



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACION PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL UNIDAD OAXACA**

***MAESTRIA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE LOS RECURSOS NATURALES***

**ANALISIS PROSPECTIVO DEL POTENCIAL MICORRIZICO Y LA
RESPUESTA A LA INOCULACION CON HONGOS DE MICORRIZA
ARBUSCULAR DEL MAGUEY MEZCALERO (*Agave angustifolia* Haw.)**

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARÍA DE LOURDES ROBLES MARTÍNEZ

DIRECTOR DE TESIS

DR. CELERINO ROBLES PEREZ



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACION DE DIRECTOR DE TESIS

México, D.F. a 24 de Mayo del 2005

El Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR-OAXACA en su sesión Ordinaria No. 12 celebrada el día 13 del mes de Diciembre conoció la solicitud presentada por el(la) alumno(a):

Robles Martínez María de Lourdes
Apellido paterno materno nombre

Con registro:

B 0 3 0 9 4 7

Aspirante al grado de: MAESTRO EN CIENCIAS

Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

Análisis prospectivo del potencial micorrizico y la respuesta a la inoculación con hongos de micorriza arbuscular del maguey mezcalero (Agave angustifolia Haw)

De manera general el tema abarcará los siguientes aspectos:

1. Importancia socioeconómica y cultural de la especie *Agave angustifolia*
2. Insuficiencia de procesos de investigación y desarrollo de tecnología para el manejo del maguey mezcalero cultivado en Oaxaca.
3. Contextualización de las prácticas de cultivo actuales en el concepto de agricultura sostenible y problemas asociados a la aplicación de la tecnología basada en el uso de agroquímicos y otras prácticas agronómicas.
4. Crecimiento y nutrición del maguey mezcalero bajo las condiciones edafoclimáticas de cultivo en el estado de Oaxaca.
Contribución de la simbiosis micorrizica arbuscular para el desarrollo de maguey mezcalero, como un componente de la agricultura sostenible.

2.- Se designa como Director de Tesis al C. Profesor: Dr. Celerino Robles Pérez

El trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente hasta la aceptación de la tesis por la Comisión Revisora correspondiente:

El Director de Tesis

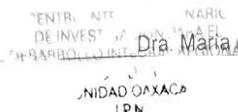
Dr. Celerino Robles Pérez

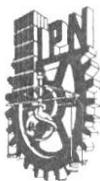
El Presidente del Colegio

Dra. María del Rosario Araud Alfaro

El Aspirante

Robles Martínez María de Lourdes





INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca, Oax. siendo las 14 horas del día dos del mes de marzo de 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del _____

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, para examinar la tesis de grado titulada:

“Análisis prospectivo del potencial micorrízico y la respuesta a la inoculación con hongos de micorriza arbuscular del maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.)”

Presentada por la alumna:

Robles	Martínez	María de Lourdes								
<small>Apellido paterno</small>	<small>materno</small>	<small>nombre(s)</small>								
			Con registro:	B	0	3	0	9	4	7

aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
DR. CELERINO ROBLES PÉREZ

DR. MIGUEL GERARDO VELÁZQUEZ DEL VALLE

DR. JOSÉ RAYMUNDO ENRÍQUEZ DEL VALLE

M. en C. JOSÉ ANTONIO SANTOS MORENO

M. en C. LAURA MARTÍNEZ MARTÍNEZ

DRA. LINA PLIEGO MARÍN



La Presidenta del Colegio
DRA. MARÍA DEL ROSARIO ARNAUD VIÑAS



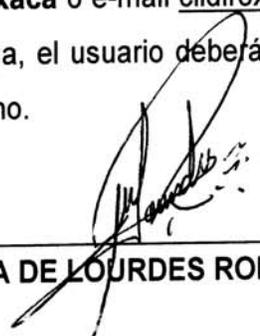
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez., Oaxaca, el 30 de mayo de 2006, la que suscribe **MARÍA DE LOURDES ROBLES MARTÍNEZ**, alumna del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B030947**, adscrita al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autora del trabajo de Tesis: **“ANÁLISIS PROSPECTIVO DEL POTENCIAL MICORRÍZICO Y LA RESPUESTA A LA INOCULACIÓN CON HONGOS DE MICORRIZA ARBUSCULAR DEL MAGUEY MEZCALERO (AGAVE ANGUSTIFOLIA HAW)”**, realizado bajo la dirección del Dr. Celerino Robles Pérez, por lo cual cede los derechos de dicho trabajo, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **Calle Hornos No. 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca** o e-mail ciidirox@ipn.mx o luluroblesmx@yahoo.com.mx. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar el fuente del mismo.


INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CIDIR-UNIDAD-OAXACA



MARÍA DE LOURDES ROBLES MARTÍNEZ

“Aun cuando haya pasado por todo lo que pasé, no me arrepiento de los problemas en que me metí, porque fueron ellos los que me condujeron hasta donde deseé llegar. Ahora, todo lo que tengo es esta espada, y la entrego a cualquiera que desee seguir su peregrinación. Llevo conmigo las marcas y las cicatrices de los combates; ellas son testimonio de lo que viví, y recompensas de lo que conquisté”.

“Son estas marcas y cicatrices queridas las que me abrirán las puertas del paraíso. Hubo una época en la que viví escuchando historias de hazañas. Hubo otras épocas en que viví simplemente porque necesitaba vivir. Pero ahora vivo porque soy un guerrero y porque quiero un día estar en la compañía de Aquel por quien tanto luché”.

John Bunyan

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR-OAX) del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo brindado durante mi formación como estudiante.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado para la culminación de éste trabajo.

Mi profundo agradecimiento a la Dra. María del Rosario Arnaud V., Directora del CIIDIR-OAX. por el apoyo y motivación brindados durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Celerino Robles Pérez, director de ésta tesis por compartir sus valiosos conocimientos y experiencias, más aún por su tiempo, su paciencia y apoyo incondicional demostrado durante estos años.

A los miembros de mi comité tutorial: Dra. Yolanda Donají Ortiz Hernández, Dra. Lina Pliego Marín, Dr. José Raymundo Enriquez del Valle y Dr. Celerino Robles P., los cuales enriquecieron éste trabajo con sus experiencias y conocimientos.

Muy especialmente a mi consejero M. C. Laura Martínez Martínez por su apoyo incondicional y su amistad. (espero no haberte causado muchos dolores de cabeza)

A mi comité revisor: Dr. Miguel Gerardo Velásquez del Valle, Dr. José Raymundo Enríquez del Valle, Dr. José Antonio Santos Moreno, M. C. Laura Martínez Martínez y Dr. Celerino Robles Pérez, ya que gracias a sus conocimientos y sugerencias éste trabajo fue enriquecido.

A la planta docente del posgrado que contribuyó con sus conocimientos a mi formación profesional.

Muy especialmente a las personas que contribuyeron arduamente para la realización de éste trabajo: Flor de Belem Monroy Díaz, Rosa María Canseco Espinoza, Areli Cortes Hernández, Eustolia López Hernández, Luisa Jiménez Cubas, Maribel López V., Lourdes Denneb, Dubhe Monserrat e Isaias Francisco Ramírez Robles.

Al Dr. Rodolfo Martínez y Cárdenas por la colaboración brindada.

Con un cariño muy especial a la Maestra María Eugenia Ochoa Gasga por su apoyo y ayuda brindada para la realización de éste trabajo.

A Tim O'Hara por valioso apoyo.

DEDICATORIA

A mis padres, Sr. Francisco Robles González y Rosa María Martínez Velasco, que me enseñaron a no rendirme ante las adversidades y momentos difíciles de la vida apoyandome para lograr mis metas e inculcandome valores útiles en mi vida. Con amor y respeto.

A mis hijos, Lourdes Denneb, Dubhe Monserrat e Isaías Francisco por su amor, comprensión y ayuda que me han brindado en todo momento, por las palabras de aliento dichas en el momento justo y por su valiosa ayuda en la realización de este trabajo. Gracias.

A mis amigos por brindarme su sincera e incondicional amistad; porque con ellos he compartido los mejores momentos de estos años (aunque alguno malo también ha existido...), Roselia , Angélica, Belem, Lina, Paty M. G., Vero H. P.(aunque lejos siempre he recibido tu apoyo), Elba A.M.M, Graciela Z., Guille, Yuyú, Rodolfo (Rodo), Jose Luís (Berna), Francisco e Hipólito.

A TI a quién dedique mi reconocimiento; por aparecer en mi camino en el momento justo, por tu apoyo incondicional, por tu sinceridad, por el respeto que has tenido con mi persona en todo momento, por tus enseñanzas..., por aportarme tanto..., aún cuando algún día (ojalá y nunca) la distancia física y emocional nos separen.... mi cariño y agradecimiento eterno.

*Doy gracias al tiempo y espacio
que me dieron la oportunidad de
realizar este trabajo*

INDICE

INDICE.....	i
RELACION DE FIGURAS	iii
RESUMEN:.....	ix
ABSTRACT	xii
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVO GENERAL	4
OBJETIVOS ESPECIFICOS	4
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
Ecofisiología.....	6
Agaves de los Valles Centrales de Oaxaca.....	7
Cultivo tradicional de maguey mezcalero	8
Reproducción de los agaves	9
Fertilizantes orgánicos y químicos	12
MICORRIZAS	13
Importancia de las Micorrizas	16
Anatomía	19
Fisiología	21
Ecología de HMA.....	21
Papel de los HMA en el ciclado de nutrientes.....	23
Potencial micorrízico.....	25
Usos de fertilizantes y hongos de micorriza arbuscular	26
Rizobacterias solubilizadoras de fosfatos (PGPR) y su influencia en el crecimiento	27
MATERIALES Y METODOS.....	28
A. PROCEDIMIENTOS GENERALES	28
A.1 Descripción de los suelos utilizados.....	28
A.1.2 <i>Procedencia, muestreo y caracterización</i>	28
A.2 Especie vegetal utilizada.....	30
A.3 Condiciones de cultivo	31
A.4 Material biológico utilizado.....	31
A.4.1 Inoculación con HMA caracterizados	31
A.4.2 Inoculación con hongos nativos	31
A.4.3 Inoculación con bacteria rizosférica	31
A.5 Variables de respuesta	32
A.5.1 Determinación de la colonización micorrízica	32
A.5.2 Aislamiento y cuantificación de esporas	33
A.5.3 Determinación de propágulos viables.....	33
A.5.4 Longitud de micelio extraradical (MER).....	34
A.5.5 Análisis de los tejidos vegetales	35
A.5.6 Parámetros de suelo	35
B.-Descripción de los experimentos.....	36

B.1	Análisis del potencial micorrízico en rizosfera de plantas cultivadas de <i>A. angustifolia</i>	36
B.2	Compatibilidad funcional de la asociación micorrízica en <i>A. angustifolia</i>	37
B.3	Eficiencia y competitividad, para las plantas, de inoculantes experimentales de HMA y rizobacteria solubilizadora de fosfatos en <i>A. angustifolia</i>	38
B.4	Crecimiento de plantas de <i>A. angustifolia</i> de diversos orígenes de propagación asexual sometidas a inoculación micorrízica y diversas dosis de fertilización	40
	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	42
	ANÁLISIS DEL POTENCIAL MICORRÍZICO EN RIZOSFERA DE PLANTAS CULTIVADAS DE <i>A. ANGUSTIFOLIA</i>	42
	COMPATIBILIDAD FUNCIONAL DE LA ASOCIACIÓN MICORRÍZICA EN <i>A. angustifolia</i>	48
	EFICIENCIA Y COMPETITIVIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES ASOCIADOS A MAGUEY MEZCALERO. CRECIMIENTO Y NUTRICIÓN VEGETAL	55
	EVALUACIÓN DEL CRECIMIENTO DE MAGUEY MEZCALERO POR EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN MINERAL Y LA INOCULACIÓN MICORRÍZICA	67
	CONCLUSIONES	81
	LITERATURA CITADA	82

RELACION DE FIGURAS

Figura	Descripción	página
1	Zona mezcalera de los Valles Centrales de Oaxaca	8
2	Propagación por hijuelos o propágulos rizomatozos	9
3	Reproducción por bulbilos aéreos	10
4	Reproducción por micropropagación	12
5	Tipos de colonización producidos por los hongos micorrízicos	15
6	Penetración intercelular e intracelular que presentan los hongos micorrízicos arbusculares	19
7	Formación de agregados del suelo por parte de las hifas	22
8	Vista panorámica de las tres condiciones fisiográficas en las que se cultiva magüey mezcalero en el Estado de Oaxaca	29
9	Variación de parámetros fisicoquímicos de suelos	47
10	Variación de parámetros biológicos	48
11	No. de hojas, altura (cm) y area foliar (cm ²) obtenida por plantas de magüey espadín (<i>Agave angustifolia</i> Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del dist. de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de <i>Glomus intraradices</i> (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas	52
12	No. de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias obtenidas por plantas de magüey espadín (<i>Agave angustifolia</i> Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de <i>Glomus intraradices</i> (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas	53

- 13 Longitud de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias obtenidas por plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas 54
- 14 Ganancia en altura de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante. Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluente) o natural (sin esterilizar) 58
- 15 Ganancia en altura de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas en respuesta a la inoculación de una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica IBR-) Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluente) o natural (sin esterilizar) 58
- 16 Ganancia en número de hojas de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante. Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluente) o natural (sin esterilizar) 58
- 17 Ganancia en número de hojas de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas en respuesta a la inoculación de una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica IBR-). Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluente) o natural (sin esterilizar) 59
- 18 Longitud de raíz alcanzada por plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante, en respuesta a la inoculación con una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica

- IBR-). Se les aplicó inoculantes a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluente) o natural (sin esterilizar) 61
- 19 Colonización micorrízica de raíces de maguey mezcalero en sustrato estéril (E) o natural (N) que fue inoculado con seis inóculos mixtos (IB1 a IB6) provenientes de suelos cultivados con maguey mezcalero de la región de Valles Centrales de Oaxaca. El control positivo corresponde a una cepa de *Glomus intraradices* (G in) y el control absoluto (C abs) no recibió inoculación 61
- 20 Producción de biomasa aérea de maguey mezcalero crecido en sustrato estéril (E) o natural (N) que fue inoculado con seis inóculos mixtos (IB1 a IB6) provenientes de suelos cultivados con maguey mezcalero de la región Valles Centrales de Oaxaca. El control positivo corresponde a una cepa de *Glomus intraradices* (G in) y el control absoluto (C abs) no recibió inoculación 62
- 21 Altura en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. 70
- 22 Ganancia en número de hojas registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas 72
- 23 Longitud de raíz registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo

multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *G. Intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. 79

- 24 Colonización micorrízica registrada en plantas de maguey espadín (*A. angustifolia* Haw.) de tres orígenes: hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), inoculado con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *G. intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. 81

RELACIÓN DE CUADROS

Cuadro	Descripción	página
1	Caracterización fisicoquímica de suelos rizosféricos muestreados en la “región del mezcal” del estado de Oaxaca.	42
2	Parámetros biológicos (nº. de esporas, raíz colonizada, longitud de micelio extraradical MER, propágulos viables NMP) asociados a la micorriza arbuscular (MA) de suelos cultivados con maguey “espadín” o “mezcalero” provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca.	44
3	Coefficientes de correlación simple entre variables fisicoquímicas (pH, materia orgánica M.O., nitrógeno N, fósforo F y arcilla R) y variables biológicas (Esporas, micelio extraradical MER, % raíz colonizada, número más probable NMP) asociadas a la MA de suelos cultivados con maguey mezcalero provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca.	45
4	Coefficientes de correlación múltiple entre variables fisicoquímicas (pH, materia orgánica M.O., nitrógeno N, fósforo F y arcilla R) y variables biológicas (micelio extraradical MER) asociadas a la MA de suelos cultivados con maguey mezcalero provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca	46
5	Peso seco aéreo (PSA), peso seco de raíces (PSR), concentración de N y P en tejido aéreo y colonización micorrizica en plantas de maguey espadín (<i>Agave angustifolia</i> Haw.) de dos orígenes, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de <i>Glomus intraradices</i> (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas. n = 64.	50
6	Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos brutos (IB1...IB6), <i>Glomus intraradices</i> (Gin), Control (C abs) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre el peso seco de las hojas (PSH), del tallo (PST), de la raíz (SR) y de la planta completa (PSP), n=128.	63
7	Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos brutos (IB1...IB6), <i>Glomus intraradices</i> (Gin), Control (Cabs) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre la concentración de	

- Nitrógeno (N) y Fósforo (P) en el tejido foliar, y de sólidos solubles (°Bx) totales en el tallo, n = 128 64
- 8 Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos mixtos (IB1...IB6), *Glomus intraradices* (Gin), Control (Con) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre el número de raíces secundarias (R2), terciarias (R3) y cuaternarias (R4) por planta, n = 128 66
- 9 Ganancia en altura, peso seco de hojas (PSH), peso seco de tallo (PST), peso seco de raíz (PSR) y peso seco de la planta (PSP) registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. n = 64 69
- 10 No. de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias registradas en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BU) y micropropagadas (MIC), inoculadas con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. Para esta variable solo se registró efecto significativo del factor tipo de planta. n = 64 73
- 11 Concentración de Fósforo y Nitrógeno en tejido foliar y concentración de sólidos solubles (°Brix) registrada en el tallo de plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BU) y micropropagadas (MIC), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. n = 64 78

RESUMEN:

El maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) es una especie vegetal de gran valor económico y social en el estado de Oaxaca, cuyo uso mayoritario actual es para la producción de mezcal, bebida alcohólica de gran tradición y aceptación en México y fuera del país. Con la obtención de la denominación de origen “mezcal” para algunas regiones de siete estados del país, de los que Oaxaca representa el 85% de la producción nacional, y la creciente actividad exportadora del producto, se hace necesario desarrollar la tecnología para optimizar el cultivo de *A. angustifolia*, con la finalidad de obtener un producto de excelente calidad para los consumidores. Se considera que la determinación de la presencia y nivel de actividad de hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA) en la rizosfera de plantas cultivadas de maguey mezcalero, así como la respuesta a la inoculación con hongos de MA, la inoculación de rizobacterias de alta capacidad solubilizadora de fosfato y el efecto de la fertilización mineral, es una información clave para desarrollar una estrategia para la posible inclusión continua y programada de estas tecnologías como parte del manejo sustentable del cultivo de la especie. Por estas razones, el objetivo del trabajo fue determinar el estado actual de la simbiosis micorrízica en suelos de la región del mezcal del Estado de Oaxaca cultivados con *A. angustifolia*, así como los efectos de la presencia y actividad de la asociación simbiótica sobre el crecimiento y nutrición vegetal.

Para determinar el potencial micorrízico, se tomaron muestras de suelo rizosférico de 5 plantas al azar en 6 sitios del distrito político-administrativo de Tlacolula en el estado de Oaxaca (2 muestras en cada una de las 3 ubicaciones fisiográficas en que se cultiva el maguey mezcalero: montaña, lomerío y planicie). Se analizaron los suelos para la determinación de pH, textura, materia orgánica, nitrógeno total y fósforo extraíble. Se determinaron parámetros que indican el potencial micorrízico arbuscular: número de esporas por 100 g de suelo, magnitud de la colonización radical por los HMA nativos; la densidad de micelio extraradical (MER) y el número de propágulos viables (Número Más Probable), utilizando maíz como planta trampa y series de suelo diluidos a la cuarta con 3 repeticiones. Los suelos resultaron ser de texturas medias, pH neutro a ligeramente alcalino, contenidos medios a pobres de materia orgánica y nitrógeno total, y pobres a muy pobres en fósforo extraíble. Los valores de colonización micorrízica de *A. angustifolia* resultaron en un rango de 26 a 73%. La densidad de esporas de HMA fluctuó de 800 a 1800 por 50 g de

suelo. La longitud de MER resultó en un rango de 6 a 17 m por 10 g de suelo. Por el valor de los parámetros asociados a la HMA en el suelo rizosférico y las raíces de plantas de maguey mezcalero, hay evidencia de un potencial de mediano a alto de la micorriza arbuscular en este agroecosistema. El contenido de materia orgánica es el factor del suelo de mayor influencia sobre el potencial micorrízico en las condiciones en que se desarrolla el maguey mezcalero en esta región. La ubicación fisiográfica en éste trabajo afectó las variables nitrógeno, fósforo extraíble, materia orgánica, colonización MA, MER, NMP y número de esporas. Para determinar el nivel de compatibilidad funcional entre el maguey espadín y los HMA nativos se realizó un experimento bifactorial con arreglo combinatorio con cuatro repeticiones y distribución de tratamientos en bloques aleatorizados completos. Los factores experimentales y sus niveles fueron: Factor A: plántulas de maguey propagadas por hijuelos vegetativos (HI) y por bulbilos florales (BU); Factor B: seis inóculos micorrízicos mixtos del distrito de Tlacolula, Oaxaca (IB1 a IB6), control positivo *Glomus intraradices* (GI) y control absoluto sin inocular (CON). Las variables de respuesta fueron: altura de la planta, área foliar por planta, longitud y distribución de raíces y biomasa a la cosecha (pesos fresco y seco de hojas, tallo y raíces), concentración y contenido de nutrientes (N, P) en hojas y colonización micorrízica. En HI se registró el mayor grado de compatibilidad con el IB2. En BU se registró compatibilidad con IB4, IB6 y GI. El inóculo nativo IB2 registró los mejores indicadores de compatibilidad con *A. angustifolia*, haciendo notar que el IB3 debe seguir siendo estudiado por su buen comportamiento en suelos naturales. Para determinar la eficiencia y competitividad de inoculantes experimentales de HMA en *A. angustifolia* se instaló un experimento bajo un diseño trifactorial combinatorio 2x8x2 y arreglo en bloques aleatorizados completos. El factor 1 fue condición del sustrato: esterilizado (EST) o natural (NAT). El factor 2 fue la aplicación de inóculos de HMA: seis inóculos multicepa nativos, *Glomus intraradices* y control sin inocular. En todos los tratamientos, excepto controles, se inoculó también una rizobacteria del género *Bacillus*, cuya capacidad de solubilización de fosfatos *in vitro* fue determinada como elevada. A la cosecha (10 meses) se midieron los incrementos en altura, área foliar, peso seco de hojas, tallo y raíz, colonización micorrízica, y contenidos de N y P en tejido foliar. Las plantas respondieron positivamente a la inoculación con HMA y rizobacteria, resaltando los inóculos mixtos IB2 e IB3 debido a su comportamiento en la

promoción del crecimiento vegetal. Para evaluar el efecto conjunto de la inoculación micorrízica y la fertilización mineral se realizó un experimento trifactorial con arreglo combinatorio con cuatro repeticiones y distribución de tratamientos en bloques completos al azar. Los factores experimentales fueron: factor A: plántulas de maguey obtenidas por micropropagación (MIC), por hijuelos (HI) y por bulbilos (BU); factor B: inóculo micorrízico mixto del distrito de Tlacolula (IB), inóculo micorrízico de *Glomus intraradices* (GI), control absoluto sin inocular (CON); factor C; fertilización mineral, con cuatro niveles expresados como dosis equivalentes a Kg ha⁻¹ de N-P-K: 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3), 00-00-00 (F4). Las variables de respuesta determinadas fueron: altura de la planta, área foliar por planta, longitud de la raíz, biomasa (pesos secos aéreo y de raíces), concentración de N y P en tejido aéreo, colonización micorrízica. Las mejores respuestas en las variables de interés agronómico las presentaron las plantas provenientes de hijuelos inoculadas con el IB. La fertilización sólo promovió la variable altura de la planta, lo cual no es una variable de interés para esta especie.

ABSTRACT

The “maguey mezcalero” (*Agave angustifolia* Haw.) is a plant species of great economic and social value in the Oaxaca state (México), with current main use in the production of “mezcal”, an alcoholic beverage of great acceptance and tradition in Mexico and abroad. With the authorization of the Protected Designation of Origin “mezcal” for some regions of seven states in Mexico (production of Oaxaca’s state represents 85% of the national production) and the increasing export activity of the product, it is imperative to develop technology in order to optimize the growth of the *A. angustifolia* to obtain a product of excellent quality for consumers. It is considered that the determination of the presence and activity of fungi that form arbuscular mycorrhizae (AMF) in the rhizosphere of grown plants of maguey mezcalero, as well as the response to the inoculation with AM fungi, the inoculation of high phosphate solubilizing capacity rhizobacteria and the effect of mineral fertilization are key information to develop a strategy for the possible inclusion of these technologies as part of a sustainable management of the farming of the plant species. The aims of this work were to determine the current status of the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rhizospheric soils cultivated with *A. angustifolia* of the mezcal region in the Oaxaca state (Mexico), as well as the effects of the presence and activity of the symbiotic association on plant growth and nutrition.

To determine the mycorrhizal potential, compound samples of rhizospheric soil of five plants at random were taken in six places of the district of Tlacolula in the state of Oaxaca (two samples of each of the three physiographic locations where the maguey mezcalero is cultivated: mountain, hill and plain). The soils were analyzed in order to determine the pH, texture, organic matter, total nitrogen and extractable phosphorus. Parameters which indicate the arbuscular mycorrhizal potential were determined: number of spores in 100g of soil; magnitude of the radical colonization by the native AMF; density of extraradical mycelium (ERM), and the number of viable propagules (Most Probable Number) using corn as tramp plant and series of 1:4 diluted soils with three replications. The soils has medium textures, neutral or slightly alkaline pH, medium to poor content of organic matter and total nitrogen and poor to very poor in extractable phosphate. The values of mycorrhizal colonization of *A. angustifolia* resulted in a range from 26 to 73%. The spore density in AMF varied from 800 to 1800 for 50 g of soil. The ERM density resulted in a range from

six to 17 m for 10 g of soil. The values of the associated parameters to the AMF in the rhizospheric soil and the maguey mezcalero roots are evidence of medium to high potential of the AM in this agrosystem. The organic matter content is the soil factor of highest influence in the mycorrhizal potential in the conditions in which the maguey mezcalero develops in this region. The physiographic location affected the total nitrogen, extractable phosphorus, organic matter, ERM; MPN, AM colonization and spore density. In order to determine the level of functional compatibility between the maguey mezcalero and the native AMF a bifactorial experiment was performed in combined arrangement with four replications and distribution of treatments in complete randomized blocks. The experimental factors and their levels were: A: maguey mezcalero plantlets spread by rhizomatous (HI) and floral bulbils (BU); B: six native mycorrhizal inoculants of the Tlacolula district (Oaxaca, Mexico) (IB1 to IB6), positive control *Glomus intraradices* (GI) and absolute control without inoculation (CON). The analyzed variables were: plant height, foliar area per plant, length and distribution of roots and plant biomass (fresh and dry weight of leafs, stems and roots), concentration of nutrients in leafs (N and P) and mycorrhizal colonization. In HI plantlets the highest compatibility was registered with IB2. In BU plantlets was registered compatibility with IB4, IB6 and GI. The native inoculum IB2 has the best indicators of compatibility with *A. angustifolia*, making notice that IB3 must be studied because its good behavior in natural soils. In order to determine the efficiency and competitiveness of experimental inoculants of AMF in *A. angustifolia*, a trifactorial 2x8x2 assay in complete randomized blocks arrangement was performed. Factor 1 was the substrate condition: sterilized (EST) or natural (NAT); factor 2 was the application of six native AMF inoculants, *Glomus intraradices* and control without inoculation. In all the treatments, except the control, a high in vitro phosphate solubilization capacity rhizobacteria (*Bacillus* sp.) was also inoculated. At harvest (10 months) the increments in height, foliar area, dry weight of leafs, stem and roots; mycorrhizal colonization and N and P concentrations in foliar tissue was measured. The plant responds positively to the inoculation with AMF and rhizobacteria, highlighting the native inoculums IB2 and IB3 due to their behavior in the promotion of plant growth. In order to evaluate combined effect of the mycorrhizal inoculation and mineral fertilization, a three factorial experiment with a combined arrangement with four replications and an arrangement in

complete randomized blocks was done. The experimental factors were: A: maguey mezcalero plantlets obtained by micropropagation (MIC), by (HI) and by bulbils (BU); B: native mycorrhizal inoculum (IB), *Glomus intraradices* inoculum (GI) and absolute control without inoculation (CON); C: mineral fertilization with four levels expressed as equivalent doses (Kg ha^{-1}) of N-P-K: 90-45-60 (F1), 60-30-40-(F2), 30-15-30 (F3), 00-00-00 (F4). The measured variables were plant height, foliar area per plant, root length, biomass (dry aerial and roots weights), N and P concentration in aerial tissue and mycorrhizal colonization. The best responses in the variables of agronomic interest were obtained by the IB plants inoculated with IB. The fertilization only promoted the plant height which is not a variable of interest for this species.

INTRODUCCIÓN

En Oaxaca, la zona reconocida como “Región del Mezcal” se localiza en dos regiones: Valles Centrales (distritos político administrativos de Tlacolula, Zimatlán, Ejutla y Ocotlán) y Sierra Sur (distritos de Yautepec, Miahuatlán y Sola de Vega). Según el censo realizado por la SEDIC-Oaxaca, en el año 1998 se cultivaban alrededor de 11,750 Ha de maguey mezcalero. En el diagnóstico del sistema maguey-mezcal (Chagoya, 2004) se reporta que se cultivan actualmente 15,503 Ha, lo que significa un aumento considerable en estos últimos seis años, abarcando aproximadamente 59 municipios y 152 comunidades. Las plantaciones de los Valles Centrales se localizan a una altitud de 1,300-1,700 msnm con una temperatura media de 20.3° C y una precipitación anual de 644 mm; mientras que en Yautepec, el distrito productor más importante de la Sierra Sur, la altitud es de 800-1,200 msnm con una temperatura media de 24.9°C y una precipitación de 508 mm (Secretaría de Desarrollo Económico SEDIC, 1998; Curioca, 1999).

El número de plantas establecidas por hectárea varía de 800 a 1,600 en los sistemas intercalados, y de 2,000 a 2,500 en los sistemas intensivos. En el “Censo del Mezcal” de 1999 se registraban en existencia 11,239,553 plantas, mientras que en 2004 se reportaron 36,827,831 plantas, lo que representa un incremento del 225%, con una producción de mezcal cercana a los 5 millones de litros. Se estima que de esta producción un 45.4% se destina a la exportación, por la cual se reciben divisas en el orden de los 140 millones de pesos (SEDIC, 1998; Curioca, 1999). Actualmente se exporta el producto a Estados Unidos, La Unión Europea, Japón, China y Australia (Chagoya, 2004; Garnica, 2005).

En Oaxaca, el maguey mezcalero o maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) es la especie que ha merecido la máxima atención de quienes lo cultivan, debido a que producen piñas de mayor tamaño y concentración de azúcares, propias para la adecuada y rentable producción de mezcal . A pesar de que el cultivo de *A. angustifolia* data de hace más de un siglo (Arredondo-Velásquez 2001) la tecnología agronómica para el manejo del cultivo es inexistente.

La tendencia al empleo generalizado del *A. angustifolia* en el establecimiento de plantaciones se explica por su precocidad, mayor rendimiento y por la preferencia que goza entre los productores de mezcal por su blandura y calidad del producto obtenido (Chagoya, 2004).

No existe en la región un plan o programa de investigación destinado a mejorar las condiciones del conocimiento y desarrollo tecnológico relativo a la fertilidad del suelo y la nutrición del *A. angustifolia*. Este tipo de estudios deberán establecerse a largo plazo, dado que es una especie de lento crecimiento, ya que tarda de 6 a 10 años para alcanzar la madurez adecuada para su cosecha. Durante todo este tiempo se deben asegurar la presencia y disponibilidad de los nutrientes necesarios en el suelo para obtener rendimiento alto y producto de calidad sin que, al utilizar fertilizantes minerales u orgánicos, se dañen los mantos freáticos por el proceso de lixiviación de nitratos o produzcan contaminación en los suelos por acumulación de fosfatos.

Las pocas investigaciones que existen sobre la fertilización de especies de *A. angustifolia* han sido dirigidas únicamente hacia la aplicación de fertilizantes minerales: N_P_K (Carrión y Vinent, 1986, en Arredondo-Velásquez 2001). En Oaxaca se desarrolló un trabajo de investigación en el que se ensayaron diversos tratamientos de fertilización mineral y orgánica en *A. angustifolia* , con el objetivo de recomendar una dosis de

fertilización para sistemas de producción de valle y lomerío, incluyendo entre sus tratamientos la aplicación de un inoculante de hongos de micorriza arbuscular (HMA) de origen desconocido, que fueron desarrollados y proporcionados en 1999 por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), (Arredondo-Velásquez, 2001). Se reportaron resultados positivos en los parámetros de crecimiento vegetativo a la aplicación del inoculante en el maguey, sobre todo cuando se aplicó simultáneamente con estiércol y residuos orgánicos domésticos.

Los inoculantes de micorriza arbuscular representan una opción biotecnológica complementaria para mejorar el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que son capaces de incrementar la absorción de nutrientes (N, P, K, Ca, Cu, Mg, Mn, Zn, etc) y trasladarlos a la planta, debido a que incrementan el área de exploración de la raíz a través de la extensión de sus hifas en el suelo (González *et al.*, 1994; Pedraza *et al.*, 1994; Pedraza *et al.*, 2001 en Arredondo-Velásquez 2001), promoviendo también mayor resistencia al estrés hídrico y a los patógenos de la raíz (Vidal *et al.*, 1992; Smith y Read, 1997; Pedraza *et al.*, 2001 en Arredondo-Velásquez 2001).

Con la inoculación de hongos de micorriza también se puede reducir o sustituir el uso de fertilizantes minerales para lograr un desarrollo agrícola ecológicamente sostenible que conduzca a la conservación del suelo desde el punto de vista de su estructura, fertilidad y biodiversidad (Azcón-Aguilar *et al.*, 1992).

OBJETIVO GENERAL

Determinar el estado actual de la simbiosis micorrízica en suelos de la región del mezcal del Estado de Oaxaca cultivados con *Agave angustifolia*, así como los efectos de la presencia y actividad de la asociación simbiótica sobre la condición nutricional y el crecimiento vegetal.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- ❖ Determinar el potencial micorrízico arbuscular en suelos rizosféricos de plantas de *A. angustifolia* provenientes de tres ubicaciones fisiográficas.
- ❖ Determinar la compatibilidad funcional de HMA en *A. angustifolia*, utilizando parámetros de crecimiento y nutrición como indicadores.
- ❖ Determinar la eficiencia y competitividad, para las plantas, de inoculantes experimentales de HMA y rizobacteria solubilizadora de fosfatos en *A. angustifolia*
- ❖ Analizar el crecimiento de plantas de *A. angustifolia* de diversos orígenes de propagación asexual sometidas a inoculación micorrízica y diversas dosis de fertilización

REVISIÓN DE LITERATURA

MAGUEY MEZCALERO O ESPADÍN (*Agave angustifolia* Haw.)

El género *Agave*, cuyo nombre viene del griego y significa “admirable”, fue descrito por Linneo en 1753, siendo *Agave americana* la primera especie descrita.

Ubicación y descripción taxonómica

Taxonómicamente, el género *Agave* se ubica en la familia Agavaceae. En el Continente Americano se reportan 310 especies, de las que en México se conocen 272, por ello se considera a este país como centro de origen del género.

Las especies del género *Agave* son plantas adaptadas a condiciones de aridez, debido a que sus raíces son someras y ramificadas, cutícula gruesa, hojas suculentas, estomas hundidos, metabolismo fotosintético del tipo ácido de crasuláceas (CAM).

Morfológicamente, se describen como plantas perennes, rizomatosas, acaules, hojas grandes dispuestas en roseta y suculentas-fibrosas que terminan en una espina; los márgenes de las hojas presentan pequeñas espinas ganchudas o rectas; inflorescencia en espiga o panoja con escapo largo semileñoso; las flores son de color amarillo verdoso, protándricas con perianto infundiliforme, de tubo de longitud variable y seis segmentos casi iguales; seis estambres filiformes, más largos que los segmentos del perigonio, con anteras amarillentas; ovario ínfero trilocular, tricarpelar, con placentación axilar, multiovulada; fruto capsular leñoso alargado, dehiscente, con tres alas con numerosas semillas aplanadas, algo triangulares, de testa negra (Conzatti, 1946; Gómez-Pompa, 1963; Gentry, 1978,1982, en Granados, 1993).

Los agaves son monocárpicos semelparos, esto es, que sólo tienen una floración al cabo de la cual la planta muere. Durante la reproducción sexual se producen gran cantidad de

semillas, sin embargo hay mucha depredación, por lo que su reproducción es principalmente en forma asexual, por hijuelos generados a partir de yemas radicales.

A nivel de especies existen variantes en cuanto a las respuestas al ambiente, ya que se encuentran distribuidas en diversas regiones con diferentes climas. Tanto es así, que las características de las células estomáticas también varían en cada una de las especies.

Ecofisiología

Las zonas áridas se delimitan utilizando criterios climáticos, sin embargo, las formas biológicas, con su estrecha adaptación a las condiciones ambientales nos dan información complementaria acerca del medio donde se desarrollan (Medina, 1977).

Una especie fisiológica es una población de individuos similares que comparten el mismo espacio geográfico, nicho y ciclo de vida. Las adaptaciones fisiológicas se dividen en:

- Adaptación para la resistencia, que permite la supervivencia en ambientes extremos.

- Capacidad de adaptación que permite la relativa constancia de la actividad biológica sobre un rango de condiciones tolerables.

Las adaptaciones de las plantas a su ambiente no sólo se deben a sus posibilidades fisiológicas; también intervienen variaciones morfológicas para complementar el proceso entre estas estrategias adaptativas.

Dentro de las adaptaciones ecológicas de las plantas de zonas áridas se encuentra la succulencia, la cual es característica de aquellas especies que retienen agua y la administran durante la época seca; en esta estación sus raíces mueren debido a que las plantas no absorben agua del suelo (Walter, 1977). Entre las especies que utilizan esta estrategia se encuentran los agaves.

En general, los agaves viven en suelos rocosos, arcillosos y bien drenados; ricos en nutrientes, especialmente nitrógeno, que parece ser el elemento más limitante de la actividad metabólica de algunos agaves. El nivel de fertilidad en el suelo afectan la distribución en sus hábitats nativos. Estas plantas son relativamente sensibles a la salinidad, sobre todo en estado juvenil; pero no son muy sensitivos a altas concentraciones de calcio ni metales pesados como el cobre y el zinc. El pH óptimo de crecimiento es entre 5 y 8, fuera de este rango son muy sensibles (Granados, 1993).

La relativa insensibilidad de las plántulas y plantas adultas al calcio es consistente con el amplio margen de calcio que existe en algunos de los lugares donde habitan agaves. Estos altos niveles de calcio se reflejan en la acumulación de cristales (oxalato de calcio) que ocurre en plantas suculentas (Granados, 1993).

Agaves de los Valles Centrales de Oaxaca

Los Valles Centrales de Oaxaca se localizan a 1525 msnm, en la zona montañosa del sur de México situada en torno a la ciudad de Oaxaca, entre los paralelos 16° 06' 34" y 17° 17' 01" de latitud norte y 95° 54' 24" y 97° 37' 24" de longitud oeste. La zona tiene forma de "Y" siguiendo a los dos ríos que la drenan. Sus componentes principales son: al Norte, el Valle de ETLA; al Este, el de Tlacolula, y al Sur, el Valle de Zaachila. Comprende, así, los distritos de ETLA, Oaxaca (centro), Tlacolula, Zaachila, Zimatlán, Ejutla y Miahuatlán (Figura 1). Abarca un área aproximada de 3,375 Km² de los cuales, aproximadamente 700 Km² representan el aluvi3n cultivable (Granados, 1993).

En los Valles Centrales de Oaxaca estas plantas son importantes porque de ellas se han obtenido durante mucho tiempo productos tales como: alimentos, bebidas, forraje, fibras y medicamentos, adem3s de que se ha aseverado siempre que contribuyen a la fijaci3n del

suelo. Han desempeñado una función importante en el desarrollo de la cultura de los habitantes de esta región (Granados, 1993).

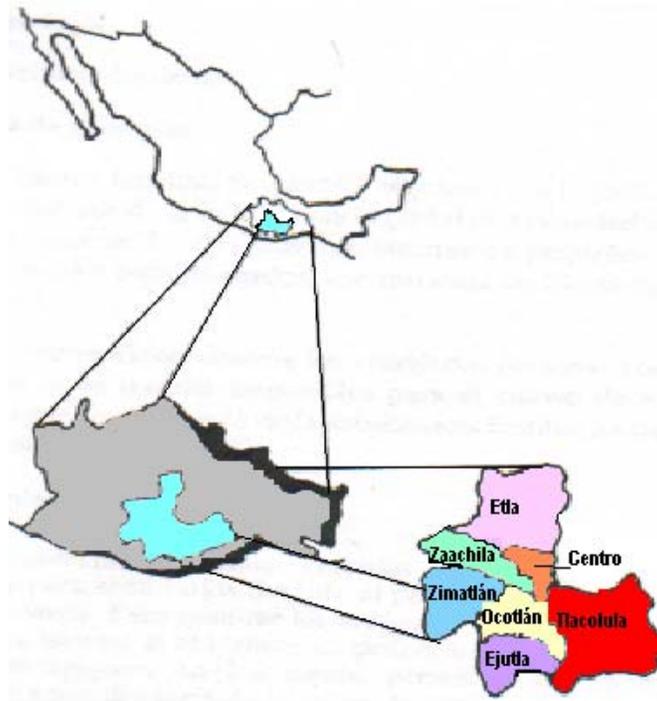


Figura 1. Zona mezcalera de los Valles Centrales de Oaxaca (Granados D.1993)

Cultivo tradicional de maguey mezcalero

A. angustifolia es la especie más utilizada como productora de mezcal, su cultivo es sistemático y amplio en la región. También crece en forma silvestre en muchas partes de la cuenca del río Balsas y en la región de la Mixteca, donde se recolecta y aprovecha también para la producción de mezcal (Granados, 1993).

Reproducción de los agaves

La primera forma de reproducción es por medio de los llamados hijuelos o propágulos rizomatosos (Figura 2) que se obtienen de las plantas madre, a partir de su segundo o tercer año después de ser trasplantadas (Sánchez, 1989; Granados, 1993). Esta forma de reproducción asexual la utiliza el campesino a través de un proceso de selección, mediante el cual separa hijuelos de primera, de segunda o de tercera calidad, dependiendo del orden de nacimiento alrededor de la planta madre. Los de primera son los producidos por la planta a partir del tercer año; a los siguientes se les conoce como de segunda. Los que emergen en la edad adulta de la planta son los de tercera.



Figura 2. Propagación por hijuelos o propágulos rizomatosos (foto tomada por Robles Martínez .M. Lourdes)

Para la reproducción el campesino prefiere los de primera y segunda, porque los de tercera resultan incosteables, pues tardan más años en desarrollarse y no alcanzan el tamaño que logran los de primera y segunda. A la operación de retirar los hijuelos se le conoce como “desahije”. Se ha registrado una producción de 10 a 20 hijuelos por planta madre

durante su ciclo de vida (siete a ocho años). Seleccionados y separados, se les deja durante cierto tiempo (ocho a 15 días) expuestos al sol para que cicatricen sus heridas, hasta que llega el momento de establecerlos (Sánchez, 1989).

La segunda forma de reproducción es por bulbilos aéreos, (Figura 3) siendo una reproducción vegetativa caracterizada por generarse bulbilos a partir de yemas vegetativas en la base de las flores de las plantas adultas, las cuales brotan una vez que las flores han sido podadas. El campesino selecciona por sus características de buen desarrollo a la planta madre. Cuando está próxima a desarrollar el escapo floral procede, o bien a dejar que lo desarrolle o antes de esto a separarla con mucho cuidado y con sus raíces trasplantarla al patio de su casa, para resembrarla y darle un cuidado especial en espera de que desarrolle su escapo y florezca (fines de enero, febrero y marzo).



Figura 3. Reproducción por bulbilos aéreos (tomado de Chagoya V. 2004)

Cuando el agave se encuentra florecido, antes de que los pétalos se abran, se procede, auxiliados de escaleras o andamios, a cortar con tijeras hasta la base de las flores.

Se rasura el agave de todas sus flores, dejándolo así por un tiempo al cabo del cual, en los lugares donde se cortaron los pétalos comienzan a desarrollarse pequeños agaves, los que son bajados de las plantas desde fines de septiembre a diciembre. Las plántulas alcanzan un tamaño de *tres a cinco cm.

Los agaves obtenidos por éste método tendrán todas las características de la planta madre, lográndose obtener de 600 a 3,500 bulbilos por planta, los que son llevados a almácigos preparados ex profeso, hasta que alcanzan un tamaño adecuado (30 a 40 cm, en dos años aproximadamente) para ser transplantados a los campos. Por sus características, el maguey espadín es al que se somete a ésta forma de reproducción (Sánchez, 1989).

La forma de reproducción sexual, por semillas, debido al largo tiempo requerido y a los cuidados que necesita (secado, selección de semilla y riego), normalmente no se practica en Oaxaca (Granados, 1993). Sánchez (1989) menciona que la reproducción sexual o por semillas ocurre en plantas silvestres, existiendo observaciones que han registrado valores de 85-90% de germinación para algunas especies (Granados, 1993).

La reproducción por micropropagación o cultivo de tejidos consiste en la reproducción, a partir de material vegetativo, por medio de técnicas de laboratorio que permiten reproducir miles de plantas que conservan totalmente las características de la planta de origen (Figura 4).

* Enríquez del Valle (com. pers.) ha observado que se alcanzan tamaños desde uno hasta 13 cm



Figura 4. Reproducción por micropropagación (tomada de Aguirre X. y L. Eguiarte (2005))

Fertilizantes orgánicos y químicos

A lo largo del tiempo en que ha sido cultivado, se ha considerado al maguey como una especie de gran rusticidad, que puede sobrevivir, crecer y producir biomasa útil en suelos de baja fertilidad, mínimo espesor, alta pendiente y pedregosidad, y aun actuar como especie vegetal que previene o reduce problemas de empobrecimiento del suelo y erosión.

Sin embargo, la condición de pobreza de los suelos de las zonas magueyeras, agravada por la rápida pérdida de suelos y nutrientes por la erosión hídrica ocasionada por las formas de siembra inadecuadas en terrenos de pendiente pronunciada, hacen necesaria la fertilización del maguey para obtener piñas de más peso y con mayor contenido de azúcares reductores y como todas las especies vegetales, el maguey responde positivamente ante un mejoramiento en sus condiciones de crecimiento, tanto a nivel subterráneo como de su porción aérea (Chagoya,2004).

Según el INIFAP, en el año 2000 sólo el 20 % de los magueyeros fertilizaba con estiércol. La aplicación de fertilizantes orgánicos y químicos en el cultivo del maguey se ha incrementado en los últimos 5 años debido a la gran expectativa que se ha creado por el incremento de la demanda y precios ante la presencia de compradores del estado de Jalisco. De acuerdo con la muestra estudiada, el 52 % de los productores de maguey está aplicando algún fertilizante; de éstos, el 80 % aplica fertilizante orgánico y el 20 % restante aplica fertilizante químico, aunque la cantidad aplicada resulta insuficiente para el buen desarrollo del maguey; la dosificación y frecuencia de aplicación se da más en función del interés en el cultivo y de las posibilidades económicas del productor, que de las recomendaciones técnicas (Chagoya, 2004).

MICORRIZAS

El funcionamiento de un ecosistema terrestre está gobernado en gran medida por la actividad microbiana en el suelo, ya que la mayoría de los ciclos biogeoquímicos en la naturaleza son llevados a cabo por microorganismos (Stevenson, 1986; Kennedy y Smith, 1995). Los microorganismos del suelo llevan a cabo actividades cruciales para el establecimiento, desarrollo, nutrición y salud de las plantas (Azcón-Aguilar y Barea, 1992; Linderman, 1992; Barea y Jeffries, 1995). A excepción del horizonte superficial del suelo, donde la existencia de microhábitats con materia orgánica metabolizable representa su fuente de energía principal, la actividad microbiana del suelo se desarrolla mayoritariamente alrededor de las raíces de las plantas que lo habitan, puesto que éstas representan un soporte no sólo físico sino nutricional para la microbiota del suelo que se beneficia de los exudados radicales y detritus de las raíces (Fitter y Garbaye, 1994; Garbaye, 1994; Barea y Jeffries, 1995). Este nicho ecológico se denomina rizosfera

(Bowen, 1980; Azcón- Aguilar y Barea 1992; Lynch, 1983) y se extiende apenas unos milímetros desde la raíz en todas direcciones. El efecto rizosférico sobre los microorganismos repercute finalmente también sobre la propia planta a través de la actividad microbiana que hace disponible ciertos nutrientes, facilita la captación de estos por las plantas, produce fitohormonas, protege contra patógenos, descompone sustancias tóxicas o mejora la estructura del suelo (Kloepper, 1992; Azcón- Aguilar y Barea, 1992; Hoflich *et al.*, 1994; Barea y Jeffries, 1995).

En la rizosfera existen dos grupos clave de microorganismos beneficiosos, que son de particular interés en el desarrollo y establecimiento de las plantas:

(1) Saprofitos, como las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR, “*plant growth promoting rhizobacteria*”), que se hallan implicadas en procesos de control biológico, establecimiento de plántulas, emergencia de éstas y estimulación del crecimiento en general (Kloepper, 1992). Entre ellas se hallan bacterias fijadoras de N₂ en vida libre (Kennedy y Chan, 1992) y bacterias solubilizadoras de fosfato (Toro *et al.*, 1996).

(2) Simbiontes mutualistas, como los hongos formadores de micorriza y las bacterias simbióticas fijadoras de N₂. La asociación mutualista conocida como micorriza fue citada por primera vez por el investigador alemán Frank en 1885, la cual fue ignorada por muchos investigadores durante años, probablemente debido a que representa una “interfase” entre los campos de la microbiología, micología y botánica. Fue retomada gracias a los trabajos de Barbara Mosse en Rothamsted Inglaterra a mediados del siglo pasado (Harley y Smith, 1983; Azcón-Aguilar *et al.*, 1981).

La relación micorrízica es una asociación mutualista en la que ambos participantes, hongo y planta, mantienen un balance de beneficios y costos positivos, ya que a pesar de los costos que representa estar juntos, los beneficios son mayores y recíprocos; lo cual se ve

reflejado en el incremento en las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia de ambas poblaciones involucradas (Allen, 1991). Una micorriza endotrófica arbuscular completamente funcional es aquella en la cual el hongo penetra las células corticales de la raíz del hospedero para formar arbuscúlos en los que se lleva a cabo el intercambio de fosfatos, carbohidratos y otros iones indispensables para el desarrollo del hongo (Koide, 2000).

La diferencia entre los HMA y otros micro-organismos simbióticos del suelo, como las bacterias nodulantes (*Rhizobium* y *Bradyrhizobium*), estriba en que los primeros exhiben poca especificidad por el hospedero. Básicamente, la falta de especificidad podría deberse a que las moléculas mensajeras necesarias en cada paso del proceso de colonización son producidas por todas las plantas micotróficas (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988). También es factible que una amplia variedad de moléculas mensajeras promuevan la transducción de una misma señal que resultara en el establecimiento de la simbiosis.

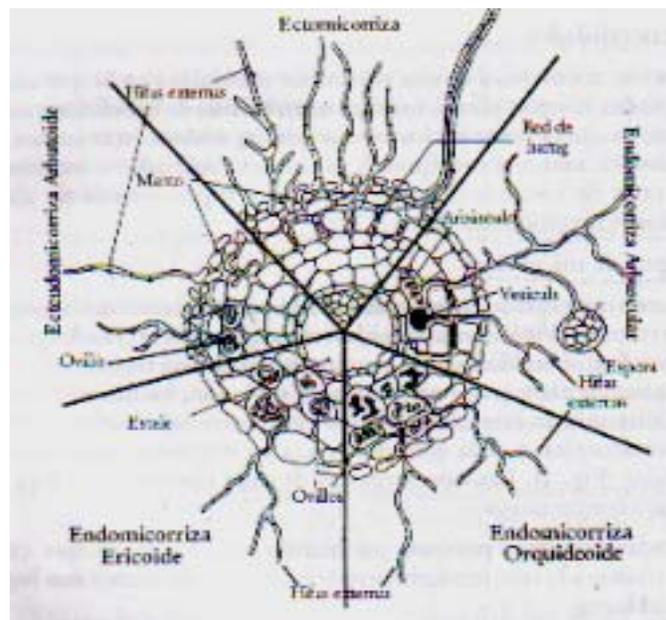


Figura 5. Tipos de colonización producidos por los hongos micorrízicos (modificado de Selosse y Le Tacon, 1998).

De acuerdo con el grado de penetración del hongo en la raíz del hospedero, Harley y Smith (1983) dividieron a las micorrizas en tres grandes grupos: ectomicorriza, endomicorriza y ectendomicorriza (Figura 5). La endomicorriza presenta hifas externas que exploran el suelo y penetración de hifas intracelular e intercelularmente, no hay un manto fúngico ni red de Hartig. Entre ellas se encuentra la endomicorriza arbuscular (MA), donde el hongo penetra intra e intercelularmente y forma arbusculos.

Los hongos endomicorrízicos arbusculares son constituyentes esenciales de la microbiota nativa del suelo en ecosistemas naturales y probablemente colonicen más tejidos que ningún otro organismo en la naturaleza. Por eso es preciso realizar estudios previos del estado microbiano del suelo así como de su actividad, y si es necesario, reforzar la población natural con inoculaciones apropiadas (Allen *et al.*, 1992 Herrera *et al.*, 1993; Jasper, 1994; Requena *et al.* 1996).

Se debe tomar en cuenta que la disminución o desaparición de microorganismos en el suelo, debido a procesos de erosión y desertificación, puede llegar a ser muy grave, afectando no sólo al conjunto de organismos microscópicos que lo habitan sino a la cobertura vegetal que soporta. La baja densidad de propágulos microbianos que caracteriza a los ecosistemas desertificados puede limitar el establecimiento del material vegetal en programas de revegetación (Sylvia, 1990). El reestablecimiento de la diversidad microbiana es, en consecuencia, un factor crítico. El éxito de los programas depende en muchas ocasiones de un adecuado manejo de tales microorganismos.

Importancia de las Micorrizas

Las asociaciones micorrízicas son cosmopolitas, por su presencia en la mayoría de los hábitats naturales terrestres, y ubicuas por el amplio número de familias de plantas

susceptibles de ser micorrizadas. Por ello, la micorrización es considerada como la norma en los ambientes naturales, e incluso se dice que las plantas, más que raíces presentan micorrizas (Hernández, 2003). Mediante esta asociación, el hongo incrementa la superficie de captación de nutrientes para la planta, principalmente de iones fosfato y amonio disponibles en el suelo. Se estima que las hifas externas proporcionan hasta un 80% del fósforo y 25% del nitrógeno requeridos por la planta. El hongo recibe azúcares simples derivados de la fotosíntesis efectuada por el hospedero (Hernández, 2003).

La asociación puede ser tanto facultativa como obligada por parte de las plantas, dependiendo de sus características particulares (Allen, 1991; Honrubia *et al.*, 1992) Los HMA son habitantes comunes del suelo y al contrario del simbiote vegetal, son obligados, puesto que sólo completan su ciclo de vida en presencia de la planta hospedadora. Sus efectos sobre las plantas son diversos, tales como una captación de nutrientes más eficiente, resistencia a patógenos y a condiciones adversas como sequías y niveles extremos de sales, pH y contaminantes (Sieverding, 1991). Estos hongos no se asocian con especies vegetales específicas, sin embargo, el efecto que tienen sobre ellas sí puede ser diferente de acuerdo con la especie vegetal de que se trate, es decir, no son específicos pero si tienen una efectividad diferencial. Esto, a su vez, puede modificar la composición de especies de HMA en sitios particulares, puede alterar las abundancias de las especies fúngicas en cada uno de los ambientes, e incluso el número de esporas viables (Clark *et al.*, 1999).

El establecimiento de la simbiosis comienza con la actividad tanto de las plantas como de los hongos, regulada de forma independiente, influenciada por las condiciones ambientales. Sin embargo, existen evidencias de que al avanzar dicho proceso se producen interacciones genéticas entre ambos miembros de la simbiosis (Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi, 1989; Bonfante y Perotto, 1992; Gianinazzi-Pearson *et al.* 1994; Giovanetti *et*

al., 1994; Bonfante y Bianciotto 1995). A pesar de ello, no existe especificidad en sentido estricto. En general, cualquier HMA puede colonizar cualquier especie de planta susceptible y, un solo sistema radical puede albergar diversas especies de HMA. Es más, diversas especies de plantas pueden tener sus sistemas radicales comunicados a través del micelio fúngico (Barea, 1991), aunque la extensión de dichas interconexiones no está claramente establecida (Tinker, 1975; Heap y Newman, 1980). Este hecho es clave en ecosistemas naturales porque supone un flujo de nutrientes en el suelo, “canalizado” a través de los hongos. Se sabe que distintas especies de plantas, e incluso cultivares de las mismas, varían en el nivel de susceptibilidad a la colonización por HMA (Azcón y Ocampo, 1981), indicando que la planta controla la entrada del hongo (Gianinazzi-Pearson, 1984). Como el nivel de colonización que distintos hongos MA pueden tener para un mismo hospedero son diferentes, se puede inferir que existe un cierto grado de especificidad en la simbiosis, lo que lleva al concepto de compatibilidad (Barea, 1991). Smith y Gianinazzi-Pearson (1988) acuñaron el término de compatibilidad funcional para indicar la expresión fenotípica de un hongo MA como resultado de la influencia del ambiente sobre la expresión genotípica de ambos simbioses, planta y hongo. Aunque en sistemas experimentales las incompatibilidades de las combinaciones planta-HMA son escasas, ello suele ser más frecuente en condiciones naturales. La razón es que generalmente un determinado hongo está adaptado a condiciones ambientales determinadas y su introducción en ecosistemas diferentes puede provocar “inadaptaciones” al medio (Brundrett, 1991).

Anatomía

Estructuras dentro de la raíz. El sistema micorrízico está formado por hifas que se ramifican en el suelo y que además se encuentran conectadas con el tejido de la raíz donde penetran inter e intracelularmente (Figura 6). Cuando contactan una raíz susceptible, las hifas del hongo se engrosan formando los llamados apresorios que dan lugar a los “puntos de entrada” del hongo hacia el interior de la raíz. Penetran dicha raíz y usualmente desarrollan estructuras intracelulares específicas como ovillos (“*coils*”) por enrollamientos de las hifas, o arbusculos (estructuras en forma de árbol) en la parte del cortex más cercana al cilindro vascular, mediante invaginaciones de la membrana del hongo en el plasmalema celular. Dichos arbusculos son el órgano principal de la simbiosis, pues está descrito como el lugar de intercambio bidireccional de nutrientes entre los dos simbioses (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988). Las hifas entonces pueden presentar diferentes modificaciones dentro de la raíz como arbusculos, ovillos y vesículas.

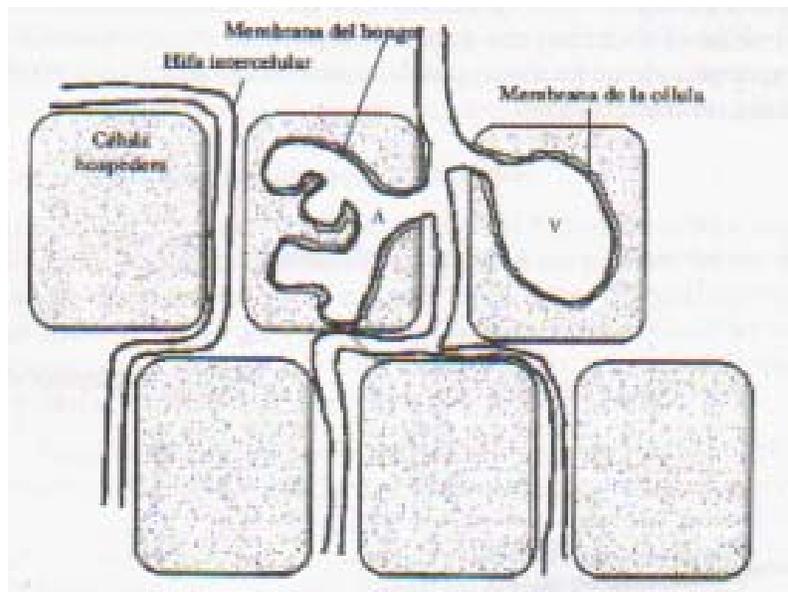


Figura 6. Penetración intercelular e intracelular que presentan los hongos micorrízicos arbusculares. A: arbusculo, V: vesícula (tomada de Hernández L. *et al.*, 2003).

Los arbuscúlos son ramificaciones sucesivas de la hifa dentro de las células vegetales que permiten que se establezca un contacto íntimo entre los plasmalemas de los simbios. Es importante destacar el hecho de que el hongo nunca está en contacto con el citoplasma de la célula vegetal. En estas estructuras el hongo transfiere elementos nutritivos a la planta y recibe los carbohidratos en forma de azúcares simples que ésta produce por fotosíntesis. La vida media de los arbuscúlos es de aproximadamente 14 días, después de los cuales la célula vegetal se restablece y el arbuscúlo se degrada. Los ovillos son enrollamientos de las hifas a los cuales se les ha adjudicado también un papel de intercambio de nutrientes. Las vesículas son engrosamientos de hifas donde se almacenan lípidos y son formadas en los géneros *Glomus*, *Slerosystis*, *Acaulospora* y *Entrophospora*. Cabe señalar que existen especies que esporulan dentro de la raíz, como *Glomus intraradices* (Hernández, 2003).

Estructuras fuera de la raíz. Las hifas son estructuras encargadas de la exploración del suelo y la captura de nutrientes y agua que, a través de corrientes citoplasmáticas, transportan hacia los arbuscúlos. Estas estructuras se ramifican a partir de una hifa exploradora (“runner hyphae”) que constituye la parte principal de las hifas extraradicales. Las hifas exploradoras de primer orden se ramifican formando un ángulo de aproximadamente 45°, y a partir de ahí las ramas van ramificándose progresivamente, siendo más finas cada vez y extendiéndose de forma radial alrededor de la raíz. Las hifas de segundo y tercer orden presentan ramificaciones menos uniformes con características similares a los arbuscúlos y a las que actualmente se les denomina BAS (“branched absorbing structures”, estructuras absorbentes ramificadas). En algunos casos están asociadas con esporas y su función es la absorción de elementos minerales del suelo (Bago *et al.*, 1998; Friese y Allen, 1991).

Las esporas son las estructuras de resistencia y propagación de los HMA; son multinucleadas y con abundantes compuestos de carbono (glicógeno y lípidos) (Bonfante *et al.*, 1994) Se encuentran y germinan en el suelo o dentro de las raíces de las plantas, y producen un micelio que se extiende por el suelo hasta contactar con una raíz hospedera.

Fisiología

Las raíces de las plantas, al no crecer aisladas, sino en yuxtaposición con raíces de otros individuos, hacen que el sistema micelial desarrollado por los hongos micorrízicos no esté aislado en el suelo. Debido a esto se ha propuesto que forman redes interhifales o miceliales a través de las cuales hay un flujo de materiales de una planta a otra, lo que favorece el establecimiento de especies cercanas a la planta madre en condiciones de escasez de luz. Además, esto puede ser un factor que disminuye la competencia al hacer disponibles recursos para los individuos involucrados, lo cual explicaría la coexistencia de especies en distintas comunidades (Whittingham y Read, 1982; Newman, 1988; Simard *et al.*, 1997; Zobel *et al.*, 1997; Jeffries y Barea, 2001).

Ecología de HMA

Los HMA contribuyen de manera importante en los procesos de formación y estabilización del suelo, lo que mantiene su fertilidad (Jeffries y Barea, 2001). Ya que participan en la formación de agregados, por acción mecánica y química, gracias a que la red micelial atrapa y compacta partículas primarias del suelo, además de secretar glomalina, una glicoproteína recalcitrante, que cementa partículas de suelo (Figura 7) (Wright y Upadhyaya, 1998; Miller y Jastrow, 1992). Los macro y microagregados resisten mejor las fuerzas destructivas como el impacto de las gotas de lluvia y el mojado y secado alternados del suelo, mejoran la infiltración y evitan la pérdida del suelo por erosión eólica (Forster y

Nicolson, 1981a, b; Koske y Polson, 1984; Dexter, 1988; Attou *et al.*, 1998). Dichos agregados persisten aún después de la muerte de las plantas y descomposición de sus raíces, por ello los HMA pueden ser utilizados como una herramienta en la rehabilitación de suelos perturbados y en la conservación de suelos potencialmente perturbables (Conde, 2001).

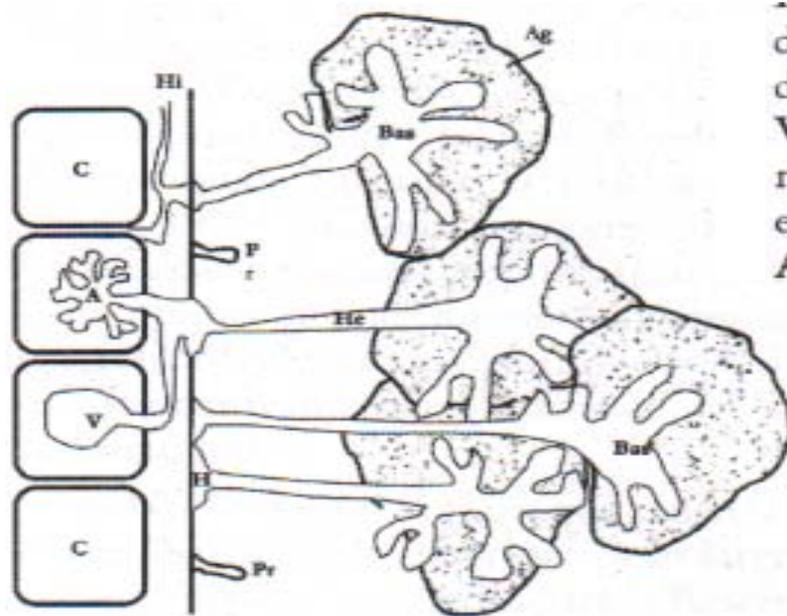


Figura 7. Formación de agregados del suelo por parte de las hifas. A: arbuscúlo, C: célula, V: Vesícula, H: haustorio, Pr: pelo radical, He: hifa exploradora, Bas: estructuras de absorción ramificada. Ag: agregados (tomada de Hernández L. *et. al.*, 2003).

Por lo tanto, los HMA, tienen un papel importante en el mantenimiento de la diversidad en comunidades naturales, como consecuencia de sus diferentes efectos sobre las plantas y la rizósfera. La pérdida de HMA y de su diversidad por perturbaciones naturales o antropogénicas causa un decremento en la diversidad y productividad vegetal, difícil de revertir.

Papel de los HMA en el ciclado de nutrientes

El significado de la asociación HMA-planta está esencialmente ligado a la transferencia de nutrientes que se produce entre ambos componentes de la simbiosis. Se realiza un transporte bidireccional de nutrientes en el arbusculo, en el cual se provee al hongo de productos de la fotosíntesis, esenciales para su desarrollo, y compensa a la planta con la captación de agua y nutrientes del suelo, principalmente fósforo, que son transportados a través del micelio externo. El micelio se comporta, en síntesis, como una prolongación de la raíz, permitiendo, por un lado, explorar mayores volúmenes de suelo y superar así la zona de agotamiento cercana a la raíz; y por otro, facilita la captación de nutrientes de lenta movilidad como el fósforo o el zinc, y de otros algo más móviles como cobre o amonio (Gianinazzi-Pearson y Smith, 1993; Jeffries y Barea, 1994). Por este beneficio, la planta ha de “pagar un precio”, invirtiendo en ello de un 10 a un 20% de su producción neta de fotosintatos (Jakobsen y Rosendahl, 1990). De hecho, los HMA necesitan carbono y energía para el mantenimiento no sólo de su biomasa sino de sus actividades metabólicas, por lo que cuanto más activo es el hongo transfiriendo nutrientes a la planta, mayor demanda de carbohidratos requiere a la planta hospedera. Se ha observado que, en algunos casos extremos, la planta ha de reducir la formación de micorriza y su funcionamiento cuando el costo de la simbiosis es mayor que el beneficio que la planta obtiene de ella (Azcón-Aguilar y Bago, 1994).

El micelio fúngico es por tanto un elemento vital en el funcionamiento del ecosistema terrestre. La capacidad del micelio de crecer entre partículas de suelo y materia orgánica, llegando a sitios donde la raíz no alcanza, es fundamental en la captación de nutrientes. Ello, junto a la rápida absorción de los mismos, hace a la micorriza competir hábilmente

con los microorganismos del suelo por los nutrientes y beneficiar de esa manera a la planta. Por estos motivos, el establecimiento y desarrollo de una planta en un suelo con una buena red de micelio fúngico es completamente diferente a cuando se establece en ausencia del micelio micorrízico (Jeffries y Barea, 1994). El micelio actúa compensando a la planta de la baja fertilidad del suelo, habiéndose encontrado que los niveles de nutrientes de plantas micorrizadas en condiciones de baja fertilidad son similares o ligeramente inferiores a los de plantas establecidas en suelos más fértiles pero con menor abundancia micorrízica (Mc Naughton y Oosterheld, 1990). Incluso la red de micelio puede conectar distintas plantas micorrizadas entre sí, de tal manera que todas ellas tienen acceso a un conjunto de nutrientes común (Francis *et al.*, 1986).

No todos los hongos son igualmente eficaces en la captación de nutrientes. Jakobsen *et al.* (1992), utilizando metodologías basadas en el isótopo ^{32}P , demostraron que ciertos hongos transportan el P de manera más eficaz a la planta, mientras que otros, por el contrario, lo acumulan en su interior. Sin embargo, a pesar de que el micelio de algunos hongos no se muestra tan eficaz, representan un almacén de nutrientes importante y al mismo tiempo son canalizaciones de los mismos de gran interés, que impiden la dispersión de nutrientes vía mineralización al morir las plantas. De esta manera, gran parte del contenido de nitrógeno y fósforo de una planta en senescencia puede pasar a una adyacente vía la red de micelio de forma más eficiente que en ausencia de micorrizas (Newman y Eason, 1989; Eason y Newman, 1990). Los HMA, además de afectar directamente a la nutrición mineral de la planta a través de la adquisición de nutrientes por el micelio, pueden modificar las tasas de transpiración y la composición de la microbiota de la rizosfera afectando indirectamente a la nutrición vegetal (Marschner y Dell, 1994).

Potencial micorrízico

El potencial de micorriza de un suelo depende de la dispersión y mantenimiento de los propágulos existentes y de su viabilidad (Brundrett, 1991; Sanders, 1993). Los propágulos de HMA incluyen esporas, fragmentos de raíz colonizada y micelio externo (Barea *et al.*, 1991). Las esporas son consideradas como el principal propágulo micorrízico de un suelo, pero muchas veces el número no corresponde con la capacidad colonizadora de dicho suelo (Abbot y Robson, 1984, 1991; McGee, 1989; Brundrett, 1991). La esporulación está influenciada por muchos factores, entre otros la planta hospedera y las condiciones ambientales.

Tanto Rabatin y Wicklow (1979) como Bethlenfalvay *et al.* (1984) encontraron que en comunidades vegetales donde la mayoría de las plantas son hospederas de HMA, la diversidad de hongos está directamente relacionada con la diversidad de plantas.

En cuanto a las esporas, otra de sus formas de protección es el contenido en melanina. En general, las esporas son consideradas el propágulo más resistente (Abbot y Robson, 1991; Hayman, 1982; Daniels, 1984). Sin embargo, la rápida colonización micorrízica de las nuevas plantas en condiciones naturales parece deberse más a una red establecida de micelio fúngico que a la germinación y colonización a partir de esporas (Jasper *et al.*, 1989 a y b; McGee, 1989; Requena *et al.*, 1996 a). Los fragmentos de raíces colonizadas son el propágulo más agresivo para colonizar nuevas raíces (Barea *et al.*, 1991).

El potencial de inóculo (estimado mediante el cálculo de la longitud de raíz colonizada y el número de esporas) se concentra generalmente en las capas más superficiales del suelo. Sin embargo, en ecosistemas áridos se han hallado propágulos a mayor profundidad (Brundrett, 1991). Read *et al.* (1976) sugieren en cuanto a la dispersión de propágulos que

el mayor mecanismo de expansión de los hongos de la micorriza se debe a contactos raíz-raíz. También es importante en la ecología de las plantas micorrizadas su micotrofia, que es la tendencia de la planta a la colonización para “alimentarse” a través del hongo. Baylis (1975) estableció que raíces con un sistema radical poco desarrollado y dependientes por tanto de la micorriza, con pocos pelos radicales, del tipo “magnoliode”, tienden a ser muy micotróficas, y a la inversa, raíces del tipo “graminoide” son en principio menos dependientes de los hongos micorrízicos. Según St. John y Coleman (1983) la dependencia que tienen las plantas a la micorriza varía con el tiempo, ya que cuando se trata de plantas recién geminadas poseen un sistema radical limitado, incapaz de acceder a ciertos nutrientes, y su micorriza puede beneficiarlas más en ese estado que cuando alcanzan un desarrollo radical mayor.

Usos de fertilizantes y hongos de micorriza arbuscular

El uso de los biofertilizantes se remonta a la época prehispánica con las culturas mesoamericanas, las cuales entendían ya el papel de la fertilización de los suelos. Pese a los logros obtenidos en la producción de alimentos y la alimentación mundial, se ha tenido como resultado la contaminación del agua y suelo y en algunos casos, esto ha llegado a ser irreversible, así como la degradación edáfica y la calidad de los alimentos empezaron a preocupar a los consumidores y productores, ya que muchos de ellos presentan gran cantidad de pesticidas, de nitratos o de hormonas (Casas, 1991). Ahora sabemos que el uso excesivo y la naturaleza química de los fertilizantes ha provocado la contaminación no sólo de suelos, sino también de los mantos freáticos y de los cuerpos acuáticos.

La manipulación de los microorganismos que intervienen en la fertilidad de los suelos y en la nutrición vegetal es para muchos la alternativa más efectiva para la transformación y

mejoramiento de los ecosistemas agrícolas, además de su conservación (Perez-Moreno y Ferrera-Cerrato, 1997).

Si se considera que la mayoría de las plantas pueden tener una respuesta positiva a la inoculación de los HMA en condiciones de campo, combinándola con una dosis de fertilización química adecuada, y probando en que época de aplicación es más eficiente el agroquímico, puede lograrse una reducción en tiempo de cosecha y un incremento en el rendimiento. También es de tomarse en cuenta que la disminución en el uso de fertilizantes inorgánicos trae como consecuencia una mejor conservación del suelo, lo cual coincide con lo planteado por el desarrollo sustentable, con la consecuente preservación de los recursos naturales para las futuras generaciones.

Rizobacterias solubilizadoras de fosfatos (PGPR) y su influencia en el crecimiento

Las bacterias rizosféricas pueden actuar incrementando tanto el desarrollo de la parte aérea como de la raíz. La promoción del crecimiento en las plantas inoculadas con rizobacterias ocurre por varios factores; uno de ellos es por la síntesis de sustancias reguladoras de crecimiento, como giberelinas, citocininas y auxinas, las cuales estimulan la densidad y longitud de los pelos radicales, aumentando así la cantidad de raíces en las plantas, lo que incrementa a su vez la capacidad de absorción de agua y nutrientes, permite que las plantas sean más vigorosas, productivas y tolerantes a condiciones climáticas adversas, como las heladas o sequías (Garbaye, 1994; Azcón-Aguilar y Barea, 1992).

Se ha descrito que muchas de estas bacterias son capaces de mejorar la micorrización y favorecer el desarrollo de la simbiosis (Garbaye, 1994; Azcón-Aguilar y Barea, 1992). Sin embargo, también existen referencias bibliográficas que describen un efecto antagónico entre estos dos tipos de microorganismos (Hoflich *et al.*, 1994).

Otro factor importante por el cual las rizobacterias ayudan a las plantas es que existen ciertas especies que las hacen nutrirse mejor. Por ejemplo, *Pseudomonas* spp, al solubilizar algunos nutrientes poco móviles del suelo, como el fósforo, mejoran el ingreso de este elemento hacia la planta, lo que se traduce en una mayor cantidad de biomasa. Otras especies, como *Rhizobium* y *Bradyrhizobium*, aumentan el aporte de nitrógeno, influyendo directamente en el crecimiento, desarrollo y rendimiento. Recientes investigaciones demuestran que existen algunos mecanismos indirectos que influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas, como la producción de ciertos metabolitos que, al funcionar como antagonicos de microorganismos perjudiciales, hacen que las plantas se desarrollen en un ambiente idóneo libre de patógenos y tengan un mayor crecimiento y desarrollo.

MATERIALES Y METODOS

A. PROCEDIMIENTOS GENERALES

A.1 Descripción de los suelos utilizados

A.1.2 Procedencia, muestreo y caracterización

Se colectaron muestras de suelo en terrenos cultivados con maguey espadín de tres localidades del Distrito de Tlacolula en el estado de Oaxaca; dos parcelas de la localidad San Pablo Villa de Mitla; tres muestras de parcelas procedentes de Santiago Matatlán y una de San Bartolomé Quialana. Estos terrenos representan las tres diferentes situaciones fisiográficas donde se cultiva el maguey en esta región: montaña, lomerío y planicie (Figura 8).



(a)



(b)



(c)

Figura 8. Vista panorámica de las tres condiciones fisiográficas en las que se cultiva maguey mezcalero en el Estado de Oaxaca a) Montaña, b) Lomerío y c) Planicie. (Robles C., 2005)

En cada parcela el muestreo consistió en escoger al azar cinco plantas de maguey del cultivo, previamente se eliminaron las plantas arvenses que se localizaban alrededor del maguey. De acuerdo a la metodología de Azcón-Aguilar et al. (2003), se extrajo suelo rizosférico a una profundidad entre cinco y 20 centímetros, tomando suelo de cada punto cardinal, para obtener una muestra compuesta de aproximadamente 4 kg., que fue representativa de cada parcela, la cual se depositó en una bolsa de polietileno negro etiquetada. Se consideró suelo rizosférico al situado bajo el dosel de las plantas, a una profundidad de 5 a 20 cm. En cada parcela se tomaron datos del cultivo (edad, situación fisiográfica, características físicas, cultivos asociados y labores culturales realizadas recientemente). Las muestras obtenidas se transportaron al laboratorio en donde se

refrigeraron hasta su procesamiento. Fueron agrupadas, según su procedencia, en tres grupos asociados a la situación fisiográfica de las parcelas y el manejo de las mismas. Montaña (M) son parcelas en pendientes superiores a 30 %, en las que el maguey se planta en sustitución de la vegetación nativa (usualmente selva baja caducifolia), utilizando solamente la fuerza humana y herramientas primarias. Lomerío (L) son parcelas con pendientes entre 5 a 30 % en las que el suelo es laborado con arado y tracción animal antes de la plantación del maguey y en las calles entre plantas durante los primeros tres a cuatro años de la plantación. Planicie (P) son terrenos con una pendiente inferior a 5 %, en el piso del valle. A partir de que se establece la plantación estos suelos son laborados cada año hasta el cuarto año de vida de la plantación, utilizando maquinaria agrícola e implementos.

A.1.3 Eliminación de la microbiota nativa de los suelos

Para los tratamientos y experimentos que lo requirieron, el suelo fue esterilizado exponiéndolo a vapor fluente (autoclave a presión ambiental) por una hora durante tres días consecutivos. Este tratamiento asegura la eliminación de la microbiota nativa del suelo, incluyendo propágulos de HMA.

A.2 Especie vegetal utilizada

Se utilizaron plántulas de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) propagadas por bulbilos florales, provenientes del distrito de Tlacolula; plántulas provenientes de hijuelos rizomatosos del distrito de Miahuatlán y plántulas propagadas por cultivo de tejidos donadas por el Dr. Raymundo Del Valle del Instituto Tecnológico Agropecuario No. 23 de Oaxaca. En todos los casos las plántulas tenían de tres a cinco meses de edad.

A.3 Condiciones de cultivo

Todas las plantas crecieron en maceta en condiciones de invernadero. El riego se realizó a discreción semanalmente con agua embotellada potable y/o de pozo sin tratar, estimando una fluctuación de 100 a 60 % de la capacidad de campo entre riegos. Una vez a la semana se aplicó la solución nutritiva de Hoagland, con fósforo a un décimo de la concentración recomendada, debido a que las micorrizas actúan mejor en sustratos cuando el fósforo es deficiente.

A.4 Material biológico utilizado

A.4.1 Inoculación con HMA caracterizados

En este trabajo se utilizó la especie de HMA *Glomus intraradices* BEG 72, proveniente de una donación del Banco Europeo de Glomales (UK). El inóculo fue preparado en sustrato compuesto de mezcla estéril tratada suelo:arena en proporción 1:1, utilizando trébol (*Trifolium* sp.) como planta trampa. El nivel de colonización de las raíces en el inóculo fue de 70 %.

A.4.2 Inoculación con hongos nativos

Se utilizaron seis inóculos mixtos provenientes de los suelos muestreados en cultivos de maguey, preparados en el Laboratorio de Suelos del CIIDIR-Oaxaca. Los hongos fueron propagados en sustrato compuesto de la mezcla estéril suelo: arena en proporción 1:1, utilizando como plantas trampa cebolla y tomate. Se determinó un nivel de colonización promedio del 55 % en las raíces de las plantas trampa.

A.4.3 Inoculación con bacteria rizosférica

En el experimento de eficiencia y competitividad se inoculó un aislado de una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) con alta capacidad solubilizadora de fosfatos, nativa de los suelos

muestreados (López-Vásquez, 2004 com. pers.). En cada maceta se colocaron cinco mL del cultivo de la bacteria en medio líquido (Ramos-Callao, 1967), incubándose a 30°C con agitación, hasta lograr una densidad óptica equivalente a 10^8 UFC mL⁻¹.

A.5 Variables de respuesta

Según el experimento, cada seis u ocho semanas, se midieron las variables de respuesta asociadas al crecimiento vegetativo de todas las plantas, la altura de la planta se tomó del cuello a la punta de la hoja más larga y se contó el número de hojas, independientemente del tamaño.

En el experimento de compatibilidad funcional, a las 14 semanas de crecimiento, se estimó el área foliar por planta mediante el cálculo de áreas de figuras geométricas equivalentes a la lamina foliar; además, se calculó la longitud y distribución de raíces a la cosecha, al cumplirse 14 semanas de crecimiento.

A la cosecha, los parámetros de crecimiento medidos fueron: peso fresco y seco de las hojas, tallo y raíz, longitud de la raíz más larga, longitud de la planta, contenido de sólidos solubles totales (°Brix) en el tallo y arquitectura de raíz (medición de número, longitud de raíces primarias, secundarias y terciarias).

A.5.1 Determinación de la colonización micorrízica

Para la determinación de la colonización por los hongos de micorriza arbuscular HMA se utilizó todo el sistema radical de las plantas, rehidratándolo después de haber registrado el peso seco. Se aplicó la técnica de clareo alcalino, seguida de la tinción de las raíces utilizando azul de tripano, según la metodología de Phillips y Hayman (1970). El método fue modificado realizando la decoloración con KOH al 10 % a temperatura ambiente (20-23 °C) por 24 horas. La cuantificación del porcentaje de raíz micorrizada se realizó por

observación de fragmentos de raíz teñidos montados en laminillas, bajo un microscopio compuesto, según la metodología de Giovannetti y Mosse (1980).

A.5.2 Aislamiento y cuantificación de esporas

Se realizó con la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963, citados por Sieverding, 1983).

A.5.3 Determinación de propágulos viables

Se determinó por la técnica del número más probable (NMP) (Porter, 1979; Sieverding, 1983). Se prepararon, partiendo del suelo natural y esterilizado de la misma procedencia, diluciones al décimo, de 10^0 a 10^{-6} . Cada dilución de suelo se colocó por triplicado en vasos con 100 g cada uno. En cada vaso se trasplantó una plántula de maíz germinada en sustrato estéril. Se dejaron crecer en invernadero por 5 semanas, para cosechar las raíces, mismas que fueron lavadas cuidadosamente para desprender todas las partículas de suelo. Después se despigmentaron con KOH al 10%, se tiñeron con azul de tripano y se examinaron al microscopio para determinar la presencia o ausencia de colonización micorrízica. Se estimó el NMP de propágulos micorrízicos por unidad de peso de suelo haciendo uso de las tablas de Fisher y Yates (1970) utilizando la fórmula:

$$\log \lambda = x \cdot \log a - K$$

en donde: λ = NMP de propágulos de HMA

x = promedio de vasos con colonización presente

x = No. total de vasos colonizados / No. de repeticiones por dilución (tres)

a = factor de dilución (10 en este caso)

K = factor tabulado que depende del número de diluciones realizadas

A.5.4 Longitud de micelio extraradical (MER)

El MER constituye la interfase activa entre el suelo y la planta, y se considera la estructura más importante para el cumplimiento de la función de la micorriza en cuanto a captación de nutrientes y agua (Whittingham y Read, 1982 en Robles, 1999) La determinación de su longitud por unidad de masa de suelo es un indicador del posible beneficio que reciben las plantas de esta estructura y de su contribución al mejoramiento de las propiedades físicas del suelo (Tisdall, 1991 en Robles, 1999). La técnica utilizada en este trabajo (Robles, 1999) consta de los siguientes pasos:

- a) Pesar un g de suelo seco al aire y colocarlo en un matraz Erlenmeyer de 250 mL
- b) Agregar cinco mL de solución de hexametáfosfato sódico (Calgón) ó 0.2 g de cloruro sódico. La función de estas sales es ayudar a la dispersión de los agregados del suelo, liberando de esa manera las fracciones de hifas constituyentes de los mismos. Agregar también 10 mL de azul de tripano al 0.05 % en ácido láctico, y agua destilada hasta ajustar el volumen a 100 mL.
- c) Calentar la mezcla en baño María con agitación durante 20 a 30 minutos
- d) Pasar sucesivamente la mezcla por tamices del número 50 y 100 con la finalidad de eliminar las fracciones más finas del suelo que dificultan la observación de las hifas al microscopio. Recuperar cuantitativamente el material retenido en ambo tamices, depositándolo nuevamente en el matraz.
- e) Agregar 0.6 g de agar bacteriológico y ajustar el volumen a 100 mL con agua destilada.
- f) Calentar nuevamente en baño María para disolver el agar, agitando continuamente. Mientras se agita manteniendo homogénea la suspensión se toma una alícuota de 10 mL

con ayuda de una jeringa o pipeta de punta ancha. Este volumen se deposita de inmediato, distribuyendo homogéneamente, en una placa de Petri.

g) Se deja enfriar sobre una superficie horizontal hasta la formación de un gel semisólido y se observa al microscopio estereoscópico a 30 aumentos, colocando en la base de la placa una rejilla cuadrículada a exactamente 0.5 cm. Se cuentan las intersecciones hifa-línea y se transforman a longitud de micelio por unidad de peso de suelo utilizando la fórmula de Newman (1966):

$$R = \pi AN / 2H$$

En donde: R= longitud de micelio por unidad de peso de suelo

A= área de la placa

N= número de intersecciones hifa-línea

H= longitud total de líneas sobre las que se cuenta

A.5.5 Análisis de los tejidos vegetales

Para la determinación de concentración de nutrientes se utilizaron las hojas, las cuales se secaron a 60 °C por 5 días. Después de registrar su peso fueron molidas con molino eléctrico y mezcladas perfectamente. Fueron almacenadas hasta su análisis en bolsas de polietileno. La determinación de N fue realizada por el método microKjeldahl; la de P se realizó por acenización húmeda con H₂SO₄ y H₂O₂ y determinación espectrofotométrica visible, utilizando un espectrofotómetro marca Shimadzu modelo 2380.

A.5.6 Parámetros de suelo

Una vez llevadas las muestras de suelo al laboratorio se dejaron secar al aire, se molieron con mazo de madera y se tamizaron por malla de dos mm y se mezclaron perfectamente. Se guardaron en bolsas de polietileno hasta su análisis. Para las

determinaciones de pH y materia orgánica se molieron las muestras con un mazo de madera hasta que la muestra pasó por un tamiz de 0.5 mm. Se determinó la textura utilizando el método de Boyoucos Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002). La determinación de pH se realizó en suspensión suelo: agua en relación 1:2 con H₂O destilada; el contenido de materia orgánica de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002); la de P asimilable utilizando el método Olsen o Bray, dependiendo del valor de pH NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002), la de nitrógeno se determinó por el método microKjeldahl de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002).

B.-Descripción de los experimentos

B.1 Análisis del potencial micorrízico en rizosfera de plantas cultivadas de A. angustifolia

Se realizó el muestreo de suelos de acuerdo al procedimiento general A.1.2 Durante el proceso de homogenización para formar la muestra compuesta se separaron las raíces de maguey obtenidas durante el muestreo.

Análisis físico, químico y biológico.- Cada una de las muestras fue secada al aire y se tamizó con una malla de dos mm. Se determinó su textura, pH, contenido de materia orgánica y P asimilable. El análisis de potencial micorrízico se realizó por medio de las siguientes determinaciones:

- porcentaje de raíz colonizada
- longitud de micelio extraradical por unidad de peso de suelo
- número y tipo de esporas por unidad de peso de suelo
- número más probable de propágulos viables de HMA por unidad de peso de suelo

Los datos promedio de los parámetros asociados a la micorriza fueron correlacionados con las características fisicoquímicas de los suelos utilizando el método de mínimos cuadrados, para modelos lineales simples o múltiples por el método paso a paso corroborado en entradas y salidas. Se estimaron las ecuaciones de regresión cuando las correlaciones resultaron significativas.

B.2 Compatibilidad funcional de la asociación micorrízica en A. angustifolia

Diseño experimental. Se realizó un experimento bifactorial completo con arreglo combinatorio, con cuatro repeticiones y distribución de tratamientos en bloques aleatorizados completos. Los factores experimentales y sus niveles fueron:

Factor A

- 1.- Plántulas de maguey propagadas por bulbilos aéreos
- 2.- Plántulas de maguey propagadas por hijuelos de raíz

Factor B

- 1 a 6.- inóculos micorrízicos mixtos del distrito de Tlacolula, Oaxaca
- 7.- Control positivo (*Glomus intraradices*)
- 8.- Control absoluto

Unidad experimental: Una plántula en maceta de polietileno rígido con capacidad para 1.2 Kg de sustrato, de forma troncocónica.

Total de unidades experimentales: 64.

Sustrato: mezcla suelo:arena en proporción 1:1 (v/v) estéril.

Crecimiento.- La inoculación se realizó a una dosis de ocho g por maceta, colocado en el centro de la maceta y sobre el mismo se colocaron las plántulas. El crecimiento ocurrió

totalmente en invernadero, el riego se realizó a discreción con agua potable, el periodo de crecimiento fue de 14 semanas después del trasplante.

VARIABLES DE RESPUESTA.- Altura de la planta (cada 6 semanas), área foliar por planta (al cumplirse 6, 10 y 14 semanas), longitud y distribución de raíces a la cosecha, al cumplirse 14 semanas de crecimiento, biomasa a la cosecha (pesos fresco y seco de hojas, tallo y raíces), concentración y contenido de nutrientes en hojas (N, P), colonización micorrízica.

Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza y prueba de rango múltiple paso a paso corroborado en entradas y salidas para separación de medias (Diferencia Mínima Significativa – DMS – con una significancia de 5 %).

B.3 Eficiencia y competitividad, para las plantas, de inoculantes experimentales de HMA y rizobacteria solubilizadora de fosfatos en A. angustifolia

El experimento se realizó mediante un diseño experimental factorial completo 2x8x2, con arreglo en bloques aleatorizados completos con cuatro repeticiones. Los factores experimentales fueron:

Factor 1.- Condición del suelo:

a) esterilizado (EST)

b) no esterilizado (NAT)

Factor 2.- Inoculantes micorrízicos:

a) 6 inóculos micorrízicos mixtos del distrito de Tlacolula, Oaxaca.

b) Control positivo (*G. intraradices*) (Gin)

c) Control absoluto (Cabs)

Factor 3.- Inoculación con rizobacteria solubilizadora de fosfatos, *Bacillus* sp.:

a) Inoculados (BR+)

b) no inoculados (BR-)

La unidad experimental fue una plántula que se estableció en una maceta de polietileno rígido de forma troncocónica con capacidad para 1.2 Kg de sustrato.

Sustrato: mezcla arena de río:suelo en proporción 1:1 (v/v) estéril o natural, según el tratamiento.

Material vegetativo: plántulas de maguey mezcalero propagadas por bulbilos aéreos, con la raíz totalmente podada, desinfectando el corte utilizando solución de hipoclorito de sodio (blanqueador comercial) al 10 % y alcohol etílico al 50 %, y con callo formado.

Establecimiento del experimento y crecimiento: La inoculación se realizó a una dosis de 10 g por maceta, colocando el inóculo en el centro de la maceta y sobre el mismo se colocaron las plántulas; asimismo se aplicaron, en donde correspondió, cinco mL de un cultivo líquido de la bacteria solubilizadora de fosfatos (medio de Ramos-Callao, 1967).

El crecimiento ocurrió totalmente en invernadero, el riego se realizó a discreción utilizando agua potable, estimando una fluctuación de 100 a 60 % de la capacidad de campo; una vez a la semana se aplicó solución nutritiva de Hoagland con el fósforo a un décimo de la concentración recomendada. Se realizó la cosecha a los 10 meses de crecimiento. De cada unidad experimental se tomó suelo rizosférico, en un primer paso separando la planta del sustrato y agitando con suavidad para extraerla. Este se separó de las raíces agitándolas enérgicamente y con el auxilio de pinzas de laboratorio. Se colectó en bolsas de polietileno para su conservación en refrigeración a 4 °C. Las raíces se lavaron perfectamente y se separaron de la parte aérea. Se registró el peso fresco y se colocaron en estufa a 65 °C por 48 horas, se pesaron nuevamente para registrar el peso seco. Las raíces se rehidrataron para determinar en ellas el porcentaje de colonización micorrízica. En las hojas se determinó la concentración de los nutrientes N y P. Otras variables de respuesta

registradas fueron: altura de la planta y área foliar por planta (cada ocho semanas). Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza y prueba de rango múltiple para separación de medias (Diferencia Mínima Significativa – DMS – con una significancia de 5%).

B. 4 Crecimiento de plantas de A. angustifolia de diversos orígenes de propagación asexual sometidas a inoculación micorrízica y diversas dosis de fertilización

Diseño experimental. El experimento fue un factorial completo 3x3x4 con cuatro repeticiones, con distribución de tratamientos en bloques completos al azar. Los factores experimentales fueron:

Factor A:

Plántulas de maguey obtenidas por bulbilos aéreos

Plántulas de maguey propagadas por hijuelos de raíz

Plántulas de maguey propagadas por micropropagación

Factor B:

Inóculo micorrízico mixto del distrito de Tlacolula (IB2)

Inóculo micorrízico de *Glomus intraradices* cepa BEG72

Control absoluto

Factor C:

Fertilización mineral. Los niveles fueron las siguientes dosis, expresadas como equivalentes a Kg ha⁻¹: 90-45-60, 60-30-40, 30-15-20, 00-00-00

Se utilizó como sustrato una mezcla arena:suelo de una parcela cultivada con maguey mezcalero proveniente de la población Santiago Matatlán (Oaxaca). El total de unidades experimentales fue de 144. La unidad experimental fue una plántula que se estableció en

una bolsa de polietileno de color negro (bolsa de vivero) con capacidad para 2.1 Kg de sustrato.

Establecimiento del experimento y crecimiento: La inoculación micorrízica se realizó a una dosis de 10 g por bolsa, colocando el inóculo en el centro de la maceta, asimismo se agregó el fertilizante con las dosis indicadas anteriormente y sobre el mismo se colocaron las plántulas. El crecimiento ocurrió totalmente en invernadero, el riego se realizó cada semana aplicando 200 mL por maceta con agua corriente. El periodo de crecimiento fue de 56 semanas después del trasplante.

VARIABLES DE RESPUESTA. Altura (medida desde la base del tallo hasta el ápice de la hoja más larga) y n°. de hojas, registradas cada ocho semanas; peso seco de hojas, tallo y raíz, n°. de raíces secundarias y terciarias, colonización micorrízica, registradas a la cosecha.

C.1 Análisis estadísticos e interpretación de los resultados analíticos de suelos y plantas

Los resultados que se obtuvieron como expresión porcentual fueron transformados aplicando la función arco coseno, para satisfacer los requisitos de normalidad previos al análisis estadístico (Steel y Torrie, 1988).

Los datos fueron sometidos a Análisis de la Varianza, seguidos por la prueba de separación de medias usando la diferencia mínima significativa, con un nivel de significancia $P \leq 0.05$.

Las relaciones entre variables se estimaron por análisis de correlación y obtención de las correspondientes ecuaciones de regresión.

Para la interpretación de resultados analíticos de suelo se utilizó la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

ANÁLISIS DEL POTENCIAL MICORRÍZICO EN RIZOSFERA DE PLANTAS CULTIVADAS DE A. ANGUSTIFOLIA

Los resultados analíticos de parámetros fisicoquímicos de las muestras de suelo fueron interpretadas de acuerdo a lo señalado en la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002). Los valores medios de estos parámetros se observan en el Cuadro 1. El pH resultó con valores de neutros (6.81) hasta medianamente alcalinos (7.56). El porcentaje de materia orgánica fluctuó de valores medios a muy altos (2.82 a 6.47)%. El contenido de nitrógeno total resultó con valores de medios a altos (0.04 a 0.2). El fósforo, determinado por el procedimiento de Olsen, resultó con valores de bajos a medios (0.5-7.6). La textura por el procedimiento de Boyoucos se clasificó de arcillosa a migajón arcillo arenosa. Los

Cuadro 1. Caracterización fisicoquímica de suelos rizosféricos muestreados en la “región del mezcal” del estado de Oaxaca.

Muestras	pH	%M. O.	%N	P _{asim} (mg Kg ⁻¹)	%Arena	%Arcilla	%Limo	Textura
1 Matatlán	7.56	4.19	0.2	0.5	64	20	16	Arcilloso
2 Matatlán	7.44	5.16	0.13	0.9	51	30	19	Mig-Arc-Aren
3 Matatlán	7.54	3.51	0.08	0.5	30	42	28	Arcilloso
4 Mitla	7.53	6.47	0.08	7.6	24	59	17	Arcilloso
5 Mitla	6.81	3.23	0.05	3.0	59	38	3	Arc.Aren.
6 Tlacolula	7.51	2.82	0.04	4.9	71	28	1	Mig-Arc- Aren

resultados son consistentes con suelos desarrollados y manejados en clima semiárido, con niveles de precipitación escasos y normalmente inferiores a la evapotranspiración potencial, lo que explica la tendencia del pH de los suelos hacia la alcalinidad. El clima propicia tasas de mineralización de materia orgánica bajas, lo que significa también bajas actividades de los microorganismos del suelo. Esto explicaría la presencia de valores medios a altos de contenido de materia orgánica, aunado a la práctica, aunque esporádica, de abonado con estiércoles y/o con el propio bagazo del maguey, o permanencia de residuos provenientes de las prácticas de eliminación de malezas en los terrenos cultivados. En el mismo sentido y por las mismas razones puede explicarse el contenido de nitrógeno total. Los valores altos de pH, y muy probablemente también de calcio y magnesio, se encuentran comunmente en suelos de clima semiárido y pH alcalino, ocasionan la inmovilización del fósforo, propiciando valores bajos de las formas disponibles de este nutriente. En estas condiciones, el fósforo puede ser el nutriente limitante del crecimiento y producción vegetal. La textura del suelo considerada como media a pesada, implica posibles dificultades para el crecimiento radical en época de estiaje, dado el endurecimiento del mismo y la dificultad para la penetración de las raíces, lo que limitaría la exploración del suelo para la absorción de agua y nutrientes. En estas condiciones se espera que las tasas de crecimiento del maguey sean marcadamente estacionales, con una época de crecimiento acelerado en la temporada de lluvias y cese casi total en el estiaje.

Los valores registrados para los parámetros biológicos asociados a la micorrización arbuscular del maguey mezcalero se observan en el Cuadro 2. El número de esporas presentó valores de 269 a 1,829 por 50 g de suelo, la colonización micorrízica, siempre presente, resultó con valores de 26 a 73 %, la longitud de micelio extraradical registró

valores desde 6.0 hasta 17.3 m por 10 g de suelo y el NMP de propágulos viables de HMA resultó con valores desde 12 hasta 1,226 propágulos por 10 g de suelo. Los valores encontrados sugieren un alto potencial micorrízico en suelo rizosférico de maguey mezcalero, información que por primera vez se reporta para la región y la especie vegetal.

Cuadro 2. Parámetros biológicos (nº. de esporas, raíz colonizada, longitud de micelio extraradical MER, propágulos viables NMP) asociados a la micorriza arbuscular (MA) de suelos cultivados con maguey “espadín” o “mezcalero” provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca.

Muestras	No. esporas (50 g suelo) ⁻¹	% raíz colonizada	Longitud MER m (10 g suelo) ⁻¹	Propágulos viables (NMP)
1 Matatlán	813	67	11.3	534
2 Matatlán	1829	61	13.8	106
3 Matatlán	493	73	9.0	138
4 Mitla	1157	26	17.3	1226
5 Mitla	874	46	7.0	38
6 Tlacolula	269	73	6.0	12

Dadas las condiciones de clima y suelo, puede inferirse que el maguey mezcalero (*A. angustifolia*) es micotrófica en un nivel de medio a alto, lo que explica los niveles de colonización encontrados y los altos valores de propágulos totales y viables registrados.

Las observaciones de este trabajo señalan que las variables número de esporas y porcentaje de colonización micorrízica (figura 9) están inversamente asociados a la magnitud de la precipitación pluvial, lo cuál es coincidente con lo observado por Pérez-Solís (2001) en ecosistemas semiáridos del sureste de la península Ibérica.

En el Cuadro 3 se observan las correlaciones simples entre los parámetros fisicoquímicos y biológicos de los suelos rizosféricos. Solamente el contenido de materia

orgánica del suelo ejerció un efecto significativo sobre la densidad de MER y el número de propágulos viables (NMP). La presencia de materia orgánica tiene una notable influencia sobre características del suelo que a su vez pueden contribuir significativamente a la sobrevivencia de propágulos de HMA. Entre ellas, representan un nicho en el cual escapar a la acción de consumidores y/o predadores, la capacidad de retención de humedad que impide la deshidratación, la capacidad amortiguadora a las variaciones térmicas, etc. (Fitter *et al.*, 2000; Meddich *et al.*, 2000). Contrariamente a lo señalado por autores que han encontrado disminución en la abundancia de especies de HMA y la densidad de propágulos cuando incrementa la concentración de Nitrógeno (Treseder y Allen, 2000) o Fósforo (Ezawa *et al.*, 2000) en el suelo, en este trabajo no hubo una relación significativa entre estos parámetros. La proporción de arcilla en el suelo tampoco fue un factor que explicara las variaciones en el potencial micorrízico.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación simple entre variables fisicoquímicas (pH, materia orgánica M.O., nitrógeno N, fósforo P y arcilla R) y variables biológicas (Esporas, micelio extraradical MER, % raíz colonizada, número más probable NMP) asociadas a la MA de suelos cultivados con maguey mezcalero provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca.

Var. Fisicoquímicas/ Var. Biológicas	pH	M.O.	N	P	R
Esporas	-0.115	0.70	-0.48	-0.09	0.11
MER	0.358	0.99**	-0.44	0.28	0.49
% Raíz colonizada	0.348	-0.70	0.53	-0.69	-0.75
NMP	0.32	0.82*	-0.28	0.58	0.60

* $P \leq 0.05$ y ** $P \leq 0.01$

Los coeficientes de correlación múltiple entre los parámetros indicadores del potencial micorrízico y los parámetros fisicoquímicos del suelo se observan en el Cuadro 4. En todas las funciones múltiples que explican significativamente el comportamiento de la densidad

de MER, la colonización micorrízica, la abundancia de esporas y el NMP de propágulos viables en estos suelos se encuentra el contenido de materia orgánica, seguido por la concentración de Fósforo asimilable y el pH. Barea (1991) ha discutido ampliamente el papel de los indicadores de fertilidad del suelo sobre la presencia y la actividad de la micorriza arbuscular, llegando a concluir que ocurren dos hechos de gran importancia relativos a la interacción suelo-micorriza. Primero, las micorrizas son más eficientes en la absorción de nutrientes que las raíces no colonizadas. Segundo, las plantas, micorrizadas o no, absorben los nutrientes de las mismas fuentes disponibles en el suelo, y no son capaces de diferenciar el origen de las formas asimilables de estos nutrientes. Particularmente, la materia orgánica del suelo es una fuente de aporte de nutrientes al suelo de largo plazo, por lo que no es raro determinar su influencia en los parámetros indicadores del potencial micorrízico de los suelos.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación múltiple entre variables fisicoquímicas (pH, materia orgánica M.O., nitrógeno N, fósforo P y arcilla R) y variables biológicas (micelio extraradical MER) asociadas a la MA de suelos cultivados con maguey mezcalero provenientes del distrito de Tlacolula, Oaxaca.

Variable dependiente	Variables independientes	r	Ecuación de regresión	p
MER	M. O., P	0.997**	$y = -2.50126 + 3.24168 \text{ M. O.} - 0.164729 \text{ P}$	0.0004
MER	pH, M.O., N, P	0.999**	$y = -8.86679 + 0.87962 \text{ pH} + 3.09928 \text{ M.O.} + 2.73358 \text{ N} - 0.102222 \text{ P}$	0.0310
MER	M.O., N., AR., ARC	0.999**	$y = 1.26327 + 2.98256 \text{ M. O.} - 0.0465206 \text{ N} + 4.0819 \text{ AR} - 0.0372896 \text{ ARC}$	0.0318
MER	M.O., AR., ARC, N, P	1.0 **	$y = 2.99 + 2.90 \text{ M.O.} + 4.68 \text{ N} - 0.05 \text{ AR} - 0.07 \text{ ARC} + 0.08 \text{ P}$	0.0000

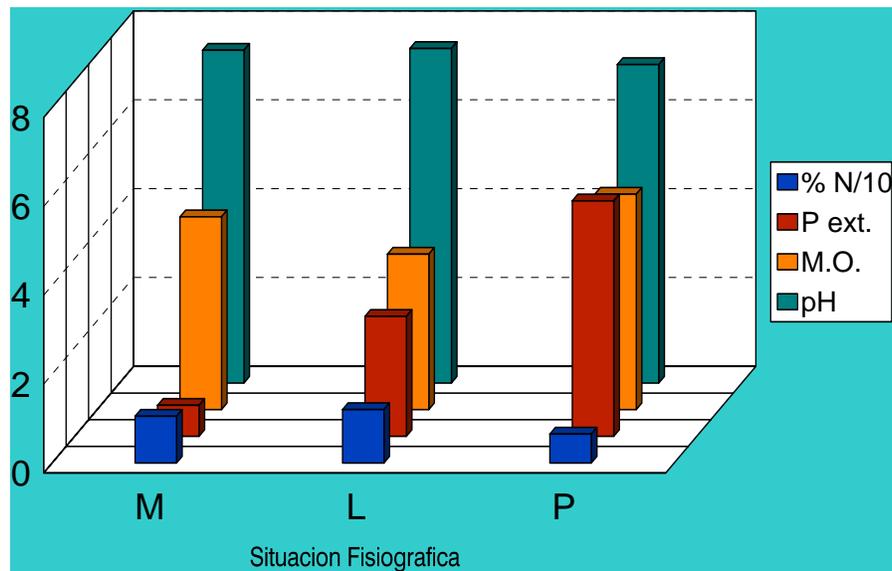


Figura 9.- Variación de parámetros fisicoquímicos de suelos (potencial de hidrógeno pH, materia orgánica M. O., fósforo asim. P, nitrógeno N) cultivados con maguey mezcalero de acuerdo a la situación fisiográfica (montaña M, lomerío L y planicie P) de los sitios de muestreo en el distrito de Tlacolula, Oaxaca.

El comportamiento de los parámetros fisicoquímicos de estos suelos de acuerdo al agrupamiento explicado se observa en la Fig.9. Se observaron diferencias en la concentración de Fósforo asimilable, con mayores valores en terrenos planos (P) que en lomerío (L) y montaña (M), en tanto que para el nitrógeno los resultados fueron invertidos. No hubo grandes diferencias en el valor de pH y contenido de materia orgánica. Las variables asociadas al potencial micorrízico y su comportamiento relacionado a la ubicación de las parcelas se observa en la Fig. 10. La colonización de raíces de *A. angustifolia* fue menor en parcelas de planicie (P) que en montaña (M) y lomerío (L). Este comportamiento muy probablemente se debe al mayor contenido de fósforo en estos suelos, el cual reduce o inhibe la micorrización (Barea, 1991). La densidad de propágulos viables (NMP) se registró correlacionada positivamente al contenido de este mismo nutriente, y

seguramente estos propágulos se encuentran en el suelo en estado latente, esperando que las condiciones de los terrenos y las plantas sean las propicias para su germinación y/o crecimiento (Allen *et al.*, 1995).

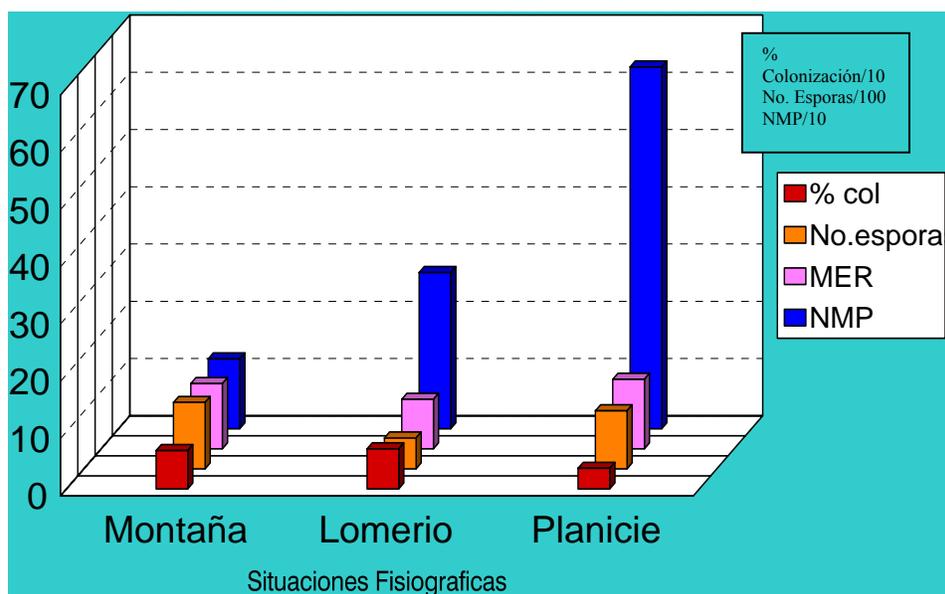


Figura 10.- Variación de parámetros biológicos (% colonización col, No. esporas, micelio extraradical MER, propágulos viables NMP) asociados a la MA de suelos cultivados con maguey mezcalero de acuerdo a la situación fisiográfica de los sitios de muestreo en el distrito de Tlacolula, Oaxaca.

En los terrenos de lomerío (L) se registraron los valores más bajos de esporas y MER, lo cual correlacionó positivamente con el contenido de materia orgánica en el suelo. Generalmente estos propágulos están asociados a las zonas de mayor fertilidad en el suelo, en donde encuentran un nicho propicio para sobrevivir, y que son denominadas “islas de fertilidad” (Garner y Steinberger, 1989; Carrillo-García *et al.*, 1999).

COMPATIBILIDAD FUNCIONAL DE LA ASOCIACIÓN MICORRÍZICA EN A. angustifolia

En este experimento, el origen de las plantas influyó sobre las variables de crecimiento, pero no sobre las de nutrición (Cuadro 5). Las plantas originadas de hijuelos se

comportaron con mayor vigor que las de bulbilos aéreos, logrando mayor producción de biomasa, tanto aérea como de raíces, aunque la concentración de los macronutrientes N y P no fue significativamente ($P \leq 0.05$) diferente entre ambos. La colonización MA se comportó de manera inversa, registrando las plantas de hijuelos un valor significativamente menor que las de bulbilos. La respuesta a la inoculación registró un comportamiento similar, con las variables de crecimiento resultando buenas indicadoras, no así la absorción de nutrientes (Cuadro 5). A pesar de no registrar diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre ninguno de los inoculantes aplicados para la colonización micorrízica, se distinguen los inoculantes IB2 y GI por haber promovido que las plantas acumularan significativamente ($P \leq 0.05$) más biomasa aérea que la que acumularon las plantas no inoculadas, mientras que en la producción de biomasa radical no se registró diferencias significativas entre estos mismo tratamientos y el control, lo cual indica que el MER con la inoculación de los HMA tuvo un efecto positivo ya que no se necesitó gastar energía para el crecimiento de las raíces. IB2 es un inoculante multicepa obtenido de la propagación de las especies nativas existentes en suelo rizosférico de una parcela cultivada con maguey mezcalero proveniente de la población Santiago Matatlán (Oaxaca) por la técnica de la “planta trampa” (Sieverding, 1991). GI es un inoculante obtenido de la propagación de una cepa exótica de *Glomus intraradices* donada por el Banco Europeo de Glomales (BEG-72). Esta especie ha sido reportada como de alta eficiencia para promover el crecimiento de numerosas especies vegetales (Robles, 1999). Ha sido común registrar mejores comportamientos de organismos benéficos nativos que exóticos en la promoción del crecimiento vegetal (Pérez-Solís, 2001), así como de consorcios multicepa en comparación con inoculantes.

Cuadro 5. Peso seco aéreo (PSA), peso seco de raíces (PSR), concentración de N y P en tejido aéreo y colonización micorrízica en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de dos orígenes, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicépa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas. n = 64

Factor de variación	niveles	PSA (g)	PSR (g)	% N	%P	% Colonización
tipo de planta gl = 1						
	BU	5.28 a	1.94 a	1.50 a	0.17 a	32.8 b
	HI	7.75 b	3.27 b	1.39 a	0.17 a	27.7 a
	F	11.17	10.24	3.86	0.09	7.80
	P	0.00	0.00	0.05	0.77	0.00
inóculos gl = 7						
	IB1	5.63 bc	2.45 ab	1.43 a	0.17 ab	32.2 b
	IB2	9.94 d	3.80 b	1.45 a	0.18 ab	36.6 b
	IB3	7.71 cd	2.10 a	1.49 a	0.17 ab	35.5 b
	IB4	6.47 bc	2.52 ab	1.56 a	0.20 b	32.1 b
	IB5	2.24 a	1.71 a	1.36 a	0.16 b	33.1 b
	IB6	3.85 ab	2.24 ab	1.34 a	0.16 b	32.5 b
	GI	9.75 d	3.00 ab	1.58 a	0.20 b	32.1 b
	CON	6.52 bc	3.01 ab	1.38 a	0.14 a	8.0 a
	F	7.52	1.49	1.27	1.88	8.71
	P	0.00	0.19	0.28	0.09	0.00

Medias seguidas por la misma letra son significativamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

unicépa (Bashan *et al.*, 2005). Estas diferencias se deben a la adaptación de los organismos nativos a las condiciones ambientales (clima y suelo) locales que no poseen o son de mayor dificultad para los organismos exóticos (Allen, 1996; Kabir *et al.*, 1996)), así como al efecto sinérgico que ejercen los organismos nativos, particularmente las bacterias rizosféricas (Chanway *et al.*, 1989).

Con la variable altura de la planta como indicadora se diferencian claramente dos grupos, el que forman los tratamientos de inoculación en plantas provenientes de bulbilos florales, con mayor ganancia en altura, respecto a las formadas por hijuelos rizomatosos,

(Figura 11). Las plantas provenientes de bulbilos, sometidos a los tratamientos control e inoculado con GI registraron la mayor ganancia en altura, seguidos muy de cerca por un grupo formado por las plantas inoculadas con IB1, IB2 e IB3; en tanto que en plantas de hijuelos, aquellas que se inocularon con IB6 registraron la mayor ganancia en altura, seguido por el control. La variable número de hojas, contrariamente a la variable altura, tuvo mayor ganancia por el tipo de planta hijuelos y menor en bulbilos florales, mostrando que las plantas originadas de diversos tipos de propagación en su etapa juvenil gastan su energía de diferente forma, unas en altura y otras en incrementar el número de hojas. No hay reportes que expliquen este comportamiento del crecimiento para la especie de *A. angustifolia*, sin embargo varios autores hacen mención de este proceso en el henequén (*A. fourcroydes* Lem.). Edwards (1927) plantea que hay cierta predisposición por los productores a usar los bulbilos, pero que el empleo de hijuelos o retoños es casi universal, pues las plantas crecen más robustas y son más durables. Dewey (1941) plantea que los bulbilos presentan el inconveniente de tener que mantenerse en viveros por uno o dos años antes de plantarlos definitivamente. Dewey (1941), así como Mesa y Villanueva (1949), Remussi (1956) y Himmelfarb (1957), coinciden al señalar que los hijuelos están mejor nutridos que las plántulas de bulbilos y crecen con mejor aspecto y mayor rapidez.

Por otro lado, un grupo de autores opinan que los bulbilos son el mejor método de propagación de esta planta. Dodge (1915) informa que los bulbilos se desarrollan en poco tiempo para ser trasplantados y, además, en un tallo se pueden producir de 1,000-2,000 plántulas, las cuales son muy resistentes y pueden estar separadas del suelo por cinco a seis meses. También Medina (1966) reporta, en trabajos realizados en Brasil, que los bulbilos son un material de plantación mucho mejor que los hijuelos.

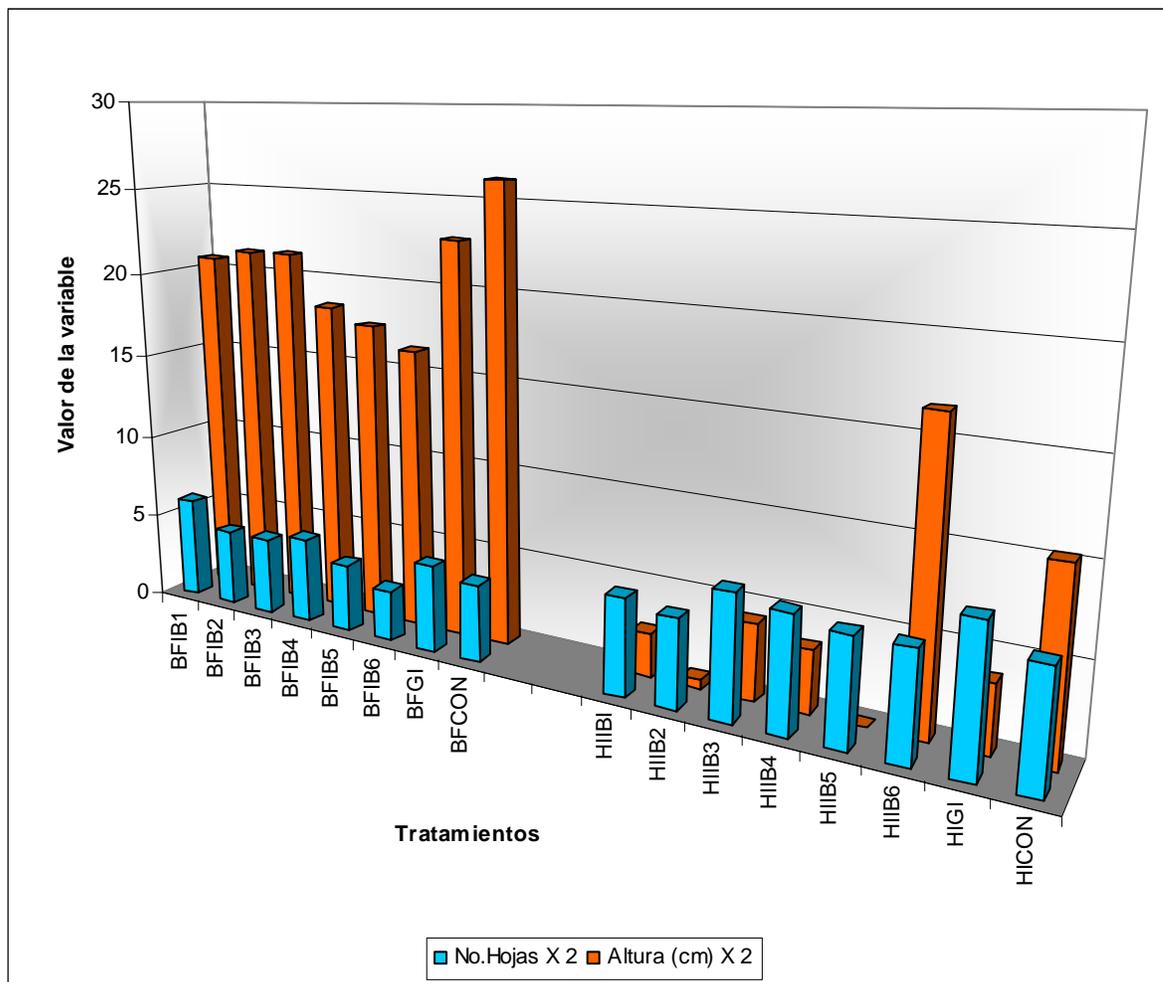


Figura 11.-No. de hojas y altura (cm) obtenidas por plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicépa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas.

La opinión en este sentido es muy contradictoria, ya que mientras que en un trabajo publicado por la FAO (1969) se llegó a la conclusión que los bulbilos son mejores como material de propagación al producir hojas mayores y mejor rendimiento en fibra, Lock (1969) concluye que las plantas obtenidas de hijuelos daban un mayor rendimiento significativo en fibra que las obtenidas a partir de bulbilos.

Estos rendimientos fueron de 13.7 y 11,8 t ha⁻¹ respectivamente. Sin embargo, Bequer *et al.* (1990) no encontraron diferencias significativas en los rendimientos agroindustriales ni en los parámetros de calidad de la fibra de plantas originadas de bulbito y el hijuelo, y recomienda el empleo de bulbito como una alternativa en la propagación del henequén ya

que tiene como ventajas: abunda más, da plantaciones más uniformes, pues tiene la misma edad fisiológica, presenta mayor velocidad de enraizamiento, todo lo cual no ocurre con los hijuelos.

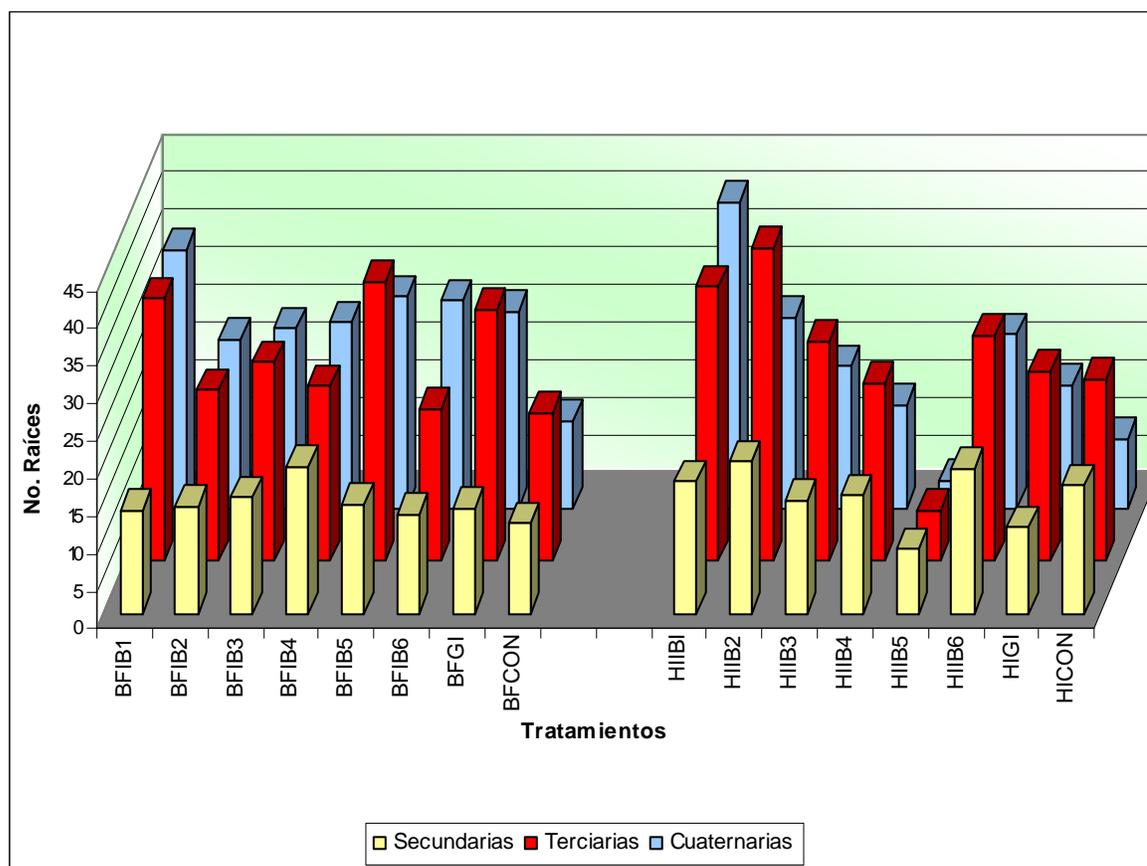


Figura 12. No. de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias obtenidas por plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas.

En la variable número de raíces (Figura 12) destacó para hijuelos el tratamiento IB2 en raíces secundarias y terciarias. Comportamiento similar se registró en la variable longitud de raíz mayor (Figura 13). las condiciones del suelo son favorables para su desarrollo pueden extenderse Estos órganos son llamados elementos de apoyo, tienen como función el anclaje en el suelo y la absorción de agua y nutrientes contenidos en el suelo; son largas

y bien ramificadas, se extienden radialmente desde la base de la planta con un diámetro de dos a cuatro mm, su apariencia es rugosa de color pardo debido a la suberización de la capas de células fuera del endodermo. Cuando horizontalmente hasta 3 m y alcanzar profundidades de hasta 1.5 m, en el caso del cultivo del henequén (CUBA MINAG, 1986).

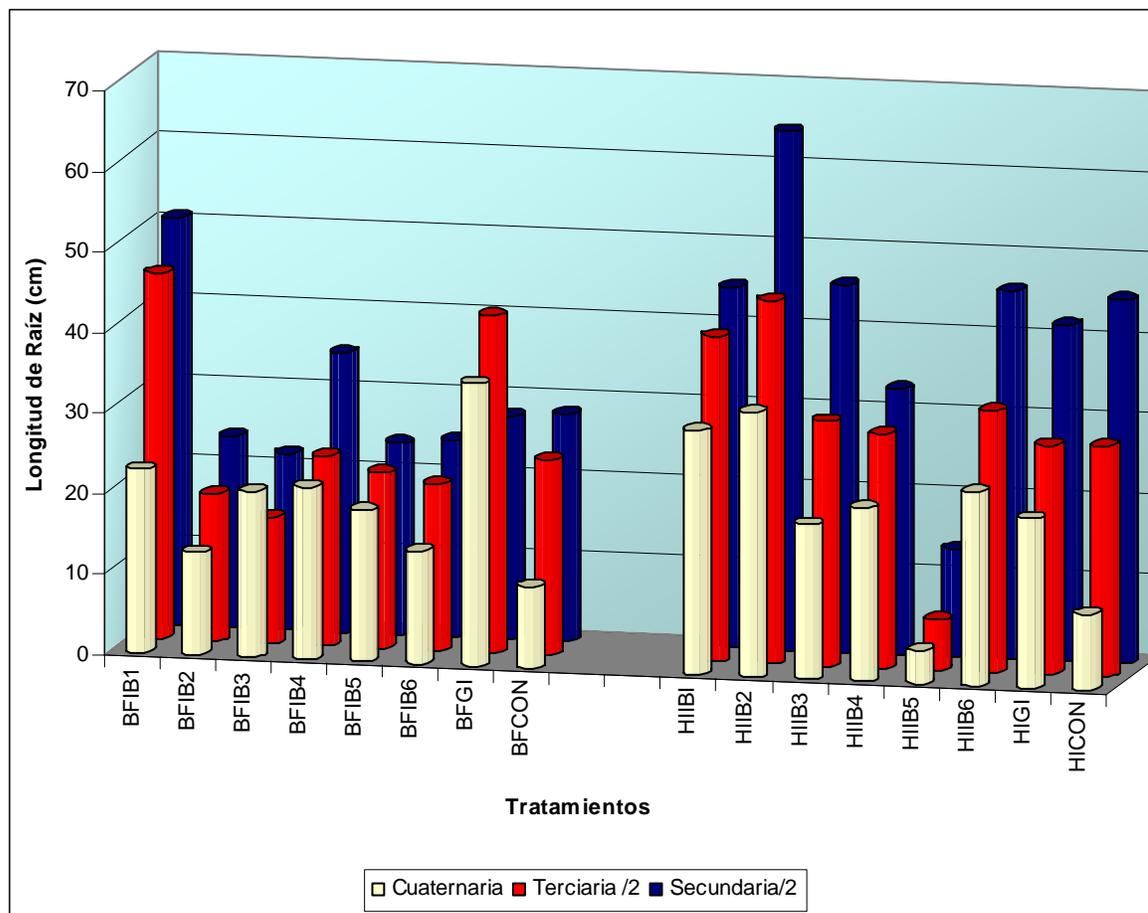


Figura 13.- Longitud de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias obtenidas por plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de dos orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI) o bulbilos florales (BU), que recibieron inoculación con seis inóculos multicepa de suelos naturales del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB1 a IB6), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y crecieron en invernadero durante 14 semanas después de ser trasplantadas.

EFICIENCIA Y COMPETITIVIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES ASOCIADOS A MAGUEY MEZCALERO. CRECIMIENTO Y NUTRICIÓN VEGETAL

El crecimiento vegetativo, medido con la variable ganancia en altura de la planta, en respuesta al tratamiento del sustrato (Figura14) registró efecto significativo ($P \leq 0.05$), con mayor altura en el sustrato natural que en el esterilizado. En su interacción con el tipo de inoculante, también se registraron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) para el tratamiento y el sustrato. El inóculo GI fue el que tuvo mayor efecto en el sustrato natural y el IB2 en el suelo esterilizado. Es de resaltar que las plantas inoculadas con el IB3 en el suelo estéril su ganancia de altura es muy baja, sin embargo en el suelo natural, al estar asociado a microorganismos nativos, este inóculo cambió su comportamiento, siendo el que promovió mayor ganancia en altura en las plantas. Esto puede ser debido al fenómeno de sinergismo, efecto citado por diversos autores y una de las razones por las cuales actualmente, en trabajos con inoculantes microbianos en sistemas agrícolas, es recomendable la aplicación multicepa en contra de la unicepa, y preferir organismos nativos antes que exóticos (Pérez-Solís, 2001; Bashan *et al.*, 2005). En interacción con la inoculación de la bacteria rizosférica (Figura15), el inoculante GI promovió significativamente la ganancia en altura de la planta cuando no hubo inoculación de bacteria rizosférica en el suelo natural; sin embargo, en suelo estéril con y sin inoculación de bacteria rizosférica, así como en suelo natural con inoculación de bacteria rizosférica, IB2 se comportó clara y consistentemente como el mejor inóculo. Los microorganismos con capacidad para solubilizar fosfatos inorgánicos se muestran efectivos sólo en escasas situaciones, sin embargo, al asociarse con hongos formadores de micorriza arbuscular se manifiesta el efecto positivo de la

inoculación conjunta de ambos grupos microbianos. Esta interacción se atribuye a que las hifas fúngicas alcanzan microhábitats en los que se ha solubilizado el P y las raíces no tienen acceso a estos nichos enriquecidos en P (Azcón *et al.*, 1976; Garbaye, 1994). Algunos autores hacen mención que varias rizobacterias pueden favorecer la micorrización (Azcón-Aguilar y Barea, 1992), sin embargo es preciso estudiar las interacciones rizosféricas en detalle porque algunos autores han descrito un efecto antagónico entre estos dos tipos de microorganismos (Höflisch *et al.*, 1994).

La mayor diferencia en cantidad de hojas formadas en respuesta a la inoculación y el tratamiento del suelo (Figura 16) fue registrada para las plantas sometidas a IB4 en suelo estéril, sin diferencia significativa con las plantas sometidas al IB2. En el suelo natural también resaltó el IB4, sin diferenciarse significativamente del efecto de los inóculos IB2, IB3 e IB6. Las plantas sometidas al inóculo IB3 en suelo estéril presentaron la menor ganancia en número de hojas, sin embargo en suelo natural junto con el IB2 fue uno de los más altos, sin diferencia significativa con IB6 e IB4. Para esta misma variable, la interacción tipo de suelo por inoculación de bacteria rizosférica registró efectos significativos ($P \leq 0.05$) (Fig.17). Las plantas que recibieron el inóculo IB6 registró el valor más alto en suelo estéril y presencia de la bacteria, en tanto que fue el IB4 en suelo estéril en ausencia de la bacteria rizosférica. Con el IB3 en suelo estéril y presencia de la bacteria rizosférica, la diferencia de la cantidad del número de hojas fue baja, sin embargo para el suelo estéril en ausencia de la bacteria rizosférica fue uno de los valores más altos. Para el suelo natural y presencia de bacteria rizosférica, la diferencia en número de hojas de las plantas que recibieron los inóculos IB5, IB1 e IB2 fueron las de mayor valor, sin diferencia significativa entre ellos. Para suelo natural y ausencia de bacteria rizosférica el IB2 fue el que promovió el valor más alto, sin diferenciarse significativamente ($P \leq 0.05$) del efecto

producido por los inoculantes IB3, IB6 y GI. El efecto del inóculo IB3 en suelo natural y presencia de la bacteria rizosférica no resultó significativo ($P \leq 0.05$) con respecto al control sin inocular, pero las plantas en suelo natural y ausencia de la bacteria rizosférica fueron las que alcanzaron uno de los valores más altos, sin diferencias estadísticas con los valores registrados para IB2, IB6 y GI.

La superioridad de las especies y/o cepas nativas de HMA para promover el crecimiento de especies vegetales, en comparación con especies exóticas, ha sido observada en numerosas ocasiones, atribuyendo esta respuesta a la competencia que se establece entre las especies de HMA introducidas y la población microbiana nativa (Jeffries *et al.*, 1994; Herrera *et al.*, 1993). Aunque no se conocen a fondo los detalles de esas interacciones, sí se sabe que la planta hospedadora y el MER producen grandes alteraciones químicas del suelo circundante (rizosfera y micorizosfera), lo cual, a su vez, modifica en cantidad y diversidad a las poblaciones microbianas nativas. Las diferentes poblaciones microbianas del suelo afectan la germinación de las esporas y el crecimiento de las hifas, tanto en sentido positivo como negativo (Linderman, 1992), modificando de esta manera los efectos de la inoculación sobre el crecimiento vegetal. Aun más, el nivel de interacción puede modificarse por varios parámetros del propio suelo, como pH, humedad disponible, contenido de materia orgánica y nutrientes asimilables, propiedades físicas, y también por las condiciones climáticas como temperatura, humedad relativa, luminosidad, etc.

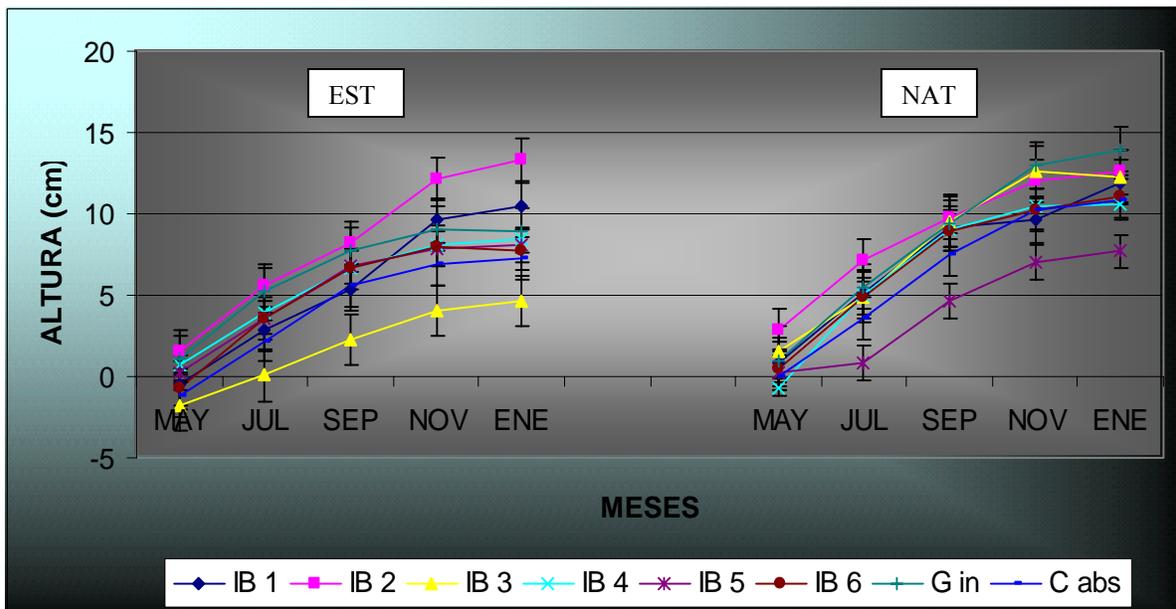


Figura 14. Ganancia en altura de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante. Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus* intraradices Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluyente) o natural (sin esterilizar).

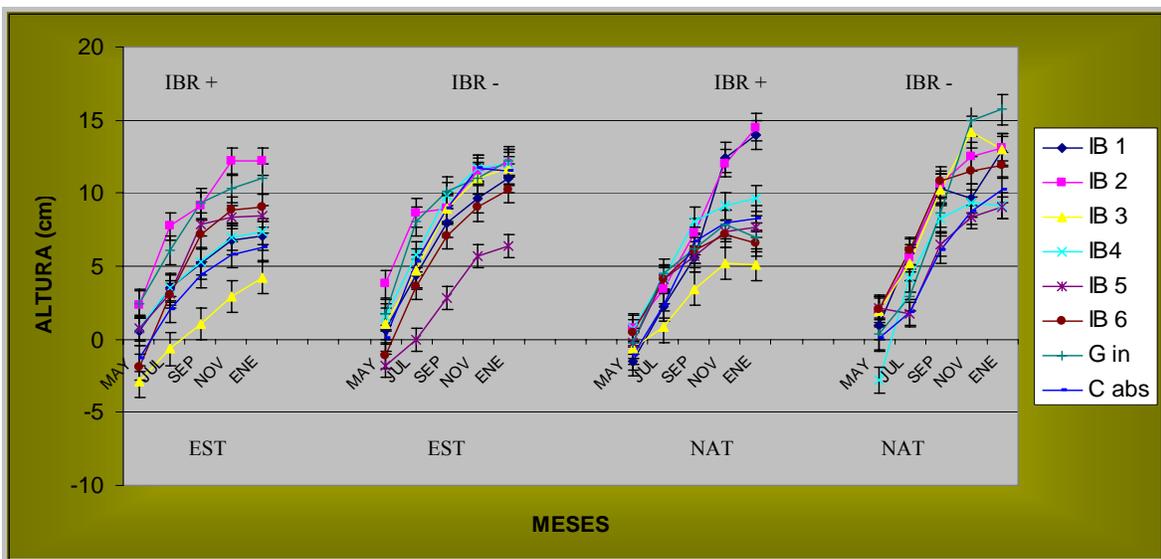


Figura 15.- Ganancia en altura de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas en respuesta a la inoculación de una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica IBR-) Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus* intraradices Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluyente) o natural (sin esterilizar).

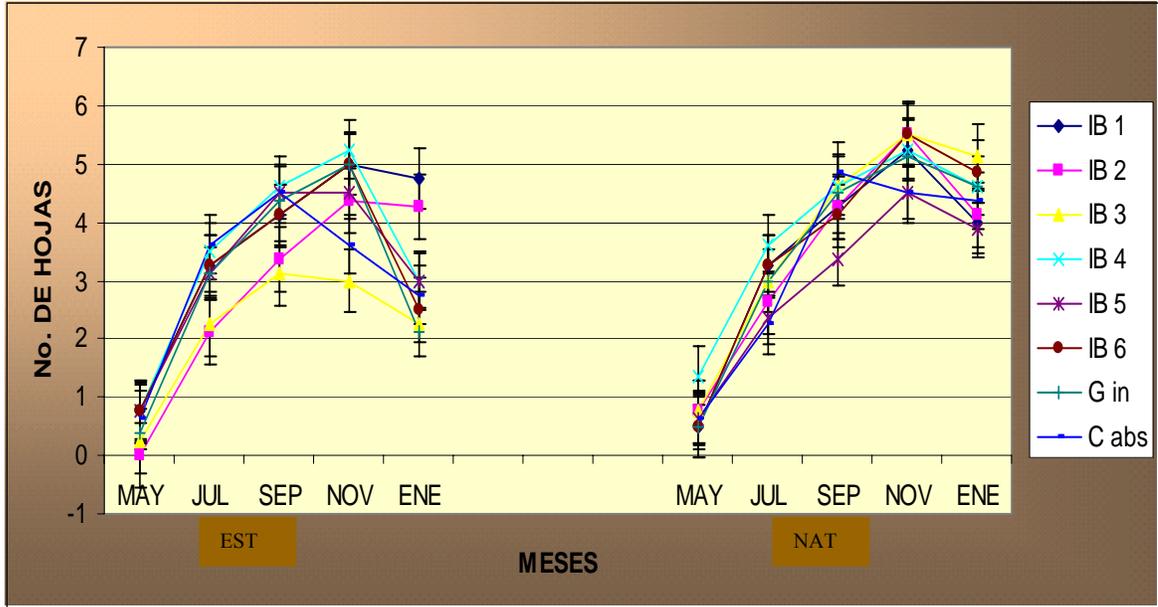


Figura16.- Ganancia en número de hojas de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante. Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus* intraradices Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluyente) o natural (sin esterilizar).

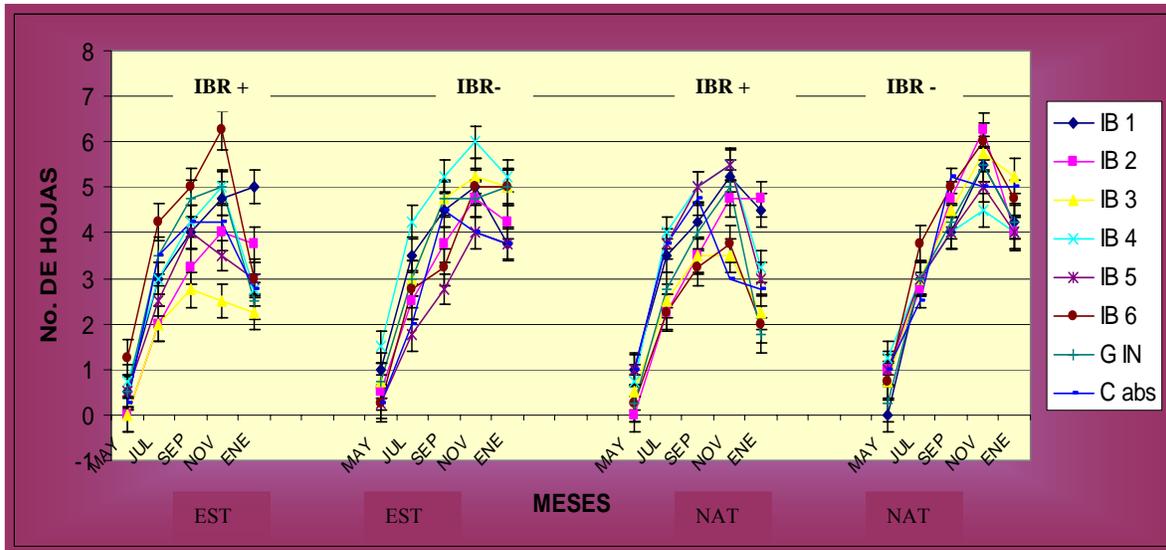


Figura17.- Ganancia en número de hojas de plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas en respuesta a la inoculación de una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica IBR-). Se les aplicó inoculante a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus* intraradices Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluyente) o natural (sin esterilizar).

El crecimiento del sistema radical (Figura 18) fue, en promedio, igual en las plantas establecidas en el sustrato natural que en el estéril. Se observa claramente que cuando las plantas se inocularon con bacteria rizosférica en promedio tuvieron mayor crecimiento del sistema radical que en ausencia de la misma. Esto debido a que el desarrollo vegetal puede incrementarse por la utilización de elementos biológicos que actúen de forma coordinada en la interfase suelo-raíz, entre éstos cabe reseñar la intervención de hongos formadores de la asociación micorriza y otros microorganismos rizosféricos (Azcón *et al.* 1976; Linderman 1992; Azcón-Aguilar y Barea, 1992). En suelo estéril en presencia de la bacteria rizosférica, en el grupo control ocurrió mayor crecimiento radical, en tanto que las plantas establecidas en el sustrato natural en presencia de la bacteria rizosférica el inóculo con mayor eficiencia fue el IB2, de manera similar a como se comportó con las variables de crecimiento aéreo respecto al IB2. En ausencia de la bacteria rizosférica en suelo estéril, el inóculo IB4 promovió el mayor crecimiento del sistema radical, en tanto que en ausencia de la bacteria rizosférica en suelo natural, las plantas sometidas al IB3 fueron las que registraron el mayor crecimiento del sistema radical.

La colonización micorrízica se registró con todos los inóculos, nativos y exótico (Figura 19). El grado de colonización fue superior con todos los inóculos mixtos nativos que con el control, superando significativamente los inóculos nativos IB1 e IB3 a todos los demás. Este comportamiento constituye un indicio más del nivel de adaptación que poseen estos organismos y les permiten colonizar rápidamente las raíces del maguey, así como de la dependencia micotrófica de la especie *A. angustifolia*.

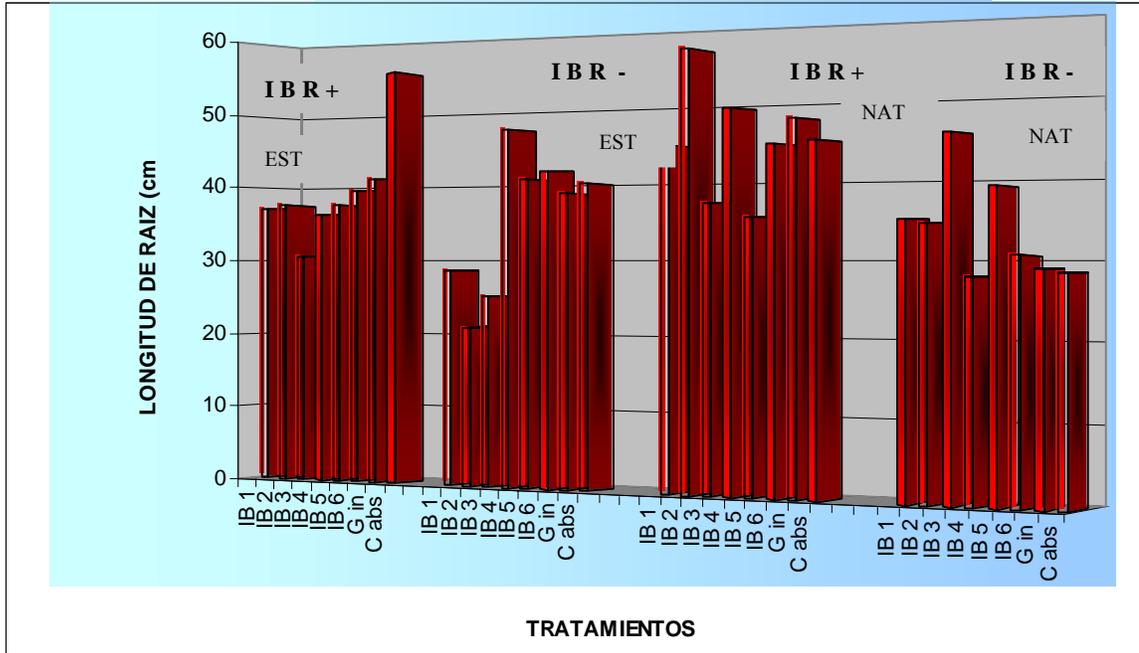


Fig. 18. Longitud de raíz alcanzada por plántulas de maguey mezcalero a lo largo de 40 semanas después del trasplante, en respuesta a la inoculación con una bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) (*Bacillus* sp.) (Bacteria rizosférica inoculada IBR+, ausencia de bacteria rizosférica IBR-). Se les aplicó inoculantes a base de hongos de micorriza arbuscular (inóculos brutos o nativos IB1 a IB6, inóculo de *Glomus intraradices* Gin y control C abs) y crecieron en sustrato (mezcla arena:suelo en proporción 1:1 v/v) esterilizado (a vapor fluyente) o natural (sin esterilizar).

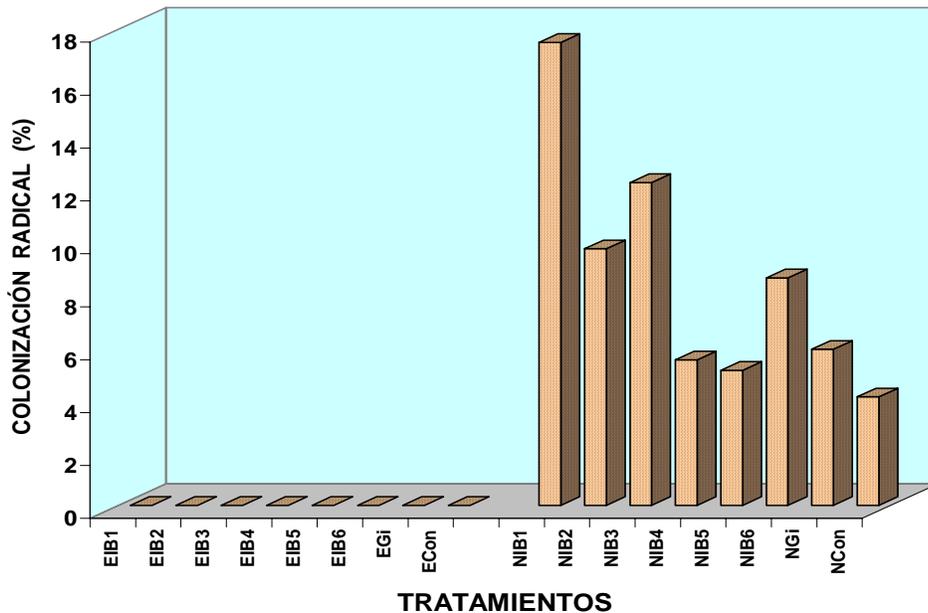


Figura 19 Colonización micorrizica de raíces de maguey mezcalero en sustrato estéril (E) o natural (N) que fue inoculado con seis inóculos mixtos (IB1 a IB6) provenientes de suelos cultivados con maguey mezcalero de la región de Valles Centrales de Oaxaca. El control positivo corresponde a una cepa de *Glomus intraradices* (G in) y el control absoluto (C abs) no recibió inoculación.

ESTÉRIL

NATURAL

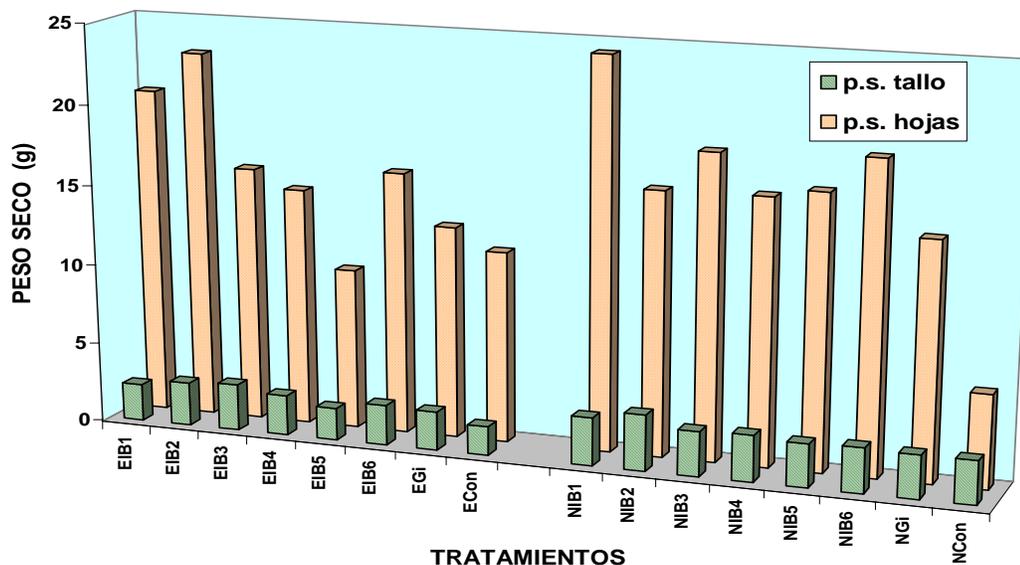


Figura 20. Producción de biomasa aérea de maguero mezcalero crecido en sustrato estéril (E) o natural (N) que fue inoculado con seis inóculos mixtos (IB1 a IB6) provenientes de suelos cultivados con maguero mezcalero de la región de Valles Centrales de Oaxaca. El control positivo corresponde a una cepa de *Glomus intraradices* (G in) y el control absoluto (C abs) no recibió inoculación.

La producción de biomasa aérea fue afectada tanto por el tratamiento al suelo como por la inoculación de ambos tipos de microorganismos, (cuadro 6). Las plantas establecidas en suelo estéril alcanzaron mayor producción de biomasa foliar, en tanto que ocurrió lo contrario para la producción de biomasa de tallo y raíces. La actividad de la bacteria rizosférica promovió significativamente mayor producción de biomasa de los tres tipos de tejido, con diferencias significativas en todos los casos. Las tres variables de producción de biomasa también fueron significativamente superiores por efecto de la aplicación de los inóculos micorrízicos, con superioridad de los inóculos mixtos nativos que el exótico. Resaltaron en este caso los inóculos IB1, IB2 e IB3.

Las plantas inoculadas con IB1 acumularon 22.3 g de materia seca en las hojas, 2.6 g en el tallo, 3.3 g en la raíz y 28.2 g de materia seca total, cantidades que fueron 2.5, 1.18, 1.37 y 2.08 veces la materia seca acumulada por las plantas no inoculadas (cuadro 6).

Cuadro No. 6. Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos brutos (IB1...IB6), *Glomus intraradices* (Gin), Control (C abs) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre el peso seco de las hojas (PSH), del tallo (PST), de la raíz (PSR) y de la planta completa (PSP), n=128.

Factor de variación	niveles	PSH g	PST g	PSR g	PSP g
Suelo					
gl = 1					
	EST	16.08b	2.3a	2.6a	21.0b
	NAT	6.57a	2.9b	3.1b	12.6a
	F	0.18	8.66	6.07	1.19
	P	0.00	0.00	0.01	0.01
Inóculos					
gl = 7					
	IB1	22.3d	2.6ab	3.3b	28.2d
	IB2	19.6cd	3.1b	3.0abc	25.7cd
	IB3	19.0cd	2.8ab	3.5c	25.2cd
	IB4	15.6bc	2.7ab	2.9abc	21.1bc
	IB5	13.5b	2.4a	2.7abc	18.6ab
	IB6	17.7bc	2.6ab	2.8abc	23.1bcd
	Gin	13.9b	2.5ab	2.6ab	19.0b
	Cabs	8.8a	2.2a	2.4a	13.5a
	F	7.02	1.10	1.41	6.03
	P	0.00	0.36	0.20	0.00
Rizobacterias					
gl = 1					
	BR+	19.2b	3.1b	3.5b	25.8b
	BR-	13.5a	2.1a	2.2a	17.8a
	F	25.32	31.93	42.23	34.36
	P	0.00	0.00	0.00	0.00

Medias seguidas por la misma letra son significativamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

Cuadro No. 7. Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos brutos (IB1...IB6), *Glomus intraradices* (Gin), Control (Cabs) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre la concentración de Nitrógeno (N) y Fósforo (P) en el tejido foliar, y de sólidos solubles (°Bx) totales en el tallo, n = 128

Factores de variación	niveles	% N	% P	°Bx
Suelo				
gl = 1				
	EST	0.76a	0.27a	26.8a
	NAT	0.78a	0.39b	27.2a
	F	0.71	41.53	0.35
	P	0.40	0.00	0.55
Inóculos				
gl = 7				
	IB1	0.76abc	0.31ab	26.6ab
	IB2	0.78abc	0.39b	26.4ab
	IB3	0.83c	0.33ab	26.1a
	IB4	0.76abc	0.27a	25.5a
	IB5	0.78abc	0.36b	27.3ab
	IB6	0.80bc	0.36b	27.6ab
	Gin	0.72ab	0.33ab	28.9b
	Cabs	0.70a	0.33ab	27.6ab
	F	1.40	1.74	1.18
	P	0.21	0.10	0.32
Rizobacterias				
gl = 1				
	BR+	0.76a	0.32a	27.9b
	BR-	0.78a	0.35a	26.2a
	Gl	1.0	1.0	1.0
	F	0.71	3.09	5.75
	P	0.40	0.08	0.01

Medias seguidas por la misma letra son significativamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

Las variables asociadas a la nutrición de la planta, concentraciones de nitrógeno y fósforo foliar (cuadro 7), no presentaron respuesta al factor de inoculación con la bacteria rizosférica; el factor de variación de tratamiento del suelo fue afectado positivamente. Hubo respuestas positivas a la aplicación de los inóculos IB3 para el nitrógeno e IB2 para el fósforo.

El contenido de sólidos solubles en el tejido vegetal es una medida indirecta de la calidad de la “piña”, materia prima cosechada y utilizada para la producción del mezcal. Está asociada a los azúcares que son fotosintetizados en el tejido foliar y traslocados al tallo para su almacenamiento como almidones y otros polisacáridos. Grados Brix (°Bx) es la unidad con la cual se mide el contenido de los sólidos solubles. Para esta variable no se registró efecto significativo por el tratamiento al suelo, pero sí por la aplicación de inóculo micorrízico y de la bacteria rizosférica. Fue mayor el valor de °Bx con inoculación de la bacteria y la presencia y actividad del inóculo micorrízico GI. Esta variable no ha sido considerada, hasta ahora, como indicadora del efecto de tratamientos de inoculación de organismos simbióticos y/o rizosféricos. El rango de valores registrados en las condiciones de este trabajo resultó superior al valor promedio que reportan Santiago-García *et al.* (2004) para el tejido de piñas maduras de la especie. De manera similar a lo que ocurre con las concentraciones de nutrientes móviles en los tejidos vegetales en crecimiento activo, es probable que esta variable esté asociada a un “efecto de dilución” (Núñez y Laird, 1976), razón por la cual se registran valores de concentración mayores en tejidos jóvenes que en tejidos maduros.

La “arquitectura” del sistema radical resultó poco afectada por el tratamiento al suelo (cuadro 8), aun cuando se observan valores numéricos claramente superiores en suelo

Cuadro No. 8. Efecto del tratamiento del sustrato, esterilizado (EST) o no (NAT), inoculado con 6 inóculos mixtos (IB1...IB6), *Glomus intraradices* (Gin), Control (Con) y con inoculación o no de bacteria rizosférica (BR+ y BR-), en el que crecieron plantas de maguey mezcalero en invernadero durante 9 meses, sobre el número de raíces secundarias (R2), terciarias (R3) y cuaternarias (R4) por planta, n = 128

Factores de variación	niveles	R2	R3	R4
Suelo				
gl = 1				
	EST	9.8a	18.5a	29.3a
	NAT	10.5a	24.1b	31.1a
	F	0.37	10.83	0.62
	P	0.54	0.00	0.43
Inóculos				
gl = 7				
	IB1	11.2ab	17.6ab	27.4ab
	IB2	14.4b	24.7c	29.9b
	IB3	10.0ab	33.3d	45.3c
	IB4	9.9ab	20.0abc	30.1b
	IB5	9.9ab	23.0bc	33.6b
	IB6	9.3a	18.4abc	27.7ab
	Gin	8.8a	13.5a	18.6a
	C abs	7.4a	20.2abc	29.0b
	F	1.53	5.99	5.29
	P	0.16	0.00	0.00
Rizobacterias				
gl = 1				
	BR+	10.2a	25.4b	36.2b
	BR-	10.0a	17.2a	24.2a
	F	0.03	23.00	27.08
	P	0.86	0.00	0.00

Medias seguidas por la misma letra son significativamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

natural, lo cual hace suponer que se presentó un efecto promotor de la microbiota nativa para el crecimiento de estos tejidos.

Este efecto lo corrobora la respuesta a la inoculación de la bacteria rizosférica, que resultó significativamente superior para el número de raíces terciarias y cuaternarias, las que son consideradas con mayor actividad en la absorción de agua y nutrientes. Los inóculos micorrízicos nativos, en general, promovieron el crecimiento del sistema radical, resultando significativamente diferentes del efecto de la cepa exótica y del control. Para estas variables también resaltaron los inóculos IB3 e IB2, y en menor medida algunos de los restantes.

Con el comportamiento del sistema radical se confirma una vez más que los inóculos nativos son más eficientes para promover el crecimiento de las plantas asociadas que especies exóticas tienen mejores resultados que los introducidos (Requena, 1996; Pérez-Solís, 2001). La razón fundamental de este comportamiento sin duda es la mayor adaptación de las especies nativas a las condiciones edáficas y climáticas de la región.

EVALUACIÓN DEL CRECIMIENTO DE MAGUEY MEZCALERO POR EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN MINERAL Y LA INOCULACIÓN MICORRÍZICA.

La diferencia en altura de las plantas resultó afectada solamente por el factor fertilización mineral (Cuadro 9), en tanto que los factores tipo de planta e inoculación con HMA no tuvieron efecto sobre esta variable. Las plantas que recibieron la dosis de fertilización mayor resultaron con mayor altura que las demás plantas, en tanto que no hubo diferencia significativa entre las dos dosis menores y el control sin fertilizar. Diversos autores han discutido el concepto “biofertilizante” cuando se le aplica a los hongos

formadores de micorriza arbuscular que son aplicados como inoculantes (Robles y Barea, 2000). No ha sido demostrada plenamente la capacidad solubilizadora de fosfatos de baja solubilidad por estos organismos, de modo que se considera, que todas las plantas, tanto si están micorrizadas como si no lo están, toman sus nutrientes del mismo reservorio en el suelo o en el sustrato y, por lo tanto, al mismo tiempo que se inocula con HMA resulta necesaria la aplicación de una fuente externa de nutrientes (Barea *et al.*, 1991; Guerrero *et al.*, 1996). De otra manera, el agotamiento de éstos provocaría un crecimiento deficiente, aún en presencia de una micorriza activa y efectiva. No es de extrañar entonces esta respuesta del maguey espadín a la dosis de fertilización mayor, dado que el periodo de crecimiento de las plantas y manejo del suelo en las condiciones de este experimento fueron determinantes para presentar este efecto.

La biomasa foliar resultó afectada por el tipo de planta y por la inoculación con HMA (Cuadro 9). Los bulbilos florales resultaron con la mayor biomasa foliar, seguidos sin diferenciarse estadísticamente entre sí por los otros dos tipos de plantas. De igual manera, la inoculación con el inóculo multicepa nativo registró mayor valor de esta variable que GI y del control sin inocular C abs. Reportes de ensayos de inoculación con diversas especies vegetales y condiciones ambientales permiten aseverar que las especies de HMA nativas suelen ser más eficientes para promover el crecimiento de las plantas asociadas que especies o cepas exóticas (Requena, 1996; Pérez-Solís, 2001). La razón fundamental de este comportamiento sin duda es la mayor adaptación de las especies nativas a las condiciones edáficas y climáticas de la región, lo que las hace más competitivas y, en consecuencia, colonizadoras eficientes del sistema radical de las plantas cultivadas en esas condiciones, lo que no logran las especies o cepas exóticas, incapaces de competir y desplazar a las primeras.

Cuadro 9. Ganancia en altura, peso seco de hojas (PSH), peso seco de tallo (PST), peso seco de raíz (PSR) y peso seco de la planta (PSP) registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. n=128.

Factores de variación	niveles	Altura (cm)	PSH g	PST g	PSR g	PSP g
Tipo de planta gl = 2						
	BF	30.3 a	42.42 b	3.64 a	7.26 a	53.33 b
	HI	29.0 a	30.50 a	5.93 b	8.60 b	45.03
	MP	30.0 a	36.71 ab	5.59 b	6.52 a	48.83 ab
	F	5.32	5.17	19.12	6.96	2.03
	P	0.15	0.00	0.00	0.00	0.13
Inóculos gl = 2						
	IB	28.9 a	31.35 a	4.32 a	7.68 a	54.40 a
	GI	29.9 a	35.88 ab	5.06 ab	6.82 a	47.77 ab
	C abs	30.0 a	42.40 b	5.78 b	7.88 a	45.02 a
	F	2.46	4.49	6.66	1.98	2.74
	P	0.00	0.01	0.00	0.14	0.06
Fertilización gl = 3						
	F4	28.0 a	33.37 a	5.04 a	6.73 a	46.33 a
	F3	29.5 a	34.55 a	5.20 a	7.72 a	46.30 a
	F2	29.6 a	37.37 a	4.91 a	7.91 a	50.21 a
	F1	31.6 b	40.88 a	5.05 a	7.48 a	53.42 a
	F	2.46	1.22	0.13	1.28	1.04
	P	0.00	0.30	0.94	0.28	0.37

Valores medios con la misma letra son estadística mente iguales entre sí (Tukey 0.05)

Se presentó una relación inversa, aunque no llegó a ser estadísticamente significativa ($r = -0.656$), entre el crecimiento del tejido foliar y el de raíz, como efecto del factor tipo de planta. Para esta variable, la biomasa radical registrada fue mayor en plantas de hijuelos en tanto que para los dos orígenes restantes no hubo diferencia significativa (Cuadro 9).

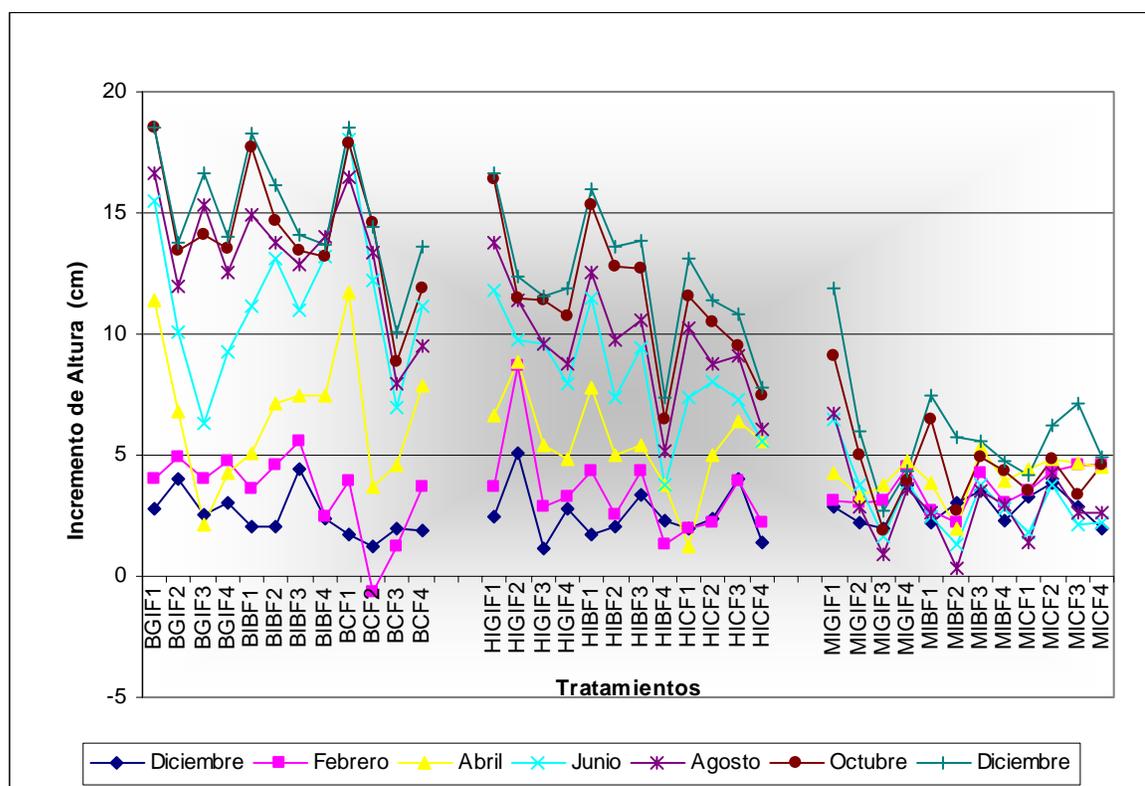


Figura 21. Altura en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicépa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas.

La Figura 21 muestra el proceso de crecimiento vegetativo, expresado con la variable ganancia en altura de las plantas. Es notorio que, mientras las plantas originadas por HI y BF registran ganancia continua de altura a lo largo del tiempo, desde el momento de ser trasplantadas, las plantas MP resultaron sensibles al trasplante, perdiendo altura en los

primeros meses después de establecidas y ganándolo nuevamente, aunque con lentitud, una vez superada esta etapa de adaptación. Se observó también una respuesta, aunque no siempre significativa, a la interacción inoculación-fertilización, con respuesta diferenciada según el origen de las plantas. En la gráfica se observa una serie repetida regularmente de altibajos, correspondiendo los picos a los tratamientos F1, la dosis de fertilización mayor, y después de este tratamiento una declinación que finaliza en el tratamiento sin fertilizar, repitiendo el ciclo para el siguiente tratamiento de inoculación.

Este comportamiento cíclico se observó con mayor claridad en los últimos meses de registro del crecimiento. En plantas HI los ciclos resultaron similares, lo que señala ausencia de efecto por la inoculación MA, en tanto que para plantas BF y MP se observó un efecto superior de GI que de los dos restantes tratamientos.

La dinámica de crecimiento, representada por la ganancia en número de hojas se representa en la Figura 22. Al igual que para la altura, las plantas MP registraron un retraso en esta variable, aunque menos pronunciado, mientras que no se observó diferencia entre los otros dos orígenes de planta. Sólo para plantas MP se observa un efecto consistente de la fertilización asociada a la inoculación MA, con un efecto mayor de la dosis más alta asociada al inóculo GI, en tanto que para las plantas originadas por HI y BF no se registró ningún efecto claramente de estos dos factores.

El número de raíces secundarias (Cuadros 10) resultó afectado por el tipo de planta, siendo las micropropagadas las que promovieron mejor esta variable, seguidas de los otros dos tipos. Ni la inoculación ni la fertilización tuvieron efectos significativos en esta variable. El número de raíces terciarias y cuaternarias registró efecto del origen de la planta, con comportamiento similar para ambas variables, mayor en hijuelos que en bulbilos, y en éstas mayor que en micropropagadas. La inoculación MA afectó significativamente sólo la variable número de raíces terciarias, resultando GI la mejor condición.

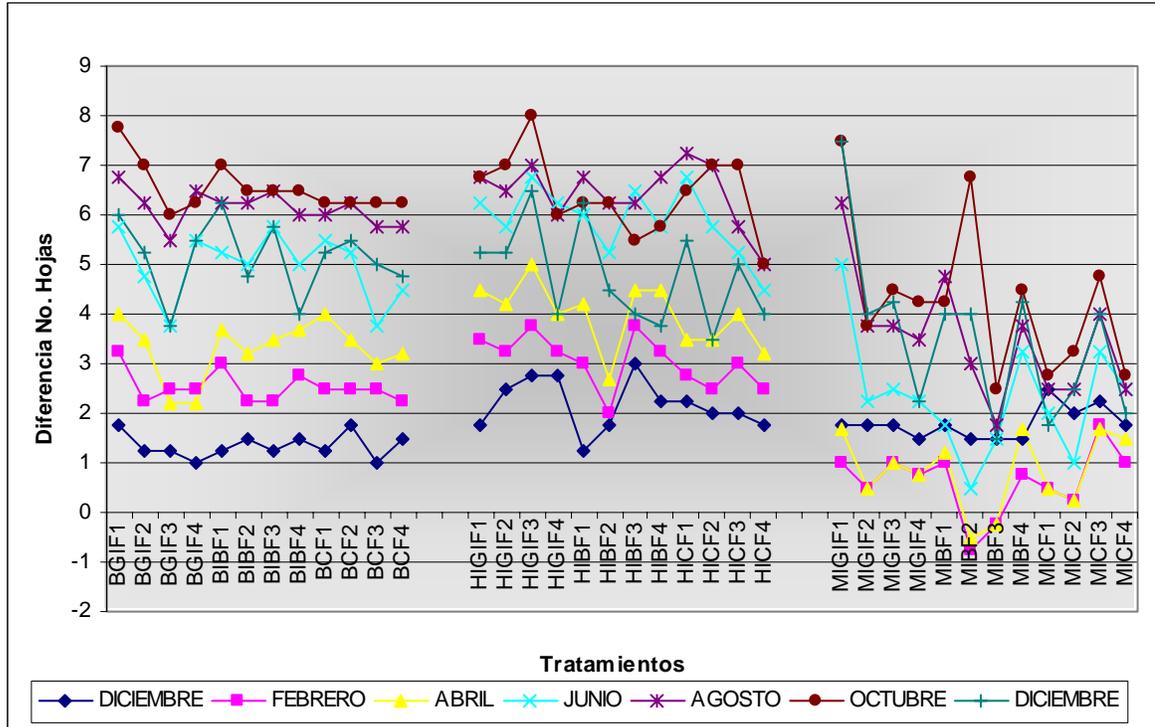


Figura 22.- Ganancia en número de hojas registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas.

De manera similar que para las variables asociadas a la producción de biomasa, la fertilización no registró efecto sobre el número de raíces de ninguno de los niveles evaluados. La dosis de fertilización utilizada en este experimento proviene de los resultados experimentales reportados por Arredondo-Velázquez *et al.* (2001), siendo hasta hoy la única Referencia para esta practica aplicada al cultivo de la especie en la región del mezcal en el estado de Oaxaca. Esta dosis es recomendada por los autores citados porque promovió el crecimiento vegetativo de plantas de *A. angustifolia* establecidas en campo, con edades entre tres a seis años. Sin embargo, es notorio que para plantas de menor edad, en las condiciones en que se desarrolló nuestro experimento, esta no es la dosis apropiada.

Cuadro 10. No. de raíces secundarias, terciarias y cuaternarias registradas en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbillos florales (BU) y micropropagadas (MIC), inoculadas con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. Para esta variable sólo se registró efecto significativo del factor tipo de planta.

Factor de variación	niveles	raíces secundarias	raíces terciarias	raíces cuaternarias
Tipo de planta gl = 2				
	BF	13.70 a	56.27 b	81.18 b
	HI	13.75 a	72.25 c	137.33 c
	MP	15.83 b	38.97 a	44.52 a
	F	5.68	29.44	59.40
	P	0.00	0.00	0.00
Inóculos gl= 2				
	IB	14.39 a	51.04 a	77.81 a
	GI	14.35 a	60.50 b	96.33 a
	CON	14.54 a	55.95 ab	88.89 a
	F	0.04	2.38	2.36
	P	0.96	0.09	0.09
Fertilización gl = 3				
	F4	14.22 a	53.11 a	85.27 a
	F3	14.86 a	56.94 a	82.47 a
	F2	14.83 a	53.83 a	92.19 a
	F1	13.80 a	59.44 a	90.77 a
	F	0.75	0.68	0.43
	P	0.52	0.56	0.73

Valores medios con la misma letra son estadísticamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

Para los productores magueyeros de la “región del mezcal” del estado de Oaxaca, es de igual interés obtener una abundante cosecha de “piñas”, y que estos tejidos almacenen un alto contenido de azúcares. En maguey espadín se ha determinado una estrecha relación entre el contenido de azúcares totales y la concentración de sólidos solubles ($^{\circ}\text{Bx}$ = grados Brix) (Santiago-García *et al.*, 2004), siendo más fácil, rápida y económica la determinación de esta última variable que la de la primera. En este trabajo se encontró efecto del tipo de planta sobre los $^{\circ}\text{Bx}$ en el tallo, tejido que posteriormente formará la piña, con mayor contenido en micropropagadas que en los dos restantes tipos de plantas (Cuadro 11). El rango de valores de $^{\circ}\text{Bx}$ fue, en promedio, entre 27.0 a 31.9, superior al rango que reportan Santiago-García *et al.* (2004), que fluctúa entre 24.4 a 26.8, aunque los valores que esos autores reportan fue para plantas cosechadas de nueve años de crecimiento en campo, en tanto que los valores registrados en este trabajo son para plantas crecidas durante poco más de un año en macetas. Es posible que para esta variable se presente también un factor de dilución asociado a la acumulación de biomasa en las plantas. Para la variable concentración de P en el tejido foliar no existió diferencia significativa por origen de planta, pero las plantas micropropagadas mostraron la tendencia a contener más cantidad de este nutrimento. No existió diferencia significativa por el origen de planta en la concentración de N foliar, pero la inoculación MA sí promovió diferencia significativa, resultando el tratamiento GI con el valor menor y los dos tratamientos restantes sin diferenciarse entre sí. La fertilización no promovió diferencia significativa en ninguna de las dos variables asociadas a la nutrición, reforzando esto la idea de que las dosis utilizadas, el método de manejo de la fertilización, o ambos, no son los apropiados para las condiciones en que se desarrolló el trabajo. Para el cultivo del henequén, Bequer y Felipe (s.p.) encontraron que las aplicaciones de nitrógeno tuvieron efecto significativo sobre la

altura, número de hojas y peso por planta, pero el fósforo y el potasio no tuvieron efecto significativo sobre estos parámetros, por lo que la dosis de 50-40-50 resultaron las adecuadas en el vivero. Cabe mencionar que Jacob y Uexkull (1967), al referirse al henequén y al sisal, plantean que sólo en suelos con alto contenido calcáreo, capaces de ser adecuadamente abastecido con nutrientes, podrán ser alcanzados rendimientos satisfactorios.

Marx y Hindort (1937), citados por Jacob y Uexkull, (1967) señalan las siguientes cantidades de nutrientes que absorben las plantas durante su período de crecimiento: N - 222 kg Ha⁻¹, P₂O₅ - 84 Kg Ha⁻¹, K₂O - 480 kg Ha⁻¹, CaO - 853 kg Ha⁻¹. De los datos anteriores se puede deducir que es necesario el buen estado calcáreo del suelo para lograr un crecimiento satisfactorio del agave, pues éste tiene una elevada demanda de Ca. En experimentos realizados en sisal, se demuestra lo grande que puede ser el aumento de los rendimientos que produce un tratamiento de fertilización apropiado. Una aplicación anual de dos a cuatro ton Ha⁻¹ de cal, complementada con un tratamiento de fertilizante completo: 80 Kg Ha⁻¹ (NH₄)₂ SO₄, 80 Kg Ha⁻¹ de superfosfato y 400 Kg Ha⁻¹ de KCl elevó la producción total durante cinco años, de 859 Kg Ha⁻¹ a 10'225-13'246 Kg Ha⁻¹. Tal resultado se obtuvo en un experimento ejecutado por la Estación Experimental Gimbi en Zaire. Jacob y Uexkull (1967) recomiendan la siguiente dosis de fertilizantes al emplear fertilizantes simples: N 45-90 = 225-450 Kg Ha⁻¹ de (NH₄)₂ SO₄, P₂O₅ 60-80 = 330-450 Kg Ha⁻¹ de superfosfato simple, K₂O 65-100 = 110-165 Kg Ha⁻¹ de cloruro de potasio.

Deficiencias de nitrógeno en los agaves, según indica Pérez Toro (1949), produce un detenimiento en el crecimiento, y las hojas suelen tomar un color verde pálido y en ocasiones rojizo. Contrario a esto, la Tanganyika Growers Association (1948) expone que la aplicación de nitrógeno incrementa el crecimiento de los agaves y estimula la producción

de hojas. Lock (1969) observó igual efecto y comprobó un incremento de hasta 24 hojas extras por planta. Sharer (1960) enfatiza la importancia del nitrógeno para este cultivo, al plantear que la escasez de este elemento produce alteraciones profundas en las plantas, tales como crecimiento exiguo y color verde claro. En Cuba se han reportado resultados que concuerdan con lo anteriormente planteado, por ejemplo Carrión y Vinent (1986) elevaron el rendimiento hasta un 33% con la aplicación de nitrógeno en henequén. También Carrión (1981) obtuvo una relación positiva entre el nitrógeno y el contenido de fibra en la hoja; el máximo rendimiento de la plantación se obtuvo a la edad de 7-8 años en lugar del normal a 11-15 años. Un aspecto importante del nitrógeno es su relación con el potasio. Jacob y Uexkull (1967) informan que la enfermedad conocida como "banding disease", llamada en otras regiones necrosis basal de las hojas, se presenta principalmente en suelos con bajo contenido de potasio o con una relación N:K desfavorable. Relacionado con esto, Lock (1969) observó la presencia de esta enfermedad en tratamientos donde no se aplicó potasio, y aclara que no siempre el "status" de nitrógeno en el suelo es el factor que incide en la presencia de esta deficiencia y que debe haber un punto crítico en la relación K:N del suelo, ya que plantas de agave débiles de que crecen en suelos pobres, con bajos contenido de nitrógeno y potasio, no presentan síntomas de deficiencia. Considerando la relación de estos elementos, Nandra (1973) plantea que en suelos deficientes en potasio, el "banding disease" puede presentarse y enfatiza que la relación K:N debe ser mantenida por encima de 5. En relación con esto, Steineck (1974) demostró que el rendimiento se eleva con aplicaciones de nitrógeno, pero solamente en presencia de adecuada cantidad de potasio, debido a que la utilización del nitrógeno en la síntesis de materia seca depende de la presencia de potasio, además especifica que la relación N:K debe ser de 1:0.8-1:1 y asegura que la planta toma más potasio que nitrógeno. Según plantea CUBA.MINAG (1977), las

aplicaciones de fertilizantes nitrogenados traen como consecuencia una mayor precocidad de la planta, por lo que el ciclo productivo del cultivo se ve acortado, obteniéndose debido a una mayor cantidad de fibras en igual área en un tiempo más corto, la intensificación de la producción. El henequén en ausencia de fósforo produce nuevos vástagos, se reduce el sistema radical. La asimilación del fósforo es mayor en las etapas juveniles (Pérez, 1949) y éste se encuentra, principalmente, en los puntos de crecimiento meristemático, en las hojas y raíces. Se puede concluir por tanto, que un exceso de fósforo provoca un incremento en la actividad metabólica, pero si no hay un suministro apropiado de nitrógeno, el crecimiento se ve limitado al carecer de material para formar nuevos tejidos. Cuando el K es deficiente en la nutrición del henequén, el desarrollo vegetativo se detiene y la planta toma un aspecto como si estuviera quemada, así como en los bordes de las hojas y en ocasiones toda la hoja muerta prematuramente, además, Lock (1969) atribuye un 7 % de contenido de este elemento en las hojas, mientras que Jakob y Uexkull (1967), plantean un contenido de 2.32-2.96%.

La longitud de la raíz (Fig. 23) fue afectada, aunque no significativamente, por el origen de la planta y la inoculación. En promedio, las plantas BF registraron una mayor longitud de raíz que los otros dos tipos de planta. Se registró un ligero aunque consistente efecto de la inoculación MA en reducir la longitud de la raíz, con los dos inoculantes, tanto el nativo como el exótico, con un efecto similar. No se observó efecto de la fertilización sobre esta variable. La presencia de una micorriza eficiente suele reducir el crecimiento del sistema radical, ya que las plantas en esas condiciones invierten mayor cantidad de energía en el crecimiento del micelio fúngico intra y extraradical, el cual realizaría con mayor eficiencia el papel que suele realizar la raíz, absorción de agua y nutrientes, aun cuando este comportamiento resulta mediado por las características del suelo (Clark y Zeto, 1999).

Cuadro 11. Concentración de Fósforo y Nitrógeno en tejido foliar y concentración de sólidos solubles (°Brix) registrada en el tallo de plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BU) y micropropagadas (MIC), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *Glomus intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (CON), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas. n= 64

factor de variación	niveles	% P	% N	° Brix
Tipo de planta				
gl = 2				
	BF	0.41 a	0.77 a	27.01 a
	HI	0.57 ab	0.74 a	28.35 a
	MP	0.58 b	0.78 a	31.91 b
	F	2.68	0.74	12.78
	P	0.07	0.47	0.00
Inóculos				
gl = 2				
	IB	0.56 a	0.84 b	28.21 a
	GI	0.46 a	0.52 a	28.81 a
	CON	0.48 a	0.94 b	30.17 a
	F	0.45	0.03	1.96
	P	0.63	0.97	0.14
Fertilización				
gl = 3				
	F4	0.52 a	0.75 a	29.92 ab
	F3	0.50 a	0.76 a	30.31 b
	F2	0.60 a	0.79 a	27.86 a
	F1	0.45 a	0.74 a	28.25 ab
	F	0.83	0.49	2.18
	P	0.47	0.68	0.09

Valores medios con la misma letra son estadísticamente iguales entre sí (Tukey 0.05)

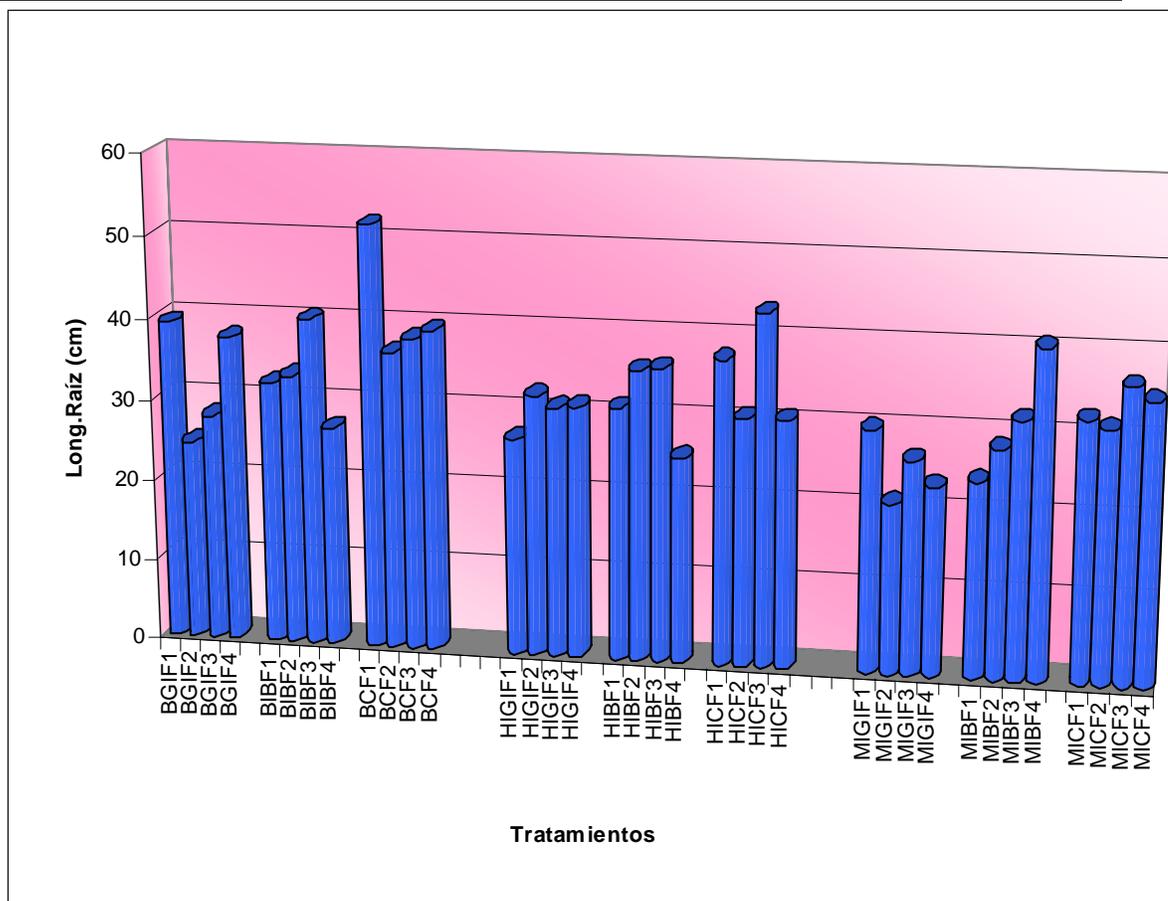


Figura 23.- Longitud de raíz registrada en plantas de maguey espadín (*Agave angustifolia* Haw.) de tres orígenes de planta, hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), que recibieron inoculación con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicepa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *G. intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas.

La modificación de la arquitectura del sistema radical de las plantas colonizadas por HMA es un tema poco estudiado, y sus implicaciones para la nutrición y crecimiento de las plantas deberá ser clarificado para estar en capacidad de interpretar nuestros resultados.

La colonización micorrízica (Fig. 24) se registró en todos los tratamientos, lo cual es una evidencia más de la dependencia micotrófica de la especie *A. angustifolia*. En promedio, las plantas BF registraron un valor ligeramente mayor de colonización que los dos restantes orígenes de planta, sin llegar a ser significativa la diferencia. Los dos restantes factores,

inoculación MA y fertilización no generaron diferencia significativa en el valor de la variable. Esto puede indicar que los propágulos nativos de HMA, presentes en el suelo utilizado para el experimento, cuyo origen es de una parcela cultivada con maguey espadín en la región de estudio, fueron suficientemente abundantes e infectivos para no permitir la expresión de los organismos inoculados, o dicho de otra manera, los inoculantes MA utilizados en este experimento no fueron lo suficientemente competitivos para lograr el desplazamiento de las especies nativas de HMA. Honrubia *et al.*, (1992) reportaron un comportamiento similar al observar el comportamiento de *G. fasciculatum* asociado a *Anthyllis cytisoides*, una leguminosa arbustiva mediterránea. No registraron eficiencia de la inoculación cuando ésta se realizó en suelo sin esterilizar, sugiriendo que la especie introducida no pudo competir y desplazar a las especies nativas.

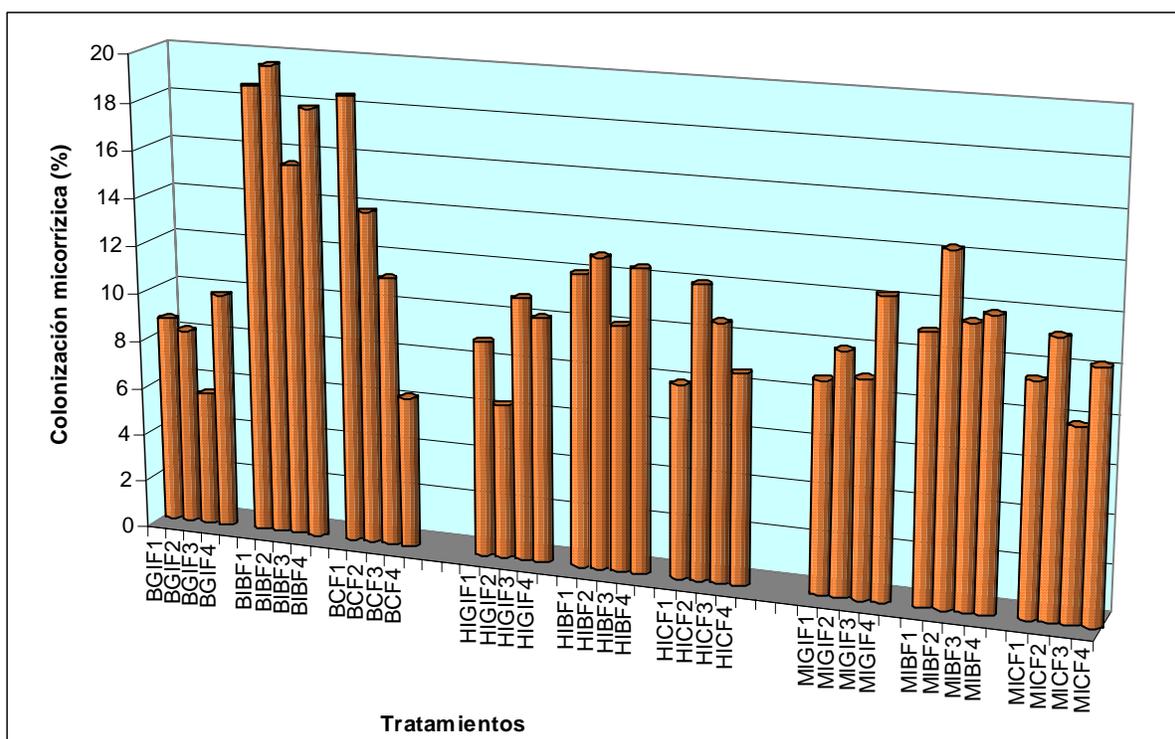


Figura 24.- Colonización micorrízica registrada en plantas de maguey espadín (*A. angustifolia* Haw.) de tres orígenes: hijuelos rizomatosos (HI), bulbilos florales (BF) y micropropagadas (MP), inoculado con hongos de micorriza arbuscular, un inóculo multicépa de suelo natural del distrito de Tlacolula (Oaxaca, México) (IB), una cepa de *G. intraradices* (GI) o no fueron inoculadas (C abs), y que fueron fertilizadas con las dosis 90-45-60 (F1), 60-30-40 (F2), 30-15-20 (F3) y 00-00-00 (F4) y crecieron en invernadero durante 56 semanas después de ser trasplantadas.

CONCLUSIONES

La ubicación fisiográfica de las parcelas no tuvo influencia consistente sobre las variables de micorrización arbuscular del maguey. Mientras que la colonización radical siguió el orden planicie-lomerío-montaña, en el resto de las variables este orden fue diferente e inconsistente.

El contenido de materia orgánica del suelo fue el factor del suelo con mayor influencia sobre el potencial micorrízico, en las condiciones en que se desarrolla el maguey mezcalero en la región de estudio.

En el agroecosistema de estudio, según los parámetros asociados a la micorriza arbuscular en los suelos rizosféricos, hay evidencia de un potencial micorrízico de mediano a alto.

En las condiciones controladas en que se realizaron los experimentos de este trabajo, las plantas cuyo origen fue hijuelos de raíz registraron mayor grado de compatibilidad funcional con el inóculo mixto nativo IB2.

En las condiciones controladas en que se realizaron los experimentos de este trabajo, las plantas cuyo origen fue bulbilos florales no mostró especificidad, ya que resultó compatible con los inóculos mixtos nativos IB4 e IB6, además del inóculo formado por la cepa de la especie exótica *Glomus intraradices* GI.

El inóculo mixto nativo IB2 fue el que se comportó con mayor grado de compatibilidad y mayor eficiencia para promover el crecimiento de *Agave angustifolia*, seguido muy cercanamente por el inóculo mixto nativo IB3. Ambos deben seguir siendo estudiados para la generación de inoculantes de MA específicos para *A. angustifolia* cultivada en los suelos de la zona de estudio.

Las plantas de *A. angustifolia* respondieron positivamente a la inoculación con hongos MA. La eficiencia específica de un inoculante estuvo mediada por la competencia con la microbiota nativa. En general, los inoculantes formados con especies nativas fueron más eficientes y competitivos que el formado con la especie control *Glomus intraradices*.

La inoculación de la bacteria rizosférica (*Bacillus* sp.) tuvo un efecto positivo en la promoción del crecimiento de las plantas de *A. angustifolia*, en aplicación conjunta con los hongos MA.

El comportamiento registrado a través de las diferentes variables indicadoras de crecimiento y producción, según el origen de las plantas, resultó en el orden: hijuelos>bulbilos>micropropagadas. Estas últimas sufrieron un retraso general por inadaptación al trasplante.

El efecto de la fertilización sólo resultó en la promoción del crecimiento en altura de las plantas de *A. angustifolia*, la cual no es una variable de interés para esta especie.

LITERATURA CITADA

Abbott LK y Robson AD. 1984. The effect of VA mycorrhizal on plant growth En: VA mycorrhizal. Powell C Ll. Bagyaraj DJ eds. CRC Press Boca Raton Florida pp 113-130.

Abbott LK y Robson AD. 1991 Factors influencing the occurrence of vesicular- arbuscular mycorrhizas. *Agri, Ecosyst Environment* 36:121-150.

Aguirre X. y L. Eguiarte. 2005. La vida de los magueyes mezcaleros en cd Los mezcales tradicionales de los pueblos de México. pp.8

Allen, E.B.; M.F. Allen; D.J. Helm; J.M. Trappe; R. Molina y E. Rincon. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant Soil* 170:47-62.

Allen M.F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press.

Allen, M.F. 1996. The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycol. Res.* 100:769-782.

Allen, M.F., S.D. Clouse, B.S. Winbaum, S.L. Jenkins, C.F. Friese y E.B. Allen. 1992. Mycorrhiza and the integration of scales: from molecules to ecosystem En: M.F. Allen (ed.) *Mycorrhizal Functioning: An integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall, New York. pp. 488-515.

Arredondo-Velázquez, C., 2001. Fertilización en plantaciones comerciales de maguey mezcalero en Oaxaca. (*Avances*) pp 1-4

Attou f., A. Bruand y Y. Le Biossonais. 1998. Effect of clay content and silt-clay fabric on stability of artificial aggregates. *European J. Soil Sci.* 49: 569-577.

Azcon Aguilar C., 1983 Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. En: *Advances in agronomy*. Brady NC (eds) Academic Press, NY. P.1-54.

Azcón, R.; J. M. Barea y D.S. Hayman, 1976. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plant inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria. *Soil Biol. Biochem.* 8: 135-138

Azcón-Aguilar C. y J.M. Barea. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms In: M.F. Allen (ed). *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall, New York. pp. 163-198.

Azcón-Aguilar C., J.Palenzuela, A.Roldán, S.Bautista, R.Vallejo y J.M. Barea, 2003. Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands In : *Applied Soil Ecology* Volume 22, Issue 1, Pages 29-37.

Azcón-Aguilar C y Bago B. 1994. Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. En: Impact or Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems. (S Gianinazzi y H Shuepp eds) Birkhauser-Verlag, Basel, p.47-60

Azcón R. y J.A. Ocampo. 1981: Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency on thirteen wheat cultivar. *New Phytol.* 87:667-685)

Bago B., C. Azcón-Aguilar y Y. Piché. 1998. Architecture and development dynamics of the external mycelium or the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia* 90:52-62

Barea, J.M. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility. *Adv. Soil Sci.* 15:1-40.

Barea J.M. y P. Jeffries. 1995. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. En: B. Hock y A. Varma (eds). *Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology.* Springer-Verlag. Heidelberg. pp.521-560

Barea J.M.; C. Azcón- Aguilar y R. Azcón. 1991. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizae in improving plant N acquisition from soil as assessed with ¹⁵N. En: *Stable isotopes in plant nutrition, soil fertility and environmental studies.* IAEA-SM 313/67, Vienna, pp. 209-216.

Bashan, Y.; M.E. Puente y B. Salazar. 2005. Uso de los microorganismos del desierto como recurso para recuperar suelos erosionados. Resúmenes de 1er Simposium Nacional de Modelos Microbianos. CICM-ICUAP. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.

Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. En: F.E. Sanders, B. Mosse y P.B. Tinker (eds.) *Endomycorrhizas.* Academic Press. London. pp 373-389.

Bequer, G.; C. Valdés y M. Felipe. 1981. Estudio de diferentes distancias de plantación en el vivero de henequén (*Agave fourcroydes*, Lem).(sin publicar.)

Bequer, G., E. Vinent y C. Váldes. 1990. (s/f) El bulbillo. Una alternativa para la propagación del henequén en Cuba. (sin publicar).

Bethlenfalvay, G.J.; S. Dakessian y R.S. Pacovsky. 1984. Mycorrhizae in a southern California desert: ecological implications. *Can. J. Bot.* 62:519-524.

Bonfante-Fassolo, P. y S. Perotto. 1992. Plants and endomycorrhizal fungi: the cellular and molecular basis of their interaction. En: D.P.S. Verma (ed.). *Molecular signals in plant-microbe communications.* CRC. Boca Raton, FL. pp 445-470.

Bonfante-Fassolo, P. ; R. Ballestrini y K. Mendgen. 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker & May as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytol.* 128:93-101.

Bonfante-Fassolo, P. y V. Bianciotto. 1995. Presymbiotic versus symbiotic phase in arbuscular endomycorrhizal fungi: morphology and cytology. En: A. Varma y B. Hock (eds). *Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. pp. 229-247.

Bowen, G.D. 1980. Misconceptions, concepts and approaches in rhizosphere biology. En: D.C. Ellwood, M.J. Latham, J.N. Hedger, J.N. Lynch y J.M. Slater (eds). *Contemporary Microbial Ecology*. Academic Press. London. pp. 283-304.

Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. En: A. MacFayden, M. Begon y A.H. Fitter (eds.) *Advances in Ecological Research*. vol. 21. Academic Press. London. pp. 171-313.

Carrillo-García, A.; J.L. León de la Luz; Y. Bashan y G.J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran desert. *Rest. Ecol.* 7:321-335.

Carrión, R.M. 1981. Efecto de aplicaciones de nitrógeno sobre la duración del ciclo productivo del henequén (*Agave fourcroydes*, Lem). *Agrotecnia de Cuba* 13 (2) : 45-49, Julio.

Carrion, M. y E. Vinent. 1986. Diferentes niveles de nitrógeno en henequén. Efecto sobre el crecimiento y rendimiento. Reporte de Investigación del Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical No.35. Academia de Ciencias de Cuba. 7p.

Casas D., E. 1991. Historia de la agricultura en México. Memorias del Primer Simposio Nacional de Agricultura Sostenible. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.

Chagoya, V.M. 2004. Diagnóstico de la cadena productiva del sistema- producto maguey-mezcal. pp 10, 15-17, 78-79.

Chanway, C.P.; R.K. Hynes y L.M. Nelson. 1989. Plant growth-promoting rizobacteria: effects on growth and nitrogen fixation of lenti (*Lens esculenta* Moench) and pea (*Pisum sativum* L.). *Soil Biol. Biochem.* 21:511-517.

Clark, R.B.; S.K. Zeto y R.W. Zobel. 1999. Arbuscular mycorrhizal fungal isolates effectiveness on growth and root colonization of *Panicum virgatum* in acidic soil. *Soil. Biol. Biochem.* 31:1757-1763.

Conde, C.E. 2001. Influencia de hongos micorrizógenos arbusculares y leguminosas en la formación de agregados hídricamente estables en tepetate. Tesis de Licenciatura, Departamento de Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México.

- Conzatti, C. 1946. Flora taxonómica Mexicana. Tomo 2. Talleres Gráficos de la Nación, México, D.F.
- CUBA.MINAG. 1977. Dirección de Cultivos Varios. Instructivo técnico del cultivo del henequén. La Habana : MINAG, 37 p.
- Curioa, C.A. 1999. La Feria del Mezcal. Periódico Noticias. Julio 3 de 1999. Oaxaca.
- Daniels, B.A. 1984. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: C. L. Powell y D.J. Bagyaraj (eds.) VA Mycorrhiza. CRC Press Boca Raton, FL pp. 35-46.
- Dewey, H. 1941. Las Fibras vegetales y su producción en América. Unión Panamericana, p.1-14.
- Dexter, A. R. 1988. Advances in characterization of soil structure. Soil Till. Res. 11:199-238.
- Dodge, C.R. 1915. Notas sobre el cultivo del henequén. La Hacienda. 11 pp 60-61.
- Eason WR y Newman EI (1990) Rapid cycling of nitrogen, Phosphorus from dying roots of Lolium perenne. Ecologia 82:424-436.
- Edwards, H. T. 1927. La industrialización del henequén. Unión Panamericana. 26 : 3-14.
- FAO 1969. Información sobre actividades de investigación. Roma, Abril, p. 9.
- Fisher, R. A., y Yates, F. 1970. Statistical Tables for Biological Agricultural and medical Research. Edición sexta., Hafner Publ. Comp., Davie, Conn.
- Fitter, A.H. y J. Garbaye. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. Plant Soil. 159: 123-132.
- Fitter, A.H.; A. Heinemeyer y P.L. Staddon. 2000. Problems and issues in the study of the impact of elevated [CO₂] and global climate change on the functioning of arbuscular mycorrhizas. New Phytol. 147: 179-187.
- Francis R. Finlay RD y Read DJ (1986) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. IV. Transfer of nutrients in inter- and intra-specific combinations of host plants. New Phytol. 102: 103-111.
- Friese, C.F. y M.F. Allen. 1991. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. Mycologia. 83:409-418.
- Forster, S.M. y T.H. Nicolson. 1981a. Microbial aggregation of sand in a maritime dune succession. Soil Biol. Biochem. 13: 205-208.
- Forster, S.M. y T.H. Nicolson. 1981b. Aggregation of sand from a maritime embryo sand dune by microorganisms and higher plants. Soil Biol. Biochem 13: 199-203.

Garbaye, J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128:197-210.

Garner, W. y Y. Steinberger. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in the desert ecosystem. *J. Arid Environ.* 16:257-262.

Gentry, H.S. 1978. The agaves of Baja California. California Academy of Sciences No. 130.

Gentry, H.S. 1982. Agaves of Continental North America. University of Arizona Press: Tucson, AZ.

Gerdemann, J.W., y Nicolson, T.H., 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46, 235-244.

Gianninazzi-Pearson, V. 1984. Host-fungus specificity in mycorrhizae, In: D.P.S. Verma y T.H. Horn (eds.) *Genes involved in plant-microbe interactions.* Springer Verlag. Vienna. pp.225-253.

Gianninazzi-Pearson, V. y S. Gianninazzi. 1989. Cellular and genetics aspects of interactions between host and fungal symbionts in mycorrhizae. *Genome* 31:336-341.

Gianninazzi-Pearson, V. y Smith SE. 1993 Physiology of mycorrhizal Mycelia en: *Advances in Plant Pathology.* (DS Ingram y PH Williams IC Tommerup eds) vol 19 pp 55-82. Academic press Ltd., London.

Gianninazzi-Pearson, V.; J. Gaullotte; A. Dumas-Gaudot; E. Franken y S. Gianinazzi. 1994. Gene expression and molecular modifications associated with plant responses to infection by arbuscular mycorrhizal fungi. En: M.J. Daniels (ed.). *Advances in molecular genetics of plant-microbe interactions vol 3.* Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. pp. 179-186.

Giovanetti.M., y Mosse, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84, 489-500.

Giovanetti, M.; C. Sbrana; A.S. Citernes; L. Avio; A. Gollotte; V. Gianninazzi-Pearson y S. Gianninazzi. 1994. Recognition and infection process, basis for host specificity of arbuscular mycorrhizal fungi. En: S. Gianninazzi y H. Schuepp (eds.). *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems.* Birkhauser-Verlag. Basel. pp.61-72.

Gómez-Pompa, A. 1963. El género *Agave*. *Organo de la Sociedad Mexicana de Cactología.* Vol.III. No.1.

Granados, D. 1993 Los agaves en México. Universidad Autónoma de Chapingo pp 31, 61-67, 149-153.

Guerrero E.; C. Rivillas y E.L. Rivera. 1996. Perspectivas de manejo de la micorriza arbuscular en ecosistemas tropicales. En: E. Guerrero (ed.). Micorrizas, recurso biológico del suelo. Fondo FEN Colombia. Bogotá. pp. 181-206.

Harley, J.L. y S.E. Smith. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

Hayman, D.S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathol.* 72: 1119-1125.

Heap AJ y Newman EI (1980) Links between roots by hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 85: 173-179.

Hernández, L. 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. pp 15

Herrera, M.A.; P. Salamanca y J.M. Barea. 1993. Inoculation of woody legumes with selected arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia to recover desertified mediterranean ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol.* 59: 129-133.

Himmelfarb, D. 1957. The technology of cordage fibres and Rope. London : Leonard Hill, pp.8, 14-16, 46-47.

Höflich, G.; W. Wiehe y G. Kuhn. 1994. Plant growth stimulation by inoculation with symbiotic and associative rhizosphere microorganisms. *Experientia.* 50:897-905.

Honrubia, M.; P. Torres; G. Díaz y A. Cano. 1992. Manual para micorrizar plantas en viveros forestales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA. Murcia, España.

Jacob, A. H., V. Uexkull. 1967. Fertilización. La Habana : Revolucionaria, 227-228.

Jakobsen I y Rosendahl. 1990. Carbon flow into soil and external hyphal from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytol.* 115, 77-83.

Jakobsen I, Abbott LK y Robson External hyphas of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 2. Hyphal transport of ³²P over defined distances. *New Phytol* 120:509-516.

Jasper, D.A. 1994. Management of mycorrhiza in revegetation. En: A.D. Robson, L.K. Abbot y N. Malajzuk (eds.). Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry. Kluwer Academic Press. The Netherlands. pp 211-219.

Jasper, D.A.; A. Abbott y J. Robson. 1989. Hyphae of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. *New Phytol.* 112:101-107.

Jeffries, P. y J. M Barea. 1991. The use of mycorrhizal inoculants in forestry and agricultura. En: D.K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji y G.R. Knudsen (eds.). Handbook of applied mycology. Vol. 1 Soils and plants. Marcel Dekker. New York. pp. 155-185.

Jeffries, P. y J. M Barea. 1994. Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhizas in the sustainability of plant-soil systems. En: Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems. (S. Gianinazzi y H Shuepp eds). Birkhause- Verlag. Basel, pp. 101-115.

Jeffries, P. y J. M Barea. 2001. Arbuscular micorriza: a key component of sustainable plant-soil ecosystems. En: B. Hock (ed.). The Mycota IX. Fungal Associations. Springer-Verlag. Berlin. pp. 95-113.

Kabir, Z.; L.P. O'Halloran y C. Hamel. 1996. The proliferation of fangal hyphae in soils supporting mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6:477-480.

Kennedy, A.C. y K.L. Smith. 1995. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant Soil* 170:75-86.

Kennedy, A.C. y Y.T. Chan. 1992. Biological nitrogen fixation in non-leguminous yield crops: recent advances. *Plant Soil* 141:93-118.

Kloepper, J.W. 1992. Plant growth promoting rhizobacteria as biological control agents. En: F. Blaine (ed.) *Soil microbial ecology: Applications in agriculture, forestry and environmental managment*. pp 255-274.

Koide, R.T. 2000 Functional complementrity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 147: 233-235.

Koske, R.E. y W. R. Polson. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization? *Biol. Sci.* 34:420-424

Linderman, R.G. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions In: G.J. Bethlenfalvay y R.G. Linderman (eds.). *Mycorrhiza in Sustainable Agriculture*. Am. Soc. Agron. Special Publication 54. American Society of Agronomy. Madison. pp 45-70.

Lock, G. W. 1969. *Sisal thirty years research in Tanzania*. London : Longmans, 365 p.

Lynch, J.N. 1983. *Soil Biotechnology. Microbiological Factors in Crop Productivity* Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 191.

Marschner y Dell (1994) Nutrient uptake in mycorrhiza symbiosis. *Plant and Soil*:159:89-102.

McGee, P.A. 1989. Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizal in semi-arid soil. *Mycol. Research*: 94: 120-122.

Mc Naughton SI y Oosterheld M. 1990. Extramatricial mycorrhizal abundante and grass nutrition in a tropical grazing ecosystem, the Serengeti National Park. Tanzania, *Oikos* 59:92-96.

Meddich A; A. Oihabi; y. Abbas y E. Bizid. 2000. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on drought resistance of clover. *Agronomie*. 20(3):283-295.

Medina, J. C. 1966. Multiplicacao do sisal. *Tropical abstracts* 21 (1): 35-36.

Mesa, A. M., V. R. Villanueva. 1949. La producción de fibras duras en México. México: Gráfica Panamericanas de R. L. pp. 63, 97, 102, 308.

Miller R.M. y J. D. Jastrow. 1992. The role of Mycorrhizal fungi in soil conservation. En: Bethlenfalvay G.J. y R. G. Linderman (eds). *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. Pp.29-44.

Nandra, S. A. 1963. Manuring of sisal in Tanzania: a review of field trials. *Potash Review* 27 (12) : 7-9.

Newman E.I. 1988. Mycorrhizal links between plants; their functioning and ecological significance. *Adv. Ecol. Res.* 18:243-270

Newman EI y Eason WR 1989 Cycling of nutrients from dying roots to living plants including the role of mycorrhizas. In: M. Charholm y Berfstrom (eds) *Ecology of arable lands*. Kluwer Academic. Publ. Pp. 133-137.

Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002).

Núñez, R. y R.J. Laird. 1976. Fertilidad de Suelos. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Edo. de México. Mecanografiado.

Pérez, Toro, A. 1949. Enfermedades, plagas y anomalías del henequén en la región del estado de Yucatán. *Chapingo* 3 (28) : 208-211.

Pérez-Moreno J. and R. Ferrera-Cerrato. 1997. Mycorrhizal interactions with plants and soil organisms in sustainable agroecosystems. Pp. 91-112. In. L. Brussaard and R. Ferrera-Cerrato (eds.). *Soil ecology in sustainable agricultura*. CRC Lewis Publishers. New Cork.

Pérez-Solís E. 2001. Prospección y aplicación de micorrizas en especies vegetales autóctonas del matorral, para favorecer la revegetación de ecosistemas mediterráneos degradados. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada, España.

Phillips, J.M., y Hayman, d.S. 1970. Improved procedeuers for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55, 158-161.

Porter, W.M. 1979. The “Most probable number” method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. Aust. J. Soil Res. 17, 515-519.

Rabatin SC y Wicklow DT. 1979 Plant diversity and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus diversity. Abst. 4th. NACOM.

Read DJ Koucheiki HK y Hodgson J. 1976. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. New Phytol. 76: 641-53.

Remussi, C. 1956 Plantas textiles. Barcelona : Salvat, 500 p. Rendimiento del Henequén. La Hacienda.

Requena N, Jiménez I y Barea JM. 1996. Assessment of natural mycorrhizal potencial in a desertified semi-arid ecosystem Appl, Environ. Microbiol. 62: 842-847.

Requena-Sánchez N. 1996. Exploración de la biodiversidad microbiana (hongos de la micorriza arbuscular-*Rhizobium*-rizobacterias) en un ecosistema mediterráneo desertificado, dirigido a una estrategia de revegetación. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada, España.

Robles, C. 1999. Modificaciones en las propiedades físicas, químicas y biológicas de suelos en respuesta a la actividad de organismos simbióticos y rizosféricos, en el contexto de una agricultura sostenible. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España.

Robles C. y J.M. Barea. 2000. El concepto “biofertilizante” aplicado al papel de la micorriza arbuscular. I Reunión Iberoamericana y III Simposio Nacional sobre Simbiosis Micorrízica. Guanajuato, México. pp.

Sánchez, L.A. 1989. Oaxaca Tierra de maguey y mezcal. Ed. Instituto Tecnológico de Oaxaca, Oaxaca, México.

SARH. 1983. Guía para la Asistencia Técnica Agrícola. Area de influencia del Campo Agrícola Experimental Valles Centrales de Oaxaca. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. México D.F.

Sanders IR. 1993. Temporal infectivity and specificity of vesícula-arbuscular mycorrhizas in coexisting grassland species. Oecologia 93:349-355.

Santiago-García P.A., A.M. Vera-Guzmán, M.G. López. 2004. Monitoreo de carbohidratos durante la etapa de cocimiento en la elaboración de mezcal. Memoria del III Congreso Internacional y XIV Congreso Nacional de Ingeniería Bioquímica. Veracruz, México. pp.

SEDIC, 1998 Mezcal de Oaxaca. Indicadores económicos. <http://oaxaca.gob.mex/mezcal/spanish/indica.htm>.

- Selosse y Le Tacon, 1998. The land flora: A phototroph-fungus partnership *Trends Ecol. Evol.* 13:15-20.
- Sharer, K. 1960. *Nutrición de las plantas, suelos y fertilizantes*. Madrid : UTEHA. 19.
- Sylvia DM. 1990. Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mine land reclamation. *Agric. Ecosys. Environ.* 31:253-261.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. GTZ. Eschborn, Germany.
- Sieverding, E. 1983. *Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular en el laboratorio*. CIAT. Cali.
- Simard S.W., D. Perry, M. Jones, D. Myrold, D. Durall y R. Molina, 1997. Net carbon transfer between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 363:67-69.
- Smith S.E. y D.J. Read. 1997. *Mycorrhizal symbiosis* 2a ed. Academic press.
- Smith S.E. y V. Gianninazzi-Pearson. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:221-244.
- Steel R.G., J.H. Torrie. 1988. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Traducción de Ricardo Martínez B. McGraw-Hill. México, D.F.
- Steinbeck, O. 1974. The relation between potassium and nitrogen in the production of plant material. International Potash Institute. Memoria, 230 p.
- St. John. T.V. y Coleman, D.C., 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology *Can. J. Bot.* 61(3): 1005-1014.
- Stevenson, F.J. 1986. *Cycles of soil: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. Wiley and Son. USA. pp. 380.
- Tanganyika Growers Association. 1948. *Sisal experimentation* Tanganyika Department of Agriculture and sisal board. Annual Report, 30 pp.
- Tinker PBH, (1975) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on higher plants. *Syb. Soc. Exp. Bot.* 36, 325-349.
- Tisdall, J.M. 1994. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and soil.* 159:115-121.

Toro, M.; R. Azcón y R. Herrera. 1996. Effects on yield and nutrition of mycorrhizal and nodulated *Pueraria phaseoloides* exerted by P-solubilizing rhizobacteria. Biol. Fertil. Soils 21:23-29.

Treseder K.K. y M.F. Allen. 2000. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. New Phytol. 147(1):189-200.

Walter, H. 1977. Zonas de Vegetación y Clima. Ed. Omega, España

Whittingham J. y D.J. Read. 1982. Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. New Phytol. 90:227-284.

Wright S.F. y A. Upadhyaya. 1998. A survey of soil for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Soil 198:97-107.

Zobel M., M. Moora y E. Haukioja. 1997. Plant coexistence in the interactive environment: arbuscular mycorrhiza should not be out of mind. Oikos 78:202-208.