Wyoming.

Mayr, R. y R. Godoy. 1989. Seasonal patterns in vesicular-arbuscular mycorrhiza in melic-beech forest. *Agric. Ecosystems Environ.*, 29: 281-288.

Menge, J.A.; D. Stierle; D.J. Bagyaraj; E.L.V. Johnson y R.T. Leonard. 1978. Phosphorus concentrations of in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytol.* 80: 575-578.

- Menge, J.A. 1983. Utilization of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Can.J. Bot.* 61: 1015-1024.
- Menge, J.A. y L.W. Timmer. 1982. Procedures for inoculation of plants with vesicular-arbuscular mycorrhizae in the laboratory, greenhouse and field. En: *Methods and Principles of mycorrhizal research*. N.C.Schenck (ed.) The American Phytopathological Society.
- Mikola, P. 1970. Micorrhizal inoculation in afforestation. En: *International Review of Forestry Research* (J.A. Romberger y P. Mikola eds.) Vol. 3. Academic Press. New York.
- Mikola, P. 1982. The role of mycorrhizal association in plant kingdom. En: *Training Course on mycorrhiza research techniques*. Serdang Malaysia.
- Miller, M.H. 1971. Effects of nitrogen on phosphorus absorption by plants. En: *The plant root and its environment* (E.U. Carson ed.). Univ. Press. Londres.
- Miller, R.M. 1979. Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert. *Can. J. Bot.* 57: 619-623.
- Miller, D.D. P.A. Domoto and C. Walker. 1985a. Colonization and efficacy of different endomycorrhizal fungi with apple seedlings at two phosphorus levels. *New Phytol.* 100: 393-402.
- Miller, D.D. P.A. Domoto y C. Walker. 1985b. Mycorrhizal fungi at eighteen apple rootstock plantings in the United States. *New Phytol.* 100: 379-391.
- Miller, S.L. y E.B. Allen. 1992. Mycorrhizae, nutrients translocation and interactions between plants. En: *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process* (M. Allen, ed.). Chapman and Hall. N.Y.
- Moorman, T. y B. Reeves. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semiarid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *Amer. J. Bot.* 66: 14-18.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biotica*. 7: 577-602.
- Mosse, B. 1972. Effects of different *Endogone* strains on the growth of *Paspalum notatum*. *Nature*. 239: 221-223.
- Mosse, B. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. In soil given additional phosphate. *New phytol.* 72: 127-136.
- Mosse, B. y D.S. Hayman, 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. In unsterilized field soils. *New Phytol* 70: 29-34.
- Nantel, P. y P. Neumann. 1992. Ecology of ectomycorrhizal-basidiomycete communities on a local vegetation gradient. *Ecology*. 73: 99-117.
- Nicolson, T.H. 1959. Mycorrhiza in the gramineae. I. Vesicular-arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42: 421-438.
- Nicolson, T.H. 1960. Mycorrhiza in the gramineae. II. Development in different habitats,, particularly sand dunes. *Trans Br. Mycol. Soc.* 43: 132-145.

- Nicolson, T.H. y C. Johnston. 1979. Mycorrhizae in the gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. Trans Br. Mycol Soc. 72: 261-268.
- Phillips, J.M. y D.S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. Mycol. Soc. 55: 158-161.
- Puppi, G.P., Tabachini, S. Riess y A. Sanvito. 1986. Seasonal patterns in mycorrhizal associations in a maritime sand dune system (Castelporziano, Italy). En: Mycorrhizae: Physiology and Genetics. Proc. of the 1st. European symposium on mycorrhizae.
- Rabatin, S.C. 1979. Seasonal and edaphic variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of grasses by *Glomus tenuis*. New Phytol. 83: 95-102.
- Ranwell, D.S. 1972. Ecology of Salt marshes and Sand Dunes. Chapman and Hall. London.
- Ranwell, D.S. y R. Boar. 1986. Coast dune management guide. Institute of Terrestrial Ecology. Natural Environment Research Council. School of Biological Sciences. University of East Anglia. Norwich.
- Read, D.J.; H.K. Kouchecki y J. Hodgson. 1976. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. New Phytol. 77: 641-653.
- Reeves, F.B. D. Wagner, T. Moorman and J. Kiel. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. Amer. J. Bot. 66: 6-13.
- Reyes, S.M.G. 1987. Potencial agrícola de la micorriza vesículo-arbuscular del estrato arbustivo y herbáceo del bosque de Zoquiapan. Tesis Profesional Ingeniero Agrícola. ENEP. UNAM. México.
- Rose, S.L. 1981. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal associations of some desert plants of Baja California. Can. J. Bot. 59: 1056-1060.
- Rosendahl, S y C.N. Rosendahl. 1992. Seasonal variation on occurrence of VA mycorrhizal infection types in a Danish grassland community. En: Mycorrhizas in ecosystems. D.J. Read; D.H. Lewis y I.J. Alexander, (eds.). C.A.B. International. University Press. Cambridge.
- Safir, G. R., J.S Boyer y J.W. Gerdemann. 1971. Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Science. 172:581
- Sanders, I. R. y A.H. Fitter. 1991. The ecology and functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. I. Seasonal patterns of mycorrhizal occurrence and morphology.
- Saif, S.R. y G. Khan. 1975. The influence of season and stage of development of plant on *Endogone* mycorrhiza of field-grown wheat. Can.J. Microbiol. 21: 1020-1024.
- Salisbury, E.J. 1922. The soils of Blakeney Point: A study of soil reaction and succession in relation to the plant covering. Ann. Bot. 391-431.
- Scannerini, S. y P. Bonfante-Fasolo. 1983. Comparative ultrastructural analysis of mycorrhizal associations. Can.J. Bot. 61: 917-943.
- Smith, S.E. 1980. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. Biol. Rev. 55: 475-510.

St. John, T.V. y D.C. Coleman. 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology. Can. J. Bot. 61: 1005-1024.

Stahl, P.D. y W.K. Smith. 1984. Effects of different geographic isolates of *Glomus* on the water relation of *Agropyron smithii*. Mycologia 76: 261-267.

Steel, R.G.D. y J.H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical Approach. 2a. Ed. Mc Graw Hill.

Sutton, J.C. y G.L. Barron, 1972. Population dynamics of *Endogone* spores in soil. Can. J. Bot. 50: 1909-1914.

Sutton, J.C. y B.R. Sheppard. 1976. Agregation of sand dune soil by endomycorrhizal fungi. Can. J. Bot. 54: 326-333.

Sylvia, D.M. 1986. Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. Mycologia. 78: 728-734.

Sylvia, D.M. 1989. Nursery inoculation of sea oats with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and outplanting performance on Florida beaches. J. Coastal Research 5: 747-754.

Sylvia, D.M. and J.N. Burks. 1988. Selection of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus for practical inoculation of *Uniola paniculata*. Mycologia. 80: 565-568.

Sylvia, D.M. y L.H. Neal. 1990. Nitrogen affects the phosphorus response of VA mycorrhiza. New Phytol. 115: 303-310.

Sylvia, D.M. y M.E. Will. 1988. Establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and other microorganisms on a beach replenishment site in Florida. Appl. and Env. Microbiol. 54: 348-352.

Thompson, J.B. 1986. Soilless culture of vesicular-arbuscular mycorrhizae of cereals: effects of nutrient concentration and nitrogen source. Can. J. Bot. 64: 2282-2294.

Trappe, J.M. 1981. Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. En: Advance in food producing systems for arid and semiarid lands. Academic Press. New York.

Trappe, J.M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint, En: Safir, R.G. (ed.). Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press, Boca Raton Fla.

Trappe, J.M. 1988. The meaning of mycorrhizae to plant ecology. En: Mycorrhizae for green Asia. A. Mahadevan; N. Raman y K. Natarajan (eds). Proceedings of the first Asian conference on mycorrhizae. Madras India.

Valdés, M. F. Piña y R. Grada. 1983. Inoculación micorrízica y crecimiento de plántulas de pino en suelo erosionado. Rev. Mex. Mic. 18: 65-70.

Van Duin, W.E. J. Rozema y W.H.O. Ernst. 1989. Seasonal and spatial variation in the occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza in salt marsh plants. Agric. Ecosystems, Environ. 29: 107-110

Varela, L. y R. Vázquez, Incidencia y descripción de dos hongos micorrízicos vesículo-arbusculares aislados de un suelo cultivado con arroz. Rev. Mex. Mic. 5: 233-239.

Vejsadová, H. H. Hrselová, Z. Prikryl y V. Vancura. 1989. Effect of different phosphorus and nitrogen levels on development of VA mycorrhiza, rhizobial activity and soybean growth. *Agric. Ecosystem Environ.* 29: 429-434.

Vilariño, A.; J. Arines y H Schüepp. 1992. Propagule production by VA fungi in red clover plants subjected to periodic removal of the aerial parts. En: *Mycorrhizas in ecosystems*. D.J. Read; D.H. Lewis; A.H. Fitter y I.J. Alexander (eds.). C.A.B. International. University Press, Cambridge.

Waaland, M.E. y E.B. Allen. 1987. Relationships between VA mycorrhizal fungi and plant cover following surface mining in Wyoming. *J. of Range Management.* 40: 271-276.

Wallace, L.L. 1981. Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L. a C4 grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia.* 49: 272-278.

Wallace, L.L. S.J. McNaughton y M. B. Coughemour. 1982. The effects of clipping and fertilization on nitrogen nutrition and allocation by mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L. a C4 grass. *Oecologia.* 54: 68-71.

Wiggins, L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press. Stanford CA.

Will, M.E. y D.M. Sylvia. 1990. Interaction of rhizosphere bacteria, fertilizer, and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi with sea oats. *Appl. Environ. Microbiol.*

Williams, S.E. y E.F. Aldon. 1976. Endomycorrhizal (vesicular-arbuscular) associations of some arid zone shrubs. *The southwestern naturalist.* 20: 437-444.



## APENDICE A

### Método de Phillips y Hayman (1970)

- Calentamiento de raíces en KOH al 10% por 3 min.
- Lavado con agua corriente.
- Aclarado con H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> al 10% por 3 minutos.
- Acidificación con HCl al 10% por 10 minutos
- Tinción con lactoglicerol-azul tripán por toda la noche.
- Eliminación de exceso de colorante colocando las raíces en lactoglicerol.
- Cambio a lactoglicerol limpio y almacenamiento.

### Método de Ianson y Allen (1986)

- Peso de muestras de 25 g de suelo que se colocaron en tubos para centrifugación de 50 ml.
- Centrifugación con agua a 2 500 rpm durante 10 minutos, se retuvo el sobrenadante en un papel filtro Watman No. 41, ya que pudieron detectarse algunos esporocarpos.
- Centrifugación con solución de sucrosa-detergente durante 10 minutos.
- Colocación del sobrenadante en embudos de separación con la llave cerrada montados en un soporte con aro metálico.
- Después de 5 minutos de reposo se abre la llave a que gotee la solución lentamente (durante unos 15 minutos).
- Las esporas cargadas negativamente, quedan adheridas a las paredes del embudo.
- Enjuague con agua del embudo para recuperar las esporas y eliminar la sacarosa.
- Filtrado de la muestra en un papel filtro cuadrículado para facilitar el conteo.

# APENDICE B

TABLA V. Media (y rango) de los porcentajes de infección y número de esporas.

| Especie | Fecha | % infección   | % vesículas  | % arbúsculos | esporas/g     |
|---------|-------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| AM      | 02/15 | N.D. *        |              |              | 0.17 (.04-.6) |
|         | 03/28 | ND.           |              |              | 0.20 (.04-.4) |
|         | 05/09 | N.D           |              |              | 0.09 (0-.16)  |
|         | 06/19 | N.D.          |              |              | 0.15 (.1-.4)  |
|         | 08/01 | N.D           |              |              | 0.22 (0-.6)   |
| AU      | 02/15 | 58.0 (20-95)  | 24.0 (0-70)  | 34.0 (5-60)  | 1.4 (.2-3)    |
|         | 03/28 | 4.0 (0-15)    | 1.5 (0-5)    | 1.5 (0-10)   | 0.4 (.1-1)    |
|         | 05/09 | 73. (40-100   | 38.0 (5-85)  | 11.0 (0-25)  | 1.4 (.6-2)    |
| AJ      | 02/15 | 20.5 (0-65)   | 14.0 (0-40)  | 0            | 2.0 (.6-7)    |
|         | 03/28 | 11.5 (0-80)   | 8.0 (0-60)   | 1.0 (0-10)   | 1.2 (.2-3)    |
|         | 05/09 | 35.0 (5-100)  | 15.0 (0-45)  | 16.0 (0-45)  | 2.3 (.5-9)    |
|         | 06/19 | 48.0 (10-90)  | 2.5 (0-65)   | 10.0 (0-45)  | 4.1 (2-7)     |
|         | 08/01 | 37.0 (0-70)   | 30.0 (0-70)  | 1.0 (0-10)   | 3.1 (.8-10)   |
| CC      | 02/15 | 16.5 (0-70)   | 9.5 (0-55)   | 6.0 (0-20)   | 0.8 (.3-1.6)  |
|         | 03/28 | 17.5 (0-65)   | 7.0(0-20)    | 5.0 (0-20)   | 0.4 (.2-.75)  |
|         | 05/09 | 1.5 (0-15)    | 0            | 0            | 0.4 (.2-1.2)  |
|         | 06/19 | 63.0 (0-90)   | 33.5 (0-65)  | 7.0 (0-30)   | 5.0 (3-8)     |
| HN      | 02/15 | 42.5 (10 -70) | 2.0 (0-10)   | 7.5 (0-30)   | 0.5 (.2-1)    |
|         | 03/28 | 40.5 (10-75)  | 9.5 (0-25)   | 19.0 (0-50)  | 1.9 (.4-9)    |
|         | 05/09 | 68.3 (30-90)  | 15.6 (5-35)  | 49.0 (20-80) | 1.1 (.5-2)    |
|         | 06/19 | 74.5 (50-100) | 26 (0-55)    | 22.0 (5-50)  | 4.8 (3-8)     |
|         | 08/01 | 71.0 (35-100) | 33.5 (5-90)  | 20.5 (0-50)  | 2.1 (1 -3 )   |
| HV      | 02/15 | 48.0 (10-95)  | 11.0 (0-30)  | 6.0 (0-15 )  | 2.0 (1-4)     |
|         | 03/28 | 39.0 (15-60)  | 8.0 (0-40 )  | 10.0 (0-35)  | 1.8 (.6-3)    |
|         | 05/09 | 54.0 (25-80)  | 18.0 (0-4)   | 14.0 (0-35)  | 1.0 (.24-3)   |
|         | 06/19 | 84.0 (70-100) | 36.0 (5-90)  | 26.0 (0-55)  | 8.2 (4-13)    |
|         | 08/01 | 69.0 (25-95)  | 33.0 (0-65)  | 20.0 (0-45)  | 4.5 (4-6)     |
| LSPP    | 02/15 | 6.0 (0-60)    | 3.0 (0-30)   | 3.0 (0-30)   | (0-.2)        |
|         | 03/28 | 71.0(50-100)  | 24.0 (10-35) | 45.0 (20-80) | 7.0 (3-12)    |
|         | 05/09 | 51.0 (5-90)   | 26.0 (0-70)  | 25.0 (0-75)  | 1.0 (.2-2)    |
|         | 06/19 | 48.0 (5-90)   | 18.0 (0-35)  | 14.0 (0-65)  | 2.0 (.8-3)    |
|         | 08/01 | 62.0 (30-90)  | 33.0 (5-60)  | 11.0 (0-50)  | 3.0 (2-5)     |

AM= *Abronia maritima*; AU= *Abronia umbellata*; CC=*Atriplex julacea*; CC=*Camissonia cheiranthifolia*; HN= *Helianthus niveus* ; HV=*Haplopappus venetus*; Ls=*Lotus* spp. En su mayoría los valores fueron redondeados, para mejor delimitación de las columnas.

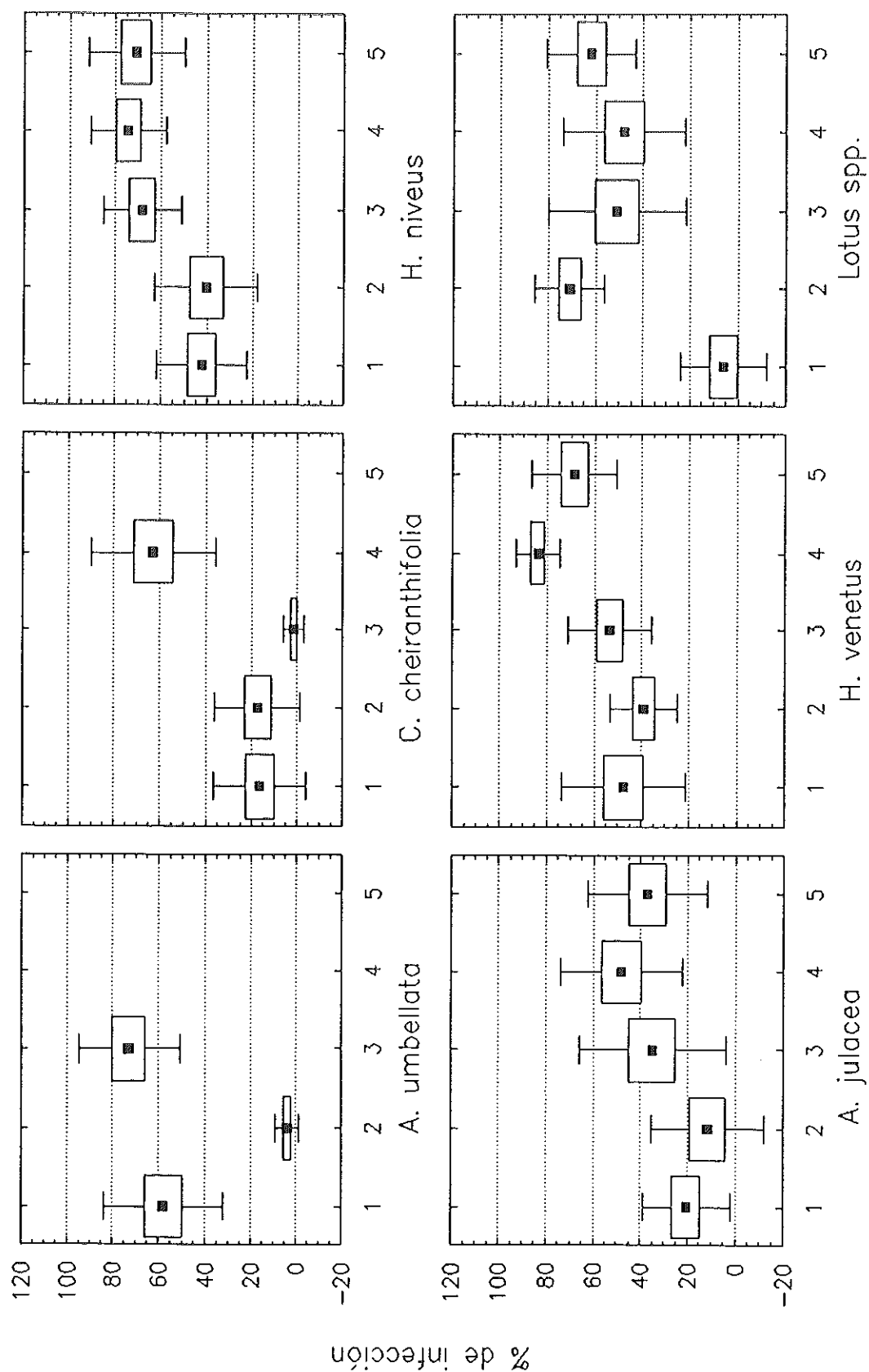


Figura 23. Porcentajes de infección en campo. 1= Jun19 2= Ago01 3= Feb15 4= Mar28 5= May09  
 4= Jun19 5= Ago01 ■=media □=error std. I=desv.std.

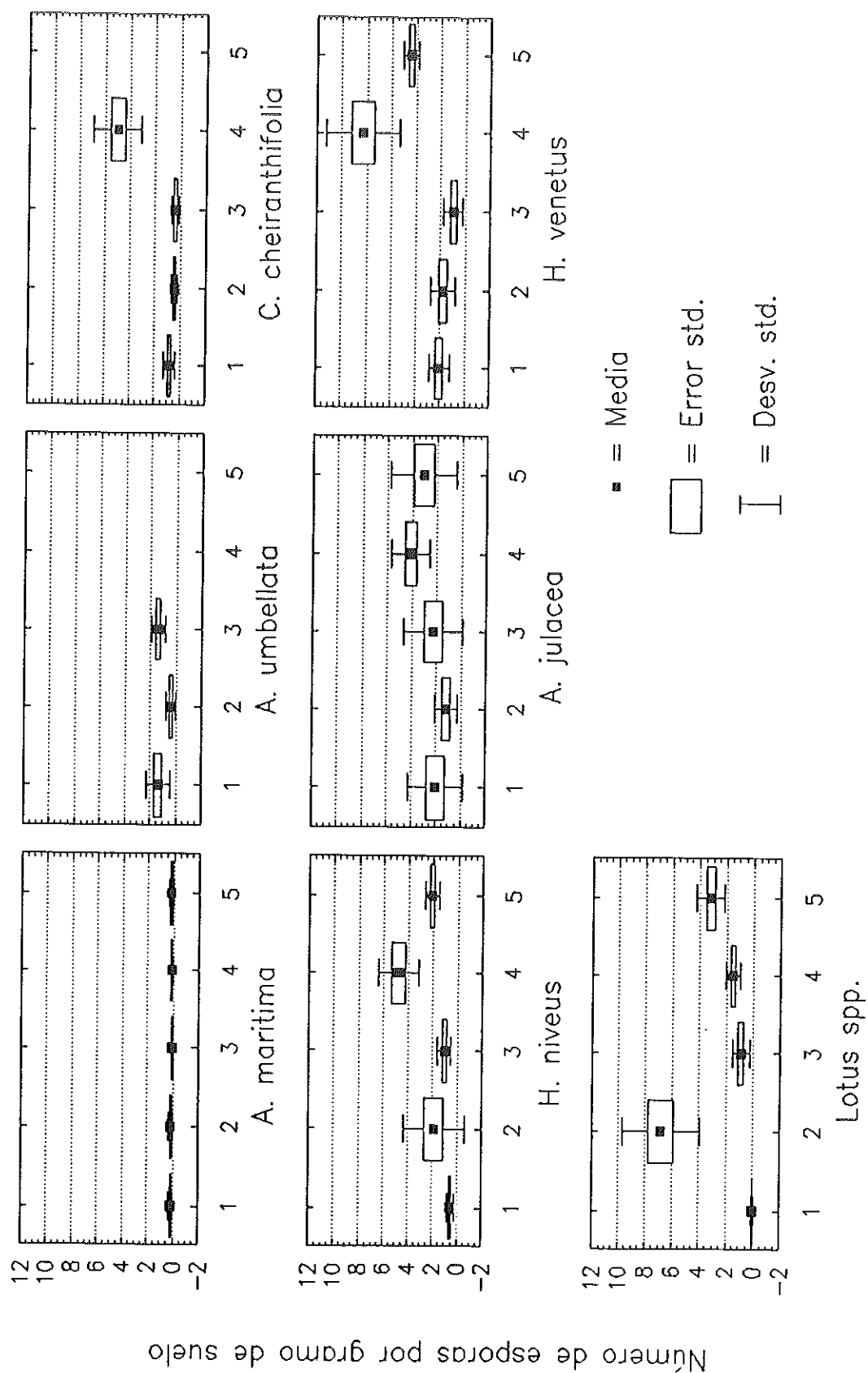


Figura 24. Número de esporas en campo. 1=Feb15, 2=Mar28, 3=May09, 4=Jun19, 5=Ago01.