

DINÁMICA ESTACIONAL DE MICORRIZAS ARBUSCULARES Y HONGOS SEPTADOS ENDOFÍTICOS OSCUROS EN ASOCIACIÓN CON RAÍCES DE *SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM* CAV.
SEASONAL DYNAMIC OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAE AND ENDOPHYTIC DARK SEPTATE FUNGI IN ASSOCIATION WITH ROOTS OF *SOLANUM ELAEAGNIFOLIUM* CAV.

PEDRO OSUNA ÁVILA*, JUAN PEDRO FLORES MARGEZ Y BALTAZAR CORRAL DÍAZ

Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Instituto de Ciencias Biomédicas, Ciudad Juárez, Chihuahua México.

*Autor de correspondencia: posuna@uacj.mx

Resumen

Antecedentes: El trompillo es asociado por hongos endofíticos septados (HOS) y micorrizas arbusculares (MA) en ecosistemas tropicales, pero no se ha estudiado su colonización en cada etapa fenológica durante las estaciones del año en una zona urbana árida.

Preguntas: ¿Cuáles estructuras fúngicas ocurren simultáneamente y están relacionadas con cada etapa de crecimiento del trompillo?

Especies de estudio: *Solanum elaeagnifolium* Cav.

Sitio de estudio y fecha: Ciudad Juárez, Chihuahua, México, 2014.

Método: Las raíces se trataron con una tinción dual de azul de tripano y sudan IV para distinguir microscópicamente las estructuras de la colonización de ambos hongos en el ciclo de vida del trompillo en las cuatro estaciones del año. Se evaluó el promedio de sus estructuras fúngicas y su colonización total por milímetro de longitud de raíz.

Resultados: La colonización simultánea de los hongos fue en todas las estaciones cuya diversidad morfológica estuvo relacionada con la fenología del hospedero. El promedio de la colonización de sus estructuras de ambos hongos (HOS: 64.2 ± 7.2 y HMA: 31.5 ± 3.2 por mm de longitud de raíz) representaron la mayor significancia de asociación de las raíces en primavera. Las hifas hialinas como las estructuras activas de los HOS y los arbusculos de los HMA fueron consistentes en las estaciones del año.

Conclusiones: Este es el primer reporte en mostrar la asociación micorrízica tipo 'Arum' y describir la co-ocurrencia de los HMA y los HOS en relación con la fenología del trompillo por estación del año en una zona urbana del Desierto Chihuahuense.

Palabras clave: Azul de tripano, Desierto Chihuahuense, estaciones del año, maleza, simbiosis, trompillo.

Abstract

Background: The silver nightshade is associated for endophytic dark septate fungi (HOS) and arbuscular mycorrhiza (MA) in tropical ecosystems, but their colonization has not been studied in each phenological stage along the seasons of the year in an arid urban zone.

Question: Which fungal structures occurs simultaneously and are related with each growth stage of the silver nightshade?

Species study: *Solanum elaeagnifolium*

Study site and years of study: Juarez City, Chihuahua, Mexico, 2014

Method: The roots were treated with a dual stained of trypan blue and sudan IV to distinguish the mycorrhizal colonization structures of both fungi in the silver nightshade life cycle during the four seasons of the year. The mean of fungal structures of root length with their total colonization per millimeter was evaluated.

Results: The simultaneous colonization of the fungi was in all the seasons which morphological diversity was related to the host phenology. The mean of the total colonization for their structure of both fungi (HOS: 64.2 ± 7.2 y HMA: 31.5 ± 3.2 per mm of root length) represented the major significance of root association in spring. The hyaline hyphae as the active structures of the HOS and the arbuscules of the HMA were consistent in the seasons of the year.

Conclusions: This is the first report to show the mycorrhizal colonization 'Arum' type and describe the co-occurrence of the HMA and the HOS in relation with the silver nightshade phenology per seasonal year in an urban area of the Chihuahuan Desert.

Key words: Chihuahuan Desert, seasonal of the year, silver nightshade, symbiosis, trypan blue, weed.

El Desierto Chihuahuense alberga una amplia gama de flora silvestre y una maleza con crecimiento agresivo llamada trompillo (*Solanum elaeagnifolium* Cav.) fue seleccionada para este estudio. Es una especie probablemente con origen en el noreste de México y suroeste de los Estados Unidos de América (Boyd *et al.* 1984) que se ha distribuido en muchas regiones semiáridas en el mundo (Mekki 2007, Singleton *et al.* 2020). En particular, esta maleza prospera con tal rapidez que llega a cubrir gran parte de tierras perturbadas y se ha convertido en una planta indeseable en las áreas urbanas y agrícolas (Khare 2007). El trompillo tiene efectos alelopáticos, es hospedero de varias plagas y contiene alcaloides que son tóxicos para el ganado (Mekki 2007). Estos atributos y las condiciones ambientales extremas que prevalecen en las zonas áridas la hacen una maleza muy competitiva y difícil de eliminar (Vigna *et al.* 1981).

Aslani *et al.* (2019) indican que las especies invasivas son una amenaza mundial porque ellas modifican la biodiversidad del ecosistema y que los mecanismos por los cuales las endomicorrizas contribuyen a su invasión están sin resolver. Es importante enfatizar que las investigaciones en plantas invasoras en áreas urbanas de zonas áridas y su relación con la microbiología del suelo son raramente investigados. Sin embargo, se ha observado que las plantas invasoras micorrizadas tienen mejores beneficios que las plantas nativas en la competencia por nutrientes, aunque esto ha sido evaluado en condiciones de invernadero (Awaydul *et al.* 2019, Xia *et al.* 2020). Las condiciones áridas de la zona urbana de Ciudad Juárez, Chihuahua, México, tales como la escasa precipitación, cambios drásticos de temperatura y pobreza de nutrientes en el suelo, albergan plantas con adaptaciones especiales capaces de establecer simbiosis con microbios (Ali *et al.* 2018). Por lo tanto, la investigación sobre el patrón de colonización de los hongos septados oscuros (HOS), sus similitudes y/o diferencias relacionada a la colonización fúngica aseptada en el ciclo de vida del trompillo en un ecosistema tan fragmentado por las zonas urbanas áridas no ha sido reportada. Por ejemplo, en el sureste árido de los EUA, los pastos y arbustos fueron más comúnmente colonizados por hongos septados de color oscuro (HOS) que por los hongos micorrízicos comunes (Barrow *et al.* 1997a, b, Porras-Alfaro *et al.* 2008). Investigadores reportan que los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) contribuyen a que las plantas sobrevivan en ecosistemas desérticos (Armenta-Calderón *et al.* 2019) y funcionan en suelos con bajos niveles de materia orgánica y fósforo (Bertolini *et al.* 2020). Por otro lado, hay reportes que los HOS son o no

patógenos de las plantas (Mandyam & Jumpponen, 2005, Pryor *et al.* 2009) o tienen efectos negativos, neutral o positivos en la salud de las plantas (Newsham *et al.* 1995) y no está muy claro su función en los ecosistemas áridos. Se ha demostrado que estos hongos, producen sustancias tóxicas causando la muerte de los herbívoros al consumir las plantas de hierba loca (Braun *et al.* 2003) como también los pastos del género *Festuca* (Vázquez de Aldana *et al.* 2014, Petigrosso *et al.* 2019).

El trompillo presenta alcaloides tóxicos para el ganado (Boyd *et al.* 1984, Chowański *et al.* 2016) y con valores medicinales (Muthukumar & Sathya 2017) como la solanodina usado en las preparaciones anticonceptivos, asma o artritis (Maiti & Mathew 1967). Si el trompillo contiene sustancias tóxicas o medicinales y crece agresivamente en ecosistemas urbanos y agrícolas, entonces: ¿cuáles asociaciones fúngicas están relacionadas con cada etapa de crecimiento del trompillo? o ¿acaso los HOS y los HMA podrían estar simultáneamente compartiendo las células radiculares de su hospedero vegetal en cada estación del año? Para contestar estas preguntas, se propuso como objetivo analizar la dinámica de colonización de los hongos septados endófitos y de las micorrizas arbusculares formadas por HMA en cada etapa fenológica del trompillo a través de la microscopía en cuatro muestreos que corresponden a las cuatro estaciones del año.

Materiales y métodos

Recolección de raíz. Las muestras de raíz de *S. elaeagnifolium* Cav. y suelo fueron colectadas en una población de plantas creciendo naturalmente en un lote baldío del área urbana de Ciudad Juárez, Chihuahua, México en las coordenadas de 31° 45' 0" N y 106° 27' 0" O. Tres muestras de raíz y suelo se colectaron mensualmente por cada temporada a una profundidad no mayor a 15 cm. Las raíces secundarias más delgadas y cercanas de la raíz principal, fueron colocadas dentro de bolsas plásticas con zíper y transportadas en un contenedor con hielo para evitar su desecación. Al llegar al laboratorio las muestras de raíz se almacenaron dentro del refrigerador a 5 °C por un lapso no mayor a 10 días. El suelo libre de raíces se transportó de igual manera que las raíces y fue usado inmediatamente para determinar el porcentaje de humedad por cada estación del año por medio del secado al horno (110 °C × 24 h). El laboratorio de climatología y calidad del aire, de la Universidad Autónoma de Ciudad Juárez proporcionó los datos del porcentaje de humedad relativa, temperatura ambiental, y precipitación total en milímetros en el año 2014.

El muestreo inició en el año 2014 durante el invierno (5 de febrero) y se continuó en la siguiente estación de primavera (10 de mayo), verano (23 de julio) y concluyó en otoño con su fecha correspondiente de 10 de noviembre.

Preparación de doble tinción de la raíz. El procedimiento de tinción de raíz se realizó con el método de [Phillips & Hayman \(1970\)](#) y fue modificado para visualizar y evaluar la colonización de los hongos endófitos (HMA y HOS) quienes fueron teñidos con azul de tripano y sudan IV. El azul de tripano fue para teñir la pared celular de los hongos y el sudan IV para teñir de rojo a los lípidos contenidos en las vacuolas de los hongos en estudio. En hifas hialinas donde el hongo carece de pared celular, el color rojo de los cuerpos de lípidos ayuda a visualizar en forma lineal a lo largo de las hifas ([Barrow 2003](#)). La preparación de un litro de tinción con azul de tripano fue con 0.5 g de azul de tripano, 500 ml de glicerol, 500 ml de ácido láctico, se mezcló la solución y se conservó en un frasco ámbar a temperatura ambiente. La tinción de sudan IV, consiste en combinar 3.0 g de sudan IV, con 740 ml de etanol (C₂H₆O 96 %), aforar a un litro con agua destilada y agitarse para conservarse en un frasco ámbar a temperatura de cuarto. Para la solución de doble tinción se agregó 100 ml de cada solución de azul de tripano y 100 ml de sudan IV ([Barrow & Aaltonen 2001](#)). Todas las raíces fueron teñidas con esta dual tinción para observar a las estructuras de los hongos de los HMA y HOS.

Proceso de tinción de las raíces. Las raíces colectadas fueron lavadas con abundante agua corriente para eliminar el suelo de las raíces y fueron disectadas en fragmentos no mayores a 1 cm. Raíces sanas fueron seleccionadas al azar y se colocaron en un tubo de ensaye de vidrio con la solución de hidróxido de potasio (KOH) al 10 %, los cuales después se pasaron a baño maría a una temperatura de 32 °C durante 15 minutos. Las raíces se enjuagaron con agua corriente para retirar el exceso de KOH, y después se clarificaron con peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 10 % por 10 minutos, seguido de un enjuague con agua, para removerlo ([Phillips & Hayman \(1970\)](#)). Una vez clarificadas las raíces se sumergieron en la solución de la doble tinción y en baño maría a 32 °C por un lapso de tres minutos. Después se enjuagaron con agua corriente y se dejaron reposar por 24 horas en ácido acético glacial (CH₃COOH) al 5 %.

Cuantificación de colonización. Segmentos de raíces (8 segmentos, 1.0 cm de largo) con seis repeticiones con un

total de 48 segmentos por temporada fueron colocados en un portaobjeto en varias gotas de medio para montaje (lacto glicerol). Un cubreobjetos fue colocado sobre las secciones de las raíces y presionado firmemente con un lápiz, para facilitar su observación. Se recorrieron cinco campos visuales de forma vertical por cada fragmento dando un total de 40 campos por laminilla. Se observaron las laminillas al microscopio realizando un recorrido de las raicillas en busca de estructuras que indicaban la colonización micorrízica: (hifas, vesículas y arbusculos) o/y endófito: (microesclerocios, hifas septadas oscuras, hialinas y vesículas). Se evaluó el promedio de estructuras fúngicas de colonización por milímetro (mm) de longitud de raíz. La magnificación fue a 100x y fue realizado con microscopio Nikon Eclipse Ni-U (modelo: MQS32000. New York, EUA) usando óptico de contraste interdiferencial (DIC, por sus siglas en inglés) unido a una cámara digital tipo alta resolución DS-F12-U3 (modelo: MQA11020. New York, EUA) y el software ProScan III.

Análisis estadístico. Se realizó un análisis de varianza para un diseño completamente al azar y así detectar diferencias entre las estructuras de ambos hongos con su hospedero en las diferentes estaciones del año. Las variables dependientes fueron las estructuras de los hongos y los factores de estudio fueron cada estación del año. El tamaño de muestra (n) fue variable, ya que la aparición y detección de las estructuras fúngicas varió entre 12 a 32, con un promedio de n = 19. La comparación de medias fue con la prueba de Tukey al $P \leq 0.05$ y fue utilizado para determinar la mejor respuesta en la colonización total de las estructuras y entre el número de estructuras por mm de longitud de raíz de los hongos ensayados. Los datos fueron analizados con el software SPSS v25.0 para Windows.

Resultados

Muestreo de raíces en la estación de invierno. Las células de las raíces del trompillo fueron colonizadas por estructuras de ambos hongos en forma inter e intracelular ([Figura 1](#)). Los HOS presentaron sus estructuras características, tales como hifas septadas melanizadas, hifas intracelulares hialinas, vesículas y microesclerocios, mientras los HMA mostraron hifas cenocíticas lineales intracelulares y enrolladas o en racimos además de cuerpos lipídicos. La colonización total de los HOS en las raíces mostró valores promedios de 50.9 ± 5.7 por mm de longitud de raíz, y los HMA fueron de 22.2 ± 3.4 mm ([Tablas 1, 2](#)). Los septos de las hifas que son típicas de los HOS fueron visibles ([Figura 1A](#)).

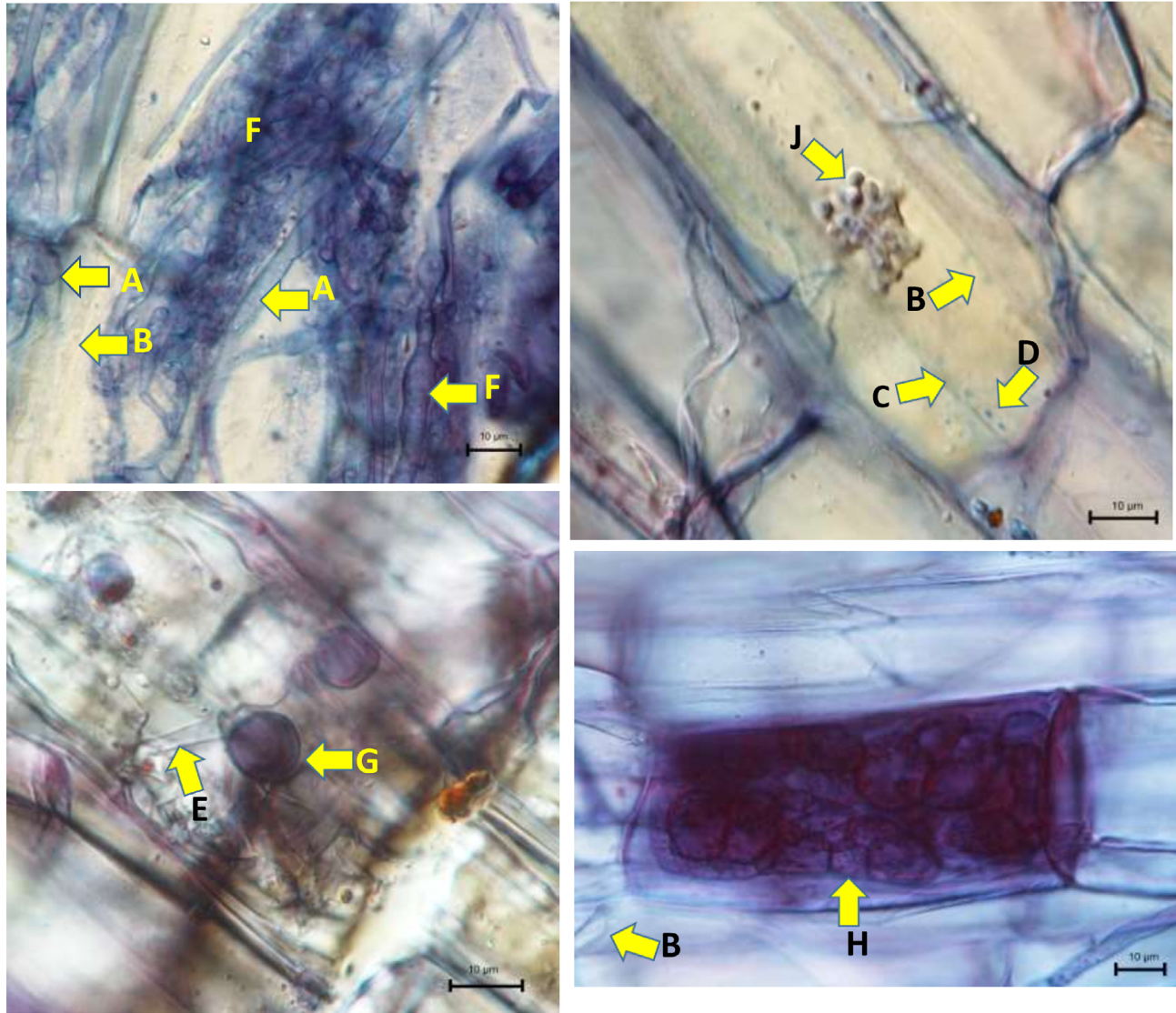


Figura 1. Colonización simultánea de hongos micorrícicos y hongos septados endofíticos en raíces de *S. elaeagnifolium* en la estación de invierno. A) hifa septada de los hongos endofíticos mostrando leve tinción con azul de tripano de su pared celular. B y C) Hifa interna sin pared celular visible. D) hifa con pared hialina y arreglo en línea de vacuolas con lípidos. E) hifa intracelular hialino de HOS conectadas a vesículas llenas de lípidos. F) Micelio teñido de HOS mostrando su atípica forma cargada de lípidos. G) cuerpo de lípidos. H) Microesclerocio melanizado son llenados con formas irregulares de cuerpos de lípidos mostrando el color rojo de la tinción del sudan IV. J) Un racimo de hifas de HMA con cuerpos esféricos de lípidos. Fotografías: José Ángel Álvarez Olivares.

La tinción de la pared celular varió desde un azul fuerte, ligero o hialino al ojo humano. La hifa hialina indica la más mínima deposición de pared celular, casi a nivel de membrana, la cual fue considerada en su fase activa (Figuras 1B, C). Las vacuolas teñidas ligeramente de azul son observadas en forma lineal a lo largo de las hifas hialinas (Figura 1D). Las vesículas de forma circular estuvieron unidas a hifas hialinas dentro de la célula de la raíz (Figura 1E). La morfología de la hifa fue variable, ya que en ocasiones era

de un diámetro continuo, uniforme y en otras tomaban formas atípicas, es decir amorfas con diámetros diferentes en algunas secciones (Figura 1F). El sudan IV tiñó los lípidos de color púrpura en lugar de rojos, contenidos en las vacuolas del micelio de los hongos (Figura 1G). En la Figura 1H, el micelio se observa apretadamente empaquetados dentro de la célula, formando así las estructuras de reposo o inactivas llamados microesclerocios. La imagen muestra cuerpos redondos llenos de lípidos en forma de racimos unidos a

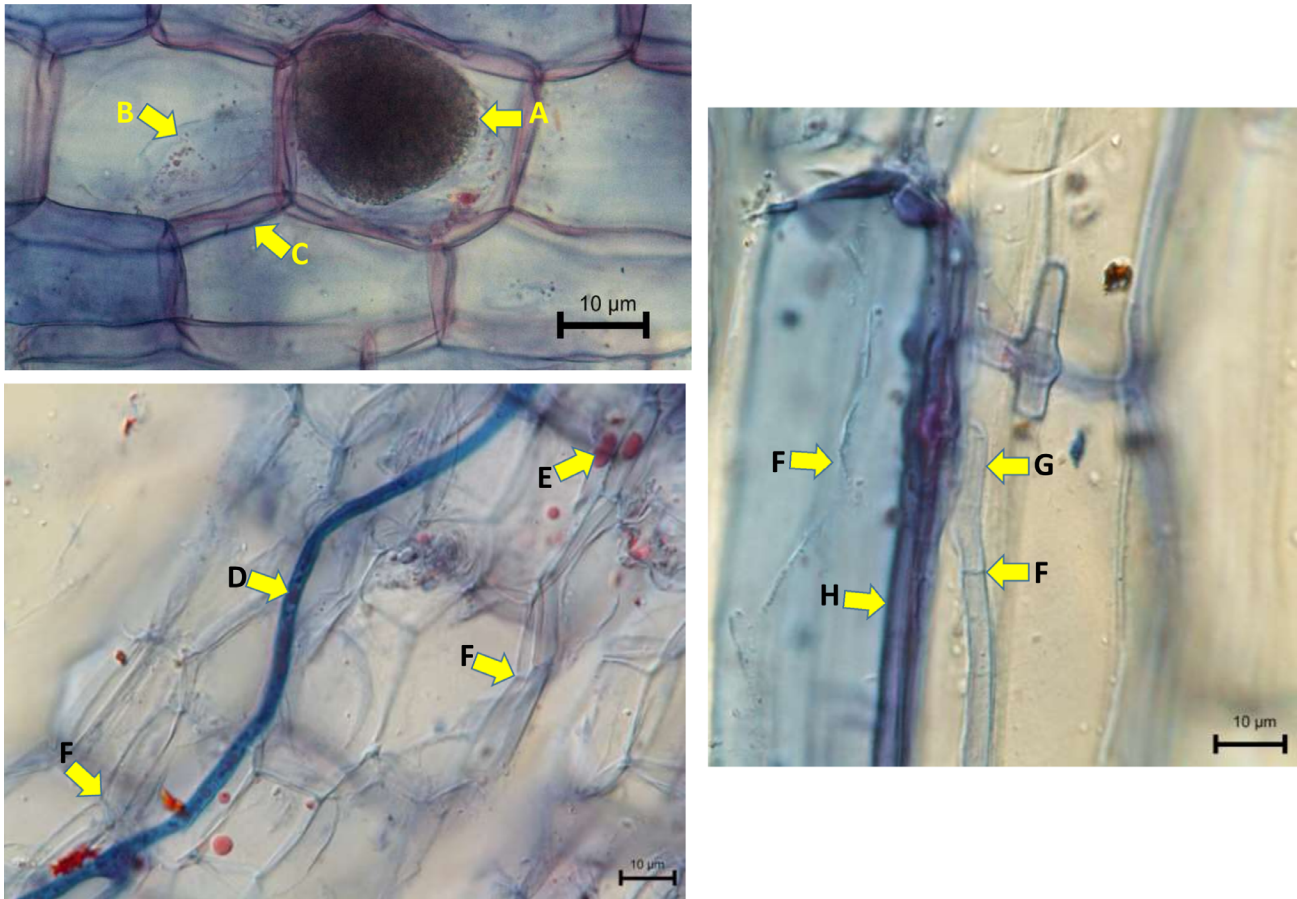


Figura 2. Estructuras de HOS y HMA colonizando inter o intracelular con el córtex de las raíces de *S. elaeagnifolium* en la temporada de primavera. A) Arbúsculos de HMA tipo ‘Arum’ ocupando casi todo el espacio de las células de la raíz. B) Arbúsculo flácido, después de concluir su actividad fisiológica. C) Alta densidad de hifas aseptadas en forma de red, rodeando la pared celular vegetal, típico de la colonización Tipo ‘Arum’. D) Hifa mostrando la fuerte tinción de azul de tripano con cuerpos lipídicos. E) Lípidos teñidos con sudan IV contenidos en hifas hialinas septadas. F) Hifa *hialina* septada de los HOS en etapa activa. G) Hifa modificada parecido a un tipo apresorio. H) hifa típica melanizada de color oscuro de los HOS teñidos con azul de tripano. Fotografías: José Ángel Álvarez Olivares.

hifas pigmentadas con azul de tripano a quien se le registró como estructura de los HMA (Figura 1J).

Muestreo de raíces en la estación de primavera. Se observó el inicio de estructuras activas de la colonización del tipo ‘Arum’ (Figura 2A) de los HMA y continúan las fases activas de los HOS en las células radiculares del trompillo en la estación de primavera. Las células adyacentes contienen rastros de arbúsculos (Figura 2B) mientras el tipo ‘Arum’ están activos justo en la formación de los nuevos brotes del trompillo. Esta etapa fenológica supera significativamente la asociación micorrízica total (31.5 ± 3.2 por mm de longitud de raíz) a la observada en la estación del invierno (22.2 ± 3.4 por mm; Tabla 1). Una amplia red de micelio coloniza rodeando todas las células vegetales y

conectándose con el arbúsculo tipo ‘Arum’ (Figura 2C). Las asociaciones de los HOS fueron mayores significativamente en primavera, pero son estadísticamente similares con la estación de invierno (Tabla 2). Sin embargo, se observan sus estructuras como una hifa septada de los HOS fuertemente teñida con azul de tripano con corpúsculos de gránulos de lípidos (Figura 2D) o bien una densa red de hifas septadas hialinas en forma intra o intercelular con o sin lípidos en las células corticales de la raíz (Figuras 2E, F). La Figura 2G muestra una estructura parecido a la de un apresorio como la modificación de la hifa septada que hace contacto con la pared y membrana de la célula de trompillo. Simultáneamente hay deposición de melanina en las hifas cercanas que tiñe fuertemente con azul de tripano que caracterizan el color oscuro de los HOS (Figura 2H).

Muestreo de raíces en la estación de verano. Las microscopias realizadas en verano utilizando las muestras de raíces de trompillo (Julio 22) continúan con la presencia de ambos tipos de hongos en su hospedero. El promedio de longitud de raíz por mm de colonización total de los HOS fue de 32.1 ± 2.6 y para los HMA de 17.4 ± 1.7 (Tablas 1, 2). Los tres tipos de estructuras encontradas en HMA fueron las hifas cenocíticas, vesículas y arbuscúlos. La hifa no septada típica de una colonización de arbuscúlos tipo ‘París’ fue prominente dentro de una célula vegetal, quien tuvo la habilidad de empaquetarse ocupando casi toda la célula (Figura 3A). Otras hifas hialinas que escapan a la tinción colonizan intercelularmente conectando las células (Figura 3B). Vesículas prominentes en forma esférica acumulando lípidos (Figura 3C) y vesículas ovaladas-aplanadas (fuera de enfoque) son unidas a los extremos de las hifas (Figura 3D) consideradas como estructuras de HMA. Como evidencia de la presencia de los HOS se encontraron hifas septadas hialinas intracelulares con divisiones o intervalos irregulares por tabiques o paredes transversales que dividen a las hifas en células corticales de la raíz (Figura 3E). Aunque el micelio es hialino, se logra observar ligeramente una línea de lípidos donde los HOS acumulan fuentes de carbono (Figura 3F). Se requirió la tinción de sudan IV para teñir los cuerpos de lípidos y de esta manera con una examinación cuidadosa fue posible rastrear las redes finas de hifas como la continua asociación inter o intracelular. Fue común que las hifas tiñeran o no de color azul y se distinguiera las que rodeaban la pared celular fueran las no septadas (Figura 3G) y las intracelulares correspondían a las hifas septadas hialinas (Figuras 3E-F, H).

Muestreo de raíces en la estación de otoño. En la estación de otoño, siguió consistente el tipo ‘París’ de las micorrizas arbusculares con micelio intracelulares en forma de

espiral que ocuparon un gran espacio de la célula vegetal (Figura 4A). Aunque el micelio fue positivo para la tinción de azul de tripano, la tinción roja de lípidos con sudan IV no tuvo buena respuesta. Sin embargo, corpúsculos de lípidos sin tinción fueron observados a lo largo del micelio no septado (Figura 4B). Una hifa emergiendo entre dos células se conecta con la estructura tipo ‘Arum’, muy próxima a la célula de la raíz que contiene el tipo ‘París’ (Figura 4C). Las mismas muestras de raíz demostraron las estructuras de arbuscúlos del tipo ‘Arum’ (Figura 4D) asociada a una red intercelular rodeando cada célula vegetal (Figura 4E). En las muestras de las raíces en otoño, se observa que la colonización total de los HMA fue la más baja comparada con el resto de las estaciones (Tabla 1). Sin embargo, colonización total y la cantidad de hifas septadas, vesículas y microesclerocios de los HOS se incrementaron significativamente (Tabla 2). Los HOS hacen presencia en todas sus formas desde micelio melanizado (Figura 4F) conteniendo cuerpos de lípidos (Figura 4G), iniciando microesclerocios (Figura 4H), e hifas hialinas fisiológicamente activas (Figura 4J). No obstante, las tinciones positivas de la pared celular con azul de tripano de las hifas septadas dentro de las células (Figura 4K) podrían indicar el inicio de su dormancia. Al momento de la toma de la muestra de raíces, el suelo registró una humedad del 4.50 %, (Tabla 3). Las tinciones de las raíces mostraron las colonizaciones micorrízicas del tipo ‘Arum’ y ‘París’ y la decadencia de las fases activas (hifas hialinas) de los HOS.

En general, de acuerdo con el análisis de varianza para las micorrizas arbusculares, se detectó efecto significativo para hifas entre épocas del año ($F = 8.036$, $P = 0.001$). El efecto de la estación no fue significativo para el número de vesículas ($F = 1.446$, $P = 0.242$). También no se detectó efecto significativo para los arbuscúlos entre estaciones ($F = 1.581$, $P = 0.204$). El resultado del análisis de va-

Tabla 1. Promedio del número de estructuras de asociación micorrízica arbuscular por milímetro de longitud de raíz de *S. elaeagnifolium* durante las cuatro temporadas del año.

Época	Estructuras de asociación micorrízica			
	Colonización total	Hifas	Vesículas	Arbuscúlos
Invierno	$22.2 \pm 3.4^b \dagger$	9.8 ± 1.0^b	5.2 ± 2.4^a	5.1 ± 1.5^a
Primavera	31.5 ± 3.2^a	18.4 ± 0.9^a	4.0 ± 0.9^a	7.0 ± 2.0^a
Verano	17.4 ± 1.7^{bc}	17.4 ± 1.7^a	14.2 ± 3.8^a	14.3 ± 3.8^a
Otoño	12.5 ± 1.9^c	12.9 ± 1.9^b	8.9 ± 4.3^a	8.4 ± 4.1^a

† Las medias y error estándar con letras diferentes son significativamente diferentes para las épocas del año (Tukey 0.05).

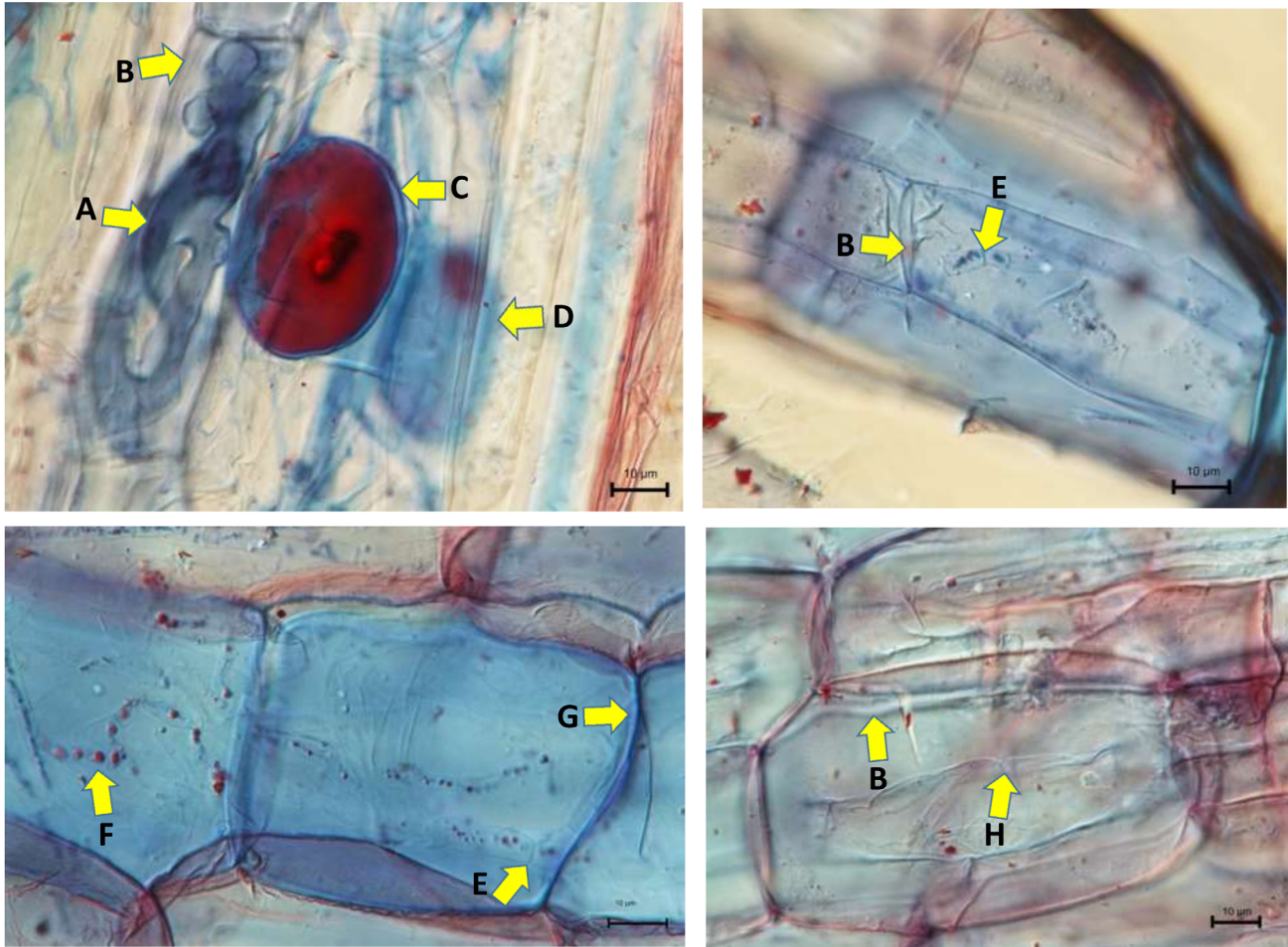


Figura 3. Presencia de ambas asociaciones fúngicas HMA y HOS en el córtex de las raíces de *S. elaeagnifolium* en la temporada de verano. A) Micorrizas arbusculares con colonización tipo ‘Paris’, ocupando casi todo el espacio de la célula vegetal. B) Hifas hialinas intercelulares conectando las células. C) Vesículas esféricas con lípidos y D) vesícula ovalada-aplanada formándose en el extremo de las hifas del hongo micorrícico. E) Hifas hialinas septadas intracelulares en la fase activa con corpúsculos de lípidos con respuesta positiva al colorante azul de tripano. F) Hifas septadas intracelulares distinguibles solamente como un arreglo lineal de cuerpos de lípidos teñidos con sudan IV en el córtex de la raíz. G) Hifas aseptadas teñidas con azul de tripano rodeando las células del córtex de la raíz. H) Hifas hialinas septadas intracelulares vacías de lípidos en la fase activa. Fotografías: José Ángel Álvarez Olivares.

rianza para los HOS, mostro diferencia significativa para hifas septadas entre épocas del año ($F = 7.555, P = 0.001$) como también para el número de vesículas se encontró efecto significativo ($F = 8.024, P = 0.001$). No se detectó efecto significativo para hifas hialinas entre estaciones ($F = 1.321, P = 0.28$). En contraste, para microesclerocio el efecto entre épocas del año fue altamente significativo ($F = 6.172, P = 0.004$).

Discusión

Los resultados indican que la dinámica de estructuras desarrolladas tanto de los hongos septados oscuros (HOS)

como de las micorrizas arbusculares fue variable en cada estación del año. Es evidente que los HOS y los HMA compartieron simultáneamente las células radiculares de su hospedero vegetal en cada estación del año en una zona urbana del Desierto Chihuahuense. En la estación de invierno, las estructuras de los HOS en las raíces inician con la transición de la etapa de estructuras en reposo (microesclerocios) a la activa (hifas hialinas) justo en la etapa de dormancia del trompillo mientras que los HMA están en la etapa de micelio. Las hifas hialinas de los HOS, indica que la pared celular de la hifa es muy delgada, debido a que la reacción del azul del tripano con los componentes de la pared celular es mínima. Resultados similares fueron ob-

Endomicorrizas en trompillo

Tabla 2. Promedio del número de estructuras de asociación de hongos endofíticos septados oscuros por milímetro de longitud de raíz de *S. elaeagnifolium* durante las cuatro temporadas del año.

Época	Estructuras de asociación de hongos septados oscuros				
	Colonización total	Hifas sep.	Vesículas	Hifas hialinas	Microesclorocios
Invierno	50.9 ± 5.7 ^{ab} †	23.1 ± 2.4 ^b	13.0 ± 3.8 ^b	5.6 ± 1.3 ^a	3.7 ± 0.9 ^c
Primavera	64.2 ± 7.2 ^a	24.7 ± 2.1 ^b	9.0 ± 3.2 ^b	9.8 ± 1.5 ^a	9.8 ± 2.3 ^{ab}
Verano	32.1 ± 2.6 ^b	32.1 ± 2.6 ^b	11.8 ± 3.4 ^b	9.6 ± 1.1 ^a	5.0 ± 0.8 ^c
Otoño	59.8 ± 10.8 ^a	59.8 ± 10.8 ^a	47.4 ± 9.1 ^a	4.3 ± 0.7 ^a	15.9 ± 3.9 ^a

† Las medias y error estándar con letras diferentes son significativamente diferentes para las épocas del año (Tukey 0.05).

servados en las raíces de *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. en la zona árida del sureste de los EUA ([Barrow & Aaltonen 2001](#)). Dentro de la célula, el hongo modifica su pared celular a muy delgada casi a nivel membrana, que podría indicar una evidencia de una colonización inter e intracelular en las raíces del trompillo. Las hifas hialinas, es la fase activa de los HOS que posiblemente le confiere cierta flexibilidad para contener diferentes tamaños de cuerpos de lípidos ([Barrow 2003](#), [Lucero et al. 2008](#)).

En el presente estudio se registraron las variables dependientes de estructuras de los hongos por estaciones del año según los muestreos realizados, pero no se midieron a diferentes humedades relativas, humedad del suelo o eventos de precipitación pluvial variados dentro de cada estación del año. Por lo que la información climática y de suelo mostrada en la [Tabla 3](#), es de apoyo en la explicación científica de la detección de estructuras fúngicas que es la relevancia del estudio. Por ejemplo, los valores de la temperatura en invierno con una máxima de 8 °C y una mínima de 3 °C, la humedad relativa (58 %) y la humedad del suelo con 1.5 % puede especularse que esté relacionada con la actividad de ambos hongos y la fenología de la planta.

La presencia de la colonización dentro de las raíces de los MA tipo ‘Arum’ y el aumento de las hifas hialinas en los HOS demuestran que la asociación de estos hongos es simultánea con las raíces del trompillo en la estación de primavera. Los arbusculos son estructuras activas típicas de la asociación micorrízica arbuscular. El micelio de los HMA y de los HOS son estructuras filamentosas características en la etapa vegetativa de la mayoría de los hongos que conectan la planta con el suelo y que parecen tener relevancia en la sobrevivencia de las plantas en condiciones de elevado estrés ambiental ([George et al. 1992](#), [Smith & Read 2008](#), [Tahtamouni et al. 2016](#), [De Oliveira et al. 2019](#), [Quiroga et al. 2020](#)). La acumulación de lípidos en el micelio hialino indica que los HOS están involucrados en la translocación del carbono con su hospedero ([Barrow & Aaltonen 2001](#)). La formación de un apresorio en la superficie de la célula de trompillo sugiere que es la forma de entrada o infección de los HOS tal como lo hacen los HMA. [Muthukumar & Sathya \(2017\)](#) observaron esta estructura como una forma común de colonización ‘peg’ de los HMA (Gigasporaceae) penetrando las células rizodermales de

Tabla 3. Condiciones ambientales al momento de la toma de muestra de raíces de *S. elaeagnifolium* en la zona urbana en las cuatro temporadas de invierno, primavera, verano y otoño del 2014 en Ciudad Juárez, Chihuahua, México.

Época	Fecha	T (°C) máxima	T (°C) mínima	Humedad relativa (%)	Humedad suelo (%)	Precipitación (mm)
Invierno	5 febrero	8	3	58	1.5	0
Primavera	10 mayo	32	14	19	2.20	0
Verano	23 julio	36	21	90	3.00	0.08
Otoño	10 noviembre	26	11	63	4.50	1.55

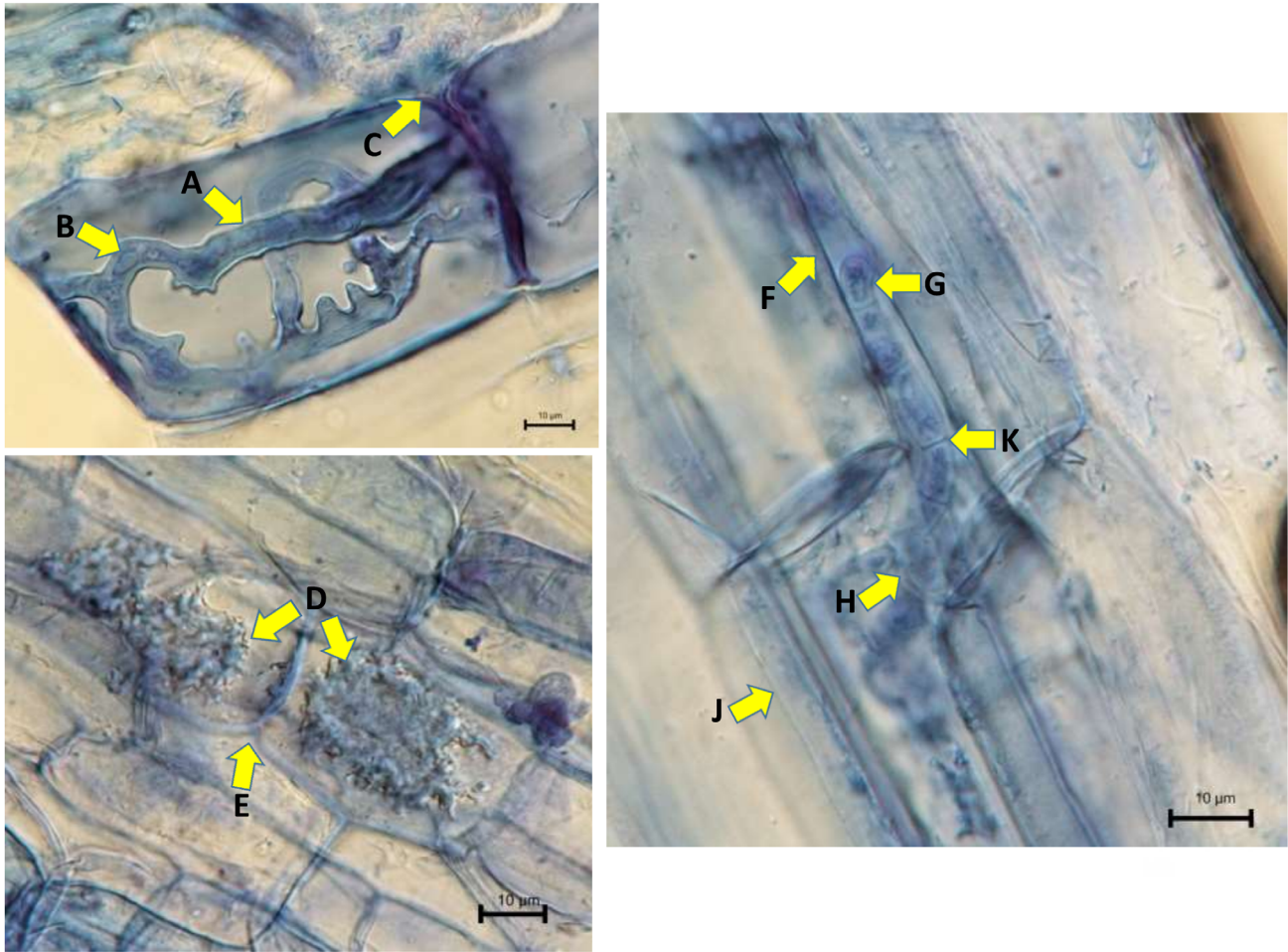


Figura 4. Micorrizas arbusculares con colonización tipo ‘Paris’ y ‘Arum’ y endófitos septados oscuros en la temporada de otoño. A) Colonización tipo ‘Paris’. B) Hifa no septada de HMA conteniendo cuerpos lipídicos. C) Hifa emergiendo entre dos células conectándose con arbusculo tipo ‘Arum’. D) Colonización de arbusculos intracelulares tipo ‘Arum’. E) Hifas típicas intercelulares de la colonización tipo ‘Arum’. F) Hifa septada melanizada oscuro típica de los HOS. G) Hifa de HOS conteniendo cuerpos de lípidos. H) Inicio en la formación de microsclerocios como un indicador de los principios de la dormancia de los HOS. J) Hifa hialina septada con trazas de cuerpos de lípidos. K) Hifa septada con tinciones positivas al azul de tripano. Fotografías: José Ángel Álvarez Olivares.

Solanum nigrum L. La colonización intracelular de los HOS invadiendo la célula radicular del trompillo, podría atribuirse a que no tiene funciones fitopatogénicos, ya que las plantas fenotípicamente están sanas. La falta de microsclerocios y el aumento de transición de las hifas melanizadas a las hialinas en los HOS pudo ser causado por el cambio de la fase dormante a la actividad fotosintética del trompillo. En esta estación de primavera se registraron 32 °C de temperatura, 19 % de humedad relativa y la humedad en el suelo en un 20 %.

Los arbusculos en los HMA y la presencia de hifas hialinas en los HOS representan evidencias de asociación entre estos hongos y las raíces del trompillo en la estación

de verano. Los HMA mostraron sus vesículas, micelio y colonización del tipo ‘Paris’. La colonización del tipo de ‘Paris’ es común en plantas silvestres y es caracterizada por hifas intracelulares empaquetadas sin hifas intercelulares (Smith & Read 1997, Fonseca *et al.* 2009). Los HOS con sus hifas hialinas septadas intracelulares contienen más cuerpos de lípidos alineados a lo largo de las hifas y ausencia de microsclerocios. La diversidad de la distribución de las estructuras fúngicas en las raíces coincide con la etapa pico de necesidades esenciales del trompillo. En las condiciones ambientales del verano, el trompillo está en plena multiplicación vegetativa con más actividad fotosintética, producción de flor y fecundación (Khare 2007). El

alto nivel de colonización de los HMA (hifas, vesículas y arbusculos) y de HOS (hifas septadas, melanizadas y numerosos esclorocios) son observados en la etapa de floración de *Helianthus tuberosum* L. en condiciones áridas del Argentina ([Di Barbaro et al. 2017](#)). En las temperaturas máximas de verano como la de primavera (36 °C y 32 °C respectivamente), fueron más notorias las hifas hialinas con gránulos de lípidos en los HOS y con la formación de vesículas prominentes en tamaño y morfología diversa en HMA. La morfología diversa de las vesículas en las raíces de *Helianthus tuberosus* L. se le atribuye a la colonización de diversas especies o géneros de HMA ([Di Barbaro et al. 2017](#)). [Ray et al. \(2019\)](#) concluyeron, por ejemplo, que los cambios en los contenidos de lípidos es una clave estratégica adoptada por los HOS de la familia de *Serendipitaceae* para aliviar la falta de fósforo.

Las condiciones ambientales de otoño indican que los HOS incrementan su colonización y sus estructuras inician sus fases de reposo, mientras que los HMA presentan aun estructuras activas en las raíces del trompillo en la etapa de maduración del fruto. Al momento de la toma de muestras de las raíces, la humedad del suelo fue 4.50 % y con la tendencia a la baja de la temperatura, la colonización simultanea del tipo 'Arum' y 'París' fueron observadas ([Fisher & Jayachandran 2005](#), [Smith & Read 2008](#)). [Armenta-Calderón et al. \(2019\)](#) encontraron que la colonización de los HMA varía entre las estaciones del año y está relacionado a la temperatura, humedad del suelo y del genotipo de las plantas nativas en el desierto Sonorense. La colonización micorrízica arbuscular tipo 'Arum' es frecuente en cultivos agrícolas y se forma a partir de hifas que se dividen dicotómicamente, invaginándose por la membrana plasmática de las células corticales. La colonización tipo 'París' es observada en plantas silvestres y se empaqueta dentro de la célula donde ambas realizan su actividad simbiótica en el intercambio de nutrientes con la planta ([Urcelay et al. 2005](#)). La presencia de ambos tipos de colonización de los MA fue asociada con las etapas de maduración de los frutos y con el típico amarre fuerte de los frutos, aun cuando el trompillo esta senescente. Los cultivos inoculados con HMA incrementan significativamente la absorción de fósforo y otros minerales que contribuyen a la producción de frutos con nutrientes balanceados que evitan su caída prematura ([Ortas 2018](#)). Géneros de HMA son biofertilizantes potenciales como fuente de fósforo en campos agrícolas ([Balestrini et al. 2020](#)) y son proveedores de nitrógeno en diferentes ecosistemas ([Ray et al. 2019](#)) o micronutrientes en suelos marginados ([Cardoso & Kuyper, 2006](#)). En contraste, las fases activas de los

HOS van disminuyendo e inician la formación de los microesclorocios. Esto es influenciado por las bajas temperaturas tanto en otoño como en invierno y coincide con la declinación gradual de la actividad en la planta de trompillo. Las hifas se oscurecen porque es algo característico de los HOS debido a la acumulación de melanina la cual las protege de la deshidratación ([Jumpponen & Trappe, 1998](#), [Barrow & Aaltonen, 2001](#), [Di Barbaro et al. 2017](#)).

En general, lo más sorprendente fue la colonización interna de múltiples estructuras tanto de hongos septados como aseptados en las células de las raíces durante el ciclo de vida de las plantas saludables de trompillo en las condiciones extremas de sequía y temperaturas en el Desierto Chihuahuense. La presencia también de los HOS en las plantas nativas de *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. juega un papel relevante en su adaptación a las condiciones de baja temperatura y extrema aridez en la Antártica ([Hereme et al. 2020](#)). En las estaciones de primavera, verano y otoño, las plantas en campo no mostraron síntomas de enfermedad, lo cual sugiere que la red de micelio hialinos intracelular de los HOS tiene una función ecológica significativa con su hospedero ([Mandyam & Jumpponen 2005](#), [Reyes-Jaramillo et al. 2020](#)). Similarmente, plantas micropropagadas exitosamente *in vitro* de *Atriplex* spp. y *Bouteloua eriopoda* (Torr.) Torr. son asociadas con la colonización asintomática de HOS ([Barrow & Osuna 2002](#), [Lucero et al. 2008](#), [Lucero et al. 2011](#)).

[Muthukumar & Sathya \(2017\)](#), fueron los primeros en reportar que *S. elaeagnifolium* era una especie micotrófica. Ellos observaron que las raíces presentaban solo una colonización micorrízica tipo 'París', pero con la ausencia de la típica micorriza tipo 'Arum' en diferentes sitios de ecosistemas tropicales. Los arbusculos capturados en nuestras imágenes valida que el trompillo es en efecto una especie micotrófica, pero es el primero en reportar la colonización tipo 'Arum' durante las estaciones de primavera y otoño en condiciones áridas. La dual colonización fúngica revelada por los resultados contrasta con sus observaciones en sus raíces teñidas solo con azul de tripano donde eran cuatro veces más colonizadas por los HMA que los HOS. Aunque [Muthukumar & Sathya \(2017\)](#) reportan que es una especie micorrízica, no muestran detalles de las estructuras morfológicas de los HMA en *S. elaeagnifolium*. Asimismo, este estudio revela la presencia de los HOS con hifas hialinas inter o intracelulares con o sin cuerpos lipídicos observadas mediante contraste interdiferencial y la doble tinción (azul de tripano y sudan IV), lo que podría indicar que los HOS

fueron subestimados por [Muthukumar & Sathya \(2017\)](#). Esto coincide con lo reportado por [Yu *et al.* \(2001\)](#), quienes afirman que las hifas hialinas (pérdida parcial o total de la pared celular) que ocurre en la colonización de los HOS puede ser ignorado, debido que son difícil de detectar. La presencia de microesclerocios en los HOS fue asociada más a la etapa dormante o relativamente inactiva del hospedero que podría indicar su fase inactiva y para las micorrizas sería la ausencia de arbusculos. Las estructuras más activas de los hongos endofíticos como las hifas hialinas y los arbusculos en los HMA fueron consistentes en todas las estaciones. La colonización de ambos hongos sugiere que podrían tener alguna función ecológica complementaria posiblemente relacionada con la fisiología del hospedero y con las condiciones ambientales en las que habita ([Hereme *et al.* 2020](#)). Los HOS pueden incrementar la absorción de minerales de las plantas tal como lo realizan los HMA ([Gasoni & De Gurfinkel 1997](#)) y hacer simbiosis con diferentes plantas que mejoran el crecimiento, su reproducción y las protegen contra factores abióticos y bióticos en diferentes ecosistemas ([Saikkonen *et al.* 2016](#), [Li *et al.* 2019](#), [Zuo *et al.* 2020](#)). Los resultados de este estudio se suman a los escasos estudios sobre la interacción conjunta de los HMA y HOS en plantas de zonas áridas.

En conclusión, este es el primer reporte en describir la dinámica estacional de las micorrizas arbusculares con la co-ocurrencia de hongos endofíticos septados oscuros en relación con la fenología de *Solanum elaeagnifolium* en lotes abandonados en una zona urbana del Desierto Chihuahuense. Además, es relevante mostrar el primer informe de la presencia de colonización tipo 'Arum' asociado a trompillo en una región árida. Las consistentes asociaciones fúngicas encontradas durante el ciclo de vida del trompillo sugieren que ellos tienen una función ecológica significativa. En futuras investigaciones estas asociaciones fúngicas podrían tener el potencial colonizar a cultivos agrícolas, plantas propagadas tradicionalmente o *in vitro* que podrían auxiliar en el establecimiento y desarrollo tanto en invernadero como en condiciones de campo de producción comercial orgánica. Debido a la importancia ecológica, las técnicas moleculares serían esenciales para detectar la diversidad de especies en los HMA y los HOS. Como posible perspectiva, sería importante determinar si los HOS están participando en la síntesis de varios alcaloides en el trompillo que son tóxicos para algunos herbívoros u otros metabolitos con propiedades medicinales en la región de Chihuahua, México.

Agradecimientos

A José Ángel Álvarez Olivares, por la colecta de las muestras en campo, registro de los datos y la toma de fotos. A Ari Jumpponen (Kansas State University) por el apoyo en describir las estructuras morfológicas de los hongos. A Jerry Barrow (USDA-ARS-New México) por haber compartido sus experiencias sobre las asociaciones de los hongos endofíticos con plantas del Desierto Chihuahuense. Se agradece a los editores de la revista y revisores anónimos que fortalecieron este artículo.

Literatura citada

- Ali AH, Radwan U, El-Zayat S, El-Sayed MA. 2018. Desert plant-fungal endophytic association: The beneficial aspects to their hosts. *Biological Forum-An International Journal* **10**: 138-45.
- Armenta-Calderón AD, Moreno-Salazar SF, Furrázola-Gómez E, Ochoa-Meza A. 2019. Arbuscular mycorrhiza, carbon content and soil aggregation in Sonoran Desert plants. *Spanish Journal of Soil Science* **9**: 42-53. <https://doi.org/10.3232/SJSS.2019.V9.N1.03>
- Aslani F, Juraimi AS, Ahmad-Hamdani M S, Alam M A, Hasan MM, Hashemi FSG, Bahram M. 2019. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant invasion trajectory. *Plant and Soil* **441**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04127-5>
- Awaydul A, Zhu W, Yuan Y, Xiao J, Hu H, Chen X, Koide RT, Cheng L. 2019. Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowia striata*. *Mycorrhiza* **29**: 29-38 <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0873-5>
- Balestrini R, Brunnetti C, Chitarra W, Nerva L. 2020. Photosynthetic traits and nitrogen uptake in crops: which is the role of arbuscular mycorrhizal fungi? *Plants* **9**: 2-16. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9091105>
- Barrow JR. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern U.S.A. rangelands. *Mycorrhiza* **13**: 239-247. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0222-0>
- Barrow JR, Osuna P. 2002. Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *Journal Arid Environment* **51**: 449-459. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0925>
- Barrow JR, Aaltonen RE. 2001. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots

- by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. *Mycorrhiza* **11**: 199-205. DOI: <https://doi.org/10.1007/s005720100111>
- Barrow JR, Havstad KM, Mccaslin BD. 1997a. Fungal root endophytes infourwing saltbush, *Atriplex canescens*, on arid rangelands of Southwestern USA. *Arid Soil Research and Rehabilitation* **11**: 177-185. DOI: <https://doi.org/10.1080/15324989709381470>
- Barrow JR, Havstad KM, Hubstenberger J, McCaslin BD. 1997b. Seed-borne fungal endophytes on fourwing saltbush, *Atriplex canescens*. *Arid Soil Research and Rehabilitation* **11**: 307-314. DOI: <https://doi.org/10.1080/15324989709381484>
- Bertolini V, Montaña NM, Salazar-Ortuño B L, Chimal-Sánchez E, Varela L. 2020. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en plantaciones de café (*Coffea arabica*) del volcán Tacaná, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* **127**: e1602. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1602>
- Boyd JW, Murray DS, Tyrl RJ. 1984. Silverleaf nightshade, *Solanum elaeagnifolium*, origin, distribution, and relation to man. *Economic Botany* **38**: 210-217. <https://doi.org/10.1007/BF02858833>
- Braun K, Romero J, Liddell C, Creamer R. 2003. Production of swainsonine by fungal endophytes of locoweed. *Mycological Research* **107**: 980-988. DOI: <https://doi.org/10.1017/S095375620300813X>
- Cardoso IM, Kuyper TW. 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **116**: 72-84. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2006.03.011>
- Chowański S, Adamski Z, Marciniak P, Rosiński G, Büyükgüzel E, Büyükgüzel K, Falabella P, Scrano L, Ventrella E, Lelario F, Bufo SA. 2016. A review of bio-insecticidal activity of *Solanaceae* alkaloids. *Toxins* **8**: 1-28. DOI: <https://doi.org/10.3390/toxins8030060>
- De Oliveira TC, Uehara HM, Da Silva L D, Tavares GG, Santana LR, Cabral JSR, Souchie EL, Mendes GC. 2019. Produtividade da soja em associação ao fungo micorrízico arbuscular *Rhizophagus clarus* cultivada em condições de campo. *Revista de Ciências Agroveterinárias* **18**: 530-535. DOI: <https://doi.org/10.5965/223811711832019530>
- Di Barbaro G, Andrada H, González- Basso V, Alurralde AL, Del Valle E, Brandán de Weht C. 2017. Micorrizas arbusculares y hongos septados oscuros nativos en topinambur (*Helianthus tuberosus* L.) en Catamarca, Argentina. *Revista de Ciencias Agrícolas*, **34**: 98-106. DOI: <https://doi.org/10.22267/rcia.173402.75>
- Fisher JB, Jayachandran K. 2005. Presence of arbuscular mycorrhizal fungi in South Florida native plants. *Mycorrhiza* **15**: 580-588. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0367-0>
- Fonseca H MAC, Ferreira JIL, Berbara RLL, Zatorre, N. P. 2009. Dominance of Paris-Type morphology on *Mycorrhallus* of *Lunularia Cruciata*. *Brazilian Journal of Microbiology* **40**: 96-101. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1517-838220090001000016>
- Gasoni L, De Gurfinkel BS. 1997. The endophyte *Cladorrhinum foecundissimum* in cotton roots: phosphorus uptake and host growth. *Mycological Research* **101**: 867-870. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0953756296003462>
- George E, Haussler KU, Vetterlein D, Gorgus E, Marschner H. 1992. Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Canadian Journal of Botany* **70**: 2130-2137. DOI: <https://doi.org/10.1139/b92-265>
- Hereme R, Morales-Navarro S, Ballesteros G, Barrera A, Ramos P, Gundel P E, Molina-Montenegro MA. 2020. Fungal endophytes exert positive effects on *Colobanthus quitensis* under water stress but neutral under a projected climate change scenario in Antarctica. *Frontiers in Microbiology* **11**: 1-12. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00264>
- Jumpponen A, Trappe JM. 1998. Dark septate root endophytes: a review with special reference to facultative biotrophic symbiosis. *New Phytologist* **140**: 295-310. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x>
- Khare CP. 2007. *Solanum elaeagnifolium* Cav. *Indian Medicinal Plants* **1890**: 1-1. DOI: https://doi.org/10.1007/978-0-387-70638-2_1515
- Li X, He C, He X, Su F, Hou L, Ren Y, Hou Y. 2019. Dark septate endophytes improve the growth of host and non-host plants under drought stress through altered root development. *Plant Soil* **439**: 259-272. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04057-2>
- Lucero M E, Barrow JR, Osuna P, Reyes I, Duke SE. 2008. Enhancing native grass productivity by co-cultivating with endophyte-laden calli. *Rangeland Ecology and Management* **61**: 124-130. DOI: <https://doi.org/10.2111/06-144R3.1>
- Lucero ME, Unc A, Cooke P, Dowd S, Sun, S. 2011. Endophyte microbiome diversity in micropropagated *Atriplex canescens* and *Atriplex torreyi* var *griffithsii*. *PLoS ONE* **6**: e17693. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017693>
- Maiti P, Mathew R. 1967. Rich sources of solasodine. *Current Science* **36**: 126-126.

- Mandyam K, Jumpponen A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* **53**: 173-189. DOI: <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- Mekki M. 2007. Biology, distribution and impacts of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium* Cav.) EPP0 Bulletin **37**: 114-118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2007.01094.x>
- Muthukumar T, Sathya R. 2017. Endorhizal fungal association and colonization patterns in *Solanaceae*. *Polish Botanical Journal* **62**: 287-299. DOI: <https://doi.org/10.1515/pbj-2017-0016>
- Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology* **83**: 991-1000. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261180>
- Ortas I. 2018. Role of mycorrhizae on mineral nutrition of fruit trees. *Acta Horticulturae* **1217**: 271-284. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1217.34>
- Petigrosso LR, Vignolio OR, Damiano I, Echeverria MM, Colabelli MN, Gundel PE. 2019. Eradication of the fungus epichloë coenophiala from *Schedonorus arundinaceus* (Tall fescue) seeds by interrupting the vertical transmission process. *Ecologia Austral* **29**: 55-62. DOI: <https://doi.org/10.25260/ea.19.29.1.0.764>
- Phillips JM, Hayman DS. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* **55**: 158-IN18. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Porras-Alfaro A, Herrera J, Sinsabaugh RL, Odenbach K J, Lowrey T, Natvig DO. 2008. Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. *Applied and Environmental Microbiology* **74**: 2805-2813. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.02769-07>
- Pryor BM, Creamer R, Shoemaker RA, McLain-Romero J, Hambleton S. 2009. Undifilum, a new genus for endophytic *Embellisia oxytropis* and parasitic *Helminthosporium bornmuelleri* on legumes. *Botany* **87**: 178-194. DOI: <https://doi.org/10.1139/B08-130>
- Quiroga G, Erice G, Aroca R, Zamarréño ÁM, García-Mina JM, Ruiz-Lozano JM. 2020. Radial water transport in arbuscular mycorrhizal maize plants under drought stress conditions is affected by indole-acetic acid (IAA) application. *Journal of Plant Physiology* **246-247**: 153115. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2020.153115>
- Ray P, Abraham PE, Guo Y, Giannone RJ, Engle N, Yang ZK, Jacobson D, Hettich RL, Tschaplinski TJ, Craven KD. 2019. Scavenging organic nitrogen and remodelling lipid metabolism are key survival strategies adopted by the endophytic fungi, *Serendipita vermifera* and *Serendipita bescii* to alleviate nitrogen and phosphorous starvation *in vitro*. *Environmental Microbiology Reports* **11**: 548-557. DOI: <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12757>
- Reyes-Jaramillo I, Montaña NN, Silva-González E. 2020. Hongos endófitos septados, pero no los micorrízicos arbusculares afectan el crecimiento temprano de *Quercus hintonii*, un encino endémico del estado de México. *Botanical Sciences* **98**: 453-463. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2505>
- Saikkonen K, Young CA, Helander M, Scharcl CL. 2016. Endophytic *Epichloë* species and their grass hosts: from evolution to applications. *Plant Molecular Biology* **90**: 665-675. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0399-6>
- Singleton JJ, Mangat PK, Shim J, Vavra C, Coldren C, Angeles-Shim RB. 2020. Cross-species transferability of *Solanum* spp. DNA markers and their application in assessing genetic variation in silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium*) populations from Texas, USA. *Weed Science* **68**: 396-404. DOI: <https://doi.org/10.1017/wsc.2020.25>
- Smith SE, Read DJ. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press, Elsevier Ltd. ISBN: 978-0-12-652840-4
- Smith SE, Read D. 2008. Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhizas. In: Smith SE, Read D, eds. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press, Elsevier Ltd. pp. 42-90. ISBN: 978-0-12-370526-6. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-012370526-6.50004-0>
- Tahtamouni ME, Khresat S, Lucero M, Sigala J, Unc, A. 2016. Diversity of endophytes across the soil-plant continuum for *Atriplex* spp. in arid environments. *Journal of Arid Land* **8**: 241-253. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40333-015-0061-9>
- Urcelay C, Tecco P, Chiarini F. 2005. Micorrizas arbusculares del tipo “Arum” y “Paris” y endófitos radicales septados oscuros en *Miconia ioneura* y *Tibouchina paratropica* (Melastomataceae). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica* **40**: 151-155.
- Vázquez de Aldana B, Gundel PE, García -Criado B, García- Ciudad A, García- Sánchez A. 2014. Germination response of endophytic *Festuca rubra* seeds in the presence of arsenic. *Grass Forage Science* **69**: 462-469. <https://doi.org/10.1111/gfs.12049>

- Vigna MR, Fernández OA, Brevedan RE. 1981. Biología y control de *Solanum elaeagnifolium* Cav. revisión bibliográfica. *Rev. Facultad de Agronomía* **2**: 79-89.
- Xia T, Wang Y, He Y, Wu C, Shen K, Tan Q, Kan L, Guo Y, Wu B, Han X. 2020. An invasive plant experiences greater benefits of root morphology from enhancing nutrient competition associated with arbuscular mycorrhizae in karst soils than a native plant. *PLOS ONE* **15**: 1-18. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234410>
- Yu T, Nassuth A, Petersen RL. 2001. Characterization of the interaction between the dark septate fungus *Phialocephala fortinii* and *Asparagus officinalis* roots. *Canadian Journal of Microbiology* **47**: 741-753. DOI: <https://doi.org/10.1139/w01-065>
- Zuo Y, Su F, He X, Li M. 2020. Colonization by dark septate endophytes improves the growth of *Hedysarum scoparium* under multiple inoculum levels. *Symbiosis* **82**: 201-214. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13199-020-00713-9>

Editor de sección: Miguel Olvera Vargas

Contribución de los autores: POA, realizó el diseño del experimento, selección del sitio de colecta del material vegetal, interpretación de resultados, redactó las versiones del artículo. JPFM y BCD, análisis estadístico de los datos, interpretación de resultados.