

1995 - B

088406788

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS
BIOLOGICAS Y AGROPECUARIAS**
DIVISION DE CIENCIAS BIOLOGICAS Y AMBIENTALES



CARACTERIZACION FENOLOGICA Y FISIOLÓGICA DE UNA
POBLACION SILVESTRE DE PITAYO
(STENOCEREUS QUERETAROENSIS(WEBER)BUXBAUM)
ASOCIADA CON MICORRIZAS
VESICULO ARBUSCULAR

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A:

IRMA ESTHER ARCETA GONZALEZ
ZAPOPAN, JALISCO. ENERO DE 1997

Este Trabajo se realizó en el Departamento de Ecología de la División de Ciencias Biológicas y Ambientales de la Universidad de Guadalajara (C.U.C.B.A.), bajo la dirección del Dr Eulogio Pimienta Barrios. Esta Tesis se realizó con el apoyo económico otorgado al proyecto "Relación entre la actividad fotosintética, la variación estacional de carbohidratos y el esfuerzo reproductivo en poblaciones silvestres de pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber)Buxbaum]" auspiciado por el consejo nacional de ciencia y tecnología (Proyecto 0568P-B9506).



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

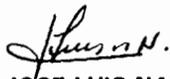
C. IRMA ESTHER ARCETA GONZALEZ
P R E S E N T E.

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis " **CARACTERIZACION FENOLOGICA Y FISIOLÓGICA DE UNA POBLACION SILVESTRE DE pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum) ASOCIADA CON MICORRIZAS DEL TIPO VESICULO-ARBUSCULAR "** para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha tesis al DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS.

A T E N T A M E N T E
" PIENSA Y TRABAJA "
Las Agujas, Zapopan, Jal., Diciembre 02 de 1996


M. EN C. ARTURO OROZCO BAROCIO
PRESIDENTE DEL COMITE DE TITULACION


M. EN C. JOSE LUIS NAVARRETE HEREDIA
SECRETARIO DEL COMITE DE TITULACION

c.c.p. DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS.- Director de Tesis.
c.c.p El expediente del alumno.
AOB/JLNH/memn*

C. M. C. Alfonso E. Islas Rodriguez
DIRECTOR DE LA DIVISION DE CIENCIAS
BIOLOGICAS Y AMBIENTALES DE LA
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

P R E S E N T E

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante IRMA ESTHER ARCETA GONZALEZ codigo 088406788 con el título "Caracterización fenológica y fisiológica de una población silvestre de pitayo [*Stenocereus queretaroensis* (Weber)Buxbaum] asociada con micorrizas del tipo Vesículo-Arbuscular." consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para su autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano su atención que se sirva dar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E,

Las agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., Noviembre de 1996.


Dr. Eulogio Pimienta Barrios
DIRECTOR DE TESIS

SINODALES

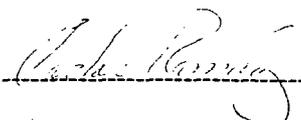
1. M.C. Alejandro Muñoz Urias



2. Biol. Isela L. Alvarez Barajas



3. M.C. Carlos Ramírez Serrano



DEDICATORIAS

A MIS PADRES

FERNANDO E IRMA POR CONFIAR EN MI Y AYUDARME A
SER MEJOR CADA DIA.

A MIS HERMANOS

ELIZABETH, VERONICA, FERNANDO, RAFAEL, PATRICIA,
IVONNE Y ALAN POR SU CARIÑO Y APOYO.

A CANDELARIO

POR EL AMOR, RESPETO Y AYUDA QUE SIEMPRE ME HA
DADO.

A ROSARIO CASTELLANOS

POR CREER EN MI.

AGRADECIMIENTOS

Al Director de este trabajo, Dr. Eulogio Pimienta Barrios por su amistad, apoyo incondicional y permitirme realizar mi deseo de trabajar con micorrizas.

Por su apoyo académico a los sinodales de este trabajo, Biol. Isela Alvarez Barajas, M.C. Carlos Ramírez Serrano y en especial al M.C. Alejandro Muñoz Urias por su apoyo en la realización de este trabajo, pero sobre todo por su amistad.

A la biol. Blanca Catalina Ramírez Hernández por su importante colaboración en la edición final de este trabajo.

A la Biol. Susana Zuloaga por su amistad además de enseñarme a desarrollar las técnicas sobre anatomía vegetal.

Al Dr. Luis Issac Aguilera por su asesoría en las técnicas de determinación del porcentaje de micorrizas.

A la Q.F.B. Lilian Villarino Miranda por su importante contribución en las determinaciones de materia orgánica y textura.

Al Biol. Alejandro Domínguez De la Torre por su amistad, además de su importante contribución en el trabajo de campo.

Al Ing. Pablo Orozco por encausarme en el estudio de las micorrizas.

A las Biólogas Celia Robles Murguía y Lucila Mendez Moran quienes cooperaron en la búsqueda de información sobre esta investigación.

A P. de Biol. Verónica Arceta quien además de compartir conmigo genes, casa, trabajo y escuela, contribuyó en las

- determinaciones de azúcares y concentraciones de esporas.
- Al M.C. Enrique Pimienta Barrios quien con su amistad y ejemplo me ha ayudado a mejorar mi desempeño en el trabajo en campo.
- A la P. de biol. Julia Zañudo Hernandez por su amistad y su indispensable colaboración en las determinaciones de azúcares.
- Al biol. Francisco Jose Cuevas Preciado por su amistad y sus consejos oportunos en la difícil tarea de aprender, además de su contribución en las determinaciones de azúcares.
- A M.C. Cecilia Neri Luna por su amistad y apoyo en la realización de este trabajo.
- A M.C. Martin Huerta por su amistad y por los comentarios acertados en la realización de este trabajo.
- Por su desinteresada colaboración al Dr. Eduardo Lopez Alcocer quien ayudo a realizar las técnicas de extracción de esporas.
- A mis contemporaneos tesisistas Gerardo Hernandez Vera, Ernesto Gutierrez Valencia, Enrico Yopez González, Roberto Acosta, Alexander De Luna y en especial a mi "hermano" Erick De La Barrera, a todos ellos, por su compañía y apoyo durante mi estancia en el laboratorio.
- A mis padres, Fernando e Irma por su apoyo moral y económico en la realización de este trabajo.
- A Candelarios Robles Saldade por su apoyo incondicional y su cariño.
- A mi padrino, M.C. Jose Luis Navarrete Heredia quien con su amistad, asesoría y ejemplo me ha encausado el gusto por la biología.

A la biol. Georgina Quiroz rocha por su apoyo y amistad.

Mi profundo agradecimiento a todos mis compañeros de generación "Bolcheviquez" por los buenos momentos que compartimos juntos durante nuestra formación académica. En especial a mis amigos más cercanos Margarito Mora, Gabriela Silva y Yalma Vargas.

A Josefa Esther Ramírez por su cariño y confianza en mi.

A La Maestra Refugio Vazquez Velasco por sus enseñanzas de dibujo científico.

A Martha Lara y Angélica Velázquez, por las tardes de impresiones.

A Alida Chavez Michel, por su asesoría administrativa.

A los profesores que contribuyeron en mi formación académica.

A los miembros del Departamento de Ecología que me apoyaron en la realización de este trabajo.

Y a todos aquellos que de alguna manera ayudaron en la realización de este trabajo.

INDICE

1. RESUMEN	xii
2. INTRODUCCION	1
3. REVISION DE LITERATURA	3
3.1. Ambiente Arido	3
3.1.1. La relación de la aridez con los seres vivos	3
3.1.2. Importancia de las zonas áridas y semiáridas	5
3.2. Familia Cactácea	6
3.2.1. Características biológicas representativas de las Cactáceas	6
3.2.2. Importancia de la familia de las Cactáceas	7
3.2.3. <i>Stenocereus queretaroensis</i>	8
3.2.3.1. Biología de <i>Stenocereus queretaroensis</i>	9
3.3. Asociación Micorriza	10
3.3.1. Caracterización de la simbiosis micorriza	10
3.3.2. Clasificación de la relación micorriza	12
3.3.2.1. Ectomicorrizas	13
3.3.2.2. Micorrizas Vesículo-Arbuscular	13
3.3.2.3. Micorrizas asociadas a Orquídeas	13
3.3.2.4. Micorrizas Ericales	13
3.3.2.5. Micorrizas Arbustoides	13
3.3.2.6. Micorrizas Monotropoides	14
3.3.2.7. Ectendomicorrizas o Ectoendomicorrizas	14
3.3.3. Importancia de la asociación micorriza para los simbiosites	14
3.4. Condiciones que Determinan la Relación Micorriza	17
3.4.1. Disponibilidad del hospedero a ser colonizado	17
3.4.2. Factores ambientales que intervienen en la relación	18
3.4.3. El suelo como factor determinante de la micorriza	19
3.4.3.1. Factores físicos del suelo	20
3.4.3.2. Factores químicos del suelo	21
3.4.4. Otros factores que intervienen en la relación	24
3.4.4.1. Características del micobionte	24
3.4.4.2. Dispersión	25
3.5. Micorrizas Vesículo-Arbuscular (V-A)	25

3.5.1. Caracterización de la asociación micorriza	25
3.5.2. Fisiología de la micorriza V-A	26
3.5.3. Proceso de colonización y establecimiento del hongo micorrízico	28
3.5.3.1. Germinación de la espora	28
3.5.3.2. Proceso de infección primaria	28
3.5.3.3. Proceso de infección secundaria	31
4 .HIPOTESIS	33
5. OBJETIVO	33
6. MATERIALES Y METODOS	34
6.1. Localización Geográfica del Area de Estudio	34
6.2. Selección y colecta del material biológico	34
6.2.1. Colecta de Raíces	34
6.2.2. Colecta de Segmentos de tallo	35
6.3. Estudio Anatómico y Morfológico de la Raíz	35
6.4. Determinación del Porcentaje de Infección Activa	36
6.5. Extracción y Determinación de Azúcares Solubles	36
6.6. Colecta, Aislamiento y Determinación de Esporas Fúngicas Micorrizables	37
6.7. Determinación de las Características Fisico-químicas del suelo	37
6.7.1. Porcentaje de humedad del suelo	37
6.7.2. pH del suelo	38
6.7.3. Textura del suelo	38
6.7.4. Porcentaje de materia orgánica	38
6.8. Registro de las Principales Fenofases Reproductivas y Vegetativas del pitayo	39
6.9. Registro de los Datos ambientales	39
7. RESULTADOS Y DISCUSION	40
8. CONCLUSIONES	50
9. LITERATURA CITADA	51

INDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Esquema comparativo entre una planta micorrizada y una no micorrizada	11
Figura 2. Proceso de inhibición producido por el fósforo	23
Figura 3. Colonización del hongo micorrízico V-A	27
Figura 4. Secuencia del intercambio de azúcares y Fósforo entre el hongo y la célula vegetal hospedera	29
Figura 5. Esquema comparativo entre el ciclo celular y la vida de la espora	30
Figura 6. Datos climáticos y concentración de esporas en la región de Zacoalco de Torres	41
Cuadro 1. Variación en atributos anatómicos de las raíces de pitayo	44
Figura 8. Principales fenofases del pitayo	46
Figura 9. Concentración de azúcares en pitayo	48
Figura 10. Promedio de gránulos de almidón	49

1. RESUMEN

Actualmente las demandas alimenticias hacen necesario incrementar la productividad agrícola, de manera que se busca las distintas opciones que permitan una producción sostenida de alimentos aun en suelos con baja fertilidad. Una alternativa, puede ser la micorriza Vesículo-Arbuscular (V-A), la cual, se presenta de manera facultativa en los suelos de todas parte del mundo y representa para el vegetal asociado una aportación extra de nutrimento, por lo que la resistencia al estrés de algunos vegetales puede atribuirse, en parte, al beneficio de esta asociación. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue establecer las condiciones determinantes del ambiente así como las características biológicas bajo las cuales se establece la asociación micorrízica V-A en el "pitayo" [*Stenocereus queretaroensis* (Weber)Buxbaum]; especie considerada como una de las plantas frutales más importante que ha sido domesticada en las zonas semiáridas de México. Para ello, de febrero a diciembre del 95, se muestreó una población silvestre de 20 individuos ubicada en la localidad de Zacoalco de Torres, se determinó la fenología y desarrollo anatómico de las raíces de esta especie; asimismo, se estableció el grado de colonización fúngica y las concentraciones de azúcares totales y reductores en raíz y en tallo. Los parámetros registrados para la zona de estudio fueron: temperatura del aire, precipitación pluvial y humedad; en la rizoósfera se registró la concentración de esporas fúngicas, textura, pH y contenido de materia orgánica. De acuerdo con los datos obtenidos, se encontró que el establecimiento de la micorriza V-A en el pitayo se restringió al período de lluvias, ya que es en esta época donde la temperatura y los niveles de humedad permitieron la germinación de las esporas fúngicas dando lugar a la colonización activa, además de acuerdo a la fenología registrada para la planta, en este mismo periodo ocurre el desarrollo de las llamadas "raíces de lluvia" las cuales presentaron las características anatómicas que permitieron la penetración y colonización del hongo.

2. INTRODUCCION

Al aumentar las demandas alimenticias es necesario incrementar la producción agrícola. Una alternativa es elevar la productividad por unidad de superficie; para lograrlo es necesario aplicar cantidades altas de fertilizantes, agua y pesticidas, con lo cual se afecta la estabilidad de los ecosistemas. Otra alternativa es incrementar la superficie agrícola, sin embargo, las tierras disponibles para este fin se encuentran principalmente en las zonas áridas, por lo que se ha planteado la posibilidad lograr una producción sostenida de alimentos en suelos con baja fertilidad que hasta ahora han sido marginados; el mecanismo a seguir es a través de procesos tecnológicos que permitan mantener a un nivel aceptable las sustancias indispensables para el desarrollo vegetal, tales como la materia orgánica y la disponibilidad de nutrimentos.

Una alternativa, puede ser la inoculación con hongos micorrícicos, los cuales colonizan de manera natural las raíces de la mayoría de las plantas vasculares (Jackson y Mason, 1984; Herrera y Ulloa, 1990; Brundrett, 1991). Esta asociación representa para el hongo una fuente indispensable de alimentos, mientras para la planta implica una aportación extra de nutrimentos que en muchos de los casos, no es necesaria (Abbot y Robson, 1984). Sin embargo, se ha comprobado el enorme beneficio que representa para el desarrollo vegetal la colonización fúngica, ya que el hongo invasor actúa en beneficio del vegetal como una red adicional de absorción de minerales, principalmente fósforo, y en algunos casos agua, de modo que las plantas micorrizadas mantienen un mejor desarrollo que las que no lo están (Jackson y Mason, 1984).

En las zonas áridas, la asociación micorriza más común es la vesículo-arbuscular (V-A) (Allen, 1991); de hecho, la distribución de las micorrizas V-A se restringe a suelos con bajo contenido de fósforo (Koide *et al.*, 1988). A pesar de ello, en los ambientes áridos, caracterizados por ser escasos en agua y nutrimentos, es en donde menos se dispone de experiencias sobre el establecimiento y desarrollo de la relación micorrícica; por lo que es necesario conocer los principios biológicos bajo los cuales se desarrolla esta

asociación. En particular, con recursos genéticos de esta zona con potencial de ser incorporados a los sistemas de producción de los ecosistemas áridos.

Una de las especies que actualmente ha cobrado una importancia especial, es el "pitayo" (*Stenocereus queretaroensis*); esta planta, es considerada como la segunda especie frutal nativa más importante de las regiones semiáridas de México, la cual ha sido domesticada en estas zonas. Además, esta especie presenta una serie de adaptaciones biológicas muy peculiares que permiten su desarrollo en suelos rocosos de baja fertilidad (Pimienta y Nobel, 1994; Pimienta y Nobel, en prensa).

En este trabajo se presentan las observaciones de la simbiosis micorrícica (V-A) en una población silvestre de "pitayo" (*Stenocereus queretaroensis*), relacionando esta asociación con la variación estacional de azúcares, la ocurrencia en tiempo de las fenofases vegetativas y reproductivas, así como los cambios anatómicos en raíces asociadas y la variación con las condiciones ambientales que se presentan durante el desarrollo del "pitayo".

3. REVISION DE LITERATURA

3.1 Ambiente Arido

El carácter de aridez es el resultado de la combinación de una serie de factores físicos, químicos y geográficos que en conjunto caracterizan una región como pobre en agua, en donde la evaporación potencial es mayor que la precipitación pluvial (Gómez-Pompa, 1985).

La aridez se presenta en zonas con características muy distintas entre sí, sin embargo, estas regiones coinciden en presentar condiciones ambientales generalmente extremosas (Maldonado, 1983) tales como, un elevado nivel de insolación influenciado por la altitud y longitud, el cual conduce a una evaporación alta (Miller, 1994); límites de temperatura amplios, los que pueden ser muy extremos de una época a otra e inclusive en un mismo día. Suelos que, en general, presentan poca capacidad de retención de agua, ya sea por ser pedregosos, salinos, arenosos (Flores y Valdés, 1990), o por presentar pendientes pronunciadas (Maldonado, 1983); además en este tipo de ambientes la precipitación generalmente es baja (Gómez-Pompa, 1985).

Por definición, se consideran zonas áridas aquellas regiones donde la precipitación es menor de 350 mm al año, la temperatura oscila de 15 a 25°C; estas zonas poseen una cobertura vegetal menor al 70%. Las llamadas zonas semiáridas se caracterizan por presentar rangos de precipitación pluvial anual entre 350 y 600 mm, la temperatura varían de 15 a 25°C. la cobertura vegetal es mayor del 70%, en la cual domina la vegetación de matorral y pastizales (Martínez y Maldonado, 1973).

3.1.1. La relación de la aridez con los seres vivos

Las condiciones drásticas del ambiente árido han ejercido un fuerte impacto sobre los seres vivos nativos, por lo que éstos se han adaptado a dichas condiciones a través del desarrollo de una variedad de formas y hábitos de vida (Flores y Valdés, 1990).

En el caso de los vegetales son muchas las características que les permitieron adaptarse al medio árido; entre las principales adaptaciones morfológicas se encuentran a) la microfilia, que consiste en la modificación de hojas y tallos en espinas a fin de disminuir la superficie de evaporación; b) cutícula gruesa, que en ocasiones presenta revestimientos con ceras o pelos epidérmicos; y c) una alta proporción de tejido parenquimatoso (Bravo-Hollis, 1978).

Una de las adaptaciones fisiológicas más importantes, es lograr una mayor producción fotosintética por unidad de superficie vegetal. Una vía metabólica preferentemente utilizada por algunas especies que habitan en ambientes áridos, es el Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC). Las especies que presentan este tipo de metabolismo, mantienen abiertos los estomas durante la noche, lo cual permite la entrada del bióxido de carbono a los tejidos vegetales; el CO_2 incorporado es almacenado dentro de pequeñas vacuolas en forma de ácidos orgánicos, principalmente en forma de malato. Durante las primeras horas del día, la luz estimula el proceso fotosintético; en esta vía metabólica, la principal fuente de CO_2 que utiliza la planta en la síntesis de carbohidratos, es la descarboxilación del malato almacenado durante la noche, lo cual permite a la planta mantener sus estomas cerrados durante el día, y esto a su vez, disminuye la evotranspiración (Gibson y Nobel, 1986).

En los ambientes áridos las comunidades vegetales que predominan son básicamente pequeñas plantas anuales, suculentas y xerófitas, estas últimas generalmente son bajas, leñosas y muy ramificadas desde la base y pueden llegar a formar grandes comunidades en zonas muy variadas en cuanto a topografía y substrato geológico (Flores y Valdés, 1990).

La suculencia se presenta en especies de distintas familias tales como Crasuláceae y Cactáceae. Esta característica consiste en el engrosamiento de los tejidos parenquimatosos, lo que permite el almacenamiento de grandes cantidades de agua (Curtis, 1990).

El desarrollo de plantas anuales, la gran mayoría gramíneas y compuestas, es posible gracias a que estas especies presentan un ciclo de vida corto, que generalmente ocurre durante el temporal de lluvias, y se mantienen latentes mediante sus semillas en los períodos de extrema sequía (Maldonado, 1983).

3.1.2. Importancia de las zonas áridas y semiáridas

En México, aproximadamente el 67% de la superficie está constituida por zonas áridas o semiáridas (Mosiño, 1983); en estas áreas se encuentran las zonas agrícolas más importantes del país, ya que los principales ríos han sido utilizados como sistemas de riego y en algunos lugares se han implementado mecanismos para la agricultura de temporal. Además, parte de las regiones áridas son utilizadas para el pastoreo abierto (Gómez-Pompa, 1985).

En las regiones áridas y semiáridas se desarrollan un gran número de especies, las cuales son aprovechadas en gran medida por los habitantes de estas zonas. Algunas especies vegetales como el "mezquite" (*Prosopis glandulosa* y *P. juliflora*), el "huizache" (*Acacia farnesiana*) y la "palma semandoca" (*Yucca carnerosana*) son utilizadas como plantas forrajeras. Otras son reconocidas por su utilidad para la industria, como la "candelilla" (*Euphorbia antisiphilitica*) y la "jojoba" (*Simmondsia chinensis*) o para el consumo humano como los "nopalitos" (*Opuntia* spp.). La fauna silvestre es aprovechada como sustento familiar; "tlacuache" (*Didelphis marsupialis*), "tejón" (*Taxidea taxus*) y "conejos" (*Silvilagus* spp.); en algunos casos ciertas especies, son colectadas para ser comercializadas, tal es la "víbora de cascabel" (*Crotalus willardi*) (Gómez-Pompa, 1985).

A pesar de ser zonas muy ricas en diversidad de recursos aprovechables, es necesario incrementar la productividad de estas regiones, ya que están aumentando considerablemente las poblaciones humanas que dependen directamente del consumo o comercialización de dichas especies (Rzedowski, 1983). Para ello, se ha intentado imitar las condiciones ambientales que se presentan en otros ecosistemas con mayor productividad,

implementado una serie de técnicas que pretenden incorporar, generalmente a través de métodos muy costosos, elementos que no se presentan de manera natural en dichas regiones, situación que resulta no redituable (Pimienta-Barrios, 1990); por lo que, el mejor aprovechamiento de los recursos naturales debe ser ajustado a las características propias de la especie y del ambiente; es a partir de estas condiciones como se pueden establecer los sistemas de producción. Los organismos nativos de los ambientes áridos, no se desarrollan en condiciones de estrés, sino que las características que éstos presentan son el resultado de una serie de procesos de adaptación a las condiciones drásticas del ambiente. Por lo anterior, el aprovechamiento de las regiones áridas depende en gran medida, de conocer las características de cada una de las especies, así como las relaciones naturales que mantienen entre sí los organismos como con el medio físico.

3.2. Familia Cactáceae

Entre la gran diversidad de grupos vegetales desarrollados en los ambientes áridos, merecen una atención especial la familia Cactácea. Este taxa, se desarrolla en distintos tipos de vegetación, sin embargo, las cactáceas son reconocidas por ser abundantes en las regiones áridas y semiáridas de América.

Este grupo vegetal se distribuye desde Canadá hasta el estrecho de Magallanes en América del sur; actualmente algunos géneros como *Opuntia* y *Rhipsalis* se desarrollan fuera de este continente (Bravo-Hollis 1978; Gibson y Nobel, 1986).

3.2.1. Características biológicas representativas de las Cactáceas

A pesar de presentar hábitos y estructuras semejantes a otras dicotiledóneas, este grupo vegetal muestra una amplia variedad de adaptaciones altamente especializadas a la aridez, tales como el tejido parenquimatoso, responsable de la succulencia de estas plantas, la formación de gloquidios, espinas y cutícula gruesa (Gibson y Nobel, 1986).

Una característica muy importante que ha permitido el desarrollo vegetal, es la morfología de sus raíces, que en general permite una rápida absorción de agua; de hecho, en la mayoría de las cactáceas columnares esta estructura se presenta de manera muy singular, ya que el sistema radical está constituido básicamente por una densa y extendida capa de raíces secundarias desarrolladas a una profundidad no mayor de 30 cm, la cual, actúa como un sistema de fijación y permite una rápida absorción durante la época de lluvia a través de la formación de numerosas raicillas de temporal llamadas "raíces de lluvia" (Gibson y Nobel, 1986).

3.2.2. Importancia de la familia de las Cactáceas

Tanto en México como en el extranjero, este grupo vegetal es bien cotizado en el ámbito comercial, ya que muchas de sus especies presentan formas exóticas, difíciles de igualar en otros grupos vegetales (Hernández y Godínez, 1994). Pero su valor más importante, desde un punto de vista económico, es su trascendencia antropogénica, ya que este grupo vegetal, tanto en la antigüedad como en la actualidad ha sido aprovechado en las actividades humanas, ya sea como plantas medicinales (e.g. "nopales" y "joconostle"), o como plantas comestibles (consumidas por sus frutos como las "tunas", "garambullos" y "pitayas", o son comidas como verduras como los "nopalitos"). De hecho, en algunas regiones, las cactáceas son empleados en algunas actividades religiosas por ejemplo, el "peyote" es utilizado por los Huicholes en algunas ceremonias religiosas, ya que estos consideran esta planta como parte de su trilogía religiosa (UNAM, 1989). Las cactáceas además de ser utilizadas para cubrir algunas de las necesidades básicas dentro del núcleo familiar, un número considerable de especies de este grupo vegetal son cultivados en solares y huertos familiares para ser comercializadas, de hecho, algunas llegan a ser producidas a niveles industriales para la fabricación de algunos productos como dulces o shampoos (Bravo-Hollis, 1978).

México, es considerado como el centro de concentración de cactáceas más importante, con un alto número de endemismos a

nivel genérico (73%) y específico (78%). La mayoría de estas especies, habitan en zonas áridas y semiáridas del país (Hernández y Godínez, 1994).

Las regiones áridas y semiáridas son consideradas como frágiles, por lo que las especies permanentes, como las cactáceas son muy importantes, ya que presentan una serie de características que además de permitir su propia sobrevivencia, ayudan al desarrollo de otros organismos. Tal es el caso de algunos miembros de esta familia, que por efecto de sus masas radicales logran evitar la erosión de los suelos. Otro ejemplo de la importancia de este taxa, es la función de algunas cactáceas columnares, las cuales, sirven de refugio de algunos animales como roedores o aves. Una propiedad muy importante, es la capacidad de retención de agua en el tejido parequimatoso, el cual es utilizado como alimento por algunos organismos (Gibson y Nobel, 1986).

La mayoría de los habitantes de los asentamientos humanos desarrollados en los ambiente áridos y semiáridos viven en condiciones de extrema miseria, por lo que resulta sumamente importante cubrir las necesidades al menor costo antropogénico posible, una manera factible de lograrlo, es a través de los recursos naturales nativos aprovechables.

3.2.3. *Stenocereus queretaroensis*

De las especies frutales nativas, después de la "tuna", la "pitaya" (*Stenocereus queretaroensis*) es considerada como una de las especie más importante que ha sido domesticada en las regiones áridas de México.

Se le conoce como "pitayo de querétaro" y se caracteriza por la presencia de aréolas negras; se distribuye dentro de México en los Estados de Colima, Guanajuato, Jalisco, Michoacán y Querétaro, (Bravo-Hollis, 1978). A pesar de ser un fruto de temporal, la pitaya fresca es comercializada y su venta aporta ingresos superiores a los obtenidos a partir de las especies vegetales tradicionales; ya que es a través de la colecta en pitayos

silvestres o por medio del cultivo en pequeños solares o huertos familiares como se obtiene el fruto; lo cual representa un costo antropogénico bajo (Pimienta y Nobel, 1994).

3.2.3.1. Biología de *Stenocereus queretaroensis*

El pitayo presenta un comportamiento fenológico muy interesante, ya que el desarrollo reproductivo y vegetativo, los realiza durante el período de estiaje (Domínguez, 1995), lo que le permite no competir con otras especies de la vegetación asociada por factores importantes tales como la energía lumínica, ya que esta especie se desarrolla de manera natural dentro de la vegetación de bosque tropical caducifolio, la cual, es caracterizada porque las especies arbóreas pierden su follaje durante el período de estiaje, condición que permite al pitayo evitar los sombreados durante su fase más activa (Pimienta, *et al.*, 1995).

Esta especie, acumula azúcares solubles durante dos períodos, el primero ocurre al principio de verano y el segundo, se realiza al inicio del invierno, ambos coinciden con la finalización de algunas de las fases de crecimiento de la planta, ya sea reproductiva o vegetativa (Robles, 1994). Por lo que se considera que esta especie presenta el modelo reserva-pulso, es decir, que presenta períodos establecidos, donde la planta asimila carbohidratos; los cuales, se encuentran muy ligados a los eventos fenológicos de la especie (Pimienta *et al.*, 1995).

Además, presenta un crecimiento reproductivo asincrónico, es decir, que se pueden encontrar en un mismo individuo, distintos niveles de desarrollo de los órganos reproductivos, desde estadios iniciales hasta frutos bien desarrollados, lo que permite que existan frutos maduros, durante aproximadamente dos meses; factor importante para la comercialización del mismo (Lomelí y Pimienta, 1993). Su fruto es de forma globosa hasta ovoide, de aproximadamente 10 cm de largo y presenta espinas largas (Bravo-Hollis, 1978).

El pitayo silvestre es considerada como una especie ubicua, ya que se desarrolla bajo una amplia gama de condiciones

ambientales (Huerta, 1995); pero se ha observado que tiene la facultad de desarrollarse sobre suelos rocosos (Pimienta y Nobel, 1995).

3.3. Asociación Micorriza

La micorriza es la asociación benéfica entre las hifas de un hongo y las raíces de las plantas vasculares, o bien con rizoides de algunas briofitas (Azcon y Barea, 1980). Esta asociación puede ser simbiótica, es decir que ambos organismos presentan una dependencia muy estrecha y se encuentran obligados a vivir siempre en sociedad, o puede ser de tipo mutualista, en donde uno de ellos, generalmente el vegetal, logra sobrevivir sin la asociación (Estrada, 1973). Se considera que más de 6,000 especies de hongos son capaces de establecer la relación micorriza con más de 240,000 especies de plantas (Bonafante y Perotto, 1995).

3.3.1. Caracterización de la simbiosis micorriza

La asociación consiste en el intercambio de sustancias nutritivas; el fitobionte por medio de las hifas externas, las cuales llegan más allá de la zona de agotamiento que rodea al vegetal, logra absorber sustancias nutritivas, por lo que las estructuras vegetativas del hongo actúan como una superficie adicional de absorción al área de la raíz (Valdés, 1989) (Figura 1). Las sustancias obtenidas son llevadas hasta el interior del vegetal por medio de la red hifal, y de esta manera, se incrementa la cantidad de minerales absorbidos, principalmente de PO_3 (Cooper y Tinker, 1978) y de otros micronutrientes como NO_3 , K, Ca, Mg, Cl, SO_4 , (Buwalda *et al.*, 1983) Cu y Zn (Valdés, 1989). Además se ha observado que en algunos casos aumenta la absorción de agua (Cui y Nobel, 1992).

Por su parte, el vegetal le proporciona al hongo compuestos carbonados procedentes de la fotosíntesis, además de un nicho ecológico donde éste puede desarrollarse (Azcon y Barea, 1980; Hayman, 1983).

El mecanismo por el cual se lleva a cabo el traspaso de sustancias entre el hongo y el vegetal es bidireccional y también es selectivo, ya que sólo algunas sustancias son trasladadas (Hayman, 1983).

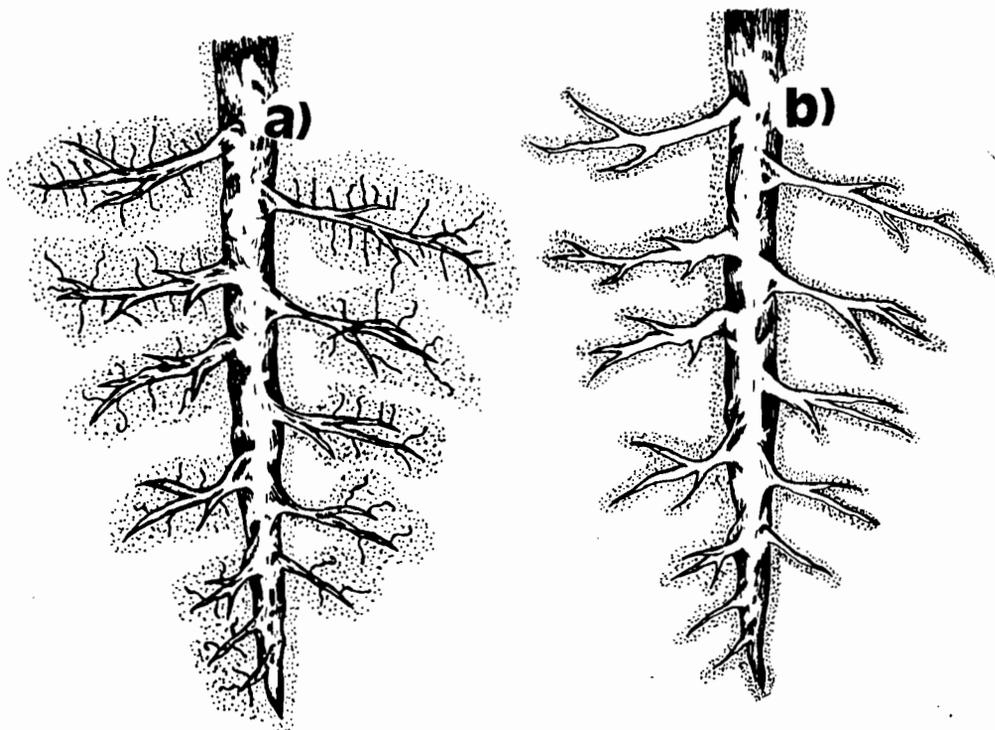


Figura 1. Esquema comparativo entre una planta micorrizada (a) y una no micorrizada (b). En ambas se observa (zona punteada) la porción de suelo a partir del cual logran absorber los nutrientes (Azcon y Barea, 1980).

La asociación micorriza es considerada como inespecífica, ya que varias especies de hongos pueden colonizar al mismo tiempo a un individuo, y al ciclo siguiente, pueden o no continuar las mismas especies fúngicas como colonizadoras (Jackson y Manson, 1984).

Esta relación es caracterizada de acuerdo a la planta y al hongo involucrados, así como a las condiciones ambientales en donde la asociación se presenta, por lo que puede llegar a ser muy variable (Rothwell *et al.*, 1983).

3.3.2. Clasificación de la relación micorriza

Anteriormente, la asociación micorriza era clasificada con base en la zona de desarrollo de la hifa, en dos grupos: las ectomicorrizas (en las que las hifas no penetran a las células corticales) y las endomicorrizas (en las que, las estructuras fúngicas penetran al interior celular). Sin embargo, por las variaciones morfológicas y anatómicas, así como por las relaciones ecológicas de los organismos involucrados, fue necesario hacer una subdivisión de este segundo grupo. De acuerdo a Peterson y Farquhar (1994) en la actualidad se considera la clasificación siguiente:

GRUPOS ANTERIORES

-ECTOMICORRIZAS
-ENDOMICORRIZAS

GRUPOS ACTUALES

* ECTOMICORRIZAS
* VESICULO-ARBUSCULAR
* ASOCIADAS A ORQUIDEAS
* ASOCIADAS A LAS ERICALES
* ARBUSTOIDES
* MONOTROPOIDES
* ECTOENDOMICORRIZAS

3.3.2.1. Ectomicorrizas.

Se caracterizan por la formación de un manto que cubre la raíz, las hifas internas se desarrollan intercelularmente formando un red llamada de Hartig. Se desarrollan principalmente en especies de interés forestal (pinos, abetos, robles, eucaliptos, etcetera) (Peterson y Farquhar, *Op.cit.*).

3.3.2.2. Micorrizas Vesículo-Arbuscular.

Se caracterizan por la presencia de dos tipos de estructuras: las vesículas que son hinchamientos en la parte terminal de la hifa y se encuentran intra o extracelularmente, y los arbuscúlos, de forma ramificada, los cuales se desarrollan en el interior de las células corticales. También, son conocidas como micorrizas arbusculares, ya que algunas de las especies de hongos involucrados en la asociación, no llegan a formar vesículas (Tester *et al.*, 1987). Este tipo de asociación es el más común, se encuentra en los suelos de todo el mundo así como en un gran número de especies vegetales (Peterson y Farquhar, *Op. Cit.*).

3.3.2.3. Micorrizas de Orquídeas.

La gran mayoría de los miembros de la familia de las orquídeas, se encuentran relacionadas íntimamente con alguna especie de hongo micorrícico, el cual, además de proveer al vegetal de minerales, le proporciona sustancias carbonatadas procedentes de materia orgánica en descomposición, nutrimentos que resultan indispensable para la sobrevivencia de muchas orquídeas, ya que en sus primeros estadios de vida, muchas de ellas no producen alimento a través del proceso fotosintético (Jackson y Mason, 1984).

3.3.2.4. Micorrizas Ericales.

Se presenta en muchos de los miembros de este orden (Ericales); recientemente, se han realizado múltiples investigaciones acerca del papel que desempeña la asociación micorriza en la sucesión vegetal, principalmente en suelos pobres en nitrógeno (Peterson y Farquhar, *Op. Cit.*)

3.3.2.5. Micorrizas Arbustoides.

Son muy similares a las micorrizas ericales, de hecho, se presenta en especies del mismo orden, por ello son consideradas por algunos autores como un subtipo de este grupo. Sin embargo, presentan algunas diferencias significativas ya que los fitobiontes involucrados poseen características muy similares a las especies forestales micorrizables. En este tipo de asociación se llega a formar una típica red de Hartig, pero las hifas sí penetran dentro de

las células corticales (Peterson y Farquhar, *Op. Cit.*).

3.3.2.6. Micorrizas Monotropoides.

Este tipo se limita a un pequeño grupo de la subfamilia Monotropoideae (de ahí su nombre). Este taxa pertenece al orden los Ericales por lo que son, al igual que las micorrizas arbustoides, consideradas por algunos autores como un subgrupo de las micorrizas ericales. Presenta una colonización muy similar a la de las ectomicorrizas pero fabrica un manto fúngico con múltiples capas. En este caso el micobionte tiene la capacidad de trasladar al vegetal involucrado compuestos carbonados (Peterson y Farquhar, *Op. Cit.*).

3.3.2.7. Ectomicorrizas o Ectoendomicorrizas.

En este tipo de asociación se forma un manto exterior al igual que las ectomicorrizas, pero las hifas internas llegan a penetrar las células parenquimatosas, como es el caso de las anteriormente llamadas endomicorrizas (Peterson y Farquhar, *Op.cit.*).

3.3.3. Importancia de la Asociación Micorriza Para los Simbiontes

Hace 400 millones de años las plantas comenzaron a colonizar la Tierra, para ello, fue necesario una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas (Zimmermann, 1976). Algunas teorías explican, que la colonización vegetal fue posible, en parte, gracias a que distintos microorganismos se encontraban asociados con las primeras especies fotosintéticas terrestres (Malloch *et al.*, 1980; Malloch, 1987; Morton, 1990) lo cual, permitió que los primeros vegetales lograran absorber los nutrimentos esenciales de aquellos suelos pobres. Esta teoría se encuentra respaldada por los registros fósiles, ya que en microfotografías tomadas a los rizoides del fósil vegetal más antiguo (género *Rhynia*) se encontraron estructuras fúngicas muy similares a las ahora desarrolladas por los hongos micorrícicos V-A, por lo que se considera que la evolución vegetal ha ido de la mano con el desarrollo de la asociación micorriza (Newsham *et al.*, 1995).

Actualmente, más del 90% de las especies vegetales mantienen algún tipo de relación micorrícica, la cual es de suma importancia para una buena parte de los fitobiontes. Por ejemplo, en géneros forestales como *Pinus* y *Quercus* se ha observado que solo se logra la germinación de la semilla si ésta se encuentra en relación directa con las estructuras de un hongo micorrícico (Fortin *et al.*, 1983). En el caso de algunas especies que no realizan el proceso fotosintético, condición que se presenta en los primeros estadios de desarrollo la mayoría de las especies de orquídeas, resulta indispensable la asociación; ya que el micobionte tiene la capacidad de aportar compuestos carbonados (Jackson y Mason, 1984).

La importancia ecológica de esta asociación, no sólo se limita a pequeños grupos vegetales como en los casos anteriores, ya que también resulta muy importante para el desarrollo del fitobionte cuando se encuentra expuesto a condiciones extremas, donde, por efecto de la micorriza, la planta es capaz de mejorar su tolerancia a tal estrés (Cudlin *et al.*, 1983).

Al incrementar la disponibilidad de sustancias esenciales para el vegetal, se producen una serie de cambios en el equilibrio hormonal (Gianinazzi y Gianinazzi, 1983; Mg *et al.*, 1982; Peterson y Bonafante, 1994). En algunos trabajos, se ha observado que la producción de biomasa llega a ser hasta más del doble con respecto de plantas no micorrizadas (Rincón *et al.*, 1993). También se ha observado que el período de floración es más prolongado en individuos colonizados (Koide *et al.*, 1988); y llega a presentarse un aumento en el área foliar (Huante *et al.*, 1993).

Estas modificaciones producen, a su vez, una serie de ventajas, entre las más destacables se encuentran: la resistencia a agentes patógenos, cambios en la conductividad hidráulica y mayor tolerancia a la sequía (Cui y Nobel, 1992); una mejor tolerancia a sustancias tóxicas (Cudlín y Mejstrik, 1983); a valores de pH adversos y a límites de temperaturas extremas (Allen, 1991).

La micorriza se presenta de manera natural en todos los

ecosistemas y resulta indispensable para la sobrevivencia vegetal en algunos de ellos. En los ecosistemas tropicales, muchas de las especies presentan una asociación micorrícica obligada con algún tipo de hongo, ya que estas zonas se presentan suelos con concentraciones muy bajas de fósforo, elemento que principalmente puede traslocar el hongo (Khasa *et al.*, 1992). Esta limitante del desarrollo vegetal, se presenta en la mayoría de los suelos no fertilizados, de modo que el incremento mineral proporcionado por la asociación, resulta muy importante para la mayoría de las plantas silvestres.

Actualmente a través de múltiples investigaciones, se intenta conocer el beneficio proporcionado por la asociación micorriza al vegetal, de manera que la mayoría de los trabajos están orientados en un mismo sentido. Generalmente, estos trabajos se realizan en una sola especie vegetal, la cual, es seleccionada por su importancia económica (básicamente especies forestales o comestibles) (Lee y Koo, 1983; Daniels y Bloom, 1986); o bien, la especie es elegida por poseer características que puedan ser utilizadas como parámetro de comparación con otras especies. Los tratamientos consisten en someter la relación bajo una condición particular (Berta y Bonafante, 1983) y evaluar el efecto en el hospedero. La asociación generalmente se estudia a nivel de invernadero (Habib, 1983; Richter y Bruhn, 1989). Lo que se pretende con esto, es establecer las condiciones precisas con las que se maximice el beneficio proporcionado por la micorriza para el vegetal.

Recientemente, han cobrado gran importancia las investigaciones referentes al micobionte, ya que la capacidad de traslocación y transferencia de nutrimentos, varía de un hongo a otro (Lee y Koo, 1983), por lo que a pesar de que la relación no es específica, si se observan preferencias por algunas especies fúngicas (Richter y Bruhn, 1990), este fenómeno se ha observado en condiciones naturales y también se ha establecido en invernaderos por efecto de la inoculación artificial (Váldes *et al.*, 1993). Esta última resulta muy importante en especies forestales (Richter y Bruhn, 1986). Existen programas de reforestación en los

que se utilizan plántulas inoculadas con hongos micorrícicos. Para ello, son necesarias grandes cantidades de inóculo fúngico, generalmente esporas, que pueden ser obtenidas mediante el cultivo *in vitro* del hongo (David *et al.*, 1983).

En un futuro se plantea utilizar la asociación micorriza como un "abono" natural que permita un mejor desarrollo vegetal a un costo menor que el de los fertilizantes. Además, esta relación ofrece la ventaja de disminuir algunas de las repercusiones que tiene la agricultura intensiva sobre los ecosistemas naturales (Hoffman y Carroll, 1995).

3.4. Condiciones que Determinan la Relación Micorriza

3.4.1. Disponibilidad del hospedero a ser colonizado

La respuesta a la asociación varía en función de muchos factores, uno de los más importantes es la disponibilidad de la especie vegetal a ser micorrizada (Daniels y Bloom, 1986). Las características del fitobionte pueden llegar a determinar si es formada o no la asociación. De hecho, existen algunas especies que son típicamente no micorrizables; tal es el caso de la mayoría de los miembros de algunas familias como Aizoaceae, Chenopodaceae, Caryophyllaceae. Estos organismos vegetales exudan o almacenan en las células corticales componentes fungicidas (Tester *et al.*, 1987), lo cual no permite la invasión del hongo micorrícico.

Las características del ficobionte juegan un papel muy importante en el grado de colonización del hongo, ya que éste puede limitar el proceso de la invasión fúngica. Una de las características fundamentales, es la cantidad de productos fotosintéticos que puede proporcionarle el vegetal al micobionte; aunque poco se conoce sobre el tipo de sustancias carbonadas que son utilizables por el hongo, y la manera en que estas son puestas a su disposición, se ha observado que la acumulación de carbohidratos a nivel de la raíz, estimula el crecimiento de la micorriza (Safir y Duniway, 1984). Ferguson Y Menge (1982)

indican que existe una correlación entre los niveles de azúcares en los exudados de la raíz y la producción de esporas, así como con la colonización activa.

Una estructura vegetal determinante en el grado de colonización, es la raíz; ya que existen sistemas radicales típicamente micorrizables, caracterizados por formar raíces gruesas y con escasos pelos radiculares (Valdés, 1989), es decir, al aumentar el número de raíces laterales, disminuye la dependencia de la planta hacia el hongo (Hetrick *et al.*, 1991). Asimismo, se ha demostrado que la rizoósfera es una zona que estimula el desarrollo de muchos microorganismos o en un momento dado, puede inhibirlo; debido a que en esta región se liberan sustancias nutritivas por la planta, tales como exudados de la raíz o células senescentes que sirven de alimento a dichos organismos (Burges y Raw, 1971).

Los árboles presentan una tendencia mayor a ser colonizados que las plantas herbáceas; esto se debe, quizás, a que existe menos probabilidad de colonizar raíces de poco tiempo de duración (Malloch *et al.*, 1980).

De manera indirecta, la asociación también puede ser mermada si existe alguna factor que afecte la actividad fotosintética de la planta, por ejemplo, una irradiación mínima o alguna enfermedad que induzca la defoliación, (Gianinazzi y Gianinazzi, 1983).

3.4.2. Factores ambientales que intervienen en la relación

Además de la susceptibilidad del hospedero para ser micorrizado, también los factores ambientales pueden influir de manera directa o indirecta en el desarrollo de la asociación; o en un momento dado, determinan que ésta no se presente, por ejemplo, se ha observado que al someter al fitobionte a la sombra, se reduce la infección, ya que existe una colonización menor y poco desarrollo fúngico (Martínez *et al.*, 1987).

Furlan y Fortin (1977) estudiaron el efecto de la luz en el desarrollo y reproducción de plantas de cebolla inoculadas con hongos micorrícicos V-A. Varias parcelas de plantas de cebolla, fueron sometidas a cuatro intensidades luminosas. De cada tratamiento se evaluó el peso seco de los vegetales y se observó, que las plantas micorrizadas sometidas a un intensidad de luz alta (20 Klux) presentan mayores beneficios en comparación con plantas no micorrizadas o con plantas micorrizadas pero a bajas intensidades de luz. Es decir, que ambos factores; intensidad luminosa y micorriza, favorecen el desarrollo vegetal. Esto se debe, según explican los autores, a un alto grado de maduración de esporas (que da lugar a un colonización fúngica muy activa). Además, la colonización activa es asociada con un mayor número de carbohidratos disponibles, ya que por efecto de la luz y una mejor nutrición vegetal, se observa una mayor tasa fotosintética, por lo que aumenta la cantidad de carbohidratos disponibles para la alimentación del micobionte.

El desarrollo del cuerpo vegetativo fúngico se ve muy influenciado por la probabilidad de que el propágulo fúngico, generalmente la espora, logre un punto de conexión primaria con el sistema radical (Sanders y Sheikh, 1993), por lo que las condiciones ambientales que influyen en la viabilidad de la espora son de suma importancia, sin embargo, básicamente son las condiciones del suelo las que limitan la asociación (Hayman, 1983; Valdés, 1989), ya que es en este medio donde se lleva a cabo la colonización.

3.4.3 El suelo como factor determinante de la micorriza

Se denomina suelo a la porción exterior de la corteza terrestre que mediante la acción de agentes atmosféricos (intemperización) y a la incorporación de sustancias orgánicas se han hecho aptas para el crecimiento de las plantas (Foth, 1986).

Las características tanto físicas como químicas del suelo están determinadas básicamente por el tipo de roca madre (Sutton y Harmon, 1976) y de las condiciones atmosféricas predominantes

de las regiones térreas; la combinación de ambos factores dan lugar una gran variedad de géneros de suelos.

A pesar de que la infección micorriza presenta una amplia distribución en los suelos de todas partes del mundo (Daniels, 1984), se ha observado en múltiples trabajos, las limitaciones producidas por algunos factores físicos del suelo, como la temperatura (Furlan y Fortin, 1973), humedad (Safir y Duniway, 1984); y de algunos factores químicos, básicamente el pH, así como la concentración de nutrimentos, principalmente de fósforo (Fredeen y Terry, 1988).

3.4.3.1 Factores físicos del suelo.

La temperatura del suelo puede llegar a ser un factor determinante en las relaciones micorrícicas. Furlan y Fortin (1973), en un experimento realizado en plantas de cebolla inoculadas con la especie fúngica *Endogone calospora*, determinaron que existe una relación positiva entre la temperatura del suelo y la asociación micorrícica; ya que de acuerdo a la intensidad de la temperatura varía el nivel de colonización, encontrando que el umbral óptimo de temperaturas varía de 21-26°C.

Koske (1987), observó que a mayor temperatura existe una mayor densidad de esporas. De modo, que la temperatura actúa directamente en la germinación de las esporas e indirectamente también puede influir al aumentar o afectar el crecimiento de la planta.

Indirectamente algunas condiciones edáficas al influir en el desarrollo de la planta, influyen en la relación, ya que a pesar de que el desarrollo del sistema radical es controlado genéticamente, éste se ve muy influenciado por las características del suelo (Salisbury y Ross, 1994). La textura, es un factor importante para el desarrollo de la plantas, ya que en cierto grado determina las condiciones físicas y químicas que influyen en el desarrollo vegetal, como el tamaño de los poros que determinan los espacios aéreos (Foth, 1986). Por ejemplo, los suelos con gran contenido de arcilla retardan el crecimiento de la raíz y por consiguiente disminuyen

también la extensión y el grado de ramificaciones radicales, mientras que los suelos arenosos facilitan el desarrollo radical (Foth, 1986). La textura, también influye en la velocidad en la que la humedad y los nutrimentos se lixivian en los horizontes (Safir y Duniway, 1984).

La cantidad de agua del suelo es un factor determinante en la germinación de la espora, ya que durante el período de lluvias es cuando se registra el mayor número de brotes germinales, debido a que éstas requieren de un nivel de saturación, el cual determina la germinación de la esporas, con algunas excepciones se ha observado que a bajo porcentaje de humedad también se puede favorecer la germinación, siempre y cuando se mantenga durante largo tiempo la espora en contacto con las partículas del agua (Daniels, 1984). De manera indirecta, la concentración de agua en el suelo se encuentra ligada a la movilización de los nutrimentos, ya que en condiciones de sequía extrema no se forma el gradiente necesario para la circulación de los iones, por lo que se ve afectada la nutrición vegetal y por consecuencia el desarrollo de su simbiote (Safir y Duniway, 1984).

3.4.3.2. Factores químicos del suelo.

El potencial de Hidrógeno (pH) es un factor determinante en el grado de colonización de los hongos micorrícicos, ya que como todo sistema viviente, las esporas fúngicas se desarrollan dentro de un límite específico de pH (Hamel *et al.*, 1994). Este factor, está regulado básicamente por dos factores: el contenido de materia orgánica y la cantidad y tipo de cationes (Fitzpatrick, 1980) tales como el PO_3 utilizables y en cierta medida también por la solubilidad y viabilidad de otros elementos encontrados en la zonas cercanas a la raíz, como Cu, Zn, y Mg (Safir y Duniway, 1984). Por otro lado, el pH también tiende a correlacionarse con la precipitación, ya que a medida que ésta aumentan, el pH disminuye; esto se debe a el agotamiento de cationes básicos libres (Fitzpatrick, 1980).

La concentración de nutrimentos es un factor que interviene directamente en el desarrollo de la infección. Uno de los principales

elementos es el fósforo. Ya que se ha observado que generalmente una alta concentración de este elemento conduce a una colonización mínima (Fredeen y Terry, 1988). Esta situación se atribuye al efecto que producido por altas concentración de fosfolípidos en la membrana celular (Harris y Paul, 1987), lo cual influye negativamente en las densidades de microorganismos de la rizoosfera vegetal (Fries *et al.*, 1985) (Figura 2). En otro sentido, las altas concentraciones de fósforo también influye en el aumento en la producción de fenoles lo cual conduce a que las raíces jóvenes engrosen más rápidamente; y esto a su vez, impide que los tubos germinales de las esporas fúngicas penetren en la raíz (González y Ferrera, 1994). Por lo que el desarrollo de la micorriza es más eficiente en suelos con bajo contenido de fósforo que en zonas abonadas (Koide *et al.*, 1988).

Algunas plantas micorrizadas pueden obtener beneficios sin importar el nivel de fósforo, a este tipo de especies se les conoce con el nombre de especies independientes (Valdés, 1989). Es en donde la micorriza influye notablemente en la nutrición fosfatada de la planta, ya que ésta se incrementa notablemente al reducirse el contenido de agua en el suelo (Valdés, 1989), debido a que la condición de sequía inmoviliza los iones libres (Safir y Duniway, 1984).

Existen otros elementos, que de manera indirecta, modifican la incidencia de la asociación, un ejemplo es cuando las bases de calcio y magnesio son abundantes, disminuyen la longitud de la raíz (Anderson y Liberta, 1992). Asimismo, al agregar nitratos se observa una aumento en la cantidad de fósforo absorbido por el vegetal; el mismo efecto se observa al agregar iones de calcio (Furlan y Bernier, 1989).

En general, el contenido de cada uno de los elementos, varía la eficiencia del sistema micorriza, ya que la absorción, tanto de las raíces como del hongo micorrícico depende del gradiente de concentración de cada uno de los nutrimentos, además de los procesos de humedad y del transporte de iones propios del tipo suelo (Fahey, 1992).

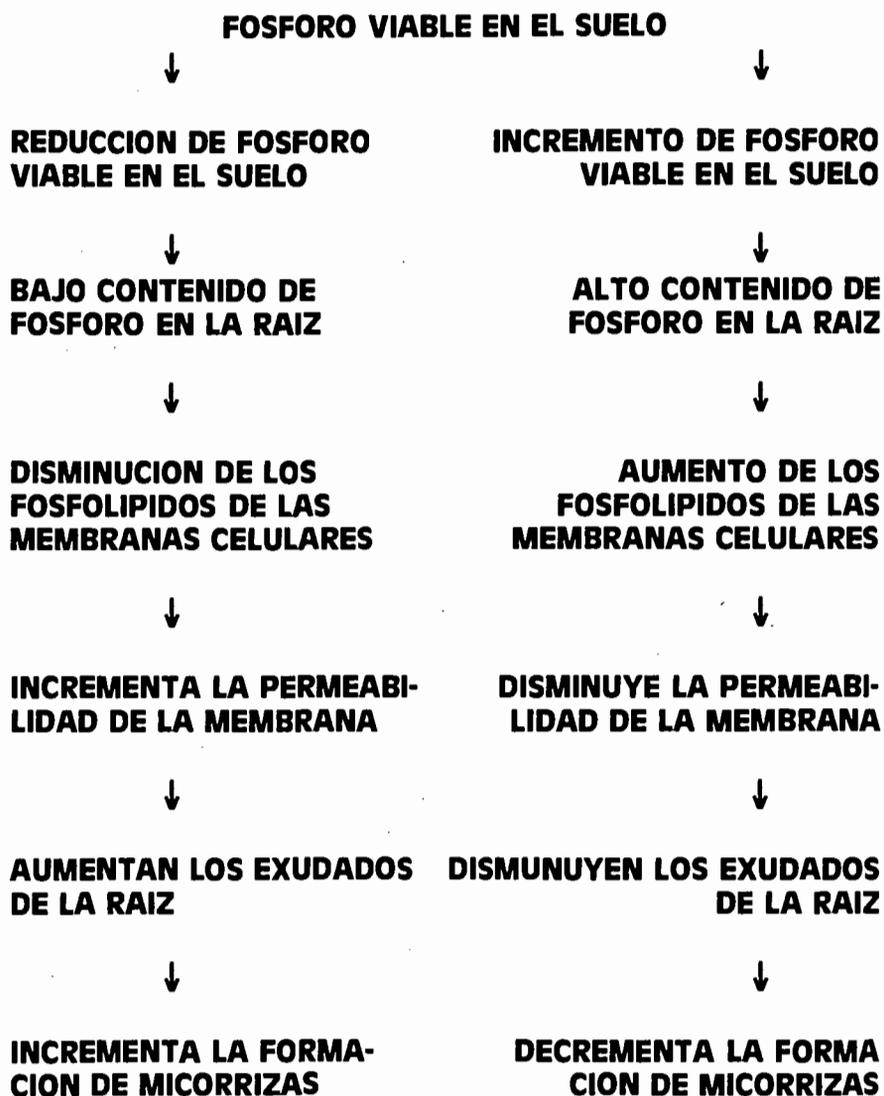


Figura 2. Proceso de inhibición producido por el fósforo a la colonización del hongo micorrícico (Cowell y Bagjaraj, 1984).

Con respecto a la importancia de las concentraciones de materia orgánica, hasta el momento es difícil determinar el grado en que un hongo micorrícico puede actuar como saprófito, es decir, consumir los elementos orgánicos que se encuentran en el suelo y por lo tanto depender menos del sistema micorrícico. Se sabe que en su mayoría los micobiontes actúan como simbioses obligados, ya que su alimentación es básicamente a partir de productos derivados de la fotosíntesis provenientes del fitobionte (Hoffman y Carroll, 1995), sin embargo, algunos hongos micorrícicos como los asociados a orquídeas, pueden obtener energía a partir de la materia orgánica, y proporcionarle los nutrimentos absorbidos al vegetal (Jackson y Mason, 1984).

Investigaciones recientes, han demostrado que algunos hongos micorrícicos V-A, son capaces de producir ADN durante la división celular que sufre la espora en el momento de la germinación (Bonfante y Perotto, 1995); de hecho, también se observa la producción de RNA y proteínas (Hepper, 1984). Si esta situación se presenta de manera regular, la hifa recién formada puede ser capaz de asimilar energía a partir de macromoléculas que se encuentran libres en el suelo sin necesidad de penetrar en el hospedero, evitando la muerte casi inmediata que sufren muchas de las esporas germinadas al no encontrar de inmediato una raíz hospedera (Bonfante y Perotto, 1995).

3.4.4. Otros factores que intervienen en la relación

3.4.4.1 Características del micobionte.

El beneficio producido por el hongo micorrícico al vegetal, no sólo varía por los requerimientos edáficos, sino que también resulta de gran importancia la habilidad del micobionte para traslocar y transferir nutrimentos (Daniels y Bloom, 1986; González y Ferrera, 1994). Aunque los micobiontes no son hospederos específicos (Jackson y Manson, 1984), la eficiencia del sistema micorrícico depende, en cierta medida, de la especie de hongo asociado, ya que se ha llegado a observar en algunos casos, que a pesar de existir un alto grado de colonización fúngica, existen poco beneficio para plantas micorrizadas con respecto a las que no lo están. Esta

situación que se relaciona con los atributos del micobionte. También, se ha llegado a comprobar que el beneficio hacia el vegetal varía notablemente al comparar la colonización que realizan las distintas especies de hongos, bajo las mismas condiciones de desarrollo (Daniel y Bloom, 1986).

La respuesta a la inoculación micorriza, es prácticamente impredecible, ya que deben de considerarse tres componentes esenciales; la disponibilidad de la planta a ser colonizada, el suelo con todas sus propiedades y el micobionte involucrado (Hayman, 1983).

3.4.4.2 Dispersión.

La disponibilidad del propágulo, es decir, la posibilidad de que las esporas viables alcancen nuevas zonas que colonizar, se logra a través de la dispersión (Warner *et al.*, 1987).

La migración de la espora básicamente es a través del viento (Allen *et al.*, 1989), pero puede realizarse también por efecto de organismos invertebrados o vertebrados, como insectos o pequeños mamíferos; los cuales, ingieren los cuerpos fructíferos de los hongos que los producen. Al pasar por el tracto digestivo las esporas no son dañadas, por lo que este mecanismo favorecen la dispersión (Trappe, 1981). Sin embargo, el potencial de la infección puede verse afectado, si algunos de estos organismos utilizan las hifas externas como alimento (Fitter, 1985). De hecho, existen organismos que típicamente actúan como parásitos del hongo micorrícico y llegan a alimentarse tanto la hifa externa como las esporas, por lo que la asociación puede verse afectada (Roos y Daniels, 1984).

3.5 Micorrizas Vesículo-Arbuscular (V-A)

3.5.1. Caracterización de la asociación micorriza

La micoriza V-A, es una asociación de tipo mutualista, puede presentarse de manera natural en cualquier ecosistema, ya que muchas de las especies son típicamente formadoras de este tipo de

micorriza (Allen, 1991).

Como se mencionó anteriormente, esta relación se caracteriza por la presencia de dos tipos de estructuras: a) los arbusculos de forma ramificada, los cuales son componentes en los que se realiza el intercambio de sustancias nutritivas y b) las vesículas, estructuras encargadas de contener el material de reserva, generalmente sustancias lipídicas. Además de la red miceliar encontrada en toda relación micorriza (Figura 3) (Peterson y Farquhar, 1994).

Este tipo de relación, no produce efectos en la morfología de la raíz (Jackson y Mason, 1984); se calcula que 0.5 cm de la longitud de la raíz es colonizado por cada punto de penetración fúngica (Azcon y Barea, 1980).

La micorriza V-A se presenta en Pteridophytas (Gemma *et al.*, 1992) y en angiospermas, tanto terrestres como epífitas (Koske *et al.*, 1992), y en algunas gimnospermas (Azcon y Barea, 1980). A pesar de que los miembros de algunas familias son considerados como no formadores de micorrizas, trabajos recientes han revelado que al variar las condiciones de desarrollo, la asociación puede llegar a presentarse (Newsham *et al.*, 1995).

Se han descrito 150 especies de hongos típicamente formadores de micorrizas V-A que pertenecen a la familia de los Endogoniales (Newsham *et al.*, 1995). Se consideran nueve géneros dentro de esta familia, *Endogone*, *Gigaspora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Scleroystis*, *Glaziella*, *Modicella*, *Complexiplex* y *Acaulospora* (Hall, 1984), los cuales no forman estructuras sexuales (Peterson y Bonafante, 1994). Los trabajos de taxonomía se realizan básicamente a partir de las esporas (Hall, 1984).

3.5.2 Fisiología de la micorriza V-A

Poco se conoce acerca del mecanismo de traslocación de

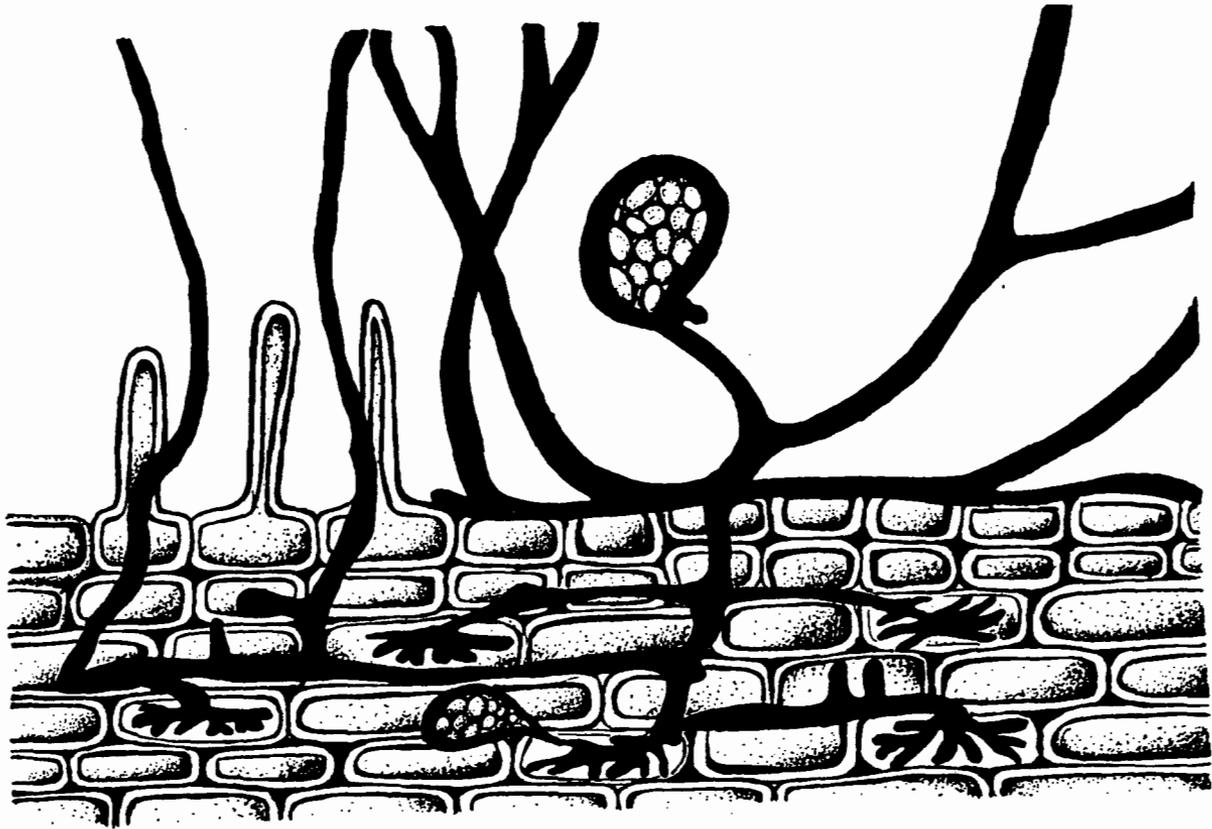


Figura 3. Colonización del hongo micorrizico V-A, en la cual se presentan las estructuras representativas: a) Arbusculos, b) Vesículas, c) Hifas y d) Células corticales de la raíz colonizada (Jackson y Mason, 1984).

sustancias, pero se considera que el intercambio ocurre básicamente por diferencia de gradientes entre el citoplasma celular y el plasmalema fúngico a través de la matriz interfacial formada por el contacto entre las células de ambos organismos; por lo que la permeabilidad de la interfase juega un papel muy importante en el proceso bidireccional de sustancias entre simbioses (Bonafante y Perotto, 1995) (Figura 4).

El sitio donde principalmente se realiza el intercambio de nutrimentos es en la zona de contacto de las ramificaciones finas de los arbusculos (Bonfante *et al.*, 1981). Se considera que la formación de vesículas en donde se almacenan gránulos de polifosfatos o lípidos, probablemente ocurre para no afectar el gradiente que permita un constante intercambio de sustancias (Harris y Paul, 1987).

3.5.3 Proceso de colonización y establecimiento del hongo micorrízico

3.5.3.1 Germinación de la espora.

La germinación de las esporas, como se mencionó anteriormente, se ve influenciada por las condiciones físicas y químicas del suelo, sin embargo, generalmente ocurre cuando comienza el temporal de lluvias (Sanders y Sheikh, 1993). El proceso consiste básicamente en la aparición de un tubo germinal, aunque algunas especies tienen la capacidad de formar múltiples tubos (Harley y Smith, 1983). A partir de esta estructura se forma un apresorio que es la protuberancia de la hifa destinada a adherirse sobre la superficie de la epidermis de la raíz. Algunas veces la invasión se logra a través de un pelo radicular. Si en cuestión de horas, el tubo germinal no encuentra una raíz, la espora muere (Figura 5).

3.5.3.2 Proceso de infección primaria.

El siguiente paso es lograr una penetración exitosa del tubo germinal a través del tejido vegetal; las células que son invadidas sufren pocos cambios estructurales, (básicamente hay un

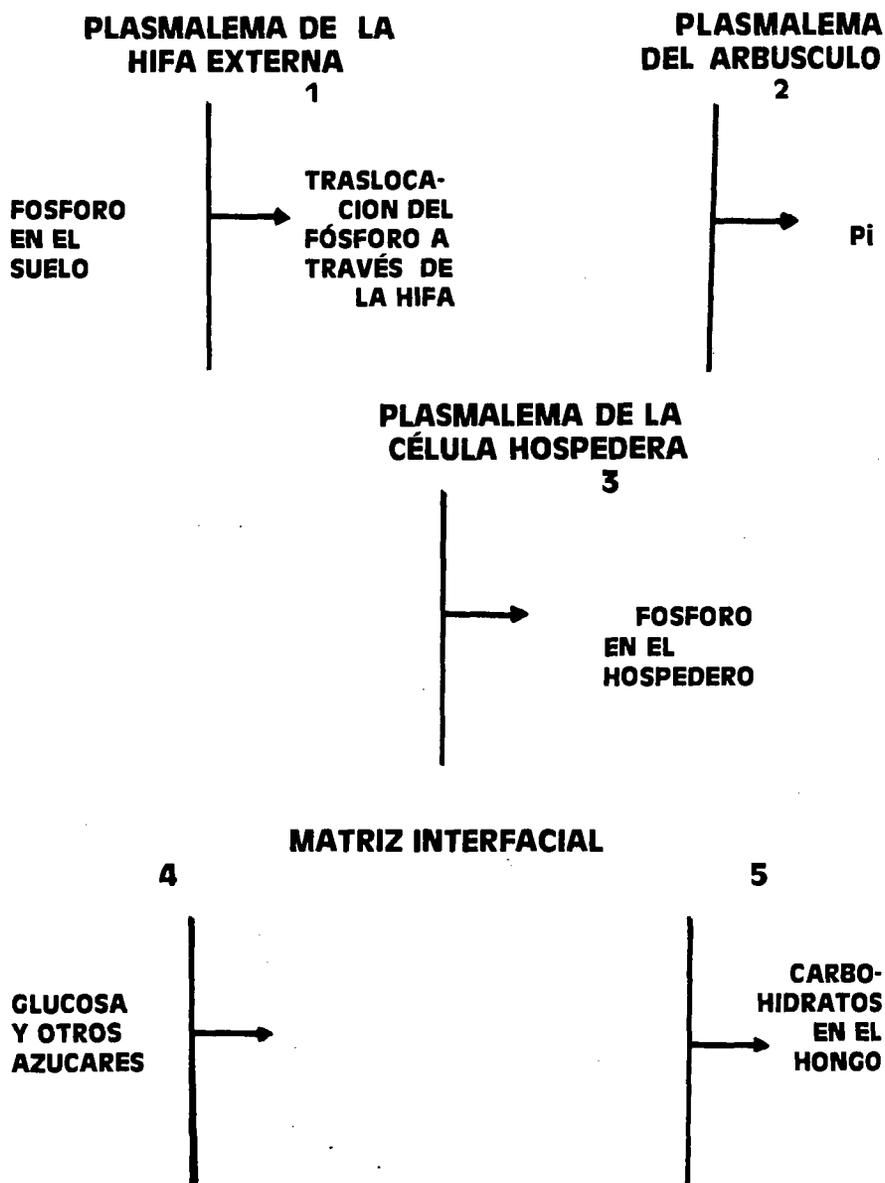


Figura 4. Esquema representativo de la secuencia del intercambio de azúcares y fósforo entre el hongo y la célula vegetal hospedera (Cowell y Bagyaraj, 1984).

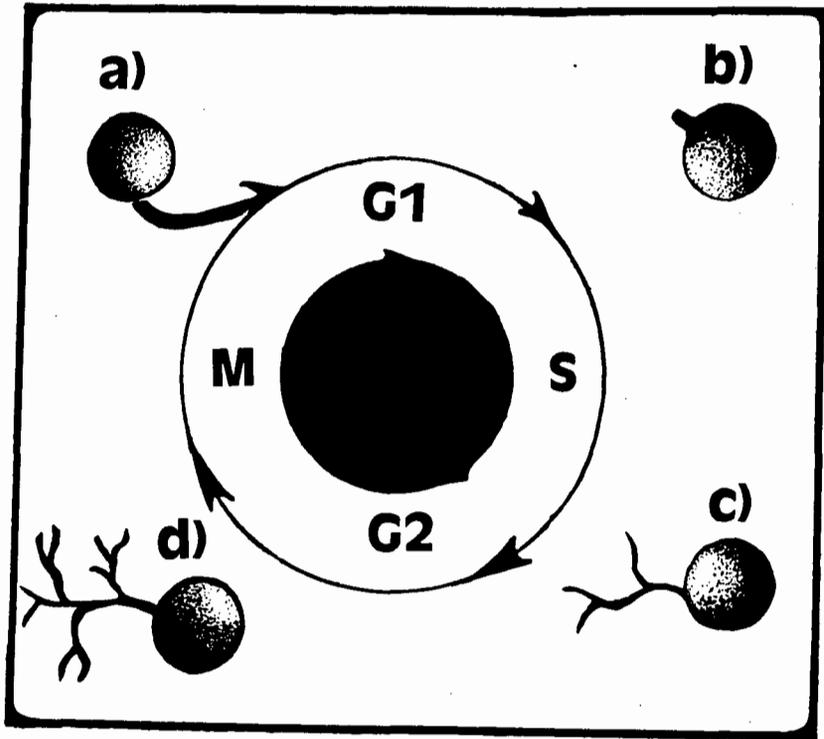


Figura 5. Esquema comparativo entre el ciclo celular y la vida de la espora:

- a) La espora se encuentra inactiva.
- b) Comienza el proceso de germinación al formar un tubo germinal.
- c) Se produce el apresorio.
- d) Si la hifa no logra la colonización morirá, pero si logra una inbación exitosa éste se desarrollará y al poco tiempo dará origen a nuevos propagulos fúngicos (Bonafante y Perotto, 1995).

alargamiento en la pared celular) (Peterson Y Bonafante, 1994), en este nivel es muy importante el tipo de raíz disponible, ya que en buena parte depende de las características de ésta que la penetración se lleve a cabo (Valdés, 1989).

3.5.3.3 Proceso de infección secundaria.

Cuando se logra una penetración exitosa, y gracias al aporte de sustancias carbonadas por parte del vegetal, las estructuras fúngicas comienzan a desarrollarse inter y extracelularmente en la corteza de la raíz, (las hifas nunca llegan a penetrar el núcleo) (Harley y Smith, 1983). A la par se desarrolla una red hifal fuera del vegetal, la cual más tarde actuará como una superficie extra de absorción en beneficio del fitobionte (Sanders y Sheikh, 1993).

Días después del establecimiento de la relación, se desarrollan intracelularmente los arbúsculos, posteriormente, en muchos casos se desarrollan tanto dentro como fuera de la raíz, algunos órganos de reserva que contienen material lipídico, los cuales son conocidos como vesículas (Op. Cit.).

Las esporas fúngicas presentan una gran resistencia a condiciones adversas tales como el calor y la sequía; y solamente germinan, bajo circunstancias favorables; por ello son considerados como los propágulos más importantes. Sin embargo, otro mecanismo que permite la colonización fúngica, es a través de los fragmentos de raíces micorrizadas (Hayman, 1983). Sí estos segmentos colonizados se encuentran en contacto con otras raíces, las hifas externas pueden llegar a penetrar al interior de una nueva raíz hospedera (Hayman, 1983).

La asociación termina con la muerte o senescencia de la raíz. No se tienen datos precisos de la longevidad de las raíces micorrizadas (Fitter, 1985).

El ciclo de la asociación depende directamente de la humedad y de las características fenológicas de la raíz del vegetal. Por un

lado se ha observado que el hongo asociado presenta un ciclo de vida relacionado directamente con el desarrollo vegetativo de la planta hospedera, ya que generalmente ocurre una esporulación cuando el crecimiento de la raíz del vegetal se detiene; y por otro lado, se observa que declina en el número de esporas disponibles durante el temporal de lluvia, período durante el cual se observa una gran cantidad de inóculo fúngico dentro de la corteza de la raíz del fitobionte (Daniels, 1984).

4. HIPOTESIS

El pitayo presenta la capacidad de desarrollarse en suelos rocosos de baja fertilidad por lo que es de esperarse que se encuentre asociado con hongos micorrícicos que facilitan su desarrollo en suelos con recursos limitados.

5. OBJETIVO

Determinar las principales condiciones físico-químicas del suelo y las características anatómicas, fisiológicas y fenológicas del fitobionte bajo las cuales se establece la asociación micorriza vesículo-arbuscular.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Localización Geográfica del Area de Estudio

La población de pitayo que se considero como el área de estudio, se localiza en la subcuenca de Sayula Jalisco, frente a la localidad de Zacoalco de Torres, a $103^{\circ}35'$ longitud oeste y a $24^{\circ}15'$ latitud norte, en una altitud cercana a los 1450 msnm (CETENAL, 1973). El tipo de vegetación que corresponde a la zona donde se ubica la población del pitayo, es el de bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1973).

6.2. Selección y Colecta del Material Biológico

Se emplearon 20 plantas adultas representativas de la población estudiada que presentaron desarrollo vegetativo y reproductivo sin anormalidades visuales. En cada una de las plantas se colectaron fracciones de tallo y de raíz a intervalos mensuales de febrero a noviembre de 1995, de la manera que se describe a continuación:

6.2.1 Colecta de raíces

La colecta de las raíces finas conocidas como "raíces de lluvia" (Gibson y Nobel, 1986), se llevó a cabo durante el período de lluvia (junio a octubre). En cada muestreo se colectaron de 8-10 g de raíces; de éstas, el 60% fueron conservadas en el fijador histológico FAA (formol 15%, alcohol 50%, ácido acético 5%, agua destilada 35% (Curtis, 1986). El resto de las raíces se almacenaron en un congelador doméstico (-10°C), para su uso posterior en las determinaciones de azúcares solubles.

Además de las "raíces de lluvia", se colectaron en las mismas fechas, 15 g de raíces permanentes (0.5-1.0 cm de diámetro). Estas se almacenaron en un congelador doméstico (-10°C).

Ambos tipos de raíces fueron colectadas en un radio no mayor de 1.2 m de la base de la planta.

6.2.2. Colecta de segmentos del tallo

En dos tallos fotosintéticos de pitayo se cortaron cinco segmentos que contenían cantidades iguales de tejido de colénquima y parénquima, el tamaño de estos segmentos fue de 3 cm de longitud; posteriormente fueron almacenados en un congelador doméstico a (-10°C). Estas muestras se emplearon para la determinación de azúcares solubles.

6.3 Estudio Anatómico y Morfológico de la Raíz

De las mismas muestras de raíz colectadas para las evaluaciones de azúcares reductores y la presencia de micorrizas, se tomaron muestras para llevar a cabo observaciones anatómicas en diferentes estadios de desarrollo con el fin de estudiar la estructura anatómica de las "raíces de lluvia" y su posterior transformación en raíces permanentes. Para ésto se evaluaron las variables anatómicas que se alistan a continuación:

1. Diámetro promedio de la corteza y la estele a cilindro vascular (μm).
2. Densidad y diámetro promedio de los elementos de vaso del xilema (μm).
3. Tamaño de las células de parénquima (μm).
4. Presencia y distribución de fibras.
5. Inicio de la actividad del cambium del corcho
6. Número de gránulos de almidón (mm^2)

Para llevar a cabo las observaciones de la variable 1 a la 4, se realizaron cortes en fresco transversales de aproximadamente 100 μm con ayuda de una navaja de rasurar, los cuales fueron teñidos con azul de toluidina (10%). La identificación del cambium del corcho se realizó con la tinción de sudan negro, y la presencia de gránulos de almidón se realizó con lugol (20%) (Jensen, 1962), para evaluar cada una de estas variables se realizaron aproximadamente 20 cortes transversales, a partir de los cuales se eligieron 10 campos en los cuales se llevó a cabo las observaciones mencionadas.

Para evaluar la presencia de gránulos de almidón, se utilizaron diez campos de observación por muestreo. Cabe señalar que esta tinción se realizó solo en raíces con desarrollo secundario.

Los parámetros morfológicos registrados en las raíces fueron:

1. Número de ramificaciones leñosas laterales a partir de la raíz principal.
2. Diámetro, longitud y ramificación de las raíces de lluvia.

6.4 Determinación del Porcentaje de Infección Activa

En resto de las "raíces de lluvia" se utilizaron para observar la presencia de las estructuras del hongo colonizador, para ello se empleó la técnica de aclareo y tinción descrita por Kormaink y McGraw (1984). Una vez realizada la tinción, se cuantificó la abundancia del hongo siguiendo la metodología que se describe a continuación: se colocaron 10 raicillas de un cm de longitud en un portaobjetos a las que posteriormente se les agregó una gota de glicerol, después se observaron al microscopio a un aumento de 10X, la presencia de hifas, arbuscúlos y vesículas. Se utilizaron 15 preparaciones para cada fecha de muestreo y en cada placa 30 campos. Se consideró presente la infección cuando se encontró cualquiera de las estructuras fúngicas antes mencionadas (Comunicación personal Luis Isacc Aguilera, 1996).

6.5 Extracción y Determinación de Azúcares Solubles

La extracción de azúcares se realizó en tallos y raíces, tanto de lluvia como permanentes de acuerdo al método de extracción descrito por Carnal y Black (1989) con algunas modificaciones.

Para homogenizar el tejido, en el caso de las raíces permanentes, se eliminó la capa de corcho y el resto del tejido se cortó en trozos pequeños con ayuda de una navaja de rasurar. Para homogenizar los segmentos de tallo se eliminó la cutícula. De cada una de las muestras se tomó 1 g de tejido, el cual se colocó en un tubo de centrifuga y se homogenizó con 4 ml de alcohol (80 %). (Homogenizador Glas-col. serie 262933). Con 1 ml de alcohol

(80%) se lavo el bulbo del homogenizador y se incorporó a la muestra mezclándolo con una varilla de vidrio y calentando en un termo-baño (Felisa Mod 340) a 75°C durante 5 minutos; posteriormente se centrifugó (centrífuga Beckman J2-21) a 10,000 rpm, por 5 minutos. El sobrenadante, producto de esta centrifugación, se colectó en una probeta y al precipitado se aplicaron los pasos anteriormente descritos. El sobrenadante obtenido de esta segunda etapa se mezcló con el primero y se procedió a centrifugarlos a 15,000 rpm (-4°C) durante 20 min. El sobrenadante obtenido de esta tercer centrifugación fue aforado a 25 ml con etanol (80%). En el caso de las raíces de lluvia fue necesario pasar la solución por papel filtro. A partir de la solución final, se tomaron alícuotas para evaluar el contenido de azúcares totales y reductores de acuerdo a el método propuesto por Dubois y colaboradores (1956) y al método colorimétrico de Somogyi (1952) respectivamente.

6.6 Colecta, Aislamiento y Determinación de Esporas Fúngicas Micorrizables

Para coleccionar las muestras de suelo se utilizó la técnica propuesta por González y Barrios (1983). Para ello se utilizó un tubo de 10 cm de largo con 4 cm de diámetro, el cual se insertó en el suelo a una distancia no mayor a 1.2 m a partir de la base del tallo. El suelo coleccionado en el tubo se colocó en una bolsa negra de plástico y se almacenó en un congelador doméstico a (-10°C). Posteriormente en estas muestras se separaron las esporas presentes en el suelo empleando el método de gradientes de sacarosa propuesto por Smith y Skipper (1979). La cuantificación del número de esporas fúngicas viables en cada muestreo se realizó con ayuda de un microscopio esteróscopico. Los resultados se ajustaron a 100 g de peso del suelo seco.

6.7 Determinación de las Características Físico-Químicas del Suelo

6.7.1 Porcentaje de humedad del suelo

Para determinar el contenido de agua en el suelo se utilizó el método gravimétrico. Cada mes se colectaron muestras de suelo, las que fueron colocadas en frascos de vidrio y de inmediato cubiertas para evitar la pérdida de agua, después se colocaron, sin su tapadera, en una estufa de incubación a 80°C por un período de tiempo que vario de dos a tres días hasta que alcanzaron un peso constante. Para calcular el porcentaje de humedad en el suelo se utilizó la fórmula propuesta por Torres (1988):

$$\% \text{ humedad} = \frac{\text{PSH} - \text{PSS}}{\text{PSS}} \times 100$$

PSH = Peso del Suelo Humedo

PSS = Peso del Suelo Seco

6.7.2 pH del suelo

Para determinar el pH del suelo, se emplearon 10 g de suelo a los que se agregó 30 ml de agua destilada (ajustada a un pH de 7). Una vez disuelta la tierra, se agitó con una varilla de vidrio durante 5 minutos y después se registró el pH con ayuda de un potenciómetro (Conductronic pH 20) (García, 1981).

6.7.3 Textura del suelo

El análisis de textura se realizó de acuerdo a la técnica propuesta por Bouyoucos (1962). Los porcentajes de limos, arcillas y arenas en cada una de las muestras se determinó de acuerdo al triángulo de texturas que recomienda el mismo autor.

6.7.4 Porcentaje de materia orgánica

La determinación del porcentaje de materia orgánica se realizó en muestras de suelo colectadas en cuatro perfiles de 30 cm de profundidad, tres de ellos a 1 m de la base de la plantas y el cuarto de ellos en un área abierta, sin especies arbóreas cercanas. La determinación se realizó de acuerdo al método de Wakley-Black a través del ácido crómico con ácido sulfúrico (Jackson, 1982). Para

calcular el porcentajes de materia orgánica se utilizó la ecuación siguiente propuesta por Richards (1977) que se presenta a continuación:

$$\% \text{ M. O.} = \frac{[\text{mL de } K_2Cr_2O_7 \times N - \text{mL de } FeSO_4 \times N] \cdot 0.691}{\text{g de suelo}}$$

6.8 Registro de las Principales Fenofases Reproductivas y Vegetativas del Pitayo

Durante el período de estudio se registró el inicio y el término de los principales eventos fenológicos vegetativos y reproductivos. Crecimiento primario de las ramas, floración, desarrollo del fruto, diferenciación de las raíces de lluvia.

Para llevar a cabo la medición del crecimiento axial, se eligieron seis plantas. En cada una de éstas se marcaron cuatro brazos. En cada brazo se registró el crecimiento axial del ápice a un punto basal del brazo (Domínguez, 1995). Se empleó una cinta métrica con aproximación de un mm.

También se mantuvo un registro del primer y último estadio de diferenciación reproductivo, las cuales se describen a continuación.

Estadio 1. Yema brotando de la aréola

Estadio 8. Estadio inicial del crecimiento del fruto, en el que éste ha alcanzado una gran parte de su tamaño final y se encuentra cercano a la madurez fisiológica (Lomelf y Pimienta, 1993).

El registro del período de formación de raíces, se estableció al encontrar presentes las raíces de lluvia.

6.9 Registró de Datos Ambientales

Los datos climáticos registrados fueron: temperatura promedio, máximas y mínimas promedio y la precipitación pluvial en Zacoalco, Jalisco, los que fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua, Delegación Jalisco. Estos datos fueron registrados de septiembre del 1994 a diciembre del 1995.

7. RESULTADOS Y DISCUSION

La temperatura máxima se mantuvo en un promedio mayor a los 25°C (excepto diciembre que conservó un promedio máximo de 23.2°C). El mes más caluroso fue mayo con un promedio de temperatura máxima mensual de 34.3°C, el cual precede al temporal de lluvias. Las temperaturas mínimas se mantuvieron dentro de 12 a 18°C con excepción del mes de diciembre, el cual presentó un promedio de 9.5°C (Figura 6a).

En cuanto a los registros de precipitación pluvial, durante 1995, se registró un total de 408 mm, el 94 % de la lluvia fue registrada en el período comprendido de junio a septiembre, el resto de la precipitación fue durante febrero (8 mm) y de octubre a diciembre (16 mm). La estación seca comenzó a finales de noviembre del 94 y concluyó en los primeros días de junio (Figura 6b).

Durante el período de lluvia, que comprendió de los meses de junio a octubre se registraron porcentajes mayores al 35% de humedad. El resto de los meses presentaron porcentajes inferiores al 15 % (Figura 6c).

El pH del suelo es de 6.4. La textura determinada para la zona fue de franco-limosa-arenosa y el contenido de materia orgánica fue de 4% para las regiones donde hay raíces de pitayo y de 3.2% para el área abierta.

La micorriza asociada con *Stenocereus queretaroensis* presenta dos fases: una activa que coincide con el período de lluvia, durante la cual, el hongo colonizó las "raíces de lluvia"; y una fase pasiva, en la que el hongo se encontró principalmente en forma de esporas en la rizoósfera de la planta, esta etapa ocurre durante el período de escasa o nulas lluvias, (octubre a mayo).

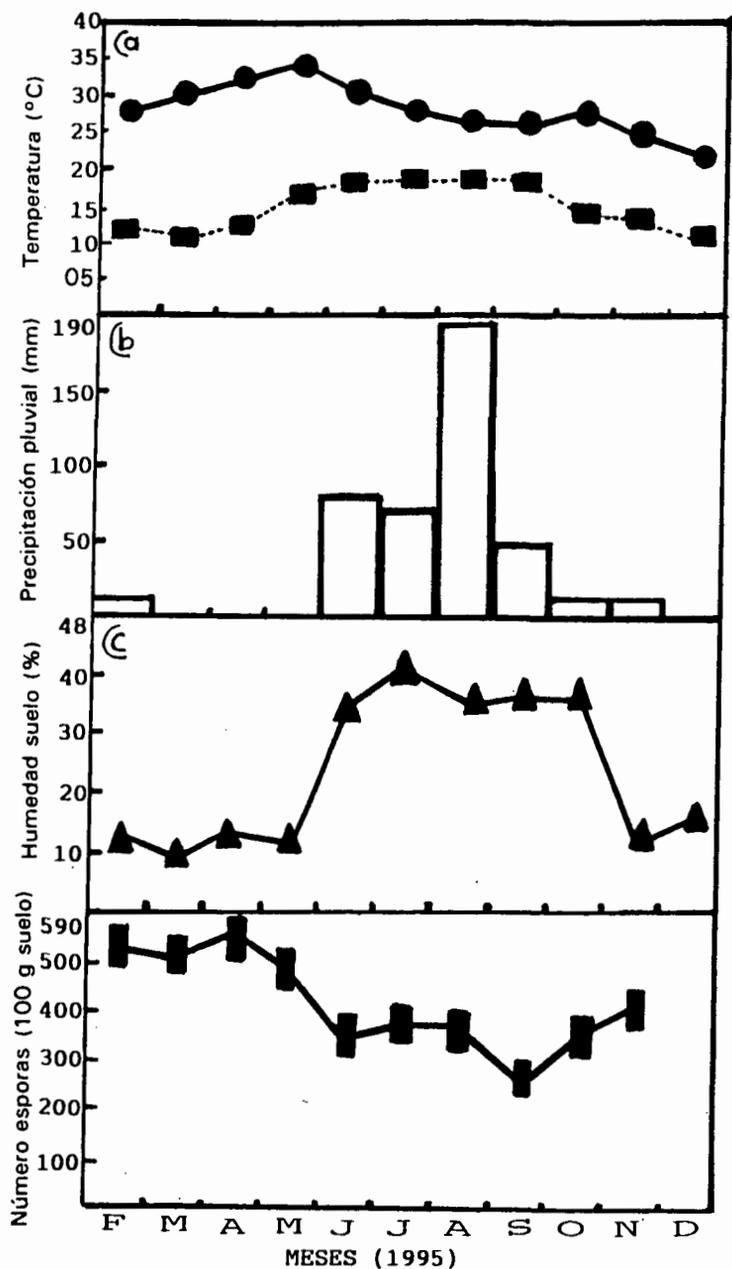


Figura 6. Temperatura máxima (—●—) y Mínima promedio mensual(---■---) (a), Precipitación pluvial mensual(b), porcentaje de humedad del suelo (c) y número de esporas fúngicas viables en 100 g de suelo (peso seco). Zacoalco de Torres Jalisco, 1995.

El promedio anual de esporas en la rizoósfera fue de 431 ± 96 esporas. El mayor número de esporas se registró de febrero a mayo, (531 ± 36 esporas). A partir del mes de junio se redujo el número promedio de esporas (367 ± 13.7), disminuyendo aún más en los meses subsiguientes, ya que en el mes de septiembre el promedio fue de 247 ± 6 esporas (Figura 6d). Esta disminución coincide con el período de lluvia, en la cual también ocurre la formación de raíces de lluvia. Durante el período seco del año cuando los porcentajes de humedad del suelo oscilan de 9.9 a 13.6 el número promedio de esporas varían de 583 a 505 ; una vez que se inició el período de lluvias y los porcentajes de humedad fueron superiores al 35 % (Figura 6c) disminuyó el número de esporas, el cual se mantuvo 352 a 247, lo cual, refleja una reducción de aproximadamente el 37% de las esporas registradas en el período seco. El paso de la etapa activa a la pasiva, ya no hay germinación de esporas, coincide con la disminución del % de humedad.

A partir de octubre, las raíces de lluvia empezaron a transformarse en raíces permanentes, por lo que inicia la formación del cambium del corcho, lo que dificulta la colonización del tejido radical por las hifas del hongo colonizador.

El desarrollo radical del pitayo es superficial, ya que las raíces se distribuyen en los primeros 30 cm. El sistema radical está constituido de tres a cuatro ramificaciones principales que surgen de la base del tallo y se distribuyen en forma radial en la rizoósfera de la planta. A partir de ellos, surgen ramificaciones secundarias que llegan a ser hasta del quinto orden.

Durante el período de lluvias, se formó una densa masa radical, ya que se inicia la diferenciación de las "raíces de lluvia". Dichas raíces, se desarrollaron horizontalmente a una profundidad no mayor a los 25 cm, e inicialmente forman ejes principales de 1.5 ± 0.5 mm de diámetro, con longitudes de hasta de 17 cm. A partir de este eje se forman ramificaciones secundarias espiraladas de un grosor de 0.8 ± 0.2 mm. De manera no muy frecuente, también se observaron algunas ramificaciones terciarias con diámetros muy similares a las ramificaciones secundarias. Al final del verano se

reduce la formación de "raíces de lluvia", no obstante que las condiciones de humedad y temperatura del suelo son similares a las registradas al inicio del período de lluvia. De las pocas raíces de lluvias encontradas a partir de estas fechas, se observó que solamente persistieron los ejes principales, en ellos se observó un aparente desarrollo secundario.

Las observaciones anatómicas revelaron que las raíces de lluvia que persistieron después del período de lluvia pasaron a conformar el sistema radical permanente, ya que mostraron evidencias anatómicas de la iniciación del crecimiento secundario. En las "raíces de lluvia" recién formadas, el número promedio de elementos de vaso fue de 15 ± 3 , con un diámetro promedio de $12 \pm 3 \mu\text{m}$, mientras que en las raíces persistentes, el promedio de elementos de vaso fue de 18 ± 4 por estele y un diámetro promedio de $15 \pm 5 \mu\text{m}$. La mayor variación registrada en los diámetros de los vasos en estas raíces, se debe a que se continúan diferenciando nuevos vasos, por lo que el promedio obtenido proviene de vasos maduros y de vasos jóvenes en el proceso de diferenciación. En las raíces con crecimiento secundario se registró un promedio de 43 ± 8 vasos con diámetros de $120 \pm 32 \mu\text{m}$.

Las observaciones mostraron que en las raíces recién formadas, el parénquima es el principal tejido y tipo celular, y presentó un diámetro de $22 \pm 5 \mu\text{m}$. En las "raíces de lluvia" que persistieron, la corteza mostró una gran cantidad de espacios intercelulares, similar a aerénquima (Cuadro 1).

En el pitayo el desarrollo reproductivo y el crecimiento vegetativo ocurrió sin traslaparse, ya que el período de floración comenzó en febrero y se prolongó hasta los primeros días de abril; la maduración del fruto ocurrió a partir de marzo y se mantuvo hasta las últimas semanas de mayo. Esta situación permitió que las semillas se encontraran disponibles a la germinación al comenzar la época de lluvias en junio.

VARIABLES ANATOMICAS	RAICES DE JUNIO	RAICES DE OCTUBRE	RAICES CON CRECIMIENTO SECUNDARIO
Nº VASOS DEL XILEMA	15 ± 3	17 ± 4	43 ± 8
DIAMETRO DE VASOS DEL XILEMA	12.5 ± 3.4 µm	15.44 ± 5.2 µm	119.6 ± 32 µm
PRESENCIA DE FIBRAS	AUSENTE	AUSENTE	ABUNDANTE
% DE LA ESTELE	59.9 13.2%	59.3 11.3%	-----
PRESENCIA DE AERENQUIMA	AUSENTE	PRESENTE	AUSENTE
PRESENCIA DE CORCHO	AUSENTE	EN PROCESO DE FORMACION	PRESENTE

Cuadro 1. Variación en atributos anatómicos de raíces de lluvia, al inicio del verano (raíces de Junio) e inicio de otoño (raíces de octubre) y su comparación con raíces permanentes de pitayo.

El crecimiento primario de las ramas empezó a partir de la segunda mitad de otoño y se prolongó hasta principio de la estación invernal. El inicio de dicho crecimiento coincidió con la disminución de la temperatura del aire (Figura 7) y el comienzo de la estación seca. Este singular desarrollo no se presenta en la mayoría de la especies que crecen en climas tropicales y subtropicales, ya que sus fenofases se encuentran relacionadas directamente con el período de lluvias (Larcher, 1995), lo cual no ocurrió en el pitayo.

Esta especie mostró un comportamiento similar a algunas especies arbóreas que crecen en América central, las cuales desarrollan el sistema de raíces antes de iniciarse el período seco. Situación que de igual modo ocurrió en el pitayo, ya que el desarrollo de las raíces de lluvias comenzó a partir de los primeros

días de junio y se prolongó hasta los primeros días de noviembre, lo cual coincidió con la estación lluviosa registrada para la zona (Figura 7).

En plantas leñosas perennes que crecen en climas templados, el crecimiento de las raíces ocurre en la primavera y precede al crecimiento vegetativo primario que generalmente se inicia al final de la primavera y durante el verano. En el caso del pitayo, el crecimiento radical también precede a la extensión de los tallos, pero las raíces crecen en verano y los tallos en otoño. Esta diferencia entre las plantas leñosas y el pitayo puede ser reflejo de que el control genético de la planta influye más en las fenofases que en el ambiente.

La fenología de las especies de climas tropicales se encuentra íntimamente ligada con la disponibilidad del agua, ya que este componente del ambiente regula la duración de los cambios de temperatura. Sin embargo, en el caso del pitayo, que también se desarrolla en ambientes subtropicales, no ocurrió así, ya que el crecimiento vegetativo y reproductivo ocurrió principalmente en la época seca. Domínguez (1995) aplicó agua a una población cultivada de pitayo y encontró que la disponibilidad de este elemento, aún cuando existen condiciones favorables para el crecimiento, no alteró los tiempos en los que ocurren las principales fenofases reproductivas y vegetativas.

Por otra parte, el hecho de que el crecimiento reproductivo y vegetativo ocurran en diferente época del ciclo de la planta, evita que se traslapen las principales demandas metabólicas, particularmente el crecimiento vegetativo y el crecimiento reproductivo (Pimienta y Nobel, 1995).

La evaluación de la variación estacional de azúcares totales por unidad de peso fresco de tallo reveló que la concentración es baja en enero, aumentando de febrero a abril, disminuyendo nuevamente durante los meses de mayo y junio. A partir de julio, los niveles de azúcares se mantienen altos y disminuyen de nuevo en octubre y se mantienen así durante el resto del año. Los

azúcares reductores comienzan con concentraciones bajas en enero, que aumentan en el mes de febrero y se mantienen altas hasta finalizar el verano y prevalece ligeramente altas durante el resto del ciclo (Figura 8a).

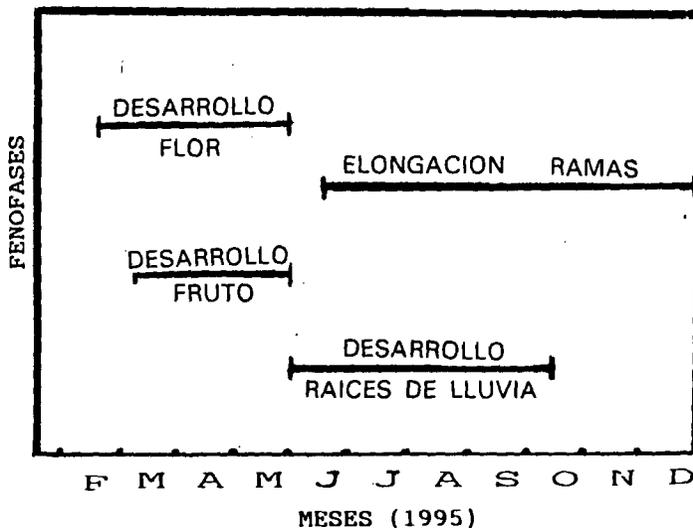


Figura 7. Ocurrencia en tiempo de las principales fenofases reproductivas y vegetativas de una población silvestre de pitayo localizada en Zacoalco de Torres Jalisco.

La evaluación del contenido de azúcares en las raíces permanentes reveló que los azúcares totales y reductores, presentaron concentraciones altas que prevalecen durante toda la estación fría. Durante la primavera se mostraron ligeramente bajos. Ambos tipos de azúcares mostraron un notable incremento al comenzar el verano, pero tienden a disminuir a mediados de esta estación, el decremento de los azúcares reductores fue más marcado y se mantuvo hasta finalizar el año, mientras los azúcares totales se incrementaron de nuevo en diciembre (Figura 8b).

La variación estacional de los azúcares solubles registrados tanto en tallos como en raíces, se relaciona directamente con las principales fenofases del pitayo, ya que las disminuciones de azúcares solubles precede el inicio del desarrollo reproductivo y vegetativo de la planta. De hecho, ambos tipos de azúcares se acumulan durante el verano que es el período de tiempo que separa la etapa reproductiva y el inicio de la extensión del tallo. Además, en este mismo período, las condiciones ambientales son óptimas para el desarrollo de la actividad fotosintética, la cual favorece la acumulación de azúcares (Pimienta y Nobel, 1994).

Las raíces de lluvia mostraron un comportamiento inverso al tallo y a las raíces permanentes, ya que durante el verano, los azúcares totales incrementaron abruptamente de junio a octubre, mientras los reductores disminuyeron de junio a septiembre e incrementaron al finalizar la estación del verano (Figura 8c). La acumulación presentada al finalizar el verano, demuestra en parte, la transformación de raíces de lluvia en raíces permanente.

En cuanto a la abundancia de gránulos de almidón en raíces permanentes con crecimiento secundario, se observó durante los meses de enero a agosto, que es mínima la presencia de estos gránulos, ya que el promedio de gránulos por mm^2 fue de 21 ± 15 . Sin embargo, a partir del mes de septiembre se incrementó la densidad de gránulos de almidón, ya que se registraron 1073 ± 178 gránulos presentes por mm^2 . En los meses subsiguientes la concentraciones disminuyeron paulatinamente. En diciembre se detectó de nuevo una concentración mínima de 122 ± 14 gránulos (Figura 9).

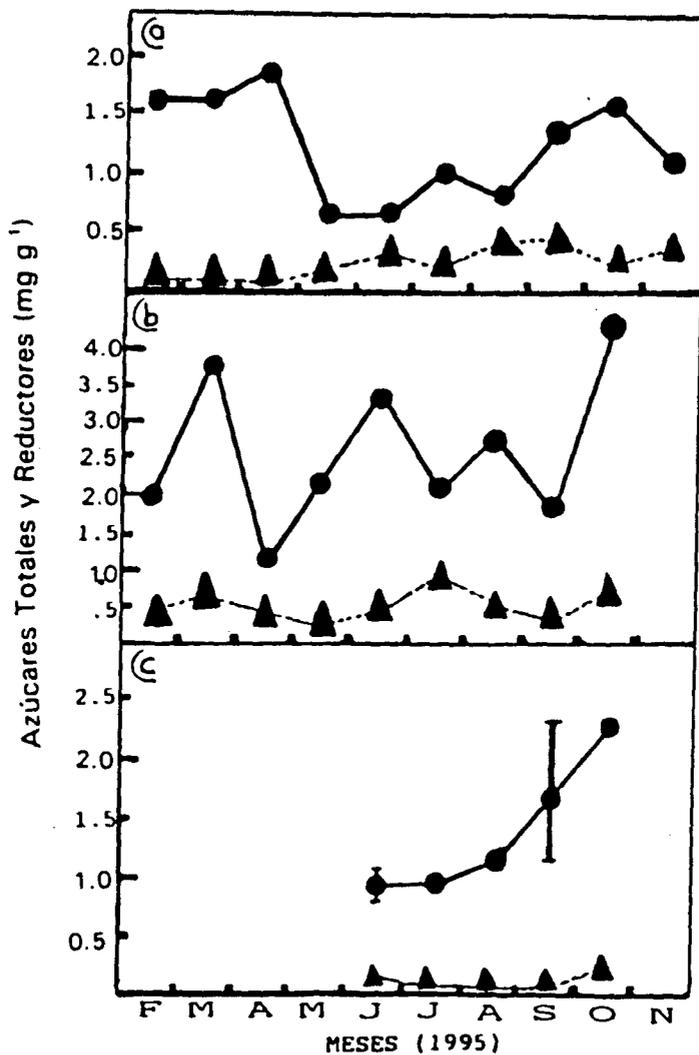


Figura 8. Concentración de azúcares solubles [Totales (●) y reductores (▲) en Tallo (figura a), en raíces leñosas (figura b), y en raíces de lluvia (figura c), a partir de una población silvestre de pitayo ubicada en Zacualco de Torres Jalisco.

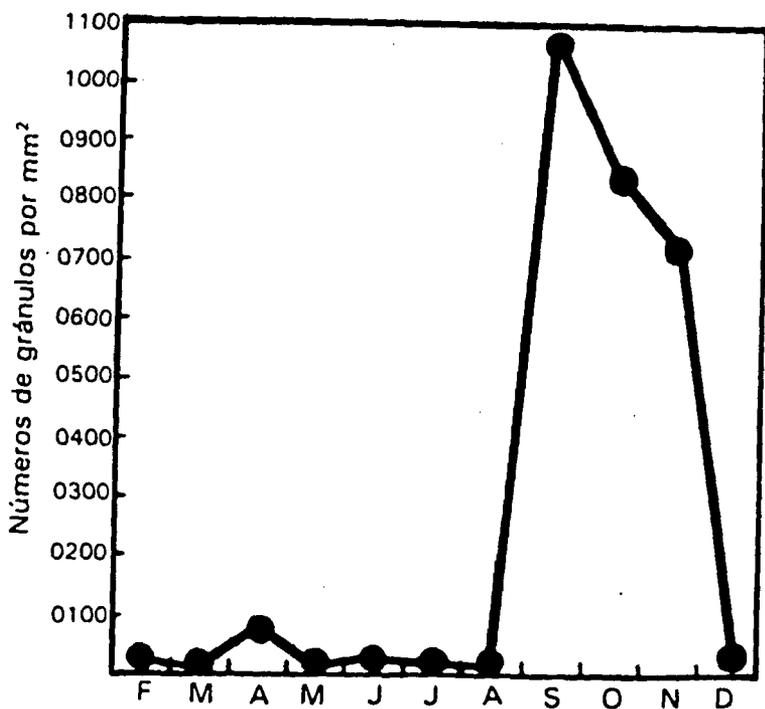


Figura 9. Promedio de gránulos de almidón encontrados por mm², en cortes transversales de raíces permanentes de una población silvestre de pitayo ubicada en Zacualco De Torres Jal.

8. CONCLUSION

1. La colonización y el establecimiento de la micorriza en el pitayo se restringe al período de lluvias, ya que se incrementan los niveles de humedad en el suelo, lo cual favorece la germinación de esporas de la micorriza y la diferenciación de raíces finas en pitayo, que son las que coloniza el hongo.

2. La colonización de las raíces de lluvias ocurre durante su desarrollo primario, en que en la corteza presentan principalmente células parenquimatosas. Una vez que estas raíces inician su desarrollo secundario formando corcho en la corteza, cesa la colonización de las raíces de lluvias.

3. La germinación de las esporas se inicia una vez que el porcentaje de humedad del suelo alcanza un umbral de 35% de humedad del suelo, abajo de este umbral es menor la germinación y la colonización de las raíces de lluvia.

4. Las raíces de lluvia que son colonizadas, presentan un mayor contenido de azúcares reductores que de totales. Cuando estas empiezan a madurar y dejan de ser colonizadas, se incrementa el contenido de azúcares totales y se disminuye el contenido de azúcares reductores.

9. LITERATURA CITADA

- Abbot, L. K. and A. D. Robson. 1984. The effect of VA mycorrhizae on the plant growth. *In*: Powell, C. and D. J. Bagyaraj (eds.). V-A Micorrhizae. CRC Press. Florida.
- Allen, M. F. 1991. The Ecology of Micorrhiza. Cambridge University Press. New York.
- Allen, M. F., L. E. Hips and G. L. Wooldridge. 1989. Win dispersal and subsequent establishment of VA mycorrhizal fungi across a successional arid landscape. *Landscape Ecology* 2(3):165-171.
- Anderson, R. C. and A. E. Liberta. 1992. Influence supplemental inorganic nutrients on growth, survivorship, and mycorrhizal relationships of *Schizachyrium scoparium* (poaceae) grown in fumigated and unfumigated soil. *Amer. J. Bot.* 79 (4):406-414.
- Azcon A., C. y J. M. Barea. 1980. Micorrizas. *Investigación y Ciencia* 7:5-13.
- Berta G. y P. Bonafante-Fasolo, 1983. Apical meristems in mycorrhizal uninfected on roots of *Calluna vulgaris* (L.)Hull. *Plan and soil* 71:285-291.
- Bonfante-Fasolo, P., J. Dexheimer, S. Gianinazzi, V. Gianinazzi-Pearson and S. Scannerini. 1981. Cytochemical modifications in the host-fungus interface during intracellular interactions in vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Science Letters* 22:13-21.
- Bonafante, P. and Perotto, S. 1995. Tansley Review N°82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytol* 130: 3-21.
- Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. *Agron. J.* 54: 464-465.

- Bravo-Hollis, E. 1978. Las Cactáceas de México. UNAM. México.
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in ecological research* 21: 171-313.
- Burges, A. y Raw, F. 1971. *Biología del Suelo*. Omega. España.
- Buwalda, J. G., D. P. Stribley and P.B. Tinker. 1983. Increased uptake of anions by plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*. 71:453-467.
- Carnal, N. W. and C. C. Black. 1989. Soluble sugars as the carbohydrate reserve for CAM in pineapple leaves. *Plant Physiol*. 90: 91-100.
- CETENAL. 1973. *Cartas topográfica y geológica de Zacoalco de Torres*. F 13, D-85.
- Cooper, K.M. and P. B. Tinker. 1978. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol*. 81:43-52.
- Cudlin P., B. K. Mejistrick and J. Skoupy. 1983. Effect of pesticides on ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* seedlings. *Plant and Soil*, 71:353-361.
- Cui, M. and P. S. Nobel. 1992. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytol* 122:643-649.
- Curtis P., J. 1986. *Microtécnia Vegetal*. Trillas. México.
- Curtis, H. 1990. *Biología*. Med. Panamericana. México.
- David, A. M. Faye and Racillac, M. 1983. Influence of auxin and micorrhizal fungi on the *in vitro* formation and growth of *Pinus pinaster* roots. *Plant and soil*. 71:501-505.

- Daniels, B. A. 1984. Ecology of V-A micorrhizal fungi. *In*: Powell, C. & D. J. Bagyaraj (eds.) V-A Mycorrhiza. CRC Press. Florida.
- Daniels, B. A. and J. Bloom. 1986. The influence of host plant on production and colonization ability of vesicular-arbuscular micorrhizal spores. *Mycologia* 78 (1):32-36.
- Domínguez T., A. 1995. Efecto del suministro de agua en el crecimiento y esfuerzo reproductivo de *Stenocereus queretaroensis* (Web.)Buxbaum. Tesis de Licenciatura. Universidad De Guadalajara.
- Dubois, M., K. A. Gillies, J. K. Hamilton, P. A. Nebers and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. chem.* 28: 350-356.
- Estrada-Faudon, E. 1973. Apuntes de Ecología Vegetal. Universidad de Guadalajara. México.
- Fahey, T. J. 1992. Mycorrhizae and forest ecosystems. *Mycorrhiza* 1:83-89.
- Ferguson, J. J. and J. A. Menge. 1982. The influence of light intensity and artificially extended photoperiod upon infection and sporulation of *Glomus fasciculatus* on sudan grass and on root exudation of sudan grass. *New Phytol* 92:183-191.
- Fitter, A. H. 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions *New Phytol* 99:257-265.
- Fitzpatrick, E. A. 1980. Suelos, su Formación, Clasificación y Distribución, CECSA. México.
- Flores, H. y J. Váldez. 1990. Desiertos de Iberoamerica. Iberoamericana. México.
- Foth, H. D. 1986. Fundamentos de la Ciencia del Suelo. CECSA.

México.

- Fortin, J. A., Y. Piche and C. Godbout, 1983. Methods for synthesizing ectomycorrhizas and their effect on mycorrhizal development. *Plant and soil* 71:275-284.
- Fredeen, A. L. and N. Terry. 1988. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and soil phosphorus level on growth and carbon metabolism of soybean. *Can. J. Bot.* 66:2311- 2316.
- Furlan V. and M. Bernier-Cardou. 1989. Effects of N, P, and K on formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae, growth and mineral content of onion. *Plant and Soil* 113: 167-174.
- Furlan, V. and J. A. Fortin. 1973. Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three temperature regimes. *Naturaliste can.* 100:467-477.
- Furlan, V. and J. A. Fortin. 1977. Effects of light intensity on the formation of vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. *New Phytol.* 79:335-340.
- Fries, N., M. Bardet and K. Serck-Hanssen. 1985. Growth of ectomycorrhizal fungi stimulated lipids from a pine root exudate. *Plant and Soil* 86: 287-290.
- García T., A. 1981. Experimentos en Microbiología del Suelo. CECSA. México.
- Gemma, J. N., R. E. Koske and T. Flynn. 1992. Mycorrhizae in Hawaiian pteridophytes: occurrence and evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 79 (8):843-852.
- Gibson, A. C. and P. S. Nobel 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Inglaterra.
- Gianinazzi-Pearson, V. and S. Gianinazzi. 1983. *The physiology of*

vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant and soil* 71:197-209.

González, S. y S. R. Barrios. 1983. Producción de inóculo de micorrizas arbusculares. *Lat-amer. microbiol.* 25: 181-197.

González-Chavez, M. D. C. y R. Ferrera-Cerrato. 1994. Interacción de la micorriza V-A y la fertilización fosfatada en diferentes portainjertos de cítricos. *Terra* 12 (3):338-344.

Gomez-Pompa, A. 1985. Los Recursos Bióticos de México (reflexiones). Edit. Alhambra Mexicana. México.

Habib, R. 1983. Phosphorus absorption ³² P by apple trees under drip irrigation as influenced by the physical properties of the soil. *Plant and soil* 71:381-385.

Hall, I. R. 1984. Taxonomy of VA Mycorrhizal fungi. *In*: Powell, C. and D. J. Bagyaraj (eds.). V-A Mycorrhizas. CRC Press, Florida.

Hamel, C., Y. Dalpe, C. Lapierre, R.R. Simard, and D. L. Smith. 1994. Composition of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi population in an old meadow as affected by pH, phosphorus and soil disturbance. *Agric. Ecos. and Env.* 49: 223-231.

Harris, D. and E. A. Paul. 1987. Carbon requirements of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *In*: Safir, G. R. (ed.). *Ecophysiology of VA mycorrhizal plant.* CRC press. London.

Harley, J. L. and Smith, S. E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis.* academic press. London.

Hayman, D. S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.* 61: 944-963.

Hepper, C. M. 1984. Isolation and Culture of V-A Mycorrhizal

(VAM) Fungi. *In*: Powell, C. and D. J. Bagyaraj. (eds.). V-A Mycorrhiza. CRC Press. Florida.

Hernández, H. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Act. Bot. Mex.* 26:33-52.

Hetrick, B. A. D., G. W. T. Wilson and J. F. Leslie. 1991. Root architecture of warm- and cool-season grasses: relationship to mycorrhizal dependence. *Can J. Bot.* 69:112-118.

Hoffman, C. A. and C. R. Carroll. 1995. Can we sustain the Biological basis of agriculture?. *annu. Rev. Ecol. Syst.* 26:69-92.

Huante, P., E. Rincon and E. B. Allen. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* 2: 141-145.

Huerta M., F. M. 1995. Aspectos ecológicos del "pitayo" y del "Cardon" en la cuenca de Sayula, Jalisco, México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados Chapingo, México.

Herrera, T. y M. Ulloa. 1990. Reino de los Hongos. *Micología Básica y Aplicada*. Fondo de Cultura Económica. México

Jackson, R. M. and P. A. Mason. 1984. *Mycorrhiza*. Edit. Edward Arnold. Londres.

Jackson, M. L. 1982. *Análisis Químico de Suelos*. Edit. Omega Barcelona.

Jensen, W. H. 1962. *Botanical Histochemistry*. W H. Freeman and Company. San Francisco.

Khasa, P., V. Furlan and J. A. Fortin. 1992. Response of some tropical plant species to endomycorrhizal fungi under field

- conditions. *Trop. Agric. (Trinidad)* 69 (3): 279-283.
- Koide, R., M. Li, J. Lewis, Ch. Irby. 1988. Roles of mycorrhizal infection in the growth and reproduction of wild vs. cultivated plants. *Oecologia* 77:537-543.
- Kormanik, P. P. and A. C. McGraw. 1984. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant root. *In*: Schenck, N. C. (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Edit. American Phytopathological Society st.
- Koske, R. E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia* 79 (1): 55-78.
- Koske, R. E., J. N. Gemma and T. Flynn. 1992. Mycorrhizae in Hawaiian angiosperms: A survey with implications for the origin of the native flora. *Amer. J. Bot.* 79 (8): 853-862.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Lee, K. L. and C. D. Koo. 1983. Inoculation of pines in a nursery with *Pisolithus tinctorius* and *Thelephora terrestris* in Korea. *Plant and Soil*, 71: 325-329.
- Lomelf-Mijes, E. y E. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum) *Cact. Suc. Mex.* 38(1): 13-19.
- Maldonado, J. L. 1983. Caracterización y usos de los recursos naturales de las zonas áridas. *In*: Molina G., J. J. (ed.). *Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México*. Colegio de Post-graduados de Chapingo, México.
- Malloch, D. 1987. The evolution of mycorrhizae. *Can. J. Plant. Pathol.* 9:398-402.
- Malloch, D. W., K. A. Pirozynski and P. H. Raven. 1980. Ecological

and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plant (A review). *Ecology* 77 (4):2113-2118.

Martínez, M. y L. Maldonado. 1983. Importancia de las zonas áridas y semiáridas en el desarrollo general del país. Folleto de divulgación y Promoción de productora nacional de semilla. SAG. México.

Martínez, W., G. Guzmán y S. Riess. 1987. Estudio sobre la endomicorriza del café bajo distintas condiciones de cultivo e identificación de algunos endogonaceos. *Biotica* 12 (1):35-41.

Mg, P. P., A. L. J. Cole, P. E. Jameson and J. A. Mcwha. 1982. Cytokinin production by ectomicorrhizal fungi. *New Phytol*

Miller, G. T. 1994. *Ecología y Medio Ambiente. Iberoamericana. México.*

Morton, J. B. 1990. Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): Their role in macro and microevolutionary processes. *Mycotaxon* 37:493-515. 91:57-62.

Newsham, K.K., A. H. Fitter and A. R. Watkinson. 1995. Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Tree* 10 (10): 407-411.

Peterson, R. L. and P. Bonafante. 1994. Comparative structure of vesicular-arbuscular mycorrhizas and ectomicorrhizas. *Plant and soil* 159:79-88.

Peterson, R. L. and M. L. Farquhar. 1994. Mycorrhizas- Integrated development between root and fungi. *Mycologia* 86(3): 81-87.

Pimienta-Barrios, E. 1990. *El Nopal Tunero. Universidad de*

Guadalajara. México.

- Pimienta-Barrios, E. and P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. Cactaceae) an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48(1):76-83.
- Pimienta-Barrios, E. and P.S. Nobel. 1995. Reproductive Characteristic of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their Relationship and Irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120(6): 1082-1086.
- Pimienta B., E.; C. Robles M. y Domínguez T. A. 1995. Estrategias fisiológicas y reproductivas de adaptación del pitayo a la aridez. *Ciencia* 46: 3339-349.
- Powell, C. and D. J. Bagyaraj (eds.). 1984. V-A Micorrizae. CRC Press. Florida.
- Richards, L. A. 1977. Diagnóstico y rehabilitación de Suelos Salinos y Sódicos. Limusa. México.
- Rincon, E., P. Huante and Y. Ramírez. 1993. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Mycorrhiza* 3:79-81.
- Richter D. L. and J. N. Bruhn. 1986. Pure culture synthesis of *Pinus resinosa* ectomycorrhizae with *Scleroderma aurantium*. *Mycologia* 78 (1):139-142.
- Richter, D. L. and J. N. Bruhn. 1989. Revival of saprotrophic and mycorrhizal basidiomycete cultures from cold storage in sterile water. *Can. J. Microbiol.* 35: 1055-1060.
- Richter, D. L. and J. N. Bruhn. 1990. *Scleroderma citrinum* (Gasteromycetes, Sclerodermatales) and *Larix decidua* form ectomycorrhizae in pure culture. *Nova Hedwigia* 50 (3-4):355-360.

- Robles M., C. 1994. Estudio Anatómico-fisiológico comparativo entre el nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.)Miller) y el pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber)Buxbaum). Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara.
- Ross, J. P. and A. Daniels. 1984. Hyperparasitism of endomycorrhizal fungi. *In*: Schenck, N. C. (ed.). Methods and Principles of micorrhizal research. American Phytopathological Society, St Paul, Minesota. pp 55-58.
- Rothwell, F. M., E. HacsKayla and D. Fisher. 1983. Ecto and endomycorrhizal fungus associations with *Quercus imbricaria* L. Plant and soil, 71:309-312.
- Rzedowski, J. 1973. Vegetación de México. LIMUSA: México.
- Rzedowski, Y., 1983. La cubierta vegetal de las zonas áridas y su aprovechamiento. *In*: Molina G., J. J. (Ed.). Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México. Colegio de Post-graduados, México.
- Safir, C. R. and J. M. Duniway. 1984. Evaluation of plant response to colonization to vesicular-arbuscular micorrhizal fungi. *In*: Schenck, N. C. (ed.). Methods and Principles of micorrhizal research. American Phytopathological Society, St Paul, Minesota. pp 77-80.
- Salisbury F. B. y Ross, c. W. 1994. Fisiología vegetal. Iberoamericana. México.
- Sanders, F. E. and N. A. Sheikh. 1983. The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems. Plant and soil 71: 223-246.
- Smith, G. W. and H. D. Skipper. 1979. Comparison of methods to extract spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Sc. Soc. Am. J. 43: 722-725.

- Somogyi, M. 1952. Notes of sugar determination. J. Biol. Chem. 195: 19-23.
- Sutton, B. and Harmon, P. 1976. Fundamentos de Ecología. Limusa. México.
- Tester, M; S. E. Smith and F. A. Smith. 1987. The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. Can. J. Bot: 65:419-431.
- Torres, R. E. Manual de Conservación de Suelos Agrícolas. Diana. México.
- Trappe, J. M. 1981. Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. *In*: Advances en food producing sistem por arid and semiarid lands. Oregon State University.
- U.N.A.M. Universidad Autónoma de México. 1989. Cactus. Cacti. México.
- Valdés, M. 1989. Aspectos ecofisiológicos de las micorrizas. Bol. Soc. Bot. México 49: 19-30.
- Valdés, M., F. Reza-Aleman and V. Furlan. 1993. Response of *Leucaena esculenta* to Endomycorrhizae and *Rhizobium* inoculation. World Journal of Microbiology and Biotechnology 9:97-99.
- Warner, N. J., M. F. Allen and J. A. MacMahon. 1987. Dispersal Agents of vesicular-arbuscular micorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. Mycologia 79 (5):721-730.
- Zimmermann, W. 1976. Evolución vegetal. Omega. Alemania.