



UNIVERSIDAD DE SONORA

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS**

POSGRADO EN BIOCENCIAS

IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LA RELACIÓN DE NODRICISMO ENTRE PALO FIERRO Y CACTÁCEAS DEL DESIERTO SONORENSE

TESIS

que para obtener el grado de:

MAESTRA EN BIOCENCIAS

presenta:

GABRIELA GUADALUPE BLANCO VALENZUELA

Hermosillo, Sonora, México

30 de julio de 2021

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

Hermosillo, Sonora a 19 de agosto del 2021.

Asunto: Cesión de derechos

**UNIVERSIDAD DE SONORA
P R E S E N T E.**

Por este conducto hago constar que soy autor y titular de la obra denominada "Importancia de los hongos micorrízicos arbusculares en la relación de nodricismo entre palo fierro y cactáceas del Desierto Sonorense", en los sucesivo LA OBRA, realizada como trabajo terminal con el propósito de obtener el Grado de Maestro en Biociencias, en virtud de lo cual autorizo a la Universidad de Sonora (UNISON) para que efectúe la divulgación, publicación, comunicación pública, distribución, distribución pública, distribución electrónica y reproducción, así como la digitalización de la misma, con fines académicos o propios de la institución y se integren a los repositorios de la universidad, estatales, regionales, nacionales e internacionales.

La UNISON se compromete a respetar en todo momento mi autoría y a otorgarme el crédito correspondiente en todas las actividades mencionadas anteriormente.

De la misma manera, manifiesto que el contenido académico, literario, la edición y en general cualquier parte de LA OBRA son de mi entera responsabilidad, por lo que deslindo a la UNISON por cualquier violación a los derechos de autor y/o propiedad intelectual y/o cualquier responsabilidad relacionada con la OBRA que cometa el suscrito frente a terceros.

ATENTAMENTE

Gabriela Guadalupe Blanco Valenzuela



Hermosillo, Sonora, México

Agosto, 2021.

APROBACIÓN

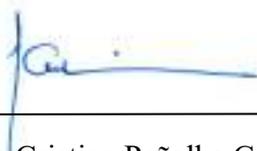
Los miembros del Comité designado para revisar la tesis titulada “Importancia de los hongos micorrízicos arbusculares en la relación de nodricismo entre palo fierro y cactáceas del Desierto Sonorense”, presentada por Gabriela Guadalupe Blanco Valenzuela, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Biociencias.



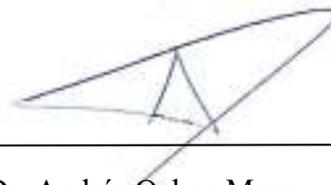
Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren
Directora



Dra. Kadiya del Carmen Calderón Alvarado
Co-directora



Dra. María Cristina Peñalba Garmendia
Sinodal Secretario



Dr. Andrés Ochoa Meza
Sinodal externo

DEDICATORIA

*A mis padres y a mi hermana, las personas que siguen estando siempre para mí y siguen haciendo esto posible.
Todos mis logros son para ustedes.*

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora y al Posgrado en Biociencias por permitirme seguir formándome como profesionalista.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mi maestría.

Agradezco especialmente a la Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren, mi directora de tesis, por su guía, toda su dedicación, sus consejos y paciencia al realizar este trabajo. A la Dra. Kadiya del Carmen Calderón Alvarado, mi co-directora, por brindarme la confianza de iniciar este nuevo proyecto bajo su orientación y consejo. Al Dr. Andrés Ochoa Meza por todas sus enseñanzas sobre técnicas y teoría y por su disposición a resolver mis dudas. A la Dra. María Cristina Peñalba Garmendia por todas sus sugerencias, aportes, su disposición y apoyo durante la realización de este proyecto.

Al Q.B. José Fulgencio Martínez Rodríguez del Laboratorio de Ecología Molecular y Funcional de la Estación Regional del Noroeste de la UNAM por su invaluable apoyo técnico en los muestreos en campo y en el trabajo en el laboratorio. También le agradezco por toda su disposición y ayuda con mis plantas, aun en tiempos de pandemia, por sus consejos, enseñanzas y amistad.

Al M.C. Enrique Solís Villalpando del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM por la realización de los análisis químicos del suelo utilizados en esta tesis.

Al Dr. José Luis Cárdenas López por toda su disposición y asesoramiento con los análisis estadísticos de este proyecto.

Al Dr. Francisco Elizandro Molina Freaner por siempre estar dispuesto a ayudar a mejorar este proyecto con sus sugerencias y comentarios.

Al Laboratorio de Ecología Molecular y Funcional y a la Estación Regional del Noroeste de la UNAM por permitirme realizar mi proyecto de tesis en sus instalaciones, aun en las difíciles circunstancias actuales.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica Instituto de Ecología PAPIIT, UNAM proyecto IN212220 del cual formó parte esta tesis, por el apoyo financiero para la realización de este proyecto.

A mi papá, a mi mamá, a mi hermana, y demás familiares cercanos por todo el amor que me han brindado durante mi vida, por su apoyo incondicional, sus regaños, sus enseñanzas y consejos de vida, y por estar ahí siempre para verme crecer y orgullosos de mis logros en estos años de formación profesional.

A mi novio por todo su amor a lo largo de estos años, por su compañerismo y apoyo al recorrer juntos este camino de aprendizaje como estudiantes, por sus palabras de ánimo, por siempre impulsarme a seguir en este camino y luchar por mis metas. Sigo agradeciendo infinitamente que la Biología sea su vocación y su elección de profesión.

A mis amigos y compañeros de la maestría por todas las risas, momentos y recuerdos, ustedes hicieron más agradables las clases, los semestres y las tareas.

A mis amigos y compañeros de laboratorio que, aunque ahora a la distancia, siguen mostrando su apoyo y hacen más ameno este proceso que realizamos juntos.

A mi querida amiga desde hace tantos años por crecer conmigo, escucharme, animarme y apoyarme siempre, aunque estemos lejos, a su chiquita bonita ya no tan chiquita y a su linda familia por siempre recibirme como parte de ellos.

RESUMEN

Las asociaciones mutualistas son estrategias que las plantas presentan para sobrevivir y desarrollarse en condiciones de estrés ambiental, ejemplos de estas son la asociación de las raíces de las plantas con hongos micorrízicos y el nodricismo. Ambas asociaciones están relacionadas, ya que en la rizosfera de ciertas especies de nodrizas se puede encontrar mayor abundancia y diversidad de microorganismos beneficiosos, como los hongos micorrízicos. En este estudio se determinó la importancia de las asociaciones de los hongos micorrízicos en la relación nodriza-protégido, abordando el problema con un enfoque descriptivo de campo y con uno experimental. En campo se determinó el estatus micorrízico de *Carnegiea gigantea* (sahuaro), *Pachycereus schottii* (sinita), *Pachycereus pringlei* (cardón) y *Stenocereus thurberi* (pitahaya), en individuos encontrados creciendo bajo y fuera del dosel de palo fierro (*Olneya tesota*) en condiciones naturales. Se evaluó experimentalmente la importancia de las micorrizas arbusculares en el desempeño de dichas especies. Para lograr esto se sembraron semillas de las cuatro especies en un sombreadero, bajo dos tipos de sustrato: suelo de la rizosfera de nodriza y suelo desnudo, incluyendo y excluyendo a los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Se evaluaron germinación, crecimiento, sobrevivencia, concentración de nitrógeno y fósforo y se analizaron raíces de la rizosfera de las cactáceas. Los resultados mostraron diferencias significativas en las variables micorrízicas de las cactáceas en función del sitio donde crecen, siendo la mayoría de estas variables más altas en las plantas bajo el dosel de palo fierro, debido a que bajo el dosel de las nodrizas se dan las condiciones que permiten una asociación más intensa con los HMA. Se obtuvo un efecto significativo de los HMA en la germinación de *Stenocereus thurberi*, un efecto significativo en la sobrevivencia de *Pachycereus schottii* y ningún efecto en el crecimiento y concentración de nitrógeno y fósforo en las cuatro especies.

ABSTRACT

Mutual associations are strategies that plants exhibit to survive and develop under environmental stress conditions, examples of these are the nodricism and the association of plant roots with mycorrhizal fungi. Both associations are related because of a greater abundance and diversity of beneficial microorganisms can be found in the rhizosphere under the crown of certain nurse plants species can be found. Examples of this beneficial microorganisms are mycorrhizal fungi. In this study, the importance of the associations of mycorrhizal fungi in the nurse-protected relationship was determined, addressing the problem with a descriptive field approach and an experimental one. In the field the mycorrhizal status of *Carnegiea gigantea* (saguaro), *Pachycereus schottii* (sinita), *Pachycereus pringlei* (cardón) and *Stenocereus thurberi* (pitahaya) was determined in individuals found growing under and outside the ironwood crown under natural conditions. Under experimental conditions, the importance of arbuscular mycorrhizae in the performance of these species was evaluated. To achieve this, seeds of the four species were sown and grown under shade cloth area, using two types of substrates: nurse rhizospheric and bare soil, including and excluding arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Germination, growth, survival, nitrogen, and phosphorus concentration were evaluated and samples of roots of the rhizosphere of cacti were analyzed. The results showed significant differences in the mycorrhizal variables depending on the place where they grow, most of these variables being higher in the plants under the ironwood crown, since conditions here allow a stronger association with AMF. A significant effect of AMF was obtained on the germination of *Stenocereus thurberi*, a significant effect on the survival of *Pachycereus schottii* and no effect on the growth and concentration of nitrogen and phosphorus in the four species, due to a main role of the edaphic factors in these variables.

ÍNDICE GENERAL

	Página
APROBACIÓN	<i>i</i>
DEDICATORIA	<i>ii</i>
AGRADECIMIENTOS	<i>iii</i>
RESUMEN	<i>v</i>
ABSTRACT	<i>vi</i>
ÍNDICE DE FIGURAS	<i>ix</i>
ÍNDICE DE TABLAS	<i>x</i>
INTRODUCCIÓN	1
I. ANTECEDENTES	3
I.1. Plantas nodrizas y su importancia	3
I.2. Microorganismos del suelo en zonas áridas	4
I.3. Hongos micorrízicos arbusculares y su importancia	4
I.4. Investigación en plantas nodrizas y micorrizas arbusculares en zonas áridas ...	6
II. HIPÓTESIS	8
III. OBJETIVOS	9
III.1. Objetivo general	9
III.2. Objetivos particulares	9
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	10
IV.1. Especies de estudio	10
IV.1.1. <i>Olneya tesota</i> A. Gray 1855 (palo fierro).....	10
IV.1.2. <i>Carnegiea gigantea</i> Britton y Rose 1937 (sahuaro).....	10
IV.1.3. <i>Pachycereus schottii</i> (Engelm.) D. R. Hunt 1987 (sinita)	11
IV.1.4. <i>Pachycereus pringlei</i> (S. Watson) Britton y Rose 1987 (cardón) ...	11
IV.1.5. <i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxb. 1961 (pitahaya)	12
IV.2. Área de estudio	12
IV.3. Diseño experimental	13
IV.3.1. Extracción de raíces y suelo en campo	13
IV.3.2. Tinción de raíces para la evaluación de variables micorrízicas	13
IV.3.3. Determinación del porcentaje de colonización micorrízica	14
IV.3.4. Determinación del porcentaje de densidad visual	15
IV.3.5. Determinación del porcentaje de pelos radicales	15
IV.3.6. Aislamiento de esporas	16
IV.3.7. Cuantificación de la densidad de esporas	17

IV.3.8. Experimento en sombreadero	17
IV.3.9. Análisis estadísticos	18
V. RESULTADOS	20
V.1. Variables micorrízicas	20
V.1.1. Colonización micorrízica	20
V.1.2. Densidad visual	21
V.1.3. Pelos radicales	21
V.2. Densidad de esporas y análisis del suelo	22
V.2.1. Densidad de esporas	22
V.2.2. Análisis químico del suelo	23
V.3. Variables del experimento en sombreadero	24
V.3.1. Germinación	24
V.3.2. Supervivencia	26
V.3.3. Crecimiento	27
V.3.4. Concentración de nitrógeno y fósforo en tejido	30
V.3.5. Determinación de las variables micorrízicas en el experimento	32
VI. DISCUSIÓN	33
VI.1. Variables micorrízicas	33
VI.1.1. Colonización micorrízica	33
VI.1.2. Densidad visual	34
VI.1.3. Pelos radicales	35
VI.2. Densidad de esporas y análisis del suelo	35
VI.2.1. Densidad de esporas	35
VI.2.2. Análisis químico del suelo	36
VI.3. Variables del experimento en sombreadero	38
VI.3.1. Germinación	38
VI.3.2. Supervivencia	38
VI.3.3. Crecimiento	39
VI.3.4. Concentración de nitrógeno y fósforo en el tejido	40
VI.3.5. Estatus micorrízico en el experimento	41
VII. CONCLUSIONES	42
VIII. RECOMENDACIONES	43
IX. LITERATURA CITADA	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Esquema para la determinación de las categorías de la colonización micorrízica modificado de Herrera-Peraza <i>et al.</i> (2004).	15
2	Esquema para la determinación de las categorías de pelos radicales modificado de Herrera-Peraza <i>et al.</i> (2004).	16
3	Porcentajes de germinación en las cuatro especies estudiadas en los diferentes tratamientos. Tratamientos con una letra en común no son significativamente diferentes.	25
4	Porcentajes de sobrevivencia en las cuatro especies estudiadas en los diferentes tratamientos. Tratamientos con una letra en común no son significativamente diferentes.	26
5	Alturas (mm) promedio de las plántulas de sinita en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.	28
6	Alturas (mm) promedio de las plántulas de pitahaya en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.	28
7	Alturas (mm) promedio de las plántulas de sahuaro en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.	29
8	Alturas (mm) promedio de las plántulas de cardón en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.	29

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1	Resultados del Análisis de Varianza de la colonización micorrízica de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen. PF = bajo dosel de palo fierro, A = áreas abiertas. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas. Valores con una letra común no son significativamente diferentes.	20
2	Resultados del Análisis de Varianza de la densidad visual de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.	21
3	Resultados del Modelo Lineal Generalizado de los pelos radicales de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.	22
4	Resultados del Análisis de Varianza de la densidad de esporas en la rizosfera de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.	23
5	Valores medios obtenidos del análisis químico del suelo del área de estudio. PF = suelo bajo dosel de palo fierro, A = suelo de áreas abiertas, Ntotal = nitrógeno total, Ptotal = fósforo total.	24
6	Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la germinación de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.	25
7	Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la sobrevivencia de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.	27
8	Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para el crecimiento de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.	30
9	Contenido de N y P en el clorénquima de las plántulas creciendo en los tratamientos experimentales y resultados de la prueba de Welch. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.	32

INTRODUCCIÓN

Se han estudiado ampliamente algunos factores que contribuyen a la fragilidad de los ecosistemas áridos, como son la limitada disponibilidad de agua, de nutrientes, las temperaturas extremas, así como la competencia entre plantas (Carrillo-García *et al.*, 1999; Bashan *et al.*, 2000). Sin embargo, siguen siendo poco conocidas las interacciones positivas entre plantas, así como otros factores bióticos, como los microorganismos del suelo, aunque sí se ha llegado a reconocer su importancia en la formación del suelo, en el establecimiento de las plantas y en la estructura de la comunidad vegetal (Carrillo-García *et al.*, 1999).

Las plantas que habitan en zonas áridas se enfrentan constantemente a desafíos, entre los cuales los principales son las condiciones de sequía, debida a la escasez de precipitación, que suele ser esporádica e impredecible, la deficiencia de nutrientes en el suelo, la intensa radiación solar, así como las temperaturas extremas (Apple, 2010). Para poder responder a estos desafíos las plantas hacen uso de procesos o asociaciones, como es el caso de un proceso de ingeniería ambiental, en el cual modifican el impacto de las condiciones ambientales que puedan ser adversas, transformando sus hábitats (Carrillo-García *et al.*, 1999). Ejemplo de un proceso de ingeniería ambiental es el fenómeno del nodricismo, el cual ocurre cuando una planta genera bajo su dosel o vecindad inmediata condiciones microclimáticas menos estresantes para otras plantas al compararlas con los espacios abiertos, lo que facilita el establecimiento, la supervivencia o el rendimiento de plantas generalmente de otra especie (Molina-Montenegro *et al.*, 2016).

Por otro lado, existe otra asociación que las plantas han adquirido para sobrevivir y desarrollarse en condiciones de estrés ambiental, esta es la asociación mutualista de las raíces de las plantas con hongos que forman micorrizas. En la literatura se menciona que virtualmente no existen los hábitats sin hongos formadores de micorrizas (González-Chávez *et al.*, 2007), ya que la mayoría de las plantas vasculares que han sido estudiadas establecen esta relación (Álvarez-Sánchez, 2009). Existen diversos tipos de micorrizas, en función de criterios morfológicos, anatómicos y sistemáticos de las plantas y hongos, pero dentro de todos, los

más abundantes son los hongos endomicorrízicos formadores de micorrizas arbusculares u hongos micorrízicos arbusculares (HMA), los cuales pertenecen al phylum Glomeromycota (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

Se ha determinado que en ambientes áridos las simbiosis micorrízicas son un factor de esencial importancia en la sobrevivencia de las plantas, ya que las que viven en los desiertos y son micorrizadas cuentan con mayor probabilidad de sobrevivir al ambiente hostil. Esto es debido en parte a que los hongos micorrízicos les proporcionan mayor adquisición de nutrientes y de agua. En particular, las plantas micorrizadas son más robustas, tienen mayor absorción de fósforo, nitrógeno, calcio, magnesio y hierro, mayor resistencia a sequía y tolerancia a infecciones y herbivoría en comparación con las no micorrizadas (Chimal-Sánchez *et al.*, 2009). Debido a lo anterior, se sugiere que es importante comprender estas simbiosis, ya que son componentes importantes de los ecosistemas y su conservación de la diversidad y pueden ser utilizadas con propósitos de restauración y mejoras agrícolas (Apple, 2010).

Actualmente se sabe que las asociaciones micorrízicas pueden jugar un papel importante en la facilitación de las nodrizas; sin embargo, estas han sido poco documentadas. Se ha observado que debajo de ciertas especies de nodrizas, se puede encontrar una mayor abundancia y diversidad de microorganismos beneficiosos en comparación con el suelo desnudo (Molina-Montenegro *et al.*, 2015) y que el reclutamiento y supervivencia de muchas especies de cactáceas en el Desierto Sonorense ocurre bajo estas plantas nodrizas, siendo el palo fierro (*Olneya tesota*) una de las dos más importantes (Suzán y Sosa 2006). Por lo que el palo fierro debe considerarse como una especie modificadora de hábitat con importancia ecológica en la estructuración y conservación de las comunidades de plantas en el Desierto Sonorense (Suzán *et al.*, 1996). Debido a lo anterior, en este estudio se evaluó si el efecto del palo fierro como planta nodriza en cuatro especies de cactáceas es mediado o mejorado en cierto grado por la asociación de las plantas facilitadas con los HMA.

I. ANTECEDENTES

I.1. Plantas nodrizas y su importancia

Generalmente las especies nodrizas son árboles y arbustos perennes, cuyas asociaciones se han observado en una amplia variedad de entornos (Bashan *et al.*, 2000) como áridos, semiáridos, alpinos, dunas costeras, mediterráneos y ecosistemas de la Antártida (Molina-Montenegro *et al.*, 2016). Entre los beneficios que otorga esta interacción se encuentran una mayor fertilidad del suelo con la acumulación de materia orgánica y nutrientes como nitrógeno y potasio (Carrillo-García *et al.*, 1999), aumento de la infiltración de agua y reducción de la evaporación del agua del suelo con la sombra de la planta (Molina-Montenegro *et al.*, 2016), amortiguamiento de temperaturas extremas, como la reducción de las temperaturas de la superficie del suelo hasta 11°C en verano y el aumento de la temperatura mínima en 3°C en invierno para el Desierto Sonorense (Franco y Nobel, 1989), la reducción de las tasas de evapotranspiración en especies protegidas, reducción de la luz directa del sol, la protección contra el viento y daños mecánicos y la depredación de semillas y plántulas (Suzán y Sosa, 2006; Drezner, 2007).

Está documentado que el reclutamiento y la mejora de las tasas de sobrevivencia de plantas facilitadas o protegidas se da bajo el dosel de las plantas perennes que funcionan como nodrizas, por lo que las etapas del ciclo de vida con mayor probabilidad de recibir una influencia de las nodrizas son las etapas de semillas y plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Existen análisis térmicos realizados en cactáceas columnares que muestran diferencias considerables en las temperaturas de las plantas dentro y fuera del dosel de la planta nodriza (Nobel, 1980).

Entre los factores que pueden ser determinantes de la calidad de las plantas como nodrizas se encuentran: 1) la arquitectura del dosel, que afecta los coeficientes de la extinción de la luz, la radiación fotosintéticamente activa y el amortiguamiento de la temperatura; 2) la

contribución de la hojarasca a las capas superiores del suelo, lo cual afecta el contenido y disponibilidad de nutrientes para las plantas facilitadas, así como la notoriedad de las semillas y plántulas a los depredadores y 3) la presencia de los hongos micorrízicos arbusculares y bacterias fijadoras de nitrógeno en la rizosfera debajo del dosel de las plantas nodrizas (Suzán y Sosa, 2006).

I.2. Microorganismos del suelo en zonas áridas

Los microorganismos del suelo en zonas áridas se encuentran en la rizosfera, la cual se define como la porción del suelo que está directamente influenciada por las raíces de las plantas e incluye a las partículas de suelo que se encuentran adheridas a las raíces. En esta zona se presentan interacciones dinámicas entre las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo y hay gran actividad biológica que se caracteriza por el aumento de la biomasa microbiana, que a su vez se ve beneficiada por los exudados de las raíces que funcionan como nutrientes, proporcionando condiciones favorables para el desarrollo de una gran variedad de microorganismos (Reyes-Quintanar *et al.*, 2007; Luna-Olvera *et al.*, 2012).

Dichos microorganismos son indispensables, ya que los suelos áridos se caracterizan por una baja fertilidad y la actividad enzimática de estos microorganismos es de suma importancia porque contribuye a la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno y fósforo (Luna-Olvera *et al.*, 2012). Por lo tanto, los cambios generados en el suelo no son producidos sólo por las plantas, estos son el resultado de la acción del dosel de las nodrizas y de los HMA que habitan las raíces, siendo así, el establecimiento de una red de hifas de HMA bajo el dosel de nodrizas que mejora el desarrollo de las plantas asociadas, y la agregación y estabilización de las partículas del suelo, formando de esta forma las islas de recursos y contrarrestando la erosión (Carrillo-García *et al.*, 1999).

I.3. Hongos micorrízicos arbusculares y su importancia

Dentro de los organismos que viven en el suelo y realizan interacciones, de manera directa o indirecta, con la comunidad vegetal destacan los hongos formadores de micorrizas (Martínez y

Pugnaire, 2009). En términos generales una micorriza es una relación simbiótica mutualista entre un hongo formador de micorrizas y las raíces de una planta (Montaño *et al.*, 2007).

Entre los varios tipos de micorrizas que existen destacan los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) por su abundancia y su importancia ecológica. Las hifas de estos hongos penetran en las células corticales de las raíces, sin llegar a estar en contacto con el citoplasma, donde se ramifican y forman estructuras parecidas a un árbol llamadas arbusculos que son el sitio de intercambio de nutrientes, agua y productos carbonados, los cuales se almacenan en otras estructuras llamadas vesículas (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003). Las micorrizas arbusculares también forman un micelio extrarradical, es decir, el conjunto de hifas que salen del tejido de la raíz y se ramifican en el suelo, formando una red de hifas que pueden interconectar a las raíces de varias plantas, permitiendo de esta forma un flujo de agua y nutrientes no solo a los organismos de la rizosfera, sino también entre las raíces de las plantas (Montaño *et al.*, 2007). Esta asociación generalmente es mutualista; no obstante, puede llegar a ser comensalista, neutral, o parásita, según la modulación de los factores ambientales externos (Kyde y Gould, 2000). La simbiosis puede ser facultativa u obligada por parte de la planta, lo que dependerá de sus características específicas y, por el contrario, es obligada para el hongo (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

Los beneficios y servicios que proporcionan los HMA y les otorgan tanta importancia ecológica son variados; entre estos están: a) más eficiente captación de agua y nutrientes, como fósforo, nitrógeno, potasio, calcio, hierro, magnesio, cobre y zinc (Chimal-Sánchez *et al.*, 2009), b) resistencia a patógenos por su nutrición mejorada, c) mejora del desempeño en niveles extremos de sales, pH, elementos fitotóxicos como aluminio y manganeso en suelos ácidos (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003), d) reducción del estrés hídrico en ambientes desfavorables, lo que contribuye al crecimiento de la planta (Armenta Calderón *et al.*, 2016) y e) juegan un papel importante en el establecimiento de las plantas (Álvarez-Sánchez y Peña, 2009), en su diversidad y productividad (Chimal-Sánchez *et al.*, 2009).

También contribuyen en la formación y estabilidad del suelo debido a la producción de glomalina que forma y adhiere agregados, lo cual reduce la erosión y mejora la retención de agua. De igual forma participa en la producción secundaria siendo fuente de alimento y en la

modificación de contaminantes del suelo, en el almacenamiento de carbono, en la fertilidad del sustrato y en la estructura de la comunidad vegetal (Montaño *et al.*, 2007).

I.4. Investigación en plantas nodrizas y micorrizas arbusculares en zonas áridas

Anteriormente se consideraba que los mecanismos influyentes en la facilitación de las plantas eran principalmente abióticos, tales como la mejora de las condiciones microclimáticas con mayor sombra o humedad (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Callaway, 2007). Actualmente se sabe que los microorganismos del suelo están involucrados en mecanismos indirectos de facilitación, como la estabilización del suelo con la formación de agregados, cambios en las interacciones de plantas (Carrillo-García *et al.*, 1999), la transformación de la materia orgánica en formas disponibles de nutrientes (Swift *et al.*, 1979), así como el efecto diferencial en los rasgos funcionales y fenología de las plantas beneficiadas (Rodríguez-Echeverría *et al.*, 2013). Por esto se ha sugerido que la presencia de una gran diversidad de microorganismos benéficos en la rizosfera permite entrever la importancia de la función que cumplen en los procesos fisiológicos involucrados en el desarrollo vegetal (Reyes-Quintanar *et al.*, 2007)

Por otra parte, el estudio del efecto de los microorganismos del suelo en los ecosistemas áridos, así como su efecto en el desarrollo de las cactáceas y el efecto facilitador indirecto mediado por microorganismos entre las nodrizas y sus protegidos ha recibido menos atención. Se han abordado muy pocos temas desde el punto de vista de la composición de especies en los suelos de dichas regiones, de las interacciones y procesos que establecen con las plantas a las que se asocian, su influencia en el mejoramiento de las relaciones hídricas de las plantas, así como las adaptaciones a condiciones severas de sequía que presentan los simbioses (Aguilera-Gómez *et al.*, 2007). Conocer lo anterior es de gran importancia ya que los ecosistemas áridos y semiáridos de México cubren aproximadamente el 60% de su territorio (Chimal-Sánchez *et al.*, 2015).

En cuanto a lo que sí se conoce sobre las especies de interés del presente trabajo, en el estudio de Suzán *et al.* (2006) se registró que tanto *Carnegiea gigantea*, *Lophocereus schottii* (actualmente denominado *Pachycereus schottii*), *Pachycereus pringlei* como *Stenocereus thurberi* crecen bajo la protección del dosel de *Olneya tesota*. Molina-Montenegro *et al.*

(2016) investigaron el efecto directo e indirecto de un arbusto de la familia Zygophyllaceae sobre especies de plantas nativas en una comunidad semiárida del norte de Chile, encontrando un efecto de nodricismo claro y significativo del arbusto en las especies protegidas que aumentaron su rendimiento; este rendimiento se vio mejorado cuando el suelo se mantuvo con microorganismos como las micorrizas.

Carrillo-García *et al.* (1999) determinaron la contribución de los HMA a la estabilidad de las islas de recursos y al establecimiento de plantas, al evaluar el estado de las micorrizas arbusculares de plantas perennes en parcelas perturbadas y no perturbadas en Baja California Sur. En dicho estudio encontraron que los HMA contribuyeron al sistema planta-suelo del área de estudio, al ayudar a estabilizar el suelo transportado por el viento que se asienta bajo el dosel de plantas, al mejorar el establecimiento de plantas colonizadoras en suelos desnudos de áreas perturbadas e influir en las asociaciones de plantas a través de las diferencias en el estado micotrófico de los asociados. Así mismo se ha sugerido que las nodrizas también se benefician de las plantas protegidas o facilitadas y este beneficio está mediado por hongos micorrízicos (Sortibrán *et al.*, 2018). En el mismo estudio se encontró que los HMA mediaban el aumento de la condición física que experimenta una planta leguminosa cuando crece en asociación con sus plantas protegidas. Por otra parte, en el trabajo de Bashan *et al.* (2000) realizado en el Desierto de Sonora en Baja California se concluye que la densidad del inóculo de HMA no fue el factor principal para el establecimiento de seis especies de cactáceas que crecen bajo el dosel del mezquite, sino que los factores edáficos pueden tener un papel más importante, ya que no se encontraron diferencias en la densidad del inóculo de HMA entre áreas abiertas y bajo el dosel del mezquite.

II. HIPÓTESIS

Los HMA son fundamentales en la relación nodriza-protégido entre palo fierro y cactáceas debido a su papel modificador de las características del suelo, de tal manera que bajo la nodriza se observarán un mayor número de estructuras de HMA y micorrización de raíces en las plantas hospederas en comparación con las mismas especies creciendo fuera del dosel.

Por otro lado, se espera una mayor germinación, sobrevivencia y crecimiento de semillas y plántulas cuando crecen experimentalmente bajo suelo de palo fierro y en presencia de inóculo de HMA; mientras que estos mismos parámetros serán menores en suelo fuera del dosel y sin el inóculo de HMA.

III. OBJETIVOS

III.1. Objetivo general

Determinar si los hongos micorrízicos arbusculares mejoran el efecto de nodricismo en *Pachycereus pringlei*, *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus schottii*, y *Stenocereus thurberi* que crecen bajo *Olneya tesota* como planta nodriza en el Desierto Sonorense.

III.2. Objetivos particulares

1. Analizar el estatus micorrízico de cuatro especies de cactáceas que crecen en suelo tanto bajo la protección de palo fierro como en áreas abiertas en el área de estudio.
2. Determinar la densidad de esporas en la rizosfera de cuatro especies de cactáceas que crecen en suelo bajo la protección de palo fierro como en áreas abiertas, así como caracterizar las propiedades químicas del suelo en el área de estudio.
3. Determinar el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares en la germinación, sobrevivencia, crecimiento, concentración de nitrógeno y fósforo para las cuatro especies de cactáceas en cuatro tratamientos diferentes, así como su estatus micorrízico.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Especies de estudio

IV.1.1. *Olneya tesota* A. Gray 1855 (palo fierro)

El palo fierro es un árbol que llega a medir hasta 11 m de altura con hojas que están doblemente compuestas y un par de espinas curvas en cada nodo. El follaje es casi perenne, puede ser espeso y de un verde intenso en años húmedos o escaso y gris verdoso durante las sequías. Los árboles maduros pierden sus hojas semanas antes de su floración en mayo y estas vuelven a crecer cuando inician las lluvias de verano. Las flores son generalmente de color lavanda pálida, pero ocasionalmente llegan a ser de color violeta intenso y la floración es corta, durando entre 10 y 18 días (Dimmitt *et al.*, 2015).

Esta especie se distribuye a lo largo del Desierto Sonorense, está casi completamente confinado a él y las semillas no se pueden establecer en lugares con temperaturas por debajo de los -7°C . El palo fierro reemplaza al palo verde y mezquite como nodriza principal en la subdivisión de la Costa Central del Golfo y partes de la subdivisión del Valle del Bajo Río Colorado del Desierto Sonorense (Dimmitt *et al.*, 2015).

IV.1.2. *Carnegiea gigantea* Britton y Rose 1937 (sahuaro)

Esta especie es un cactus columnar que crece hasta 12 m o más, con una o varias ramas originadas en 2 o 3 metros sobre la base. El tallo principal, de más de 40 cm de diámetro, tiene de 12 a 25 costillas. Los grupos de 15 a 30 espinas de hasta aproximadamente 4 cm de largo están separados de 2 a 3 cm en las costillas. Las flores son blancas y aparecen de abril a junio, midiendo de 5 a 6 cm de ancho y los frutos carnosos, de 6 a 10 cm de largo, se tornan rojos o morados en la madurez, que ocurre de mayo a junio y se abren, revelando muchas semillas pequeñas y negras (Turner *et al.*, 1995).

Especialmente hacia su límite norte, en el río Colorado, el sahuaro es generalmente más abundante en las laderas orientadas al sur que en las orientadas al norte. Tiene poblaciones únicamente en el Desierto Sonorense, lo que la constituye como la planta más estudiada de dicho desierto (Turner *et al.*, 1995).

IV.1.3. *Pachycereus schottii* (Engelm.) D. R. Hunt 1987 (sinita)

La sinita es un cactus columnar que mide de 3 a 8 metros de altura y tiene muchos tallos desde la base, los cuales miden de 5 a 12 cm de ancho y tienen desde 4 hasta 7 costillas. Las partes superiores de los tallos maduros están oscurecidas por espinas como cerdas de hasta 7.5 cm de largo, característica única en esta especie entre los cactus columnares. Las flores aparecen de abril a agosto, siendo rosas, blancas o lavandas y los frutos globosos, sin espinas, son rojos y carnosos en la madurez, la cual ocurre entre julio y octubre (Turner *et al.*, 1995).

Su rango de distribución engloba las zonas áridas más tropicales del Desierto Sonorense. Su límite norte está indudablemente delimitado por las bajas temperaturas, debido a la falta de pubescencia apical, combinada con su mayor sensibilidad al frío. Es por lo anterior que se restringe a latitudes más meridionales que *C. gigantea* o *Stenocereus thurberi* (Turner *et al.*, 1995).

IV.1.4. *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton y Rose 1987 (cardón)

Esta especie de cactus columnar es llamada comúnmente cardón y es el más masivo del Desierto Sonorense, alcanzando alturas desde 15 a 20 m y con tallos de más de 1.5 m de diámetro. En plantas mayores, los brazos generalmente superan el eje principal en altura. Los tallos tienen de 10 a 15 costillas verticales. Las espinas son gruesas y cortas de 1 a 3 cm en las plantas más viejas y hasta 12 cm de largo en las más jóvenes. Las flores son grandes y blancas, miden de 6 a 8 cm de largo, las cuales aparecen de marzo a julio. Los frutos maduran de mayo a septiembre, son globosos, de unos 5 cm de diámetro y están cubiertos al principio con areolas rojizas y en la madurez, tienen espinas amarillas, delgadas y muy espaciadas (Turner *et al.*, 1995).

Se distribuye desde el nivel del mar hasta 950 m. Crece principalmente en áreas donde predomina la lluvia en la estación cálida desde la península de Baja California Sur, las islas del golfo, y el sur de Sonora hasta Cd. Obregón (Turner *et al.*, 1995).

IV.1.5. *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. 1961 (pitahaya)

La pitahaya o pitahayo dulce es una especie de cactus columnar que mide de 3 a 8 m de altura. Presenta numerosos tallos verticales desde la base o desde un tronco corto, los cuales tienen de 12 a 19 costillas, con cerdas densas cerca del ápice de los tallos maduros, y miden de 15 a 20 cm en diámetro. Las flores en forma de embudo, de color rosa pálido a lavanda, tienen de 6 a 8 cm de largo y aparecen de mayo a junio. Los frutos maduran durante el verano, son globosos, de 4 a 7.5 cm de diámetro, contienen una pulpa rojiza y numerosas semillas negras y brillantes (Turner *et al.*, 1995).

IV.2. Área de estudio

El sitio de estudio se localiza sobre la carretera SON-100 que une Hermosillo a Bahía de Kino en el municipio de Hermosillo, Sonora, México, en las coordenadas 28°52'27.7''N 111°57'32.4''O. El clima es árido cálido (BWh) con una temperatura media anual de 20.5°C, una mínima de 13.9°C y máxima de 27°C. La precipitación tiene una media anual de 135.6 mm concentrada en los meses de junio a septiembre (Servicio Meteorológico Nacional, 2019), la cual suele ser además de escasa, irregular, con grandes diferencias de un año a otro, variando de 7 a 12 meses secos por años y llegando hasta 18 meses o años sin precipitaciones apreciables (Rzedowski, 2006). La vegetación es de matorral xerófilo donde son características comunes la microfilia y la presencia de espinas, al igual que la pérdida de hojas durante la época desfavorable, particularmente en mayo y junio, por la sequía. Es en este tipo de vegetación donde las cactáceas encuentran su nicho ecológico preferido y están representadas por gran diversidad de taxa (Rzedowski, 2006). El suelo se compone por materiales arenosos de textura gruesa, siendo principalmente calcisoles y regosoles que en su mayoría son de origen aluvial, coluvial y eólico (SEMARNAT, 2016).

El sitio de estudio se encuentra en la subdivisión de la Costa Central del Golfo del Desierto Sonorense, donde se presenta el palo fierro como planta nodriza principal, y donde se ha documentado también, una intensa explotación del palo fierro desde 1960, para la elaboración de artesanías hechas de su madera (Suzán y Sosa, 2006).

IV.3. Diseño experimental

IV.3.1. Extracción de raíces y suelo en campo

Se seleccionaron tres individuos de la misma talla de las cuatro especies de cactáceas de estudio, que crecen tanto debajo del dosel de palo fierro como en áreas abiertas, de los cuales se tomó una muestra de raíces finas y suelo de la rizosfera entre los 0 y 15 cm de profundidad. Así mismo, se colectaron frutos de los individuos que los presentaron, en las cuatro especies de cactáceas. Las raíces de las plantas seleccionadas se almacenaron en bolsas plásticas para su posterior tinción y evaluación. Las muestras de frutos se colectaron entre junio y julio del 2019, las de suelo y raíces en octubre de 2020, debido a que los resultados de las muestras de raíces colectadas en 2019 no fueron concluyentes. Se enviaron a analizar las muestras compuestas del suelo colectado para el análisis de variables como pH, materia orgánica, amonio, nitrato, nitrógeno y fósforo total al Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM.

IV.3.2. Tinción de raíces para la evaluación de variables micorrízicas

La evaluación del estatus micorrízico se realizó por medio de la tinción de las raíces muestreadas, utilizando una modificación hecha por Álvarez-Sánchez y Monroy Ata (2008) y por medio de la determinación del porcentaje de colonización micorrízica con la modificación realizada por Herrera-Peraza *et al.* (2004) del método de intersección de línea de cuadrícula. Debido a que los HMA no modifican la morfología de las raíces, es necesario someterlas a procesos que permitan observar las estructuras fúngicas. Lo anterior se realiza en dos pasos;

en el primero se somete a las raíces a compuestos químicos que digieren el contenido celular y extraen los pigmentos, y en el segundo paso se utilizan colorantes específicos con afinidad a los componentes de las paredes de los hongos y no a los del hospedero vegetal, para detectar la presencia y estructuras de los HMA (Álvarez-Sánchez y Monroy Ata, 2008).

El método utilizado es una modificación hecha por Álvarez-Sánchez y Monroy Ata (2008) del método propuesto por Phillips y Hayman en 1970. Primeramente, se seleccionaron las raíces de un grosor menor a 2 mm y se cortaron en trozos de 1 cm para después disponerlas en un recipiente, donde se cubrieron con KOH al 10% a temperatura ambiente durante 24 horas, realizando un recambio de KOH a las 8 horas. Se desechó el KOH y se enjuagaron las raíces con agua corriente para quitar el exceso de este. Debido a que las raíces estaban demasiado pigmentadas se sumergieron en agua oxigenada (H_2O_2) al 3% durante 5 minutos. Se enjuagaron nuevamente las raíces con agua corriente, y se sumergieron en HCl al 10% por 10 minutos. Se eliminó el HCl sin enjuagar las raíces, ya que éstas deben estar acidificadas para una tinción adecuada. Se tiñeron las raíces en una solución de azul de tripano al 0.05% por 24 horas. Posteriormente se drenó la solución colorante y las raíces se mantuvieron en lactoglicerina limpia.

IV.3.3. Determinación del porcentaje de colonización micorrízica

El porcentaje de colonización micorrízica (CM) en las raíces se estimó mediante la modificación realizada por Herrera-Peraza *et al.* (2004) del método de intersección de línea de cuadrícula propuesto por Giovannetti y Mosse (1980). Una vez teñidas las raíces se extendieron al azar sobre una caja de Petri con una cuadrícula de líneas grabadas en la parte inferior, las cuales forman cuadrados de 1 cm de lado. Se observaron las raíces al microscopio estereoscópico siguiendo las líneas, contando las intersecciones de las raíces en las líneas y de manera visual se les otorgó una de las seis categorías de colonización micorrízica, utilizando el esquema de Herrera-Peraza *et al.* (2004) que se muestra en la Figura 1. Posteriormente se realizó la estimación del porcentaje de dicha variable en una hoja de cálculo.

DENSIDAD VISUAL DE LA MICORRIZA ARBUSCULAR:

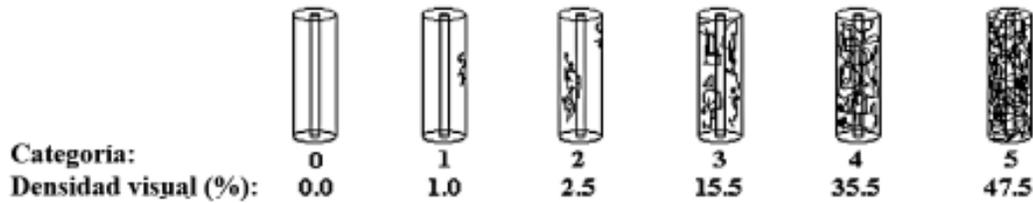


Figura 1. Esquema para la determinación de las categorías de la colonización micorrízica modificado de Herrera-Peraza *et al.* (2004).

IV.3.4. Determinación del porcentaje de densidad visual

El porcentaje de densidad visual (DV) estima la densidad de endófitos dentro del tejido cortical de las raicillas, es decir, qué porcentaje de la raíz se encuentra ocupado por el hongo micorrízico. Esta variable micorrízica se obtuvo en una hoja de cálculo, mediante la siguiente fórmula:

$$DV = \frac{\sum_{i=0}^5 Pi}{I \text{ total}}$$

Donde P_i =producto, que se calcula al multiplicar el porcentaje estimado de DV de cada categoría que va de 0 a 5, por el número de intersecciones en cada categoría. $I \text{ total}$ =número total de intersecciones de las raíces en las líneas.

IV.3.5. Determinación del porcentaje de pelos radicales

Al mismo tiempo que se observaron las intersecciones de las raíces con las líneas para otorgar una categoría de CM, se clasificó de manera visual la categoría de pelos radicales (PR) para cada intersección, según cinco categorías de uniformidad y abundancia en el esquema de Herrera-Peraza *et al.* (2004) en la Figura 2.

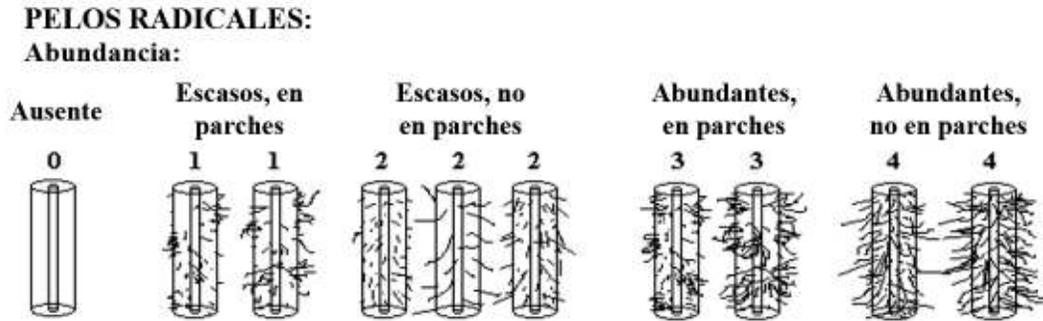


Figura 2. Esquema para la determinación de las categorías de pelos radicales modificado de Herrera-Peraza *et al.* (2004).

IV.3.6. Aislamiento de esporas

Se siguió la metodología propuesta por Herrera-Peraza *et al.* (2004). Se pesaron 100 g de suelo de cada muestra. Posteriormente se les agregó peróxido de hidrógeno (H_2O_2) al 1.5% por una hora, esto para la desfloculación de las arcillas en los agregados. Después se tamizó en húmedo, de manera simultánea a través de tamices de $125\mu m$ y $44\mu m$, para eliminar arenas finas, limos y arcillas mediante lavado con agua corriente hasta eliminar la fracción menor a $44\mu m$. Dichos tamaños de mallas permiten un tamizado más limpio, con el cual se pierden muy pocas partículas, raicillas, componentes micorrízicos y otros organismos, conservando solo las arenas muy finas entre 44 y $125\mu m$. La muestra se procesó en licuadora comercial a velocidad baja para la fracción mayor a $125\mu m$ durante 30 segundos, se vertió de nuevo en el tamiz y se lavó, para después licuar la fracción mayor de $44\mu m$ y menor de $125\mu m$ a velocidad alta por 60 segundos. Después de licuar, se repitió el lavado y se decantaron las dos fracciones para eliminar la arena más gruesa, pasando de nuevo por el tamiz correspondiente. Las muestras que quedaron en los tamices se filtraron en vacío, usando un embudo Buchner y papel Whatman #4 de 110 mm de diámetro para eliminar el exceso de agua, se dejaron secar al aire a temperatura ambiente y finalmente se determinó el peso seco de cada fracción.

IV.3.7. Cuantificación de la densidad de esporas

Se separó una alícuota de 10% para la fracción de 125 μ m y 5% para la de 44 μ m. Se vertió cada alícuota en un tubo de centrifuga de 45 ml, y se suspendió con 20 ml de agua destilada, inyectando después 20 ml de sacarosa 2M al fondo del tubo, usando una jeringa para crear un gradiente. Se centrifugaron las muestras por 5 minutos a 1500 rpm, según lo establecido en Sieverding y Suden (1991). Después se extrajo el sobrenadante y se lavó con agua para quitar el exceso de sacarosa. Posteriormente se siguió la metodología de Herrera-Peraza *et al.* (2004), colocando el material lavado en el centro de una placa Doncaster circular de 11.3 cm de diámetro, con cinco canales de 1 cm de ancho, y se contó la cantidad de esporas en cada canal siguiendo la circunferencia con la ayuda de un microscopio estereoscópico.

IV.3.8. Experimento en sombreadero

Para medir el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares en la germinación, crecimiento y ganancia de carbono en cactáceas se realizó un experimento de germinación en macetas con los siguientes tratamientos: i) semillas germinadas en el suelo de la rizosfera bajo la nodriza, es decir, el palo fierro incluyendo a los HMA (NM), ii) semillas germinadas en suelo de la rizosfera bajo palo fierro con aplicación de un fungicida que elimine a los hongos micorrízicos (NSM) iii) semillas germinadas en suelo de un área desnuda incluyendo a los HMA (AM) y iv) semillas germinadas en suelo de área desnuda con aplicación de fungicida (ASM).

La preparación del experimento se realizó durante el mes de julio, por lo que la fecha de siembra fue en agosto de 2019. Se dispusieron 30 macetas por tratamiento con tres semillas cada una, para las cuatro especies. Las macetas se dispusieron en cuatro mesas, una para cada especie. Las plántulas crecieron en sombreadero, y se regaron con 100 ml de agua corriente una vez a la semana.

La exclusión de los hongos micorrízicos arbusculares se realizó mediante la aplicación de iprodione, el cual se ha reportado que es un fungicida de contacto con efectos sistémicos, muy eficiente para eliminar las micorrizas sin afectar el suelo, los insectos, las bacterias o el crecimiento de las plantas (Sortibrán *et al.*, 2018).

Por un periodo de dos meses se registró la germinación mediante el conteo de individuos germinados. La sobrevivencia y crecimiento, que se midieron con un vernier, se registraron en un periodo de un año. El contenido de nitrógeno y fósforo en el tejido del clorénquima de las plántulas se determinó mediante el uso de un servicio externo siguiendo la metodología del método de digestión ácida-Kjeldahl y el método de digestión de ácido sulfúrico, respectivamente; se colectaron tres individuos por tratamiento de cada especie en los casos que hubiera suficientes individuos disponibles, así, en sinita y pitahaya se mandaron a analizar los tratamientos NM y NSM, en sahuaro los tratamientos NM, NSM y ASM, finalmente en cardón se mandaron los cuatro tratamientos. Por último, se realizaron los análisis estadísticos de todos los datos recabados de este experimento.

IV.3.9. Análisis estadísticos

Para las variables micorrízicas se probó la normalidad y homocedasticidad de los datos obtenidos de los cálculos de los porcentajes de CM, DV, PR y número de esporas. Debido a que no cumplieron los supuestos, se transformaron con arcoseno las primeras tres, y para el número de esporas se usó la transformación logarítmica. Posteriormente se realizó un Análisis de la Varianza (ANOVA) de una vía de clasificación en el programa JMP 11 de SAS para los datos recabados de los individuos en campo, para determinar si hay diferencias en las variables micorrízicas según el sitio donde se encuentran las plantas, bajo dosel de palo fierro o en áreas abiertas, a excepción de la variable PR que no cumplió con los supuestos del ANOVA después de transformada, por lo que se analizó con un Modelo Lineal Generalizado (MLG) con distribución normal.

Debido a que los datos de germinación, sobrevivencia y crecimiento no cumplieron con los supuestos para los análisis paramétricos se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (ANOVA no paramétrico) en el programa JMP 11 de SAS, con alpha de 0.05 para determinar si existen diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos del experimento en sombreadero para dichas variables en las cuatro especies de cactáceas. Si las hubo se realizó una prueba de la mediana de Mood para diferenciar cuáles tratamientos son diferentes. Para el análisis de los datos de nutrientes en el tejido de las plantas se realizó la prueba de Welch para dos muestras

que incluyó a los tratamientos contrapartes de cada factor (procedencia del suelo y presencia de inóculo de HMA).

V. RESULTADOS

V.1. Variables micorrízicas

V.1.1. Colonización micorrízica

El porcentaje de colonización micorrízica (CM) obtenido en los individuos de campo fue similar entre las especies, encontrándose la media de todas las especies y sitios alrededor del 33.57%. La especie con el porcentaje medio de CM más alto fue sinita en áreas abiertas con un 44.11%, seguida de pitahaya bajo palo fierro con 40.9%, sahuaro bajo el dosel de palo fierro con 39.25% y finalmente cardón bajo palo fierro con 36.07%.

Al realizar el ANOVA, analizando los datos de CM con todas las especies en conjunto, se encontraron diferencias significativas entre las medias de la CM según el tipo de suelo, habiendo mayor porcentaje de CM en los individuos que se encuentran bajo el dosel de palo fierro, en comparación con los de áreas abiertas ($P = 0.0450$). Sin embargo, al analizar los datos separados por especie, no se encontraron diferencias significativas salvo para cardón, en donde se presentó mayor porcentaje de CM en las plantas bajo el dosel de palo fierro ($P = 0.0182$, Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del Análisis de Varianza de la colonización micorrízica de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen. PF = bajo dosel de palo fierro, A = áreas abiertas. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas. Valores con una letra común no son significativamente diferentes.

Especies	g.l.	Suma de cuadrados	F	p	Tukey	
					PF	A
Sinita	1	0.0033	0.7178	0.4446	a	a
Pitahaya	1	0.0337	0.9643	0.3817	a	a
Sahuaro	1	0.0360	1.5345	0.2832	a	a
Cardón	1	0.0793	14.8781	0.0182*	a	b

V.1.2. Densidad visual

En general, la densidad visual (DV) promedio en las raíces resultó menor del 2%, siendo mayor el porcentaje de esta variable en los individuos de sahuaro bajo el dosel de palo fierro con un promedio de 1.49%, seguido de cardón con 1.27% en individuos bajo el dosel de palo fierro, pitahaya bajo palo fierro con 1.12% y finalmente sinita con un promedio de 0.93% en individuos bajo palo fierro.

El ANOVA en conjunto con todas las especies mostró diferencias significativas en las medias del porcentaje de DV, habiendo mayor porcentaje en las raíces de los individuos bajo el dosel del palo fierro ($P = 0.0251$). No obstante, al analizar cada especie por separado no se encontraron dichas diferencias en las medias del porcentaje de DV (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del Análisis de Varianza de la densidad visual de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.

Especies	g.l.	Suma de cuadrados	F	p
Sinita	1	0.0000	0.0412	0.8491
Pitahaya	1	0.0004	0.3571	0.5823
Sahuaro	1	0.0025	1.4578	0.2938
Cardón	1	0.0032	3.7692	0.1242

V.1.3. Pelos radicales

El porcentaje de pelos radicales en las especies de estudio en todos los sitios varió del 33 al 60% en promedio. Entre las especies, los mayores promedios de PR fueron respectivamente en sinita bajo el dosel de palo fierro con 60.54%, seguida de pitahaya en áreas abiertas con 48.52%, cardón bajo el dosel de palo fierro con un promedio de 45.8% y por último sahuaro creciendo en áreas abiertas con 45.23%

Se encontraron diferencias significativas en las medias del porcentaje de PR según el modelo lineal generalizado realizado con las especies en conjunto ($P < 0.0001$), habiendo mayor porcentaje de este en las plantas que se encuentran en las áreas abiertas. Al analizar por

separado a las especies, el MLG reveló diferencias significativas en el porcentaje de PR para sinita ($P = 0.0060$) y pitahaya ($P = 0.0003$, Tabla 3), siendo mayor el porcentaje de PR en las plantas bajo el dosel de palo fierro y en áreas abiertas, respectivamente.

Tabla 3. Resultados del Modelo Lineal Generalizado de los pelos radicales de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.

Especies	g.l.	χ^2	<i>p</i>
Sinita	1	7.5610	0.0060*
Pitahaya	1	13.3341	0.0003*
Sahuaro	1	1.6125	0.2041
Cardón	1	0.3653	0.5455

V.2. Densidad de esporas y análisis del suelo

V.2.1. Densidad de esporas

La densidad de esporas en la rizosfera de las especies de estudio varió de entre 776 a 3826 esporas en 100 gramos de suelo, registrándose un promedio mayor de esporas en la rizosfera de sahuaro bajo el dosel del palo fierro con 3827 esporas/100 g de suelo, seguido por sinita bajo el dosel de palo fierro con 3363 esporas/100 g de suelo, cardón creciendo bajo palo fierro con 2220 esporas/100 g de suelo y finalmente pitahaya bajo el dosel de palo fierro con 1583 esporas/100 g de suelo bajo el palo fierro.

El ANOVA mostró diferencias significativas al analizar las especies conjuntamente, habiendo mayor densidad de esporas en el suelo bajo el dosel de palo fierro ($P = 0.0089$). Sin embargo, al analizar la densidad de esporas para cada especie, no se encontraron diferencias significativas para ninguna de ellas (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del Análisis de Varianza de la densidad de esporas en la rizosfera de cada especie en campo, en función del sitio en el que crecen.

Especies	g.l.	Suma de cuadrados	F	<i>p</i>
Sinita	1	0.0905	0.8363	0.4122
Pitahaya	1	0.0112	2.8403	0.1672
Sahuaro	1	0.3305	2.2390	0.2089
Cardón	1	0.3313	5.1266	0.0863

V.2.2. Análisis químico del suelo

La tendencia observada para todas las variables del suelo fue que estas presentaron valores medios mayores en las muestras bajo el dosel de palo fierro, sin embargo, debido a que se analizaron muestras compuestas, no fue posible realizar un análisis para corroborar estadísticamente estas diferencias. Los valores medios obtenidos para cada especie en cada sitio se muestran en la Tabla 5. Las especies con el pH más alto fueron sahuaro y cardón, con 8.36 en la rizosfera de las plantas bajo el dosel de palo fierro. El mayor porcentaje promedio de materia orgánica se obtuvo en el suelo de sahuaro bajo el dosel de palo fierro con 5.48%. El amonio se encontró en mayor concentración en el suelo de las plantas de cardón bajo el dosel de palo fierro, con 23.52 ppm. Para el nitrato la concentración promedio más alta ocurrió en la rizosfera de los individuos de sinita bajo el palo fierro con 11.55 ppm, al igual que para el nitrógeno total, con 5495.67 ppm. Por último, la mayor concentración promedio de fósforo se registró en el suelo de cardón bajo palo fierro con 652.74 ppm.

Tabla 5. Valores medios obtenidos del análisis químico del suelo del área de estudio. PF = suelo bajo dosel de palo fierro, A = suelo de áreas abiertas, N total = nitrógeno total, P total = fósforo total.

Espece	Sitio	pH	MO%	Amonio (ppm)	Nitrato (ppm)	N total (ppm)	P total (ppm)
Sinita	PF	8.16	3	7.57	11.55	5495.67	616.03
	A	7.55	2.87	6.65	5.13	735.33	589.67
Pitahaya	PF	8.33	2.23	8.58	8.88	953.67	627.93
	A	8.15	2.19	4.23	1.05	2296.67	411.32
Sahuaro	PF	8.36	5.48	9.13	4.1	2769	593.63
	A	8.17	2.32	7.1	0.68	1493.33	409.64
Cardón	PF	8.36	3.15	23.52	6.85	1252	652.74
	A	8.01	0.76	3.58	0.73	467.67	441.96

V.3. Variables del experimento en sombreadero

V.3.1. Germinación

Para la germinación, los porcentajes obtenidos fueron variados entre las especies (Figura 3). En sinita se obtuvo el mayor porcentaje de germinación en el tratamiento NM, con un 80% y su porcentaje más bajo en el tratamiento ASM con 34.44%. Para pitahaya el porcentaje de germinación fue mayor en el tratamiento NM, siendo de 37.77% y este fue menor en el tratamiento ASM con un 3.33%. En el caso del sahuaro, el porcentaje de germinación fue más alto en el tratamiento NSM con 70% y más bajo en el tratamiento AM con 15.55%. El porcentaje de germinación mayor para cardón fue en el tratamiento NSM con 93.33% y más bajo con 30% de germinación en el tratamiento AM.

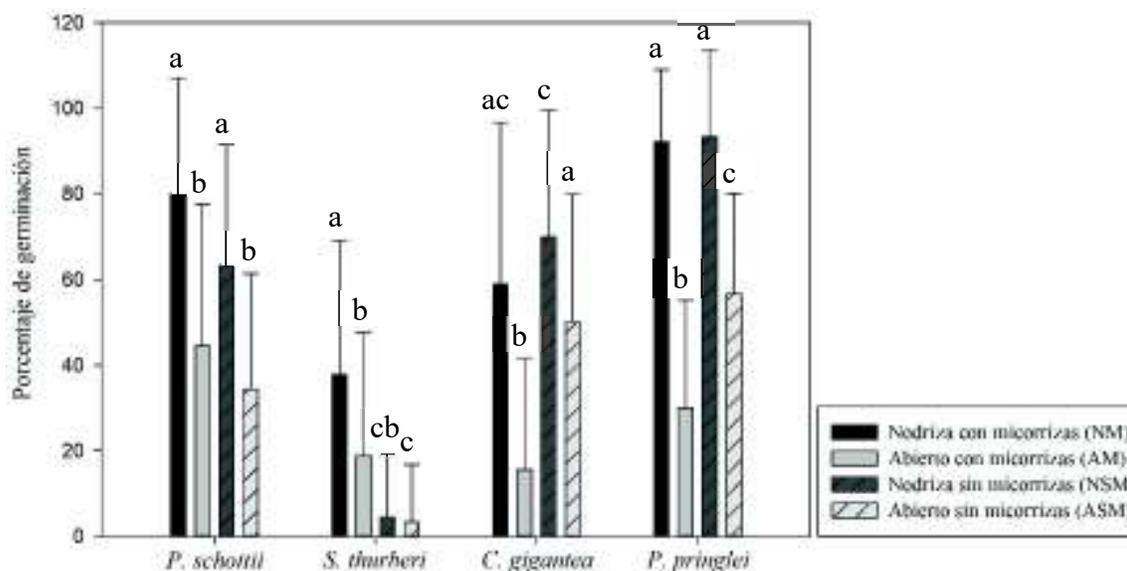


Figura 3. Porcentajes de germinación en las cuatro especies estudiadas en los diferentes tratamientos. Tratamientos con una letra en común no son significativamente diferentes.

Basados en los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis se detectaron diferencias altamente significativas entre las medianas de los tratamientos para las cuatro especies ($P < 0.0001$; Tabla 6). Sinita tuvo mayores porcentajes de germinación en los tratamientos con HMA, pero no fueron diferentes de su contraparte sin estos. Pitahaya tuvo mayores porcentajes de germinación en los tratamientos con HMA, y fueron diferentes estadísticamente de su contraparte sin estos. En el caso de sahuaro, se obtuvieron mayores porcentajes en los tratamientos sin HMA, pero los tratamientos NSM y NM no son diferentes entre sí, y ASM y AM sí lo son. Cardón tuvo la misma respuesta, mayores porcentajes en los tratamientos sin HMA, pero NSM y NM no son diferentes entre sí y ASM y AM sí.

Tabla 6. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la germinación de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.

Especies	g.l.	H	p
Sinita	3	29.68	<0.0001*
Pitahaya	3	23.92	<0.0001*
Sahuaro	3	34.33	<0.0001*
Cardón	3	66.99	<0.0001*

V.3.2. Supervivencia

Los resultados indican que sinita tuvo mayor porcentaje de supervivencia en el tratamiento NM con un 72.22% y el menor porcentaje se present3 en el tratamiento AM con 2.5%. Para pitahaya el mayor porcentaje de supervivencia se present3 en el tratamiento ASM con un 33.33%, por el contrario, todas las pl3ntulas del tratamiento AM murieron, resultando en un porcentaje de supervivencia del 0%. Para el caso de sahuaro se registr3 mayor supervivencia en el tratamiento NM con 45.28% y el menor porcentaje se obtuvo en el tratamiento AM con 7.14%. El tratamiento con mayor porcentaje de supervivencia en card3n fue NSM con 78.57%, en contraste, el tratamiento con menor porcentaje de supervivencia fue ASM con 54.90% (Figura 4).

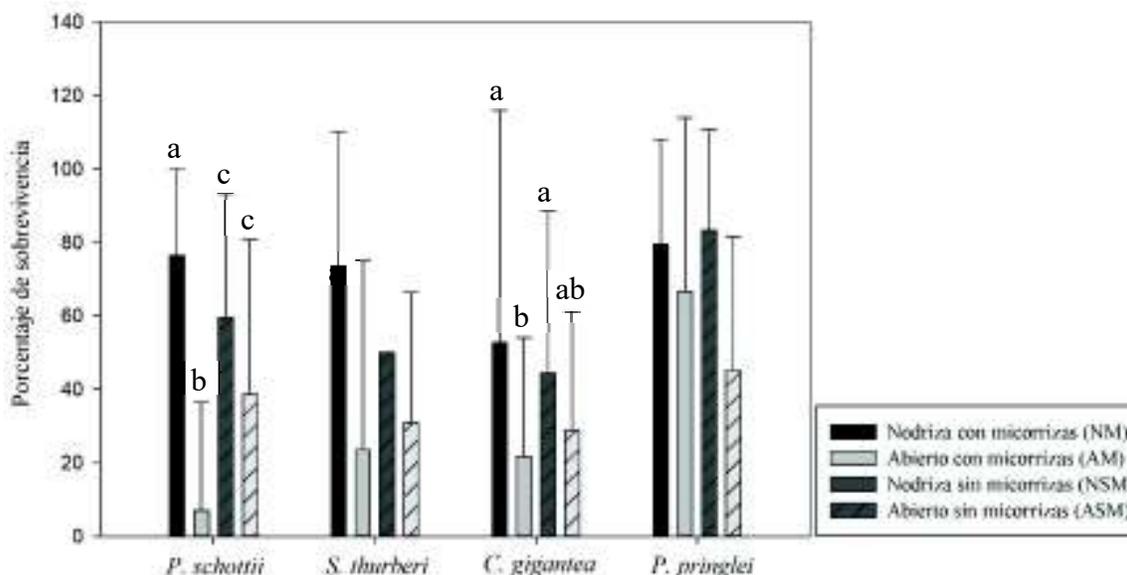


Figura 4. Porcentajes de supervivencia en las cuatro especies estudiadas en los diferentes tratamientos. Tratamientos con una letra en com3n no son significativamente diferentes.

La prueba de Kruskal-Wallis mostr3 diferencias altamente significativas para las medianas de la supervivencia entre los tratamientos para sinita y diferencias significativas para sahuaro, por el contrario, no se encontraron diferencias significativas entre las medianas de los

tratamientos para pitahaya y cardón. Lo anterior se muestra en la Tabla 7. Sinita tuvo el mayor porcentaje de sobrevivencia en el tratamiento NM y la prueba de comparación múltiple indica que es diferente a su contraparte sin HMA. En sahuaro, el mayor porcentaje de sobrevivencia se obtuvo en el tratamiento NM, pero no es diferente a su contraparte sin HMA.

Tabla 7. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para la sobrevivencia de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de p marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.

	g.l.	H	P
Sinita	3	45.48	<0.0001*
Pitahaya	3	2.53	0.1785
Sahuaro	3	7.93	0.0294*
Cardón	3	6.18	0.0648

V.3.3. Crecimiento

Para sinita, el tratamiento con mayor crecimiento promedio fue NSM con 17.93 mm de altura, seguido del tratamiento NM con 15.35 mm y ASM con 10.57 (Figura 5). El tratamiento AM se excluyó de los análisis debido a que no sobrevivieron suficientes individuos para realizar las mediciones, al igual que en pitahaya y sahuaro. En el caso de pitahaya, el tratamiento con mayor crecimiento promedio fue NM con 14.4 mm, seguido del tratamiento NSM con 9.39 mm y ASM con 6.45 mm (Figura 6). En sahuaro, el tratamiento donde se obtuvo mayor crecimiento promedio fue NM con 17.25 mm, el cual fue seguido por el tratamiento NSM con 16 mm y ASM con 12.43 mm (Figura 7). Las plántulas de cardón crecieron más en promedio en el tratamiento NM con 47.79 mm de altura, a este le sucedió el tratamiento NSM con 40.02 mm, ASM con 32.70 mm y por último el tratamiento AM con 30.53 mm (Figura 8).

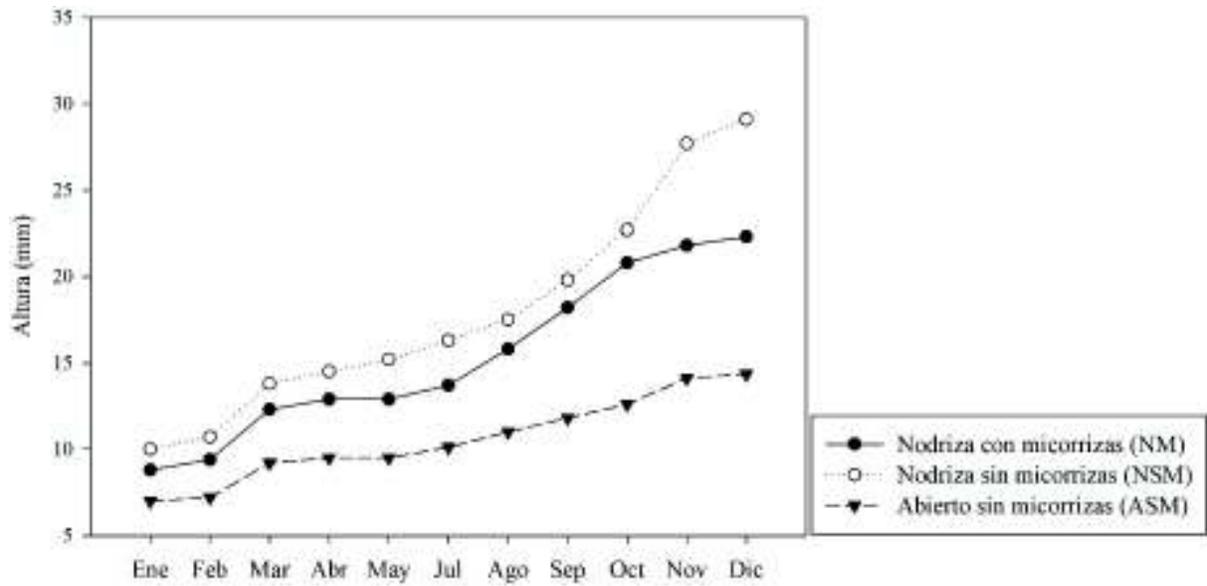


Figura 5. Alturas (mm) promedio de las plántulas de sinita en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.

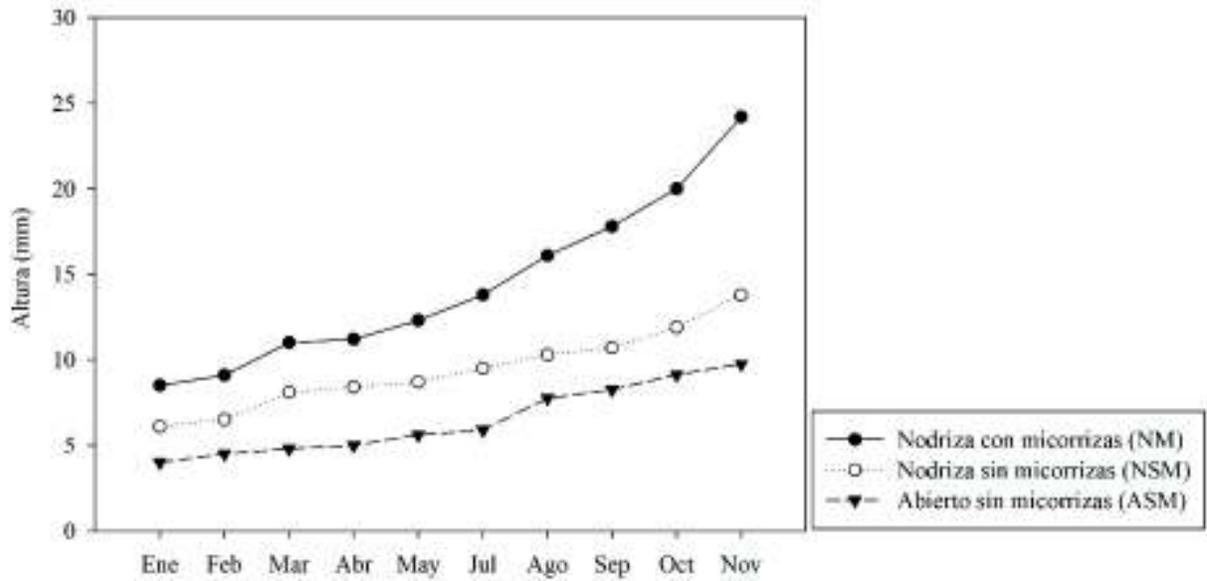


Figura 6. Alturas (mm) promedio de las plántulas de pitahaya en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.

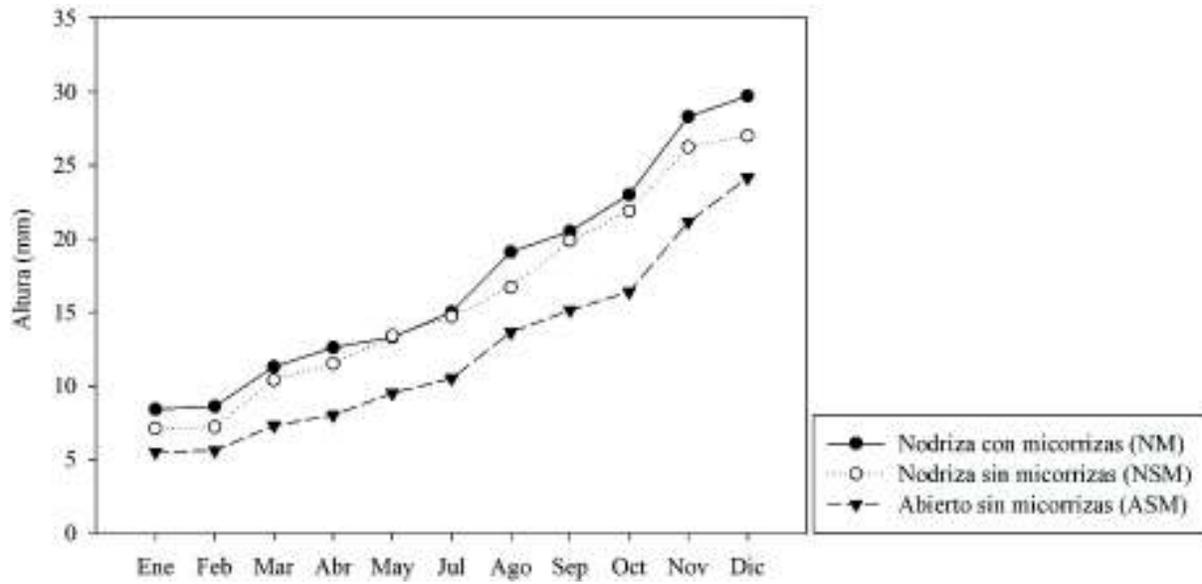


Figura 7. Alturas (mm) promedio de las plántulas de sahuaro en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.

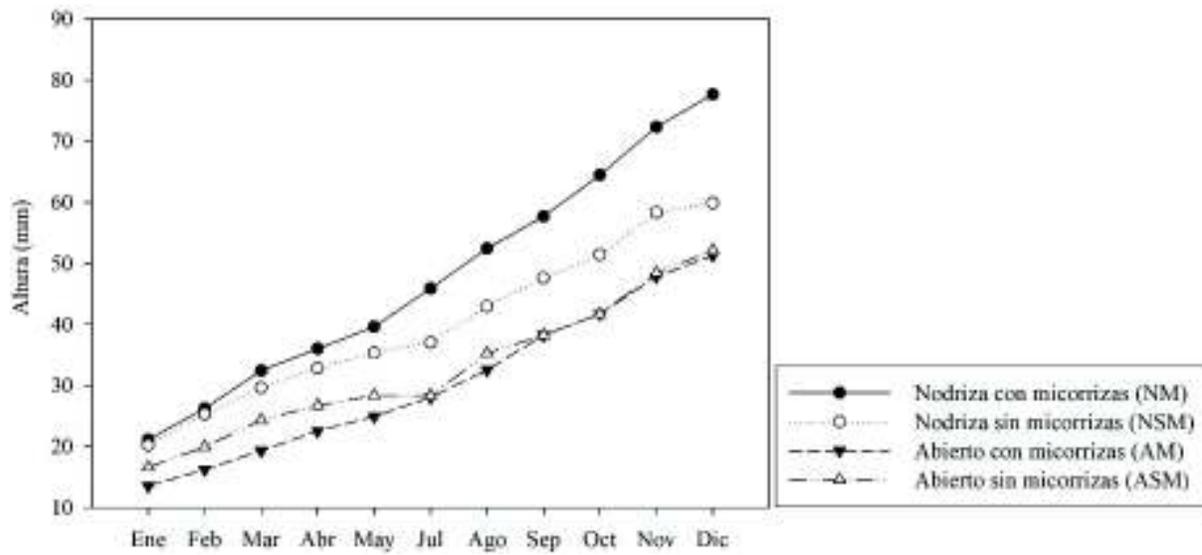


Figura 8. Alturas (mm) promedio de las plántulas de cardón en los diferentes tratamientos a lo largo de un año.

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas para las medianas del crecimiento entre los tratamientos con sinita y cardón y por el contrario con pitahaya y sahuaro, donde no se encontraron diferencias significativas (Tabla 8). El crecimiento de las plántulas de sinita resultó mayor en el tratamiento NSM, sin embargo, este no es estadísticamente diferente a su contraparte con HMA, según la prueba de la mediana. Las plántulas de cardón crecieron más en promedio en el tratamiento NM, no obstante, este no es diferente estadísticamente a su contraparte sin los HMA, pero sí a los tratamientos de suelo de áreas abiertas.

Tabla 8. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para el crecimiento de cada especie en los diferentes tratamientos. Los valores de *p* marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.

	g.l.	H	<i>p</i>
Sinita	2	10.36	0.0054*
Pitahaya	2	0.46	0.7880
Sahuaro	2	1.37	0.5038
Cardón	3	10.59	0.0140*

V.3.4. Concentración de nitrógeno y fósforo en tejido

En sinita hubo mayor concentración de N en las plántulas del tratamiento NSM con una media de 41190.67 ppm, sin embargo, al aplicar la prueba de Welch, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de la concentración de N en las plántulas de los tratamientos NM y NSM ($P = 0.5844$). Para el caso del P, se encontró mayor concentración de este en las plántulas del tratamiento NM con una media de 574.67 ppm, pero sin haber diferencias significativas respecto a la media de la concentración de P de las plántulas creciendo en el tratamiento NSM ($P = 0.3777$; Tabla 9).

Las plántulas de pitahaya del tratamiento NM tuvieron mayor concentración de N, siendo su media de 19525 ppm, sin embargo, la prueba de Welch no mostró diferencias significativas entre la media de concentración de N en las plántulas de dicho tratamiento y del tratamiento NSM ($P = 0.0777$). Así mismo, se encontró mayor concentración de P en las

plántulas del tratamiento NM, con una media de 278.33 ppm e igualmente sin diferencias significativas entre las medias de la concentración de P en las plántulas de los dos tratamientos analizados, según la prueba de Welch ($P = 0.3337$; Tabla 9).

En sahuaro los resultados indican que hubo mayor concentración de N en las plántulas del tratamiento NSM, con una media de 31209 ppm, siendo esta significativamente diferente a la media de la concentración de N en las plántulas del tratamiento NM, según la prueba de Welch ($P = 0.0154$). Con respecto al P, hubo mayor concentración de este en las plántulas creciendo en el tratamiento NSM, con una media de 409 ppm, pero por el contrario que en el N, no se encontraron diferencias significativas en las medias de la concentración de P en los tratamientos analizados ($P = 0.6224$). No fue posible analizar la concentración de nutrientes en el tratamiento ASM, debido a que no hubo suficientes individuos en su contraparte, el tratamiento AM, sin embargo, la media de la concentración de N fue de 19429 ppm y de 211 ppm para P (Tabla 9).

En cardón la mayor concentración media de N se encontró en las plántulas creciendo en el tratamiento NSM, con 32283 ppm, pero sin haber diferencias significativas respecto a la concentración de las plántulas del tratamiento NM, según lo obtenido en la prueba de Welch ($P = 0.4007$). En el caso de los tratamientos AM y ASM, la mayor concentración de N fue de 42686 ppm en las plántulas del tratamiento AM; a pesar de lo anterior, la prueba de Welch no mostró diferencias significativas entre las medias de las concentraciones de N en ambos tratamientos ($P = 0.4255$). Para el caso del P en los tratamientos NM y NSM, la mayor concentración media se encontró en las plántulas que crecen en el tratamiento NSM, con 224 ppm, sin haber diferencias significativas en dichas medias ($P = 0.1856$). Por último, en los tratamientos AM y ASM la mayor concentración media se dio en las plántulas del tratamiento ASM con 314.67 ppm, e igualmente sin diferencias significativas detectadas por la prueba de Welch ($P = 0.3127$; Tabla 9).

Tabla 9. Contenido de N y P en el clorénquima de las plántulas creciendo en los tratamientos experimentales y resultados de la prueba de Welch. Los valores de *p* marcados con un asterisco corresponden a diferencias significativas.

Especie	Tratamiento	Nutriente	Media (ppm)	Welch	<i>p</i> -valor
Sinita	NM	N	34170.33	0.6428	0.5844
	NSM	N	41190.67		
	NM	P	574.67	1.1109	0.3777
	NSM	P	311.33		
Pitahaya	NM	N	19525	2.4127	0.0777
	NSM	N	17819.33		
	NM	P	278.33	1.259	0.3337
	NSM	P	107.67		
Sahuaro	NM	N	25858	4.6697	0.0154*
	NSM	N	31209		
	ASM	N	19429	-	-
	NM	P	313.33	0.5371	0.6224
	NSM	P	409		
	ASM	P	211	-	-
Cardón	NM	N	21662.33	1.0426	0.4007
	NSM	N	32283		
	AM	N	42686	0.9913	0.4255
	ASM	N	22933.33		
	NM	P	79.67	1.8642	0.1856
	NSM	P	224		
	AM	P	103.33	1.2486	0.3127
	ASM	P	314.67		

V.3.5. Determinación de las variables micorrízicas en el experimento

Se realizó la tinción y observación de las raíces de las plantas colectadas del experimento en sombreadero, en los tratamientos donde se pudieron coleccionar tres individuos para cada uno y por especie. Sin embargo, los resultados no fueron concluyentes, ya que sólo se observaron esporas aparentemente inmaduras y no fue posible observar hifas en las raíces ni ninguna otra estructura micorrízica.

VI. DISCUSIÓN

VI.1. Variables micorrízicas

VI.1.1. Colonización micorrízica

Las raíces de las cuatro especies de estudio fueron colonizadas por hongos micorrízicos arbusculares (HMA), por lo que todas forman asociaciones con estos organismos. Los valores obtenidos de colonización micorrízica (CM) fueron similares entre las especies en función del sitio donde crecen, ya sea bajo el dosel de la nodriza o en áreas abiertas. Dichos valores fueron moderados y una posible explicación para este hecho es la formación característica de raíces especiales en cactáceas que habitan en suelos extremadamente secos, en respuesta rápida a la humedad, las llamadas “raíces de lluvia”, que incrementan la captación de agua y nutrientes (Nobel, 1988). Se detectaron diferencias significativas en la CM en las plantas muestreadas, habiendo mayor porcentaje bajo el dosel de palo fierro, lo cual coincide con los resultados de Carrillo-García *et al.* (1999), donde ellos atribuyen esto a que el suelo bajo la nodriza adquirió características, en cuanto a textura y estructura, que permitieron la formación de mayor masa y longitud radicular, mejor penetración del suelo y más intensa CM que en los suelos de áreas abiertas.

No existen muchos estudios donde se reporte el estatus micorrízico de especies de cactáceas, mucho menos de las pertenecientes a la tribu Pachycereae, como es el caso de las cuatro especies de estudio, sin embargo, en el estudio de Carrillo-García *et al.* (1999) se determinó la CM de sinita, pitahaya y cardón en áreas perturbadas y no perturbadas del Desierto Sonorense en Baja California Sur, donde los porcentajes fueron más del 70%, menos del 10% y más del 10% respectivamente, valores que contrastan con los obtenidos en el presente estudio, para sinita y pitahaya, probablemente debido a las características particulares que aportan las islas de recursos formadas por el mezquite, que fue la nodriza principal en su área de estudio. Así mismo, en dicho estudio se determinaron para el cardón los porcentajes de CM bajo el dosel de palo fierro y en áreas abiertas, que fueron de 46 y 13% respectivamente,

valores cercanos a los obtenidos en la misma especie en este trabajo. En el estudio de García-Sánchez *et al.* (2007) en matorrales espinosos del Valle del Mezquital se determinó el porcentaje de CM en cuatro especies diferentes de cactáceas, los cuales resultaron de entre 20 a 46.6%, valores que concuerdan con los obtenidos en las especies estudiadas. En otras especies de cactáceas pertenecientes a otras tribus en un bosque tropical seco se obtuvieron porcentajes de CM mayores a los encontrados en este trabajo, probablemente debido a que ese estudio se realizó en un bosque seco estacional con mayor precipitación anual, que además se encontraba en sucesión (Guadarrama *et al.*, 2014). Se ha observado que la intensidad de colonización de la raíz y la esporulación del hongo están determinadas por factores como la disponibilidad de agua en el suelo, el estrés hídrico, la misma naturaleza de la planta y el hongo (Zangaro *et al.*, 2013).

VI.1.2. Densidad visual

La densidad visual (DV), que es una estimación del porcentaje del tejido cortical de la raíz que está ocupado por los HMA, fue mayor en las plantas bajo el dosel de la nodriza, lo que indica que los HMA asociados a plantas creciendo en áreas abiertas abarcan menos espacio en la raíz, sin embargo, se sabe que los valores bajos de DV no implican que la asociación sea menos funcional, debido a que el intercambio de nutrientes neto entre las plantas y HMA no es proporcional a las variables como DV, CM, entre otras (Herrera-Peraza *et al.*, 2004). Además, los individuos en áreas abiertas sobreviven de este modo en condiciones naturales, lo que destaca la importancia de realizar estudios que aborden de manera integral estas asociaciones.

Sobre DV en zonas áridas y semiáridas en Sonora se tienen reportes en especies leguminosas (*Parkinsonia microphylla*, *Prosopis juliflora*, *Olneya tesota*, *Parkinsonia praecox* y *Vachellia campechiana*), en guayacán (*Guaiacum coulteri*), *Agave angustifolia* y etcho (*Pachycereus pecten-aboriginum*), una cactácea de la tribu Pachycereeae. Para *P. microphylla*, *P. juliflora*, *O. tesota* en el Desierto Sonorense cerca de la costa del municipio de Hermosillo se han obtenido valores entre 0.13 y 1.5% y con diferencias significativas entre las especies (Armenta Calderón *et al.*, 2016); para *P. praecox*, *V. campechiana*, *G. coulteri* y *P. pecten-aboriginum* en un matorral espinoso en el municipio de La Colorada se obtuvieron

valores de 1 a 4.5% (Blanco-Valenzuela, 2019; Núñez S Palomares, 2020); y para *A. angustifolia*, Ochoa *et al.* (2009) obtuvieron valores entre 0.43 y 0.51%, y sugieren que el hecho de obtener un porcentaje bajo puede indicar un control de la planta sobre el crecimiento del HMA dentro de la raíz.

VI.1.3. Pelos radicales

En general, hubo mayor porcentaje promedio de pelos radicales (PR) en los individuos de áreas abiertas, lo que sugiere que las plantas creciendo en estos espacios tienen la facultad de prosperar sin ser dependientes de la CM en sus raíces (Ochoa-Meza *et al.*, 2009). La mitad de las especies tuvieron mayor porcentaje de pelos radicales (PR) que de CM, lo que muestra que para sinita y cardón se cumple en cierta medida el funcionamiento excluyente entre estas variables, el cual indica que el porcentaje de CM y el porcentaje de PR se correlacionan negativamente, debido a que ambas variables cumplen funciones fisiológicas similares (Allen, 1991). Sin embargo, se han encontrado resultados contradictorios con porcentajes altos de ambas variables, atribuidos a los tipos biológicos de las plantas (Herrera-Peraza *et al.*, 2004), además de la ventaja especial que confiere tanto formar pelos radicales como las micorrizas arbusculares (Carrillo-García *et al.*, 1999). Se debe tomar en consideración que en este análisis los individuos estudiados ya pasaron la fase más crítica de su ciclo de vida, donde pudieron ser más dependientes de una planta nodriza. No se puede descartar que los individuos estudiados estuvieron en sus primeras etapas asociados a nodrizas que con el paso del tiempo murieron.

VI.2. Densidad de esporas y análisis del suelo

VI.2.1. Densidad de esporas

En todas las especies se obtuvieron más esporas en la rizosfera de los individuos bajo el dosel de palo fierro en comparación con la de los individuos en áreas abiertas, y en tres de las cuatro especies más del doble de las esporas bajo el dosel, lo que podría indicar que las mejores condiciones y las características fisicoquímicas del suelo, como mayor porcentaje de materia orgánica y nutrientes analizados, inducen a una mayor esporulación, ya que se ha demostrado

que debajo de ciertas especies de nodrizas, se puede encontrar una mayor abundancia y diversidad de microorganismos beneficiosos en comparación con el suelo desnudo (Molina-Montenegro *et al.*, 2015). La alta cantidad de esporas observadas puede deberse también a que el muestreo del suelo ocurrió al final de la época de lluvias e inicio de la época de sequía, periodo en el que la planta disminuye su actividad metabólica debido a la poca disponibilidad de agua, limitando con esto el aporte de fotosintatos a los HMA, y esto a su vez induce a la esporulación de estos. Por medio de la esporulación los HMA aseguran que cuentan con propágulos viables cuando se reactiva la actividad metabólica en la siguiente temporada de lluvia (Aguilera-Gómez *et al.*, 2007; Aguilar-Fernández *et al.*, 2009).

Aunque los estudios en cuanto a la esporulación de los HMA en zonas áridas siguen siendo pocos, se tienen algunos reportes en zonas áridas y semiáridas del país, sin embargo, en el presente estudio la cantidad de esporas aisladas fue mayor que en dichos reportes. Por ejemplo, en el estudio de Camargo-Ricalde *et al.* (2003), realizado en el Valle de Tehuacán, se reportaron 152 esporas en 100g de suelo seco bajo el dosel de leguminosas arbustivas en la época de sequía. Otro ejemplo es el estudio de Gutiérrez-Ruacho *et al.* (2018) en la rizosfera de *Fouquieria columnaris* en el Desierto Sonorense, donde se encontraron 174 esporas en 100 g de suelo; así mismo, Pezzani *et al.* (2007) obtuvieron 202 esporas en 100 g de suelo seco en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, en el Desierto Chihuahuense. Estas diferencias pueden estar atribuidas a que hay diferentes grados de dependencia de las comunidades de plantas de las diferentes regiones a las interacciones con los HMA, así como a la diferente capacidad de esporulación de las especies de estos (Pezzani *et al.*, 2007).

VI.2.2. Análisis químico del suelo

En cuanto al análisis del suelo, el pH varió de 7.55 a 8.36 siendo este de moderadamente alcalino a alcalino, según Moreno (1978) y Letelier (1967), lo cual señala la probable presencia de carbonato de calcio (Castellanos *et al.*, 2000), que es un componente abundante en suelos de las regiones áridas y semiáridas (López-A *et al.*, 2003). Los resultados obtenidos contrastan con lo reportado por Armenta Calderón *et al.* (2016) en un sitio cercano al área de estudio, donde el suelo tuvo un pH más bajo que varió de ligeramente ácido a ligeramente

alcalino. El porcentaje de materia orgánica varió de 0.76 a 5.48%, clasificándose este suelo desde moderadamente bajo hasta muy alto, según la clasificación de Castellanos *et al.* (2000) para suelos desérticos, quienes mencionan que esta variación puede ser debida a que las altas temperaturas en verano provocan altas tasas de descomposición, además de otros factores influyentes como el tamaño de la copa de la planta nodriza, la tasa de descomposición de la hojarasca y presencia de pastos como el zacate buffel (Roldan-Nicolau *et al.*, 2020). Dichos porcentajes de materia orgánica fueron mayores que los reportados en Armenta Calderón *et al.* (2016).

La concentración de amonio varió de 3.58 a 23.52 ppm y la de nitrato se encontró en un rango de 0.68 a 11.55 ppm. El nitrógeno varió su concentración desde 467.67 a 5495.67 ppm, lo cual, según Moreno (1978) entra en clasificación de suelo pobre hasta extremadamente rico en nitrógeno, por lo que se puede decir que hubo heterogeneidad en la concentración de nitrógeno, sin embargo, este raras veces es un buen indicador de la disponibilidad del nitrógeno, por lo que es más preciso analizar las concentraciones de amonio (Etchevers *et al.*, 1988; Castellanos *et al.*, 2000), las cuales fueron bajas, pudiendo indicar que este se encuentra siendo nitrificado y asimilado por las plantas de manera óptima (Mengel y Kirkby, 2001). La concentración de fósforo total varió de 409.64 a 652.74 ppm, lo que lo ubica en la clase extremadamente rico según la clasificación de Moreno (1978), además se encuentra dentro del rango de variación de fósforo para el suelo, que es de 200 a 5000 ppm según Lindsay (1979).

De esta forma, se ha propuesto que los HMA forman parte de un ciclo en las interacciones de las plantas con el suelo, ya que los hongos mejoran el crecimiento de las plantas por la mejora de la captación de nutrientes, entre más vigorosa sea la planta más suelo puede interceptar, este suelo forma agregados mediante la glomalina y se sigue acumulando, lo que a su vez produce un incremento de nutrientes para la planta y un lugar para que los HMA completen su ciclo de vida (Carrillo-García *et al.*, 1999).

VI.3. Variables del experimento en sombreadero

VI.3.1. Germinación

Las tendencias de germinación en los diferentes tratamientos indican que para pitahaya se presenta mayor germinación cuando el suelo, tanto el de bajo del dosel de palo fierro como el de áreas abiertas, se mantiene con HMA. Por el contrario, podría ser que para sinita, cardón y sahuaro la presencia de inóculo de HMA no sea el factor primordial en su desempeño en esta etapa, sino que los HMA contribuyan en otra forma, como en el crecimiento o sobrevivencia (Bashan *et al.*, 2000).

Se sabe que los porcentajes de germinación se relacionan con las características de los individuos productores de las semillas (Villanueva *et al.*, 2016), así como con el tamaño de estas, ya que semillas grandes tienen mayor capacidad de germinar que las pequeñas, (Brown *et al.*, 2003) debido a la mayor reserva de nutrientes (Leishman *et al.*, 2000). Lo anterior concuerda con los resultados de este estudio, ya que el orden de los porcentajes de germinación de mayor a menor coincide con el orden de mayor a menor de los tamaños de semillas de las cuatro especies de estudio reportados en Bowers and Pierson (2001).

El hecho de que pitahaya haya tenido los porcentajes de germinación más bajos puede atribuirse a que estas semillas tengan embriones inmaduros cuando recién se produjeron los frutos y que alcancen la madurez con el tiempo, ya que se ha observado que algunas cactáceas tienen mayor germinación en semillas de un año o más que en semillas recién obtenidas, lo que les ayuda a formar los bancos de semillas (Flores *et al.*, 2005). En este estudio, se observó la germinación de semillas más de un año después de haber sido plantadas, lo que puede apoyar esta idea.

VI.3.2. Sobrevivencia

Los estudios llevados a cabo tanto en condiciones naturales como controladas han demostrado que las plántulas que provienen de semillas más grandes tienen tasas de sobrevivencia mayores en comparación con las plántulas de semillas pequeñas (Moles y Westoby, 2004), debido a cantidad de reservas, lo que conlleva a un efecto de la variación del tamaño de la

semilla en la germinación, emergencia y crecimiento de las plántulas (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013). Esto último concuerda con los resultados obtenidos, ya que cardón fue la especie con los porcentajes de sobrevivencia más altos y es la especie con la semilla más grande de este estudio. Así mismo, se ha reportado que la velocidad de germinación determina el éxito en el establecimiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996), lo que puede explicar por qué cardón fue la especie con los porcentajes de sobrevivencia más altos, ya que se observó que fue la primera especie en germinar.

Según los porcentajes obtenidos y los resultados de la prueba de comparación de la mediana, la presencia de HMA tuvo un efecto significativo en la sobrevivencia de sinita, que puede ser debido a que las características abióticas del suelo bajo el dosel de nodriza sean potenciadas por los HMA. Sin embargo, este efecto no se encontró en pitahaya, sahuaro y cardón, posiblemente porque que las características del suelo, como mayor concentración de materia orgánica, nutrientes y humedad debajo de la nodriza, hayan favorecido más la sobrevivencia de las plántulas que la asociación con HMA, ya que los porcentajes de sobrevivencia son más altos en ambos tratamientos de suelo de nodriza en las cuatro especies. Esto coincide con lo observado por Bashan *et al.* (2000) donde se concluye que los HMA pueden tener un papel secundario en el establecimiento de cactáceas en una región del Desierto Sonorense en Baja California. De esta forma, es posible que los factores edáficos favorezcan más la sobrevivencia que la asociación con HMA en el área de estudio.

VI.3.3. Crecimiento

En cuanto al crecimiento de plántulas de cactáceas, es bien sabido que el microclima generado por las plantas nodrizas, así como el aumento de nutrientes debajo de las copas de estos, tiene un efecto significativo y positivo en las plántulas (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Sin embargo, la presencia de inóculo de HMA como un factor importante para el crecimiento de plántulas en experimentos sobre nodricismo ha sido poco estudiada, y los escasos estudios en los que se ha considerado se enfocan principalmente en las variables de germinación y sobrevivencia.

En el presente trabajo, los resultados de las pruebas estadísticas para la variable de crecimiento indican que las medianas de este se separan más en función del tipo de suelo que por la presencia de HMA, por lo que, en este estudio, los HMA no tuvieron un efecto notable en la etapa temprana del crecimiento de plántulas de las cuatro especies de cactáceas estudiadas. Lo anterior concuerda con lo encontrado en el estudio de Bashan *et al.* (2009), realizado en el sur del Desierto Sonorense en Baja California, donde se evaluó la sobrevivencia y crecimiento del cardón (*Pachycereus pringlei*) inoculado con HMA en asociación con nodrizas, resultando que la asociación con nodriza mejoró el crecimiento de este, sin embargo, el tratamiento con HMA no mejoró el crecimiento de las plantas los primeros meses, pero esto cambió después de dos años, ya que el efecto de crecimiento mejorado por los HMA fue significativo.

Esto nos indica que probablemente el efecto de los HMA en las plántulas de las especies de estudio sea significativo y visible a mediano plazo, cuando las plántulas enfrenten la sequía del desierto, lo que no fue el caso en este experimento porque se mantuvieron con riego. Esto debido a que una vez que la plántula se establece y adquiere suficiente agua para sobrevivir la primera sequía y pasar a la siguiente etapa de crecimiento, los HMA pueden contribuir a su mayor crecimiento y sobrevivencia, siendo esta respuesta variada en las diferentes especies de cactáceas (Bashan *et al.*, 2000).

VI.3.4. Concentración de nitrógeno y fósforo en el tejido

En cuanto a la determinación de nutrientes en el clorénquima, en tres de las cuatro especies hubo mayor concentración de nitrógeno en el tratamiento NSM, aunque esto sólo fue significativo para sahuaro, la tendencia sugiere que las plántulas de sinita, cardón y sahuaro no dependieron de la presencia de HMA para la adquisición de este nutriente. En el caso de fósforo, en dos de las cuatro especies se encontró mayor concentración de fósforo en el tratamiento NM, por lo cual para sinita y pitahaya posiblemente puede haber un efecto de mejora en la adquisición de nutrientes debido a la presencia de HMA, sin embargo, las diferencias no fueron significativas, por lo que se requiere analizar mayor número de muestras de tejido, así como en diferentes etapas del desarrollo. En un estudio del estado nutrimental de

plantas de nopal micropropagadas se determinó que las plantas colonizadas con inóculo de HMA del Desierto Sonorense mantuvieron mayores concentraciones de macro y micronutrientes en comparación con otras cepas y el control sin inóculo, beneficiando de esta forma el crecimiento de las plantas (Estrada-Luna y Davies, 2007). Lo anterior refuerza la idea de que los HMA pueden tener un efecto en la adquisición de nutrientes y por lo tanto en el crecimiento de las plantas asociadas en el Desierto Sonorense.

VI.3.5. Estatus micorrízico en el experimento

El hecho de que no se observaran estructuras fúngicas como tal en las raíces puede ser debido a que el morfotipo exitoso que se encuentre colonizando en el experimento requiere más tiempo para el desarrollo completo de sus esporas. Además, en el estudio de Estrada-Luna y Davies (2007) no se pudieron observar todas las estructuras fúngicas en un experimento de micropropagación del nopal y lo atribuyen a que se presentó una disminución de la actividad de las micorrizas, probablemente causado por el espacio reducido en las macetas del experimento para el crecimiento de las raíces.

VII. CONCLUSIONES

En este estudio se confirma una mayor presencia y abundancia de hongos micorrízicos arbusculares bajo el dosel de palo fierro en comparación con los sitios fuera de la nodriza. Se encontró que las variables micorrízicas de las cuatro especies de cactus estudiadas tienen una mayor magnitud bajo el dosel de la nodriza, con excepción del porcentaje de pelos radicales, en comparación con los espacios fuera de esta. Sin embargo, el comportamiento de las especies no fue consistente. Este resultado indica la importancia de la asociación micorrízica arbuscular como parte del fenómeno de nodricismo en el desierto.

Se encontró un enriquecimiento del suelo bajo el dosel de la nodriza, al haber claras diferencias en la concentración de las formas disponibles de nitrógeno entre el suelo bajo y fuera del dosel, lo que confirma que la planta nodriza está contribuyendo a formación de las islas de recursos en el área de estudio.

Los resultados del experimento mostraron que la germinación, sobrevivencia y crecimiento de las cuatro especies fueron influenciados por la calidad y procedencia del suelo, ya que los valores de estas variables fueron mayores en sustrato bajo la nodriza en comparación con suelo de áreas abiertas. La respuesta de las especies fue muy variable, y por lo mismo sólo en algunas de ellas se pudieron obtener diferencias significativas entre los tratamientos que sean atribuidas a los hongos micorrízicos arbusculares.

VIII. RECOMENDACIONES

Se recomienda evaluar el efecto de los HMA en un mayor número de especies de cactáceas columnares, para tener una noción más completa en cuanto a si hay efecto de los HMA en esta familia o cuáles son los géneros en particular que se ven más beneficiados por esta asociación. Así mismo, se recomienda realizar experimentos, como el del presente estudio, a largo plazo, para comprobar que los HMA ciertamente tienen un efecto en la sobrevivencia, crecimiento y concentración de nutrientes en cactáceas cuando llegan a ser plantas adultas.

Se recomienda evaluar la transferencia neta de nutrientes en cactáceas, tanto en condiciones naturales como experimentales, por medio de las redes fúngicas de los HMA, para ayudar a la comprensión en cuanto a si estas asociaciones son funcionales en esta familia de plantas, a pesar de que puedan presentar niveles moderados de colonización micorrízica.

Sobre todo, se recomienda realizar más investigaciones en zonas áridas y ampliar las líneas actuales a líneas integrales, con el fin de comprender mejor y tratar de generalizar el conocimiento sobre las asociaciones entre plantas y entre estas y los microorganismos del suelo. Lo anterior con fines de restauración ecológica, así como para poder realizar predicciones sobre el funcionamiento de los ecosistemas áridos en escenarios venideros.

IX. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Fernández, M., V. J. Jaramillo, L. Varela-Fregoso y M. E. Gavito. 2009. Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19:179-186.
- Aguilera-Gómez, L. I., I. Rivas-Manzano, O. Ocampo-Jiménez y V. Olalde Portugal. 2007. Los glomales de las planicies del desierto de Sonora. 127-146 p. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Allen, M. F. 1991. *The ecology of micorrhizae*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Apple, M. 2010. Aspects of micorrhizae in desert plants. 121-134 pp. En Ramawat, K. G. (Ed.). *Desert Plants, Biology and Biotechnology*. Springer. Berlín, Alemania.
- Álvarez-Sánchez, F. J. (Ed.). 2009. *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. Las prensas de ciencias, UNAM. Distrito Federal, México.
- Álvarez-Sánchez, J. y A. Monroy-Ata (Eds). 2008. *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Las prensas de ciencias. Distrito Federal, México.
- Álvarez-Sánchez, J. y J. C. Peña. 2009. La micorriza arbuscular como una herramienta en la restauración ecológica. 7-20 p. En: Álvarez-Sánchez, F. J. (Ed.). *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. Las prensas de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Armenta Calderón, A. D., E. Furrázola Gómez, S. Moreno Salazar, G. Ayala Astorga y A. Ochoa-Meza. 2016. Variación en el estatus micorrízico de leguminosas del desierto sonorense. *Biocencia*, XVIII (1):52-58.
- Bashan, Y., E. A. Davis, A. Carrillo-García, R. G. Linderman. 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Applied Soil Ecology* 14:165-175.
- Bashan, Y., B. Salazar, M. E. Puente, M. Bacilio, y R. Linderman. 2009. Enhanced establishment and growth of giant cardon cactus in an eroded field in the Sonoran Desert using native legume trees as nurse plants aided by plant growth-promoting microorganisms and compost. *Biology and Fertility of Soils* 45(6), 585–594.
- Blanco-Valenzuela, G. G. 2019. Efecto del cambio de uso de suelo de matorral espinoso a pradera de zacate buffel en las asociaciones micorrízicas de dos especies de árboles nativos de Sonora: *Guaiacum coulteri* y *Parkinsonia praecox*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Hermosillo, Sonora, México.

- Bowers, J. E. y E. A. Pierson. 2001. Implications of seed size for seedling survival in *Carnegiea gigantea* and *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *Southwestern Naturalist* 46: 272-281.
- Brown, J., N. J. Enright y B. P. Miller. 2003. Seed production and germination in two rare and three common co-occurring *Acacia* species from southeast Australia. *Austral Ecology* 28: 271-280.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer. Países Bajos.
- Camargo-Ricalde, S. L., S. S. Dhillion y C. Jiménez-González. 2003. Mycorrhizal perennials of the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Mycorrhiza* 13:77-83.
- Carrillo-García A., J. L. León de la Luz, Y. Bashan y G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7:321-335.
- Castellanos, J. Z., J. X. Uvalle-Bueno y A. Aguilar-Santelises. 2000. Manual de interpretación de análisis de suelos y aguas. INCAPA. México.
- Chimal-Sánchez, E., L. López-Medina, R. García-Sánchez. 2009. Obtención de inóculos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) nativos del Valle del Mezquital, Hidalgo. 57-79 p. En: Monroy-Ata A. y R. García-Sánchez (Eds). *Plantas y hongos. Micorrizas arbusculares: un mutualismo esencial en zonas semiáridas*. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Chimal-Sánchez, E., R. García-Sánchez y L. V. Hernández-Cuervas. 2015. Gran riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Micología* 41:15-26.
- Dimmitt, M. A., P. Wentworth Comus y L. M. Brewer (Eds.). 2015. A natural history of the Sonoran Desert. Second Edition. Arizona-Sonora Desert Museum Press, University of California Press. Arizona, Estados Unidos.
- Drezner, T. D. 2007. An analysis of winter temperature and dew point under the canopy of a common Sonoran Desert nurse and the implications for positive plant interactions. *Journal of Arid Environments* 69:554-568.
- Estrada-Luna, A. A. y F. T. Davies Jr. 2007. Estado nutrimental y crecimiento de plantas micropropagadas de nopal (*Opuntia albicarpa* Scheinvar cv. “Reyna”) colonizadas con tres cepas seleccionadas de endomicorrizas. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Etchevers, J. D. 1988. Análisis químico de suelos y plantas. Notas de clase. Centro de edafología, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

- Flores, J., A. Arredondo y E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbinicarpus*: An endangered cacti genus. *Natural Areas Journal* 25: 183-187.
- Franco, A.C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- García-Sánchez, R., A. Monroy Ata y E. Chimal Sánchez. 2007. Hongos micorrícicos arbusculares asociados a diferentes plantas y matorrales del Valle del Mezquital, Hidalgo, México. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Giovannetti, M. y B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol* 84:489-500.
- Godínez-Álvarez, H., y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39(1): 21–31.
- González-Chávez, M. C., A. Alarcón y R. Ferrera-Cerrato. 2007. Biodiversidad funcional de los hongos micorrícicos arbusculares en zonas áridas y semiáridas. 1-26 p. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy-Ata. (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Guadarrama, P. S. Castillo, J. A. Ramos-Zapata, L. V. Hernández-Cuevas y S. L. Camargo-Ricalde. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia* 57: 87–95.
- Gutiérrez-Ruacho, O., M. L. Coronado, F. Sánchez-Teyer, A. Sánchez, A. Gutiérrez y M. Esqueda. 2018. Abundance of rhizospheric bacteria and fungi associated with *Fouquieria columnaris* at Punta Cirio, Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89:541-552.
- Hernández-Cuevas, L. S. Castillo-Argüero, P. Guadarrama-Chávez, Y. Martínez-Orea, M.A. Romero-Romero e I. Sánchez-Gallén. 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Herrera-Peraza, Ricardo A., E. Furrázola, R. Ferrer, R. Fernández Valle y Y. Torres Arias. 2004. Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas*, 35(2):113-123.
- Kyde. M., y A. B. Gould. 2000. Mycorrhizal endosymbiosis. 161-198 p. En: Bacon, C. W. y J. White (Eds.). *Microbial Endophytes*. Marcel Dekker, INC. Nueva York, Estados Unidos.

- Leishman, M. R., I. J. Wright, A.T. Moles, y M. Westoby. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. En: Fenner, M. (Ed.). Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Segunda edición. Cabi. Wallingford, Reino Unido.
- Letelier, A. E. 1967. Manual de fertilizantes para Chile. Banco del Estado, Santiago, Chile.
- Lindsay, W. L. 1979. Chemical equilibria in soils. John Wiley & Sons. Nueva York, Estados Unidos.
- López-A., R., E. Villavicencia-Floriani, M. A., Real-Rosas, J. L. Ramírez-Barajas y B. Murillo-Amador. 2003. Macronutrientes en suelos de desierto con potencial agrícola. *Terra* 21: 333-340.
- Luna-Olvera, A., M. Espino Armendáriz, L. Luna Martínez y J. R. Pacheco Aguilar. 2012. Caracterización de suelos en una localidad tipo que alberga cactáceas prioritarias para su conservación. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4: 672-678.
- Martínez, L.B. y F. I. Pugnaire. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 18(2): 44-54.
- Mengel, K. y E. A. Kirkby. 2001. Principles of plant nutrition. Quinta edición. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos.
- Moles, A.T. y M. Westoby. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106:193–199.
- Molina-Montenegro, M. A., R. Oses, C. Torres-Díaz, C. Atala, M. A. Núñez y C. Armas. 2015. Fungal endophytes associated with roots of nurse cushion species have positive effects on native and invasive beneficiary plants in an alpine ecosystem. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 17:218-226.
- Molina-Montenegro, M. A., R. Oses, C. Atala, C. Torres-Díaz, G. Bolados y P. León-Lobos. 2016. Nurse effect and soil microorganisms are key to improve the establishment of native plants in a semiarid community. *Journal of Arid Environments* 126:54-61.
- Montaño, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Moreno, D. R. 1978. Clasificación de pH del suelo, contenido de sales y nutrientes asimilables. INIA-SARH. México. En: Etchevers, J. D. 1988. Análisis químico de suelos y plantas. Notas de clase. Centro de edafología, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61:1-7.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Núñez-S Palomares, F. 2020. Efecto de la variación estacional y del cambio de uso del suelo sobre los hongos micorrícicos arbusculares asociados a *Pennisetum ciliare*, *Vachellia*

- campechiana* y *Pachycereus pecten-aboriginum*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Hermosillo, Sonora, México.
- Ochoa-Meza, A., M. Esqueda, R. Fernández Valle y R. A. Herrera-Peraza. 2009. Variación estacional de hongos micorrízicos arbusculares asociados con *Agave angustifolia* Haw. en la Sierra Sonorense, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 32:189-199.
- Pezzani, F., R. Guevara, L. Hernández-Cuevas y C. Montaña. 2007. Interacciones micorrícicas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí: hongos micorrizógenos arbusculares y su asociación con gramíneas del Desierto Chihuahuense. 170-193 p. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- 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. *Transactions of the British Mycological Society* 55:158-160.
- Reyes-Quintanar, K. C., A. Alarcón, R. Ferrera-Cerrato y S. Rodríguez-Zaragoza. 2007. Microorganismos asociados a la rizosfera de una población de *Neobuxbaumia tetetzo*, establecida en una zona árida del estado de Puebla, México. 291-313 p. En: Montaña, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy Ata (Eds.). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. Distrito Federal, México.
- Rodríguez-Echeverría, S., C. Armas, N. Piston, S. Hortal y F. I. Pugnaire. 2013. A role of below-ground biota on plant-plant facilitation. *Journal of Ecology* 101:1420-1428.
- Rojas-Aréchiga, M., M. C. Mandujano y J. K. Golubov. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe cactaeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 126:373–386.
- Roldan-Nicolau, E., T. Terrazas, M. Navarrete-Montesinos, T. Pi y C. Tinoco-Ojanguren. 2020. Effect of buffelgrass fires on two Sonoran Desert trees: Bark and structural analyses. *Journal of Arid Environments* 178: 1-7.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.
- SEMARNAT. 2016. *Suelos*. En: Informe de la Situación del Medio Ambiente en México: Compendio de Estadísticas Ambientales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Sieverding, E., J. Friedrichsen y W. Suden. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. *Deutsche Gesellschaft fuer Technische Zusammenarbeit*. Eschborn, Alemania.
- Sortibrán, L., M. Verdú y A. Valiente-Banuet. 2018. A nurse plant benefits from facilitative interactions through mycorrhizae. *Plant biology* 21: 670-676.

- Suzán, H. y V. J. Sosa. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments*, 65:351-362.
- Suzán, H., G. Nabhan y T. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* 7: 635-644.
- Swift, M. J., O. W. Heal y J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford, Reino Unido.
- Turner, R., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert Plants: an ecological atlas*. The University of Arizona Press. Arizona, Estados Unidos.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. *J. Ecol.* 79: 961-972.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity, 535-558 pp. En: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon y A. P. Smith (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman y Hall. Nueva York, Estados Unidos.
- Villanueva, R. M., M. C. Navarro y H. R. Eliosa. 2016. Germinación de tres especies de cactáceas endémicas de México en condiciones asépticas. *Zonas Áridas* 16(1): 1-16.
- Zangaro, W., L. Vergal Rostirola, P. Bochi de Souza, R. De Almeida Alves, L. E. Azevedo, A. B. Lírio Rondina, M. A. Nogueira y R. Carrenho. 2013. Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* 23:221-233.