

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

**LAS PROPIEDADES DEL SUELO COMO INDICADORES
EDAFO-ECOLÓGICOS DE INVASIBILIDAD Y SU RELACIÓN
CON TRES ESPECIES DE PLANTAS INASORAS EN EL
VALLE DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA**

TESIS

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

PRESENTA

HILDA VENTURA SOTO AQUINO

Comité tutorial:

Tutor: Dr. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Asesor: Dra. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

Asesor: Dr. JESÚS PÉREZ MORENO

Fecha (06/2013)

“El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”

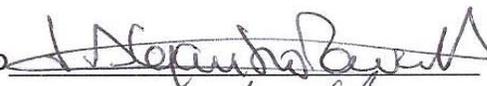
El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó

Hilda Ventura Soto Aquino

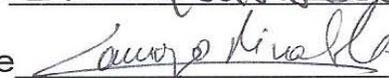
El 19 de junio del 2013

Jurado:

Tutor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado



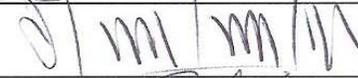
Asesor: Dra Sara Lucía Camargo Ricalde



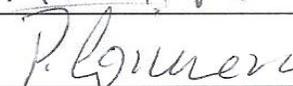
Asesor: Dr. Jesús Pérez Moreno



Sinodal: Dr. Víctor Hugo Volke Haller



Sinodal: Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río



AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Metropolitana de Iztapalapa por hacer posible la realización de ésta Tesis.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECyT) por el apoyo económico que me otorgaron para la realización de ésta Tesis.

Al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por haber creído en mi, por haber estado en los momentos más difíciles, por haberme otorgado una oportunidad en la realización de la presente investigación, por su orientación y sus comentarios tan certeros y por su amistad.

A la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde por su paciencia, por sus consejos, porque siempre estuvo en cada momento y realización de esta investigación, por su calidad humana y amistad.

Al Dr. Jesús Pérez Moreno por su amistad, cariño y sencillez, por sus sugerencias vertidas para mejorar este trabajo.

A la M C. Ma. J. Jiménez Monserrat por su amistad, por su gran apoyo en campo y por todos los grandes favores que me hiciste.

Al Dr. Rafael Guzmán por su amistad y su sencillez.

Al Sr. Pedro Miranda por haberme apoyado en campo y por ser un guía extraordinario.

A la M. C Esperanza por su amistad y porque siempre tuvo una sonrisa.

A la M. C Rocío Zarate por su tiempo dedicado para realizar algunos análisis estadísticos.

Al Dr. Victor Volke por el tiempo y dedicación para realizar los análisis estadísticos.

A la M. C. Carmen por su amistad.

Al Profesor Marco Aurelio por su apoyo en campo y por su amistad.

Al Dr. Pablo Corcuera, por sus observaciones y tiempo.

DEDICATORIA

A mis padres: Néstor Soto y Gregoria Aquino, por su amor.

A mis hermanos: Elizabeth, Víctor, Reyna, Rocío, Sonia, Viviana y Helen.

A mis sobrinos: Alexia, Dianne, Danna, Josué, Abigail y Tamara.

A mi esposo: Jerónimo Chavarría por su paciencia, comprensión y amor.

A mi hijo: Diego Chavarría, gracias mi amor porque has sido mi fuente de inspiración.

A todos mis familiares y amigos.

Gracias

RESUMEN

Los avances en el estudio de invasiones en áreas con cierto grado de susceptibilidad hace necesario comprender qué factores se encuentran envueltos en la invasión. Se ha mencionado que ésta última depende de la interacción de las especies colonizadoras con los factores edáficos. Por lo tanto, es necesario evaluar el estado actual del sistema suelo mediante indicadores. Los indicadores del suelo son un conjunto de parámetros (propiedades físicas, químicas y biológicas) y representan la condición actual del suelo; por consiguiente, en este proyecto se propone abordar el estudio de algunas propiedades físicas (densidad aparente, textura), químicas (materia orgánica, fósforo orgánico y total, nitrógeno total, capacidad de intercambio catiónico, conductividad eléctrica, pH, bases intercambiables, carbono orgánico) y biológicas (poblaciones de bacterias y hongos) del suelo como indicadores edafológicos de invasibilidad, y estimar la capacidad y velocidad de germinación de semillas de plántulas, bajo diferentes condiciones edafológicas, de tres especies de plantas provenientes de otras comunidades locales clasificadas de acuerdo a su grado de invasividad de mayor a menor: *Viguiera dentata*, *Heterotheca inuloides* y *Ferocactus latispinus*.

El área de estudio se localiza en el Valle de Zapotitlán, Puebla, que es una subcuenca semiárida que forma parte de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Se recolectaron muestras de suelo para los análisis físicos, químicos y biológicos; así mismo, se recolectaron semillas para las pruebas de germinación; se seleccionaron tres parches con vegetación contrastante en las que estuvieran presentes las tres especies estudiadas.

De acuerdo con los resultados *F. latispinus* fue quien presentó el mayor porcentaje de germinación, el parche tetechera presentó los mayores porcentajes de germinación. Asimismo, las especies evaluadas presentaron una velocidad de germinación estadísticamente diferente.

De la información obtenida se desprende que el indicador de invasibilidad más sensible o el que aportó más información en este trabajo fue la conductividad eléctrica. Teniendo en cuenta que el parámetro analizado resultó ser sensible y fácil de medir, éste puede constituir una herramienta útil para el estudio ecológico de las invasiones y para la evaluación de la invasión de malezas a los cultivos.

ABSTRACT

Progress in the study of invasions in areas with some degree of susceptibility makes necessary to understand which factors are involved in the invasiveness. It has been mentioned elsewhere that the latter depends on interaction between colonizing species and soil factors. So, it is necessary to assess the actual soil system status through reliable indicators. Soil indicators are a set of parameters (physical, chemical and biological) and represent the current condition of the soil; therefore, this project is intended to address the study of the physical (bulk density, texture), chemical (matter organic, organic phosphorus and total nitrogen, cation exchange capacity, electrical conductivity, pH, exchangeable bases, organic carbon) and biological (bacteria and fungi populations) properties of the soil as pedo-ecological invisibility indicators, and their relationship with three invasive plant species classified according to their degree of invasiveness of highest to lowest: *Viguiera dentate*, *Heterotheca inuloides* y *Ferocactus latispinus*; as well as to estimate the capacity and speed of germination of seeds under different soil conditions.

The study area is located in the Valley of Zapotitlán, Puebla, which is a semi-arid sub-basin of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. Soil samples were collected for physical, chemical and microbiological analysis, as well as seeds the germination assays, within three contrasting vegetation patches where the tree species were present.

According to the overall results, *F. latispinus* had the highest percentage of seed germination, and the tetechera patch had the highest percentage of seed germination. The tree plant species showed a statistically different germination rate.

The information obtained shows that the most sensitive indicator of invasiveness or which provided additional information in this study was the electrical conductivity. Given that the parameter analyzed proved to be sensitive and easily quantifiable, it can be a useful tool for ecological studies of invasions and weed invasion crops.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Propiedades del suelo utilizadas como indicadores	4
2.1.1 Algunas propiedades físicas utilizadas como indicadores y su función en las plantas	8
2.1.2 Algunas propiedades químicas utilizadas como Indicadores y su función en las plantas	11
2.1.3 Algunas propiedades biológicas utilizadas como indicadores y su función en las plantas	22
2.2 Invasibilidad.....	26
2.2.1 ¿Qué determina la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido?.....	27
2.2.2 Factores que intervienen en la invasibilidad	31
2.3 Grado de invasión y grado de invasibilidad	33
2.4 ¿Plantas exóticas, introducidas, naturalizadas, alienígenas o invasoras?.....	34
2.4.1 Características de las plantas invasoras	37
2.4.2 Impactos ecológicos de las plantas invasoras.....	39
2.5 Ecosistemas vulnerables a la invasión	41
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	43
3.1 Objetivo general	43
3.1.1 Objetivos particulares.....	43
3.2 Hipótesis general.....	44
3.2.1 Hipótesis particulares	44
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	45
4.1 Ubicación y descripción del área de estudio	45
4.2 Etapa experimental	47
4.2.1 Trabajo de campo	47

4.2.2 Trabajo de laboratorio.....	57
4.2.2.3 Riegos	58
4.2.3 Trabajo de gabinete.....	59
4.3 Análisis de la información.....	62
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	65
5.1 Características físicas y químicas del suelo.....	65
5.2 Porcentaje de germinación.....	68
5.3 Relación entre el porcentaje de germinación y las propiedades del suelo.....	76
5.4 Relación de las plantas invasoras con las propiedades del suelo.....	82
5.5 Propiedades del suelo y su relación con la invasibilidad.....	84
5.5.1 Interacción planta-planta, planta-herbívoros.....	86
5.5.2 Interacción planta-suelo.....	87
5.5.3 Invasibilidad-planta-suelo.....	88
5.6 Velocidad de germinación e Índice de velocidad de germinación	98
5.6.1 Porcentaje de germinación y velocidad de germinación (VG)	102
5.6.2 Relación de la velocidad de germinación VG y porcentaje de germinación con el grado de invasividad.....	104
6. CONCLUSIONES.....	107
7. RECOMENDACIONES	109
8. BIBLIOGRAFÍA.....	111
9. ANEXO.....	140

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Indicadores del suelo para una selva en los trópicos húmedos.....	8
Cuadro 2. Indicadores del suelo para trópicos áridos.....	9
Cuadro 3. Conjunto de indicadores físicos, químicos y biológicos propuesto para monitorear los cambios que ocurren en el suelo.....	12
Cuadro 4 Repeticiones por especie vegetal y parche de vegetación.....	58
Cuadro 5. Codificación asignada a cada parche de vegetación.....	62
Cuadro 6. Variables auxiliares asignadas para cada especie vegetal.....	63
Cuadro 7. Propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos de tres parches de vegetación en una zona semiárida de Zapotitlán, Puebla.....	67
Cuadro 8. Promedio del porcentaje de germinación de tres especies de plantas invasoras.....	70
Cuadro 9. Comparación de medias del porcentaje de germinación en <i>V.</i> <i>dentata</i> , <i>F. latispinus</i> y <i>H. inuloides</i> en tres parches de vegetación.....	71
Cuadro 10. Comparación de medias del porcentaje de germinación en tres especies plantas y tres parches de vegetación.....	75
Cuadro 11. Matriz de correlaciones entre características del suelo de tres parches de vegetación.....	77
Cuadro 12. Matriz de correlaciones de las propiedades del suelo.....	78
cuadro 13. Modelos de regresión para el porcentaje de germinación en función de la conductividad eléctrica, arena, limo y carbono orgánico de los tres parches de vegetación.....	79
Cuadro 14. Comparación de medias del índice de velocidad de germinación y de la velocidad de germinación entre especies vegetales.....	100
Cuadro 15. Comparación de medias del índice de velocidad de germinación y la velocidad de germinación, en <i>V. dentata</i> , <i>F. latispinus</i> y <i>H. inuloides</i> en tres parches de vegetación.....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema simplificado de los estadios iniciales del ciclo de vida en las especies vegetales..	28
Figura 2. Localización del área de estudio	47
Figura 3. Parches de vegetación (a) matorral, (b) tetechera, (c) cardonal, en el Valle de Zapotitlán, Puebla.....	54
Figura 4. Muestreo al azar de la colecta de muestras de suelo para los análisis físicos y químicos	56
Figura 5. Porcentaje de germinación de semillas de tres especies de plantas invasoras, en tres parches de vegetación contrastantes.	69
Figura 6. Porcentaje de germinación en tres parches de vegetación contrastantes de tres plantas invasoras.	74
Figura 7. Porcentaje de germinación en función del porcentaje de arena, materia orgánica, arcilla, carbono orgánico, conductividad eléctrica, magnesio.....	85
Figura 8. Modelo de retroalimentación del análisis de invasibilidad-planta-suelo.....	91
Figura 9. Ciclos de retroalimentación entre planta y suelo	96
Figura 10. Velocidad de germinación de tres especies vegetales en tres parches de vegetación contrastantes.....	99
Figura 11. Índice de velocidad de germinación de tres plantas invasoras entre parches de vegetación contrastantes.....	99
Figura 12. Porcentaje de germinación y velocidad de germinación en tres parches de vegetación contrastantes, de tres especies de plantas invasoras.	103
Figura 13. Porcentaje de germinación y velocidad de germinación de tres especies de plantas invasoras, en tres parches de vegetación contrastantes.....	104

**LAS PROPIEDADES DEL SUELO COMO INDICADORES EDAFO-ECOLÓGICOS
DE INVASIBILIDAD Y SU RELACIÓN CON TRES ESPECIES DE PLANTAS
INVASORAS EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA.**

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades naturales son entidades inherentemente cambiantes, tanto en el espacio como en el tiempo. La comprensión de las reglas y patrones de estructuración de ellas es un tema central de la ecología de comunidades (Schreiber y Rittenhouse 2004). Así pues, las reglas de estructuración se dividen en dos: a) factores externos, que incluyen constantes ambientales y a la dispersión y, b) los factores internos, que restringen el establecimiento de las especies e intervienen en los procesos de colonización determinando el potencial de los colonizadores (Belyea y Lancaster, 1999). En los patrones de estructuración intervienen la interacción entre organismos, la competencia de las especies por un recurso y la distribución espacial y temporal de las especies (Schreiber y Rittenhouse, 2004).

Si bien los estudios básicos de “dinámica de comunidades” están lógicamente ligados con el campo aplicado de la llamada “ecología de las invasiones” (el estudio de invasiones de organismos externos a una región en particular), éstas constituyen disciplinas teóricas que se han desarrollado de manera paralela y más bien distante, aunque estas doctrinas exhiben una convergencia gradual en sus planteamientos y alcances (Davis, 2005). Como muestra, se tiene que los términos “invasibilidad” e “invasividad” provienen de la ecología de las invasiones y se refiere a la susceptibilidad de un ambiente a la colonización y establecimiento de especies que

no forman parte de la comunidad local. La invasiividad, por otro lado, es la capacidad de los individuos de una población para establecerse en un hábitat diferente del cual provienen (Davis *et al.*, 2005; Richardson y Pysek, 2006). Estas ideas se originan de estudios sobre invasiones mediadas por actividades humanas (Richardson y Pisek, 2006) y, por ende, su ámbito de aplicación en el campo de la ecología de comunidades ha sido más bien limitado. Sin embargo, se considera que ambos conceptos son condiciones generales de todos los ambientes (Davis, 2000).

El establecimiento de una planta que coloniza una comunidad local en donde no estaba presente depende, al menos parcialmente, de las propiedades del suelo en ese nuevo hábitat e incluso puede generar cambios en esas propiedades que pudieran, a su vez, ocasionar el desplazamiento o pérdida de especies nativas (Bidwell *et al.*, 2006). Para entender tal impacto es necesario comprender qué factores se encuentran envueltos en la invasiabilidad (Doménech *et al.*, 2006) y se ha mencionado que ésta última depende de la interacción de las especies colonizadoras con los factores bióticos y abióticos de la comunidad receptora (Wolfe y Klironomos, 2005). En la mayoría de los trabajos se mide la invasiabilidad por número (Tierney y Cushman, 2006), riqueza (Takeshi y Kondoh, 2002) y porcentaje cubierto de especies invasoras (Howard *et al.*, 2004), pero los resultados no son del todo satisfactorios porque no se pueden aplicar a diversas situaciones y condiciones, como es el caso de los desiertos que son suelos pobres en nutrimentos, suelos con bajos niveles de nitrógeno o altos niveles de fósforo, etc. Aunado a lo anterior, es indispensable contar con métodos de diagnóstico rápidos y eficaces que evalúen el éxito de las plantas invasoras, así como los factores edáficos envueltos en la

invasibilidad. En este sentido, se han realizado pocas investigaciones sobre vegetación de zonas áridas asociando factores edáficos con la invasión (Godínez y Valiente, 1998, Matthew, 2003), y la mayoría de los estudios (Heneghan *et al.*, 2006) se han centrado únicamente en evaluar diferencias en las propiedades físicas (Sperber *et al.*, 2003), químicas (Vanderhoeven *et al.*, 2005) y biológicas del suelo, entre parcelas invadidas, así como el efecto de las plantas invasoras en el ciclo de los nutrimentos. Estos estudios se han llevado a cabo principalmente en los Estados Unidos de Norteamérica (Kourtev *et al.*, 1999, Howard *et al.*, 2004, Tierney y Cushman, 2006) y Australia (Scott *et al.*, 2002, Leishman, 2004). Entre las propiedades del suelo estudiadas se encuentran la materia orgánica, pH, conductividad eléctrica, nitrógeno, fósforo, textura, estructura y densidad aparente. Sin embargo, sólo se indica cómo dichas propiedades cambian a través del tiempo después de que el suelo ha sido invadido, pero no se han trabajado como indicadores de la invasibilidad, así como tampoco su interacción con las plantas.

Como alternativa al avance del estudio ecológico de áreas con cierto grado de fragilidad, es necesario realizar evaluaciones del estado del sistema suelo mediante indicadores. Por consiguiente, en este proyecto se propone abordar el estudio de algunas propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo como indicadores edafológicos de la invasibilidad. Sobre la base de esta investigación se intenta demostrar si existe alguna relación entre las propiedades estudiadas y la presencia de las plantas colonizadoras.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Propiedades del suelo utilizadas como indicadores

El suelo es un cuerpo natural, distribuido como un continuo en el paisaje con variaciones determinadas por las condiciones lito-climáticas del sitio, el drenaje, la historia geomorfológica y el uso del suelo (Cotler, 2003).

El suelo como parte del sistema natural y social cumple funciones fundamentales de naturaleza biológica, alimentaría, depuradora y de soporte mecánico. Alberga numerosas y diversas especies microbianas, animales y vegetales responsables de la actividad metabólica, esencial para su formación, funcionamiento y fertilidad (Cantú *et al.*, 2007).

En general, el suelo se evalúa midiendo propiedades del suelo para estimar su capacidad de realizar funciones básicas (Etchevers 1999), por ejemplo, la capacidad de suministro de nutrimentos, de soporte, de aireación, de humedecimiento y de transmisión térmica, indispensables para el normal desarrollo de las plantas y para el mantenimiento de la productividad (García, 2003).

Por tal motivo, es preciso contar con variables que puedan servir para evaluar la condición actual del suelo (Cantú *et al.*, 2007). Estas variables se conocen como indicadores y estos son descriptores, ya que representan una condición (Dumanski *et al.*, 1998). Los indicadores pueden ser usados en monitoreos y programas de evaluación para estimar la tasa de cambio y el impacto. Según Adriaanse (1993), los indicadores son instrumentos de análisis y se conciben como una herramienta de medición que debe dar información acerca de las propiedades, procesos y

características del suelo; además, permiten simplificar, cuantificar y comunicar fenómenos complejos en forma comprensible, útil y ventajosa.

Los indicadores pueden consistir de una sola variable, de algunas variables o de un índice. Este último se define como la proporción entre los valores de una variable en diferentes momentos y también puede ser construido a partir de la razón entre diferentes variables (Müller *et al.*, 1998). Los indicadores pueden ser cuantitativos, como es el caso de la tasa de infiltración, capacidad de intercambio catiónico, pH, cantidad de nematodos, etc., o cualitativos como es el afloramiento del subsuelo, la aparición de canalículos de erosión, la aparición de encharcamientos etc., o índices compuestos por la relación entre diferentes variables (Etchevers, 1999). Hay también indicadores nominales como la cobertura vegetal y del suelo desnudo y de rango u ordinales como la pendiente, porcentaje de rocosidad y el número de fecas (Lezama *et al.* 2006). Estas dos últimos son utilizados especialmente cuando no hay información cuantitativa o el atributo no es cuantificable, o cuando los costos para cuantificar son demasiado elevados (Cantú *et al.*, 2007).

Así pues, las principales funciones de los indicadores son evaluar y anticipar condiciones o tendencias futuras, comparar transversalmente sitios o situaciones, para valorar metas u objetivos, y proveer información preventiva temprana (Cantú *et al.*, 2007). Por lo tanto, los indicadores tienen como objetivo reflejar las cuatro características fundamentales del sistema natural, llamado el ciclo del agua y de nutrimentos, el flujo de energía y el papel de la riqueza de las especies en la dinámica de los componentes bióticos (Lefroy y Hobbs, 1992). Tales indicadores se

aplican en muchos campos del conocimiento (economía, salud, recursos naturales, etc.).

En el caso del suelo, tales indicadores pueden ser propiedades físicas, químicas y biológicas o procesos que ocurren en él (S.Q.I., 1996). Para Dumanski *et al.* (1998), dichos indicadores no podrían ser un grupo seleccionado *ad hoc* para cada situación particular, sino que deben ser los mismos en todos los casos; esto con el propósito de facilitar y hacer válidas las comparaciones a nivel regional, local, nacional e internacional.

Para que las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo sean consideradas indicadores deben cubrir las siguientes condiciones (Doran y Parkin, 1994):

- a) describir los procesos del ecosistema;
- b) integrar propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo;
- c) reflejar los atributos de sostenibilidad que se quieren medir;
- d) ser sensibles a variaciones de clima y manejo;
- e) ser accesibles a muchos usuarios y aplicables a condiciones de campo;
- f) ser reproducibles;
- g) ser fáciles de entender;
- h) ser sensibles a los cambios en el suelo que ocurren como resultado de la degradación antropogénica;
- i) cuando sea posible, ser componentes de una base de datos del suelo ya existente;
- j) ser universales, ilustrar las formas temporal y espacialmente;
- k) ser relativamente fácil y prácticos de medir; y,

l) el atributo debe ser uno cuyo cambio se pueda medir dentro de un lapso de tiempo relativamente corto (meses o años en lugar de décadas).

En virtud de que existen muchas propiedades alternativas para evaluar el suelo (Cuadro 1 y 2) (Larson y Pierce 1991), se ha establecido un mínimo de propiedades físicas, químicas y biológicas que son seleccionadas para estimar la capacidad del suelo para funcionar en usos y climas determinados (Doran y Parkin, 1994). Seybold *et al.* (1997) plantearon un conjunto pequeño de propiedades del suelo que deben ser usadas como indicadores para evaluar los cambios que ocurren en el suelo con respecto al tiempo (Cuadro 3).

Los indicadores disponibles para valorar el suelo pueden variar de localidad a localidad dependiendo del tipo, uso, función y factores de formación del suelo (Arshad y Coen, 1992). La identificación efectiva de indicadores apropiados para evaluar el suelo depende del objetivo que debe considerar los múltiples componentes de su función, en particular el productivo y el ambiental. Es decir, debido a que existen diferentes usos del suelo, es necesario incrementar las capacidades de ciertas funciones de éste y de ésta forma se requiere de ciertos indicadores sobre otros para su evaluación. Por ejemplo, un suelo pantanoso tiene un papel diferente a un suelo agrícola por la función del suelo, partiendo del agua. Sin embargo, la infiltración no puede ser usada como un indicador de calidad para suelos húmedos, pero si puede ser útil para evaluar la calidad principalmente de suelos agrícolas (Doran *et al.*, 1996).

Cuadro 1. Indicadores del suelo para una selva en los trópicos húmedos

Suelo	Indicadores
Acidificación	pH, acidez total, saturación de bases, aluminio intercambiable y Mn
Fertilidad	Disponibilidad total en la planta de N, P, K, Ca, Zn, S, contenido de materia orgánica y diversidad y actividad de las especies de lombrices y termitas.
Estructura	Agregación, peso promedio, densidad de volumen, porosidad y distribución de los poros, erodabilidad, profundidad de las raíces.
Agua	Agua disponible, tasa de infiltración, conductividad hidráulica saturada e insaturada.
Erosión	Riesgo potencial y tasa de erosión actual bajo diferentes sistemas de manejo, pérdida de tolerancia del suelo, erosión y productividad del cultivo.

Fuente: Lal, 1994

2.1.1 Algunas propiedades físicas utilizadas como indicadores y su función en las plantas

Las propiedades físicas del suelo son una parte necesaria para la evaluación de este recurso porque no se pueden mejorar fácilmente (Singer y Ewing, 2000). Las propiedades físicas que pueden ser utilizadas como indicadores del suelo (Cuadro 3) y son aquéllas que reflejan la manera en que este recurso acepta, retiene y transmite agua a las plantas así como las limitaciones que se pueden encontrar en el crecimiento de las raíces, la emergencia de las plántulas, la infiltración o el movimiento del agua dentro del perfil y que, además, estén relacionadas con el arreglo de las partículas y los poros (Seybold *et al.*, 1997).

Densidad aparente

Es definida como la relación de la masa del suelo secada en horno y el volumen global, que incluye el volumen de las partículas y el espacio poroso entre las

partículas. Es una propiedad dinámica que varía con la condición estructural. Esta condición puede ser alterada por el cultivo, pisoteo de animales, maquinaria agrícola y clima, por ejemplo, o por impacto de las gotas de lluvia (Arshad *et al.*, 1996). Estratos compactados de suelo tienen altas Da, restringen el crecimiento de las raíces e inhiben el movimiento del aire y del agua a través del suelo. Por lo tanto la Da del suelo puede servir como un indicador de la compactación y de las restricciones al crecimiento de las raíces.

Cuadro 2. Indicadores del suelo para trópicos áridos

Suelo	Indicadores
Sequía	Balance del agua, estación de crecimiento, superficie, temperatura del aire y suelo
Salinidad	Concentración de sales en la zona de la raíz, drenaje y lixiviación de sales, plantas indicadoras de la salinidad
Erosión	Erosión por viento, textura y estructura, compactación, movimiento de las dunas de arena y estabilización
Fertilidad	pH, disponibilidad total de nutrimentos para las plantas y profundidad de la raíz

Fuente: Lal, 1994

Cuando la Da del suelo aumenta, se incrementa la compactación y se afectan las condiciones de retención de humedad (Salamanca y Sadeghian, 2005), limitando, a su vez, el crecimiento de las raíces (Wolf y Snyder, 2003). La Da es afectada por las partículas sólidas y por el espacio poroso, contenido de arcilla y limo, y fuertemente por la textura (Salamanca y Sadeghian, 2005), la cual, a su vez, está determinado principalmente por la materia orgánica del suelo (Stine y Weil, 2002). A medida, que aumenta la materia orgánica y el espacio poroso, disminuye la Da y viceversa.

Textura

La textura del suelo se refiere a la distribución de las partículas minerales de arena, limo y arcilla en el suelo. La textura es uno de los atributos más estables del suelo pudiendo sólo ser modificada ligeramente por el cultivo y otras prácticas que causan la mezcla de las diferentes capas del suelo. La textura es una característica importante porque influye en la fertilidad y ayuda a determinar la velocidad de consumo de agua, el almacenaje de agua en el suelo, la laborabilidad y la amplitud de aireación; por ejemplo, suelos arcillosos retienen más agua y nutrientes que suelos arenosos (Arshad, 1996).

La textura es una característica importante porque influye en la fertilidad y ayuda a determinar la velocidad de consumo de agua, el almacenaje de agua en el suelo, la laborabilidad y la amplitud de aireación (Arshad *et al.*, 1996).

Además, la textura del suelo juega un papel clave en el carbono almacenado en el subsuelo e influye marcadamente en la disponibilidad y retención de los nutrientes. Particularmente en suelos altamente meteorizados, la textura ejerce una fuerte influencia sobre algunos procesos hidrológicos y biogeoquímicos, al afectar la capacidad de los suelos para retener carbono, el agua y los nutrientes (Jenny, 1980). La textura del suelo es también un parámetro clave en los modelos de la biogeoquímica terrestre que, generalmente, muestran que la materia orgánica aumenta linealmente con el contenido de arcilla (Moraes *et al.*, 1995).

2.1.2 Algunas propiedades químicas utilizadas como Indicadores y su función en las plantas

Los indicadores químicos propuestos (Cuadro 3) se refieren a condiciones de este tipo que afectan las relaciones suelo-planta, la calidad del agua, la capacidad amortiguadora del suelo, la disponibilidad de agua y nutrientes para las plantas y microorganismos (SQI,1996). Algunos indicadores químicos son: la materia orgánica, el carbono orgánico total, el carbono orgánico lábil, la conductividad eléctrica, pH, la capacidad de adsorción de fosfatos, la capacidad de intercambio de cationes, y el nitrógeno total y mineralizable.

Materia orgánica

Es el más importante indicador del suelo. La materia orgánica (MO) es la fracción orgánica del suelo, excluyendo los residuos vegetales y animales sin descomponer. Entre sus componentes se incluyen los residuos vegetales y animales (10-20%), la biomasa microbiana (1-5%) y el humus (50-85%). Su importancia radica en la relación que presenta con numerosas propiedades del suelo (Zagal y Córdova, 2005) que pueden ser físicas: densidad aparente, capacidad de retención de agua, agregación y estabilidad de agregados, color y temperatura; químicas: reserva de nutrientes, nitrógeno (N), fósforo (P), azufre (S) y otros, pH, capacidad de intercambio catiónico, capacidad tampón y formación de quelatos; y biológicas: biomasa microbiana, actividad microbiana (respiración y fracción lábiles de nutrientes) (García, 2003).

Cuadro 3. Conjunto de indicadores físicos, químicos y biológicos propuesto para monitorear los cambios que ocurren en el suelo.

Propiedad	Relación con la condición y función del suelo
FÍSICAS	
Textura	Retención y transporte de agua y compuestos químicos; erosión del suelo
Profundidad del suelo, suelo superficial y raíces	Estima la productividad potencial y la erosión
Infiltración y densidad aparente	Potencial de lavado; productividad y erosividad
Capacidad de retención de agua	Relación con la retención de agua, transporte, y erosividad; humedad aprovechable, textura y materia orgánica
QUÍMICAS	
Materia orgánica (N y C total)	Define la fertilidad del suelo; estabilidad; erosión
pH	Define la actividad química y biológica
Conductividad eléctrica	Define la actividad vegetal y microbiana
P, N, y K extractables	Nutrientes disponibles para la planta, pérdida potencial de N; productividad e indicadores de la calidad ambiental
BIOLÓGICAS	
C y N de la biomasa microbiana	Potencial microbiano catalítico y depósito para el C y N, cambios tempranos de los efectos del manejo sobre la materia orgánica.
Respiración, contenido de humedad y temperatura	Mide la actividad microbiana; estima la actividad de la biomasa
N potencialmente mineralizable	Productividad del suelo y suministro potencial de N

Fuente: Seyboldt *et al.*, 1997

La MO está formada por carbono (C), hidrógeno (H), oxígeno (O), nitrógeno N, azufre (S) y fósforo P (Wild, 1992). La MO tiene efecto sobre las propiedades físicas del

suelo, formando agregados y dando estabilidad estructural, uniéndose a las arcillas y formando el complejo de cambio, favoreciendo la penetración del agua, disminuyendo la erosión y favoreciendo el intercambio gaseoso. Cuando se refiere al efecto sobre las propiedades químicas del suelo, aumenta la capacidad de intercambio catiónico (CIC) del suelo, la reserva y fuente de nutrimentos para la vida vegetal y, en cuanto a su efecto sobre las propiedades biológicas, favorece los procesos de mineralización, sirve de alimento a una multitud de microorganismos y estimula el crecimiento de la planta en un sistema ecológico equilibrado (Graetz, 1997). La cantidad de MO depende de la oxidación biológica, la textura del suelo y los factores climáticos, entre otros (Jhonstom, 1991).

Carbono orgánico

Aunque se considera un indicador importante para la productividad, el carbono orgánico (CO) no es un factor de crecimiento en sí, sino que está correlacionado con factores de crecimiento que producen biomasa, es decir, el CO es parte de la biomasa producida. La reducción del CO está acompañada por la disminución de los nutrimentos, la agregación de las partículas, la retención del agua disponible en suelos arenosos y la porosidad (aumento de la D_a). Todo esto resulta en una reducción de la infiltración y aumento del escurrimiento (Forsyth, 1996).

Al carbono en el suelo, se le suele encontrar en forma orgánica, inorgánica, soluble, sólido, lábil y como material recalcitrante (Jackson, 1964). El CO se vincula con la cantidad y disponibilidad de nutrimentos, al aportar elementos como el N cuyo aporte

mineral es normalmente deficitario; además al modificar la acidez y la alcalinidad hacia valores cercanos a la neutralidad, el CO aumenta la solubilidad de varios nutrimentos. El CO asociado a la MO del suelo, proporciona coloides de alta capacidad de intercambio catiónico. La forma más común de interacción entre el CO y los cationes es mediante reacciones de intercambio catiónico; esto es entre los grupos carboxílicos cargados negativamente y los cationes (Krull *et al.*, 2004). Su efecto en las propiedades físicas se manifiesta mediante la modificación de la estructura y la distribución del espacio poroso (Martínez *et al.*, 2008).

El CO es esencial para la actividad biológica del suelo, proporciona recursos energéticos a los organismos del suelo, mayoritariamente heterótrofos, en forma de C lábil (hidratos de carbono o compuestos orgánicos de bajo peso molecular) (Aguilera, 1999). Por otro lado, los organismos del suelo descomponen los residuos orgánicos participando activamente en los ciclos de muchos elementos utilizados por las plantas; además, participan en la formación y estabilización de la estructura y porosidad del suelo (Krull *et al.*, 2004).

Conductividad eléctrica

En las mezclas de suelo-agua la conductividad eléctrica (CE) indica la cantidad de sales presentes en el suelo. Todos los suelos contienen algo de sales, las cuales son esenciales para el crecimiento de las plantas (Fitter y Hay, 1987). Sin embargo, un exceso de sales inhibe el crecimiento de las plantas al afectar el equilibrio agua-suelo. Los suelos afectados por sal son encontrados, generalmente, en sitios áridos,

donde la precipitación anual es baja, permitiendo la acumulación de sales en el perfil del suelo (Martínez *et al.*, 2011).

Las mediciones de CE detectan la cantidad de cationes y aniones (sales) en solución. En general, los valores de la CE entre 0 y 0.8 dS/m son aceptables para el crecimiento de los cultivos (Fitter y Hay, 1987).

Los suelos se vuelven improductivos cuando la concentración de sales es elevada debido a que aumenta la presión osmótica en la solución del suelo en relación con la que existe en las células de las raíces, afectando la entrada de iones nutritivos en los pelos radiculares y, en consecuencia, la nutrición de la plantas, el Na disgrega las partículas del suelo, se reduce la adsorción y translocación de K y Ca, estos elementos son requeridos para mantener la selectividad e integrar la membrana celular de la raíz (Martínez *et al.*, 2011).

Kühn *et al.* (2008) señalan que la CE está influenciada por la textura, el contenido de MO, tamaño y distribución de los poros, salinidad y CIC.

La CE se relaciona con la variación de la mineralización de la solución del suelo y/o el agua, la conductividad es función de la concentración y de la naturaleza de las sales disueltas y aumenta con la concentración de éstas, ambos parámetros proporcionan información para determinar las zonas con mejor drenaje en un suelo, esto es las de mayor permeabilidad.

pH del suelo

El pH mide la acidez o alcalinidad de un suelo. La acidez o alcalinidad afectan la disponibilidad de los nutrimentos, la actividad de los microorganismos y la solubilidad

de los minerales del suelo (Smith y Doran, 1996). La acidez por lo general está asociada con suelos lixiviados, la alcalinidad aparece mayormente en regiones más secas, el pH afecta la disponibilidad de los nutrimentos vegetales (Smith y Doran, 1996). Entonces, el pH del suelo da información sobre la solubilidad de varios nutrimentos y otros compuestos, el grado de saturación de bases, la presencia de aluminio intercambiable y la presencia de carbonatos de calcio.

Las comunidades vegetales claramente se diferencian en gradientes de pH, estando en los extremos las acidófilas ($\text{pH} < 5$) y las halófilas ($\text{pH} > 7$). La adaptación de las plantas a un pH alto o bajo involucra vías bioquímicas y fisiológicas complejas, permitiendo que puedan sobrevivir en ambientes químicos adversos inducidos por el pH. Estas adaptaciones, aparentemente, no son parte del sistema de retroalimentación, ya que no dan lugar a la modificación del pH ambiental. Sin embargo, a valores de pH intermedios, la retroalimentación puede ser importante, ya que pequeños cambios inducidos por determinadas especies diferencialmente afectan su crecimiento y el de sus competidores (Larcher, 2003).

Capacidad de intercambio catiónico

Caracteriza una fracción de cationes en forma accesible para las plantas y representa un buffer contra la acidificación (Lorenz, 1995). Es una propiedad química del suelo estrechamente vinculada a su fertilidad y depende de los coloides inorgánicos (arcillas cristalinas, geles amorfos, óxidos y sesquióxidos de hierro (Fe) y aluminio (Al)) y del contenido de MO. La mayoría de los suelos tienen una carga permanente y otra que varía con el pH (Krull *et al.*, 2004), observándose un aumento

de la capacidad de intercambio catiónico (CIC) con el pH. Se considera que la CIC permanente proviene de la fracción arcilla, mientras que la CIC variable proviene de las sustancias húmicas (Martínez *et al.*, 2008).

Cationes intercambiables

Además de controlar el pH del suelo, los cationes intercambiables influyen directamente en la ecología de las plantas (Gurevitch *et al.*, 2002 y Larcher, 2003). La composición de las comunidades vegetales es especialmente afectada por concentraciones extremas o inusuales de cationes. Tales comunidades requieren adaptaciones fisiológicas altamente especializadas y algunas plantas tienen la capacidad de hiper-acumular cationes, incluyendo metales pesados. Las plantas pueden alterar las concentraciones de cationes en el suelo a través de varios mecanismos, que pueden dar lugar a la diferenciación de los suelos bajo diferentes especies de plantas (Finzi *et al.*, 1998). Los cationes que son utilizados como micronutrientes se distribuyen uniformemente en el perfil del suelo (Jobbagy y Jackson, 2004).

Las propiedades físicas de los suelos dependen de la composición de los cationes intercambiables, de la concentración electrolítica y del tipo de sales presentes (Shainberg *et al.*, 1981), lo cual afecta la distribución de iones próximos a la superficie y, por ende, el acomodamiento de las partículas.

Calcio intercambiable

Hernández *et al.* (2003) enumeraron así el papel del calcio (Ca) en el suelo: 1) contribuye a aumentar el porcentaje de saturación de bases del complejo absorbente, reduciendo la acidez potencial del suelo, 2) estimula la acción de los microorganismos simbióticos y no simbióticos de N atmosférico, 3) favorece la respiración radicular, 4) interviene en los mecanismos de intercambio catiónico entre la solución y el complejo, con el consiguiente efecto sobre la fertilidad del suelo y la nutrición de los vegetales, 5) eleva el potencial redox del suelo, y 6) es antagonista de algunos elementos minerales (K, Mn, Fe, B y Zn) dificultando su asimilación y reduciendo su fototoxicidad (Mn, B y Zn). El Ca es importante en la estabilidad de las propiedades físicas y, especialmente, de la conductividad hidráulica; su disponibilidad es afectada por la solubilización y la precipitación en presencia de los bicarbonatos (Chulim *et al.*, 2008).

El Ca es el equivalente al “cemento” dentro de una planta, es el componente principal de la pared celular y de su estabilización. Influye en el alargamiento celular, crecimiento del polen, en la integridad de la membrana celular, formación de complejos estables con metales pesados, en el mensaje de la conducción de señales de factores ambientales y en la respuesta de la planta en términos de crecimiento y desarrollo (Hernández *et al.*, 2003).

Magnesio intercambiable

El magnesio (Mg) es mucho menos abundante en los suelos que el Ca. Sus deficiencias han sido comúnmente notadas en suelos arenosos. Según Sonneveld (1987), altos valores de CE incrementan síntomas de deficiencias de Mg. La deficiencia de un catión crea posibilidades para la alta absorción de otro catión. La relación proporcional de las concentraciones de Ca, Mg y K en el suelo afectan la absorción de esos elementos en las plantas. Cuando las concentraciones de Mg se encuentran por encima de las de Ca se puede producir deterioro físico del suelo. Este problema va a depender del tipo y cantidad de arcilla, CE, contenido de MO y porcentaje de Na intercambiable, entre otras (Keren, 1984).

El Mg está involucrado en la regulación del pH celular y en el balance catión-anión, en la síntesis de clorofila y proteínas, en la activación de enzimas, fosforilación y fotosíntesis, y en la distribución de carbohidratos (Sonneveld, 1987).

Sodio intercambiable

Un elevado nivel de sodio (Na) en el suelo afecta las propiedades del suelo por el deterioro de ciertas propiedades físicas como estructura y permeabilidad, causando una disminución en la penetración y almacenamiento del agua lo que mismo, provocan desbalances en la nutrición vegetal y producen efectos tóxicos directos por la acumulación excesiva en la planta de iones (Monasterio *et al.*, 2005).

La presencia de esta sal disminuye la absorción del agua y de los nutrimentos, y una vez acumulado dentro de la planta, el Na es tóxico para algunos procesos

metabólicos celulares, incluyendo enzimas que participan en la fotosíntesis (Chávez, 2009).

Potasio intercambiable

A medida que la planta remueve el potasio intercambiable (K_i) de la solución del suelo, éste se libera (forma inmediatamente disponible) y repone el K de la solución del suelo. De esta forma, por medio de los procesos de intercambio catiónico, el K está continuamente disponible para el crecimiento de las plantas. Esto ocurre sólo si el suelo contiene suficiente K. La adsorción de K en las superficies de intercambio y su disponibilidad dependen de las propiedades físico-químicas del suelo (Borges *et al.*, 2005).

El K intercambiable es la forma iónica del potasio (K^+) unido electrostáticamente a los materiales que componen la fase sólida coloidal mineral y orgánica. El K de la solución del suelo, más el intercambiable, es comúnmente denominado K “disponible”; y medido en los análisis convencionales para evaluar la fertilidad del suelo (Conti, 2000).

El K intercambiable es requerido para la síntesis de proteínas en altas concentraciones y es necesario para la activación de un número de enzimas (conociéndose más de 60 activadas por este catión) que actúan en diversos procesos metabólicos tales como fotosíntesis, síntesis de proteínas y carbohidratos (Conti, 2000), alargamiento celular -que involucra dos condiciones, la flexibilidad de la pared celular y la acumulación de solutos-, y movimiento estomacal (Borges *et al.*,

2005). También tiene incidencia en el balance del agua y en el crecimiento meristemático. El K actúa favoreciendo el crecimiento vegetativo, la fructificación, la maduración y la calidad de los frutos (Mengel y Kirby, 1987).

Fósforo

El P se encuentra tanto en formas orgánicas e inorgánicas, y su disponibilidad para las plantas está condicionada por las reacciones fisicoquímicas y biológicas (Boschetti *et al.*, 2003). La mineralización y distribución del P depende de las propiedades físicas y químicas, tales como la superficie coloidal de los microorganismos (Stewart y Tiessen, 1987). Los procesos biológicos regulan el movimiento y distribución de las formas lábiles del P y el ciclaje del P orgánico es importante para la disponibilidad de P del suelo (Fernald y Schelsinger, 1995).

El P es un elemento esencial para las plantas, es requerido para óptimo crecimiento. La deficiencia de P en la planta reduce su crecimiento y retrasa la madurez, las hojas adultas son amarillas y tienden a caerse (Boschetti *et al.*, 2003).

Nitrógeno

La descomposición de la MO del suelo es importante debido a su papel fundamental en el ciclo de nutrientes esenciales para las plantas, especialmente para el nitrógeno (N). La presencia o ausencia de la vegetación tiende a tener un efecto significativo sobre la tasa de suministro del N en los ecosistemas porque la vegetación controla la cantidad y calidad de residuos en la superficie y el subsuelo,

así como el microclima (Chen y Stark, 2000). Las formas disponibles del N: amonio (NH_4) y nitratos (NO_3) afectan el pH del suelo y la rizósfera (Thomson *et al.*, 2008).

El N es esencial para el crecimiento de las plantas por ser un constituyente de proteínas, aminoácidos, bases nitrogenadas, clorofila, ácidos nucleicos, enzimas, coenzimas, vitaminas, glicoproteínas, lipoproteínas, productos secundarios y de la pared celular. Además participa en los procesos de absorción, fotosíntesis, respiración, síntesis, multiplicación y diferenciación celular (Thomson *et al.*, 2008).

2.1.3 Algunas propiedades biológicas utilizadas como indicadores y su función en las plantas

Algunos de los parámetros biológicos más utilizados como indicadores del suelo más utilizados son la biomasa microbiana, la respiración basal, el nitrógeno mineralizable, las actividades enzimáticas, los grupos funcionales de la microbioma, composición y diversidad de las comunidades microbianas, la abundancia y diversidad de macro, meso-fauna y micro-fauna, los patógenos de raíces, y el crecimiento y diversidad de plantas (Garbisu *et al.*, 2007).

Por otra parte, los microorganismos juegan un papel importante en la sustentabilidad de los diferentes ecosistemas, desarrollando funciones esenciales como el ciclaje de nutrientes para el crecimiento de las plantas, formación de humus del suelo, mejora de las propiedades físicas del suelo y el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas (Campbell *et al.*, 1997). Existe una serie de parámetros biológicos que son considerados como excelentes bioindicadores del suelo como son la respiración,

la biomasa microbiana, la actividad enzimática (Alvear *et al.*, 2006). Nannipieri *et al.* (1995), los agrupan en parámetros generales y específicos. Los primeros incluyen a todas las variables directamente relacionadas con las actividades microbianas, tales como la biomasa global, el carbono biomásico (CBM), el nitrógeno biomásico (NBM), entre otros. Los segundos son aquéllos que incluyen una serie de actividades enzimáticas hidrolíticas extracelulares involucradas en el ciclo del C, N y P, como por ejemplo, la β -glucosidasa, la manganeso peroxidasa, la ureasa y la fosfatasa ácida que son enzimas hidrolíticas.

Los indicadores biológicos que se muestran en el Cuadro 3 integran una gran cantidad de factores que afectan al suelo como la abundancia y subproductos de microorganismos incluidos bacterias y hongos y los macroorganismos como anélidos y artrópodos. Incluyen funciones como la tasa de respiración, ergosterol y otros subproductos de los hongos, tasas de descomposición de los residuos vegetales, N y C de la biomasa microbiana (SQI, 1996; Karlen *et al.*, 1997). Como la biomasa microbiana es mucho más sensible al cambio que el C total, se ha propuesto la relación $C_{\text{microbiano}} : C_{\text{orgánico}}$ del suelo para detectar cambios tempranos en la dinámica de la materia orgánica (Sparling, 1997).

Los métodos biológicos se basan en el análisis de la población microbiana, el componente más activo y sensible al impacto externo del suelo y que define sus características, especialmente en lo referente a su fertilidad, interviniendo en los procesos de descomposición de residuos, ciclaje de nutrimentos y transformaciones de la MO (Zagal *et al.*, 2002).

Los microorganismos juegan un papel fundamental en la sustentabilidad de los diferentes ecosistemas, desarrollando funciones esenciales como el ciclaje de nutrientes para el crecimiento de las plantas, formación de humus del suelo, mejora de las propiedades físicas del suelo y el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas. Por lo tanto, los microorganismos intervienen en el aprovechamiento de los nutrientes como en la solubilización y absorción de iones (Alvear *et al.*, 2007), estimulación de la germinación de las semillas y del enraizamiento, mejora de la estructura del suelo como consecuencia de la contribución microbiana en la formación de agregados estables, protección de la planta frente al estrés hídrico y abiótico, la fuente de dichos beneficios es atribuible a las colonias bacterianas y actinomicetos, relacionados con la mineralización del sustrato orgánico y procesos metabólicos fisiológicos en la rizósfera (Acuña *et al.*, 1995).

La función básica de las bacterias es la descomposición y mineralización de los residuos orgánicos, de donde obtienen su fuente energética y alimenticia. Mediante su metabolismo liberan sustancias al medio como: enzimas, proteínas, reguladores del crecimiento, metabolitos y algunos nutrientes. El número de bacterias tiene una estrecha relación con algunas propiedades físicas del suelo como la textura, estructura, porosidad, aireación y retención de humedad ya que su actividad se beneficia con una mayor disponibilidad de oxígeno, principalmente en aquellos suelos con poca compactación y sin excesos de agua (Acuña *et al.*, 2006).

La función básica de los hongos es la descomposición y mineralización de los residuos orgánicos frescos o recién incorporados al suelo. Por esto se les conoce

como descomponedores primarios. Mediante su metabolismo liberan gran cantidad de enzimas capaces de destruir estructuras complejas, para así obtener su fuente energética y alimenticia. Además, liberan al medio proteínas, reguladores de crecimiento, metabolitos y algunos nutrimentos (Acuña *et al.*, 2006).

El pH puede influir en la retención de las bacterias en el suelo, según lo observado por Bitton *et al.* (1974). La mayor parte de las bacterias se desarrollan mejor en un pH neutro o ligeramente alcalino, en cambio los hongos se desarrollan mejor en un pH ácido y básico (Fassbender, 1982). También existe la posibilidad de que la MO, por su carga negativa, absorba y retenga a estos microorganismos (Goyal y Gerba, 1979). El número y actividad de los microorganismos están controlados, parcialmente, por la cantidad de energía que pueda liberarse en la descomposición de la MO. El pH, el Na, las sales, el C, nutrimentos (Högberg *et al.*, 2007), y la especie vegetal (Soto *et al.*, 2012) ejercen cierta influencia en la composición microbiana. La demanda de N de la población microbiana durante el proceso de descomposición es importante y de valor práctico. Por otra parte, el pH puede ser modificado como resultado de la actividad de los microorganismos en el proceso de descomposición de la MO, teniendo como consecuencia la liberación del CO₂ y otros gases (Gasca *et al.*, 2011). Por lo tanto, la interacción entre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo y las plantas es importante como se mostró anteriormente, dicha interacción, en algunos ecosistemas invadidos, puede promover la invasión.

2.2 Invasibilidad

A través de los años, la humanidad intencional o accidentalmente ha transportado o desplazado especies de sus áreas naturales, a hábitats en donde nunca antes estuvieron presentes. Muchas de estas especies se han establecido, adaptado, y han llegado a ser parte constitutiva de los ecosistemas a donde se han llevado (Gutiérrez, 2006).

Una vez que la especie potencialmente invasora ingresa en la nueva región (área receptora), la probabilidad de un sistema de ser invadido dependerá de las condiciones locales físico-químicas y ecológicas, así como de las características biológicas de la especie invasora. La invasibilidad de un sistema, es decir, la susceptibilidad del ambiente a ser invadido, es una propiedad emergente de la comunidad receptora (Borthagaray, 2006) o bien es la susceptibilidad de un ambiente a la colonización y establecimiento de especies que no forman parte de la comunidad local (Davis, 2005). Así, la invasibilidad corresponde a la probabilidad de supervivencia de las especies introducidas en el nuevo medio.

La invasibilidad es una propiedad dinámica de las comunidades, pudiera ser un atributo medible, ya que describe una condición fundamental y general de todos los ambientes (Mark *et al.*, 2000).

La invasibilidad depende de la interacción entre la especie introducida con las especies del ecosistema receptor y las condiciones ambientales que ahí prevalecen (Figueroa *et al.*, 2004; Vilá *et al.*, 2008). Se ha sugerido que las invasiones están asociadas con ambientes ricos en nutrientes y que las complejas interacciones suelo-planta son las que podrían influenciar la invasibilidad (Ehrenfeld *et al.*, 2001).

2.2.1 ¿Qué determina la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido?

La llegada de una especie invasora a una nueva área de distribución está controlada por factores abióticos y bióticos que impiden su establecimiento. Algunos de estos factores actúan en los estadios iniciales del ciclo de vida de la plantas, siendo esta fase crítica en el proceso de invasión y abarcando desde la dispersión de semillas hasta la supervivencia de las plantas (Figura 1) (Carrillo, 2011).

Actualmente se ha observado que la invasión de un ambiente por nuevas especies está determinada por tres factores: el número de propágulos (presión de propágulos), las características de las nuevas especies (Mark, 2005) y la susceptibilidad de una comunidad de plantas a la invasión por nuevas especies llamada “invasibilidad” (Walker *et al.*, 2005).

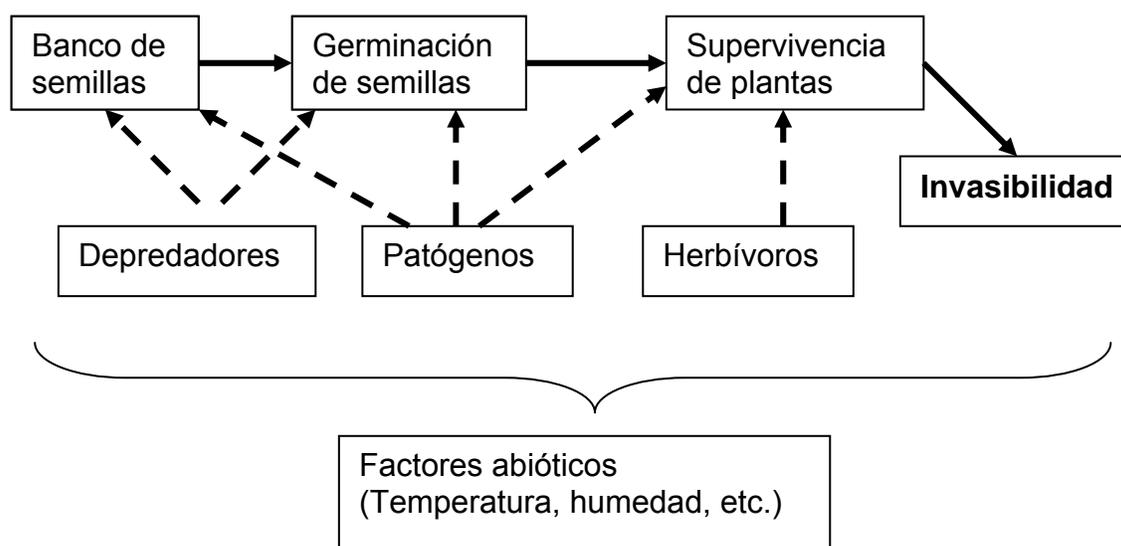
2.2.1.1 Banco de semillas

La semilla es el elemento vegetal encargado de la reproducción y dispersión de la planta. Una característica de gran importancia biológica, es que en las semillas va incluido el patrimonio genético de la especie vegetal a la que pertenece de tal manera que se puede decir que los bancos de semillas que se encuentran en la superficie del suelo son auténticos reservorios de diversidad vegetal (Gurrea, 1997).

Un banco de semillas es una agregación de semillas que aún no germinan. Potencialmente, estas últimas son capaces de establecerse y formar parte de la vegetación en pie (Cano *et al.*, 2012) y pueden reemplazar a las plantas adultas anuales o perennes cuando estas mueren (Merino, 1991). El banco de semillas se refiere a la población de varios años en el suelo y que pueden estar en latencia o

listas para germinar y emerger cuando las condiciones sean favorables (Merino, 1991).

El banco de semillas constituye el principal medio para el establecimiento de la vegetación, particularmente de las especies cuya supervivencia de los propágulos vegetativos durante periodos de sequía largos no es posible; sin embargo, la importancia del banco de semillas parece estar restringida a las comunidades de vegetación emergente (Montenegro *et al.*, 2006).



Fuente: Carrillo, 2011

Figura 1. Esquema simplificado de los estadios iniciales del ciclo de vida en las especies vegetales. Flechas horizontales y discontinuas indican procesos y factores respectivamente que pueden influir en cada etapa.

La composición y densidad del banco de semillas varía ampliamente; la longevidad de las semillas latentes varía según la especie y la profundidad a la cual se encuentran (Arrieta, 2004); además la composición florística del banco de semillas del suelo es un reflejo de las diferentes estrategias utilizadas para las especies en la

producción, dispersión y supervivencia de sus semillas. Con su estudio no sólo se obtiene una información sobre la historia reciente de la vegetación, si no que además es posible determinar el futuro, especialmente tras alteraciones naturales o deliberadas de la misma (Reine y Chocarro, 1993).

De acuerdo con Ramírez *et al.* (1992) la composición del banco de semillas depende de: 1) el tiempo de acumulación de las semillas en el suelo, 2) la producción de semillas presentes en las inmediaciones del sitio, 3) las facilidades para la dispersión de las semillas, 4) el historial de distribución y abundancia de las especies en el área y 5) los patrones de perturbación en el área.

2.2.1.2 Germinación

Las especies invasoras presentan características intrínsecas que se distinguen fundamentalmente de las especies nativas y que posiblemente favorecen su éxito, mencionándose como las principales; el alto número de semillas, las altas tasas de germinación y sobrevivencia, así como las altas tasas relativas de crecimiento (Carrillo *et al.*, 2009).

La germinación puede ser definida como aquellos eventos que comienzan con la captación de agua por la semilla y finalizan con la elongación de los ejes embrionarios y la penetración de la radícula por las estructuras que rodean el embrión (Bewley, 1997).

La germinación de las semillas depende de varios factores, algunos de ellos relacionados, tales como el ciclo biológico de las especies, el porte, el tamaño de las

semillas, las variaciones diarias de la temperatura, la dormancia, etc. (Rossini *et al.*, 2006).

Algo natural en las semillas es el reposo o latencia la cual es una característica que presentan muchas especies tanto de origen tropical como templado. La latencia impide la germinación de la semilla por un periodo de tiempo aunque las condiciones de luz, temperatura y oxígeno y humedad sean las adecuadas para que ocurra. Algunas de las causas de este proceso son: impermeabilidad del agua y al oxígeno, cubierta dura, presencia de inhibidores e inmadurez del embrión. Evolutivamente, esta característica es importante para asegurar la dispersión tanto en el espacio como en el tiempo (Ludeña, 2012).

Una vez que ha ocurrido la emergencia de la radícula y se ha iniciado el proceso de crecimiento de la plántula, esta última utiliza las reservas de nutrimentos almacenados en las semillas durante la fase de desarrollo con vistas a apoyar su crecimiento. La eficiencia con que ocurre este proceso probablemente esté relacionada con el vigor y la tasa de crecimiento de la plántula, que a su vez influye en la probabilidad de una exitosa emergencia en campo y en el establecimiento de la planta (Hilhorst y Bradford, 2000).

2.2.1.3 Vigor

El concepto 'calidad de la semilla', además de estar relacionado con la respuesta germinativa, también implica aspectos genéticos y fisiológicos por lo que el porcentaje de germinación no es suficiente para expresar el grado de calidad que poseen las simientes de determinada especie. Además, este indicador tiene como

principal limitante la incapacidad para detectar las diferencias en la calidad entre los lotes de semillas con altos porcentajes de germinación (Poulsen, 2000); los análisis del vigor son los que muestran una mayor sensibilidad para detectar tales diferencias (Marcos, 2001).

El vigor es la suma de todas las propiedades que determinan el nivel potencial de actividad y comportamiento de la semilla durante la germinación y emergencia de las plántulas; las semillas de mejor comportamiento se denominan de alto vigor (Hampton y Tekrony, 1998).

2.2.1.4 Velocidad de germinación

El porcentaje de germinación sólo se refiere a las semillas que han germinado durante el período de la prueba, sin tener en cuenta si la germinación ocurrió durante la primera o la última parte del examen. En condiciones de campo la germinación rápida es, obviamente, una ventaja para el establecimiento de las plántulas. La velocidad de germinación es, por lo tanto, una expresión del vigor y se conoce que las semillas de alto vigor germinan más rápido que las de bajo vigor en cualquier condición (Venter, 2000).

2.2.2 Factores que intervienen en la invasibilidad

Como la invasibilidad es una propiedad emergente de las comunidades vegetales, y es el resultado de tres factores: 1) entorno físico, 2) la comunidad residente, y 3) las características de las plantas invasoras (Kreyling *et al.*, 2008).

Para Figueroa *et al.* (2004) los factores determinantes del proceso de invasión son:

a) la disponibilidad de propágulos de las especies invasoras, b) atributos de las comunidades locales en las cuales las especies invasoras se establecen y a partir de las cuales eventualmente se expanden, y c) atributos de las especies exóticas que facilitan o restringen su expansión a nuevos sitios.

Para Castro *et al.* (2004) el proceso de invasión biológica implica la siguiente serie de etapas sucesivas:

a) Transporte. Este proceso comienza cuando una especie es transportada con éxito desde su área de origen hasta un territorio nuevo; en ese momento la especie será catalogada como exótica.

b) Asentamiento. Si la especie encuentra condiciones favorables para sobrevivir y reproducirse en el nuevo ambiente, podrá formar poblaciones por sus propios medios. Entonces, se dice que la especie exótica se ha naturalizado o asilvestrado. En promedio sólo una décima parte de las especies transportadas con éxito son capaces de naturalizarse.

c) Propagación. Aunque la mayoría de las especies asilvestradas permanecen en el territorio formando pequeñas poblaciones, aproximadamente un 10% de ellas muestra una capacidad de propagación superior a la de las especies nativas, lo que lleva a la alteración del ecosistema invadido.

2.2.2.1 Presión de propágulos: importancia en los procesos de invasión

El que un ecosistema sea más invadido que otro no depende únicamente de la invasibilidad, si no también de la presión de propágulos y de la historia de la invasión.

Las diferencias en el éxito de invasión entre regiones y entre especies invasoras pueden estar relacionadas con el tiempo desde que dichas especies fueron introducidas y la cantidad y frecuencia de propágulos con la que se introducen (Carrilo, 2011).

La presión de propágulos se refiere al número y frecuencia en la que la especie haya sido introducida a lo largo del tiempo (Figuroa *et al.*, 2004). Por ejemplo, los análisis especiales entre diversidad de especies invasoras y variables del paisaje mediante sistemas de información geográfica (SIG) han permitido averiguar que las áreas más invadidas son aquellas con más núcleos urbanos, con mayor densidad, cercanas a la costa y con una densidad de vías de comunicación (Pino *et al.*, 2005).

2.2.2.2 Características de las comunidades

Las comunidades invadidas poseen ciertas características comunes como: el aislamiento histórico y geográfico, un alto nivel de perturbaciones o actividades humanas y la ausencia de enemigos coadaptados (depredadores, herbívoros, parásitos). También es necesario que establezca relaciones mutualistas con las especies con las que convive (polinizadores, dispersores de semillas, micorrizas) (Vilá *et al.*, 2008).

2.3 Grado de invasión y grado de invasibilidad

Los conceptos de “grado de invasión” y “grado de invasibilidad” son usados a menudo indistintamente, pero no tienen el mismo significado. El grado de invasión corresponde a la cantidad de especies exóticas, expresada en número absoluto o en

porcentaje, sobre el total de especies que han invadido una determinada región o hábitat fuera de su área de distribución originaria (Vilá *et al.*, 2008). El grado de invasión es función de dos factores: la presión de propágulos (Figueroa *et al.*, 2004) y la invasibilidad del hábitat receptor (Figueroa *et al.*, 2004). Por otra parte se ha propuesto que el grado de invasibilidad de una región está relacionada con la resistencia del ecosistema, lo que se manifestaría en la tasa de mortandad de las especies invasoras, lo que a su vez sería resultado de una serie de factores como el clima, las propiedades de las especies nativas, el nivel de alteraciones y la disponibilidad de los nutrientes (Williamson, 1996, Larenas *et al.*, 2002).

2.4 ¿Plantas exóticas, introducidas, naturalizadas, alienígenas o invasoras?

La terminología asociada con el tema de especies invasoras es variada. Las definiciones del término “invasiva” cambian según los autores, pudiendo ser equivalentes especie “alienígena”, hasta las de “no nativas”, “no indígena”, “extraña”, “exótica”, “extranjera”, “naturalizada” e “inmigrante”. A estos términos se les usa en ocasiones como sinónimos y, en otras, se les aplica con significados diferentes. Algunos autores usan términos como especies “aclimatizadas” o “xenobiota” (Segura, 2008). El objetivo principal es que exista un consenso para utilizar los mismos términos y sea más fácil así el entendimiento, evitando muchos errores de interpretación, por ejemplo, al elaborar listas de especies invasoras o al elegir unas prioridades de control y manejo según la categoría de las plantas.

Ésta son las definiciones de los términos más utilizados.

Vilá *et al.* (2004) mencionan que una especie “introducida”, “foránea”, “no nativa” o “alienígena” es una especie originaria de otra región. De estas especies, algunas pueden reproducirse y formar poblaciones en el mismo sitio o en sitios adjuntos al de introducción; entonces, una especie “naturalizada” es cuando se introduce y se integra a la comunidad y al funcionamiento natural del ecosistema al que fue introducida. De las especies naturalizadas, algunas pueden alejarse de los sitios de introducción y formar poblaciones permanentes en lugares más distanciados en cuyo caso se les denomina invasoras (Becerra, 2006).

Una especie “alóctona” es aquella de origen ajeno al ecosistema (Larenas, 2004). El término de plantas “introducidas” se define como aquellas que han sido transportadas por actividades humanas intencionalmente o no a una región en la cual no tiene registros antiguos de presencia u ocurrencia y actualmente están reproduciéndose en la naturaleza (Segura, 2001, Juhani, 2001). Una especie “no indígena”, es una especie introducida fuera de su área nativa por actividad humana (Kolar y Lodge, 2001). Juhani (2001) utiliza los términos, “foránea”, “introducida”, “no nativa” y “naturalizada” como una especie que está presente fuera de su propagación normal; a menudo pero no siempre, procedente de un país extraño. Una definición más detallada es la siguiente: especie, subespecie o taxón inferior fuera de su área de distribución natural pasada o presente, y potencial de distribución fuera del área que ocupa naturalmente o que no pudiera ocupar sin introducción directa o cuidado por parte del hombre, e incluye cualquier parte, gametos o propágulos de tal especie, que puede sobrevivir y luego reproducirse.

Hay quién menciona que una especie “invasora” es aquella que se encuentra fuera de su hábitat natural y amenaza la existencia de plantas nativas, siendo este grupo de especies capaces de acarrear daño, en alguna medida, a las especies nativas de ese lugar y ser causante de daño económico y ambiental e incluso a la salud humana (Segura, 2001). Para Richardson *et al.* (2000), las especies naturalizadas pueden alejarse de los sitios de introducción y formar poblaciones permanentes en lugares más distanciados en cuyo caso se les denomina “invasoras”. Ahora, no todas las especies introducidas son invasoras y cuando estas son capaces de formar poblaciones estables en cuyo caso se dice que se han naturalizado; entonces, no todas las especies introducidas pasarán a naturalizadas, ni todas las naturalizadas serán invasoras (Segura, 2001). Las especies invasoras son plantas naturalizadas que se expanden rápidamente lejos del foco de introducción (Vilá *et al.*, 2008). Una especie vegetal se considera invasora si en menos de 50 años se ha establecido a 100 m del foco de entrada - si su reproducción es por semillas -, o a más de 6 m en 3 años, si su reproducción es vegetativa (Larenas, 2004). Vilá *et al.* (2008) recomienda que una especie se considere invasora con base en la información existente sobre su capacidad de dispersión.

Considerando que la dinámica de invasiones se da en comunidades locales, dentro de una misma región, en esta investigación se considerará a una especie invasora como aquella que, por procesos de dispersión, es transportada a una comunidad local donde no estaba presente, estableciendo una población viable en la misma.

Ahora bien, se revisó literatura sobre causas y procesos de las plantas invasoras para entender qué atributos determinan el éxito de las especies invasoras en los sistemas.

2.4.1 Características de las plantas invasoras

Castro-Diez *et al.* (2004) proponen una serie de características propias de las plantas invasoras y que de alguna manera determinan su éxito:

- a) Elevadas tasas de crecimiento, con una elevada producción de hojas, ramas y raíces.
- b) Capacidad de aclimatación, las plantas pueden aclimatarse más y mejor que las especies nativas a condiciones ambientales nuevas y cambiantes, esto puede deberse a una elevada plasticidad fenotípica, cuando un determinado genotipo da lugar a fenotipos muy distintos en respuesta al ambiente o a una alta flexibilidad funcional; es decir, el fenotipo puede variar en el tiempo de respuesta a las oscilaciones ambientales.
- c) Facilidad para la hibridación, lo cual les permite aumentar su variabilidad genética. Esto les confiere un gran potencial invasor, ya que favorece el establecimiento de poblaciones estables en áreas nuevas a partir de unos cuantos ejemplares introducidos.
- d) La plasticidad o capacidad de adaptación de las especies invasivas, facilita su colonización exitosa en ambientes nuevos.
- e) Las estrategias de dispersión de las especies invasivas varían de una a otra, dependiendo de sus características biológicas y de la demanda de sus recursos; por

ejemplo, se tiene que la dispersión a gran distancia le confiere a la planta fuerza, este rasgo acelera y facilita la localización de nuevas zonas susceptibles de ser invadidas y difiere entre especies en función del hábitat que invada la planta y del tamaño de la semilla; en zonas perturbadas, las semillas son pequeñas y se dispersan por el viento, esta característica está asociada al tipo de forma de crecimiento de herbáceas anuales o perennes de familias como Asteraceae o Poaceae (Vilá *et al.*, 2008) y en zonas no perturbadas, las semillas son grandes y los frutos son carnosos, ya que son comidas y dispersadas por animales (Castro-Diez *et al.*, 2004).

La dispersión de las semillas mediante animales tiene lugar a través de una variedad de caminos, como: epizoocoria cuando las semillas se adhieren al pelaje o piel del animal (Sorensen, 1986); diszoocoria en la que los animales almacenan las semillas en nidos o madrigueras o las entierran para disponer de ellas cuando tengan necesidad (Bossema, 1979); y endozoocoria, esta implica la ingestión de las diásporas que son diseminadas una vez que han pasado por el tracto digestivo del animal y son expulsadas junto con las heces (Celedón-Neghme *et al.*, 2005); y anemocoria que implica una dispersión por viento y autocoria y barocoria formas de dispersión a corta distancia (Calabuig *et al.*, 2001).

f) Algunas especies producen sustancias alelopáticas que reducen la germinación de especies nativas (Larenas *et al.*, 2004).

g) Reproducción, suelen ser con menor frecuencia dioicas, individuos de un solo sexo y con frecuencia hermafroditas, ambos caracteres conducen a una eficaz

monopolización de recursos y a un desplazamiento de las especies nativas por exclusión competitiva.

Por lo tanto las especies invasoras son importantes por varias razones: 1) son activamente dispersadas, por lo que resultan comunes; 2) compiten efectivamente con las especies nativas en un amplio rango de ecosistemas; 3) pueden alterar los procesos del ecosistema; desde el ciclo de nutrientes hasta el microclima, donde son dominantes y 4) muchas toleran el fuego y responden al mismo con un crecimiento rápido (Ehrenfeld *et al.*, 2001).

2.4.2 Impactos ecológicos de las plantas invasoras

Las plantas invasoras ocasionan cambios en el estado físico de los ecosistemas con efectos que se ramifican a través de todo el sistema (Croo, 2002). Los resultados de estas modificaciones son variados y complejos; por ejemplo, la invasión de plantas puede modificar:

a) La estructura de la comunidad en otros niveles tróficos, composición, diversidad, comportamiento de los consumidores y descomponedores (Tierney y Cushman, 2006). Petillon *et al.* (2005), observaron que la presencia de la hierba *Elymus athericus* (Link) Kerguélen, en marismas salobres de Francia, alteró la dinámica de poblaciones de arañas y de algunos otros invertebrados.

b) Función de los ecosistemas nativos (Batten *et al.* 2006). El estudio del efecto de las plantas invasoras en el ciclo de los nutrientes se ha llevado a cabo en Estados Unidos principalmente (Ehrenfeld, 2003, Levine *et al.*, 2003). No se puede asegurar que una especie invasora causante de un determinado impacto en un ecosistema o

región de los Estados Unidos genere el mismo efecto en ecosistemas o regiones europeas; por ejemplo, coníferas como *Pseudotsuga menziessi* Morb Franco y *Pinus contorta* Dougl ex Loud, reducen el nitrógeno (N) del suelo, cada vez que invaden los prados del noroeste de Norteamérica (Griffiths *et al.* 2005); sin embargo, no podemos saber si esto ocurre en Europa.

c) Alteración de los niveles tróficos, homogenización global de la flora, y así mismo pueden alterar los flujos a nivel de sistema y la disponibilidad o calidad de nutrimentos del suelo (a escala ecosistema) (Rodríguez, 2006).

d) Generar cambios evolutivos (Rodríguez, 2006). Traveset *et al.* (2004), señalaron que las invasiones vegetales permiten conocer la adaptación evolutiva a nuevas condiciones, tanto ambientales como biológicas, la cual se da de forma rápida. Se ha constatado que algunas plantas invasoras pueden evolucionar hacia un mayor vigor en respuesta a la falta de enemigos naturales. No obstante, esto no siempre es evidente, puesto que en el ecosistema receptor también acostumbran a coexistir con herbívoros generalistas que reducen el crecimiento de las plantas invasoras y, sobre todo, la competencia vegetal enmascara las ventajas de haber perdido los enemigos naturales.

e) Alimentos, recursos físicos (agua, temperatura o luz) (Croo, 2002). Otro posible impacto de las plantas invasoras es la alteración del ciclo hidrológico, lo cual puede provocar cambios en la tasa y en el régimen de evapotranspiración, e incluso puede producir escorrentías debido a diferencias en las tasas de transpiración, fenología, biomasa de tejido fotosintético o profundidad de las raíces entre especies invasoras y nativas (Levine *et al.*, 2003). Un ejemplo de esto son los cambios ambientales

asociados a la proliferación de las especies del género *Tamarix* spp de Argentina, que modificaron los cursos de agua, redujeron la disponibilidad del agua subterránea y superficial, aumentaron la salinidad de los suelos, empobrecieron la vida silvestre y del suelo, reduciendo así el valor recreativo (Natale *et al.*, 2008).

f) Las propiedades del suelo se modifican en respuesta al cambio en las especies de plantas y pueden, a su vez, influenciar la invasibilidad (Vanderhoeven *et al.*, 2006). Ehrenfeld *et al.* (2001) identificaron los mecanismos por los cuales las plantas de *Berberis thunbergii* DC pueden alterar las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, ya que éstas tienen un rápido crecimiento y una gran producción de hojas, incrementando y modificando así los niveles de nutrientes y el pH del suelo, en New Jersey, Estados Unidos.

g) Las comunidades de organismos, hongos patógenos y mutualistas, se ven afectadas por la presencia de plantas invasoras (Wolfe y Klironomos, 2005).

2.5 Ecosistemas vulnerables a la invasión

Algunos ecosistemas son más vulnerables que otros a las invasiones biológicas. Los ecosistemas con un alto grado de perturbación son más propensos a la invasión, mientras que los ecosistemas libres de perturbación o con perturbación baja son más resistentes (Quézel, 1990). Las plantas invasoras resultan favorecidas en nuevos hábitats cuando estos están sujetos a perturbaciones que son nuevas para las especies nativas. Existen algunas condiciones locales que facilitan el establecimiento por especies invasoras: la existencia de espacios abiertos, presencia de ecosistemas sujetos a frecuentes perturbaciones naturales, ausencia de patógenos, parásitos,

depredadores o competidores, características climáticas o culturales similares a las del territorio de origen del invasor, etc.

No todos los ambientes son igualmente propensos a ser invadidos. Se considera que una comunidad vegetal corre un mayor riesgo de ser invadido a medida que aumenta la disponibilidad de recursos bien debido a aportes exógenos o bien a la pérdida de la eficacia con que las poblaciones nativas los utilizan. Los tipos de vegetación vulnerables a la invasión, incluyendo bosques, áreas ribereñas, pantanos, praderas alpinas, islas y zonas áridas y semiáridas.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

3.1 Objetivo general

Investigar el papel que las propiedades físicas (Da, textura), químicas (MO, N, P, CE, CIC, K, Ca, Mg y Na intercambiables) y biológicas (poblaciones de hongos y bacterias) del suelo juegan en la invasibilidad de comunidades, en términos de la germinación de semillas de especies invasoras provenientes de otras comunidades locales y su relación con ellas en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

3.1.1 Objetivos particulares

Caracterizar las propiedades del suelo, como: 1) físicas (Da y textura), 2) químicas (pH, CE, MO, N, P, CIC, K, calcio, Na, Mg intercambiables) y 3) biológicas (poblaciones totales de hongos y bacterias del suelo) como posibles indicadores edafo-ecológicos de la invasibilidad entre diferentes comunidades locales en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

Estimar la capacidad y velocidad de germinación de semillas, bajo diferentes condiciones edafológicas, de tres especies de plantas clasificadas de acuerdo a su grado de invasividad, provenientes de otras comunidades locales dentro del área en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

3. 2 Hipótesis general

Si la invasibilidad de una comunidad local depende al menos parcialmente de las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, entonces, se observarán diferencias en la germinación de las semillas de especies con diferentes índices de invasividad.

3.2.1 Hipótesis particulares

Las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo serán indicadores edafológicos de la invasibilidad entre diferentes comunidades locales en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

Si la capacidad y la velocidad de germinación de semillas dependen del grado de invasividad de la planta, entonces las especies con un alto grado de invasividad tendrán un mayor porcentaje de germinación de semillas que las otras especies en todos los sitios de estudio en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Ubicación y descripción del área de estudio

El área de estudio (Figura 2) tiene una superficie aproximada de 413.89 km², está ubicada en el límite SO del valle de Tehuacán (18° 11' y 18° 25' de latitud Norte, 97° 39' y 97° 22' de longitud Oeste) en la zona semiárida Poblano-Oaxaqueña (Vite *et al.*, 1992), que comprende el Valle de Zapotitlán, Puebla, con un rango altitudinal que va de los 1280 a los 2720 msnm, el cual se considera como una subcuenca (cuenca local), situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental.

El Valle de Zapotitlán, Puebla, una subcuenca semiárida que forma parte de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (Diario Oficial de la Federación, 1998) y que destaca por sus características naturales (alta riqueza biológica, altos niveles de endemismo, su peculiar historia geológica que se expresa en un paisaje heterogéneo e importantes yacimientos fosilíferos) y culturales (una larga e íntima relación del hombre con la naturaleza que ha conformado peculiares paisajes culturales en la región).

Las principales comunidades de plantas en el área son:

- a) Matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), en donde dominan arbustos de leguminosas.
- b) Las tetecheras de escasas ramas, como *Neobuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeberg, o los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani* Weber y de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Ricobono. Ambas son agrupaciones de

plantas crasas altas (5 a 10 m), de las llamadas “candelabros” y “órganos” (Miranda y Hernández, 1963).

- c) Izotales de *Yucca periculosa* Baker o de *Beaucarnea gracilis* Lem, que se desarrollan en suelos rocosos calizos (Miranda y Hernández, 1963).
- d) Selva baja espinosa perennifolia, que se encuentra en terrenos planos de zonas semisecas, con selva baja caducifolia donde predomina *Prosopis laevigata* (Humb & Bonpl ex Wild) MC Johnst, y especies de las tres subfamilias de Leguminosae: Caesalpinioideae, Papilionoideae y Mimosoideae (Zavala-Hurtado, 1982, Villaseñor *et al.* 1990, Osorio *et al.*, 1996).

El clima es cálido y semiárido del tipo BS₀hw” (W)(e)(g) (García, 1981), con lluvias en verano y presentándose una canícula bien definida a mitad del periodo de lluvias, con una precipitación anual de 380-400 mm y una temperatura media anual de 18 a 22°C (Zavala-Hurtado *et al.* 1996), con un déficit evapotranspirativo de 600 a 900 mm anuales (Bárcenas *et al.*, 2002).

Existe una gran diversidad de afloramientos geológicos y tipos de suelo que generalmente son someros, pedregosos y halomórficos con diferentes estados de alcalinidad y salinidad, entre los cuales sobresalen los Calcisoles lépticos rocosos y poco profundos que derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas, los Calcisoles háplicos, Leptosoles réndzicos, Vertisoles, Regosoles, Fluvisoles cálcicos y los Xerosoles cálcicos derivados de evaporitas (Zavala-Hurtado 1982, Osorio *et al.*, 1996). El valle forma parte de la cuenca Alta del Papaloapan (Miranda, 1948) y se encuentra irrigado por el río Zapotitlán que junto con el río Tehuacán forman el río El Salado, uno de los principales afluentes del Papaloapan.

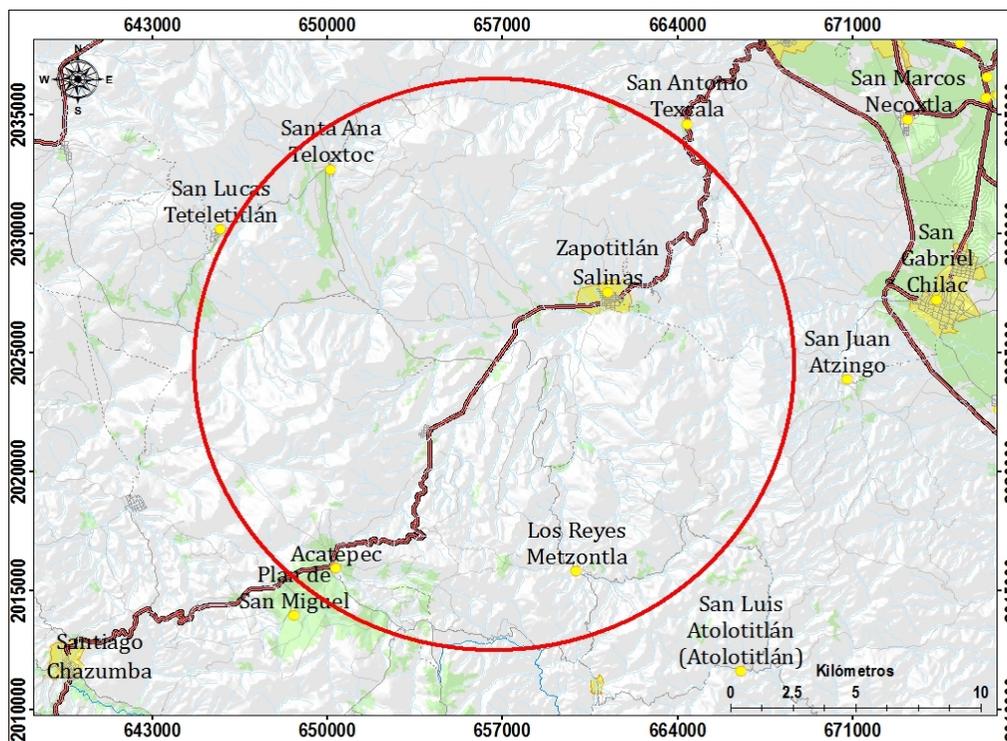


Figura 2. Localización del área de estudio

4.2 Etapa experimental

4.2.1 Trabajo de campo

4.2.1.1 Material vegetal

Selección de especies vegetales

A partir de la identificación del grado de invasividad de las especies que se realizó dentro del proyecto del Dr. Alejandro Zavala Hurtado, aprobado por el Consejo Divisional de CBS de la UAM-I: “Análisis de invasibilidad, invasividad y dinámica de metacomunidades vegetales en la subcuenca de Zapotitlán, Puebla”, se seleccionaron tres especies con diferentes grados de invasividad.

1) *Viguiera dentata* (Cavallines) Sprengel “chimalacate” (Ramírez *et al.*, 2000), arbusto perenne de la Familia Asteraceae con amplia distribución en México (Sarquis, 2010). Planta herbácea perenne, erecta de hasta 2.5 m de alto con hojas opuestas o alternas en la parte superior, con limbos generalmente ovados a romboideo-ovados, acuminados en el ápice, enteros o aserrados en el margen, cuneados a truncados en la base; inflorescencia constituida por cabezuelas numerosas agrupadas en panículas cimosas bracteadas, con 50 a 70 flores liguladas, elípticas u oblongas, amarillas (Rzedovsky y Rzedovsky, 2001). Frutos aquenios dehiscente, oblanceolados, verde grisáceo, seco con pelos, escamas, promedio de semillas 67.38, distancia de vuelo 50.50 cm, porcentaje de frutos adheridos a la piel del animal 60% (Jiménez, 2009). Se utiliza como forraje fresco para alimentar a las cabras, para leña y para la producción de miel. Es un arbusto altamente invasivo ya sea en áreas cultivadas como en algunos otros espacios disponibles, puesto que tienen una alta dispersión por anemocoria y epizoocoria, ya que tienen el tamaño y peso más pequeño, el valor promedio del índice de invasividad es de 32.13 (Jiménez, 2009).

2) *Heterotheca inuloides* Cass, planta herbácea perenne o anual de 1 a 1.5 m de alto, tallos erectos, estriados con pubescencia pilosa-hispida, hojas inferiores sobre pecíolos de 2 a 8 cm de largo, a menudo notablemente ensanchadas y auriculadas en la base, limbo ovado o lanceolado, hojas de la parte media y superior oblongas u oblanceoladas, flores liguladas 25 a 40, flores de disco 40 a 150, aquenios de las flores liguladas tricuetros 2 a 4 mm de largo, glabros o poco pubescentes, vilano

ausente o en forma de corona, aquenios de las flores del disco abovadas a oblanceoladas de 2 a 5 mm de largo, seríceos, cerdas interiores del vilano, blanquecinas o rojizas (Rzedovsky, 1985). Conocida como “árnica”, esta planta es utilizada en la región Purépecha para tratar heridas, úlceras gástricas, bronquitis, tos y pulmonía entre otros (IMEPLAM, 1980). Es un arbusto altamente invasivo, es una especie con mayor capacidad de dispersión por anemocoria y epizocoria, el valor promedio del índice de invasividad es de 76.74, el fruto son aquenios dehiscentes, oblanceolados de color verde grisáceo, seco con pelos, aristas o alas, semillas promedio 83.58, distancia promedio de vuelo 50.50 cm, porcentaje de de frutos adheridos a la piel del animal 80% (Jiménez, 2009).

3) *Ferocactus latispinus* (Haworth) Britton et Rose, “ganchuda”, es una especie endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. Cactácea de tallo solitario cilíndrico caracterizada por una espina central en forma de gancho de 3.5 a 6.2 cm de largo; flores color púrpura con margen blanco; frutos elipsoides (Arias *et al.*, 1997) con cerca de 1500 semillas cada uno (Jiménez comunicación personal). Comúnmente, conocido como “biznaga”, es una planta medicinal utilizada en una infusión para aliviar males de riñón (Martínez *et al.*, 2006) y como planta de ornato (Hernández y Godínez, 1994). Por sus características de estrategias de dispersión, es considerada como una especie de baja invasividad, ya que sus frutos carecen de estructuras que faciliten su dispersión por viento o epizocoria, su forma de dispersión es por endozoocoria, el tipo de fruto es una baya indehiscente, forma oblonga, color púrpura, carnoso, presentan brácteas deltoideas en toda la superficie del mismo y con

baja dispersión por viento, el valor promedio del índice de invasividad es de 21.29 (Jiménez, 2009).

Colecta de semillas

La recolecta de los frutos de individuos de cada una de las tres especies se llevó a cabo en diciembre del 2008 en diferentes zonas del Valle de Zapotitlán, Puebla, que, a su vez, no se encontraron presentes en los parches donde se tomaron las muestras de suelo. Los frutos se colocaron en bolsas de papel, se etiquetaron y se trasladaron al laboratorio de Ecología de la UAM-Iztapalapa, para posteriormente extraer las semillas.

4.2.1.2 Suelo

Selección de los sitios de estudio

En los sistemas áridos y semiáridos la vegetación se distribuye en parches. Estos son áreas geográficas no lineales que difieren en apariencia de su alrededor y que guardan condiciones ambientales relativamente homogéneas (Vega *et al.*, 2010).

De acuerdo a la interpretación de la dinámica de las comunidades vegetales, es conveniente trabajar con parches, esto se hace con base en tres elementos de los sistemas ecológicos fundamentales (Vega, 2005):

a) Los sistemas ecológicos están constituidos como un conjunto de mosaicos organizados en un sistema de jerarquías discontinuas y anidadas. Esta afirmación

considera que la “unidad ecológica” de estudio es el parche. Esta unidad “nueva” tiene un componente espacial explícito y sus características (forma y dinámica) dependen, en parte, de la escala en la que se evalúen.

b) La dinámica de los sistemas ecológicos es un compuesto de dinámica de parches. El comportamiento de los sistemas ecológicos surge como la síntesis de los comportamientos de sus parches individuales y de sus interacciones con parches en otras escalas. Se trata de una propiedad emergente que no es resultado de la suma de las dinámicas de los parches individuales.

c) Los sistemas ecológicos deben entenderse considerando la relación entre escala, patrones y procesos. Los procesos ecológicos que ocurren en cada parche se manifiestan en la forma de patrones espaciales, al igual que la variación espacial impone restricciones a los procesos ecológicos. De este modo se produce una interacción mutua entre los procesos y las regiones donde se desarrollan.

Sitios de estudio

Se recolectaron muestras de suelo para los análisis físicos, químicos y biológicos de tres parches con vegetación contrastante en las que estuvieran presentes las tres especies estudiadas, en el Valle de Zapotitlán, Puebla.

Descripción de los parches de vegetación de este estudio.

Parche 1, ubicado en el camino a San Juan Raya, Portesuelo de la Cruz. Terreno comunal. Es un parche de vegetación asentado sobre suelos calizos, se encuentra

cubierto por un Matorral Xerófilo con presencia de “sotolín”, *Beaucarnea gracilis* Lem (Nolinoideae). Otros elementos importantes de la vegetación son el “izote”, *Yucca periculosa* Baker (Agavaceae), y por tal razón este tipo de asociación puede ser caracterizado como “izotal”, el “cumito”, *Mimosa luisana* Brandege (Leguminosae), *Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console (Cactaceae), *Neobuxbaumia mezcalensis* (Bravo) (Cactaceae) y el guajillo *Acacia constricta* Benth (Leguminosae) (Figura 3a).

Parque 2, se encuentra localizado dentro del área del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla, ocupando un parche de suelos derivados de areniscas. La vegetación es una tetechera, en la cual la cactácea columnar “tetecho”, *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, es un elemento dominante. Otros elementos importantes son el “cachetú” *Agave karwinskii* Zuccarini (Agavaceae), el nopal crinado *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae), el “cumito” *Mimosa luisana* Brandege (Leguminosae) y el guajillo *Acacia constricta* Benth (Leguminosae), entre otras (Figura 3 b).

Parque 3, constituido por el tipo de vegetación cardonal, caracterizado por la presencia del “cardón”, una cactácea columnar no ramificada, *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex Pfeiffer) Schuman, que se encuentra asociada a la “biznaguilla”, *Mammillaria haageana* Pfeiffer (Cactaceae), la “lechuguilla”, *Hechita tehuacana* B. L. Rob (Bromeliaceae), *Mascagnia seleriana* Adr. Juss (Malpighiaceae), la biznaga *Echinocactus plantyacanthus* Link et Otto (Cactaceae), *Agave kerchovei* Lemm (Agavaceae), el “orégano”, *Lippia graveolens* Kunth

(Verbenaceae), *Coryphanta pallida* Britton et Rose (Verbenaceae) y la “sangre de drago”, *Jatropha dioica* Sease ex Cerv. (Euphorbiaceae), entre otras. Se encuentra en un terreno accidentado con una superficie muy pedregosa y una textura del suelo moderadamente fina (Figura 3c).

Colecta de suelo para las pruebas de germinación

Para las pruebas de germinación, se colectaron 4 Kg de suelo por cada parche de vegetación, colocándose en bolsas de plástico transparente, etiquetadas. Estas fueron trasladadas al laboratorio de Ecología de la UAM-Iztapalapa, en donde fue esterilizado en un horno a una temperatura de 110 °C por cinco minutos.



(a)



(b)



(c)

Figura 3. Parches de vegetación (a) matorral, (b) tatechera, (c) cardonal, en el Valle de Zapotitlán, Puebla.

Colecta de suelo para los análisis de las propiedades físicas y químicas

Para conocer los valores de las propiedades físicas y químicas del suelo, se colectaron al azar, doce submuestras de suelo de 0 a 10 cm de profundidad, separados entre sí por una distancia aproximada de 1 m en un radio aproximado de 20 m² para formar una muestra compuesta de 2 Kg de cada uno de los parches seleccionados, de acuerdo al parche de vegetación. En total, fueron tres muestras (de tres parches) y se trasladaron en bolsas de plástico y se etiquetaron (Figura 4). Las muestras, para la medición de las propiedades físicas y químicas del suelo se secaron a la sombra, a temperatura ambiente. Se rompieron los terrones grandes para que se secaran rápido, se retiraron los residuos de plantas y se evitó colocar las muestras a la luz directa del sol. Después de haber sido secados, se pesó el total de la muestra (o una submuestra suficientemente grande para almacenarla como muestra de laboratorio). Se tomaron muestras del suelo de cada parche de vegetación en el año 2009 sin réplicas y, al final del experimento, en el 2011, con réplicas.

Los parámetros seleccionados se evaluaron en el suelo superficial de 0 a 10 cm, ya que se ha visto que, a lo largo del perfil, no se detectan diferencias en las propiedades físicas y químicas (Campos, 1999; Bautis, 1999). Además, el suelo superficial recibe los mayores aportes de materia orgánica y posee la mayor actividad biológica, lo cual permite evidenciar mejor, en el corto plazo, los cambios en el uso del suelo.

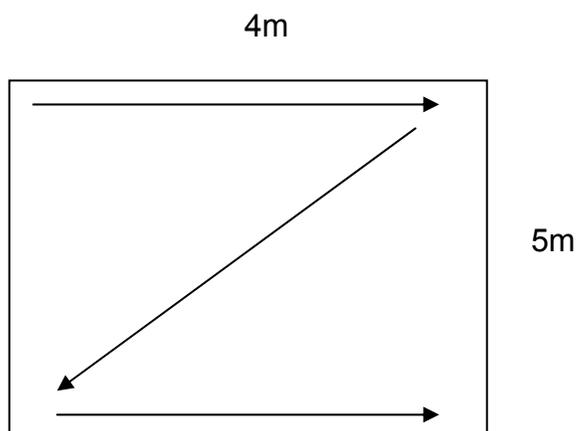


Figura 4. Muestreo al azar de la colecta de muestras de suelo para los análisis físicos y químicos

Colecta de suelo para los análisis de las propiedades biológicas

Para la determinación de dos de los componentes clásicos de la microbiota del suelo, bacterias y hongos, se hizo la colecta en la rizósfera de las plantas, que es la parte del suelo cercana a las raíces.

Se realizaron muestreos de suelo rizosférico en dos estaciones del año: julio del 2009 (período de lluvias) y febrero del 2011 (período seco). Se recolectaron dos muestras de suelo rizosférico de 500 g por parche de vegetación de *Ferocactus latispinus* y *Viguiera dentata*, ya que no se localizaron ejemplares de *Heterotheca inuloides* en los tres parches de vegetación. Las 18 muestras se colocaron en bolsas de plástico transparente, se etiquetaron y se trasladaron en una hielera para posteriormente mantenerse a 5 °C hasta su utilización. Los análisis microbiológicos se efectuaron en el laboratorio de Microbiología, del Colegio de Postgraduados. Las raíces de las plantas se sacudieron suavemente eliminando el suelo en exceso, quedando sólo el suelo rizosférico.

4.2.2 Trabajo de laboratorio

4.2.2.1 Experimento de germinación

Las tres especies fueron los factores de estudio, con tres repeticiones, donde cada repetición constó de diez semillas por especie, dando un total de 270 semillas. Esta fase se realizó en el Laboratorio de Ecología de la UAM-Iztapalapa (Cuadro 4).

La unidad experimental consistió de una charola semillera de poliestireno negro, de 60 cavidades. En cada cavidad se colocó una semilla dando un total de 60 semillas por charola, ubicadas al azar. Se realizaron tres repeticiones por parche de vegetación, obteniéndose un total de cinco unidades experimentales. Las semillas se sometieron a los siguientes tratamientos pregerminativos:

1. Imbibición en agua por 24 horas, en el caso de *Ferocactus latispinus* (Álvarez y Montaña, 1997).
2. Semillas sin tratamiento pregerminativo para *Viguiera dentata* y *Heterotheca inuloides*.

Para el tratamiento de imbibición con agua, las semillas se colocaron en cajas Petri, durante 24 horas, en un lugar fresco y seco.

4.2.2.2 Almácigo

En charolas semilleras de poliestireno de 60 cavidades de 7cm de profundidad, se colocaron 45 g de suelo en cada cavidad. Éste se esterilizó en un horno colocando 400 g por cinco minutos y se depositó una semilla por cavidad el 28 de mayo del

2009. Los almácigos fueron puestos en una cámara germinadora Lab Line, Biotronette, con un fotoperíodo de 12/12 horas, a temperatura constante de 25° C (Álvarez y Montaña, 1997; Morgan, 1998). Las charolas (unidad experimental) se revisaron cada tercer día para cuantificar el número de semillas germinadas tomándose en cuenta la emergencia de la radícula (Álvarez y Montaña, 1997).

Cuadro 4 Repeticiones por especie vegetal y parche de vegetación.

Parche de vegetación	Especie	No. semillas por repetición		
		1	2	3
Matorral	<i>Ferocactus latispinus</i>	10	10	10
	<i>Viguiera dentata</i>	10	10	10
	<i>Heterotheca inuloides</i>	10	10	10
Tetechera	<i>Ferocactus latispinus</i>	10	10	10
	<i>Viguiera dentata</i>	10	10	10
	<i>Heterotheca inuloides</i>	10	10	10
Cardonal	<i>Ferocactus latispinus</i>	10	10	10
	<i>Viguiera dentata</i>	10	10	10
	<i>Heterotheca inuloides</i>	10	10	10

4.2.2.3 Riegos

Cada tercer día se regó simulando una precipitación de 40 mm de lluvia, el cual ha sido un nivel reportado como adecuado para la germinación de semillas de la región en experimentos de laboratorio (Rivas-Arancibia *et al.*, 2006). Se colocó una charola por debajo de las charolas semilleras para recolectar el agua drenada.

4.2.2.4 Preparación de las muestras de suelo para el análisis de sus propiedades físicas y químicas

Una porción de las muestras de suelo se secaron al aire para los análisis de materia orgánica, pH, textura, P, N, C orgánico, para posteriormente molerlas y pasarlas a través de un tamiz de 8 mm (Campos, 1999; Bautis, 1999) para eliminar piedras, agregados grandes y raíces. Los terrones que no pasaron, se molieron cuidadosamente, con un pistilo y un mortero, y se tamizaron con un tamiz de 2 mm se homogenizaron y se tomaron dos submuestras de 100 g cada una. Las gravas y los fragmentos de rocas que no pasaron a través del tamiz, después de remover las partículas finas adheridas, se pesaron y su contenido se reportó como una fracción de la submuestra total. Es recomendable que los rasgos especiales, como las concreciones gruesas, se cuantifiquen y se determine su contenido en forma separada, ya que en el análisis del tamaño de partículas, comprende todo el material incluyendo la grava y el material grueso.

4.2.3 Trabajo de gabinete

4.2.3.1 Variables y determinaciones

Se analizaron las posibles relaciones de estas variables (porcentaje y velocidad de germinación) con cada una de las propiedades (físicas, químicas y biológicas) del suelo.

Determinaciones analíticas de suelo

Sadzawca *et al.* (2005) señalan que para usar el análisis de las propiedades del suelo como una herramienta de diagnóstico de máxima eficiencia, deben cumplirse las siguientes condiciones: 1) la muestra de suelo debe ser representativa del sector de interés, 2) los procedimientos deben ser los mismos o equivalentes a los usados en los ensayos de calibración, 3) los resultados de los laboratorios deben ser exactos y precisos, y 4) la interpretación de los resultados debe basarse en una extensa investigación de campo (Topper, 1990).

Las determinaciones analíticas fueron las siguientes: pH en relación agua suelo 2:1, equilibrando la suspensión por una hora (Forsythe, 1975), conductividad eléctrica (Ce), en relación agua suelo 5:1 (Chapman, 1979), equilibrando la suspensión por 24 horas, capacidad de intercambio catiónico (CIC), mediante extracción con acetato de amonio 1N, a pH 7.0 (van Reeuwijk, 1999), densidad aparente (Da), 19, método de la parafina (Forsythe, 1975), nitrógeno (N), método semimicro-Kjeldahl (van Reeuwijk, 1999), fósforo (P), soluble en bicarbonato de sodio (método Olsen) (van Reeuwijk, 1999), materia orgánica (MO) (método Walkley y Black) (van Reeuwijk, 1999), sodio (Na) intercambiable, por fotometría de misión por flama, potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg) intercambiables (van Reeuwijk, 1999), se determinaron con el espectrofotómetro de absorción atómica, textura método de Bouyoucos (Forsythe, 1975), carbono orgánico (método de Walkely y Black) (van Reeuwijk, 1999) y el poblaciones de bacterias y hongos por diluciones seriadas y conteo en placa (descrito en Anexo1).

Germinación

Cada tres días, se registró el número de semillas germinadas esto se consumó hasta que germinó la última semilla a los 25 días después de la siembra. Al final del experimento se comparó la velocidad de germinación, que puede ser definida como el tiempo preciso para que se alcance la mitad del porcentaje final de germinación y el porcentaje de germinación (Alférez *et al.*).

El porcentaje de germinación (PG) se calculó a través de la ecuación:

$$PG = \left(\frac{\text{semillas germinadas}}{\text{semillas totales}} \right) * 100 \quad (\text{Atencio } et al., 2003).$$

Los datos del porcentaje de germinación se transformaron al arcoseno de la raíz cuadrada para corregir la falta de normalidad, ésta se estimó a través de la fórmula:

$$G = \arcsen \sqrt{\frac{PG}{100}}$$

Donde: PG= total de semillas germinadas.

La velocidad de germinación (VG) se estimó de acuerdo a la siguiente fórmula

$$VG = \sum \frac{Ni * Gi}{t}$$

Donde: Gi = número de semillas germinadas en el día, Ni = número de días desde la iniciación del ensayo de germinación, y Gi es una medida aritmética de Ni ponderado por los Gi y por lo que la unidad resultante es en días. Se transformó la variable Gi a logaritmo neperiano de cada dato con el fin de buscar que se cumplieran los

requisitos de normalidad para el análisis de los datos, t es el día desde el inicio (Nakagawa, 1999).

Para el índice de velocidad de germinación se empleó la fórmula de Maguire (1962), la cual se expresa con número de semillas germinadas por día. Su fórmula de cálculo es:

$$IVG = \sum \frac{G_i}{N_i}$$

Donde G_i y N_i tienen el mismo significado que en la fórmula anterior.

4.3 Análisis de la información

El porcentaje de germinación de las especies se estudió en función del parche de vegetación. Esto se hizo mediante un análisis de regresión con el programa SAS versión 9.2 (SAS Institute, Cary, NC. Estados Unidos).

Para ello se procedió a codificar los parches de vegetación según se indica en el cuadro Cuadro 5.

Cuadro 5. Codificación asignada a cada parche de vegetación

Parche de vegetación	Valor numérico
Matorral	1
Tetechera	2
Cardonal	3

A su vez, las especies se codificaron como se indica en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Variables auxiliares asignadas para cada especie vegetal

Especie	Variables auxiliares	
	fe1	vi2
<i>F. latispinus</i>	1	0
<i>V. dentata</i>	0	1
<i>H. inuloides</i>	0	0

Según esta codificación la especie *H. inuloides* se tomó como especie de referencia, con la cual se compararon las especies *F. latispinus* y *V. dentata*.

Por otra parte se procedió a determinar la relación entre el porcentaje de germinación y las propiedades del suelo a fin de observar que propiedades del suelo afectaban la germinación.

Esto se hizo mediante análisis de regresión con el programa SAS versión 9.2 (SAS Institute, Cary, NC. Estados Unidos) especificando un modelo con base en la relación gráfica entre el porcentaje de germinación (PG) y los valores de las propiedades en los distintos parches.

El procedimiento de regresión resumido fue el de “prueba de todos los modelos posibles” considerando al menor cuadrado medio de error como criterio de bondad para seleccionar el mejor modelo; para los gráficos se utilizó Excel versión 2010.

El Criterio de bondad del menor cuadrado medio del error permite la presencia de variables no significativas al nivel de probabilidad de 0.05.

En el presente trabajo se utilizó el análisis de regresión para:

1. Observar la relación que existe entre la especie vegetal y el parche de vegetación con el porcentaje de germinación,

2. La asociación entre el porcentaje de germinación y las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, determinando la forma de la relación y usando los datos para generar modelos.

3. Se realizó un análisis de correlación entre las variables de suelo, con la finalidad de observar el grado de asociación entre ellas.

Las variables número de microorganismos, hongos y bacterias, así como la velocidad e índice de germinación, se analizaron mediante análisis de varianza, para verificar si tenemos más de dos grupos o muestras en el mismo planteamiento.

Para satisfacer los criterios de normalidad y homogeneidad de varianzas, los valores procedentes del conteo del número de microorganismos fueron sometidos a una transformación logarítmica (\log_{10}) y logaritmo natural previo a los análisis de varianza respectivos, y se hizo con el fin de homogeneizar la varianza de los datos.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El presente estudio pretende dar a conocer los resultados obtenidos tras la realización de la investigación.

Teniendo en cuenta el principal objetivo del presente estudio, fue necesario estimar primero el porcentaje de germinación, el siguiente paso, tras obtener el modelo del porcentaje de germinación, se pasó a obtener la relación del porcentaje de germinación y las propiedades del suelo. Por último, se determinó la velocidad de germinación, el índice de germinación y su asociación con el porcentaje de germinación.

5.1 Características físicas y químicas del suelo

En los tres parches de vegetación los suelos son minerales puesto que, presentan un contenido de CO menos del 12 %. De acuerdo con la SEMARNAT (2002), los suelos evaluados son bajos en N, altos en P, capacidad de intercambio catiónico y Ca intercambiable y, de acuerdo con el porcentaje de sodio intercambiable, son suelos sin problemas de salinidad y sodicidad. Según el pH son medianamente alcalinos. El suelo procedente del matorral es medio en MO, bajo en CO, alto en K y Mg intercambiable, es un suelo franco-arcillo-arenoso, sin problemas de compactación (francoso) y además, valores medios de unidades formadoras de bacterias y hongos. El suelo procedente de la tetechera es alto en MO, bajo en CO, alto en K intercambiable, con valores medios en Mg intercambiable, sin problemas de compactación (arcilloso), con textura franco-arcillo-arenoso el valor más alto en

unidades formadoras de colonias de bacterias y valor bajo en poblaciones de hongos.

El suelo procedente del cardonal es muy bajo en MO, muy bajo en CO, con valores medios de K y Mg intercambiable, y es un suelo franco, con problemas de compactación (arenoso), Presentó el valor más alto en poblaciones de hongos y el más bajo en poblaciones de bacterias (Cuadro 7).

Los valores de CO bajos y MO altos, se deben a que a mayor contenido de partículas finas menos CO. Eso parece estar relacionado con la concentración de N porque a pesar de que el suelo del cardonal contiene MO tiene las mismas concentraciones de N que matorral y tetechera. Los microorganismos también tienen influencia, ya que también a pesar de que el cardonal no tiene casi nada de MO, los valores de UFC de bacterias y hongos son muy similares para los tres parches de vegetación (Comunicación personal con Sandoval, 2013).

Cuadro 7. Propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos de tres parches de vegetación en una zona semiárida de Zapotitlán, Puebla.

Características	Matorral	Tetechera	Cardonal
	Valores		
Densidad aparente (gcm^{-3})	1.2	1.1	1.4
Arena (%)	55.3	55.2	35.3
Limo (%)	22	26	40
Arcilla (%)	22.7	18.8	24.7
Clase textural	Franco-arcillo-arenosa	Franco-arcillo-arenosa	Franca
pH	7.8	7.5	7.7
Conductividad eléctrica (dsm^{-1})	0.40	0.38	0.39
Capacidad de intercambio catiónico (cmol kg^{-1})*	39.59	25.04	36.6
Calcio (Ca, c mol kg^{-1})	32.8	34.5	16.9
Magnesio (Mg, c mol kg^{-1})	3.6	2.7	1.4
Potasio (K, c mol kg^{-1})	15.86	5.62	1.98
Sodio (Na, c mol kg^{-1})	3.83	3.09	3.58
Porcentaje de sodio intercambiable (PSI)**	9.67	12.34	9.78
Materia orgánica (MO, %)	3.46	4.65	0.137
Carbono orgánico(CO,%)	2.01	2.70	0.08
C/N	17.18	22.14	14.51
Nitrógeno (N, %)	0.11	0.08	0.05
Fósforo (P, %)	16.3	18.7	11.7
Fósforo orgánico (PO, ppm)	2595	6921	3460
Bacterias In UFC g/suelo seco**	12.17	12.65	10.24
Hongos In UFCg/suelo seco**	12.2	11.44	13.08

* Los altos valores encontrados en el método de la CIC se debe a que el extractante utilizado en el método disuelve los carbonatos y consecuentemente se sobre valoran el contenido de Ca y Mg cambiables y la CIC, así como de las cargas variables en los suelos, por lo tanto el Mg y el Ca son los cationes más abundantes extraídos, evidenciándose una baja proporción del ión K. El acetato de amonio a pH 7 presenta varias dificultades debido a que el amonio; puede formar complejos de superficie de esfera interna con las arcillas 2:1, lo cual ocasiona imprecisión, en los resultados (Rodríguez y Rodríguez, 2002).

**PSI=(Sodio intercambiable/capacidad de intercambio catiónico)x100

***In UFC g/ss= logaritmo natural de unidades formadoras de colonias por gramo de suelos seco. Es el promedio de ambos periodos de sequía y lluvias.

5.2 Porcentaje de germinación

En el Cuadro 8 se presentan los porcentajes de germinación obtenidos para las distintas especies dentro de cada parche de vegetación.

A partir del análisis gráfico (Figura 5) y de regresión (Cuadro 8) se consideró apropiado correr un modelo que incluyera las variables: parches de vegetación y especie vegetal anteriormente evaluadas.

El modelo de regresión obtenido fue el siguiente:

$$PG=19.05-1.70*tve^2+3.80fe1-39.04*vi2+2.51*fe1*tve^2+38.33*vi2*tve-6.63*vi2*tve$$

$$(CME=60.34, Pr F=0.0035, R^2=0.590)$$

Donde:

PG=porcentaje de germinación, tve=parche de vegetación, fe1=*F. latispinus*, vi2=*V. dentata*, hay que recordar que los parches de vegetación se numeraron arbitrariamente en el siguiente orden: 1=Matorral, 2=Tetechera y 3=Cardonal.

Pudiéndose observar que el modelo se ajusta a los datos ($p=0.0035$). Este resultado es confirmado al utilizar la “prueba de todos los modelos posibles”, el cual considera que el modelo debe incluir las variables parches de vegetación y especie vegetal.

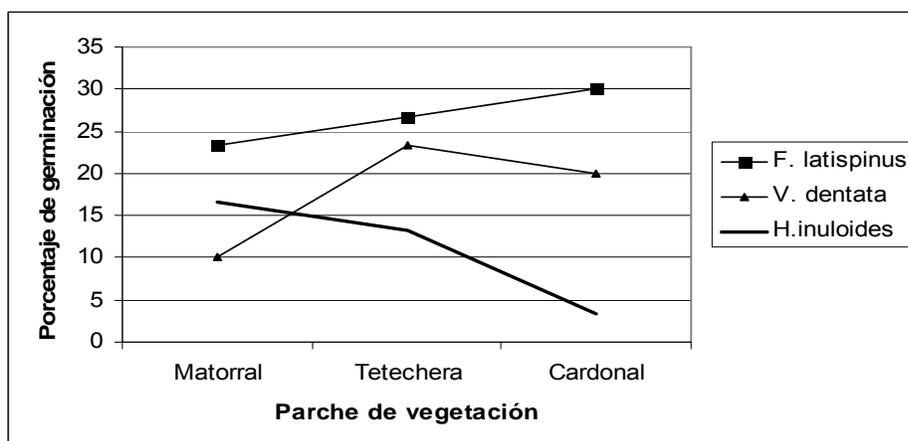


Figura 5. Porcentaje de germinación de semillas de tres especies de plantas invasoras, en tres parches de vegetación contrastantes.

El modelo obtenido mediante el programa SAS es significativo a medida que:

a) Para *H. inuloides* el porcentaje de germinación fue de 17.3 % para matorral, 12.2% para tetechera y 3.7% para el cardonal (Cuadro 8). Esta especie fue la que presentó los porcentajes de germinación más bajos y esto probablemente se debió a la esterilización del suelo, ya que se ha visto que este proceso reduce significativamente la germinación de ciertas especies de plantas (Carrillo *et al.*, 2009). Conchou y Marocke (1989) estudiaron la germinación de semillas de *H. inuloides* provenientes de la zona de Estanys de Dullei en la comarca del Alta Ribagorça, España, las semillas se colocaron en una cámara de germinación a temperatura constante de 20 °C y fotoperíodo de 13 horas de luz y 11 horas de oscuridad, se alcanzó un porcentaje de germinación del 4.5% a los 28 días después de la siembra, iniciándose la germinación a los 7 y 9 días después de sembrar.

A un nivel del 5 %, no hubo diferencias significativas entre matorral y techera, pero sí entre estas últimas y el cardonal ($p=0.017$) (Cuadro 9).

Cuadro 8. Promedio del porcentaje de germinación de tres especies de plantas invasoras.

Especie	Parche de vegetación	Germinación (%)
<i>F.latispinus</i>	1	23.3
<i>V.dentata</i>	1	10.0
<i>H.inuloides</i>	1	17.3
<i>F.latispinus</i>	2	26.6
<i>V.dentata</i>	2	23.3
<i>H.inuloides</i>	2	12.2
<i>F.latispinus</i>	3	30.0
<i>V.dentata</i>	3	20.0
<i>H.inuloides</i>	3	3.7

Matorral=1, Tetechera=2, Cardonal=3

b) En *F. latispinus* el porcentaje de germinación según el parche de vegetación, fue de 23.3 % para matorral, 26.6 % para tetechera y de 30 % para cardonal (Cuadro 8). A pesar de que en este parche hubo problemas de compactación y se tuvo el valor más bajo de poblaciones de bacterias y de MO, indicando que las especies prefieren este tipo de suelos. Quizás el alto porcentaje de germinación se debió a la necesidad de escarificación de las semillas para promover su germinación puede constituir una importante estrategia adaptativa de estas especies que les permite sobrevivir en

condiciones ambientales desfavorables mientras que la escarificación no se completa. Los resultados del porcentaje de germinación de esta investigación no concuerdan con lo reportado por Álvarez y Montaña (1997), quienes analizaron experimentalmente las condiciones de germinación de semillas de *F. latispinus* provenientes de Zapotitlán, Puebla, en un germinador con un fotoperíodo de luz y sombra de 12/12 horas, a una temperatura de 24 °C, observándose que, a los 15 días después de la siembra, se obtuvo el 79% de germinación.

No hubo diferencias significativas entre los parches de vegetación para esta especie (Cuadro 9).

Cuadro 9. Comparación de medias del porcentaje de germinación en *V. dentata*, *F. latispinus* y *H. inuloides* en tres parches de vegetación.

Parches de vegetación	Germinación %
Matorral	
<i>F. latispinus</i>	23.3a
<i>V.dentata</i>	10.0a
<i>H.inuloides</i>	16.6a
Tetechera	
<i>F. latispinus</i>	26.6a
<i>V.dentata</i>	23.3a
<i>H.inuloides</i>	13.3a
Cardonal	
<i>F. latispinus</i>	30.0a
<i>V.dentata</i>	20.0ab
<i>H.inuloides</i>	3.3b

Para cada especie vegetal, los valores con la misma letra, en cada columna no son estadísticamente diferentes, de acuerdo con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$), $n=27$.

c) Para *V. dentata* el porcentaje de germinación fue de 10 % para matorral, el 20 % para el cardonal y el 23.3 % para tetechera. Este último fue el parche que tuvo el mayor porcentaje de germinación, a pesar de que exhibió los valores más bajos de poblaciones de hongos, y los valores más altos en poblaciones de bacterias. Además tuvo un valor alto de MO y bajo de CO. Su densidad de semillas en dos tipos de vegetación (matorral espinosos y tetechera) fue de 668 semillas m² (Cano *et al.*, 2012). El decremento en la germinación en las semillas parece haber sido por la esterilización del suelo, porque al realizar el proceso de esterilización se remueven microorganismos del suelo que facilitan la germinación.

No se observaron diferencias significativas entre tetechera y cardonal, pero sí entre éstos últimos y el matorral ($p=0.017$) (Cuadro 9).

Dentro del sistema parche de vegetación, el orden del porcentaje de germinación va de menor a mayor:

a) Para el parche de vegetación el matorral, el porcentaje de germinación fue de 10.0 % para *V. dentata*, con 17.3 % para *H. inuloides* y *F. latispinus* con 23.3 %. Esta última especie presentó el mayor porcentaje de germinación, aunque alcanzó los valores medios de poblaciones de bacterias en época de secas (Anexo 1) y fue sometida a tratamientos pregerminativos como motivo de su forma de dispersión la cual es por endozoocoria, por lo que esta forma de dispersión es una ventaja para las especies con semillas.

No hubo diferencias significativas para este parche de vegetación entre las especies (Cuadro 10).

b) Para la tetechera, el porcentaje de germinación fue de 12.2 % para *H. inuloides*, el 23.3% *V. dentata* y el 26.6% para *F. latispinus*. De nueva cuenta esta última especie fue la que mostró el máximo porcentaje de germinación y el valor de las poblaciones de bacterias fue mayor que en *V. dentata*. Cano *et al.* (2012) registraron la composición y abundancia del banco de semillas en dos tipos de vegetación (matorral espinoso y tetechera) para *F. latispinus* la densidad de semillas fue de 529 semillas m², lo que implica que esta especie en campo tendría un alto porcentaje de germinación y un buen éxito en su establecimiento.

No hubo diferencias estadísticamente significativas entre especies para tetechera (Cuadro 10).

c) Para el cardonal, el porcentaje fue del 3.7% para *H. inuloides*, el 20.0% para *V. dentata* y el 30.0% para *F. latispinus*. Se ha visto que el tamaño de las semillas tiene que ver con la capacidad de germinación, pero en este caso el tamaño de las semillas de *F. latispinus* es menor al que presentan *H. inuloides* y *V. dentata* lo que indica que el tamaño no tiene que ver la germinación en este caso. No obstante Huerta y Rodríguez (2011) al estudiar, el efecto del tamaño de la semilla y la temperatura en la germinación de *Quercus rugosa* Née, encontraron que la variación en el tamaño de la semilla desempeña, un papel importante en los procesos de germinación y establecimiento de las plántulas.

En este parche de vegetación, no existieron diferencias significativas entre *F. latispinus* y *V. dentata*, pero si entre éstos dos últimos y *H. inuloides* (p=0.017) (Cuadro 10).

Resumiendo los porcentajes de germinación finales variaron tanto entre especies, como entre parches de vegetación y la interacción entre ambos factores fue significativa. Además los parches se comportaron de manera diferente entre las especies. (Figura 6).

En el modelo final de regresión el cambio total del porcentaje de germinación se debe a la suma de los incrementos por separado de cada variable predictora en este caso la especie y el parche de vegetación.

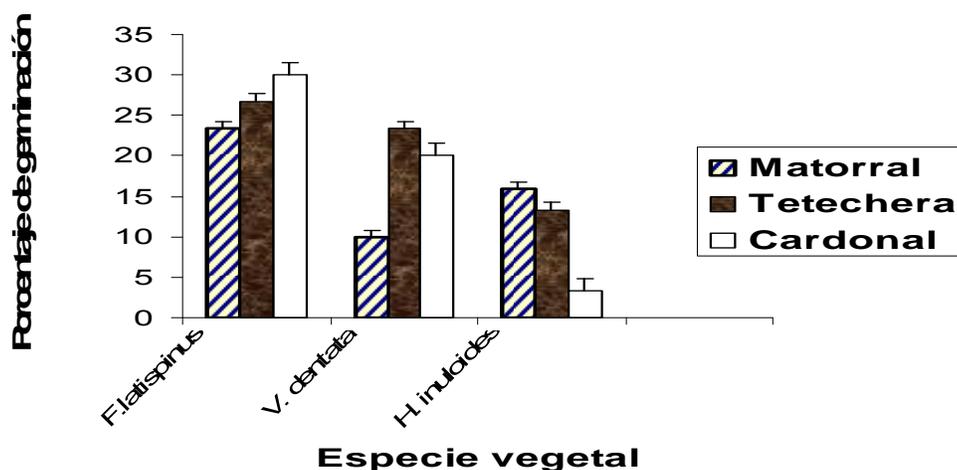


Figura 6. Porcentaje de germinación en tres parches de vegetación contrastantes de tres plantas invasoras.

En contraste Romero *et al.* (2010) estudiaron el porcentaje de germinación de las semillas *Arnica montana* L. procedentes de 11 provincias de Lugo y Ourense Galicia, España, las semillas se colocaron en cajas de Petri permaneciendo en la oscuridad y a temperatura ambiente (entre 20-24 °C) durante 25 días; los resultados no mostraron importantes diferencias entre los valores de germinación obtenidos en los

dos tipos de hábitat (prado de siega y turbera pastoreada), por lo que concluyeron que la germinación no depende del tipo de vegetación.

Por lo tanto, una posible respuesta a la mayor germinación de semillas de *F. latispinus* sobre *V. dentata* y *H. inuloides* es el tratamiento pregerminativo a la que fueron sometidas las semillas de *F. latispinus* y la esterilización del suelo afectó la germinación de semillas de *V. dentata* y *H. inuloides*.

Se dice que el proceso de colonización por una especie invasora es más dependiente de factores biológicos, como el tamaño de la semilla, que de factores ambientales. A menor tamaño de semilla el proceso de invasión se ve facilitado (Rejmánek, 2000).

Cuadro 10. Comparación de medias del porcentaje de germinación en tres especies plantas y tres parches de vegetación

	Germinación
	%
Parches de vegetación	
Matorral	16.6a
Tetechera	21.1a
Cardonal	17.7a
Especie	
<i>F. latispinus</i>	26.6a
<i>V. dentata</i>	17.7ab
<i>H. inuloides</i>	11.1b

Para cada especie vegetal, los valores con la misma letra, en cada columna no son estadísticamente diferentes, de acuerdo con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$), $n=27$.

5.3 Relación entre el porcentaje de germinación y las propiedades del suelo

Al realizar el análisis de correlación entre las variables del suelo se obtuvo las siguientes asociaciones CIC-Ca(0.936), CIC-Mg(0.970), CIC-pH(0.929), CE-MO(0.953), CE-arena(-0.960), CE-CO(0.954), MO-CO(0.999), MO-P(-0.974), CE-P(-0.904), arena-MO(-0.960), arena-CO(-0.961), arena-P(0.943), bacterias-hongos(0.958), Ca-Mg(0.979), Na-K(0.965) y CO-P(-0.973), pero sólo cuatro propiedades tuvieron un efecto positivo sobre la germinación (Cuadro 11).

Las propiedades del suelo que presentaron relación con el porcentaje de germinación fueron: CE, arena, limo y CO. Sin embargo, estas variables mostraron un alto grado de correlación según se indica en el Cuadro 11.

Según esto, estas propiedades no podían entrar en un mismo modelo, ya que estas se encuentran altamente correlacionadas (efecto de multicolinealidad), de tal modo que se obtuvieron modelos individuales de ellos, considerando, además, las variables auxiliares para las especies (Cuadro 12).

La asociación del CO-li y el li-CE presentaron una alta correlación positiva, lo que significa que ambas variables explican un mismo efecto sobre el porcentaje de germinación, aún cuando las variables de cada modelo de regresión fueron significativas (Cuadro 12).

Cuadro 12. Matriz de correlaciones de las propiedades del suelo

	Conductividad Eléctrica	Arena	Limo	Carbono
Conductividad eléctrica	----	-0.96641 <0.0001	0.96594 <0.0001	0.95448 <0.0001
Arena		----	0.89082 <0.0001	-0.99170 <0.0001
Limo			----	0.89500 <0.0001
Carbono				----

Según estos modelos, la CE presentó el mejor ajuste (valor mayor de R^2 y menor CME) lo que indica que ésta última ejerce un efecto sobre el porcentaje de germinación (Cuadro 13).

El modelo indica que cuando x vale cero el promedio del porcentaje de germinación es de 36.37, el valor negativo en b sería interpretado como la magnitud del decremento del porcentaje de germinación (en un -25.64%) por cada unidad de aumento en CE y por último fe_1 que es la especie *F. latispinus* explica un 9.21% del porcentaje de germinación. Debemos recordar que la CE mide la cantidad de sales presentes en el suelo.

De acuerdo con lo reportado por Ahmed (2010) la CE redujo el porcentaje de germinación de 91.7% con una CE de 0 $ds\ m^{-1}$ a 7.7% en una CE de 40 $ds\ m^{-1}$ en *Zygophyllum album* L. (Zygophyllaceae), en zonas áridas de Egipto.

Cuadro 13. Modelos de regresión para el porcentaje de germinación en función de la conductividad eléctrica (CE, 1), arena (are, 2), limo (li, 3) y carbono orgánico (CO, 4) de los tres parches de vegetación.

1) Porcentaje de germinación= 36.37 -25.64CE + 9.21fe1

(CM=61.987, Pr F=0.006, R²=0.3789)

2) Porcentaje de germinación= -5.04 +4.44are^{0.5} + 9.23fe1

(CME=65.0277, Pr F.=0.011, R²=0.3484)

3) Porcentaje de germinación= 35.54 -0.34li + 9.43fe1

(CME=64.6337, Pr F=0.010, R²=0.3524)

4) Porcentaje de germinación= 29.75 -5.52CO+9.36fe1

(CME=67.5070, Pr F=0.016, R²=0.3236)

CE=conductividad eléctrica, are=arena, li=limo, CO=carbono orgánico, fe1=*Ferocactus latispinus*

Según Parés *et al.* (2008), la salinidad origina reducción del crecimiento de las plantas al afectar negativamente la germinación y/o la capacidad de emerger de las plántulas. Así mismo, retarda el crecimiento de las plantas a través de sus múltiples efectos sobre varios procesos fisiológicos tales como: fotosíntesis, conductancia estomática, ajuste osmótico, absorción de iones, síntesis de proteínas, síntesis de ácidos nucleicos, actividad enzimática y balance hormonal. Además, puede afectar el transporte de agua e iones, lo que provoca toxicidad iónica y desbalance nutricional, determina la concentración de sales solubles en el agua presentes en el suelo y está relacionada linealmente con la presión osmótica. (Martínez *et al.*, 2011, Ashraf, 1994).

El Na, al ser un elemento altamente higroscópico, atrapa las moléculas del agua del suelo, lo que provoca que disminuya el agua de hidratación para otros nutrientes y afecta también la estructura del suelo al disgregar sus partículas.

En los suelos salinos, se reduce la absorción y translocación de K y Ca, estos elementos son requeridos para mantener la selectividad y la integridad de la membrana celular de la raíz (Fageria, 1983).

Quiang *et al.* (2008) exploraron la relación entre la vegetación halófila y los factores del suelo de una zona salina de la llanura costera del Golfo de Bohai, China. Los autores concluyeron que altos contenidos de sales en el suelo inhiben la germinación de semillas de plantas halófilas y el establecimiento de la población, así como el determinar que es un factor importante para la distribución de plantas halófilas.

Amooaghaei (2011) estudió el efecto de la salinidad sobre la germinación de dos variedades de semillas de alfalfa cv. Hamedani y Yazdi, en Irán, las semillas fueron germinadas en Cajas Petri en cámaras de germinación a 20 °C con un fotoperíodo de 12 h luz/12 h oscuridad por 10 días, determinando que la salinidad afectó la germinación de ambas variedades; aunque Hamedani es más sensible que Yazdi.

Teixeira *et al.* (2004) estudiaron una comunidad de cactáceas en el cerro Umarcata y la quebrada de Oropel de la cuenca baja del río Chillón, en la Laguna de Chonta (Lima, Perú), en donde dominan los suelos litosólicos; la CE mostró una mayor conectividad con la diversidad, demostrando que a mayor CE, mayor diversidad.

Serrato *et al.* (1999) reportaron que la cobertura basal, en la vegetación semiárida dominada por pastizal de gramíneas, con ligeras invasiones de especies arbustivas en el estado de Durango, se asoció negativamente con la CE y el contenido de arcilla, lo que indica que suelos con altos contenidos de esas

variables pueden tener altas coberturas basales. También reportaron que valores altos de CE, se asocian con valores altos de los contenidos de P, Ca y cobertura. Carrasco *et al.* (1992) realizaron una comparación de la respuesta frente a la salinidad, en la fase de germinación, entre dos poblaciones de *Melilotus segetalis* (Brot) Ser. (Leguminosae), procedentes de hábitats salinos, en las marismas del río Guadalquivir y la bahía de Cádiz, respecto a tres poblaciones que viven en suelo básico con baja CE, en las sierras Subbéticas, España. Ellos reportaron que la salinidad induce un retraso en la VG y una reducción en el número de semillas. Por lo tanto, un incremento en la CE, generalmente reduce la germinación, dos procesos regulan esta reducción: los efectos osmóticos debidos a una disminución del potencial de solutos del suelo, creando un estrés hídrico para la planta y los efectos iónicos debidos a la absorción y/o acumulación de iones por la semilla o las plántulas (Dodd y Donovan, 1999).

Una de las hipótesis planteadas menciona que las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo son indicadores edafo-ecológicos de la invasibilidad entre diferentes comunidades locales en la subcuenca semiárida de Zapotitlán, Puebla.

De acuerdo con los resultados aceptamos la hipótesis. La propiedad química que resulto ser un indicador edafo-ecológico de invasibilidad fue la CE, la cual es una propiedad que es fácil de medir, es accesible a muchos usuarios y es aplicable a condiciones de campo. Además es fácil de entender, es sensible a los cambios en el suelo que ocurren como resultado de la degradación antropogénica, sus cambios se pueden medir dentro de un lapso de tiempo relativamente corto y es repetible.

5.4 Relación de las plantas invasoras con las propiedades del suelo

Cardonal

Ferocactus latispinus tuvo el mayor porcentaje de germinación, *V. dentata* valores medios y *H. inuloides* los valores más bajos del porcentaje de germinación, este parche es pobre en MO, muy bajo en CO, fue el parche que presentó el menor porcentaje de arena, alto en arcilla y limo, con una textura franco (arenoso), con valores medios de Mg y con una CE baja; es un suelo que tiende a compactarse, lo que indica que *F. latispinus* tiende a mostrar cierta afinidad por este tipo de propiedades del suelo (Figura 7).

A los 13 días después de la siembra, todas las plántulas de *V. dentata* se marchitaron; a los 20 días después de la siembra, todas las plántulas de *H. inuloides* se marchitaron, y las únicas plántulas que sobrevivieron fueron las de *F. latispinus*. El tallo de las plántulas marchitas se observaron muy débiles en su base, después de cierto tiempo, se adelgazaban del mismo y se doblaban.

Tetechera

Ferocactus latispinus y *H. inuloides* alcanzaron valores medios del porcentaje de germinación; *V. dentata* tuvo el mayor porcentaje; aunque este parche es extremadamente rico en MO, bajo en CO, valores altos en el porcentaje de arena y limo, bajo en arcilla, de textura franco arcillo-arenoso, con valores medios en la CE (Figura 7).

A los 18 días después de la siembra, tres plántulas de *H. inuloides* se marchitaron y tres plántulas de *V. dentata* se marchitaron; a los 22 días después de la siembra todas las plántulas se marchitaron a excepción de *F. latispinus*.

Matorral

Ferocactus latispinus y *V. dentata*, en este parche registraron los valores más bajos del porcentaje de germinación y *H. inuloides* mostró los valores más altos de germinación, siendo que este parche fue el que registró valores medios en MO, bajo en CO, alto en arena, bajo en limo y valores medios en arcilla, textura franco arcillo-arenoso, y la CE alta (Figura 7).

A los 18 días después de la siembra, se marchitó una plántula de *V. dentata* y *H. inuloides*, al término del experimento las plántulas de estas dos especies se marchitaron y sólo sobrevivió *F. latispinus*.

Si la concentración de un elemento o nutrimento esencial en el tejido vegetal está por debajo del nivel necesario para un óptimo crecimiento, indica que la planta tiene deficiencias de ese elemento, produciendo así una alteración en la ruta metabólica en la que participa dicho elemento, afectando, además, otros procesos inmediatamente involucrados. Las degeneraciones metabólicas producidas por deficiencias de nutrimentos esenciales se manifiestan, eventualmente, en anormalidades visibles (Epstein y Bloom, 2005). Por regla general, la planta no cuenta con grandes capacidades para almacenar elementos nutricionales por lo que necesita absorberlos constantemente del exterior. Esto sucede, en especial, para macroelementos como el N y P, y la ausencia de éstos, al poco tiempo, desarrollará síntomas de deficiencias morfológicas y fisiológicas (Schopfer y Brennicke, 2006).

De acuerdo con Jiménez (2009), plantas como *F. flavovirens* (Scheidweiler) Britton y Rose (Cactaceae), *F. robustus* (Link y Otto) Britton y Rose (Cactaceae), *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg (Cactaceae), *Coryphantha pallida*

Britton y Rose (Cactaceae) y *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (cactaceae), tienen un grado de invasividad media-baja, el fruto es una baya dehiscente a indehiscente, ovoide, oblongo, globoso, color púrpura, amarillo, verde rojizo a rojo, carnosos y con brácteas deltoides, algunos con pelos y espinas, respectivamente, cuya forma de dispersión es por endozoocoria, lo que lleva a pensar que, probablemente, las semillas de estas plantas tengan éxito en su germinación en los tres parches de vegetación y que, al igual que *F. latispinus*, pudieran sobrevivir bajo las mismas condiciones.

5.5 Propiedades del suelo y su relación con la invasibilidad

En este trabajo se propone el siguiente modelo de retroalimentación como resultado de la relación que tienen algunos factores bióticos como la diversidad, herbivoría, propágulos, los polinizadores, así como de algunas propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo y la invasibilidad, de acuerdo con los resultados de las correlaciones obtenidas en este estudio.

Aguilar y Cañas (1992) definen al modelo como una representación simplificada de la realidad, en donde hay que controlar sus dimensiones básicas, o sea, su contenido y extensión. El contenido –continuo- “viene dado por las características exigidas” es el que “determina el grado de generalidad, el nivel de abstracción sobre el cual se tiene que operar, “la extensión se refiere “a todas las variedades de las cosas incluidas”.

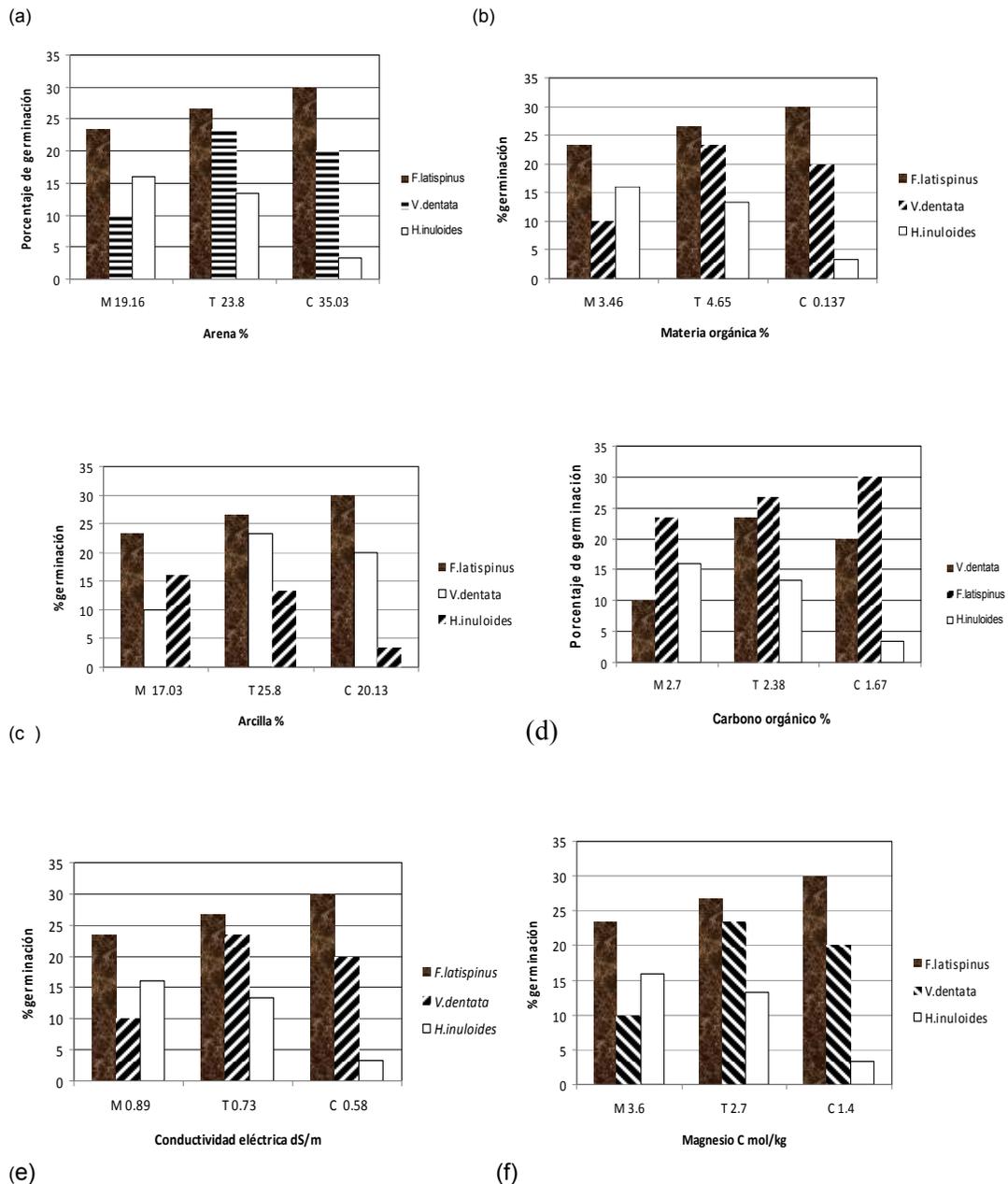


Figura 7. Porcentaje de germinación en función del porcentaje de arena (a), materia orgánica (b), arcilla (c), carbono orgánico (d), conductividad eléctrica (e), magnesio (f). M= matorral, T=tetechera, C=cardonal.

La retroalimentación se define como “la modificación, ajuste, control de un proceso o sistema por un resultado o efecto del proceso, por una diferencia entre un resultado deseado y un real”. La retroalimentación describe una secuencia de

eventos o interacciones, en donde el resultado de un proceso afecta a las condiciones que inicialmente, generan los procesos (Figura 8).

En este contexto de retroalimentación de la interacción invasibilidad-planta-suelo, se postula que un cambio en las condiciones del suelo provoca cambios en el componente de las plantas y aumenta la vulnerabilidad del ecosistema para ser invadido que, a su vez, provoca otros cambios en el suelo y viceversa.

5.5.1 Interacción planta-planta, planta-herbívoros

La interacción negativa entre las especies nativas y no nativas, tales como competencia y la herbivoría, probablemente limiten la invasión en algunos hábitats (D'Antonio y Mahall, 1991). La interacción positiva entre las especies no nativas y las poblaciones de hongos y bacterias o dispersores de semillas o polinizadores, pueden incrementar la invasibilidad (Richardson *et al.*, 2000).

5.5.1.2 Herbívoros

La hipótesis de la Resistencia biótica afirma que los herbívoros nativos generalistas son barreras importantes contra la invasión de las especies exóticas en la comunidad receptora (Elton, 1958). En general los herbívoros nativos reducen en un tercio el rendimiento de las plantas invasoras desde la dispersión de semillas hasta la supervivencia de las plantas (Maron y Vilà, 2001).

Por tanto, el impacto de los herbívoros nativos sobre las plantas invasoras está determinado por la interacción entre la habilidad de los herbívoros de reconocer a la planta invasora como recurso alimenticio (Carpenter y Cappuccino, 2005), la efectividad de la defensa de la planta invasora contra los herbívoros en la nueva

área de distribución (Stowe *et al.*, 2000) y la habilidad de los herbívoros de superar las defensas producidas por la planta exótica (Rausher, 2001).

Las comunidades con más herbívoros especializados o más generalistas o mutualistas, podrían aumentar la invasibilidad (Alpert *et al.*, 2000).

Se piensa que la susceptibilidad de un ecosistema a la invasión está influenciada por algunos factores, incluyendo la composición y diversidad de especies residentes (Rejmánek, 1989). Estudios recientes han demostrado que la diversidad y abundancia de las especies invasoras están correlacionadas positivamente con la diversidad de especies nativas (Dukes, 2001). Se ha visto que las comunidades ricas en especies pueden ser más difíciles de invadir que comunidades pobres en especies (D'Antonio y Mahall, 1991).

Los cambios en la abundancia de las especies nativas influyen en la disponibilidad de propágulos (banco de semillas) a nivel local y regional (dispersión) (Dukes, 2001).

Teixeira *et al.* (2004) observó que la cantidad de cactáceas en una parcela por un rango de concentración de P entre 20 a 30 ppm. Cuando las concentraciones de P están fuera de este rango la densidad de cactáceas disminuye. El K también es un elemento limitante, siendo su rango de 350 a 450 ppm donde se ubica la mayor densidad de cactáceas, también se observó que a mayor CE parece que hay una mayor diversidad.

5.5.2 Interacción planta-suelo

Entre las principales consecuencias de cambios en la vegetación está la degradación del suelo. Ésta se define como la pérdida de su fertilidad, resultado

de un deterioro de sus propiedades físicas, químicas y biológicas, producto de la desarticulación del binomio planta-suelo (Astier et al., 2003). Como consecuencia, la degradación afecta el funcionamiento del ecosistema al alterar la circulación de nutrientes, la productividad primaria y el flujo de retención de agua. La degradación del suelo en los ecosistemas semiáridos es intensa cuando hay un cambio en la cobertura vegetal, ya que, por sus características ambientales, son sistemas vulnerables y de esta manera susceptibles a ser invadidos.

5.5.3 Invasibilidad-planta-suelo

5.5.3.1 Retroalimentación planta-invasibilidad, con las propiedades físicas del suelo

Las propiedades físicas del suelo más importantes para la interacción invasibilidad-planta-suelo son: la densidad aparente y la textura. Estas propiedades afectan fuertemente el crecimiento de las plantas e influyen en la fertilidad del suelo. La densidad aparente está relacionada con la MO y con la textura (Cuadro 11).

Densidad aparente

En el Cuadro 11, se observa una correlación positiva entre Da-arcilla (0.843), lo que indica que a medida que aumenta la Da, también aumenta el contenido de arcilla y viceversa.

Textura del suelo

En este estudio (Cuadro 11) se tuvo una correlación negativa entre MO:arena (-0.960), es decir, que al aumentar el porcentaje de MO del suelo, el contenido de arena disminuye y viceversa.

Moyano *et al.* (1989) estudiaron el comportamiento del CO y N total de algunos suelos cultivados de la Cuenca Media del Duero, de la provincia de Salamanca. Los autores observaron, que la pobreza de MO de los suelos se le atribuye a la dominancia de arena (>65 %) y al bajo porcentaje de arcilla (<13 %), que no favorecen el crecimiento microbiano, perjudicando la formación de humus, además intensifica los procesos de oxidación y mineralización.

5.5.3.2 Retroalimentación planta-invasibilidad, con las propiedades químicas del suelo

pH del suelo

En el Cuadro 11, se aprecia una correlación positiva entre el pH y algunas de las propiedades analizadas en este estudio: pH-K (0.834), pH-Ca (0.924), pH-Mg (0.959) y pH-CIC (0.929).

Estos resultados concuerdan con las correlaciones positivas entre el pH, los iones K, Ca, Mg y la CIC, que obtuvieron León *et al.* (2006) en su estudio, mineralización en suelos con incorporación de residuos orgánicos en los Altos de Chiapas México.

Cationes intercambiables

En este estudio (Cuadro 11), se observó una correlación positiva entre la CIC:pH (0.929).

Lorenz (1995) en su estudio de caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol, bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. Observó que la CIC, disminuyó por la distribución de arcilla y la MO.

Carbono orgánico

En el Cuadro 11, se observa una correlación positiva entre el CO y ciertas propiedades del suelo: CO-Na (0.853), C--MO (0.999), CO-CE (0.954) y una correlación negativa entre el CO-P (-0.937) y CO-arena (-0.961).

El CO es esencial para la actividad biológica del suelo, proporciona recursos energéticos a los organismos del suelo, mayoritariamente heterótrofos, en forma de C lábil (hidratos de carbono o compuestos orgánicos de bajo peso molecular) (Aguilera, 1999). Por otro lado, los organismos del suelo descomponen los residuos orgánicos participando activamente en los ciclos de muchos elementos utilizados por las plantas; además, participan en la formación y estabilización de la estructura y porosidad del suelo (Krull *et al.*, 2004).

Jiménez *et al.* (2008) estudiaron el contenido de CO en forestaciones sobre suelos calizos en las comarcas de Guadix, Baza y Huéscar en Granada, España. Los resultados, mostraron una correlación positiva del CO con la CIC, K, N, P y negativamente con la arena.

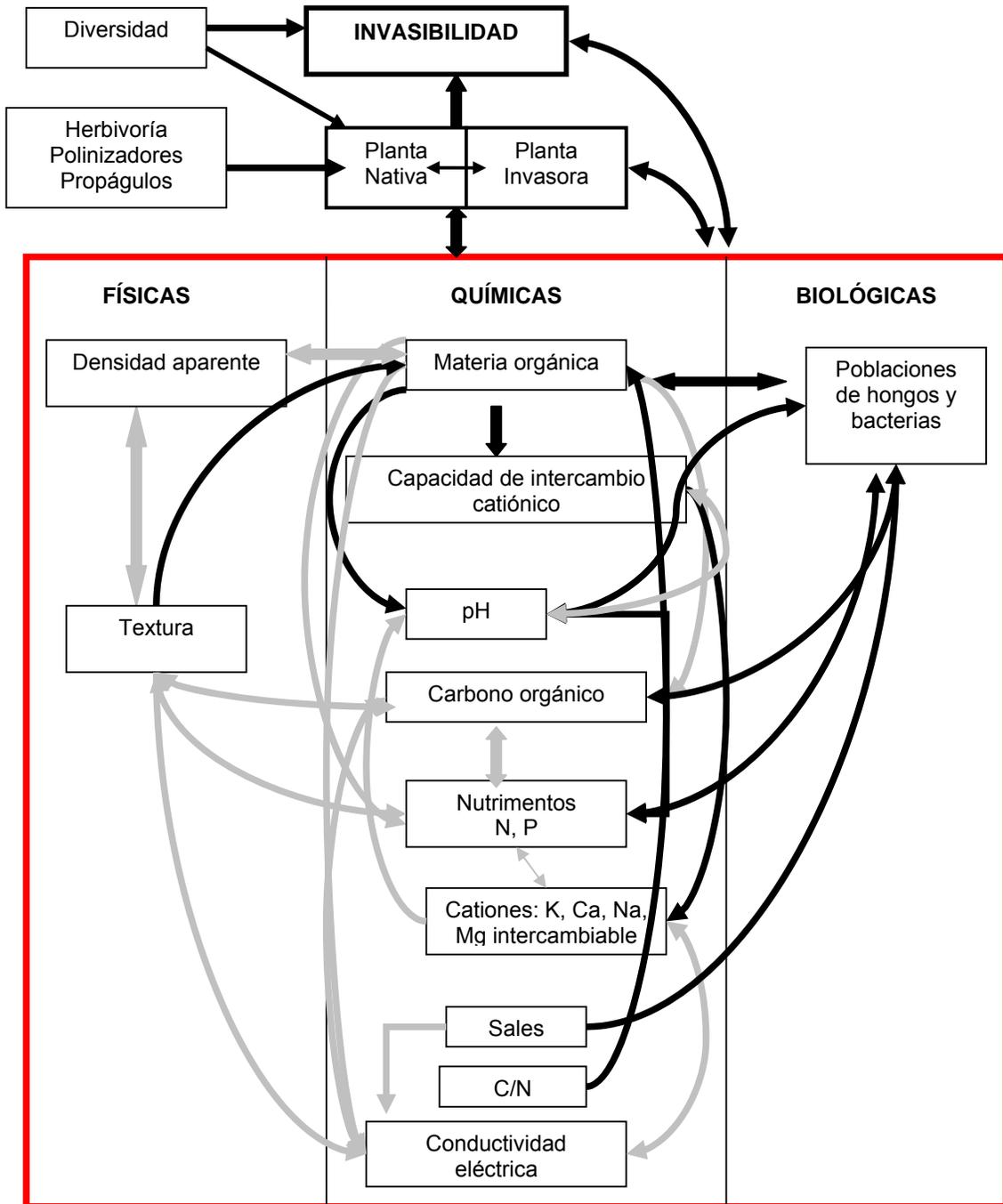


Figura 8. Modelo de retroalimentación del análisis de invasibilidad-planta-suelo. Las vías retroalimentarias pueden operar a través de los compartimentos físicos, químicos y biológicos del suelo. Las flechas describen los vínculos entre los componentes de cada compartimento, las flechas negras retroalimentarias se obtuvieron de la literatura y las grises del análisis de correlación de este estudio.

Fósforo del suelo

El fósforo mostró una correlación positiva entre: P-arena (0.943) y una correlación negativa: P-Na (-0.903), P-K (-0.859), P-MO (-0.974) y P-CE (-0.904). Este resultado concuerda con lo reportado por Arzuaga *et al.* (2005) quienes observaron que el fósforo total del suelo varía con la textura ya que cuanto más fina la textura mayor su contenido. En los suelos de áreas tropicales parece estar ligado a la MO. El PO tiende a ser adsorbido sobre las arcillas, se podrían esperar contenidos superiores de PO en suelos arcillosos que en arenosos o francos.

Nitrógeno

En el Cuadro 11, se puede observar sólo una correlación positiva del N-limo (0.825).

López *et al.* (2003) estudiaron, los macronutrientes en suelos de desierto con potencial agrícola, en diversos sitios ubicados dentro del desierto Vizcaíno, Baja California Sur, México. En este estudio se observó una correlación significativa entre el CO y las dos formas determinadas de N (NO_3^- y NH_4^+), para todos los sitios evaluados.

Conductividad eléctrica

Se observó una correlación positiva de la CE-MO (0.9533), CE-limo (0.8133), CE-arena (-0.9664).

La CE puede ser afectada por el contenido de arcilla, el contenido de agua, con la temperatura, salinidad, compuestos orgánicos y los metales (Kitchen *et al.*, 2003).

Capacidad de intercambio catiónico

Los resultados obtenidos demuestran una correlación positiva entre la CIC-pH (0.929), indicando que la CIC aumenta con el pH del suelo.

Llambí y Sarmiento (1998) en los páramos venezolanos, en el Páramo de Gavidia, Venezuela, en suelos Inceptisoles ricos en MO y pobres en nutrimentos, obtuvieron las siguientes correlaciones de la CIC-MO, CIC-N y CIC-C.

Calcio

El Ca es importante en la estabilidad de las propiedades físicas y, especialmente, de la conductividad hidráulica; su disponibilidad es afectada por la solubilización y la precipitación en presencia de los bicarbonatos (Chulim *et al.*, 2008). Se tuvo una correlación importante del Ca-pH (0.924), es decir, que el contenido de Ca aumenta conforme aumenta el pH y viceversa (Cuadro 11).

Llambí y Sarmiento (1998) en los páramos venezolanos, en el Páramo de Gavidia, Venezuela, en suelos Inceptisoles ricos en MO y pobres en nutrimentos, observaron una marcada asociación entre el Ca-Mg, cuyas abundancias fuertemente correlacionadas (0.90).

Magnesio

El Mg tuvo una correlación positiva con: Mg-pH (0.959), Mg-Ca (0.979), Mg-CIC (0.970) y el Mg-K (0.836) (Cuadro 11).

Según Sonneveld (1987) altos valores de conductividad eléctrica incrementan síntomas de deficiencias de Mg. La deficiencia de un catión crea posibilidades para la alta absorción de otro catión.

Cuando las concentraciones de Mg se encuentran por encima de las de Ca, se puede producir deterioro físico del suelo, similar al provocado por un alto nivel de sodio. Este problema va a depender del tipo y cantidad de arcilla, CE, contenido de MO, concentraciones desde sesquióxidos de hierro y aluminio y porcentaje de sodio intercambiable (Zérega *et al.*, 1997).

Sodio intercambiable

El Na_i tuvo una correlación positiva con: Na_i -K (0.965), Na_i -MO (0.854), Na_i -CO (0.853) y una correlación negativa Na_i -P (-0.903) (Cuadro 11).

Potasio intercambiable

El potasio presentó una correlación positiva con las siguientes propiedades: K-Na (0.965), K-Mg (0.836), K-CIC (0.841), K-pH (0.834) y una correlación negativa K-P (-0.903).

La relación proporcional de las concentraciones de Ca, Mg y K en el suelo afectan la absorción de esos elementos por las plantas. Según Mesa y Naranjo (1984), la relación adecuada de Ca/Mg y Ca/K+Mg se ubica entre 2 y 6, y la de K/Mg entre 0.1 y 0.6. Cualquier alteración de esas proporciones puede afectar la absorción de esos cationes por las plantas.

Materia orgánica

En el Cuadro 11, se aprecia una correlación positiva que exhibió la MO con ciertas propiedades del suelo: MO-CE (0.953), MO-CO (0.999), MO-Na (0.854) y una correlación negativa: MO-arena (-0.960) y MO-P (-0.974).

La materia orgánica del suelo afecta la reacción del pH del suelo, debido a los diversos grupos activos que aportan grados de acidez, a las bases de cambio y al contenido de N, la CIC depende de la MO (Aguilera, 2000).

5.5.3.3 Retroalimentación planta-invasibilidad, con las propiedades biológicas del suelo

La composición microbiana es influenciada y puede influenciar a ciertos factores como el pH, el Na y sales, en general, que inhiben la dinámica propia del suelo (Högberg *et al.*, 2007), la disponibilidad de C y nutrimentos, y por la especie vegetal (Soto *et al.*, 2012). La demanda de N de la población microbiana durante el proceso de descomposición es importante y de valor práctico. También se ha visto que las propiedades biológicas del suelo son afectados por el CO, ya que es importante para la actividad biológica del suelo, proporciona recursos a los organismos del suelo (Aguilar, 2000). Se tuvo una correlación positiva de las bacterias-hongos (0.9589) en este trabajo.

Por otra parte, las comunidades microbianas juegan un papel importante en los ecosistemas: supresión de patógenos, estabilidad de agregados (Mohammadi *et al.*, 2011); algunas bacterias solubilizan tanto fosfato orgánico, como inorgánico, las bacterias solubilizadoras de fosfato como *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Bacillus* producen ácidos orgánicos (incrementan la disponibilidad de formas insolubles de diferentes nutrimentos de las plantas, en especial el P), además, los ácidos

orgánicos pueden llegar a disminuir el pH de la rizósfera por la quelación de los micronutrientes, como el Zn, Fe y Mn (Paredes y Espinosa, 2009), pero existen algunos grupos de hongos que también solubilizan el fósforo no disponible para la planta a formas disponibles como *Aspergillus* (Mardad *et al.*, 2013). Las denominadas rizobacterias favorecen la germinación, fijan el nitrógeno atmosférico en la rizósfera, degradan moléculas orgánicas etc. (Rivera *et al.*, 2010).

De este modo, los microorganismos del suelo, incluyendo los microorganismos patógenos son importantes reguladores de la comunidad, diversidad, abundancia y riqueza de especies de plantas, y en algunos casos facilita la invasión de plantas invasoras (van der Heijden, 2008).

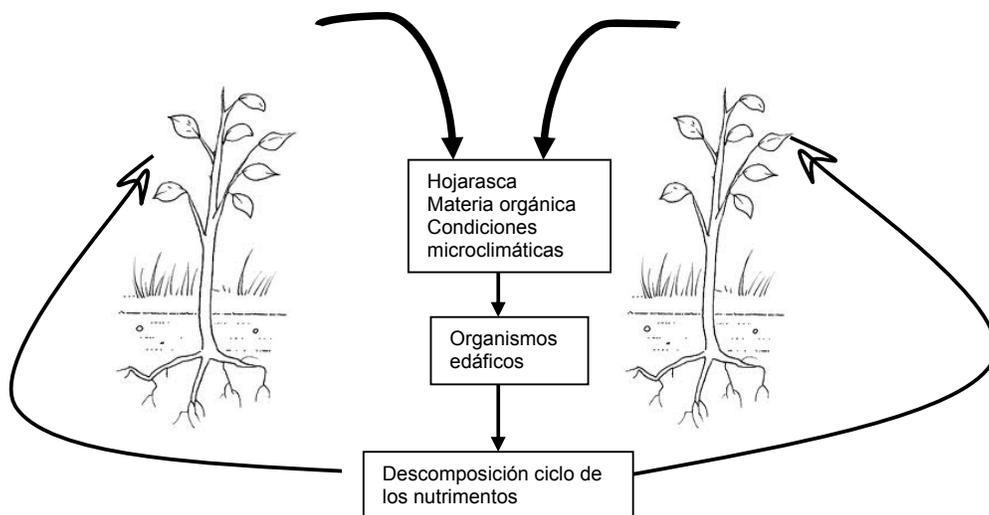


Figura 9. Ciclos de retroalimentación entre planta y suelo: distintas especies vegetales modifican de manera diferente las condiciones abióticas del suelo y la biota edáfica. A su vez, las características abióticas y bióticas del suelo condicionan el establecimiento y crecimiento de las distintas especies vegetales, a través de efectos directos (mutualistas, herbívoros y patógenos) o indirectos (descomposición, ciclos de nutrientes) (Rodríguez, 2009).

En este trabajo, sólo se logró establecer las relaciones de algunas de las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo flechas de color gris y la invasibilidad, del modelo de retroalimentación el recuadro rojo de la Figura 8.

La existencia de procesos de retroalimentación significa que los cambios que ocurran en uno de los componentes, por ejemplo en la comunidad vegetal nativa, causarán un cambio en el otro, en este caso el suelo, que conllevará un nuevo cambio en la comunidad vegetal que afectará al suelo y así sucesivamente. El resultado del proceso será positivo si refuerza el cambio inicial y negativo si ocurre todo lo contrario (Figura 9).

Los procesos que incluyen factores físicos y químicos son de signo positivo, ya que las plantas modifican estos parámetros edáficos en su propio beneficio.

Por lo tanto, las plantas invasoras pueden provocar cambios en la fertilidad edáfica y el ciclo de los nutrientes que favorecen más a las plantas invasoras que a las nativas y por tanto facilitan la invasión del ecosistema receptor.

Entonces, pudiéramos pensar que las plantas y el suelo en el que crecen establecen ciclos de retroalimentación que determinan su abundancia y distribución de diferentes especies vegetales.

Pero no sólo las plantas establecen ciclos de retroalimentación con el suelo y que de alguna manera favorecen la invasión del ecosistema, si no también, otros factores como: los microorganismos del suelo, la herbivoría, los propágulos, polinizadores, densidad y diversidad de las especies.

5.6 Velocidad de germinación (VG) e Índice de velocidad de germinación (IVG)

El IVG expresa la velocidad en número de semillas germinadas por día, por lo tanto mayor es la velocidad e indirectamente mayor el vigor (Figura 10 y 11).

Dentro del sistema parche de vegetación, el orden del IVG y de la VG va de menor a mayor:

a) Para el matorral, el IVG asciende de *H. inuloides* 0.04 semillas día⁻¹, *V. dentata* con 0.12 semillas día⁻¹ y *F. latispinus* con 0.28 semillas día⁻¹, y el caso contrario se observó en la VG. Se ha visto que el IVG y la VG son afectados por el tamaño de la semilla y por el tratamiento pregerminativo de la semilla, pero en nuestro caso no fue así nada tiene que ver el tamaño y el tratamiento que se le de a la semilla, estos resultados no coinciden con los reportados por Sánchez *et al.* (2006) quienes trabajaron con *Astrophytum myriostigma* Lem, que es una cactácea endémica del desierto chihuahuense de México, ellos observaron que la VG es afectada por el tamaño, resultando que las semillas pequeñas germinan más rápido que las semillas grandes. Ya que la VG se encuentra relacionada proporcionalmente con el tamaño de la semilla, por lo que las semillas grandes presentarán una germinación más lenta por tomarles mayor tiempo en acumular humedad y embeberse, mientras que las semillas pequeñas presentan un menor cociente de superficie/volumen aumentando su velocidad germinativa (Harper *et al.*, 1970).

b) Para tetechera el índice de velocidad de germinación aumenta de *H. inuloides* con 0.16 semillas día⁻¹, *F. latispinus* con 0.24 semillas día⁻¹ y *V. dentata* con 0.28

semillas día⁻¹, la VG fue similar para *F. latispinus* 2.11 día y *V. dentata* con 2.11 día y *H. inuloides* con 2.28 día.

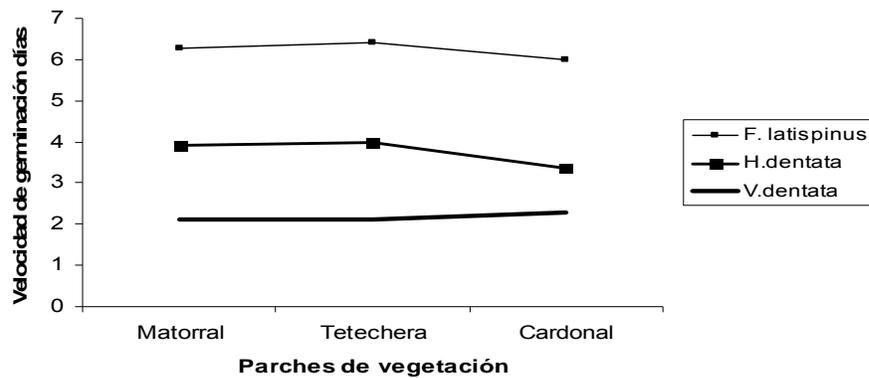


Figura 10. Velocidad de germinación de tres especies vegetales en tres parches de vegetación contrastantes.

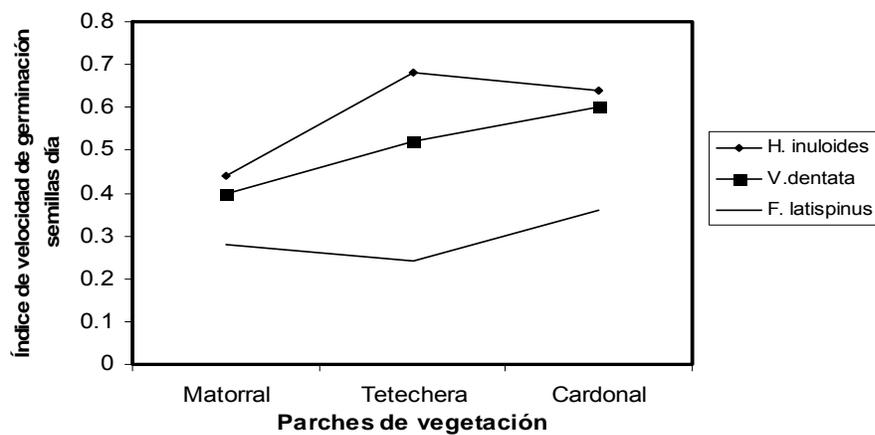


Figura 11. Índice de velocidad de germinación de tres plantas invasoras entre parches de vegetación contrastantes.

c) El IVG para cardonal va de *H. inuloides* 0.04 semillas día⁻¹, *V. dentata* con 0.24 semillas día⁻¹ y *F. latispinus* con 0.36 semillas día⁻¹, y la VG aumentó de *H. inuloides* con 1.09 día, *F. latispinus* con 1.79 día y *V. dentata* 1.87 día.

Por consiguiente, el IVG y la VG variaron entre especies y parches de vegetación. Sánchez *et al.* (2010) estudiaron la germinación de tres cactáceas de la región costera del noroeste de México, la vegetación es un matorral de transición desierto-bosque espinoso; evaluaron el efecto de la luz y temperatura en la germinación de *Mammillaria mazatlanensis* K. Shum. Ex Gürke *Stenocereus alamosensis* (J.M. Coul) A.C. Gibson y K.E. Horak y *Stenocereus thurberi* subs *thurberi* (Engelm) Buxb, determinaron que la luz y la temperatura tienen un efecto significativo sobre los tiempos de germinación de las tres especies, alcanzando el 50% de germinación a los 5-6 días después de la siembra.

Cuadro 14. Comparación de medias del índice de velocidad de germinación (IVG) y de la velocidad de germinación (VG) entre especies vegetales.

Especie	Índice de velocidad (semillas día ⁻¹)	Velocidad de germinación (días)
<i>F. latispinus</i>	0.293a	2.09b
<i>V. dentata</i>	0.213b	2.14a
<i>H. inuloides</i>	0.080c	1.99c

Para cada especie vegetal, los valores con la misma letra, en cada columna no son estadísticamente diferentes, de acuerdo con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$), $n=27$.

En este estudio, se registró un mayor IVG para *F. latispinus* que para *V. dentata* y *H. inuloides* (Cuadro12). La tendencia contraria se observó para VG ya que *H. inuloides* registró el valor más bajo y *V. dentata* el valor más alto (Cuadro 9).

Mientras tanto, existieron diferencias en tanto en el IVG, como en la VG entre parches de vegetación, siendo superior en la tetechera para el primer caso y el matorral para el segundo caso (Cuadro14).

Gómez *et al.* (2009) estudiaron el efecto competitivo de la alóctona invasora *Centaurea solstitialis* L. (Asteraceae), sobre dos especies chilenas de *Baccharis*, *B. linearis* (Ruiz et Pav) Pers y *B. paniculada* DC. (Asteraceae), en diferentes estados del ciclo de su ciclo de vida; ellos observaron que *C. solstitialis* tuvo una mayor VG que *B. linearis* y *B. paniculada*.

Cuadro 15. Comparación de medias del índice de velocidad de germinación (IVG) y la velocidad de germinación (VG), en *V. dentata*, *F. latispinus* y *H. inuloides* en tres parches de vegetación.

Parches de vegetación	Índice de velocidad (Semillas día ⁻¹)	Velocidad de germinación (días)
Matorral		
<i>F. latispinus</i>	0.2800b	2.370c
<i>V. dentata</i>	0.1200e	2.440b
<i>H. inuloides</i>	0.0400f	2.610a
Tetechera		
<i>F. latispinus</i>	0.2400c	2.110e
<i>V. dentata</i>	0.2800b	2.110e
<i>H. inuloides</i>	0.1600d	2.280d
Cardonal		
<i>F. latispinus</i>	0.3600a	1.790g
<i>V. dentata</i>	0.2400c	1.870f
<i>H. inuloides</i>	0.0400f	1.090h

Para cada especie vegetal, los valores con la misma letra, en cada columna no son estadísticamente diferentes, de acuerdo con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$), $n=27$.

Echeverría y Alonso (2006) estudiaron la germinación y velocidad de germinación de semillas en Asteráceas silvestres: *Eupatorium squarulosum* Hook et Arn. *E. subhastatum* Hook et Arn. y *Vernonia echioides* Less, la germinación se efectuó en un germinador con un régimen de 8 horas a 30 °C y luz, alternado 16 horas a 20 °C en oscuridad, durante 51 días; como resultado final, se tuvo que la VG fue mayor en *E. squarulosum* (0.12 días^{-1}), mientras que las otras especies presentaron una velocidad similar que en promedio fue de 0.45 días^{-1} .

Se observaron diferencias en el IVG (Cuadro 15) y la VG en función de las especies y de los parches de vegetación estudiados (Cuadro 15).

a) El IVG para *F. latispinus* fue mayor para el cardonal que para tetechera y el matorral, y la VG fue superior en matorral que en tetechera y cardonal.

b) Para *V. dentata* el IVG en tetechera fue superior que en matorral y cardonal, la VG ascendió de cardonal a matorral.

c) El IVG fue mayor en *H. inuloides* en tetechera que matorral y cardonal y la VG fue en ascenso de cardonal a matorral.

5.6.1 Porcentaje de germinación y velocidad de germinación (VG)

Como se muestra en la Figura 12, *F. latispinus*, a los tres días, obtuvo el **17.45%** de germinación, siendo mayor su VG en el cardonal que en la tetechera o el matorral.

Viguiera dentata a los dos días logró el 14.17% de germinación en el cardonal, mientras que para la tetechera y el matorral, a los dos días alcanzaron el 15.34 % y el 9.97 % de germinación, respectivamente.

Heterotheca inuloides a los dos días alcanzó el 12.92 % de germinación en matorral y 11.53 % de germinación en tetechera, mientras que para el cardonal, al primer día, consiguió el 5.73 % de germinación.

Dentro del sistema parche de vegetación, el orden de la velocidad y porcentaje de germinación va de mayor a menor (Figura 13).

a) En matorral, a los dos días, *F. latispinus* y *V. dentata* alcanzaron el 15.34 % y el 9.97 % de germinación, respectivamente.

b) En tetechera, a los dos días y medio, *F. latispinus* tuvo el 16.42 % de germinación y, a los dos días, *V. dentata* y *H. inuloides* consiguieron 15.34 % y el 11.53 % de germinación, respectivamente.

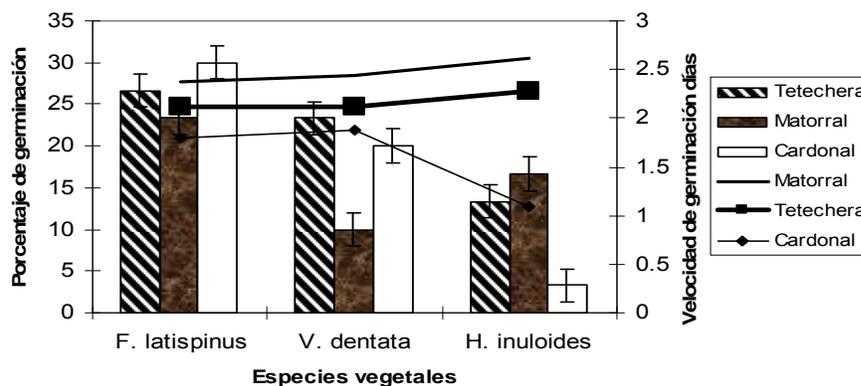


Figura 12. Porcentaje de germinación (barras) y velocidad de germinación (VG, líneas continuas) en tres parches de vegetación contrastantes, de tres especies de plantas invasoras.

c) En el cardonal, a los tres días *F. latispinus* logró el 17.45% de germinación, mientras que *V. dentata*, a los dos días, el 14.17% y *H. inuloides*, el primer día, 5.73 % de germinación.

F. latispinus fue una de las especies con valores altos en la VG, pero también *V. dentata*, lo que indica que la escarificación no precisamente en las semillas sea un factor determinante para que las semillas germinarán en un tiempo más corto. Estos resultados no contrastan con los obtenidos por Cruz y Orozco (2005) quienes trabajaron con ocho especies de leguminosas en una zona semiárida en Hidalgo, México, ellos observaron que la escarificación en las semillas fue determinante para que las semillas germinaran en un tiempo más corto.

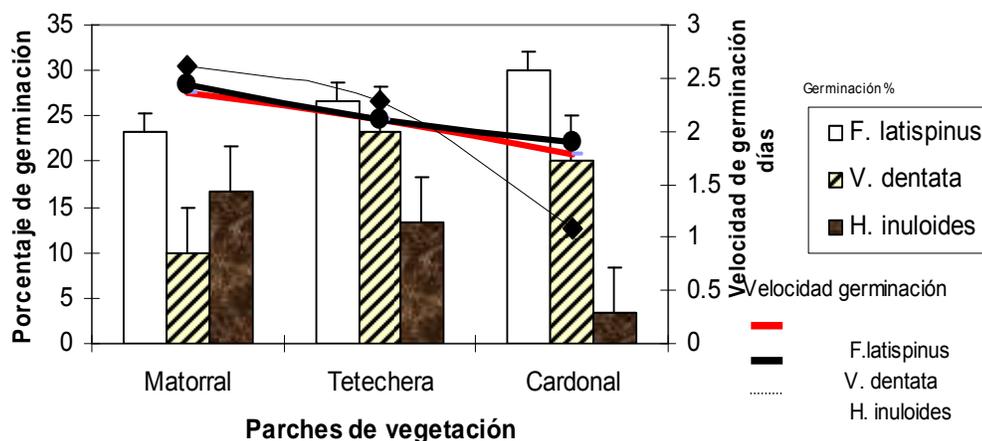


Figura 13. Porcentaje de germinación (barras) y velocidad de germinación (VG, líneas continuas) de tres especies de plantas invasoras, en tres parches de vegetación contrastantes.

Entonces, la VG puede determinar la posibilidad de que las plantas sean más competentes en la etapa de plántulas. Una especie con mayor VG puede tener la oportunidad de aprovechar mejor las condiciones microambientales existentes en ese momento, como ser luminosidad, nutrimentos y humedad.

5.6.2 Relación de la velocidad de germinación VG y porcentaje de germinación con el grado de invasividad

En la segunda hipótesis planteada en este estudio señala que la capacidad y la velocidad de germinación de semillas dependen del grado de invasividad de la planta; entonces, las especies con un alto grado de invasividad tendrán un mayor porcentaje de germinación de semillas que las otras especies en todos los sitios de estudio.

Según lo reportado por Jiménez (2009), las especies con alto grado de invasividad fueron *H. inuloides* con 74.76 y *V. dentata* con 32.13, su forma de dispersión es por anemocoria y epizoocoria y *F. latispinus* con 21.29 siendo la menos invasiva; de ésta última, su forma de dispersión es por endozoocoria. Conforme a los resultados de este estudio, *F. latispinus* fue la especie con mayor porcentaje de germinación, en los tres parches de vegetación, con 23.67 % para matorral, 26.123 % tetechera y 30 % cardonal, y su VG fue media, lo que indica que fue una de las especies con mejor vigor. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de estudio, ya que la especie menos invasiva fue la que tuvo mayor porcentaje de germinación en los tres parches de vegetación, que es el caso de *F. latispinus*, seguida de *V. dentata*, y la más invasiva fue la que tuvo un menor porcentaje de germinación en los tres parches de estudio, que es el caso de *H. inuloides*. Asimismo, se observó que la capacidad y la velocidad de germinación, no dependen del grado de invasividad de la planta.

Además, cabe señalar que Cano *et al.* (2012) reportaron la densidad de semillas de las tres especies de plantas estudiadas en dos tipos de vegetación, matorral espinoso y tetechera. Conforme a estos resultados, las especies que presentaron mayor densidad de semillas fueron *V. dentata* 668 semillas m², seguida de *F. latispinus* con 529 semillas m², y por último, *H. inuloides* con 198 semillas m². De

acuerdo con la autora, un banco de semillas es una agregación de semillas que aún no germinan; potencialmente, son capaces de establecerse y formar parte de la vegetación en pie, entonces esto nos hace pensar que, en campo, *V. dentata* y *F. latispinus* tendrían un mayor porcentaje de germinación, en comparación con *H.inuloides*.

6. CONCLUSIONES

- De acuerdo con los resultados, las semillas de las tres especies estudiadas poseen porcentajes de germinación que van de 3% a 30%, siendo *F. latispinus* la que presentó el mayor porcentaje de germinación.
- De los parches de vegetación, el porcentaje de germinación varió de 16.6% a 21.1%, siendo el parche de tetechera el que presentó los mayores porcentajes.
- Por lo tanto, el porcentaje de germinación depende del tipo de especie vegetal y esta va en aumento de *H. inuloides* 11.1 %, *V. dentata* 17.7 % y *F. latispinus* 26.6%.
- Para el caso del parche de vegetación, el porcentaje de germinación de las semillas va en ascenso de matorral 16.6%, cardonal 17.7% y tetechera 21.1%.
- En el modelo final de regresión, se observa que las variables ejercen un efecto sobre el porcentaje de germinación; es decir, el parche de vegetación influye sobre la germinación, así como la especie vegetal y además los parches se comportaron de manera diferente entre las especies.
- Asimismo, las especies estudiadas presentaron una velocidad de germinación estadísticamente diferente, siendo sus tiempos de germinación cortos, lo que habla de su buen éxito de reproducción y establecimiento.
- La velocidad de germinación, como expresión del número de días empleados en la germinación, indica como más vigorosa a *V. dentata*; sin embargo, esta no alcanza el 50% de germinación en el tiempo del ensayo con lo que, en este caso, no resultó ser un indicador adecuado.

- De las 19 propiedades del suelo analizadas, sólo una fue la que mostró una asociación importante con la variable porcentaje de germinación y esta fue la CE.
- Por consiguiente, el indicador la conductividad eléctrica de los suelos, de los tres parches de vegetación fue menor a 0.80 ds m^{-1} , lo que indica que no está asociado a problemas de salinidad por sales solubles en exceso.
- La conductividad eléctrica es un indicador químico de gran importancia que podría ser usado para evaluar la invasibilidad de suelos semiáridos.
- Los valores de colonias de hongos en los parches de vegetación resultaron ser mayores que los de las bacterias en ambas especies, pudiéndose decir que la población microbiana de hongos rizosféricos podría ser otro factor determinante en los suelos debido a su sensibilidad.
- El conteo microbiológico de bacterias y hongos totales puede ser utilizado en estudios referentes a colonización y establecimiento de plantas, al mostrar en términos de su abundancia que son sensibles al tipo de planta, además de que la biomasa microbiana es un indicador medible, debido a que es una de las pocas fracciones de materia orgánica, biológicamente significativa.
- El porcentaje y velocidad de germinación no dependen del grado de invasividad de las plantas, ya que la especie con menos grado de invasividad, *F. latispinus* fue la que tuvo un mayor porcentaje de germinación, en los tres parches de vegetación, y su velocidad de germinación no se vio afectada.
- Una alta producción de semillas, acompañado de un alto porcentaje de germinación, así como la tasa y forma de dispersión y el vigor de las semillas otorgan altas probabilidades de establecimiento exitoso.

7. RECOMENDACIONES

- Realizar muestreos de los suelos invadidos y no invadidos para analizar las propiedades del suelo y ver si existen diferencias entre las propiedades físicas, químicas y biológicas, ya que se menciona que las plantas invasoras pueden provocar cambios en la fertilidad edáfica y los ciclos de nutrimentos que favorecen más a las plantas invasoras que a las nativas y, por tanto, facilitan la invasión y dificultan la recuperación del ecosistema nativo (Marchante *et al.*, 2008).

- Hacer muestreos de plantas invasoras y nativas para realizar análisis del tejido vegetal para determinar las concentraciones de macroelementos y microelementos, para verificar si existen diferencias de estos elementos en el tejido de las mismas y, de esta manera, saber si las plantas invasoras necesitan cantidades menores de elementos que las plantas nativas y, de ésta forma, saber qué características hacen a una especie más propensa a ser invasora.

-Davis *et al.* (2000) postularon que la susceptibilidad de una comunidad a la invasión, no es un atributo permanente o estático, sino que es una condición que fluctúa con el tiempo, ya que existe una fluctuación en la comunidad a la invasión en la disponibilidad de recursos (como los nutrimentos); para ver que esto se cumpla, se propone hacer monitoreos de los nutrimentos en diferentes estaciones del año a largo plazo.

-Realizar experimentos de germinación de semillas en campo, de diferentes especies de plantas consideradas invasoras, con diferente grado de invasividad, en diferentes parches de vegetación, que tengan diferentes conductividad eléctrica, para verificar que, efectivamente, esta última sea el factor determinante para la invasión, o que quizás la especie dependa de la conductividad eléctrica?

- Se dice que un suelo con poca cobertura vegetal es pobre en nutrimentos como el P y N, y que esto podría ser un recurso limitativo, por lo que sería necesario profundizar en el análisis, de las relaciones de estos factores con la invasibilidad de las comunidades.
- Realizar experimentos de sobrevivencia de plantas invasoras, en campo, en diferentes parches de vegetación, con condiciones ambientales contrastantes.
- En este trabajo sólo se analizó el componente biológico de dos grupos de microorganismos formados de esporas (bacterias y hongos), por lo que sería conveniente estudiar otros grupos de relevancia funcional como: a) hongos micorrízicos arbusculares, b) mesofauna del suelo: colémbolos, ácaros y nematodos y c) bacterias fijadoras de nitrógeno y solubilizadoras de fosfato.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Abundíz B. L.A.M., J. Barajas M. y D. Tenorio L. 2004. Anatomía de maderas de México: árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla. Instituto de Biología, UNAM. Publicaciones especiales 19. 97 pp.
- Acuña O, W. Peña, E. Serrano, L. Pocasangre, F. Rosales, E. Delgado y A. Segura 2006. La importancia de los microorganismos en la calidad y salud de los suelos. XVII Reunión internacional sobre plátano del Caribe y América tropical, celebrada del 15-20 Octubre en Brasil.
- Adriaanse, A. 1993. Environmental policy performance indicators. A study on the development of indicators for environmental policy in the Netherlands. Sdu Uitgeverij Koninginnergrach, The Netherlands.
- Aguilera, S.M. 2000 Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos. Simposio Proyecto Ley Protección de suelo. Boletín 14. Valdivia, Chile. 77-85.
- Alfárez A. K. A., J. Díaz G., E. Y. Bivián C. y S. Loza C. 2008. Efectos de reguladores de crecimiento (AG₃ y ANA) sobre la germinación. VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas áridas.
- Alpert, P., E. Bone and C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non native plants. Urban and Fisher Verlag. 3(1):52-66.
- Álvarez A. M. G y C. Montaña. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: Implicaciones para su conservación. Acta Botánica Mexicana. 40:43-58.

- Alvear M., F. Reyes, A. Morales, C. Arriagada y M. Reyes. 2007. Actividad biológica y agregados estables al agua en dos tipos de formaciones vegetales de un bosque templado del centro-sur de Chile con perturbación antrópica. *Ecology Austral.* 17(1):113-122.
- Amooghaj, R. 2011. The effect of hydro and osmopriming on alfalfa seed germination and antioxidant defenses under salt stress. *African Journal of Biotechnology.* 10(33):6269-6275.
- Arias S., S. Gama y L. U. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. UNAM. México.
- Arshad, M.A. y G.M. Coen.1992. Characterization of soil quality: physical and chemicals criteria. *Am. J. Alter. Agric.*7:25-31.
- Arshad, M.A., B. Lowery y B. Grossman. 1996. Physical test for monitoring soil quality.123-142. In J. W. Doran y A. J. Jones (eds). *Methods for assessing soil quality.* Soil. Sci. Soc. Am. Special Pub. 49. SSSA. Madison . WI. 123-141.
- Arshaf, M.1994. Breeding for salinity tolerante in plants. *Crit. Rev. Plant Science.* 13: 17-42.
- Arrieta H. J. M. 2004. Aspectos Sobre el control de malezas compuestas en pastos dedicados, a la ganadería de leche. *Revista Corpoica.* 5(1):76-84.
- Arzuaga S. A., C. Fernández L., H.C. Dalurzo y S. Vázquez. 2005. Fósforo total, fósforo orgánico y fosfatasa ácida en Entisoles, Alfisoles y Vertisoles de corrientes con diferentes usos agrícolas. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas.* Resumen: A-066.

- Atencio L., R. Colmenares, M. Ramírez V. y D. Marcano. 2003. Tratamientos pregerminativos en acacia San Francisco (*Peltophorum pterocarpum*) Fabaceae. Revista Facultad de Agronomía. 20(1): 63-71.
- Bárceñas A.P., L.Tijerina Ch., A. Martínez G., A. E. Becerril R. A. Larqué S. y M. T. Colinas de L. 2002. Respuesta de tres materiales del género *Hylocereus* a la salinidad sulfático-clorhídrico. Terra. 20(2): 123-127.
- Batten K., K. Scow, K. Davies y S. Harrison. 2006. Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. Biological Invasions. 8: 217-230.
- Bautis M. 1999. Cambios en la fertilidad fosfórica inducidos por el establecimiento de plantaciones de pinos en suelos de sabanas en Uverito, Estado Monagas, Venezuela. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Biología. UCV. 88 pp
- Becerra I. P. 2006. Invasión de árboles alóctonos en una cuenca pre-andina de Chile central. Guyana, Botánica. 63(2): 161-174.
- Belyea, L.R. y J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos. 86(3): 402-416.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. Plant Cell. 9:1055.
- Bidwell, P.S., M. A. Mattiwill y M. A. Adams. 2006. Nitrogen availability and weed invasions in a remnant native woodland in urban Melbourne. Austral Ecology. 31(2): 262-270.
- Bitton, G., N. Lahav y Y.Henis. 1974. Movement and retention of *Klasiella* aerogenes in soil columns. Plant and Soil. 40: 373-380.

- Borges G.L., A. Escamilla. B. y V. Casanova V. 2005. Potasio en suelos de Yucatán. *Terra Latinoamericana*. 23(4): 437-445.
- Borthagaray A. I., J. M. Clemente, L. Boccardi, E. Brugnoli y P. Muniz. 2006. Impacto potencial de invasión de *Ficopamatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta: Serpilidae) en la laguna de Rocha, Uruguay. *Pan American Journal of Aquatic Sciences*. 1(1):57-65.
- Boschetti N.G., C. E. Quintero, R. A. Benavidez y L.Giuffre. 2003. Cuantificación de las fracciones orgánicas e inorgánicas de fósforo en suelos de la Mesopotamia Argentina. *Ciencia del Suelo*. 21(1): 1-8.
- Bossema, I. 1979. Jays and Oaks. An eco-ethological study of a symbiosis. *Behavior*. 65: 11-17.
- Campbell, C. D. S. J. Garyston y D. J. Hirst. 1997. Use of rhizosphere carbon sources in sole carbon source tests to discriminate soil microbial communities. *Journal Microbiological Methods* (in press).
- Campos A. 1999. Efecto de la siembra de *Pinus caribea* L. en fracciones de la materia orgánica de un suelo de sabana. Uverito-Edo. Monagas, Venezuela. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Biología. UCV. 84 pp.
- Calabuig E.L., R. T. García-Mares, L. C. Galván, L. V. Relea y E. M. Porras. 2001. Fuego y paisaje en áreas de dominio del roble Rebollo. *Ecosistemas*. 10(1): 1-4.
- Cano S. A., J. A. Zavala H., A. Orozco S., M. T. Valverde V. y P. Pérez R. 2012. Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 437-446.

- Cantú M. P., A. Becker, J. C. Bedano y H. F. Schiavo. 2007. Evaluación de la calidad de suelos mediante el uso de indicadores e índices. *Ciencia del Suelo*. 25(2): 173-178.
- Carrasco R., T. Marañón y J. Arroyo. 1992. Salinidad y germinación de ecotipos de *Melilotus segetalis*. *Pastos XXII*.(1): 53-59.
- Carrillo S. S. M., T. Arredondo M., E. Huber S. y J. Flores R. 2009. Comparación en la germinación de semillas y crecimiento de plántulas entre gramíneas nativas y exóticas del pastizal semiárido. *Técnica Pecuaria Mexicana*. 47(3): 299- 312.
- Carrillo G. A. 2011. Invasiones biológicas: el caso de las coníferas exóticas. *Chronica Naturae*. 1: 55-64.
- Carpenter, D., y N. Cappuccino. 2005. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology*. 93: 315-321.
- Castro-Diez, P., F. Valladares y A. Alonso. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas*. 13(3): 61-68.
- Celedón-Neghme, C., C. R. Salgado y P. F. Victoriano. 2005. Preferencias alimentarias y potencial dispersor del lagarto herbívoro *Phymaturus flagellifer* (Tropiduridae) en los andes. *Gayana*. 69(2): 266-276
- Cotler H. 2003. El uso de la información edáfica en los estudios ambientales. *Gaceta Ecológica*. 68. 84 pp.
- Costa M., J. C. Gutiérrez, J. Hernando, I. Hernando, A. Martín y M. Moreno. 2002. Indicadores edáficos, vegetales y microorganismos (ciliados colpódidos) de procesos de desertificación. *Anales de Biología*. 24: 175-183.

- Conti M.E. 2000. Dinámica de la liberación y fijación del potasio en el suelo. Archivo Agronómico No.4. Informaciones agronómicas del Cono Sur No.8. Links.
- Conchou, O y R. Marocke 1989. Germination de quelques plantes medicinales speontanées. Acta Horticulturae. 253: 278-279.
- Croo, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos. 97(2): 153-166.
- Cruz M. J. y M. S. Orozco A. 2005. Germinación de ocho especies de la familia Fabaceae, bajo diferentes regímenes de temperatura. VII Simposio Internacional Sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Ecología Manejo y Conservación.
- Chambers, J. C. B. A. Roundy, R. R. Blank, S. E. Meyer y A. Whittaker. 2007. What makes great basin sagebrush ecosystems invasible by *Bromus tectorum*?. Ecological Monographs. 77(1): 117-145.
- Chapman, D. H. y P. F. Pratt. 1979. Método de análisis para suelos, plantas y agua. 5ª. edic. Edit. Trillas. México.
- Chávez L. y L. M. González. 2009. Mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia de las plantas a la salinidad. ITEA. 105(4): 231-256.
- Chen, J. y J. M. Stark. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. Soil Biology and Biochemistry. 32: 47-57.
- Chulim C. A., C. Ramírez A., M. Ortega E., C. Trejo L. y J. Cruz D. 2008. Evaluación de la relación de adsorción de sodio en las aguas del río

- Tulancingo, Estado de Hidalgo, México. *Terra Latinoamericana*. 26(3): 243-252.
- D'Antonio, C.M. y B.E. Mahall. 1991. Root profiles and competition between the invasive exotic perennial *Carpobrotus edulis* and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany*. 78: 885-894.
- Davis, M.A., J.P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal Ecology*. 88: 528-536.
- Davis, M.A., K. Thompson y J. P. Grime. 2005. Invasibility: the local mechanisms driving community assembly and species diversity. *Ecography*. 28(5): 696-704.
- Dodd, G. y L. Donovan. 1999. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. *American Journal of Botany*. 86(8): 1146-1153.
- Domènech, R., M. Vilà, J. Gesti y I. Serrasolses. 2006. Neighbourhood association of *Corderia selloana* invasion, soil properties and plant community structure in Mediterranean Coastal grasslands. *Acta Oecologica*. 29(2): 171-177.
- Doran, J.W. y B. Parkin. 1994. Defining soil Quality for a sustainable environment. Soil Science Society of America, Inc Special Publication. Number 35. Madison, Wisconsin, USA.
- Doran, J.W., M. Sarrantonio y M. A. Liebig. 1996. Soil health and sustainability. *Advances in Agronomy* Vol. 56. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- Dumanski, J., S. Gameda, S. y C. Pieri. 1998. Indicators of land quality and sustainable land management. The World Bank, Washington DC, USA.

- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecología*. 126: 563-568.
- Echeverría M. L. y S. I. Alonso. 2006. Germinación y supervivencia de plántulas de Asteráceas silvestres. *Eupatorium squarrulosum*, *E. subhastatum* y *Vernonia echinoides* en condiciones de cultivo. 3er. Congreso Argentino de Floricultura. 3. Jornadas Nacionales de Floricultura. La Plata. 7-10. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. Pág. 134-137.
- Elton, C.S. 1958. The ecology of invasions. Methuen, London, United Kingdom
- Etchevers B. J.D. 1999. Indicadores de calidad de suelos. *In: Conservación y restauración de suelos*. Siebe C., H. Rodarte, G. Toledo, J. D. Etchevers y K. Oleschko.(eds). Universidad Nacional Autónoma de México y Programa Universitario del Medio Ambiente, México, D.F. Pág. 239-262.
- Ehrenfeld, J.G., P. Kourtev y W. Huang. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forest. *Ecological Applications*. 11(5): 1287-1300.
- Ehrenfeld, J.G. 2003. Effect of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*. 6: 503-523.
- Epstein, E. y A. J. Bloom. 2005. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Sinauer Associates, Sunderland, M. A. 400 pp.
- Fageria N. K. 1983. Ionic interactions in rice plants from dilute solutions. *Plant soil*. 70(3): 309-316.
- Fassbender , H. 1982. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. IICA San José, Costa Rica. 422 pp.

- Fernández C. L., R. S. Novo. 1988. Vida microbiana del suelo. Primera parte. Editorial Pueblo y Educación. 233 pp.
- Fernald C. A. y W. H. Schelesinger. 1995. A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*. 64: 197-214.
- Figueroa J., A., S. A. Castro y P. A. Marquet. 2004. Invasión de plantas exóticas en la región mediterránea de Chile: causas, historia e impactos. *Revista Chilena De Historia Natural*, Vol 77(3): 465-483.
- Finzi A.C., N. Van Breemen, C.D. Canham. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecology Applications*. 8:447-454.
- Fitter, A.H. y R. K. M. Hay. 1987. *Environmental physiology of plants*. Academic Press. London.
- Forsythe, W. 1975. *Física de suelos*. Edit. IICA. San José Costa Rica. No. 25. 212 pp.
- Forsyth, T. 1996. Science myth and knowledge: testing Himalayan environmental degradation in northern Thailand. *Geoforum*. 27(3): 375-392.
- García E. 1981. *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- García F. O. 2003. *Agricultura sustentable y materia orgánica del suelo: siembra directa, rotaciones y fertilidad*. Presentación realizada en el III Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Gasca C. A., J. C. Menjivar y A. Torrente T. 2011. Cambios en el porcentaje de sodio intercambiables (PSI) y la relación de absorción de sodio (RAS) de

- un suelo y su influencia en la actividad y biomasa microbiana. *Acta Agronómica*. 60(1):27-38.
- Graetz, H. A. 1997. Suelos y fertilización. Traducido por F. Luna O. Trillas. México. 80 pp.
- Garbisu C., J. M. Becerril, L. Epelde y I. Alkorta. 2007. Bioindicadores de la calidad del suelo: herramienta metodológica para la evaluación de la eficacia de un proceso fitorremediador. *Ecosistemas*. 16(2): 44-49.
- Godínez-Álvarez H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Enviroments*. 39(1): 21-31.
- Gómez G. S., Cavieres L. A., P. Torres y C. Torres D. 2009. Efectos competitivos de la alóctona invasora *Centaurea solstitialis* L. sobre dos especies chilenas de *Bacharis* sp en diferentes estados del ciclo de vida. *Gayana Botánica*. 66(1): 71-83.
- Griffiths, B.S., S. Caul, J. Thompson, A.N.E. Birch, C. Scrimgeour, M. N. Andersen, J. Cortet, A. Messéan, C. Sausse, B. Lacroix y P. H. Krogh. 2005. A comparison of soil microbial community structure protozoa and nematodes in field of plots of conventional and genetically modified maize expressing the *Bacillus thuringiensis* CryIAb tox in. *Plant and Soil*. In press.
- Goyal, S.M. y C. P. Gerba. 1979. Comparative adsorption of human enteroviruses simian rotavirus and selected bacteriophages to soils. *Applied Environment Microbiology*. 38: 241-247.

- Gurevitch, J., S. M. Scheiner y G. A. Fox. 2002. The ecology of plants. Sunderland, MA: Sinauer Assoc. 523pp.
- Gurrea S. M. P. 1997. Uso de curculiónidos seminívoros como controladores biológicos. Boletín. S. E. A. 20: 161-165.
- Gutiérrez B.F. de P. 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. ARFO editores e impresores Ltda. Bogotá, D. C. Colombia. 155pp.
- Hampton, J. G. y Tekrony, D. M. 1995. Handbook of vigour test methods. 3^a Edition. International Seed Testing. Association Zürich, Switzerland. 117 pp.
- Harper, J. L., P. H. Novell y R. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Review of Ecology and Systematics. 1: 327-354.
- Hernández M.H. y A. H. Godínez. 1994. Contribución a las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botánica Mexicana. 26: 33-52.
- Hernández J.C., D. L. Orihuela, S. Pérez M., L. Marijuan y N. R. Furet. Efecto de la modificación del pH sobre la lixiviación de cationes en columnas de suelos calizos. Estudios de la Zona No Saturada del Suelo. 6:99-104.
- Heneghan, L., F. Fatemi, L. Umek, K. Grady, K. Fagen y M. Workman. 2006. The invasive shrub European buckhorn (*Ramnus cathartica*, L) alters soil properties in Midwestern. U. S. woodlands. Applied Soil Ecology. 32(1):142-148.
- Hilhorst, H. W. M. y K. J. Bradford. 2000. Seed physiology. International Course on seed production and seed technology. IAC. Wageningen. The Netherlands. 74 pp.

- Högberg, M.N., P. Högberg y D. D. Myrold. 2007. Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C to N ratio, the trees or all three?. *Oecologia*.150: 590-601.
- Howard, T.G., J. Gurevitch, L. Hyatt, M. Carreiro y M. Lerdau. 2004. Forest invisibility in communities in Southeastern New York. *Biological Invasions*. 6(4): 393-410.
- Huerta P. R. y D. A. Rodríguez T. 2011. Efecto del tamaño de las emilla y la temperatura en la germinación *Quercus rugosa* Née. *Revista Chapingo* 17(2): 179-187.
- Jackson, M. L. 1964. Análisis químicos de suelos. Traducción al español de J. Beltrán. Omega. Barcelona, España.
- Jenny H. 1980. *The soil resource: origin and behavior*. New York. Springer-Verlag
- Jiménez A.M.N., E. Fernández O., F.B. Navarro r., M. A. Ripoll M. y J. Lorite M. 2008. Contenido de carbono orgánico en forestaciones sobre suelos calizos. *Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 25: 247-253.
- Jiménez M.J.M. 2009. Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico mexicano. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 66 pp.
- Jobbagy E.G. y R.B. Jackson. 2004. The uplift of soil nutrients by plants: biogeochemical consequences across scales. *Ecology*. 85: 2380-2389.
- Jhonstom, A. E. 1991. Soil fertility and soil organic matter. In: *Advances in soil organic matter research: the impact on agriculture and the environment*. Ed. The Royal Society of Chemistry. Cambridge. UK. 299-314.

- Karlen, D.L., M.J. Mausbach, J.W. Doran, R.G. Cline, R.F. Harris y G.E. Schuman. 1997. Soil quality. A concept, definition, and framework for evaluation. *Soil Science Society American Journal*. 61: 4-10.
- Karlen, D.L., M.D. Tomer, J. Neppel y C. A. Cambardella. 2008. Apreliminary watershed scale soil quality assessment in north central Iowa, USA. *Soil Tillage Res.* 99: 291-299.
- Kitchen N.R., S. T. Drummond, E. D. Lund, K. A. Sudduth y G. W. Buchleiter. 2003. Soil electrical conductivity and topography related to yield for three contrasting soil-crop systems. *Agronomy Journal*. 95: 483-495.
- Kennedy A.C. y R. I. Papendick. 1995. Microbial characteristics of soil quality. *Journal of Soil and Water Conservation*. 50(3): 243-248.
- Keren, R. 1984. Potassium, magnesium and boron in soils under saline and sodic conditions. In: I. Shainberg y J. Shalvet (eds) *Soil salinity under irrigation Processes and Management*. 13(7): 77-99.
- Kolar, C.S. y D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Ecology and Evolution*. 16(4): 199-204.
- Kourtev, P.S., W. Z. Huang y E. J. Ehrenfeld. 1999. Differences in earthworm densities and nitrogen dynamics in soil under exotic and native. *Plant Species*. 1(2-3): 237-245.
- Kreyling, J., C. Beierkuhnlein, L. Ellis y A. Jentsch. 2008. Invasibility of grassland and heath communities exposed to extreme weather events –additive effects of diversity resistance and fluctuating physical environment. *Oikos*. 117:1542-1554.

- Krull, E.S. J. O. Skjemstad y J. A. 2004. Functions of soil organic matter and the effect on soil properties. Garins Research & Development Corporation report Project No. CSO00029.
- Kühn, J., A. Brenning, M. Wehrhan, S. Koszinski, M. Sommer. 2008. Interpretation of electrical conductivity patterns by soil properties and geological maps for precision agriculture. *Precision Agriculture*. 10(7): 490-507.
- Lal, R. 1994. Methods and guidelines for assessing sustainable use of soil and water resources in the tropics. Soil management support services technical monograph 21. U. S. Agency for International Development, Washington, D. C. 78 pp.
- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. 4th Edn. Berlin: Springer-Verlag. 513 pp.
- Larenas-Parada G., M. L. De Viana, T. Chafatinos y N. E. Escobar. 2004. Relación suelo-especie invasora (*Tithonia tubaeformis*) en el sistema ribereño del río Arenales, Salta, Argentina. *Austral Ecology*. 14 (1):19-29.
- Larson, W.E. y Pierce, F.J. 1991. Conservation and enhancement of soil quality. In *Evaluation for sustainable land management in the developing world*. En *Proc. of the Int. Work-shop on Evaluation for Sustainable Land Management in the Developing World, Chiang Rai*. pp. 175-203. 15-21 Sept. 1991. Int. Board of Soil Res. and Manage. Bangkok, Thailand.
- Lefroy E.C. y R. J. Hobbs. 1992. Ecological indicators for sustainable agriculture. *Australian Journal of Soil and Water Conservation*. 5(4): 22-28.

- Leishman, M.R. 2004. Soil phosphorus enhancement below stormwater outlets in urban bushland: spatial and temporal changes and the relationship with invasive plants. *Australian Journal of soil research*. 42 (2): 197-202.
- Lesch, S.M., D.J. Strauss, J.D. Rhoades, 1995. Spatial prediction of soil salinity using electromagnetic induction techniques 1. Statistical prediction models: A comparison of multiple linear regression and cokriging. *Water Resources Research*. 31(2): 373-386.
- LLambí L. D. y L. Sarmiento. 2000. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos*. 11(1): 1-14.
- León N. J.A., R. Gómez A., S. Hernández D., J. D. Álvarez S. y D. J. Palma L. 2006. Mineralización en suelos con incorporación de residuos orgánicos en los altos de Chiapas, México. *Universidad y Ciencia. Trópico Húmedo*. 22(2): 163-174.
- Levine, J.M., M. Vilà, C.M. D'Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis y S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impact of exotic plant invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie B*. 270: 775-781.
- López A. R., E. Villavicencio F., M. A. Real R., J. L. Ramírez B. y B. Murillo A. 2003. Macronutrientes en suelos de desierto con potencial Agrícola. *Terra Latinoamericana*. 21(3): 333-340.
- Lorenz G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutrítico regosol bajo bosque en el Chaco semiárido, Argentina. *Quebracho*. 3: 13-23.
- Ludeña V. J. C. 2012. Efecto de dos tratamientos pregerminativos en semillas de aliso (*Alnus acuminata*) y pino (*Pinus patula*), Cantón Riobamba, Provincia

- de Chimborazo. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Ecuador. 69 pp.
- Luján R.R., R.E. Olivares S., R.E. Vázquez A., L. Garza O. Y Otorres A. 2007. Germinación como parámetro de selección en *Karwinskia* por su potencial de productividad en peroxisomicina A1. *Phyton*. 76: 61-77.
- Maguire J. D. 1962. Speeds of germination-aid selection and evaluation for seedling emergente and vigor. *Crop Science*. 2: 176- 177.
- Marcos F. J. 2001. Testes de envelhecimento acelerado e deterioracao controlada para avaliacao do vigor de sementes de soja. *Scientia Agricola*. 58: 421.
- Mardad I., A. Serrano y A. Sokri. 2013. Solubilization of inorganic phosphate and production of organic acids by bacteria isolated from Moroccan mineral phosphate deposit. *African Journal Microbiology Research*. 7(8): 626-635.
- Mark, A.D., J. P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology*. 88: 528-534.
- Mark, A.D. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography*. 28(5): 696-704.
- Maron J., M. Vilà. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypothesis. *Oikos*. 95:361-373.
- Marchante, E., A. Struwe S., y H. Freitas. 2009. Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions*. 11: 813-823.

- Martínez A.C., G. Mauri e I. Chang. 2006. Características biológicas de los principales suelos de Cuba. Microbiota total. Ciencias de la Agricultura 9: 91-102.
- Martínez H. E., J. P. Fuentes y E. Acevedo H. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. R.C. Suelo Nutrientes Vegetales. 8: 68-96.
- Martínez V. N., C. V. López A., M. Basurto S. y R. Pérez L. 2011. Efectos por salinidad en el desarrollo vegetativo. Tecnociencia. Chihuahua. 5(3): 156-161.
- Mathew, L. 2003. Effects of increased soil in the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert. Brooks Journal of Applied Ecology. 40(2): 344-353.
- Matus F.J. y C. R. Maire. 2000. Relación entre la material orgánica del suelo, textura del suelo y tasas de mineralización de carbono y nitrógeno. Agricultura Técnica. 60(2): 112-126.
- Mayea S. 1989. Microbiología Agrícola. Editorial Pueblo y Educación. La Habana, Cuba. 157 pp.
- Mengel, K. y E. A. Kirby. 1987. Potassium. In "Principles of Plant Nutrition". Capítulo 10:427-453. I.P.I. Ben. Switzerland.
- Merino, C. 1991. Comportamiento ecológico del banco de semillas de malezas en el Trópico Húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 72 pp.
- Mesa N. A. y M. Naranjo. 1984. Manual de interpretación de los suelos. Ministerio de Agricultura. Dirección General de Suelos y Fertilizantes. Ed. Científico-Técnica del Ministerio de Cultura. La Habana. 136 pp.

- Miranda F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Reproducido de Boletín de la Sociedad Botánica de México. 28: 29-179.
- Miranda F. 1948. Datos sobre la vegetación en la cuenca alta del Papaloapán. Anales del Instituto de Biología UNAM. 19(2): 333-364.
- Mohammadi, K., G. Heidari, S. Khalesro y Y. Sohrabi. 2011. Soil Management, microorganisms and organic matter interactions: A review. 10(84): 19840-19849.
- Monasterio P., L. Rodríguez y J. Tablante. 2005. Salinidad en suelos cultivados con caña de azúcar en Venezuela. Caña de azúcar. 23(1-2): 16-28.
- Montenegro S. A. L., Y. A. Ávila P., H. A. Mendivelso CH. y O. Vargas. 2006. Potencial el banco de semillas en la regeneración de la vegetación del humedal Jaboque, Bogotá, Colombia. 28(2): 285-306.
- Morales J. L., C.C. Cerri, J. M. Melillo, D. Kicklighter, C. Neill, D. L. Skole, P. A. Steudler. 1995. Soil carbon stocks of the Brazilian Amazon Basin. Soil Science Society American Journal. 59: 244-247.
- Morgan, J. W. 1997. Comparative germination responses of 28 temperature grassland species. Australian Journal of Botany. 46(2):209-219.
- Moyano A., J. F. Gallardo y A. Prieto. 1981. Evolución del contenido de materia orgánica y su relación con los factores incidentes. Options Mediterranéennes. 3: 179-182.
- Müller, S., J. Núñez y L. Ramírez. 1998. Indicadores para el uso de la tierra: El caso de la cuenca del río Reventado. Costa Rica. Serie Documentos de Discusión sobre Agricultura Sostenible y recursos naturales.

- Nakagawa. 1999. Teste de vigor baseados no desenvolvimento das plântulas. In Krzysanoswski FCD, RD Vieira, JB. Franca Neto eds. Vigor de sementes. conceitos e testes. Londrina Brasil. ABRATES . 1-24.
- Nannipieri, P., L. Lansi y J. Badalucco. 1995. La capacità metabólica a la qualità del suolo. Agronomía. 29: 312-316.
- Natale E.S., J. Gaskin, S. M. Zalba, M. Ceballos y H. M. Reynoso. 2008. Especies del género *Tamarix* (Tamaricaceae) invadiendo ambiente naturales en Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. 43(1-2): 137-145.
- Osorio O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 59: 35-58.
- Paredes M. M. y D. Espinosa V. 2009. ácidos orgánicos producidos por rizobacterias que solubilizan fosfato: una revisión crítica. Terra Latinoamericana. 28:61-70.
- Parés J., M. A. Arizaleta, M. E. Sanabria y G. García. 2008. Efecto de los niveles de salinidad sobre la densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de *Carica papaya* L. Acta Botánica Venezuela. 31: 27-34.
- Petillon J., F. Ysnel, A. Canard y C. Leuvre. 2005. Impact of an invasive plant (*Elymus althericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. Biological Conservation. 126: 103-117.
- Pino J., X. Font, J. Carbó y M. Jové. 2005. Large Scale correlation of correlation of alien plant invasión in Catalonia (NE Spain). Biological Conservation. 122:339-350.

- Poulsen K. 2000. Calidad de la semilla: Concepto, medición y métodos para incrementar la calidad En: Técnicas para la germinación de semillas forestales. Serie Técnica. Manuel Técnico No. 39. CATIE-PROSEFOR-DFSC. Turrialba, Costa Rica. P. 1.
- Quézel, P., M. Barbero, G. Bonin y R. Loisel. 1990. Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. In Di Castri F., A. J. Hansen y M. Debussche (eds), Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, pp. 51-60. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht the Netherlands.
- Quiang L. W., L. Xiao W., M. Ajmal K. y B. Gul. 2008. Relationship between soil characteristics and halophytic vegetation in coastal region of north China. Pak. Journal Botanic.40(3): 1081-1090.
- Rausher, M.D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. Nature. 411: 857-864.
- Ramírez N., M. Gozález E. y Quintana A. P. F. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de Pino-Encino de los Altos de Chiapas, México. Acta Botánica Mexicana. 20:59-75.
- Reine R. y C. Chocarro. 1993. Relación entre el banco de semillas del suelo y la vegetación aérea en una comunidad pratense del Pirineo Central. Revista Pastos. XXIII(1): 89-100.
- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of plant communities. In: Drake J. A., Mooney H.A., Castri F. Di., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmáne M. Y Williamson M (eds). Biological Invasions: a global perspective. Wiley. Chichester: 369-388.

- Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta y C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of Alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 6: 93-107.
- Richardson, D.M. y P. Pysek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography*. 30: 409-431.
- Richards, L.A. (ED).1990. Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos. 6ª. ed., Departamento de Agricultura de Estados Unidos de América. Limusa, México, D. F.
- Rivas-Arancibia S.P., C. Montaña, J. Velazco y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 416-427.
- Rivera C. M. C., A. Trujillo. N. y D. E. Alejo P. 2010. Los biofertilizantes integrados con bacterias fijadoras de N, solubilizadoras de P y sustratos orgánicos en el crecimiento de naranjo agrio *Citrus aurantium* L. *Interciencia*. 35(2): 113-119.
- Romanyà J., P. Rivira y R. Vallejo. 2007. Análisis del carbono en los suelos agrícolas de España. Aspectos relevantes en relación a la reconversión a la agricultura ecológica en el ámbito mediterráneo. *Ecosistemas*. 16(1): 50-57.
- Romero M. P., D. M. Santamaría y C. A. Azafra. 2009. Bioingeniería y suelo: abundancia microbiológica, pH y conductividad eléctrica bajo tres estratos de erosión. *Umbral Científico*. 15: 67-74.

- Romero R. M. A. Rodríguez G., M. E. López M. R. M. Barros, C. Real y A. Rigueiro. 2010. Estudio de la capacidad germinativa de *Arnica montana* L. en Galicia. Recursos Rurais. (6): 75-80.
- Rodríguez O. y A. Rodríguez. 2002. Comparación de la CIC en dos suelos, utilizando acetato de amonio, acetato de sodio y cloruro de amonio. Revista Facultad Agronómica. 19: 253-263.
- Rodríguez L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. Biol. Invas. 8: 927-939.
- Rodríguez E. S. 2009. Organismos del suelo, la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. Ecosistemas. 18(2): 32-43.
- Rossini O. S., B. Váldez, M. C. Andrés, F. Márquez C y M. Bueso L. 2006. Germinación de las semillas en algunas especies americanas de Fabaceae y Bignoniaceae cultivadas en Sevilla (SO España). Lagasalia. 26: 119-129.
- Rzedovski, J. y G. Rzedovski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. I. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. México. D.F. 384 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México.
- Sadzawka, A.R., R. Grez Z. M. A. Carrasco R. M. de la L. Mora G. y H. Flores P. 2005. Evaluación analítica de laboratorios de análisis de suelos en Chile. Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal. 5(2): 26-34.
- Salamanca J.A., S. Sadeghian K. 2005. La densidad aparente y su relación con otras propiedades en suelos de la zona cafetera colombiana. Cenicafé. 56:381-395.

- Sandoval V. M. 2013. Profesor Investigador Titular. Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Campus Montecillo.
- Sánchez S., A. Reyes O., E. García M. y T. Terrazas. 2010. Germinación de tres cactáceas que habitan la región Costera del Noroeste de México. *Interciencia*. 35(4): 299-305.
- Sánchez S. J., J. Flores y E. Martínez G. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia*. 31(5): 371-375.
- Sarquís J.J., N. Coria y R.H. González. 2010. Physiology and photosynthesis in chimalacate (*Viguiera dentata*) in the Zapotitlán de las Salinas Valley of Tehuacán Biosphere Reserve in Puebla, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 12: 361-371.
- Shainberg, I., J. D. Rhoades y R.J. Prather. 1981. Effect of low electrolyte concentration on clay dispersion and hydraulic conductivity of a sodic soil. *Soil Science Society American. Journal*. 45: 273-277.
- Schopfer, P. y A. Brennicke. 2006. *Pflanzenphysiologie*. Elsevier. GmbH, Munich. 700 pp.
- Schreiber, S.J. y S. Rittenhouse. 2004. From simple rules to cycling in community assembly. *Oikos*. 105: 349-358.
- Scott, A.K. y T. R. Buckney. 2002. Invasion of exotic plants in nutrient-enriched urban bushland. *Austral Ecology*. 27(5): 573-583.
- Segura B. S. G. 2001. Las especies introducidas ¿son benéficas o dañinas? Comisión de Recursos Naurales y Desarrollo Rural, Secretaria del Medio Ambiente del Gobierno del Distrito Federal.

- SEMARNAP, 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de Reserva de la Biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla. Diario Oficial de la Federación. Viernes 18 de septiembre de 1998. México.
- SEMARNAT, 2002. Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. Segunda Sección. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Nom. 021-REC/NAT-2000. Diario oficial. Martes 31 de diciembre de 2002. 1-85 pp.
- Serrato, S. R., C. M. Valencia C. y F. del Río O. 1999. Interrelaciones entre variables del suelo y de las gramíneas en el pastizal semiárido del norte de Durango. *Terra Latinoamericana*. 17: 27-34.
- Seybold, C. A., M. J. Mausbach, D. L. Karlen y H. H. Rogers. 1997. Quantification of soil quality. In *soil Process and the carbon cycle* (eds. Lal, R., Kimble, J. M., Follet, R. F. y Stewart, B. A.), pp. 387-403, CRC Press. Boca Raton. Florida.
- Singer, M.J. y S. Ewing. 2000. Soil Quality. *En Handbook of Soil Science. Chapter 11* (ed. Sumner, M. E.), 271-298, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Sivila de C. H. y D. Hervé. 2006. Efecto de leguminosas nativas en terrenos en descanso sobre la microbiota del suelo sobre un cultivo de papa (Altiplano central boliviano). *Ecología en Bolivia*. 41(3): 154-166.
- Smith, J.L. y J. W. Doran. 1996. Measurement and use pH and electrical conductivity for soil quality analysis. P.169-185. In J. W. Doran y A. J. Jones (eds). *Methods for assessing soil quality*. Soil. Sci. Soc. Am. Spec. Publ. 49. SSSA. Madison . WI.

- Schopfer, P. y A. Brennicke. 2006. Pflanzenphysiologie. Elsevier. GmbH, Munich. 700 pp.
- Sonneveld, C. 1987. Magnesium efficiency in rockwool grown tomatoes as affected by climatic condition and plant nutrition. 10(9-16): 1591-1604.
- Sorensen, E. 1986. Seed dispersal by adhesion. Annual Review in Ecology and Systematic. 17: 443-463.
- Soto A. H.V., J. A. Zavala. H. J. Pérez M. y S. L. Camargo R. 2012. Estacionalidad de bacterias y hongos en la rizósfera de dos especies de plantas en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas. 3(6): 1231-1245.
- Sparling, G. P. 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health. In Biological indicators of soil health (eds. Pankhursts, C. E, Doube, B. M. y Gupta, V. S. R.), pp. 97-105, Cab International, Oxon, UK.
- Sperber, T.D., J.M. Wraith y B. E. Olson. 2003. Soil physical properties associated with the invasive spotted Knapweed and native grasses are similar. Plant and Soil. 252(2): 241-259.
- SQI-Soil Quality Institute. 1996. *Indicators for Soil Quality Evaluation*. USDA Natural Resources Conservation Service. Prepared by the National Soil Survey Center in cooperation with The Soil Quality Institute, NRCS, USDA, and the National Soil Tilth Laboratory, Agricultural Research Service. USA.
- Stewart, J. W.B. y H. Tiessen. 1987. Dynamics of soil organic phosphorus. Biogeochemistry. 4: 41-60.

- Stine, M. A. y R. R. Weil. 2002. The relationship between soil quality and crop productivity across three tillage systems in South Central Honduras. *American Journal of Alternative Agriculture*. 17: 2-8.
- Stowe, K. A., R. J. Marquis, C. G. Hochwender y E. L. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 565-595.
- Takeshi, M. y M. Kondoh. 2002. Feedbacks between nutrient cycling and vegetation predict plant species coexistence and invasion. *Ecology Letters*. 5(5):624-633.
- Traveset A., F. Valladares, M. Vilà y L. Santamaría. 2004. De la ecología de poblaciones y comunidades a la de ecosistemas: avances recientes y futuros desafíos. *Ecosistemas*. 13(3). 100-108.
- Teixeira, R. V., V. Castro. C., A. Ceroni S. y R. Eyzaguerri P. 2004. Diversidad y densidad de la comunidad de cactáceas en el cerro Umarcata y quebrada Orobel en el Valle del río Chillón (Lima) y su relación con lo factores edáficos. *Ecología Aplicada*. 3:1-8.
- Tierney, T.A. y J. H. Cushman. 2006. Following disturbances by feral pigs in a California grassland temporal changes in native and exotic vegetation and soil characteristics. *Biological Invasions*. 8(5): 1073-1089.
- Thomson, C. J., H. Marshner y V. Romheld. 2008. Effect of nitrogen fertilizer form on pH of the bulk soil and rhizosphere, and on the growth, phosphorus, and micronutrient. *Journal of Plant Nutrition*. 16(3): 493-506.

- Topper, K. 1990. Evaluation of quality control techniques utilized by soil testing laboratories. *Communication Soil Science. Plant Anales*. 21(13-16): 1663-1680.
- Ülo, N. y K.i Kull. 2005. Co-limitation of plant primary productivity by nitrogen and phosphorus in a species-rich wooded meadow on calcareous soils. *Acta Oecologica*. 28(3): 345-356.
- Varnero, M. T. 2002. Bacterias en ambiente terrestre. *Biodiversidad en Chile Patrimonio y Desafíos*. 383-385.
- Vanderhoeven, S., N. Dassonville, Lydie Chapuis-Lardy, M. Hayez y P. Meerts. 2006. Impact of the invasive alien plant *Solidicago gigantean* primary productivity, plant nutrient content and soil mineral nutrient concentrations. *Plant and Soil*. 286(1-2): 259-286.
- Vanderhoeven, S., N. Dassonville y N. Meerts. 2005. Increased topsoil mineral concentrations under exotic invasive plants in Belgium. *Plant Soil*. 275: 169-179.
- Van Reeuwijk L.P. (ed). 1999. *Procedimientos para análisis de suelos*, versión 1995. Traducción de Ma. del Carmen Gutiérrez Castorena, Carlos Arturo Tavares Espinosa y Carlos Alberto Ortiz Solorio. Primera edición en español. Especialidad de Edafología, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 145 pp.
- Vega A. V., M. E. Toro, M. Baigori, L. Fernández y F. Vázquez. 2010. Influencia de la vegetación en la variación espacial de la abundancia de microorganismos en el desierto del Monte, San Juan, Argentina. *Ecología Austral*. 20(3): 247-256.

- Vega P., E. V. 2005. Algunos conceptos de la Ecología y sus vínculos con la restauración. Departamento de Ecología de Comunidades. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAP.
- Venter A. van de. 2000. What is seed vigour?. *ISTA News Bulletin*. 121:13.
- Vilà M., F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaría y P. Castro. 2008. Invasiones biológicas. Edición a cargo de Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, S. A. Consejo Superior de Investigaciones Científicas Madrid.
- Villaseñor J. L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 135-149.
- Vite F., J. A. Zavala-Hurtado, M. A. Armella y M. D. García. 1992. Regionalización y caracterización macroclimática del matorral xerófilo. Superficies de respuesta a variables climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. Carta escala 1:8 000 000. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Walker, S., J. B. Wilson y W. G. LeeDoes. 2005. Fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock. *Biological Invasions*. 7(2): 195-211.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall. Londres
- Wild, A. 1992. Condiciones del suelo y desarrollo de las plantas, según Russel. Madrid: Mundi Prensa. 1045 pp.
- Wolf, B. y G. Snyder. 2003. Sustainable soils; the place of organic matter in sustainable soils and their productivity. New York. Food Products Press. 352 pp.

- Wolfe, B. y J. N. Klironomos. 2005. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasions. *BioScience*. 55(6): 477-487.
- Zagal E. y C. Córdova. 2005. Indicadores de calidad de la materia orgánica del suelo en un Andisol cultivado. *Agricultura Técnica*. 65(2): 186-197.
- Zagal E., N. Rodríguez, I. Vidal y L. Quezada. 2002. Actividad microbiana en un suelo de origen bajo distinto manejo agronómico. *Agricultura Técnica*. 62(2): 297-309
- Zavala-Hurtado J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia y ausencias de las especies. *Biotica* 7: 99-120.
- Zavala-Hurtado J. A., P. L. Valverde, A. Díaz-Solís, F. Vite y E. Portilla. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 44: 561-570.
- Zérega L. M., T. Hernández A. y J.Valladares G. 1997. Efecto de diferentes fuentes de nitrógeno y dosis de magnesio sobre el suelo y el cultivo de caña de azúcar. *Bioagro*. 9(2): 43-51.

9. ANEXO

**ESTACIONALIDAD DE BACTERIAS Y HONGOS EN LA RIZÓSFERA DE DOS
ESPECIES DE PLANTAS EN EL VALLE SEMIÁRIDO DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA**

**SEASONALITY OF BACTERIA AND FUNGI IN THE RHIZOSPHERE OF TWO
PLANTS IN THE SEMI-ARID VALLEY OF ZAPOTITLAN, PUEBLA.**

Hilda Ventura Soto Aquino¹, José Alejandro Zavala Hurtado^{1*}, Jesús Pérez Moreno², Sara Lucía Camargo Ricalde^{1*}.

¹ Doctorado del Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado Postal 55-535, México 09340 D.F. ²Área de Microbiología, Edafología-IRENAT, Colegio de Postgraduados, Km 36.5 carretera México-Texcoco, Estado de México.

RESUMEN

En los sistemas áridos y semiáridos la vegetación se distribuye en parches. Asociados a estos parches, existen microorganismos que participan en la transformación de compuestos orgánicos y minerales, influyen en el contenido y la movilidad de los macro y microelementos, así como en el balance y asimilación por las plantas por lo que son importantes para su crecimiento (Vega *et al.*, 2010). En este trabajo se cuantificaron las poblaciones bacterianas y fúngicas en la rizósfera de dos especies de plantas con diferentes niveles de invasividad en tres parches de vegetación del Valle de Zapotitlán, en el estado de Puebla. Se utilizó el método de diluciones sucesivas para cuantificar las poblaciones microbianas. Los resultados mostraron que las poblaciones microbianas fueron afectadas por las condiciones físicas y químicas del suelo, y por el tipo de la especie vegetal. Adicionalmente, las poblaciones de microorganismos rizosféricos asociadas con plantas de *Viguiera dentata* y *Ferocactus latispinus* fueron afectadas diferencialmente por la estacionalidad. El conteo microbiológico de bacterias y hongos totales puede ser utilizado en los trabajos de invasibilidad del ecosistema, al mostrar en términos de su abundancia que son sensibles a los tipos de planta y al clima

1.1 Palabras clave: *Viguiera dentata*, *Ferocactus latispinus*, *plantas invasoras*, *microorganismos*

ABSTRACT

In arid and semiarid systems, vegetation is distributed in patches. Associated with these patches, there are microorganisms involved in the transformation of organic compounds and minerals influence the content and the mobility of macro- and microelements, as well as balance and assimilation by plants which are important for growth (Vega *et al.*, 2010). In this paper we quantified bacterial and fungal populations in the rhizosphere of two plant species with different invasiveness levels in three patches of vegetation in the Zapotitlán Valley in the state of Puebla, México. We used the method of successive dilutions to quantify the total microbial populations. The results showed that microbial population was affected by the physical and chemical conditions of soil, and the type of plant species. Additionally, populations of rhizosphere microorganisms associated with plants and *Ferocactus .latispinus* and *Viguiera dentata* were differentially affected by seasonality. Microbial count of total bacteria and fungi can be used in the work of invasibility of the ecosystems, to show in terms of abundance that is sensitive to the types of plant and climate.

Key words: *Viguiera dentate*, *Ferocactus latispinus*, invasive plants, microorganisms

1.2 INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas áridos y semiáridos, la vegetación suele distribuirse en parches. Estos parches a menudo dominados por vegetación arbustiva (Vega *et al.*, 2010), están definidos en una parte importante por variaciones en las propiedades físicas y químicas, así como a la biota edáfica residente (de la Peña, 2009) que constituyen filtros medioambientales para el establecimiento, crecimiento y reproducción de distintas especies de plantas.

Tradicionalmente, se han utilizado de forma mayoritaria parámetros físicos y químicos con potencial indicador del estado general del suelo. Sin embargo, recientemente ha cobrado significativa importancia el estudio de los organismos del suelo, y dentro de ellos, los microorganismos (Garbisu *et al.*, 2007). Ramos y Zúñiga (2008) señalan que el componente microbiológico puede servir como indicador del estado general del suelo, dado que la actividad microbiana es reflejo de condiciones físico-químicas óptimas para el desarrollo de los procesos metabólicos de microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetos) que actúan sobre sustratos orgánicos. Los microorganismos también son un factor importante en el proceso de formación del suelo, participan en la transformación de compuestos orgánicos y minerales, e influyen en el contenido y la movilidad de los macro y microelementos, así como en su balance y asimilación por las plantas (Morell y Hernández, 2008); además, desarrollan funciones esenciales como el ciclaje de nutrientes para el crecimiento de las plantas, formación de humus del suelo, mejora de las propiedades físicas y el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas (Campbell *et al.*, 1997) y en el flujo de energía (Hoffman *et al.*, 2003). Entre los beneficios de los microorganismos para el sistema suelo-planta pueden citarse los siguientes: a) Producen hormonas que promueven el crecimiento, b) Facilitan el desarrollo de las plantas (Wolfe y Klinomoros, 2005), c) estimulan la germinación de las semillas y el enraizamiento y d) protegen a las plantas del estrés hídrico y abiótico (Acuña *et al.*, 2006).

Con base en lo antes expuesto, los objetivos del presente estudio fueron: 1) cuantificar las poblaciones totales de hongos y bacterias del suelo crecidas en placas y asociadas con las raíces de individuos de dos especies con características de historia de vida contrastantes que se expresan en diferentes niveles de invasividad (capacidad de invadir un cierto hábitat) definidos en un estudio previo (Jímenez, 2009) plantas invasoras *Ferocactus latispinus* (Haw) Britton et Rose y *Viguiera dentata* (Cavallines) Sprengel, teniendo esta última mayor invasividad que la primera; en tres parches de vegetación, y 2) evaluar el efecto de la estacionalidad sobre las poblaciones de hongos y bacterias asociadas a estas plantas en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio (Fig 1) se localiza en el Valle de Zapotitlán, Puebla que constituye una subcuenca dentro de la Cuenca Alta del Papaloapan (Miranda, 1947) y está ubicado en el límite SO del Valle de Tehuacán (18° 11'-18° 25' de latitud Norte, 97° 39'-97° 22' de longitud Oeste) en el estado de Puebla; en la zona semiárida Poblano Oaxaqueña, situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental (Vite *et al.*, 1992).

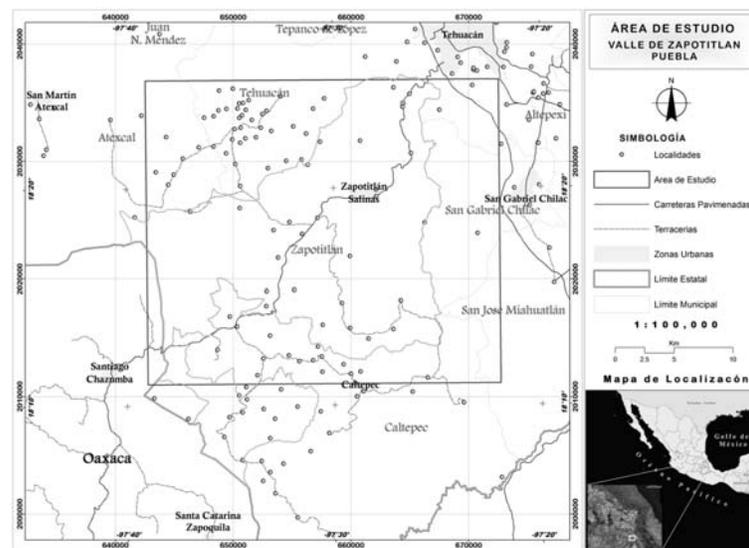


Figura 1. Localización de área de estudio

La vegetación corresponde al matorral xerófilo descrito por Rzedowski (1978) y presenta una gran variación, dependiendo del o los elementos fisonómicamente dominantes; como son las tetecheras *Neobuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeberg, los izotales de *Yucca periculosa* Baker, o de *Beaucarnea gracilis*, los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani* Weber o de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono, la selva baja espinosa perennifolia donde predomina el mezquite *Prosopis laevigata* (Willd) M. C. Johnston (Fabaceae), la selva baja caducifolia donde predominan las familias Caesalpiniaceae, Fabaceae y Mimosaceae y diversos tipos de matorrales espinosos, inermes o parvifolios-esclerófilos (Zavala-Hurtado 1982, Villaseñor *et al.* 1990, Osorio *et al.*, 1996).

El clima es cálido y semiárido, con una precipitación promedio anual de 380-400 mm y una temperatura media anual de 18-22°C (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996).

Existe una gran diversidad de afloramientos geológicos y tipos de suelo generalmente someros, pedregosos y halomórficos con diferentes estados de alcalinidad y salinidad, entre los cuales sobresalen los Litosoles calcáreos rocosos y poco profundos que derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas, los Cambisoles cálcicos, Rendzinas, Vertisoles, Regosoles, Fluvisoles cálcicos y los Xerosoles cálcicos derivados de evaporitas (Zavala-Hurtado 1982, y Osorio *et al.*, 1996).

Especies vegetales evaluadas. *Viguiera dentata* (Cavallines) Sprengel “chimalacate” (Ramírez *et al.*, 2000) es un arbusto perenne de la Familia Asteraceae con amplia distribución en México (Sarquis, 2010). Planta herbácea perenne, erecta de hasta 2.5 m de alto con hojas opuestas o alternas en la parte superior, con limbos generalmente ovados a romboideo-ovados, acuminados en el ápice, enteros o aserrados en el margen, cuneados a truncados en la base; inflorescencia constituida por cabezuelas numerosas agrupadas en panículas cimosas bracteadas, con 50 a 70 flores liguladas, elípticas u oblongas, amarillas. Frutos aquenios obovado-oblongos (Rzedovsky y Rzedovsky, 2001; Jiménez comunicación personal). Se utiliza como forraje fresco para alimentar a las cabras, para leña y para la producción de miel. Es un arbusto altamente invasivo (Jiménez, 2009), ya sea en áreas cultivadas como en algunos otros espacios disponibles.

Ferocactus latispinus (Haw) Britton et Rose, “ganchuda”, es una especie endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. Cactácea de tallo solitario y cilíndrico caracterizada por una espina central en forma de gancho de 3.5 a 6.2 cm de largo; flores color púrpura con margen blanco; frutos elipsoides (Arias et al., 1997) con cerca de 1500 semillas cada uno (Jiménez comunicación personal). Comúnmente conocido también como biznaga es una planta medicinal utilizada en una infusión para aliviar males de riñón (Martínez *et al.*, 2006) y como planta de ornato (Hernández y Godínez, 1994). Por las características de sus estrategias de dispersión, es considerada como una especie de baja invasividad (Jiménez, 2009).

Sitios de estudio. Se recolectaron muestras de suelo para los análisis físicos, químicos y microbiológicos de tres parches con vegetación contrastante en los que estuvieran presentes las dos especies estudiadas:

Parche 1, ubicado en el camino a San Juan Raya, Portesuelo de la Cruz. Terreno comunal. Es un parche de vegetación que se encuentra asentado sobre suelos calizos, se encuentra cubierto por un matorral xerófilo con presencia de sotolín *Beaucarnea gracilis* Lem (Nolinoideae). Otros elementos importantes de la vegetación son el cumito *Mimosa Luisana* Brandege (Mimosaceae), y el guajillo *Acacia Constricta* Benth (Fabaceae).

Parche 2, se encuentra localizado dentro del área del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” en Zapotitlán de las Salinas, Puebla, ocupando un parche de suelos derivados de areniscas. La vegetación es una tetechera en el cual la cactácea columnar tetecho *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg es un elemento dominante. Otros elementos importantes son el cachetú *Agave karwinskii* Zuccarini (Agavaceae), el nopal crinado *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae), el cumito *Mimosa luisana* Brandege y el guajillo *Acacia constricta* Benth, entre otras.

Parche 3, constituido por el tipo de vegetación cardonal caracterizado por la presencia del cardón, una cactácea columnar no ramificada *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex Pfeiffer) Schuman (Cactaceae), que se encuentra asociada a la biznagueta *Mammillaria haageana* Pfeiffer (Cactaceae), la lechuguilla *Hechita tehuacana* B. L Rob (Bromeliaceae), *Mascagnia seleriana* Adr. Juss (Malpighiaceae), la biznaga *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto (Cactaceae), *Agave*

kerchovei Lemm (Agavaceae), el orégano *Lippia graveolens* kunth (Verbenaceae), *Coryphanta pallida* Britton et Rose (Cactaceae), y la sangre de drago *Jatropha dioica* Sease ex Cerv (Euphorbiaceae), entre otras. Se encuentra en un terreno accidentado con una superficie muy pedregosa y una textura del suelo moderadamente fina.

Propiedades físicas y químicas de los suelos. Para conocer los valores de las propiedades físicas y químicas de los suelos en los tres parches evaluados se colectaron al azar doce submuestras de suelo de 0 a 10 cm de profundidad para formar una muestra compuesta de dos kilogramos de cada uno de los parches seleccionados de acuerdo al tipo de vegetación. En total fueron tres muestras (de tres parches) y se trasladaron en bolsas de plástico y se etiquetaron. Las muestras, para la medición de las propiedades físicas y químicas del suelo se secaron a la sombra a temperatura ambiente; se molieron y se pasaron a través de un tamiz de 8 mm para eliminar piedras, agregados grandes y raíces; posteriormente se pasaron por otro tamiz de 2 mm, se homogeneizaron y se tomaron dos submuestras de 100 g cada una.

Los análisis físicos que se determinaron fueron textura (Bouyoucos) y densidad aparente por el método del terrón con parafina (Blake *et al.*, 1986). Los análisis químicos incluyeron la evaluación de P total (Olsen) mediante extracción con NaHCO_3 0.5 M pH 8.5 y determinación calorimétrica a través de la formación del complejo de azul de molibdeno (Olsen et al., 1954), N total (semimicro-kjeldahl) por digestión húmeda con ácido sulfúrico (Bremmer, 1965), P orgánico en cenizas, K mediante extracción con acetato de amonio (NH_4OAC) 1N pH 7 por fotometría de llama, calcio (Ca) y magnesio (Mg) intercambiable por espectrofotometría de absorción atómica, sodio (Na) intercambiable por fotometría de emisión por flama, materia orgánica (MO) (Walkley y Black, 1934), pH en agua 2:1 con potenciométrico, conductividad eléctrica en relación agua-suelo 5:1 y capacidad de intercambio catiónico. Todos estos análisis fueron efectuados en el Laboratorio de Génesis del Área de Edafología del Colegio de Postgraduados.

La interpretación de los resultados de los análisis físicos y químicos se hizo de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana para análisis de suelo (2010).

Análisis microbiológico, Se realizaron muestreos de suelo rizosférico en dos épocas del año: julio del 2009 (período de lluvias) y en febrero del 2011 (período seco). Se recolectaron dos muestras de suelo rizosférico de 500 g por parche de vegetación, de cada una de las dos especies evaluadas localizadas en los tres parches de vegetación, dando un total de 12 muestras que se colocaron en bolsas de plástico transparente, se etiquetaron y se trasladaron en una hielera para posteriormente mantenerse a 5 °C hasta su utilización. Los análisis microbiológicos se efectuaron en el laboratorio de Microbiología del Colegio de Postgraduados. Las raíces de las plantas se sacudieron suavemente eliminando el suelo en exceso, quedando sólo el suelo rizosférico. Para este suelo se empleó el método de diluciones sucesivas (Herrera, 1993) para cuantificar las poblaciones microbianas de unidades formadoras de bacterias y hongos totales. Se mezclaron 10 g de la muestra de suelo rizosférico con 90 mililitros de agua destilada estéril para formar una dilución de 10^{-1} hasta llegar a 10^{-4} (agitándose durante 20 minutos). De cada dilución se tomó una alícuota de 1 mililitro de la dilución 10^{-3} a 10^{-4} y se vertió en una caja Petri sobre los medios de cultivo Agar Nutritivo (AN) para determinar el número de bacterias totales y se vertió 1 mililitro de la dilución 10^{-3} para determinar el número de hongos totales crecidos en el medio del cultivo Papa Dextrosa Agar (PDA), se incubaron durante 24 y 48 horas a 28 °C. Basándose en el desarrollo característico de los microorganismos evaluados, se determinó presencia y frecuencia de colonias mediante el conteo directo en las cajas Petri. Estos resultados se registraron y reportaron en términos de unidades formadoras de colonias (UFC) por gramo de suelo. Los datos fueron transformados a unidades logarítmicas para su análisis estadístico.

Las unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco constituyen una de las unidades en que se expresa la población de microorganismos encontrados en el suelo y puede definirse según Orozco (1999), como la cantidad de colonias que se desarrollan sobre un medio de cultivo sólido (agar, principalmente) provenientes de la siembra en él de un extracto de suelo con una determinada dilución, contadas en una caja de Petri en el que se pueda contar entre 30 y 300 colonias individuales.

Análisis estadístico. Las comparaciones fueron realizadas mediante (ANOVA) con un nivel de significancia del 5%. Para la separación de medias se aplicó la prueba de Tukey (≤ 0.05) con el programa SAS versión 9.2 (SAS Institute, Cary, NC, Estados Unidos). Para satisfacer los criterios de normalidad y homogeneidad de varianzas, los valores procedentes del conteo del número de microorganismos fueron sometidos a una transformación logarítmica (\log_{10}) y logaritmo natural previo a los análisis de varianza respectivos, con el fin de tener una homogeneidad de los datos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características físicas y químicas del suelo

En los tres parches de vegetación los suelos son minerales puesto que menos de 12 % de la fracción mineral contiene menos del 60 % de arcilla. De acuerdo con la Norma Oficial Mexicana para análisis de suelos (2010), los suelos evaluados son pobres en N, altos en P, capacidad de intercambio catiónico y Ca intercambiable y, de acuerdo con el porcentaje de sodio intercambiable, son suelos sin problemas de salinidad y sodicidad. El suelo procedente del matorral es rico en materia orgánica, bajo en carbono orgánico, alto en K y Mg intercambiable es un suelo franco-arcillo-arenoso y sin problemas de compactación. El suelo procedente de la tetechera es extremadamente rico en materia orgánica, bajo en carbono orgánico, alto en K intercambiable, con valores medios en Mg intercambiable, sin problemas de compactación y con textura franco-arcillo-arenosa. El suelo procedente del cardonal es extremadamente pobre en materia orgánica, bajo en carbono orgánico, con valores medios de K y Mg intercambiable y es un suelo franco, con problemas de compactación (Cuadro 1).

Cuadro 1. Propiedades físicas y químicos de los suelos de tres parches de vegetación en una zona semiárida de Zapotilán, Puebla.

Características	Matorral	Tetechera	Cardonal
	Valores		
Densidad aparente (gcm ⁻³)	1.2	1.1	1.4
Arena (%)	55.3	55.2	35.3
Limo (%)	22	26	40
Arcilla (%)	22.7	18.8	24.7
Clase textural	Franco-arcillo-arenosa	Franco-arcillo-arenosa	Franca
pH	7.8	7.5	7.7
Conductividad eléctrica (dsm ⁻¹)	0.40	0.38	0.39
Capacidad de intercambio catiónico (c mol kg ⁻¹)	39.59	25.04	36.6
Sodio (c mol kg ⁻¹)	3.83	3.09	3.58
Potasio (c mol kg ⁻¹)	15.86	5.62	1.98
Calcio (c mol kg ⁻¹)	32.8	34.5	16.9
Magnesio (c mol kg ⁻¹)	3.6	2.7	1.4
Carbono orgánico (%)	2.01	2.70	0.08
Fósforo orgánico(ppm)	2595	6921	3460
Materia orgánica (%)	3.46	4.65	0.137
Nitrógeno (%)	0.11	0.08	0.05
Fósforo (%)	16.3	18.7	11.7

Variación estacional

Se observaron diferencias en las poblaciones microbianas rizosféricas en función de la época del año y de los tipos de vegetación estudiados, tanto para *Viguiera dentata* como para *Ferocactus latispinus* (Cuadro 2).

Las poblaciones de bacterias de la rizósfera de *Viguiera dentata* fueron mayores para el matorral que para tetechera y el cardonal tanto en la época de lluvias como en la época seca. Mientras tanto,

los hongos asociados con *Viguiera dentata* no variaron en la época de lluvias y se observaron mayores poblaciones en la época de sequía en tetechera comparado con matorral y cardonal.

Cuadro 2. Comparación de medias de las poblaciones de hongos y bacterias rizosféricas asociadas con *V.dentata* y *F.latispinus* en tres parches de vegetación, en dos épocas del año en el Valle de Zapotilán, Puebla. Las poblaciones microbianas son expresadas en logaritmo natural.

Parches de vegetación	Época del año			
	Lluvias		Secas	
	Bacterias	Hongos	Bacterias	Hongos
<i>V.dentata</i>	ln UFC por gramo de suelo seco			
Matorral	13.38a	16.46a	13.26a	12.86ab
Tetechera	12.50b	15.77a	11.90b	11.34b
Cardonal	12.51b	16.07a	10.40c	14.52a
<i>F.latispinus</i>				
Matorral	13.10a	16.50a	11.08b	11.54a
Tetechera	13.05a	10.61a	13.40a	11.55a
Cardonal	13.56a	16.69a	10.08c	11.64a

Valores con la misma letra, para cada especie vegetal, en cada columna no son estadísticamente diferentes, de acuerdo con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$), $n=18$ de las unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco.

Variación estacional entre poblaciones de bacterias y hongos para cada especie vegetal

V.dentata

Las poblaciones de hongos fueron mayores que la de las bacterias tanto en época de lluvias como en sequía (Cuadro 3a). Esto no corresponde con lo reportado por Aguilar (1998) que reporta el conteo de bacterias y hongos en la rizósfera de mezquite (*Prosopis laevigata*), un árbol de la familia Leguminosae que forma islas de fertilidad en un ecosistema semiárido, a 30 km de Dolores Hidalgo, en el norte del estado de Guanajuato, en donde las poblaciones de bacterias oscilaron entre 16.11 a 17.90 UFC por gramo de suelo seco y para hongos de 10.81 a 12.04 UFC. En un

estudio realizado en Chaco que forma parte del desierto de Monte Central de San Juan, Argentina, cuya vegetación está dominada por especies de la familia Zigofilácea (*Bulnesia retama* y *Larrea divaricata* entre otras), se encontró una abundancia mayor de bacterias que de hongos en asociación con arbustos (Vega *et al.*, 2010). González *et al.* (2009) reportaron que las bacterias fueron más abundantes que los hongos con valores de 16.35 ln UFC por gramo de suelo seco y 11.18 ln UFC por gramo de suelo seco respectivamente, en una comunidad de plantas desérticas de artemisa (*Artemisa tridentata*) cerca de Lewiston, Idaho, donde el suelo es de textura franco arenoso grueso con un pH de 7.1.

F.latispinus

A pesar de que no se encontraron diferencias estadísticas entre las poblaciones de bacterias y hongos, éstos últimos fueron más abundantes en época de lluvias y en sequía (Cuadro 3a).

Variación estacional entre las especies vegetales

En este estudio se encontró que existió un mayor número de colonias de bacterias en *F.latispinus* que en *V.dentata* en el período de lluvias. La tendencia contraria se observó en el caso de la época seca para los hongos (Cuadro 3b). Los resultados de este estudio muestran una influencia del tipo de vegetación sobre la abundancia de bacterias. En un estudio realizado en dos ecosistemas áridos del centro de Utah, en los Estados Unidos también mostró una mayor abundancia de UFC de bacterias que de hongos en suelos debajo del arbusto *Artemisia tridentata*, en coincidencia con una mayor tasa de descomposición de la materia orgánica (Saetre y Sartk, 2005).

Cuadro 3. (a) Comparación de medias de las poblaciones de hongos vs bacterias rizosféricas asociadas con *V.dentata* y *F.latispinus*. (b) Comparación de medias de las poblaciones de hongos y bacterias rizosféricas asociadas con *V.dentata* vs *F.latispinus*, en dos épocas del año en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Las poblaciones microbianas son expresadas en logaritmo natural.

Especie	(a)		(b)	
	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas
<i>V.dentata</i>	In UFC por gramo de suelo seco			
	Bacterias		Hongos	
Bacterias	10.49b	11.85b	<i>V.dentata</i>	10.49b
Hongos	13.79a	12.90a	<i>F.latispinus</i>	10.94a
<i>F.latispinus</i>	Bacterias		Hongos	
Bacterias	10.94a	11.52a	<i>V.dentata</i>	13.79a
Hongos	12.58a	11.58a	<i>F.latispinus</i>	12.58a

(a) y (b) Valores con la misma letra en una columna, para cada grupo microbiano, no son estadísticamente diferentes según la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) $n=18$ de las unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco.

Mientras tanto existieron diferencias en la época seca entre las bacterias rizosféricas de *Viguiera dentata* y *Ferocactus latispinus*, lo mismo se observó en hongos (Cuadro 3b). De manera similar, Vega *et al.* (2010) en el desierto del Monte Central en San Argentina en parches de *Bulnesia retama* y *Larrea divaricata*, encontraron diferencias en la abundancia de bacterias totales en la época seca.

Variación estacional entre las poblaciones de bacterias y hongos

En *V. dentata*, las poblaciones de bacterias fueron mayores en la época seca que en la de lluvias. Lo mismo se observó para *F.latispinus* (Cuadro 4). Este resultado contrasta con el de un estudio realizado en Tlapehuala, estado de Guerrero, en la rizósfera de plantas de ilama (*Annona*

diversifolia Saff) en cuatro épocas del año, en un suelo de textura franco arenoso y pH de 6.6, las poblaciones de bacterias totales fueron más abundantes en la época de mayor precipitación (Cortés *et al.*, 2009). Berg *et al.* (1998) registraron bajas poblaciones de bacterias en la época seca y altas poblaciones en invierno de un bosque de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L) situado cercano a Wekerom, en los países bajos.

Las colonias de hongos rizosféricas asociadas con *V.dentata* y *F.latispinus* fueron más abundantes en el período de lluvias que en el de secas (Cuadro 4). Por su parte Cortés *et al.* (2009) encontraron que las poblaciones de hongos fueron mayores en épocas secas que en la de lluvias en la rizósfera de ilama (*Annona diversifolia* Saff), en un suelo de Tlapehuala, estado de Guerrero.

Análisis comparativo de bacterias vs hongos en dos cambios estacionales de cada especie vegetal

En *V.dentata* (Cuadro 4), las poblaciones de hongos rizosféricos fueron mayores a las de las bacterias en las dos estaciones. Concordantemente, Carneiro *et al.* (2008) reportó que la población de hongos fue mayor al de las bacterias en todos los periodos de un año, en un sitio de Paraíba, Brazil, en una región semiárida. Por su parte Vega *et al.* (2010) reportaron que la densidad de bacterias fue dominante sobre hongos en un suelo que forma parte del desierto del Monte Central de San Juan Argentina, cuya vegetación está dominada por especies de la familia Zigofilácea..

La población de bacterias fue mayor en *F.latispinus* que en *V.dentata*. Al comparar las colonias de hongos entre las especies; hubo una mayor abundancia de colonias en *V.dentata* que en *F.latispinus* (Cuadro 4). Silvester *et al.* (1982) consideran que existe una relación directa entre el número y taxa de microorganismos encontrados en las raíces con la especie vegetal considerada.

Cuadro 4. Comparación de medias de dos épocas del año de poblaciones de bacterias y hongos rizosféricos asociados con *V.dentata* y *F.latispinus*, y de bacterias vs hongos. Las poblaciones microbianas son expresadas en logaritmo natural.

Especie	Época del año	
	Lluvias	Seca
	ln UFC por gramo de suelo seco	
<i>V.dentata</i>		
Bacterias	10.49bD	11.85aC
Hongos	13.79aA	12.90bB
<i>F.latispinus</i>		
Bacterias	10.94bA	11.52aA
Hongos	12.58aA	11.58aA

Valores con minúsculas con la misma letra, para cada grupo microbiano, en una fila no son estadísticamente diferentes, valores con mayúsculas con la misma letra en columnas y filas son estadísticamente iguales. Según la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) $n=18$ y $n=36$ respectivamente de las unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco

Al promediar las observaciones de las dos épocas del año, se observó que las poblaciones de microorganismos fueron afectadas diferencialmente por la especie vegetal hospedera (Cuadro 5). Se observaron mayores poblaciones de bacterias asociadas con *V.dentata* que con *F.latispinus*, mientras que la tendencia contraria se observó para el caso de los hongos.

Se observaron variaciones en los UFC registradas en las dos épocas del año muestreadas. En promedio se observan las siguientes tendencias: a) las UFC de bacterias fueron mayores en el período seco que en el de lluvias para ambas especies (Cuadro 4), b) las UFC de hongos fueron superiores en época de lluvias que en el período seco (Cuadro 4), c) las UFC de hongos totales fueron más abundantes que el de las bacterias en la rizósfera de ambas especies en la época de lluvias (Cuadro 4). Esto concuerda con el estudio de Cortés *et al.* (2008) donde reportan que las UFC de hongos registradas en época seca fueron superiores en la rizósfera de ilama (*Annona diversifolia* Saff). Carneiro *et al.* (2008) encontraron que la población de hongos fue mayor en

todos los períodos (período 1 de octubre del 2003 a septiembre del 2004 y período 2 de octubre del 2004 a septiembre del 2005) de estudio del año en la rizósfera en una zona semiárida brasileña.

Cuadro 7. Comparación de medias de las poblaciones de hongos y bacterias rizosféricas asociadas con *Viguiera dentata* y *Ferocactus latispinus* (a) para cada grupo microbiano y (b) para cada estación, en dos épocas del año en el Valle de Zapotilán, Puebla. Las abundancias de las poblaciones microbianas son expresadas en logaritmo natural.

(a)		(b)	
Factor	Poblaciones	Factor	Poblaciones
ln UFC por gramo de suelo seco		ln UFC por gramo de suelo seco	
Especie	Bacterias	Época	Bacterias
<i>V.dentata</i>	10.49b	Lluvias	10.63b
<i>F.latispinus</i>	11.52a	Secas	11.89a
	Hongos		Hongos
<i>V.dentata</i>	13.28a	Lluvias	13.19a
<i>F.latispinus</i>	11.58b	Secas	12.24a

Valores con la misma letra en una columna, para cada grupo microbiano en (a) y para cada estación (b) no son estadísticamente diferentes. Según Tukey ($p \leq 0.05$) de las unidades formadoras de colonias por gramo de suelo seco.

Para continuar con otros estudios de densidad microbiana en esta zona se recomienda aumentar la extensión temporal de recolección, así como considerar a un número mayor de especies con estrategias diferentes de historia de vida.

En los sistemas áridos y semiáridos la vegetación se distribuye en parches. Asociados a estos parches, existen microorganismos como hongos y bacterias que son importantes para el crecimiento de las plantas, ya que favorecen la absorción de los nutrientes, fijan nitrógeno e intervienen en la descomposición de la materia orgánica, liberan enzimas fundamentales en el ciclo de los nutrientes, producen hormonas para el crecimiento de las plantas y suprimen patógenos (Vega *et al.*, 2010).

CONCLUSIONES

La abundancia de grupos funcionales microbianos varió entre ambas estaciones y entre las dos especies vegetales. En el periodo de lluvias los hongos fueron abundantes, las bacterias tuvieron mayor abundancia en época seca.

Los valores de colonias de hongos en los parches de vegetación resultaron ser mayores que los de las bacterias en ambas especies, pudiéndose decir que la población microbiana de hongos rizosféricos puede ser un factor determinante en los suelos, debido a su sensibilidad.

El conteo microbiológico de bacterias y hongos totales puede ser utilizado en estudios referentes a colonización y establecimiento de plantas, al mostrar en términos de su abundancia que son sensibles a los tipos de planta y al clima, además de que la variación de la biomasa microbiana es un indicador medible, debido a que es una de las pocas fracciones de materia orgánica, biológicamente significativa.

Así las poblaciones de bacterias y hongos tienen el potencial para ser utilizados como indicadores de la invasibilidad, ya que nos permiten saber la situación actual del suelo, son rápidos de medir, además de que su distribución espacial esta relacionada con variaciones en la cantidad y calidad de la materia orgánica, con la disponibilidad de los nutrimentos y con la humedad del suelo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de la primera autora en el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana.

LITERATURA CITADA

- Acuña, O.; Peña, W.; Serrano, E.; Pocasangre L.; Rosales, F.; Delgado, E.; Trejos J.; Segura, A.; Ferrera-Cerrato y Pérez-Moreno, J. 2006. La importancia de los microorganismos en la calidad y salud de los suelos. Acorbat. XVII. Reunión Internacional de Bananicultura un Negocio Sustentable. Celebrada del 15-20 de Octubre en Brasil.
- Aguilar L., A. 1998. Caracterización microbiológica y fisicoquímica de suelos de islas de fertilidad de mezquite en un ecosistema semiárido. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Agrícolas. Universidad del Estado de Guanajuato, Irapuato, Guanajuato, México.
- Arias, S.; Gama, S. y Guzmán L., U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. UNAM. México.
- Blake G., R. y Hartge K., H. 1986. Bulk density In: A. Klute (ed), Methods of soils analysis. Part I. Physical and mineralogical methods: Agronomy Monograph. 9: 363-375.
- Berg M., P.; Kniese J., P. and Verhoef H., A. 1998. Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a scots pine forest soil. *Biology Fertility Soils*. 26:313-322.
- Bremer J., M. 1965. Total nitrogen, In: C. A. Black (ed) Methods of soil analysis. Part 2. Agronomy. 9:1149-1178. American Society of Agronomy, Madison Wisconsin.
- Campbell, C.; Grayston, S. and Hirst, D. 1997. Use of rhizosphere carbon sources in sole carbon source test to discriminate soil microbial communities. *Journal of Microbiological Methods*. 30: 33-41.
- Carneiro S., P.; Souto J., S.; Paes J., R.; Vital S., R. y Rocha A., A. 2008. Comunidades microbiana e mesofauna edáfica en solo Caatinga no semi-árido de Paraíba. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo*. 32.
- Cortés-Sarabia, J.; Pérez-Moreno, J.; Delgadillo M., J.; Ferrera-Cerrato, R. y Ballesteros-Patrón, G. 2009. Estacionalidad y microorganismos rizosféricos de ilama (*Annona diversifolia* Saff) en huertos naturales del trópico seco. *Terra Latinoamericana*. 27: 27-34.

- de la Peña, E. 2009. Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar. *Ecosistemas*. 18:64-78.
- Garbisu, C.; Becerril J., M.; Epelde, L. y Alkorta, I. 2007. Bioindicadores de la calidad del suelo: herramienta metodológica para la evaluación de la eficacia de un proceso fitorremediador. *Ecosistemas*. 16:44-49
- González F., A.; Robles H., L.; Nuñez B., A.; Strap J., L. and Crawford D., L. 2009. Molecular and cultural análisis of seasonal actinomycetes in soils from *Artemisia tridentata* habitat. *Phyton*. Buenos Aires. 78:
- Hernández M., H. y Godínez A., H. 1994. Contribución a las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*. 26:33-52.
- Herrera, R. 1993. General Metodology to analyze rootlets, raw humus and VA mycorrhizal (VAM) components. Cuba.
- Hoffman, J.; Bezchlebová, J.; Dusek, L.; Dolezal, L.; Holoubek, I.; Andel, P.; Ansorgová, A. and Maly, S. 2003. Novel approach to monitoring of the soil biological quality. *Agricultural Ecosystem Environmental*. 88: 169-174.
- Jiménez M., J. M. 2009. Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 66 pp.
- Martínez A., C.; Mauri, G. y Chan, I. 2006. Características biológicas de los principales suelos de Cuba I. Microbiota total. *Ciencias de la Agricultura*. 9:91-102.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista Soc. Mex. Hist. Nat.* 8:95-114.
- Morell P., F. y Jiménez H., A. 2008. Degradación de las propiedades agrobiológicas de los suelos Ferralíticos rojos lixiviados por la influencia antrópica y su respuesta agroproductiva al mejoramiento. *Agronomía Tropical*. 58: 335-343.
- Olsen S., R.; Cole C., V.; Watanabe F., S. y Dean L., A. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *USDA Circular 939*:1-19. Gov. Printing Office Washington D. C.

- Orozco F., H. 1999. Biología del nitrógeno. Conceptos básicos sobre sus transformaciones biológicas. Tomo I. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Medellín.
- Osorio, O.; Valiente-Banuet, A.; Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad B en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 59:35-58.
- Ramírez C., M.; González N., S. y Sauri D., E. 2000. Efecto del tratamiento térmico temporal de la miel sobre la variación de su calidad durante el almacenamiento. *Apiacta*. 35:162-170.
- Ramos V., E. y Zúñiga D., D. 2008. Efecto de la humedad, temperatura y pH del suelo en la actividad microbiana a nivel de laboratorio. *Ecología Aplicada*. 7:2-8.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432pp.
- Rzedowski G., C. de y Rzedowski, J. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Saetre, P. and Sartk, M. 2005. Microbial dynamics and carbon and nitrogen cycling following rewetting of soils beneath two semi-arid plant species. *Oecologia*. 142: 247260.
- Sarquís J., J.; Coria, N. y González R., H. 2010. Physiology and photosynthesis in chimalacate (*Viguiera dentate*) in the Zapotitlan de las Salinas Valley of Tehuacan Biosphere Reserve in Puebla, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 12:361-371.
- Silvester, R.; Asakawa, N.; La Torraca, S.; Magalhaes, F. y Pereira, R. 1982. Levantamiento cuantitativo de microorganismos de fosfatos. *Acta Amazónica*. 12:15-22.
- Villaseñor J., L.; Dávila, P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Boletín de la Sociedad Botánica de México. 50: 135-149.
- Vega A., A.; Toro M., E; Baigori, M.; Fernández, L. y Vázquez, F. 2010. Influencia de la vegetación en la variación espacial de la abundancia de los microorganismos en el desierto del Monte, San Juan, Argentina. *Ecología Austral*. 20: 247-256.
- Vite, F.; Zavala-Hurtado, J. S.; Armela M., A. y García M., D. 1992. Regionalización y caracterización macroclimática del matorral xerófilo. Superficies de respuesta a variables

climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. Carta escla 1:18 000 000. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Wakley, A. y Black, A. 1934. An examination of the Degtjareff method and a proposed a modification of the chromic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*. 34:29-38.

Wolfe B., E. and Klinomoros J., N. 2005. Breaking new ground: Soil communities and exotic plant invasion. *Bioscience*. 55:477-487.

Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotilán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia y ausencia de las especies. *Biotica*. 7:99-119.

Zavala-Hurtado, J. A.; Valverde P., L; Díaz-Solíz, A.; Vite, F. y Portilla, E. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexic. *Revista de Biología Tropical*. 44:561-570.

