

# INFLUENCIA DE HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES (HMA) EN EL DESARROLLO DE PLÁNTULAS DE *Opuntia streptacantha* LEM. SOMETIDAS A SEQUÍA, EN CONDICIONES DE INVERNADERO

**CÉSAR F. GONZÁLEZ-MONTERUBIO<sup>1</sup>, ARCADIO MONROY-ATA<sup>2</sup>, ESTHER MARIANA GARCÍA-AMADOR<sup>3</sup> Y MARÍA SOCORRO OROZCO-ALMANZA<sup>4</sup>**

*Unidad de Investigación en Ecología Vegetal, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.*

*Apdo. Postal 9-020, C. P. 15 000 México, D.F. E-mails: <sup>1</sup>cfgm@oikos.unam.mx,*

*<sup>2</sup>arcadiom@servidor.unam.mx, <sup>3</sup>estherga9@hotmail.com, <sup>4</sup>socoor@correo.unam.mx*

## RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman asociaciones simbióticas con la mayor parte de las plantas vasculares. Las cactáceas son plantas suculentas que habitan las zonas áridas y semiáridas de América. En este trabajo se determinó la influencia que tienen los HMA en la supervivencia, producción de biomasa, cociente raíz/vástago, eficiencia en el uso del agua, tasa relativa de crecimiento y potencial hídrico caulinar de plántulas de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae), sometidas a tratamientos de suelo seco y húmedo, en macetas, en condiciones de invernadero. Los resultados mostraron que el tratamiento húmedo micorrizado obtuvo un aumento significativo ( $p \leq 0.05$ ) en el porcentaje de supervivencia (28%), tasa relativa de crecimiento (37.7%), biomasa (59.2%), eficiencia en el uso del agua (59%) y en el potencial hídrico (112%), frente a los tratamientos no micorrizados; en el tratamiento seco micorrizado también hubo un aumento significativo ( $p \leq 0.05$ ) del potencial hídrico caulinar. Lo anterior corrobora que los HMA favorecen la supervivencia, crecimiento, relaciones hídricas y establecimiento de plántulas de *O. streptacantha*, y contribuyen a mantener el estado hídrico durante los períodos de sequía. Por ello, se recomienda micorrizar plántulas de esta especie en programas de restauración ecológica de zonas semiáridas deterioradas.

**Palabras Clave:** Cociente raíz/vástago, hongos micorrizógenos arbusculares, *Opuntia streptacantha*, potencial hídrico.

## ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) develop symbiotic associations with the majority of vascular plants. Cacti are succulent plants that grow in arid and semi arid regions of America. The study reported in this paper was aimed to assess the influence of AMF on the survival, biomass production, root/shoot ratio, water use efficiency, relative growth rate and caulinar water potential in *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) seedlings, grown in moist and dry soils in pots, under greenhouse conditions. The results showed that the plants inoculated with AMF and under moist treatment had a significant increase ( $p \leq 0.05$ ) in their survival percentage (28%), relative growth rate (37%), biomass production (59.2%), water use efficiency (59%) and water potential (112%), in contrast to uninoculated plants. Also, the inoculated plants under dry treatment presented an important increase ( $p \leq 0.05$ ) in their caulinar water potential. This fact confirms that AMF inoculation fosters the survival, growth, water relations and *O. streptacantha* seedling establishment and that it may maintain the plant water balance during drought periods. This is why it is suggested to inoculate *Opuntia* seedlings with AMF in order to restore arid and semi arid deteriorated ecosystems.

**Key Words:** Root/shoot ratio, arbuscular mycorrhizal fungi, *Opuntia streptacantha*, water potential.

## INTRODUCCIÓN

**L**as micorrizas arbusculares forman el tipo más común de simbiosis en los sistemas naturales<sup>1,2</sup>. Este tipo de asociación se forma entre hongos pertenecientes al orden Glomales y las raíces de la mayor parte de Angiospermas y Gimnospermas<sup>3,4</sup>. En esta asociación, la planta provee al hongo de entre el 10 y 20% de su producción fotosintética total<sup>5</sup>, mientras que el hongo incrementa la absorción de nutrientes minerales del suelo, sobre todo los de difícil disponibilidad como el fósforo, incrementan la capacidad de fijar nitrógeno en plantas de la familia de las leguminosas, además de aumentar la tolerancia a diversos tipos de estrés como es el provocado por la salinidad, la sequía, las altas temperaturas del suelo, patógenos de la raíz y metales pesados. También ayudan a mantener el balance hídrico de la planta y a su vez incrementan la tasa fotosintética<sup>4,6,7</sup>.

Los hongos formadores de micorrizas generalmente se extienden en los suelos y tienen una fuerte dependencia biotrófica de las plantas hospederas, por lo que raramente tienen vida libre saprofítica y generalmente mueren a los pocos días de haber germinado, si no encuentran un hospedero<sup>2,6,8</sup>.

A pesar de que existe mucha información acerca de los efectos y beneficios que proporcionan los hongos micorrizógenos arbusculares a su hospedero<sup>9-11</sup>, muy poca de esta investigación se ha centrado en la fisiología y ecología de las micorrizas en las zonas áridas y semiáridas<sup>12,13</sup>, en particular cuando se encuentran asociadas con cactáceas<sup>14</sup>.

Las cactáceas que habitan las zonas áridas y semiáridas de América se encuentran sometidas a diversos tipos de estrés, como las temperaturas contrastantes encontradas en el día y la noche, además de la baja disponibilidad de agua y minerales provocados por la poca precipitación y por los suelos rocosos y pedregosos poco profundos, en donde el fósforo está en formas insolubles y de difícil asimilación para las plantas<sup>15,16</sup>. Estas son condiciones favorables para el desarrollo de la simbiosis micorrícica arbuscular<sup>17-20</sup>. Además, se ha encontrado que las cactáceas forman asociación con micorrizas arbusculares tanto en zonas áridas y semiáridas<sup>16,21-29</sup>, como en selvas bajas caducifolias<sup>14,30</sup>. Sin embargo, existen alrededor de 1600 especies distribuidas desde Canadá hasta Argentina y Chile<sup>15,31</sup>, por lo que aún se necesitan más resultados para valorar la influencia de las micorrizas arbusculares sobre el crecimiento, relaciones hídricas, obtención de nutrientes, tolerancia a patógenos y diversos tipos de estrés, además de distintos atributos fisiológicos que se han investigado en otras familias<sup>14,23</sup>.

## METODOLOGÍA

Se colectaron frutos maduros de *Opuntia streptacantha* en la localidad de Xitzio, municipio de Santiago de Anaya, Estado de Hidalgo, y se extrajeron las semillas. Para llevar a cabo su germinación se sumergieron en agua a 80°C durante un minuto

y se escarificaron con ácido sulfúrico concentrado durante 3 minutos; posteriormente se colocaron en agar al 10% a 30°C. Una vez que germinaron, se plantaron en semilleros con 50 g de mezcla de suelo-arena estéril por cada plántula y al cabo de un mes se transplantaron a las unidades experimentales. El experimento se realizó en un invernadero orientado de Norte a Sur, con ventanas abiertas, del 16/octubre/2002 al 14/marzo/2003, en 100 unidades experimentales compuestas por recipientes de unicel de medio litro (11.5 x 7.5 cm). A 50 macetas se les adicionaron 700 g de una mezcla de suelo proveniente del municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo, y arena sílica, en proporción 1:1, esterilizada en una autoclave en dos repeticiones de una hora y a las otras 50 macetas se les agregaron 600 g de esta mezcla de suelo más 100 g de inóculo micorrícico masificado en el invernadero. El suelo de Santiago de Anaya es de textura franco arcillosa (27% limo, 35% arena, 38% arcilla), contiene 2.93% de materia orgánica, tiene un pH de 8.4, una concentración de 15 ppm de N, 13 ppm de P, 181 ppm de K y una conductividad eléctrica de 0.18 dS\*m<sup>-1</sup>[32].

El diseño experimental fue un ANDEVA de dos factores: dos tratamientos micorrizados por dos tipos de riego, uno con irrigaciones semanales para llevar el suelo a capacidad de campo y el otro a 50% de la capacidad de campo, obteniendo un total de 4 tratamientos (micorrizado húmedo: **M+H**, no micorrizado húmedo: **M-H**, micorrizado seco: **M+S** y no micorrizado seco: **M-S**), con 25 repeticiones cada uno. La cantidad de agua que se agregó semanalmente estuvo en función del peso que perdían las unidades experimentales al término de cada semana.

La masificación de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), se realizó colectando suelo rizosférico de *Bouteloua gracilis*, gramínea asociada a *O.streptacantha* y a otras especies en la localidad de Xitzio, Hidalgo; posteriormente se llevó al invernadero, en donde se mezcló con arena sílica en proporción 1:1 y se colocó en macetas con jitomate (*Lycopersicum esculentum*) y pasto anual Rye Grass (*Lolium multiflorum*) como plantas “trampa”; después de seis meses, se disminuyó el riego paulatinamente para fomentar la esporulación de los hongos micorrizógenos; una vez marchita la planta se retiró la parte aérea y se realizó el conteo de esporas de HMA por cien gramos de suelo.

Semanalmente se determinó la altura y diámetro de las plántulas para calcular la tasa relativa de crecimiento (TRC). Al término de la semana 21 y después de cubrir las plántulas de la luz durante dos horas, se cosecharon al azar 5 plántulas por cada tratamiento, separando la raíz de la parte aérea; el vástago o parte aérea se introdujo en una cámara de Schollander para determinar su potencial hídrico caulinar (al alba); el sistema radical se retiró del suelo y se lavó con agua destilada para limpiar los residuos del suelo, posteriormente se pesaron tanto la raíz como el vástago. Despues, se deshidrató en una estufa a 80°C, durante 48 horas,

tanto el vástago como la raíz para determinar su biomasa seca. Una sección de la raíz fue almacenada en etanol al 70% para su posterior tinción y determinación de la presencia de HMA, mientras que el resto se pesó nuevamente y se deshidrató a 80°C, durante 48 horas, para determinar la biomasa seca. La biomasa de la sección utilizada para la tinción se determinó por medio de una regla de tres, utilizando el peso fresco total, el peso fresco de la raíz que se puso a deshidratar y el peso seco de la misma. Con la biomasa seca se determinó el cociente raíz/vástago que muestra la cantidad de biomasa invertida en la raíz con relación al vástago y la eficiencia en el uso del agua (WUE por sus siglas en inglés: water use efficiency), que es la biomasa producida por cantidad total de agua irrigada. La tinción de las raíces se realizó con la técnica de Phillips y Hayman<sup>33</sup> modificada, empleando KOH al 5% debido a que las raíces suculentas de las cactáceas son muy delicadas. Para las variables de respuesta registradas, se aplicaron pruebas de análisis de varianza de dos factores (micorrizización por riego), a excepción del cociente raíz/vástago, el cual se evaluó mediante un análisis de covarianza.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El porcentaje de colonización micorrícica del tratamiento **M+S** fue mayor y tuvo una diferencia significativa ( $p \leq 0.01$ ) frente al tratamiento **M+H**, mientras que los tratamientos no micorrizados, sólo obtuvieron trazas de colonización micorrícica (Figura 1). El aumento en el porcentaje de colonización por parte del tratamiento seco micorrizado probablemente se deba a que al tener una menor cantidad de agua disponible, las plántulas de *O. streptacantha* tienen un mayor grado de dependencia hacia las micorizas arbusculares para su supervivencia<sup>23</sup>.

El porcentaje de supervivencia fue de 100% para los tratamientos secos (**M+S**, **M-S**), mientras que los tratamientos húmedos tuvieron diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ), con 76% de supervivencia para el tratamiento **M+H** y 48% para el **M-H** (Figura 2).

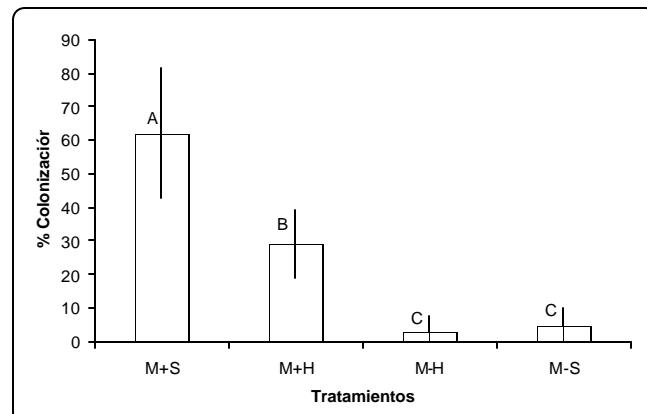


Figura 1. Porcentajes de colonización micorrícica en raíces de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos. M+S=micorrizado seco, M+H=micorrizado húmedo, M-H=no micorrizado húmedo, M-S=no micorrizado seco. Las líneas verticales indican desviaciones estándar. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

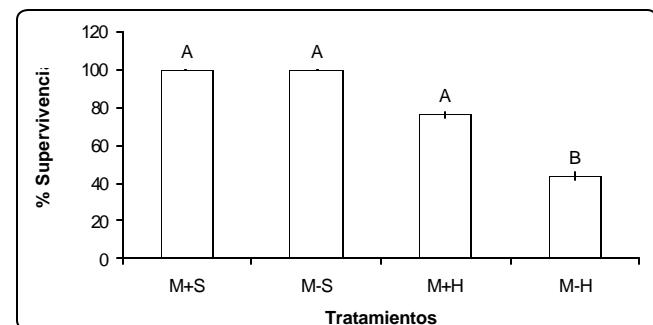


Figura 2. Porcentajes de supervivencia de las plántulas de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos. M+S=micorrizado seco, M+H=micorrizado húmedo, M-H=no micorrizado húmedo, M-S=no micorrizado seco. Las líneas verticales indican desviaciones estándar. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

2). Esta reducción en la supervivencia de las plántulas de los tratamientos húmedos se debió a que se contaminaron con hongos patógenos. A pesar de esto, la diferencia en supervivencia entre estos tratamientos probablemente se deba a que los hongos micorizógenos funcionan como control biológico contra los patógenos del suelo, trabajo que desempeñan gracias a que mejoran la nutrición de las plantas, compiten con los patógenos por los sitios de colonización e infección, además de que inducen cambios anatómicos y morfológicos en las raíces, cambios en las poblaciones de microorganismos de la rizósfera e inducción local de los mecanismos de defensa de las plantas<sup>1,34,35</sup>.

Respecto a la biomasa seca del vástago y de la raíz, el tratamiento **M+H** tuvo una diferencia significativa ( $p=0.05$ ) frente a los demás tratamientos (Figura 3); esto probablemente se deba a que los hongos micorizógenos incrementan el potencial de su

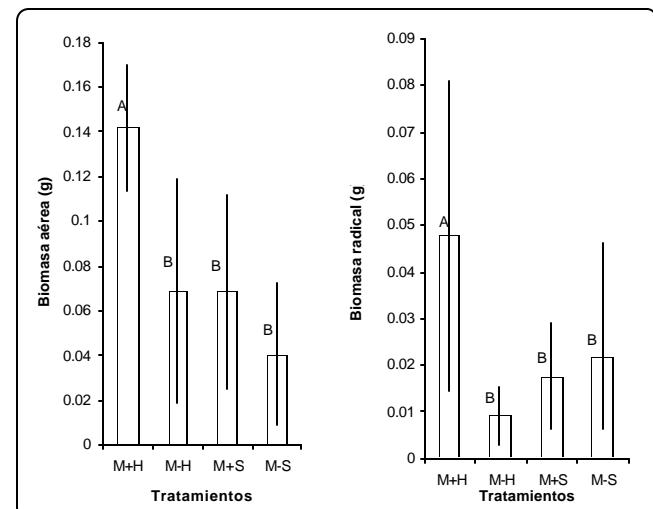
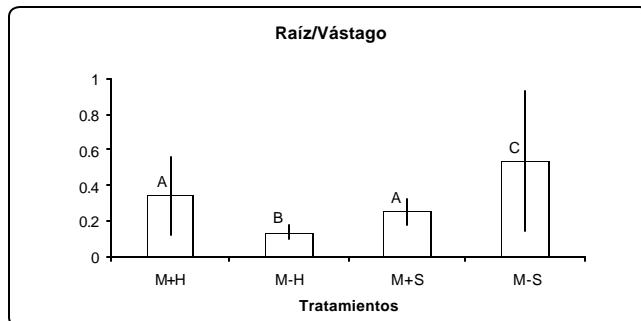


Figura 3. Biomasa aérea y radical de las plántulas de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos. M+S=micorrizado seco, M+H=micorrizado húmedo, M-H=no micorrizado húmedo, M-S=no micorrizado seco. Las líneas verticales indican desviaciones estándar. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

hospedero para explotar los recursos del suelo, principalmente fósforo y agua<sup>3,14,36,37</sup>. El tratamiento seco micorrizado no presentó diferencias significativas con los tratamientos no micorrizados, lo que probablemente se deba a que bajo condiciones de estrés hídrico, la micorrización modifique otros aspectos de las plántulas de *O. streptacantha*, que estén más relacionados con su supervivencia.

El cociente raíz/vástago de los tratamientos micorrizados (**M+H**, **M+S**), fue significativamente más bajo que el del tratamiento seco no micorrizado (**M-S**). El tratamiento húmedo no micorrizado presentó el cociente raíz/vástago más bajo, debido a que gran parte de las raíces se perdieron por la infección con patógenos (Figura 4). Se ha comprobado que la simbiosis micorrícica disminuye la cantidad de biomasa seca en las raíces de las plantas hospederas<sup>38</sup>, ya que la planta no necesita invertir energía en el aumento de la biomasa de las raíces, para aumentar el área de captura de iones y agua, debido a que el micelio externo cumple esta función, y sólo aumenta el área de colonización por medio de la producción de una mayor cantidad de raíces laterales finas; además, un sistema radical pequeño -bajo condiciones de estrés severas- permite a las cactáceas mantener sus reservas de energía, ya que al llevar a cabo el forrajeo de recursos del suelo, el hongo micorrizógeno es energéticamente menos costoso que desarrollar un alto cociente raíz/vástago<sup>39</sup>.

La eficiencia en el uso de agua del tratamiento húmedo micorrizado (**M+H**), fue significativamente mayor ( $p \leq 0.05$ ) que la de los demás tratamientos (Tabla I); a pesar de que estadísticamente no hay diferencia en el tratamiento seco micorrizado (**M+S**), se puede observar una diferencia con respecto a los tratamientos no micorrizados. Esto probablemente se debe que las plántulas de *O. streptacantha* pueden obtener más eficientemente los recursos, principalmente fósforo y agua, cuando se encuentran asociadas con hongos micorrizógenos arbusculares<sup>14</sup>, lo que se refleja en un aumento en la cantidad de



**Figura 4.** Cociente raíz-vástago de las plántulas de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos. **M+S**=micorrizado seco, **M+H**=micorrizado húmedo, **M-H**=no micorrizado húmedo, **M-S**=no micorrizado seco. Las líneas verticales indican desviaciones estándar. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

Tratamiento	Biomasa seca (gramos)	Agua irrigada (kilogramos)	WUE* (g/kg H <sub>2</sub> O irrigada)
M+S	0.0860	1.635	0.05264(b)
M-S	0.0622	1.635	0.03804(b)
M+H	0.1896	2.734	0.06935(a)
M-H	0.0778	2.734	0.02849(b)

Notas: \*WUE: Water Use Efficiency, **M+S**=micorrizado seco, **M+H**=micorrizado húmedo, **M-H**=no micorrizado húmedo, **M-S**=no micorrizado seco. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

**Tabla I.** Promedios de Eficiencia en el Uso del Agua, de las plántulas de *Opuntia streptacantha* en los cuatro tratamientos.

biomasa producida por unidad de agua irrigada. Comparando los tratamientos húmedos, los resultados muestran que esta cactácea produce 0.069 g de biomasa seca por cada litro de agua irrigada cuando está micorrizada, y sólo produce 0.028 g (menos de la mitad) cuando no está micorrizada.

Al igual que en la biomasa y en la eficiencia en el uso del agua, la tasa relativa de crecimiento (TRC), del tratamiento húmedo micorrizado (**M+H**), fue significativamente mayor ( $p \leq 0.05$ ) que en los demás tratamientos (Tabla II). Esto probablemente se debe a que las micorrizas proveen a su planta hospedera de un aumento en la obtención de nutrientes minerales y agua, optimizando de esta manera los recursos disponibles y aumentando el desarrollo de las plantas<sup>40-44</sup>.

Los tratamientos micorrizados obtuvieron un potencial hídrico significativamente mayor al de las plantas no micorrizadas, esto probablemente se deba a que las hifas de los HMA aumentan el área de absorción de agua por parte de las raíces y por un incremento en la permeabilidad de la membrana celular en la raíz, por el aumento en los puntos de entrada hifal en la misma<sup>21</sup>. Las micorrizas arbusculares mejoran las relaciones hídricas del hospedero proporcionando ventajas competitivas frente a las plantas no micorrizadas y así aumentan las probabilidades de supervivencia de las plántulas, cuando éstas se encuentran sometidas a un estrés hídrico continuo como el que prevalece en las zonas áridas<sup>7</sup>.

El potencial hídrico caulinar es un reflejo del estado hídrico de la plántula y en este experimento se mostró que la micorrización favorece significativamente la hidratación de *O. streptacantha*, lo cual es de vital importancia en el establecimiento y crecimiento de plántulas de esta cactácea (Figura 5).

## CONCLUSIONES

Las plántulas de *O. streptacantha* micorrizadas del tratamiento húmedo tienen un aumento significativo ( $p \leq 0.05$ ) en el porcentaje de supervivencia (28%), la tasa de crecimiento (37.7%), la

Tratamiento	Altura inicial (mm)	Altura final (mm)	Diferencia	Tasa relativa de crecimiento (mm/semana)
M+H	36.16	61.88	25.72	1.22 (a)
M-H	34.88	50.90	16.02	0.76 (b)
M+S	32.08	51.56	19.48	0.92 (b)
M-S	32.24	47.80	15.56	0.74 (b)

Notas: M+S=micorrizado seco, M+H=micorrizado húmedo, M-H=no micorrizado húmedo, M-S=no micorrizado seco. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

Tabla II. Tasa relativa de crecimiento (TRC) promedio, de las plántulas de *O. streptacantha* en los cuatro tratamientos.

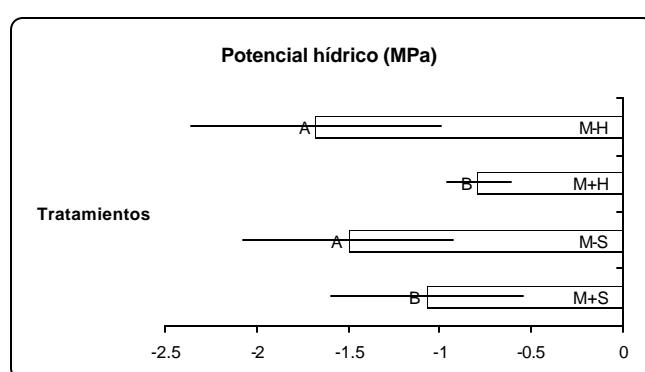


Figura 5. Potencial hídrico caulinar promedio de las plántulas de *O. streptacantha* en los cuatro tratamientos. M+S=micorrizado seco, M+H=micorrizado húmedo, M-H=no micorrizado húmedo, M-S=no micorrizado seco. Las líneas horizontales indican desviaciones estándar. Las letras diferentes muestran diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

producción de biomasa (59.2%), el potencial hídrico caulinar (112%) y la eficiencia en el uso del agua (59%), así como una disminución en el cociente raíz/vástago, en comparación con las nomicorrizadas. Asimismo, se presenta un aumento significativo en el potencial hídrico caulinar (27.7%) cuando las plántulas se encuentran en suelos con humedad al 50% de la capacidad de campo. Lo anterior sugiere que los hongos micorrizógenos arbusculares desempeñan un papel determinante en el establecimiento, relaciones hídricas y el crecimiento vegetal de esta especie, además de que contribuyen a mantener el estado hídrico de la cactácea en condiciones de sequía. Esto, seguramente, se refleja en una mayor probabilidad de supervivencia cuando crecen en temporadas más secas de lo normal.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada, en parte, por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), de la Universidad Nacional Autónoma de México, a través del proyecto No. IN-235402 y también contó con financiamiento del CONACyT (clave del proyecto: SEMARNAT-2002-C01-668).

#### REFERENCIAS

1. Azcón-Aguilar, C. & Barea, J.M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens: an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* **6**, 457-464 (1996).
2. Mukerji, K.G. Concepts in mycorrhizal research (Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, 1996).
3. Robson, A.D., Abbott, L.K. & Malajczuk, N. Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry (Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, 1994).
4. Varma, A. Mycorrhiza Manual (Springer Verlag, Berlin, 1998).
5. Jakobsen, I. & Rosendal, L. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytol.* **115**, 77-83 (1990).
6. Srivastava, D., Kapoor, R., Srivastava, S.K. & Mukerji, K.G. Vesicular-arbuscular mycorrhiza: an overview. in Concepts in mycorrhizal research (ed. Mukerji, K.G.), Vol. 19/2:1-39 (Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, 1996).
7. Augé, R.M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**, 3-42 (2001).
8. Read, D.J. Mycorrhiza: the state of the art. in Mycorrhiza, structure, function, molecular biology and biotechnology (eds. Varma, A. & Hock, B.) 3-37 (Springer Verlag, Berlin, 1999).
9. Harley, J.I. & Smith, S.E. Mycorrhizal symbiosis (Academic Press, London, 1984).
10. Allen, M.F. The ecology of mycorrhizae (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1991).
11. Munro, R.C., Wilson, J., Jefwa, J. & Mbuthia, K.W. A low cost method of mycorrhizal inoculations improves growth of *Acacia tortilis* seedlings in the nursery. *Forest Ecol. & Manag.* **113**, 51-56 (1999).
12. Janos, D.P. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* **12**, 56-64 (1980).
13. Allen, E.B. & Allen, M.F. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytol.* **104**, 559-571 (1986).
14. Rincón, E., Huante, P. & Ramírez, Y. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pecten-aborigineum*. *Mycorrhiza* **3**, 79-81 (1993).
15. Gibson, A.C. & Nobel, P.S. The cactus primer (Harvard University Press, Cambridge, E.U.A., 1990).
16. Azcón, R. & Barea, J.M. Mycorrhizal dependency of a representative plant species in Mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecol.* **7**, 83-92 (1997).
17. Smith, S.E. & Read, D.J. Mycorrhizal symbiosis (Academic Press, London, 1997).
18. Orcutt, M.D. & Nilsen, E.T. The physiology of plants under stress (John Wiley, New York, 2000).
19. Grime, P.J. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties (John Wiley, West Sussex, 2001).
20. Nobel, P.S. Remarkable Agaves and Cacti (Oxford University Press, New York, 1994).
21. Cui, M. & Nobel, P.S. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **122**, 643-649 (1992).

22. Bashan, Y., Davis, E.A., Carrillo-García, A. & Linderman, R.G. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Applied Soil Ecol.* **14**, 165-175 (2000).
23. Reyes-Quintanar, C.K., Ferrera-Cerrato, R., Alarcón, A. & Rodríguez, S. Microbiología de la relación de nodricismo entre leguminosas arbóreas y *Neobuxbaumia tetetzo* en suelos no erosionados y erosionados en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. en Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular (eds. Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R.) 69-77 (Mundi Prensa, México, D.F., 2000).
24. Pimienta-Barrios, Eu., Pimienta-Barrios, En., Salas-Galván, M.E., Zañudo-Hernández, J. & Nobel, P.S. Growth and reproductive characteristics of the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis* and their relationships with environmental factors and colonization by arbuscular mycorrhizae. *Tree Physiol.* **22**, 667-674 (2002).
25. Pimienta-Barrios, E., Castillo-Aranda, M.E. & Nobel, P.S. Ecophysiology of a wild platiopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* **47**, 77-86 (2002).
26. González-Monterrubio, C.F. Influencia de hongos micorizógenos arbusculares (HMA) en el desarrollo de plántulas de *Opuntia streptacantha* Lem. sometidas a sequía, en condiciones de invernadero (Tesis profesional, Facultad de Estudios Superiores, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 2003). 66 págs.
27. González-Monterrubio, C.F. Masificación de los hongos micorizógenos arbusculares asociados al suelo rizosférico de cactáceas globosas provenientes del Valle del Mezquital, Hidalgo (Servicio Social, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., 2003). 57 págs.
28. Pimienta-Barrios, E., Castillo-Aranda, M.E., Muñoz-Urias, A. & Nobel, P.S. Effects of benomyl and drought on the mycorrhizal development and daily net CO<sub>2</sub> uptake of a wild platiopuntia in a rocky semi-arid environment. *Annals of Botany* **92**, 1-7 (2003).
29. Pimienta-Barrios, Eu., Pimienta-Barrios, En. & Nobel, P.S. Ecophysiology of the pitayo of Queretaro (*Stenocereus queretaroensis*). *Journal of Arid Environments* **59**, 1-17 (2004).
30. Rivera-Álvarez, F.L. Dinámica micorrízica espacio-temporal en seis especies de cactáceas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco (Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 2001).
31. Rzedowski, J. & Calderón, G. Flora fanerogámica del Valle de México. 2<sup>a</sup>. ed. (Instituto de Ecología, A.C., México, D.F., 2001).
32. Escalante-González, L. Caracterización y evaluación de las condiciones microambientales asociadas a micrositios que favorecen la germinación y establecimiento de *Bouteloua gracilis* (H.B. K.) Lag. en un agostadero de Santiago de Anaya, del Valle de Actopan, Estado de Hidalgo (Tesis profesional, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 1995). 77 págs.
33. Ferrera-Cerrato, R., González, M.C. & Rodríguez, M.M. Manual de agromicrobiología (Trillas, México, D.F., 1993).
34. Abdel-Fattah, G.M. & Mohamedin, A.H. Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) and *Streptomyces coelicolor* and their effects on sorghum plants grown in soil amended with chitin of brown scales. *Biol. Fertil. Soils* **32**, 401-409 (2000).
35. Mansfeld-Giese, K., Larsen, J & Bodker, L. Bacterial populations associated with mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Microbiological Ecology* **41**, 133-141 (2002).
36. Freire, A.C., Ishii, T. & Kadoya, K. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth, leaf water potential and levels of 1-amino cyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene in the roots of papaya under water stress conditions. *Mycorrhiza* **10**, 121-123 (2000).
37. Jackson, L.E., Miller, D. & Smith, S.E. Arbuscular mycorrhizal colonization and growth of wild and cultivated lettuce in response to nitrogen and phosphorus. *Scientia Horticulturae* **94**, 205-218 (2002).
38. Cavagnaro, T.R., Smith, S.E. & Dickson, S. Backseat driving? Accessing phosphate beyond the rhizosphere depletion zone. *Trends in Plant Science* **6**, 5, (2001).
39. Pimienta-Barrios, B.E. & Nobel, P.S. Vegetative, reproductive and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany* **52**, 391-401 (1998).
40. Varma, A. & Schuepp, H. Influence of mycorrhization on the growth of micropaginated plants. in Concepts in mycorrhizal research (ed. Mukerji, K.G.) vol. 19/2, 113-132 (Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, 1996).
41. Sanders, I.R., Koide, R.T. & Shumway, D.L. Diversity and structure in natural communities: the role of mycorrhizal symbiosis. in Mycorrhiza, structure, function, molecular biology and biotechnology. (eds. Varma, A. & Hock, B.) 521-556 (Springer Verlag, Berlin, 1998).
42. Pirazzi, R., Rea, E. & Bragalone, M. Improvement of micronutrient uptake of valuable broadleaves in interaction with *Glomus mosseae*. *Geomicrobiology Journal* **16**, 79-84 (1999).
43. Sasaki, A., Fujiyoshi, M., Shidara, S. & Nakatsubo, T. Effects of nutrients and arbuscular mycorrhizal colonization on the growth of *Salix gracilistyla* seedlings in a nutrient-poor fluvial bar. *Ecological Research* **16**, 165-172 (2001).
44. Fisher, J.B. & Jayachandran, K. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance seedling growth in two endangered plant species from South Florida. *Int. J. of Plant Sci.* **163**, 559-566 (2002).