



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo  
Integral Regional  
CIIDIR – IPN – UNIDAD OAXACA**

**MAESTRIA EN CIENCIAS EN CONSERVACION Y APROVECHAMIENTO  
DE RECURSOS NATURALES  
(PROTECCIÓN Y PRODUCCIÓN VEGETAL)**

**HONGOS DE MICORRIZA ARBUSCULAR EN DIFERENTES SISTEMAS DE  
PRODUCCION DE MAGUEY MEZCALERO (*Agave angustifolia* Haw.) EN  
OAXACA**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

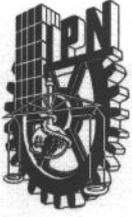
**PRESENTA**

**IRMA FLOR LÓPEZ GUERRA**

**DIRECTOR DE TESIS**

**DR. CELERINO ROBLES PEREZ**

**SANTACRUZ XOXOCOTLAN, OAXACA., DICIEMBRE 2006.**



# INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez, Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 22 del mes de noviembre 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, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)**, para examinar la tesis de grado titulada: **Hongos de micorriza arbuscular en diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia Haw.*) en Oaxaca.**

Presentada por el alumno (a):

López  
Apellido paterno

Guerra  
materno

Irma Flor  
nombre(s)

Con registro:

|   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|
| B | 0 | 4 | 0 | 8 | 3 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|

aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACION 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. Jaime Ruiz Vega

Dr. José Antonio Sánchez García

M. en C. Sonia Trujillo Argueta

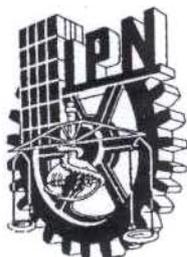
M. en C. Laura Martínez Martínez

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dra. María del Rosario Arnaud Viñas



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL  
CIIDIR-UNIDAD-OAXACA



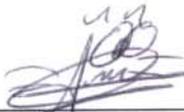
**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez., Oaxaca, el 24 de noviembre de 2006, la que suscribe **LÓPEZ GUERRA IRMA FLOR**, alumna del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B040838**, adscrita al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autora del trabajo de Tesis: "**Hongos de micorriza arbuscular en diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia Haw.*) en Oaxaca**", 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](mailto:ciidirox@ipn.mx) o [ilopezguerra@yahoo.es](mailto:ilopezguerra@yahoo.es). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

  
INSTITUTO POLITÉCNICO  
NACIONAL  
CIDIR-UNIDAD-OAXACA

  
\_\_\_\_\_  
**LÓPEZ GUERRA IRMA FLOR**

## RESUMEN

El maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) se cultiva en alrededor de 15'500 hectáreas en la "región del mezcal" del estado de Oaxaca, con una población de mas de 36 millones de plantas. La diversidad de condiciones de su cultivo incluye variaciones en fisiografía (planicie, lomerío y montaña), fuerza de tracción utilizada para la labranza (manual, tiro animal y tractor), asociación o no con otros cultivos simultáneos (maíz, frijol, garbanzo, higuera, frutales), aplicación o no de abonos y/o fertilizantes, y otras prácticas de cultivo. El objetivo de este trabajo fue identificar las especies de hongos formadores de micorriza arbuscular presentes en los diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero en la "región del mezcal" del estado de Oaxaca, México. Para el muestreo de suelo rizosférico se seleccionaron terrenos de cultivo intensivo de maguey mezcalero en diferentes sistemas de producción, obteniendo un total de 12 muestras de los Valles Centrales y Sierra Sur del estado de Oaxaca. Cada muestra compuesta estuvo formada de 20 submuestras. Las muestras se procesaron por las técnicas de tamizado húmedo y decantación de Gerdemann y Nicolson y centrifugación en solución de sacarosa de Jenkins, para el aislamiento de esporas. La identificación taxonómica se realizó con el uso de claves especializadas de Schenk y Pérez, y el manual del INVAM (Internacional culture Collection of Arbuscular Mycorrhiza Fungi), tomando en cuenta las características morfológicas y morfométricas de las esporas. Las especies identificadas fueron *Acaulospora scrobiculata*, *A. spinosa*, *Entrophospora infrequens*, *Glomus aggregatum*, *G. clarum*, *G. geosporum*, *G. intraradices*, *G. macrocarpum*, *G. mosseae*, *G. tortuosum*, *Diversispora etunicatum*, *Sclerocystis pakistanica*, *Sc. rubiformis*, *Sc. sinuosum*, *Sc. liquidambaris*, *Scutellospora verrucosa*, *Gigaspora albida*, *Gi. decipiens*, *Gi. ramisporophora*, con los datos obtenidos se realizó un análisis de riqueza, abundancia e índice de diversidad de Shannon Wiener, en donde se mostró que los sitios que mayor riqueza de especies registró fueron; Tlacolula, San Baltazar 1 y Matatlan. El sitio que presento mayor abundancia de esporas de HMA fue San Pedro 2 y el sitio que obtuvo el mas alto índice de diversidad de especies fue San Baltazar 1.

## ABSTRACT

The “maguey mezcalero” (*Agave angustifolia* Haw.) is cultivated nearly in 15'500 hectares in the “region del mezcal” of the state of Oaxaca (México), holding a population of 36 million of plants. There are several ways to grow “maguey mezcalero” depending on: land physiography (plain, hills and mountains), traction force used in the farm (manual, animal shot and mechanical), association or not with other simultaneous crops (corn, beans, chickpea, ricinus, fruit-trees), application or not of manures and/or fertilizers, and other agricultural practices. The aim of this work was to identify the morphospecies of arbuscular mycorrhizal fungi present in the different “maguey mezcalero” production systems in the “region del mezcal” of the state of Oaxaca, Mexico. For the sampling of rhizospheric soil, lands of intensive cultivation of *A. angustifolia* were selected in different production systems, obtaining a total of 12 samples. Each composite sample was made up of 20 subsamples. The samples were processed by the techniques of wet sieving and decantación of Gerdemann and Nicolson and centrifugación in sucrose solution of Jenkins. Taxonomic characterization was performed using morphometric parameters and specialized keys of Schenk and Pérez, and the manual of the INVAM (International culture Collection of Arbuscular Mycorrhiza Fungi). The identified species were *Acaulospora scrobiculata*, *A. spinosa*, *Entrophospora infrequens*, *Glomus aggregatum*, *G. clarum*, *G. geosporum*, *G. intraradices*, *G. macrocarpum*, *G. mosseae*, *G. tortuosum*, *Diversispora etunicatum*, *Sclerocystis pakistanica*, *Sc. rubiformis*, *Sc. sinuosum*, *Sc. liquidambaris*, *Scutellospora verrucosa*, *Gigaspora albida*, *Gi. decipiens*, *Gi. ramisporophora*. The collected data were used to determine index of diversity of Shannon Wiener, abundance of species and the richness of species of AMF (Arbuscular Micorrhizal Fungi), where it was shown that the places that bigger richness of species registered were; Tlacolula, San Baltazar 1 and Matatlan. The place that present bigger abundance of spores of AMF was San Pedro 2 and the place that it obtained the was but high index of diversity of species was San Baltazar 1.

**El presente trabajo de tesis de Maestría en Ciencias fue realizado en el Laboratorio de Suelos del Centro Interdisciplinario de Investigaciones para el Desarrollo Integral Regional – Unidad Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional (CIIDIR-IPN- OAXACA), como parte de los proyectos de investigación “Evaluación en campo de la aplicación de fertilizantes biológicos en maguey mezcalero” (Claves CGPI 20040568, 20050369) y “Caracterización de la fertilidad y calidad del suelo y el estado nutrimental del maguey mezcalero en "la región del mezcal" del estado de Oaxaca” – Financiamiento Fundación PRODUCE Oaxaca A.C., bajo la dirección del Dr. Celerino Robles Pérez.**

## DEDICATORIAS

A Dios

Por siempre iluminar el camino que he recorrido toda mi vida gracias por ser mi guía.

A mis padres

Isaac López López e Irma Maria Guerra Gutiérrez, a quienes les debo todo lo que soy, son mi admiración porque me han demostrado que nunca se debe uno de rendir y buscar siempre nuevas oportunidades para salir adelante y las adversidades tomarlas como un proceso de aprendizaje de la vida cotidiana, los amo y gracias por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas, son la bendición mas grande que Dios me ha dado.

A mi esposo

Julio Cesar a quien amo y admiro, gracias por enseñarme a ser perseverante, tolerante y paciente con lo que se desea, y por ser mi apoyo incondicional en los momentos mas difíciles.

A mis hermanos

Isaac y German quienes juntos crecimos y compartimos muchas vivencias alegrías y tristezas. Espero seguir compartiendo la dicha y la felicidad que nos mantiene unidos.

A mis sobrinos

Laura Idunaxhii e Isaac, gracias por iluminar mi vida y darme felicidad con sus sonrisas, ternura e inocencia.

A la Dra. Lucia Varela Fregoso

A quien admiro y respeto, gracias por ser mi guía en este difícil campo de la investigación micorrizica "la identificación de los hongos micorrizicos arbutales", además de brindarme su amistad y su apoyo incondicional.

A mis Abuelos paternos y maternos (+)

Germán, Florencia, Ezequiel, Feliciano y Eugenia  
Que se ha ido de la tierra para convertirse en los ángeles guardianes de la familia.

Al Dr. Celerino Robles Pérez

Por siempre brindarme su apoyo y por inducirme en el camino de la investigación micorrizica, gracias.

| RESUMEN<br>SUMMARY  | Pag. |
|---|------|
| 1. INTRODUCCION   | 12   |
| 2. OBJETIVOS  | 15   |
| 3. HIPOTESIS DEL TRABAJO  | 16   |
| 4. REVISION DE LITERATURA   |      |
| 4.1. Importancia del cultivo del maguey mezcalero                             | 18   |
| 4.2. Generalidades del cultivo del maguey                                     | 18   |
| 4.3. Concepto de micorrizas y su clasificación                                | 19   |
| 4.3.1. Proceso de formación de los HMA  | 24   |
| 4.4. Aspectos fisiológicos de las interacciones hongo - planta                | 24   |
| 4.5. Efecto de los HMA sobre el desarrollo y distribución de<br>fitomasa      | 28   |
| 4.6. Contribución de los HMA a la nutrición de la planta                      | 29   |
| 4.7. Ecología de la micorriza arbuscular y diversidad de hongos<br>MA         | 33   |
| 4.8. Filogenia y taxonomía de los hongos formadores de micorriza<br>arbusclar | 34   |
| 4.8.1 Taxonomía basada en la morfología de las esporas de HMA                 | 38   |
| 5. METODOLOGÍA  |      |
| 5.1. Sitios de muestreo   | 41   |
| 5.1.1. Muestreo   | 41   |
| 5.2. Método de centrifugación en solución de sacarosa (Jenkins,<br>1964)      | 44   |

|  |    |
|--|----|
| 5.3. Establecimiento de plantas trampa   | 45 |
| 5.4. Identificación a nivel de género  | 46 |
| 5.5. Identificación a nivel de especie   | 47 |
| 5.6. Análisis estadístico y determinación de índices de diversidad, riqueza y abundancia de HMA.           | 49 |
| <br>   |    |
| 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS  |    |
| 6.1. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares  | 50 |
| 6.2. Descripción de especies por características morfológicas  | 53 |
| 6.3. Análisis de la diversidad de hongos micorrizicos arbusculares<br>en los sistemas agrícolas magueyeros | 72 |
| <br>   |    |
| 7. CONCLUSIONES  | 81 |
| 8. BIBLIOGRAFÍA CITADA   | 83 |
| 9. GLOSARIO  | 90 |

## INDICE DE CUADROS

|  |    |
|--|----|
| Cuadro 1. Clasificación científica del <i>Agave angustifolia</i> Haw.....                    | 17 |
| Cuadro 2. Resumen los tipos de micorriza y su distribución en el Reino Vegeta.....           | 24 |
| Cuadro 3. Tipos de manejo de cada terreno de cultivo de <i>Agave angustifolia</i> Haw. ....  | 42 |
| Cuadro 4. Listado de taxa de HMA encontrados en agrosistemas de <i>A. angustifolia</i> ..... | 50 |

## INDICE DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| Figura 1. Partes que constituyen las diferentes regiones de la raíz.....   | 20 |
| Figura 2. Mecanismo de acción de la micorriza.....   | 21 |
| Figura 3. Tipos de micorrizas .....  | 23 |
| Figura 4. Representación esquemática (no escala) de una micorriza .....  | 26 |
| Figura 5. Composición gráfica de las figuras para indicar los elementos morfológicos típicos de las micorrizas arbusculares..... | 26 |
| Figura 6. Proceso de formación de la micorriza arbuscular (Guerrero <i>et al.</i> , 1996).....                                   | 27 |
| Figura 7. Representación esquemática de los tres subprocesos implicados en el transporte de P en MA.....                         | 32 |
| Figura 8. Árbol filogenético.....  | 37 |
| Figura 9. Diversidad en forma de esporas de todos los géneros de hongos micorrizicos arbusculares.....                           | 39 |
| Figura 10. Localización de los sitios de muestreo de cultivos intensivos de <i>Agave angustifolia</i> Haw.....                   | 41 |
| Figura 11. Terreno con la ubicación de los cuatro puntos cardinales y el centro.....   | 43 |
| Figura 12. Ubicación de cuatro puntos de muestreo alrededor del sistema radical de la planta.....                                | 43 |
| Figura 13 Método de centrifugación en solución de sacarosa.....  | 45 |

|  |    |
|--|----|
| Figura 14. Establecimiento de plantas trampa para la propagación de esporas de HMA, realizado en el laboratorio de química en el CIIDIR Oaxaca.....  | 46 |
| Figura 15. Tipos de capas que pueden presentar las esporas de hongos micorrízicos arbusculares. P = peridial, X = expandible, E = Evanescente, L = laminada, C = cariácea, M = membranosa, G = germinal, A = amorfa, U = unitaria..... | 48 |
| Figura 16. <i>Acaulospora scrobiculata</i> (Trappe).....   | 53 |
| Figura 17. <i>Acaulospora espinosa</i> (Walker y Trappe).....  | 54 |
| Figura 18. <i>Entrophospora infrequens</i> (Ames y Schneider).....   | 55 |
| Figura 19. <i>Glomus aggregatum</i> (Schenk y Smith) .....   | 56 |
| Figura 20. <i>Glomus clarum</i> (Nicolson y Scheck) .....  | 57 |
| Figura 21. <i>Glomus mosseae</i> (Gerdemann y Trappe) .....  | 58 |
| Figura 22 <i>Glomus macrocarpum</i> (Tulasne y Tulasne).....   | 60 |
| Figura 23. <i>Glomus intraradices</i> (Schenck y Smith) .....  | 61 |
| Figura 24. <i>Glomus tortuosum</i> (Shenck y Smith) .....  | 62 |
| Figura 25. <i>Glomus geosporum</i> (Nicolson y Gerdemann) .....  | 63 |
| Figura 26. <i>Diversispora etunicatum</i> (Becker y Gerdemann) .....   | 64 |
| Figura 27. <i>Sclerocystis pakistanica</i> (Iqbal y Bushra) .....  | 65 |
| Figura 28. <i>Sclerocystis rubiformis</i> (Gerdemann y Trappe) .....   | 65 |
| Figura 29. <i>Sclerocystis sinuosum</i> (Gerdemann y Bakshi) .....   | 66 |
| Figura 30. <i>Sclerocystis liquidambaris</i> (Wu y Chen) .....   | 67 |
| Figura 31. <i>Scutellospora verrucosa</i> (Koske y Walker) .....   | 68 |
| Figura 32. <i>Gigaspora albida</i> (Shenck y Smith) .....  | 69 |
| Figura 33. <i>Gigaspora decipiens</i> (Hall y Abbott).....   | 70 |
| Figura 34. <i>Gigaspora ramisporophora</i> (Sieverding y Schenck).....   | 71 |

|  |    |
|--|----|
| Figura 35. Abundancia de hongos formadores de micorriza arbuscular en los sitios de muestreo. ....       | 73 |
| Figura 36. Abundancia de esporas de HMA por sitios de muestreo con diferentes sistemas de labranza ..... | 74 |
| Figura 37. Riqueza de hongos micorrizicos arbusculares en los sitios muestreados.....                    | 75 |
| Figura 38. Índice de diversidad de Shannon Wiener en los sitios de Muestreo.....                         | 76 |
| Figura 39. Abundancia de la morfoespecie <i>Acaulospora scrobiculata</i> en los sitios de muestreo.....  | 77 |
| Figura 40. Abundancia de la especie <i>Acaulospora spinosa</i> en los sitios de muestreo.....            | 77 |
| Figura 41. Abundancia de la morfoespecie <i>Entrophospora infrequens</i> en los sitios de muestreo. .... | 78 |
| Figura 42. Abundancia del género <i>Glomus</i> en los agrosistemas de maguey....                         | 79 |

## INTRODUCCIÓN

La producción de mezcal es un privilegio del estado de Oaxaca, porque la especie de *Agave* denominada "maguey espadín" o "maguey mezcalero" (*Agave angustifolia* Haw.), materia prima para la elaboración de la bebida, es originaria y crece en esta región en forma natural, aunque sus poblaciones son escasas. Es por ello que los productores de mezcal han optado por cultivar el *Agave*, provocando deforestación de grandes superficies de selva baja caducifolia y matorral xerófilo para obtener más campo de producción, además de la presión extra que ha significado la utilización de leña para el procesamiento del mezcal. El cultivo de *agave*, la elaboración de mezcal, de jarcias y la obtención de fibras se asienta en un área territorial parcialmente definida, integrada por 226 localidades ubicadas en siete distritos de los Valles Centrales y la Sierra Sur del estado de Oaxaca. Los distritos en referencia son: Tlacolula, Ocotlán, Ejutla, Zimatlán, Yautepec, Miahuatlán y Sola de Vega. En 60% de esas localidades las actividades económicas principales están ligadas al maguey, que constituye la base económica y fuente principal de trabajos e ingresos (Sánchez-López, 2005).

Para asegurar el éxito de las plantaciones futuras es importante considerar las condiciones óptimas para el desarrollo de las plantas, partiendo del conocimiento de su hábitat natural, así como de las asociaciones inter e intraespecíficas de las cuales pudiera depender durante su ciclo vital. Entre estas relaciones benéficas se encuentran poblaciones microbianas del suelo que son capaces de mejorar las condiciones del desarrollo vegetal y/o promover directamente el crecimiento. Ejemplos de estos organismos son

bacterias solubilizadoras de fósforo, rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal, hongos formadores de micorriza y hongos filamentosos saprofiticos.

Los hongos micorrizicos arbusculares (HMA) son constituyentes esenciales de la microbiota natural del suelo en ecosistemas naturales, y probablemente colonicen más tejidos vegetales que cualquier otro tipo de organismo. Su abundancia y la influencia en la nutrición y crecimiento de las plantas hospedadoras es de gran trascendencia fisiológica y ecológica para el funcionamiento y estabilidad de las comunidades vegetales. Los HMA juegan un papel importante en la fertilidad de los suelos, ya que forman parte del “pull” microbiano que permite la funcionalidad en el sistema edáfico. Estos organismos funcionan asociados a las raíces de las plantas, dado que los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes en los suelos son propulsados principalmente por las actividades de los microorganismos (Ferrera-Cerrato, 1995).

Nuestro país no le ha dado la suficiente importancia al estudio de la abundancia, riqueza y diversidad de los HMA, ya que la mayor parte de los estudios se han enfocado a determinar la respuesta de diversas especies vegetales principalmente cultivadas a la presencia y actividad de la micorriza, sin considerar la procedencia e identidad del hongo. No se ha realizado un diagnostico taxonómico de hongos micorrizicos arbusculares en cultivos de Agave en el estado de Oaxaca, es por ello que la investigación fue enfocada a estos cultivos para generar una información esencial, ya que el aislamiento e identificación de HMA nos permite conocer la diversidad de especies nativas, evaluar sus efectos sobre las plantas de interés y, cuando se justifique,

propagarlos y utilizarlos como inoculantes. También se podrán obtener nuevas herramientas para un mejor desarrollo de los cultivos de maguey mezcalero en Oaxaca.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL.

Efectuar un diagnóstico de hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA), en diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) en Oaxaca.

### OBJETIVOS ESPECIFICOS.

- 1) Caracterizar taxonómicamente las especies de HMA aisladas de los suelos de diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) en Oaxaca.
- 2) Determinar la riqueza de HMA en los diferentes sistemas de producción de *Agave angustifolia* Haw.
- 3) Evaluar la diversidad de HMA en los sistemas de producción de *Agave angustifolia* Haw.

## HIPÓTESIS DEL TRABAJO

Ho: La riqueza de esporas de HMA extraídas no difiere en los diferentes agrosistemas de cultivo de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) en el estado de Oaxaca.

Ha: La riqueza de esporas de HMA extraídas es significativamente diferente en los diferentes agrosistemas de cultivo de maguey mezcalero (*A. angustifolia*) en el estado de Oaxaca.

Ho: La diversidad de esporas de HMA extraídas no difiere en los diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*A. angustifolia*.) en el estado de Oaxaca.

Ha: La diversidad de esporas de HMA extraídas es significativamente diferente en los diferentes sistemas de producción de cultivo de maguey mezcalero (*A. angustifolia*) en el estado de Oaxaca.

## REVISIÓN DE LITERATURA

### Taxonomía del *Agave angustifolia*

El *Agave angustifolia* también denominado **espadín** o **marginata**, es una planta de tronco corto y hojas lanceoladas de 120 cm de longitud y 10 cm de anchura, de color verde pálido a gris y borde blanco, generalmente cóncavas en el haz y convexas en el envés. Espina terminal de unos 3 cm. de longitud de color marrón oscuro. Inflorescencia de 3 a 5 m de altura con flores amarillo-verdosas en umbelas. Originaria de México, se considera una especie antepasada del henequén ( Wikipedia, 2005).

Cuadro 1. Clasificación científica del *Agave angustifolia* Haw.

|  |
|--|
| <b>Reino:</b><br>Plantae                     |
| <b>División:</b><br>Magnoliophyta            |
| <b>Clase:</b><br>Liliopsida                  |
| <b>Orden:</b><br>Asparagales                 |
| <b>Familia:</b><br>Agavaceae                 |
| <b>Género:</b><br><i>Agave</i>               |
| <b>Especie:</b><br><i>Agave angustifolia</i> |

### Reproducción de *Agave angustifolia* Haw

Estas plantas se reproducen de dos formas. Una es cortar sus flores y quitar los pétalos, adyacente a cada corte se formará una yema que dará origen a un hijuelo (un quiote puede producir de 550 a 2500). La otra es a partir de un rizoma que surge de la base de la planta que, al encontrarse a ras del

suelo recibe la luz del sol y, en ese punto, desarrolla una yema que da origen a un hijuelo (desde su primer año la planta produce de ocho a quince hijuelos, por lo cual es importante mantener el terreno desmalezado). En los dos casos se plantan estos hijuelos en invernaderos hasta la brotación de raíces (de tres a cuatro meses). Posteriormente son transplantados al lugar definitivo hasta que alcancen el tamaño necesario para cosecharlos (tardan alrededor de 7 años en desarrollarse), (Blomberg-Lennart, 2001).

### **Generalidades del cultivo del maguey**

“Maguey” es una palabra de origen antillano que denominaba al aloe o sábila. Los conquistadores la tomaron para nombrar de esta forma a todas las plantas parecidas que fueron encontrando a su paso (Ramales y Martín, 2004).

### **Importancia del cultivo del maguey mezcalero**

La industria del mezcal es una de las industrias representativas del Estado de Oaxaca, misma que pese a todos los obstáculos (como el encarecimiento de la materia prima y la adulteración por parte de algunos productores desleales) ha sido capaz de generar empleos y divisas en un Estado que requiere mejores condiciones de vida. No obstante, la miscelánea fiscal aprobada para el año 2003 ha creado condiciones no favorables para el crecimiento tanto la industria del tequila como la industria del mezcal, dos industrias de origen cien por ciento mexicanas que requieren de apoyos en materia de tecnología y evitar tantos impuestos y trámites burocráticos. Esta

importante industria puede coadyuvar al mejoramiento de la calidad de vida del estado de Oaxaca (Ramales y Martín, 2004).

Cabe señalar que actualmente algunas instituciones de educación superior existentes en la entidad están realizando actividades de investigación y asesoría para el cultivo del agave en regiones de ambientes adversos para la producción agrícola. De esa manera, actualmente se cultiva agave y se empieza a producir mezcal en regiones del estado distintas a los Valles Centrales (Ramales y Martín, 2004).

### **Concepto de micorrizas (y su clasificación)**

Se entiende por rizosfera a la región del suelo que se encuentra bajo la influencia física y fisiológica de la raíz de las plantas. (Figura 1) (Rizosfera, rizoplano y endorrizosfera). En este sitio se genera un fenómeno que es debido a la actividad fisiológica de la raíz donde se liberan sustancias químicas por excreción, difusión, etc., la presencia de estas sustancias tienen un fuerte efecto sobre los microorganismos que ahí habitan, a este fenómeno se le ha llamado “efecto rizosférico”.

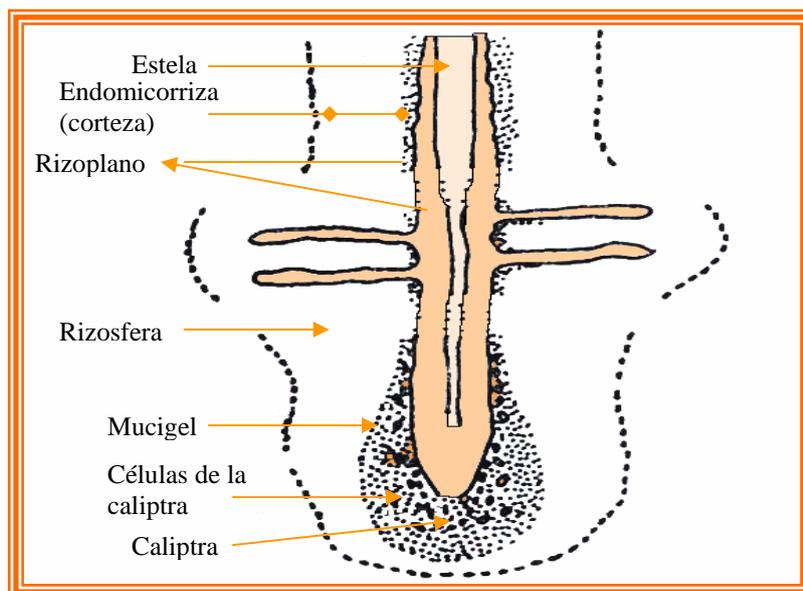


Figura 1. Partes que constituyen las diferentes regiones de la raíz, sitio donde se ubican los diferentes grupos microbianos (Ferrera-Cerrato, 1995).

Los microorganismos de la rizosfera juegan un papel muy importante y frecuentemente mal entendido en la nutrición de las plantas, no solamente por sus actividades mineralizadoras que transforman sustancias no disponibles para las plantas en formas aprovechables, sino también porque algunos de ellos son capaces de formar asociaciones con las raíces de las plantas y de transferir directamente algunos nutrientes a los tejidos de sus hospederos. Una de estas asociaciones es la establecida por algunos hongos del suelo con las raíces de las plantas superiores, formando una estructura llamada "micorriza". Se conocen varios tipos de micorrizas, siendo la micorriza arbuscular (MA) y la ectomicorriza (EM) las más comunes y mejor estudiadas. La asociación micorrízica, además de promover la captación de fósforo y otros nutrientes, confiere otros beneficios a sus hospederos, como: resistencia a la sequía y a fitopatógenos, tolerancia a metales tóxicos y a factores extremos como pH y temperatura (Varela y Trejo 2001).

La micorriza incrementa la capacidad de absorción de nutrimentos de la raíz, gracias al hecho de que el micelio fúngico, al constituirse en una extensión de la raíz, explora mucho mayor volumen del suelo que la raíz sola. Las hifas del hongo conectan en el interior de la corteza radical con el suelo adyacente, comportándose en forma análoga a los pelos radicales. Las hifas son, sin embargo, más largas y delgadas que éstos y, por tanto, pueden alcanzar un mayor volumen de micrositios edáficos, lo cual explica la gran capacidad de captación de nutrimentos de una planta con micorriza (Figura 2) (Guerrero *et. al.*, 1996).

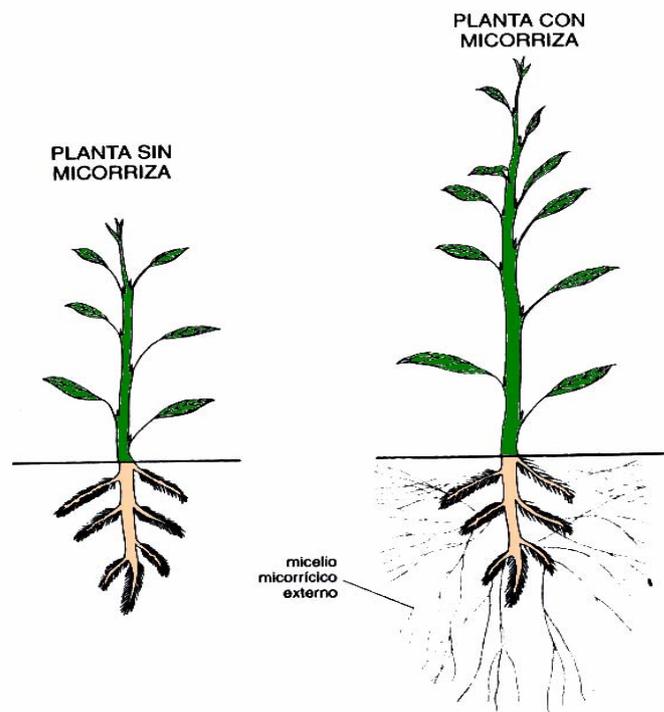


Figura 2. Mecanismo de acción de la micorriza: la simbiosis aumenta la capacidad de absorción de nutrimentos de la raíz gracias a que las hifas del hongo actúan como órganos absorbentes más largos y delgados que las raicillas y los pelos radicales (Guerrero *et. al.*, 1996).

## **Tipos de micorrizas**

Desde un punto de vista filogenético, se pueden establecer dos grandes categorías de micorrizas: a) arbuscular, b) ectomicorriza más formas derivadas. Las formas derivadas de la ectomicorriza incluirían tipos menores de micorriza, como la ectoendomicorriza, las micorrizas ericoide, arbutoide, monotropoide y orquidaceae (Le Tacon, 1985) (Cuadro 2). Este sistema de clasificación concuerda con el propuesto por Trappe en 1987, basado en el grupo taxonómico del hongo micorrizógeno, según el cual habría dos tipos básicos: a) micorriza Z (formada por zigomicetes), b) micorriza AB (formada por asco o basidiomicetes). La primera corresponde a la micorriza arbuscular, formada por hongos de hifas aseptadas (Figura 3). En cualquier caso, parece estar claro el carácter polifilético de los hongos formadores de micorriza, con al menos los dos grandes grupos citados cuya evolución habría sido independiente, (Morton, 1990).

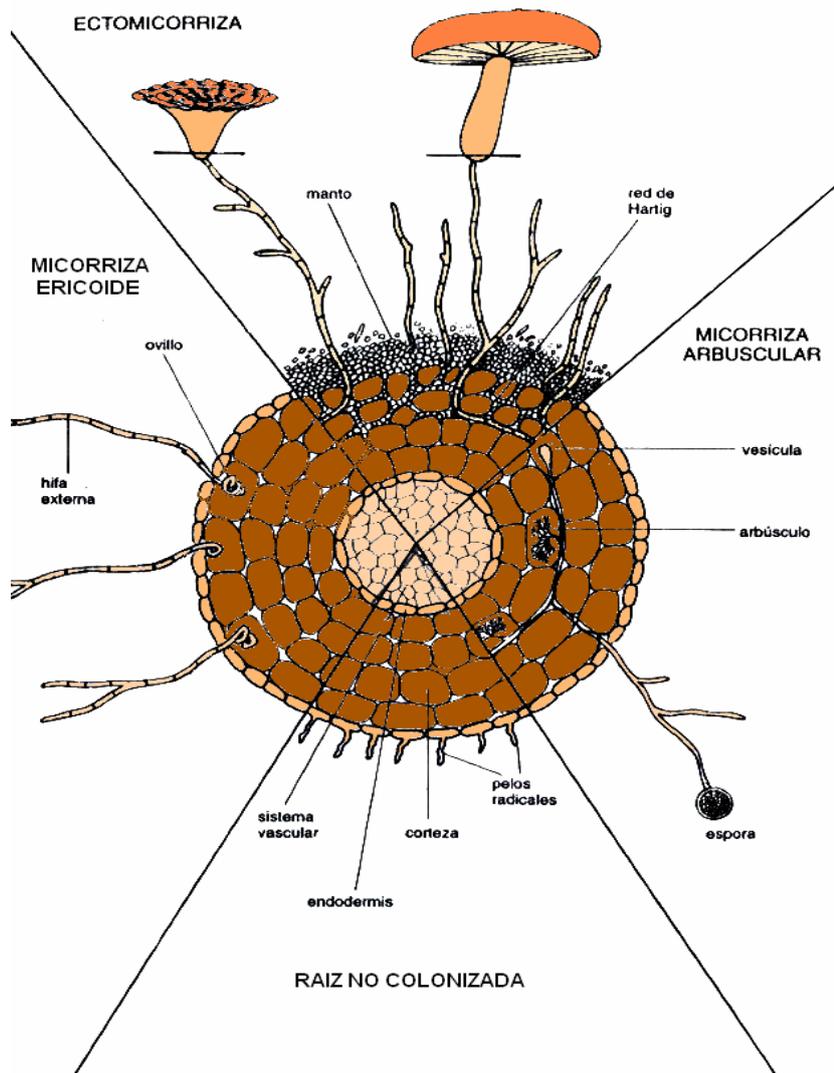


Figura 3. Tipos de micorrizas (Le Tacon, 1985).

Cuadro 2. Resumen los tipos de micorriza y su distribución en el Reino Vegetal (Harley y Smith, 1983).

| TIPO DE MICORRIZA | INTERACCION CON SU HOSPEDERO  | RANGO DE HOSPEDERO                                    |
|-------------------|---|---|
| Arbuscular        | Desarrollo de hifas   | Representatividad en muchos grupos del reino vegetal. |
| Ectomicorriza     | Hifas intercelulares en forma de guante.  | Gimnospermas<br>Angiospermas                          |
| Ectoendomicorriza | Hifas intracelulares e intercelulares con cubierta o sin ella.                        | Gimnospermas<br>Angiospermas                          |
| Arbutoide         | Cubiertas intercelulares hifas intracelulares enrolladas                              | Muy restringidas:<br>Ericales                         |
| Monotropoide      | Cubierta intercelular e hifas intracelulares y haustorios en forma de estacas.        | Muy restringidas:<br>Monotropaceae                    |
| Ericoide          | No produce manto, no presenta hifas intercelulares, solo hifas largas intracelulares. | Muy restringida:<br>Ericales                          |
| Orquidaceae       | Produce hifas Intercelulares enrolladas Y pelotones                                   | Muy restringida:<br>Orchidaceae                       |

### PROCESO DE FORMACIÓN DE LA MICORRIZA ARBUSCULAR

La “infección” que ocasiona el hongo micorrizico en la raíz de una planta no representa un cuadro patogénico ni supone, bajo condiciones normales, una relación parásito-hospedero. Esto ha conducido a que algunos especialistas prefieran utilizar el término “colonización” en lugar de “infección” para prescindir del significado patológico que esta última palabra sugiere.

La colonización de una raíz por parte de un hongo micorrizógeno es un proceso que involucra una secuencia de etapas reguladas por una precisa interacción entre endosimbionte y hospedero.

Aunque durante el desarrollo de las MA tienen lugar cambios anatómicos y citológicos en la raíz, la expresión morfológica de éstos, normalmente, no se detecta a simple vista.

Los dos simbiontes conviven biotróficamente de forma persistente, mostrando un nivel de compatibilidad fisiológica y morfológica considerables. El hongo solamente coloniza la epidermis y el parénquima cortical de la raíz con estructura primaria, sin penetrar en la endodermis ni en el cilindro vascular. Ello indica un control específico del biotrofismo de la relación (Olivares y Barea, 1991).

Como resultado de la integración morfológica del hongo y la raíz se desarrolla un componente importante del sistema de adquisición de nutrientes por la planta, el cual es la fase extrarradical de la MA, consistente en una red tridimensional de hifas del hongo que colonizan el suelo en torno a la raíz (Figura 4). Sobre este micelio se van a desarrollar las células auxiliares o “vesículas” externas y las esporas y esporocarpos (Olivares y Barea, 1991).

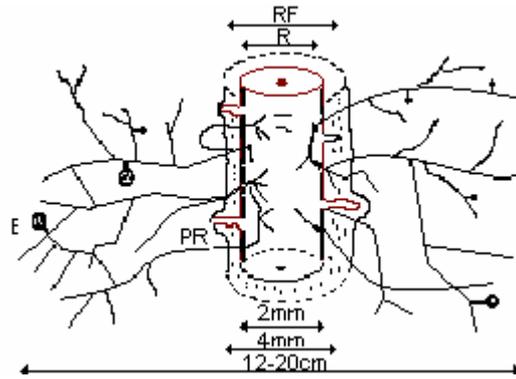


Figura 4. Representación esquemática (no escala) de una micorriza tratando de mostrar la clave de la funcionalidad de esta simbiosis. La rizosfera (RF), indicada por la línea de puntos, es la zona a donde deben llegar los nutrientes para que los capte la raíz (R), por los pelos radicales (PR). El micelio externo de la micorriza (ME), sobre el que se desarrollan las esporas (E) aumenta la capacidad de adquisición de nutrientes por la planta (Olivares y Barea, 1991).

La fase intraradical de la MA (Figura 5), consiste en hifas intercelulares, hifas intracelulares no ramificadas (“ovillos”) o ramificadas (“arbusculos”) y “vesículas” (Bonfante-Fasolo, 1987).

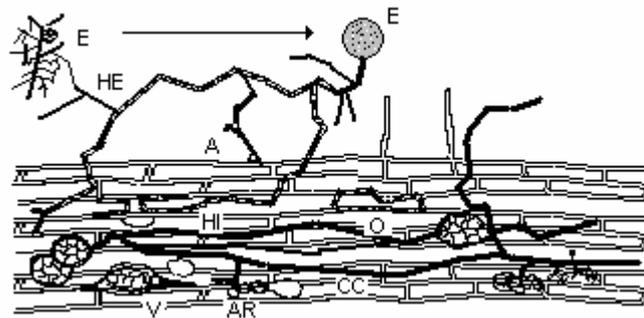


Figura 5. Composición gráfica de las figuras para indicar los elementos morfológicos típicos de las micorrizas arbusculares, tal como se desarrolla en las diferentes regiones de la corteza.(HE) hifas externas;(E) esporas; (A) apresorio; (HI) hifas internas intracelulares; (O) <<ovillo>> de hifas intracelulares no ramificadas; (AR) arbusculos; (V) vesícula; (CC) células corticales (Bonfante-Fasolo, 1987).

En términos generales, las etapas básicas de la colonización micorrízica son: pre-colonización, penetración, colonización intrarradical, desarrollo del micelio externo, esporulación del hongo, re-colonización (Figura 6), (Guerrero *et al.*, 1996).

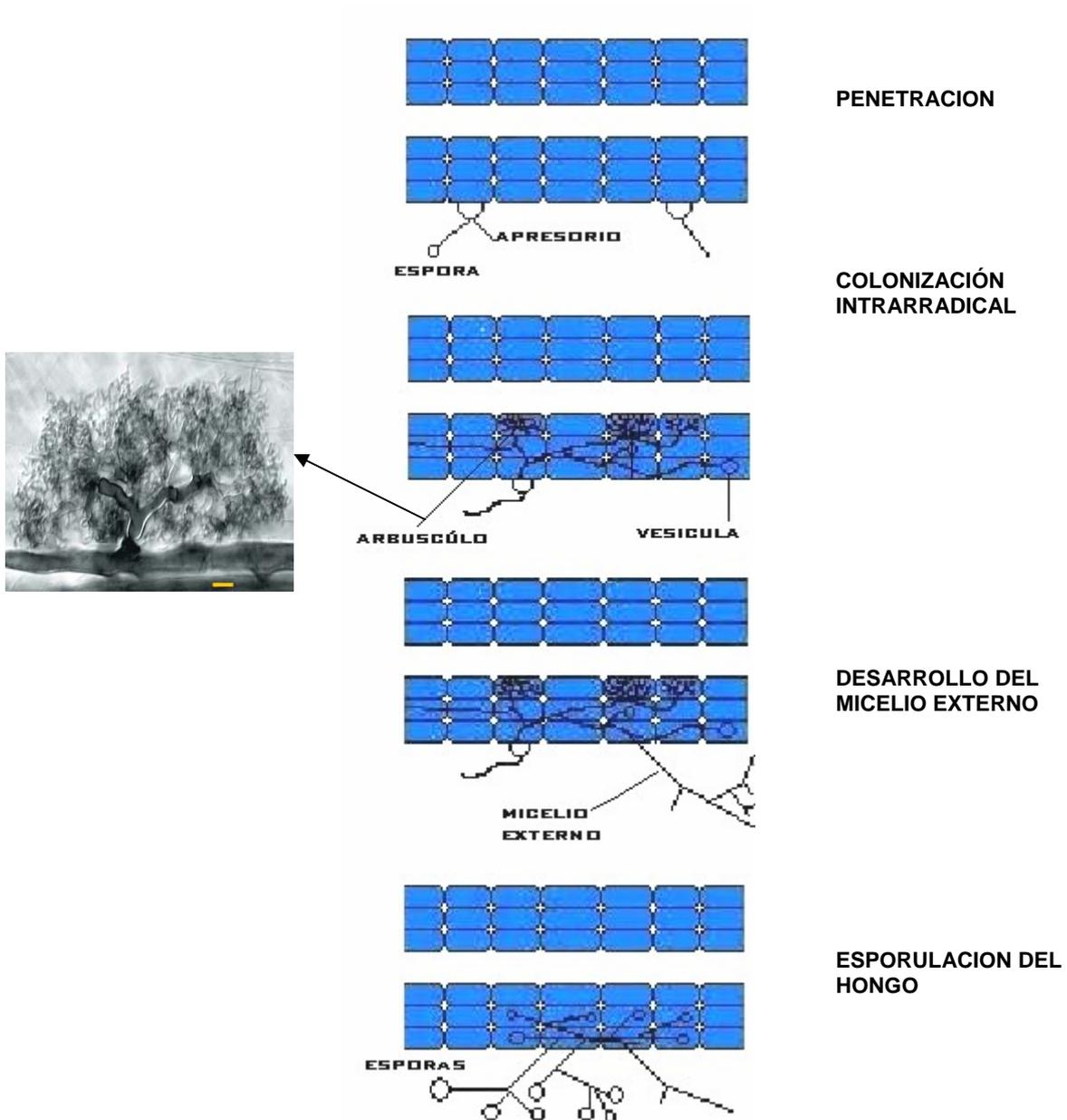


Figura 6. Proceso de formación de la micorriza arbuscular (Guerrero *et al.*, 1996).

### **Aspectos fisiológicos de las interacciones hongo – planta**

Como consecuencia de la integración morfológica y estructural de los simbioses en la MA y del peculiar modelo de biotrofismo bidireccional y mutualista entre el hongo y la planta, se desarrollan una serie de interacciones cuyos aspectos fisiológicos se conocen relativamente bien en algunos casos, mientras que en otros se dispone tan solo de información fragmentaria. La contribución del hongo a la optimización fisiológica de la planta, ejercida fundamentalmente mediante el aporte de nutrientes minerales, aunque no en exclusividad, es crítica en diversos estadios del desarrollo vegetal (Olivares y Barea, 1991).

Por otro lado, el micosimbionte, heterótrofo, satisface sus necesidades energéticas y su demanda de compuestos carbonados mediante la transferencia de éstos desde la planta (Gianinazzi-Pearson y Azcón-Aguilar 1991).

### **Efecto de los HMA sobre el desarrollo y distribución de fitomasa**

En numerosos trabajos experimentales se ha puesto de manifiesto que como consecuencia de la formación de la MA tiene lugar normalmente una considerable estimulación del ritmo del crecimiento de la planta y finalmente un incremento en la producción de biomasa, y que este efecto es mayor en suelos de baja fertilidad o desequilibrados nutrimentalmente, especialmente cuando el contenido de fósforo asimilable es bajo. La causa de tales acciones es fundamentalmente la mejora en la nutrición mineral de la planta inducida por el hongo, aunque como consecuencia de la formación de la MA se producen

diversos cambios fisiológicos que con mayor o menor grado pueden contribuir a dicho incremento del crecimiento (Smith y Read, 1997).

Como regla general, los HMA no solo provocan un incremento en la formación de biomasa, sino que afectan igualmente a la distribución de ésta entre parte aérea y raíz, con beneficio relativo del componente autotrófico. También la relación peso fresco a peso seco de la planta suele estar incrementada en plantas micorrizadas (Stribe y Snellgrove, 1985).

### **Contribución de los HMA a la nutrición de la planta.**

Las estimulaciones de los hongos micorrizicos arbusculares en el crecimiento de las plantas están normalmente acompañadas de un incremento en el contenido y frecuentemente la concentración de algunos nutrientes minerales en los tejidos del vegetal. Para entender el mecanismo por el cual los HMA llevan a cabo esta mejora en la nutrición de la planta es conveniente analizar previamente los procesos que rigen la captación de elementos minerales por raíces a partir del suelo.

### **Adquisición de nutrientes por las plantas**

La adquisición de nutrientes por raíces va a depender de una serie de procesos, propios unos del suelo y otros de la planta. La captación de nutrientes va a depender fundamentalmente de la llegada de los mismos a la superficie de la raíz, y de su ritmo de absorción por el sistema radical. A su vez, la llegada del nutriente hasta la zona de influencia de la raíz va a estar condicionada por su concentración en la solución del suelo, la capacidad de tamponamiento de éste para amortiguar las variaciones que se produzcan en

dicha concentración, y fundamentalmente de su ritmo de desplazamiento hacia la superficie de la raíz (Olivares y Barea, 1991).

Por otro lado, las características morfológicas y geométricas del sistema radical van a determinar la capacidad de la planta para explorar los distintos microhabitats del suelo en búsqueda de elementos minerales. Son importantes en este sentido la longitud y el diámetro de las raíces, su distribución en el suelo, la cantidad de pelos absorbentes, etc. (Olivares y Barea, 1991).

Existen diferencias notables entre los distintos elementos minerales en cuanto a su presencia relativa en la solución del suelo, velocidad de desplazamiento por la misma, etc. (Clarkson, 1985), ya que el ion fosfato, en mayor grado que el amonio, y éste más que el potasio, tienden a ser rápidamente fijados por los componentes del suelo, lo que condiciona que se encuentren en baja concentración en el mismo y que su desplazamiento sea lento, ya que son fácilmente retenidos por coloides y superficies. Esto implica que es la difusión del nutrimento hacia la superficie de la raíz el paso limitante de su absorción por la planta, más que la capacidad de ésta para captarlo (Tinker y Gildon, 1983). Debido a que el ritmo de absorción por las raíces de estos nutrimentos poco móviles es mayor que el de su difusión a través del suelo, se forma una zona de deficiencia del nutrimento alrededor de la raíz (Hayman, 1986). Es en la absorción de estos iones lentos en donde las micorrizas inciden fundamentalmente.

Actualmente se acepta que las micorrizas captan fosfatos, además de otros nutrimentos minerales, de modo más eficiente que las raíces por sí solas. Esta absorción por parte de los hongos micorrízicos es más efectiva en

suelo con bajo contenido de fósforo asimilable (Azcón-Aguilar y Barea, 1997). Prácticamente, el micotrofismo es para las plantas la forma habitual de adquisición de nutrientes minerales.

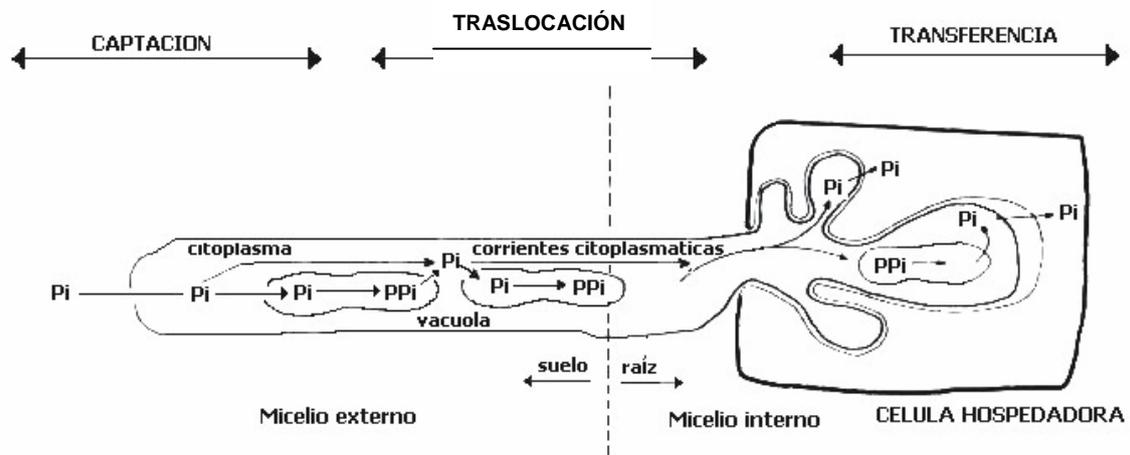
### **Mecanismo de absorción de fósforo**

El mecanismo de absorción de fósforo (P) y otros nutrientes en las plantas micorrizadas es de naturaleza física, debido al incremento del área de contacto de las raíces con el suelo, lo que confiere una mayor capacidad para explorar y explotar los recursos de sustrato (Barea, 1991).

En el proceso de transporte de P se distinguen tres fases componentes de su absorción por las micorrizas arbusculares (Figura 7):

- 1) Captación de fosfato por el micelio externo. Es sabido que los iones fosfato están en la solución del suelo en concentración muy baja, alrededor de  $10^{-6}M$  (Hayman, 1983). Estos iones tienen un desplazamiento muy lento ya que tienden a ser retenidos durante su recorrido, bien por absorción a diversos tipos de superficies o bien por precipitación con Calcio (Ca), Hierro (Fe) o Aluminio (Al), según el pH del suelo (Bieleski, 1973). La absorción propiamente dicha se lleva a cabo mediante un mecanismo activo a nivel del plasmalema del hongo, en contra de un gradiente de concentración que va de 1 a 1000 entre el suelo y la hifa. Por similitud a lo que ocurre en otros organismos, se acepta que la entrada del ion fosfato a la hifa del hongo debe ir acoplada a un sistema ATPasa. Una vez que el ion fosfato es captado por la hifa, queda protegido de su fijación por los componentes del suelo (Olivares y Bares, 1991).

- 2) Traslocación de P en la micorriza arbuscular. La traslocación tiene lugar fundamentalmente mediante corrientes citoplasmáticas rápidas. De hecho se pueden observar fácilmente corrientes bidireccionales a lo largo de las hifas de los hongos micorrizicos arbusculares y la traslocación de fosfato se detiene en presencia de citocalesina B, un inhibidor de las corrientes citoplasmáticas (Cox *et al.*, 1980).
- 3) Transferencia de P. Se acepta que el principal lugar de transferencia de fosfato desde el hongo a las células radicales es el arbusculo. Se lleva a cabo mediante un proceso basado en un mecanismo activo de transferencia a través de las ramificaciones finas del mismo (Cox y Tinker, 1976).



### Transporte de P en MA

Figura 7. Representación esquemática de los tres subprocesos implicados en el transporte de P en MA. El fosfato captado por las hifas externas a partir de la solución del suelo es traslocado en el citoplasma o acumulado en las vacuolas, en forma de gránulos de polifosfato, hacia los arbusculos, en donde el polifosfato es degradado y el  $P_i$  transferido a la célula hospedadora (Barea, 1991).

## **Adquisición de otros nutrimentos**

Se ha puesto de manifiesto que los HMA incrementan la concentración foliar de Zn y Cu, independientemente del efecto mediado por la superación del estrés del P (Tinker y Gildon, 1983).

En general, los efectos directos de la simbiosis sobre la nutrición mineral están limitados a aquellos nutrimentos que son poco móviles y están presentes en bajas concentraciones en la solución del suelo, como es el caso del P,  $\text{NH}_4^+$ , K, Zn y Cu. Debido a la mayor movilidad de iones tales como nitrato o sulfato, no es probable que se formen zonas de agotamiento de estos nutrimentos alrededor de las raíces y posiblemente estos iones no se mueven más rápidamente a través de hifas que en la solución del suelo. Se sabe por ejemplo, que las hifas de los HMA son capaces de captar y traslocar S, pero probablemente esto no sea importante desde el punto de vista de la nutrición del vegetal, porque éste por sí mismo es capaz de captar sulfato a un ritmo adecuado (Tinker y Gildon, 1983).

Los HMA también juegan un papel muy importante al incrementar la tolerancia al estrés hídrico de las plantas (Azcón-Aguilar y Barea, 1980). De acuerdo con Cooper (1984) se puede decir que los HMA inducen una disminución de la resistencia al transporte de agua por las plantas, es decir, un aumento de la conductividad hidráulica.

## **Ecología de la micorriza arbuscular y diversidad de hongos MA**

Prácticamente, en la MA no hay especificidad en sentido estricto. En general, cualquier hongo puede colonizar cualquier planta susceptible de ser

micorrizada y, a la vez, una misma raíz puede albergar diversas especies de hongos micorrízicos.

Se cree que unas 225,000 especies de plantas forman simbiosis con los HMA, lo cual comparado con la escasa diversidad de dichos hongos, solo 150 especies agrupadas en seis géneros, da idea de la mínima divergencia evolutiva de éstos. Aunque no existe especificidad en el sentido estricto del término, diversos estudios han demostrado la existencia de una “compatibilidad funcional”, para indicar la expresión fenotípica de un hongo micorrízico como resultado de las influencias del ambiente sobre la expresión genotípica de ambos simbiosistas, planta y hongo (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988). Es decir, la planta muestra una diferente susceptibilidad a los diversos hongos MA presentes en el medio. Concretamente, en ecosistemas naturales, los hongos nativos demuestran una adaptación a la zona que no existe en hongos alóctonos a la hora de reportar beneficios a la planta hospedadora (Barea y Olivares, 1998).

### **Filogenia y taxonomía de los hongos formadores de micorriza-arbuscular (HMA).**

La clasificación taxonómica de los HMA se ha modificado en muchas ocasiones debido a las técnicas de identificación que han utilizado diversos autores, desde 1809 cuando Link descubrió el género *Endogone*. Posteriormente llegaron modificaciones basadas en las características morfológicas y de hábitat, lo cual originó que el género *Endogone* fuera colocado en los Mucorales (Bofante – Fasolo, 1998).

Thaxter en 1922, colocó a la familia Endogonaceae con cuatro géneros: *Endogone* (Link), *Sclerocystis*, *Sphaerocreas* y *Glaziella* (Shenck Y Pérez, 1990).

Más tarde, Harley en 1948, los introduce dentro de los Ficomycetos. Moreau en 1953, propuso el orden de los Endogonaceae conteniendo los géneros *Endogone*, *Glaziella* y *Sclerocystis*. Gerdemann y Nicolson en 1963, mostraron que las clamidosporas son muy comunes en el suelo, y el género *Endogone* junto con la familia Endogonaceae, fueron diferenciados morfológicamente y se empezaron a incluir en esta familia las especies que producen clamidosporas en suelo o en raíces (Shenck Y Pérez, 1990).

Gerdemann y Trappe en 1974, realizaron un estudio de la familia Endogonaceae y reconocieron tres géneros que previamente habían sido descritos (*Glomus*, *Sclerocystis* y *Acaulospora*). Además describieron un nuevo género (*Gigaspora*) (Shenck Y Pérez, 1990).

Posteriormente, Walker en 1986, segregan del género *Gigaspora* a *Scutellospora*, basándose en el modo de germinación y las características de la pared de las esporas.

Morton y Benny (1990) separan del orden Endogonales a los hongos que no producen zigosporas y que potencialmente forman micorriza arbuscular, creando el orden Glomales. Dentro de este orden separan dos subórdenes: el suborden Glomineae que agrupa a los hongos que forman vesículas en las raíces del fitobionte, y el suborden Gigasporineae en donde incluyen a los hongos que no forman vesículas, pero que forman células auxiliares en el exterior de las raíces. Los autores mencionados reconocen a la familia

Gigasporaceae dentro del suborden Gigasporineae y a las familias Acaulosporaceae y Glomaceae en el suborden Glomineae.

Más tarde, Morton y Redecker (2001), basados principalmente en el análisis del fragmento 18s del DNAr parecen mostrar la existencia de dos clados ancestrales de hongos micorrizógenos arbusculares, filogenéticamente distintos, que clasifican como dos nuevas familias: Archaeosporaceae y Paraglomaceae, sin ubicarlas en alguno de los subórdenes descritos.

Muy pocas especies de hongos son los responsables de la formación de micorrizas arbusculares. Se trata de hongos aseptados de los que ha habido mucha controversia en cuanto a su clasificación taxonómica, ya que anteriormente se ubicaban en la clase Zigomicetes, los cuales presentan reproducción sexual, formando esporas como estructuras reproductivas. Sin embargo el orden Glomales no tiene esta característica ya que sus esporas son formadas mediante procesos asexuales. La razón por la que antes se encontraba clasificada como Zigomicetes es porque comparten compuestos específicos en su pared celular, tales como quitina y quitosano. Walker (1993) elevó las terminaciones del orden y familia de los HMA, quedaron ordenados en phylum Glomeromycota y clase Glomeromycetes. Se ubicó en el phylum Glomeromycota ya que estos son hongos simbióticos obligados formadores de micorrizas arbusculares, se caracterizan por presentar micelios cenocíticos y carecen de reproducción sexual.

Recientemente se ha propuesto un árbol filogenético (Figura 8), donde se incluyen dos familias ancestrales a Glomaceae y Acaulosporaceae. Archaeosporaceae y Paraglomaceae basándose en caracteres morfológicos y

moleculares. Asimismo, se incluye el género *Sclerocystis* como parte del género *Glomus*. En realidad, el género *Archaeospora* son especies que se han considerado hasta ahora *Acaulospora*, y *Paraglomus* son especies clasificadas hasta ahora como *Glomus* (más distantes en el árbol filogenético molecular de otros *Glomus*, como sucede en *G. occultum*), por lo que no hay nada claro hasta que se hagan futuras investigaciones al respecto. (Shüsler *et al.*, 2001).

Debido a la controversia existente entre la comunidad científica, a raíz de estas nuevas familias, en el presente estudio se sigue la clasificación clásica (Pérez –Solís, 2001).

Reino: Fungi

Clase: Glomeromycetes

Phylum: Glomeromicota

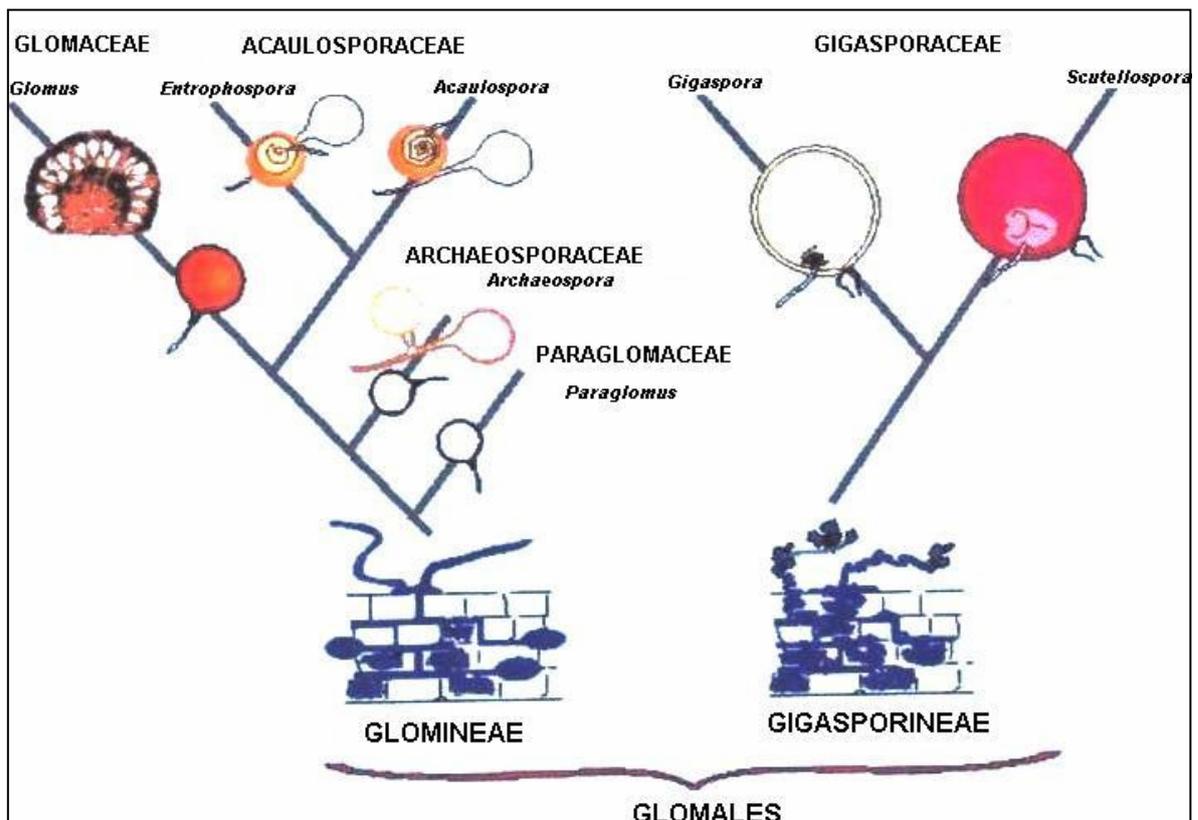


Figura 8. Árbol filogenético

Se propone otra familia dentro de la clasificación de los HMA, se identifica con el nombre de Diversisporaceae, dentro de ella se ubica solo a tres especies: *Glomus spurcum*, *Glomus versiforme*, *Glomus etunicatum*. Morton los clasificó como Diversisporaceae ya que estas especies se analizaron a nivel molecular y resultaron poseer diferentes composiciones de material genético (Morton y Redecker, 2001).

### **Taxonomía basada en la morfología de las esporas de HMA**

Prácticamente, para la identificación taxonómica de las esporas de HMA se toman en cuenta las características morfológicas de la hifa de sostén, el tamaño de la espora, el cual es muy variable aún dentro de la misma especie, sin embargo se tienen algunos rangos de éstas. Para *Acaulospora* entre 50-150µm siendo las mas comunes entre 50 y 100 µm, para *Entrophospora* entre 50-150 (100-150 µm), *Gigaspora* 250-300 y 300-450 (400-450 µm), *Scutellospora* 150-400 (250-400 µm), *Sclerocystis* 50-350 (50-300 µm), *Glomus* 10-250 (50-200 µm) (González-Chávez, 1989).

Morton (1988) resume 11 formas diferentes que las esporas de HMA pueden tener (Figura 9). Las esporas también tienen características altamente variables, probablemente porque son afectadas por el medio ambiente físico en el cual ellas se forman. Con excepción de *Sclerocystis*, en la mayoría de los otros géneros las esporas son globosas a subglobosas, se han reportado proporciones de 44, 27 y 36% en *Glomus*, *Acaulospora* y *Gigaspora* respectivamente (González-Chávez, 1989).

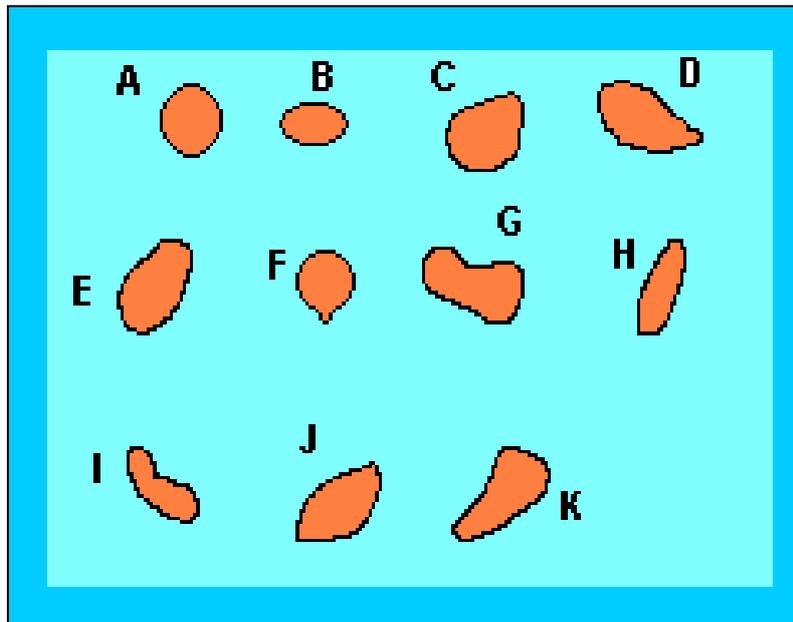


Figura 9. Diversidad en forma de esporas de todos los géneros de hongos micorrizicos arbusculares. A = globosa, B = subglobosa, C = ovoide, D = ovoboide, E = Elipsoidal, F = piriforme, G = irregular, H = oblonga, I = reniforme, J = fusiforme, K = clavada (González-Chávez, 1989).

El color de las esporas es una característica ampliamente variable, sin embargo recibió una indebida importancia en su identificación. El color es influenciado por la manera en la cual la luz pasa del objeto al observador. En muchas descripciones de especies no ha sido claro el color reportado.

La diferencia del color de muchas especies, puede ser debido a pigmentos en la pared de la espora o pigmentos del interior de ésta. Tendencias significantes en grado de color de la espora son evidentes a nivel de género (Morton, 1988). Esporas de *Glomus*, *Acaulospora* y *Scutellospora* presentan un rango de color de hialino a negro, espora de *Entrophospora* exhiben variabilidad similar, pero cada una de las tres especies descritas de este género, tienen un diferente color. Esporas de *Sclerocystis* y *Gigaspora* tienen un rango más restringido en color, siendo consistentemente café en la primera y hialinas y amarillo pálido en las últimas.

Walker (1983) empezó a poner mucho énfasis en el detalle de las capas que conforman la pared de las esporas de HMA para la identificación. Anteriormente sólo se mencionaban paredes y se pensaba en láminas y el número de paredes se relacionaban a la edad. Walker, et al., (1986) definieron 9 tipos de capas que pueden conformar la pared de una espora, las cuales se representan en murograficas o murogramas en la identificación de especies

El número de capas es una característica importante que se considera para la identificación de esporas, aunque varían aún dentro de géneros. *Glomus*, *Sclerocystis* y *Gigaspora* usualmente tienen 1-2 capas (80,100 y 72 % respectivamente). Mas de tres capas están presentes en esporas de *Acaulospora*, *Scutellospora* y *Entrophospora* (75, 90 y 100 % respectivamente, Morton, 1986). A esta observación, se adiciona la definición de Walker (1983) que es el grupo de pared, entendido como la agregación de capas, las cuales permanecen en proximidad unas a otras a pesar de que la espora está rota.

Observaciones de la ornamentación de las capas ayuda de gran manera a la identificación de las esporas. La ornamentación de la capa en general se presenta en la capa laminada, única y membranosa. Las ornamentaciones no han sido descritas en las capas de *Gigaspora* o *Sclerocystis*. La ornamentación de la capa laminada puede ser: proyecciones reticulares, espinas agrupadas, verrugas, retículos, etc. En la capa única: espinas poligonales, pústulas, tubérculos, etc.

## METODOLOGÍA

### Sitios de muestreo

En este trabajo se analizaron 12 muestras de suelo colectadas de las regiones Sierra Sur y Valles Centrales de Oaxaca, las muestras recolectadas fueron seleccionadas tomando en cuenta solo terrenos de cultivos intensivos de *A. angustifolia*. Los sitios muestreados fueron Tlacolula, Matatlán, San Baltazar Guelavila en tres diferentes terrenos de cultivo obteniendo las muestras de suelo de San Baltazar 1, San Baltazar 2 y San Baltazar 3, San Pedro Quiatoni también en tres diferentes terrenos obteniendo tres suelos de San Pedro 1, San Pedro 2 y San Pedro 3, Sola de Vega (Barrio Sta. Anita), Miahuatlán, El Vergel y San Carlos Yautepec (Fig. 10). En San Baltazar Guelavila y San Pedro Quiatoni se recolectaron tres de muestras de cada sitio dado que son terrenos de cultivos únicamente de *Agave angustifolia* Haw. En el cuadro 3 se muestra los tipos de manejo de cada terreno de cultivo de *Agave angustifolia* Haw., y las fechas del muestreo que coinciden en época de invierno.

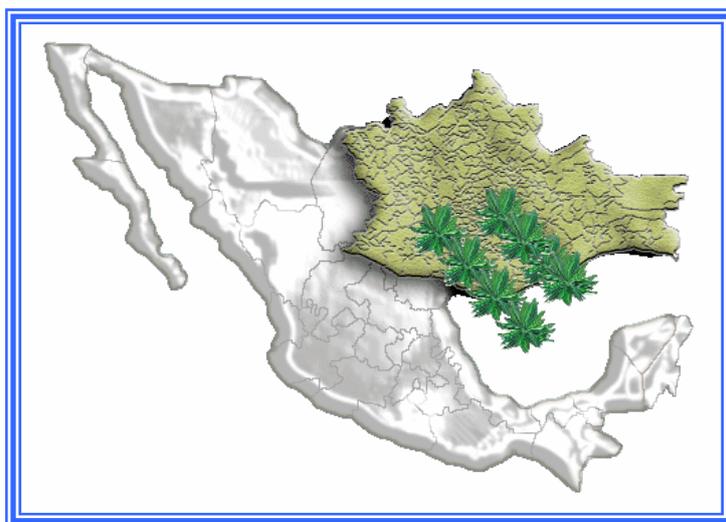


Figura 10. Localización de los sitios de muestreo de cultivos intensivos de *Agave angustifolia* Haw. Fuente: [www.siem.gob.mx/portalsiem/Mapa/images2/20.gif](http://www.siem.gob.mx/portalsiem/Mapa/images2/20.gif)

Cuadro 3. Tipos de manejo de cada terreno de cultivo de *Agave angustifolia* Haw.

| <b>Sitio de estudio</b> | <b>Tipo de labranza</b> | <b>Edad del cultivo</b> | <b>Fecha de muestreo</b> |
|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|
| Tlacolula               | Mecanizado              | 4                       | 19/02/05                 |
| Matatlán                | Mecanizado              | 3                       | 19/02/05                 |
| San Baltazar 1          | Yunta                   | 5                       | 24/02/05                 |
| San Baltazar 2          | Yunta                   | 3                       | 24/02/05                 |
| San Baltazar 3          | Yunta                   | 4                       | 24/02/05                 |
| San Pedro 1             | Manual                  | 4                       | 26/02/05                 |
| San Pedro 2             | Manual                  | 5                       | 26/02/05                 |
| San Pedro 3             | Manual                  | 2                       | 26/02/05                 |
| Sola de Vega            | Mecanizado              | 4                       | 29/11/05                 |
| Miahuatlán              | Yunta                   | 6                       | 30/11/05                 |
| Ejutla                  | Mecanizado              | 4                       | 20/12/05                 |
| San Carlos              | Mecanizado              | 4                       | 22/12/05                 |
| Yautepec                | Manual                  |                         |                          |

El diseño de muestreo elegido fue sistemático ya que se tiene zonas conocidas y específicas además es fácil de aplicar, no siempre es necesario tener un listado de toda la población y cuando la población está ordenada siguiendo una tendencia conocida, asegura una cobertura de unidades de todos los tipos.

El muestreo consistió en ubicar los terrenos de cultivo intensivo de *A. angustifolia*. En el terreno elegido se localizó la planta ubicada en el centro y, a partir de ella, plantas hacia los cuatro puntos cardinales, tomando la misma distancia entre los puntos (Figura 11).

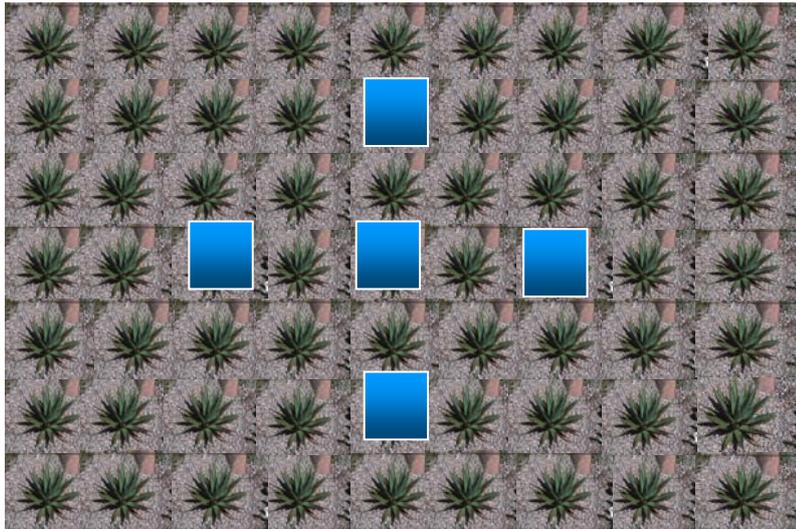


Figura 11. Terreno con la ubicación de los cuatro puntos cardinales y el centro.

En cada una de las plantas a muestrear se cavó alrededor del sistema radical de la planta, tomando cuatro puntos de muestreo (Figura 12).



Figura 12. Ubicación de cuatro puntos de muestreo alrededor del sistema radical de la planta.

Se obtuvo un total de 20 submuestras en cada parcela, las cuales fueron mezcladas y homogeneizadas, reducidas por cuarteo hasta alrededor de tres Kg por muestra compuesta. Las muestras se llevaron por un proceso de secado al aire libre en el laboratorio, posteriormente en el laboratorio de

química del CIIDIR Oaxaca se peso 50 grs de cada suelo para el aislamiento de esporas de HMA, mediante la utilización de los métodos de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolsosn, 1963) y de centrifugación en solución de sacarosa (Walker et al., 1982) (Figura 13).

#### **Método de centrifugación en solución de sacarosa (Jenkins, 1964)**

- a) En un vaso se agregaron 100 g de la muestra colectada en 500 ml de agua.
- b) Se agitó manualmente durante cinco minutos
- c) Se paso a una serie de tamices con medidas en micras.
- d) El contenido de los tamices se transfirió cuantitativamente a tubos de centrifugación de 50 mL.
- e) Se añadió algo de agua a los tubos y se centrifugaron por cuatro minutos a 1800 rpm.
- f) Se decantó el agua con la ayuda de una jeringa y se retiró la materia orgánica adherida a las paredes del tubo.
- g) Al residuo de los tubos se les aplicó una solución de azúcar al 50% y se agitó para centrifugarlo por dos minutos a 1800 rpm.
- h) Se decantaron los sobrenadantes de los tubos de centrifugación sobre papel filtro, con la ayuda de una jeringa para no remover suelo y se procedió a lavar con abundante agua hasta quedar excedente de solución de sacarosa para pasar la muestra obtenida en una caja de Petri.
- i) Se observó en el microscopio estereoscópico para separar las esporas por su forma, tamaño, color y otras características ya mencionadas anteriormente.

j) Se procedió a la identificación taxonómica con la utilización de claves especializadas de Schenk y Pérez (1990) y Morton (2000).

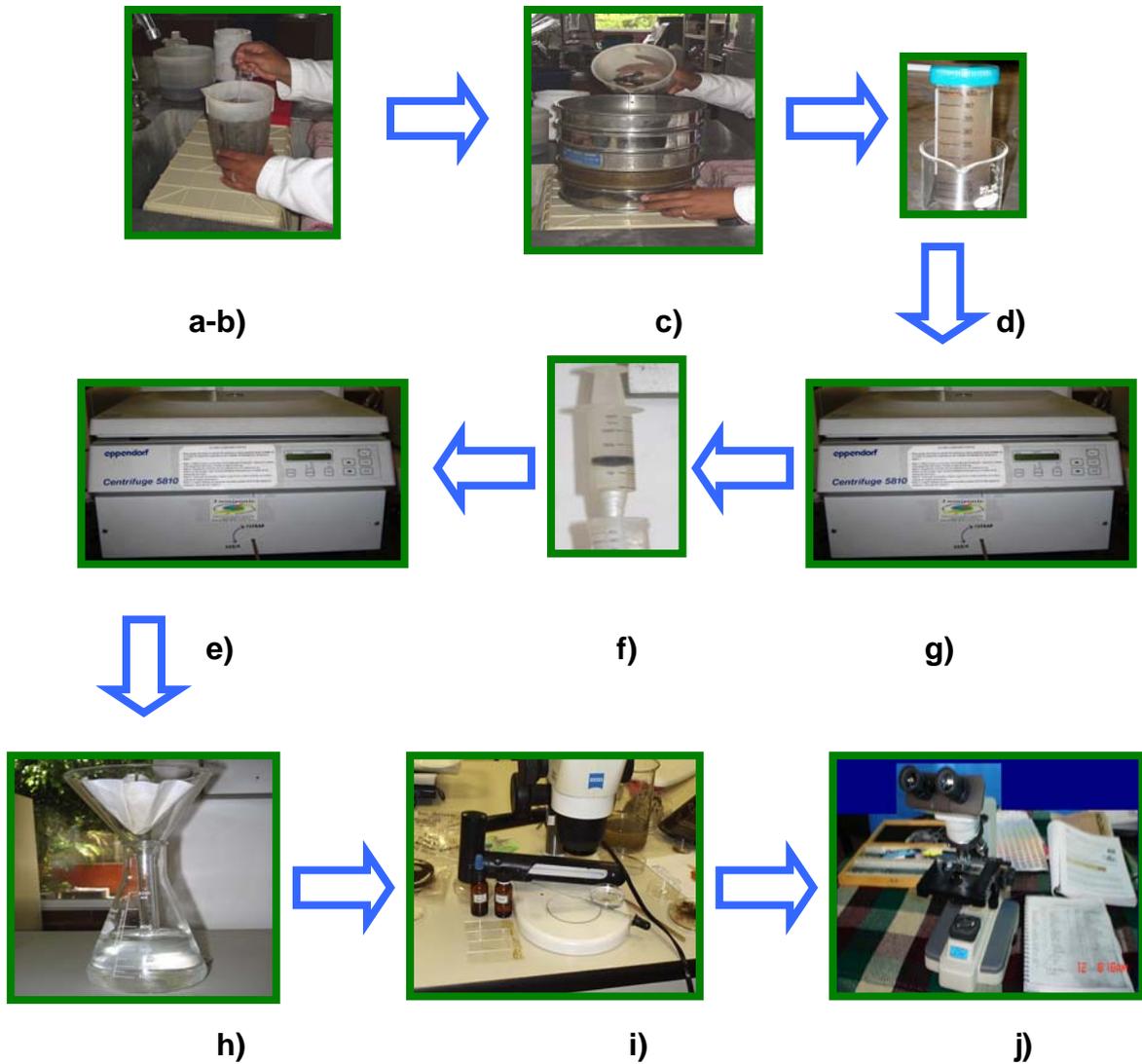


Figura 13 Método de centrifugación en solución de sacarosa (Jenkins, 1964).

### ESTABLECIMIENTO DE PLANTAS TRAMPA

Debido a que las esporas de hongos que forman micorriza arbuscular son biotrofos obligados que habitan en el suelo, para poderlos identificar adecuadamente, es necesario propagarlos por medio de plantas trampa que se establecieron utilizando como sustrato de crecimiento una mezcla de suelo y arena de río en proporción 1:1, esterilizado por medio de vapor fluyente por una

hora durante tres días consecutivos, la arena estéril se colocó en una maceta desinfectada con formaldehído y alcohol. La maceta se llenó hasta tres cuartas partes de su capacidad total. El inóculo endomicorrízico se colocó en una capa homogénea de tres centímetros aproximadamente. Las macetas se llenaron hasta su capacidad total. Se procedió a la siembra, con semillas desinfectadas, se mantuvo bajo un micro invernadero creado en el laboratorio de química del CIIDIR Oaxaca por tres meses, se utilizó sorgo como planta trampa ya que para la propagación de esporas de HMA se recomienda plantas de crecimiento rápido es decir con ciclo vegetativo corto Figura 14.



Figura 14. Establecimiento de plantas trampa para la propagación de esporas de HMA, realizado en el laboratorio de química en el CIIDIR Oaxaca.

### **Identificación a nivel de género**

Se separaron las esporas en buen estado con su hifa de sostén y se procedió a agrupar por colores y por forma (globosa, elipsoide, subglobosa). En cuanto a los colores se utilizó como referencia la carta de colores del INVAM, los cuales se manejan por medio de claves que consisten en los porcentajes presentes de los colores negro, amarillo, rojo y azul (Anónimo, 2004d). Posteriormente se prepararon montajes en laminillas con las esporas a identificar. El medio de montaje que se utilizó fue alcohol polivinílico-ácido

láctico-glicerol (PVLG), ya que es el medio que menos afecta la morfología de las esporas; y PVLG con reactivo de Melzer en una proporción 1:5 (Walker, 2002).

Una vez agrupadas las esporas por morfotipos bajo el microscopio estereoscópico, se realizaron las preparaciones permanentes, depositando con pinzas de 20 a 25 esporas intactas sobre una gota de PVLG en un extremo del portaobjetos. En el otro extremo se colocó otro grupo de esporas del mismo morfotipo sobre una gota de PVLG con reactivo de Melzer. Enseguida se colocaron cuidadosamente los cubreobjetos, evitando formar burbujas. Estas preparaciones se dejaron secar durante 24-48 horas a temperatura ambiente, en posición horizontal.

### **IDENTIFICACIÓN A NIVEL DE ESPECIE**

Se examinaron bajo microscopio compuesto las características de las esporas intactas en ambos medios de montaje (color, diámetro, forma, grosor de la pared, etc.). Cuando las esporas están en el reactivo de Melzer, en algunos casos se puede observar un cambio de color de rosa pálido a rojo intenso en la pared externa. Para la identificación de las especies se requiere determinar el tamaño de las esporas y la estructura de la pared, este último es el principal criterio que se utiliza para la delimitación de las especies. Para medir las esporas, la o las capas de la pared de la espora (Figura 15) y de la hifa sustentadora. Actualmente, la descripción del número y tipos de capas presentes en las esporas es característica fundamental para la ubicación taxonómica de los HMA. Se utilizó un ocular micrométrico, en un microscopio

óptico el cual fue previamente calibrado. Se midieron de 20-50 esporas para obtener la media estadística.

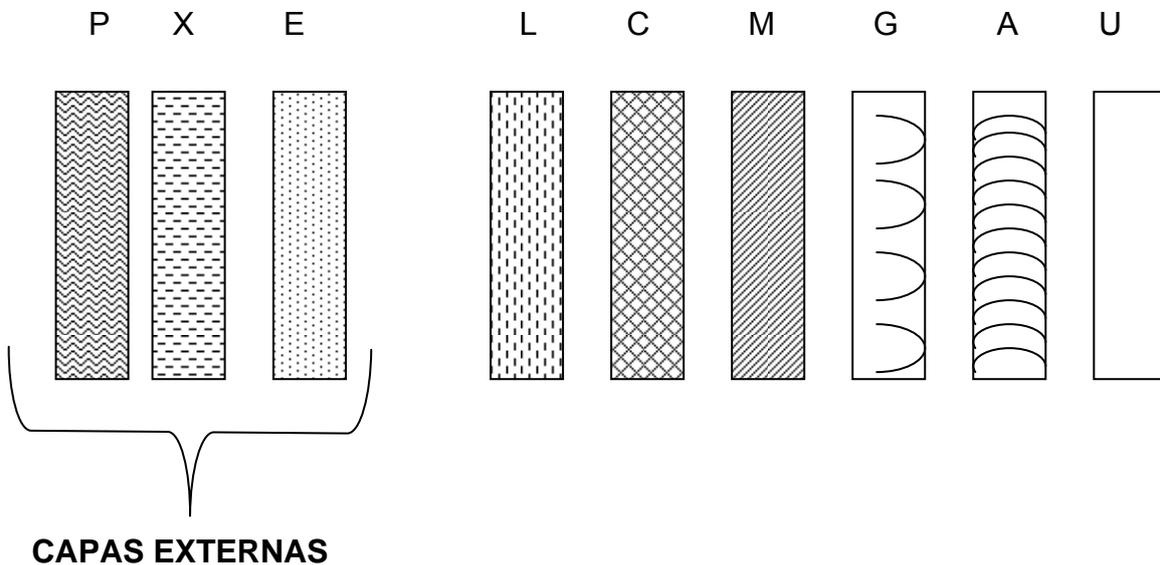


Figura 15. Tipos de capas que pueden presentar las esporas de hongos micorrízicos arbusculares. P = peridial, X = expandible, E = Evanescente, L = laminada, C = cariácea, M = membranosa, G = germinal, A = amorfa, U = unitaria (Schenck y Perez, 1990).

Mediante la aplicación de una leve presión al cubreobjetos se rompieron las esporas, para realizar el estudio de la estructura de su pared. Se contaron las capas de la pared de la espora, tomando en cuenta el tipo de ornamentación. Para la representación de las capas se utilizó un murografo. También se observaron las características morfológicas de la hifa de sostén, teniendo en cuenta forma, color, capas y mecanismo de separación del contenido de la espora de la hifa.

Una vez que se registraron estos datos, se utilizaron las claves de Schenk y Pérez (1990) y del INVAM (Morton, 2003) para completar la identificación a nivel de género y especie, parte del trabajo fue realizado en el laboratorio de Química del CIIDIR Oaxaca, las especies identificadas fueron

corroboradas con la valiosa ayuda de la experta nacional de taxonomía de los Hongos Micorrizicos Arbusculares la Dra. Lucia Varela Fragoso.

### **Análisis estadístico y determinación de índices de diversidad, riqueza y abundancia de HMA**

Se utilizó un análisis de diferenciación de barras de error mediante el error típico con el programa de Microsoft Excel, este análisis se aplicó para la determinación de la riqueza y abundancia de HMA así como la comparación de los índices de diversidad. Para la evaluación de la riqueza de especies se utilizó la siguiente formula:

Riqueza:

R = Número de especies establecidas en el muestreo

Para la determinación de la abundancia relativa de cada especie de HMA, en los sitios de muestreo se utilizo la siguiente formula:

$(n/N) \cdot 100$  donde:

n = Número de esporas que pertenecen a una especie /

N = total del numero de esporas en el sitio de muestreo

Para la determinación de la diversidad de HMA se utilizó el índice de diversidad de Shannon Wiener el cual se obtuvo mediante el programa de Diversity Proyecto Mamirauá creado en la Universidad de Oxford en el departamento de zoología de 1995.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares

#### Especies de hongos micorrizógenos arbusculares identificadas

En el Cuadro 4 se indican las especies encontradas, así como su ubicación taxonómica. Se identificaron 19 especies que corresponden a siete géneros reportados, seis en el orden Glomales y uno en el orden Diversisporales.

Cuadro 4. Listado de taxa de HMA encontrados en agrosistemas de *A. angustifolia*.

| ORDEN    | GLOMALES                       |                            |                            | DIVERSISPORALES                |
|----------|--------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------|
| SUBORDEN | GLOMINEAE                      |                            |                            |                                |
| FAMILIA  | GLOMACEAE                      | ACAULOSPORACEAE            | GIGASPORACEAE              | DIVERSISPORACEAE               |
| ESPECIES | <i>Glomus aggregatum</i>       | <i>Acaulospora</i>         | <i>Scutellospora</i>       | <i>Diversispora etunicatum</i> |
|          | <i>Glomus clarum</i>           | <i>scrobiculata</i>        | <i>verrucosa</i>           |                                |
|          | <i>Glomus geosporum</i>        | <i>Acaulospora spinosa</i> | <i>Gigaspora albida</i>    |                                |
|          | <i>Glomus intraradices</i>     | <i>Entrophospora</i>       | <i>Gigaspora decipiens</i> |                                |
|          | <i>Glomus macrocarpum</i>      | <i>infrequens</i>          | <i>Gigaspora</i>           |                                |
|          | <i>Glomus mosseae</i>          |                            | <i>ramisporophora</i>      |                                |
|          | <i>Glomus tortuosum</i>        |                            |                            |                                |
|          | <i>Sclerocystis</i>            |                            |                            |                                |
|          | <i>pakistanica</i>             |                            |                            |                                |
|          | <i>Sclerocystis rubiformis</i> |                            |                            |                                |
|          | <i>sclerocystis sinuosum</i>   |                            |                            |                                |
|          | <i>Sclerocystis</i>            |                            |                            |                                |
|          | <i>liquidambaris</i>           |                            |                            |                                |

La mayor parte de los suelos contienen una mezcla de especies de hongos MA asociados a las raíces de las plantas. Las esporas en estos suelos se presentan en diferentes etapas de madurez, parasitadas o aún muertas. Previamente el establecimiento de cultivos monoespóricos a partir

de inoculo esporal, es conveniente propagar en maceta las esporas presentes en suelos de campo.

Existen diferentes estrategias para cultivar las especies autóctonas. En este estudio, aun cuando se logró incrementar el número total de esporas de los suelos muestreados, no en todas las especies se logró la misma tasa de multiplicación del número de esporas. Esto coincide con lo señalado por Morton y Benny (1990), quien observó que algunas especies presentes en los suelos pueden disminuir su número, o incluso desaparecer, cuando se les intenta multiplicar en macetas de propagación, debido a factores ambientales desconocidos o a las condiciones del invernadero. Otras especies raras o aparentemente inexistentes pueden, en cambio, incrementar su número.

### **Propagación y obtención de cultivos monoesporicos**

Se establecieron 19 cultivos monoespecificos (plantas trampa), uno por cada especie identificada, lográndose solamente el incremento del número de esporas de una especie, *Acaulospora scrobiculata*, las cuales se obtuvieron después de ocho meses de cultivo.

Gavito (1991) reportó que algunas especies de estos hongos esporulan abundantemente a las ocho semanas. El poco éxito y el tiempo requerido para la obtención de los cultivos monoespecificos pudo deberse a que se utilizo un sustrato que no reúne las condiciones físicas, químicas y biológicas del suelo original. Por otro lado, aun cuando se ha reportado que estos hongos son inespecíficos y pueden asociarse con un gran numero de

plantas, también se considera que las plantas trampa utilizadas pudieron no ser las mas adecuadas.

### **Identificación de especies de hongos micorrizicos arbusculares**

Se encontraron representantes de todas las familias del orden Glomales, identificándose especies de los seis géneros conocidos de HMA: *Glomus*, *Acaulospora*, *Sclerocystis*, *Scutellispora*, *Gigaspora* y *Diversispora*, de los cuales *Glomus* y *Acaulospora* fueron los mas abundantes. Se presentaron con mayor frecuencia y con mayor número de especies. Los géneros *Scutellospora*, *Gigaspora* y *Diversispora* están poco representados y solamente se encontró una especie de cada uno de ellos.

Es importante señalar que en algunos sitios existen varias especies que no fue posible identificar, debido a que se encontraron una o dos veces, pero en forma extremadamente escasa y parasitada, por lo que no fueron consideradas en el listado de especies de HMA.

A continuación se describen las especies identificadas, utilizando el criterio de morfotipos.

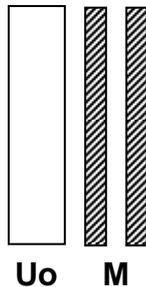
## Características morfológicas de las especies identificadas



Figura 16. *Acaulospora scrobiculata* (Trappe)

### Murografo que representa los grupos de capas de *Acaulospora scrobiculata*

Medida: 130 x 160  $\mu\text{m}$



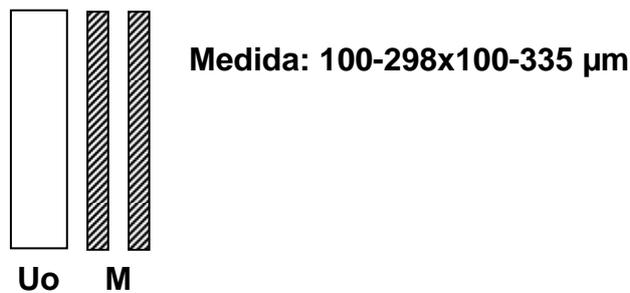
*Acaulospora scrobiculata*. Esporas ornamentadas. Pared estructural

formada por dos estratos: C1- mucilaginoso, evanescente, hialino, delgado; C2- formado por numerosas láminas delgadas, con depresiones circulares, pequeñas y distribuidas de manera uniforme en la superficie externa. Presenta tres capas internas, la capa 1 con un estrato membranoso, hialino, delgado; la capa 2 presenta dos estratos membranosos, hialinos, y la capa 3 con dos estratos membranosos, hialinos, el primero ornamentado con excrecencias irregulares.



Figura 17. *Acaulospora espinosa* (Walker y Trappe)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Acaulospora sp.***



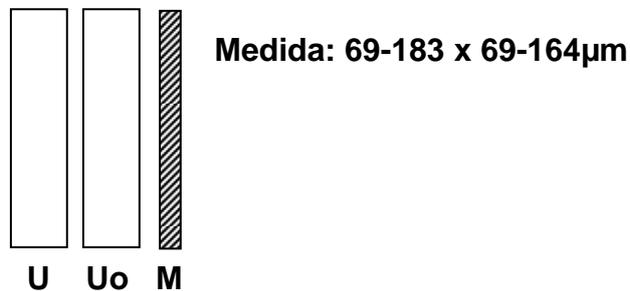
*Acaulospora espinosa*. Esporas ornamentadas, producidas lateralmente sobre una hifa de sostén que en su ápice se ensancha y forma un sáculo. Pared estructural formada por dos estratos: C1- mucilaginoso, evanescente, hialino, delgado; C2- formado por láminas delgadas de color café amarillento por la luz transmitida, con proyecciones en forma de espinas, con ápices redondeados, distribuidos uniformemente sobre su superficie externa. Presenta tres capas internas, la capa 1 con un estrato semirrígido, delgado, hialino; la capa 2 presenta dos estratos membranosos, delgados hialinos; y la capa 3 con dos estratos membranosos, hialinos, el primero delgado, numerosas

excrecencias irregulares, el último grueso, muy flexible, reacciona con reactivo de Melzer y cambia a rosado o magenta.



Figura 18. *Entrophospora infrequens* (Ames y Schneider)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Entrophospora infrequens*.**



*Entrophospora infrequens* Esporas ornamentadas, producidas intercaladamente en una hifa de sostén que se ensancha en su ápice formando un sáculo globoso. Pared estructural formada por tres estratos. C1 y C2- mucilaginosos, evanescentes, hialinos; C3- semirrígido, con numerosas proyecciones poligonales de ápices romos, con una ligera depresión en el centro, de amarillo a café amarillento. Presenta una capa interna con dos estratos membranosos delgados, hialinos.



Figura 19. *Glomus aggregatum* (Schenk y Smith)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus aggregatum***



**Medida: 20-40 x 85- 120µm**

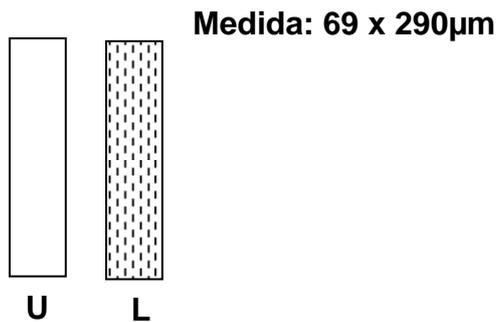
**L**

*Glomus aggregatum*. Esporas agregadas en esporocarpos laxos, formadas dentro o fuera de la raíz. Los esporocarpos carecen de peridio. Esporas lisas, globosas a subglobosas, pequeñas de color amarillo a amarillo pardusco. Pared estructural formada por dos capas. C1: evanescente, delgada, se pierde rápidamente. C2-formada por láminas abundantes muy delgadas. Una de las características de esta especie es que posee una hifa de sostén recta.



Figura 20. *Glomus clarum* (Nicolson y Scheck)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus clarum***



*Glomus clarum*. Las esporas son de apariencia globosa y en ocasiones subglobosas, el color varía entre hialino a amarillo y de amarillo a café claro. El tamaño entre 68 y 290  $\mu$ m. Las esporas pueden presentarse o no en esporocarpos (desarrollo de hifas dicotómicas que ramifica las esporas en forma desordenada. Posee dos capas (C1 y C2) que se forman consecutivamente a medida que madure la espora.

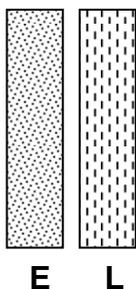
C1: Capa hialina, generalmente rígida que presenta una medida de 7  $\mu$ m.

C2: La capa es laminada de color amarillo claro, que mide alrededor de 31  $\mu\text{m}$  de grosor. La forma de la hifa de sustentación es de forma cilíndrica a irregular, la capa laminada va seguida de la hifa de sostén.



Figura 21. *Glomus mosseae* (Gerdemann y Trappe)

#### Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus mosseae*



Medida: 105-310 x 110-305 $\mu\text{m}$

*Glomus mosseae*. Las esporas son de apariencia globosa, aunque en ocasiones pueden presentar formas irregulares. El color varía entre naranja pardo y amarillo-ocre, y el tamaño entre 90 y 260  $\mu\text{m}$ , aunque la media se encuentra alrededor de 195  $\mu\text{m}$ . Las esporas pueden presentarse o no en esporocarpos (desarrollo de peridio que mantiene unidas a varias esporas). Las esporas de *G. mosseae* están estructuradas en tres capas que se forman consecutivamente a medida que madura la spora. C1- capa hialina,

mucilaginoso, denominada evanescente, tiene un grosor de 1.4-2  $\mu\text{m}$  que se tiñe de color rosa-rojo con el reactivo de Melzer. A menudo esta pared es gruesa en las esporas juveniles, se degrada quedando sólo algunos restos de aspecto granular en las esporas maduras. C2- La capa es unitaria y hialina, generalmente es rígida y no reacciona con el reactivo de Melzer, sus medidas aproximadas son de 0.8-1.6  $\mu\text{m}$ . C3- La capa es laminada de color amarillo-marrón o naranja claro marrón, de unos 4  $\mu\text{m}$  de grosor.

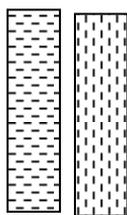
La forma de la hifa de sustentación es muy típica, con forma de embudo y un grosor aproximadamente 20  $\mu\text{m}$ . La pared de la hifa tiene solo dos capas, la más externa es continua con C1 y la más interna con C2 y suele tener la misma tonalidad. La hifa de sustentación presenta un septo recurvado que separa el contenido de la espora del de la hifa de sustentación, a través del septo.



Figura 22 *Glomus macrocarpum* (Tulasne y Tulasne)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus macrocarpum***

**Medida: 90-140 x 70-130 $\mu$ m**



**X L**  
*Glomus macrocarpum*. Son esporas de forma globosa o subglobosa, de

100-130  $\mu$ m de diámetro, de color amarillo, ocre o rojizo.

La espora posee dos capas, C1- la más externa, es delgada e hialina, en preparación en PVLG se expande hasta dos veces su tamaño. C2- la más gruesa, de 6-12  $\mu$ m y laminada.

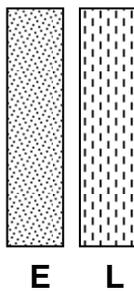
La hifa de sustentación a veces se puede confundir con *G. constrictum*, ya que parece mostrar una curvatura en el punto de la unión a la espora. Es común la presencia de esporocarpos globosos con un fino peridio, que engloba diversos números de esporas.



Figura 23. *Glomus intraradices* (Schenck y Smith)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus intraradices***

**Medida: 90-140 x 70-130µm**

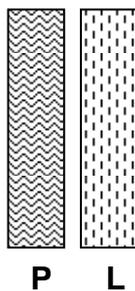


*Glomus intraradices*. Las esporas presentan formas variadas (globosa, subglobosa, irregular, elíptica) y colores (desde blanco a marrón), su tamaño puede ser de 40 a 140 µm de diámetro. Esta especie es denominada *G. intraradices* ya que se encuentran esporas dentro de la raíz. La espora posee tres capas, C1- es la capa mas externa, hialina y mucilaginosa, que sólo aparece en esporas jóvenes, da una reacción positiva al reactivo de Melzer. C2- es una capa hialina que se va degradando con la edad de las esporas, quedando solo restos granulares. C3- capa que cuenta con una serie de subcapas laminadas que le da un grosor de 3.2 a 12 µm de diámetro a dicha capa, se continúa en la hifa de sustentación, la cual es más o menos cilíndrica.



Figura 24. *Glomus tortuosum* (Shenck y Smith)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus tortuosum***



**Medida: 120 x160µm**

**P L**

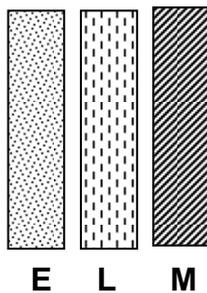
*Glomus tortuosum*. Pueden presentarse de forma globosa, subglobosa y ocasionalmente irregular. La hifa de sostén es cilíndrica y delgada. Miden aproximadamente de 120-220 µm. La composición de la pared consta de dos capas: C1- es una capa peridial que consta de un conjunto de hifas que cubren a la espora, mide usualmente 0.5 µm. C2- es una capa laminada muy gruesa.



Figura 25. *Glomus geosporum* (Nicolson y Gerdemann)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Glomus geosporum***

**Medida: 120-290 x100-290µm**



*Glomus geosporum*. Esporas lisas. Pared estructural formada por tres estratos: C1- mucilaginoso, evanescente, hialino, muy delgado. C2- formado por láminas gruesas, de color café a café rojizo. C3- membranoso, de hialino a amarillo pardo. Hifa de sostén recta a ligeramente cónica. Esporas brillantes, rugosas por materia orgánica adherida. Pared de la espóra café oscuro. El estrato C3 generalmente se encuentra adherido fuertemente a C2, por lo que a veces es muy difícil de observar, salvo en la zona de oclusión de la espóra, donde es claramente evidente (Varela y Trejo, 2001).

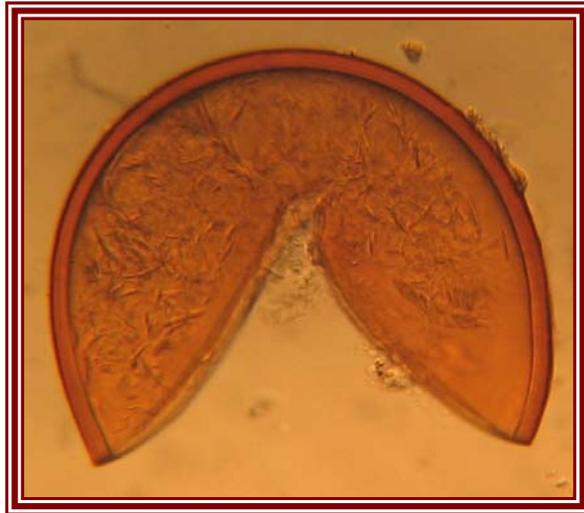
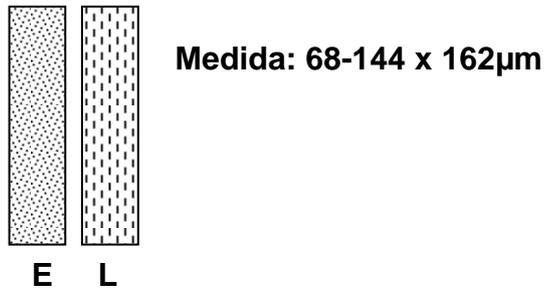


Figura 26. *Diversispora etunicatum* (Becker y Gerdemann)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Diversispora etunicatum***



*Diversispora etunicatum*. Esporas lisas que poseen dos capas, C1- capa evanescente que se desprende rápidamente cuando las esporas llegan a completar su desarrollo, por lo cual es a veces difícil de observar. c2- capa laminada que se encuentra conformada por un grupo de láminas muy delgadas y comprimidas.

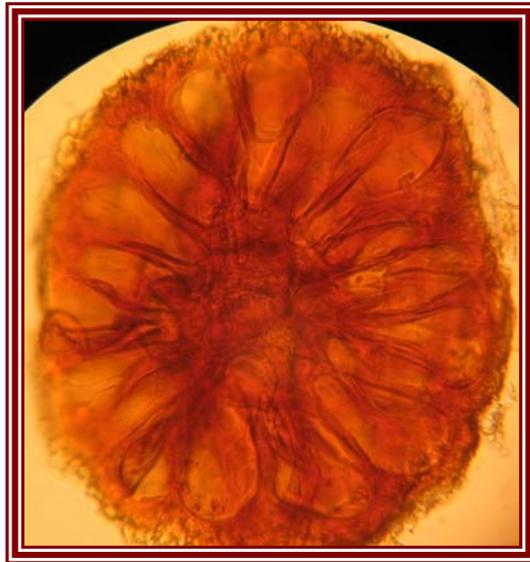


Figura 27. *Sclerocystis pakistanica* (Iqbal y Bushra)

*Sclerocystis pakistanica*. Esporas ordenadas alrededor de un plexo central de hifas y posee un peridio espeso de color amarillo naranja a café claro, posee esporas en forma de gotas. El esporocarpio mide de 520-590 - 700 $\mu$ m.



Figura 28. *Sclerocystis rubiformis* (Gerdemann y Trappe)

*Sclerocystis rubiformis*. Esporocapo que presenta esporas ordenadas en forma de racimo de uvas, las esporas son lisas con hifa de sostén recta, las esporas presentan una pared laminada muy gruesa, miden de 37-125 x 29-86  $\mu\text{m}$ .

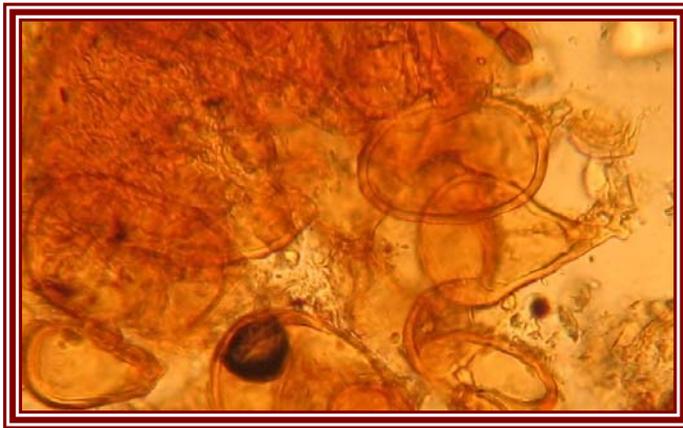


Figura 29. *Sclerocystis sinuosum* (Gerdemann y Bakshi)

*Sclerocystis sinuosum*. Esta especie se encuentra en esporocarpos globosos de color café oscuro de 325  $\mu\text{m}$ . Las esporas están envueltas por un peridio muy denso que está formado por hifas de color café, de 20  $\mu\text{m}$  de ancho. Las esporas están arregladas alrededor de un plexo central de color naranja, son de forma ovoide o elíptica de 50  $\mu\text{m}$  de ancho y 95-100  $\mu\text{m}$  de largo, presenta una sola pared laminada de 6-10  $\mu\text{m}$ .



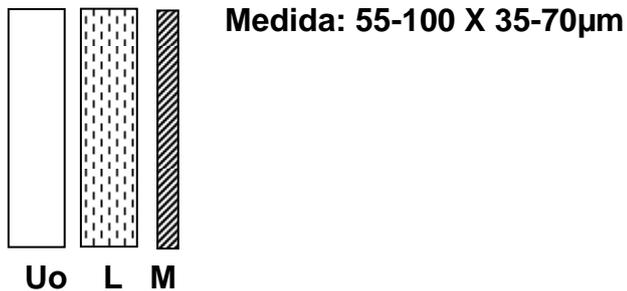
Figura 30. *Sclerocystis liquidambaris* (Wu y Chen)

*Sclerocystis liquidambaris*. Esporas ordenadas alrededor de un plexo central de hifas y posee un peridio espeso de color amarillo oscuro a café oscuro, posee esporas en forma de gotas. El esporocarpio mide de 300-600 x 370-680  $\mu\text{m}$ .



Figura 31. *Scutellospora verrucosa* (Koske y Walker)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Scutellospora verrucosa***

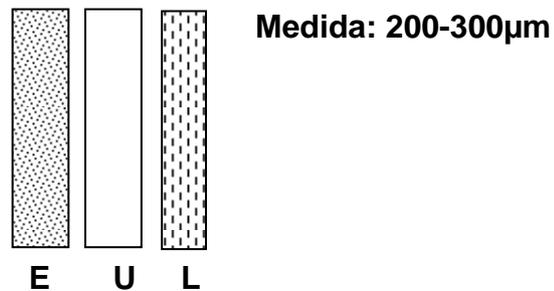


*Scutellospora verrucosa*. Espora que presenta una ornamentación en forma de verrugas distribuidas irregularmente en la capa externa, es una especie de color hialino a amarillo pálido, presenta su escudo de germinación del mismo color. Presenta tres tipos de capas, C1- es una capa hialina con una ornamentación en forma de verruguitas, que se encuentra distribuido de forma irregular. C2- capa laminada delgada hialina a amarilla. C3- capa membranosa que se colapsa al estar en el montaje con PVLG.



Figura 32. *Gigaspora albida* (Shenck y Smith)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Gigaspora albida***

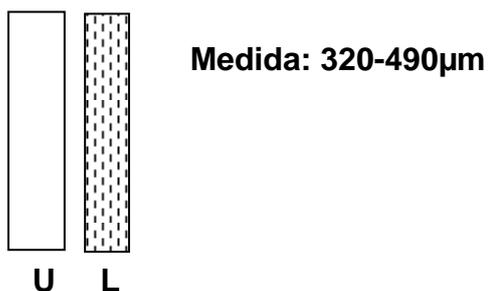


*Gigaspora albida*. Espora globosa, que presenta un color de de hialino a amarillo y de amarillo a café, presenta tres tipos de capas, C1- es una capa evanescente mucilaginosa al cual se adhiere materia orgánica fácilmente. C2- capa unitaria de hialino a amarillo rígido. C3- capa laminada con un grupo de láminas muy delgadas comprimidas.



Figura 33. *Gigaspora decipiens* (Hall y Abbott)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Gigaspora decipiens***

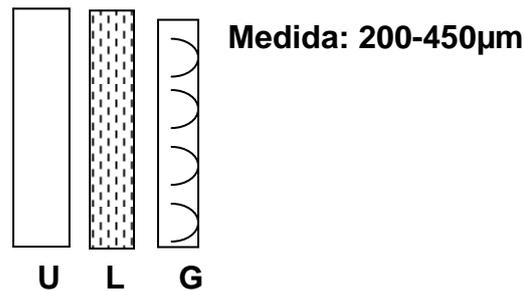


*Gigaspora decipiens*. Espora que presenta dos tipos de capas, C1- es una capa unitaria rígida que posee una coloración de amarillo a café oscuro. C2- es una capa laminada con láminas delgadas y comprimidas, presenta una hifa de sostén bulbosa, la cual es una de las características importante de este género.



Figura 34. *Gigaspora ramisporophora* (Sieverding y Schenck)

**Murografo que representa los grupos de capas de *Gigaspora ramisporophora***



*Gigaspora ramisporophora*. Especie que se encuentra constituido por tres tipos de capas, C1- es una capa unitaria que presenta una coloración amarillo a café es rígida. C2- es una capa laminada gruesa que se encuentra compuesta por un grupo de láminas comprimidas. C3- es una capa característica de esta especie llamada capa germinal, presenta en todo el contorno como invaginaciones leves.

## **Análisis de la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en los sistemas agrícolas magueyeros.**

Con relación a la abundancia de HMA, esta suele evaluarse a través del número de esporas presentes. El sitio de San Pedro 2 presentó mayor abundancia con respecto a los sitios de San Baltazar 1, San Baltazar 2, San Baltazar 3, Mazatlán, San Pedro 3 y Ejutla que mostraron similitud en cuanto a menor abundancia de esporas de HMA, mientras que Tlacolula y San Carlos Yautepec, mostraron similitud de abundancia de esporas pero en menor proporción que San Pedro 3 (figura 35). La mayoría de los sitios muestreados presentaron bajo número de esporas de HMA y esto puede deberse a que son terrenos que están sujetos a los fenómenos erosivos, dado que son terrenos con pendientes pronunciadas (Barea y col. 1998), inclusive los sitios Matatlán y Ejutla, que son terrenos planos, presentaron pobreza en cuanto a número de esporas de HMA, ya que son terrenos de cultivos intensivos en los cuales utilizan algunos agroquímicos para plagas o bien para la incorporación de nutrimentos en los suelos para cultivos de temporal intercalados en los cultivos de maguey. En el sistema de labranza mecanizado la abundancia de esporas de HMA el sitio de Tlacolula presentó mayor abundancia de esporas de HMA, el cual es de terreno plano que es menos expuesto a las inclemencias del clima a pesar del tipo de manejo del terreno que es considerado más agresivo debido que presenta mayor remoción del suelo y por lo tanto mayor desestabilización de la microbiota (Lara C., 2003), en comparación con Matatlán y Sola de Vega que son terrenos con pendientes más pronunciadas que presentaron menor abundancia de esporas, esto es debido a la perturbación del suelo y por consiguiente a la pérdida de microbiota. En el sistema de labranza a mano el sitio de San Pedro 2, presentó mayor abundancia a pesar de ser un sitio con mayor pendiente que los demás sitios de muestreo, pero es un sitio con muy poco manejo en cuanto a limpieza del cultivo y esto puede repercutir a conservar parte de la microbiota del suelo. Los sitios de San Baltazar 3, San Pedro 1, San Pedro 3 presentaron menor abundancia de esporas, esto puede deberse a que son terrenos que además de poseer una pendiente pronunciada son terrenos manipulados con mayor frecuencia. En cuanto al sistema de

labranza con yunta San Baltazar 1 registró mayor abundancia de esporas con respecto a San Baltazar 2 y Miahuatlán, los sitios de estudio son muy diferentes en cuanto tipo de manejo y sistema de labranza es por ello que presentaron diferencia (Figura 36)

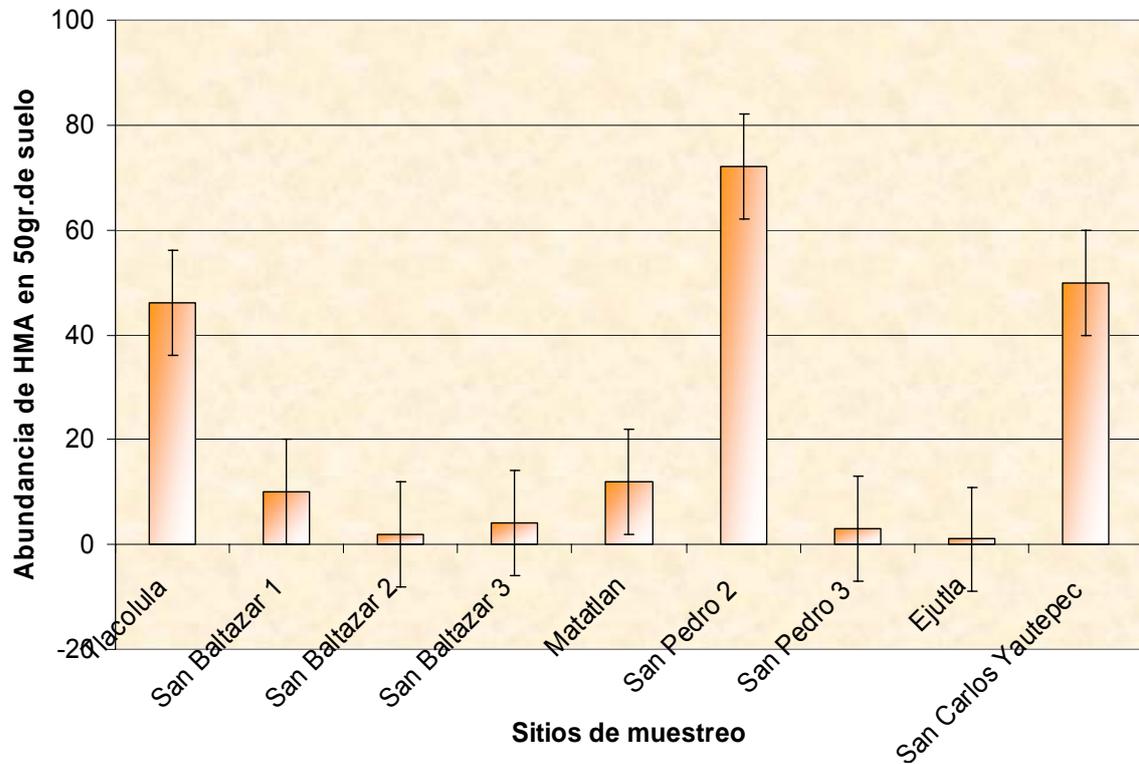
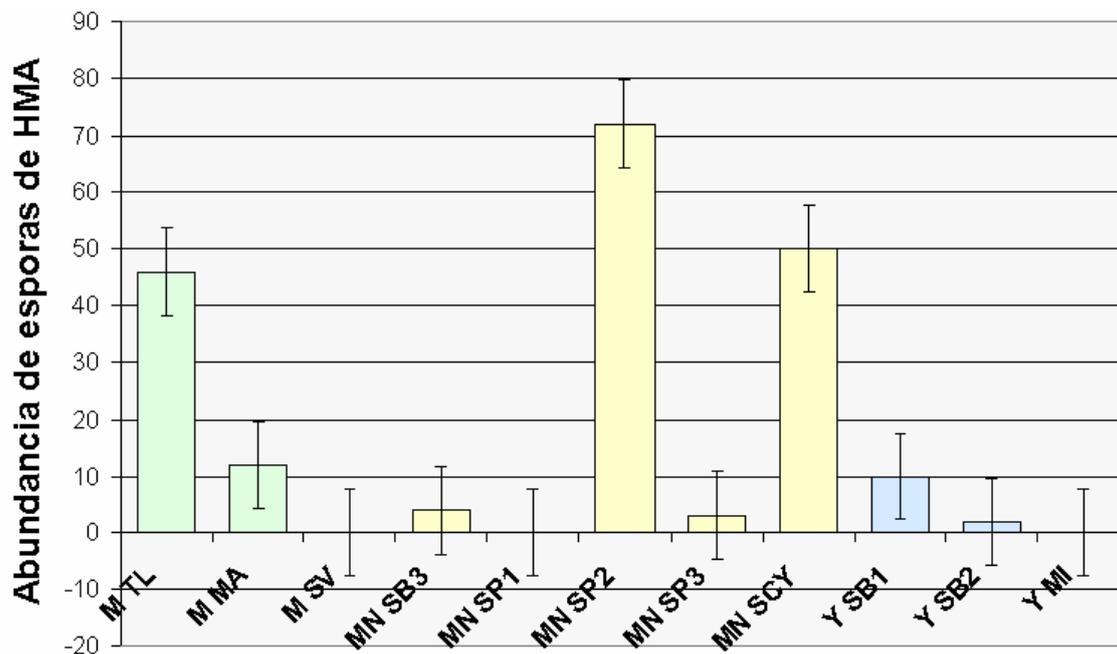


Figura 35. Abundancia de hongos formadores de micorriza arbuscular en los sitios de muestreo.



**Sitios con sistema de labranza**

Figura 36. Abundancia de esporas de HMA por sitios de muestreo con diferentes sistemas de labranza; labranza por manejo mecanizado; **MTL** (Tlacolula), **M MA** (Matatlán), **M SV** (Sola de Vega), labranza a mano; **MN SB3** (San Baltazar 3), **MN SP1** (San Pedro 1), **MN SP2** (San Pedro 2), **MN SP3** (San Pedro 3), **MN SCY** (San Carlos Yautepec), labranza por yunta; **Y SB1** (San Baltazar 1), **Y SB2** (San Baltazar 2), **Y MI** (Miahuatlán).

Para la riqueza de especies, los sitios Tlacolula, San Baltazar 1 y Matatlán presentaron mayor riqueza que los demás sitios, los cuales presentaron similitud entre ellos, como se puede apreciar en la figura 37. La baja riqueza de especies de HMA se registró en los sitios San Baltazar 2, San Baltazar 3, San Pedro 2, San Pedro 3, Ejutla y San Carlos Yautepec. Estos sitios corresponden a agrosistemas altamente erosionados, ya que Ejutla posee un terreno con manejo mecánico y manejan algunos agroquímicos para el control de plagas, es un terreno plano pero de cultivo intensivo, lo cual implica el desgaste del suelo y pérdida de la microbiota natural. El resto de los

sitios son terrenos que presentan pendientes pronunciadas y como se sabe, los terrenos con pendientes son más expuestos a la erosión (Barea y col., 1998).

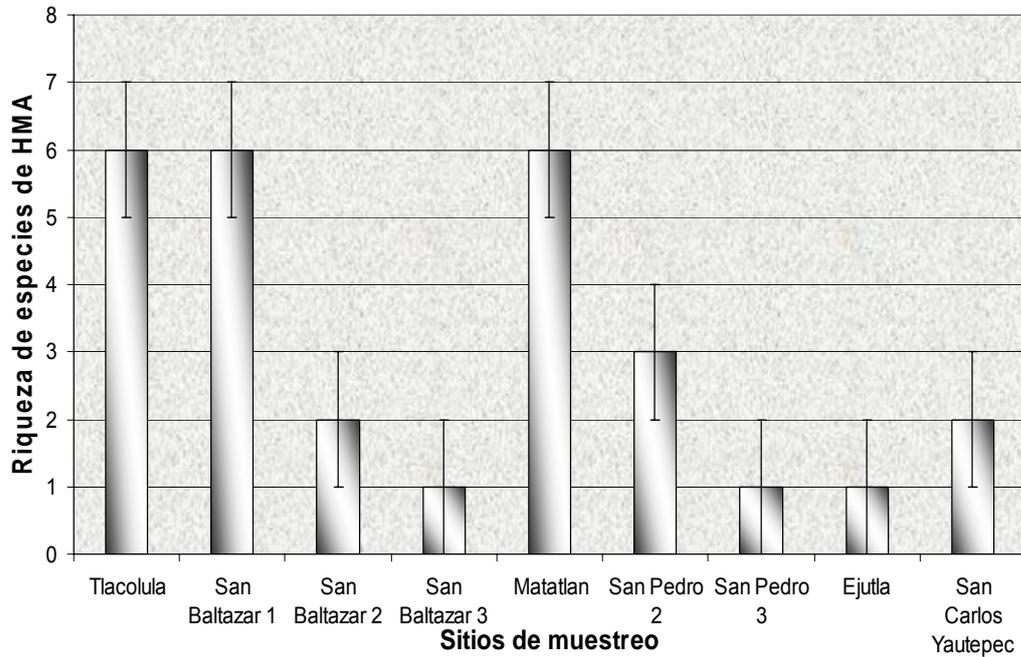


Figura 37. Riqueza de hongos micorrizicos arbusculares en los sitios muestreados

El índice de diversidad de Shannon Wiener determina la riqueza de especies en un área determinada con respecto a otras, toma en cuenta dos aspectos de la diversidad, la riqueza de las especies y la uniformidad de la distribución del número de individuos de cada especie (Tracy, 2000). La determinación de este índice mostró que en los sitios de estudio Tlacolula y Matatlán presentaron similitud de diversidad, pero son diferentes a San Baltazar 1, el cual es el sitio que presentó el mayor valor del índice de diversidad (1.6957). Los demás sitios de estudio presentaron bajo índice de diversidad de HMA con respecto a los sitios mencionados anteriormente (figura 38).

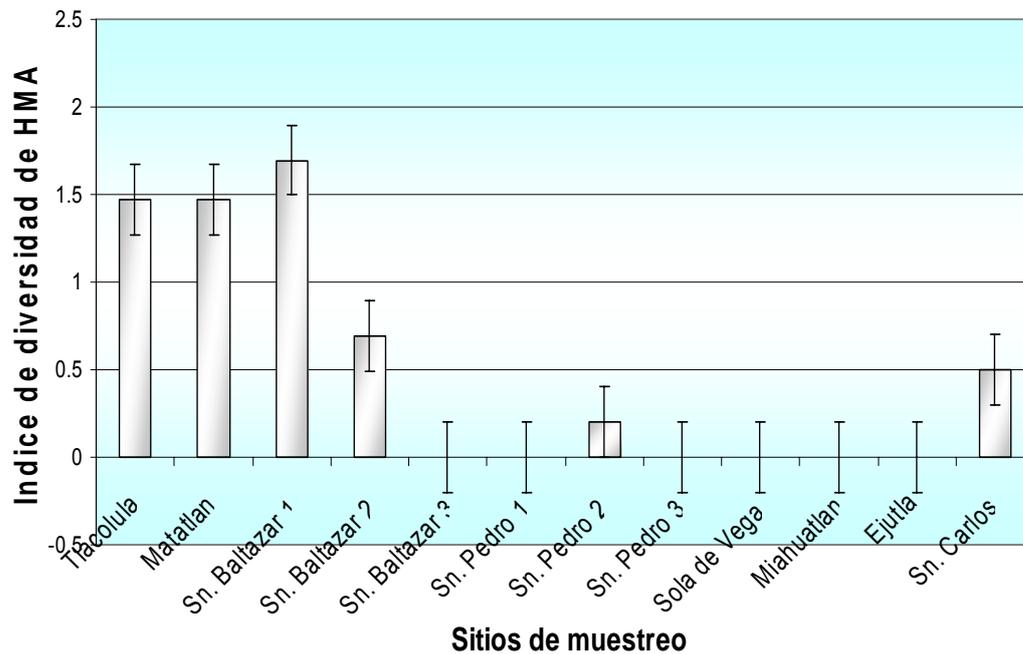


Figura 38. Índice de diversidad de Shannon Wiener en los sitios de muestreo.

El valor del índice para *Acaulospora scrobiculata* mostró diferencia entre los sitios de muestreo, con la mayor abundancia en San Carlos Yautepec y con menor abundancia en los sitios Tlacolula y Mazatlán. No se registró su presencia en los sitios San Baltazar 1, San Baltazar 2, San Baltazar 3, San Pedro 1, San Pedro 2, San Pedro 3, Sola de Vega, Miahuatlan y Ejutla (figura 39).

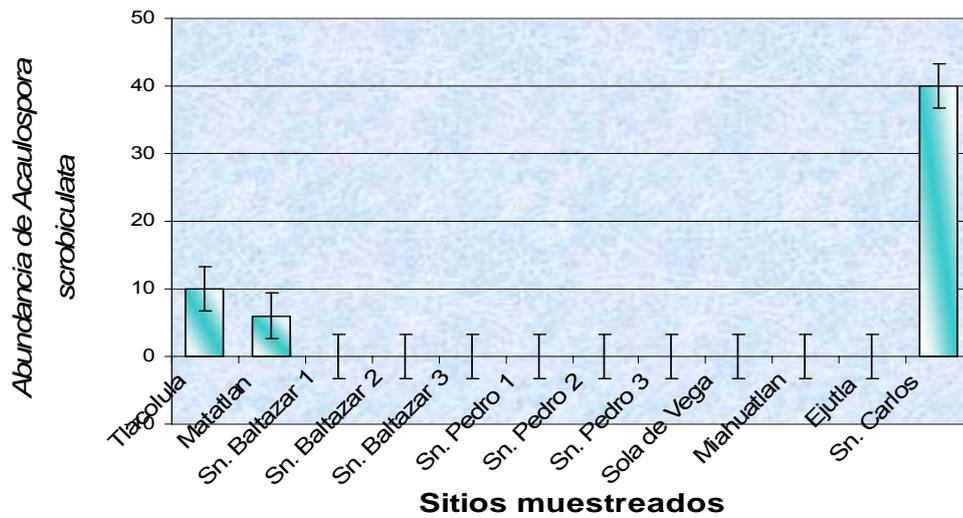


Figura 39. Abundancia de la especie *Acaulospora scrobiculata* en los sitios de muestreo.

El valor del índice de diversidad para la especie *Acaulospora spinosa* mostró diferencia entre los sitios de muestreo, ya que en San Pedro 3 se encontró mayor abundancia de dicha especie, y con menor valor en los sitios Tlacolula y San Baltazar 1 (figura 40).

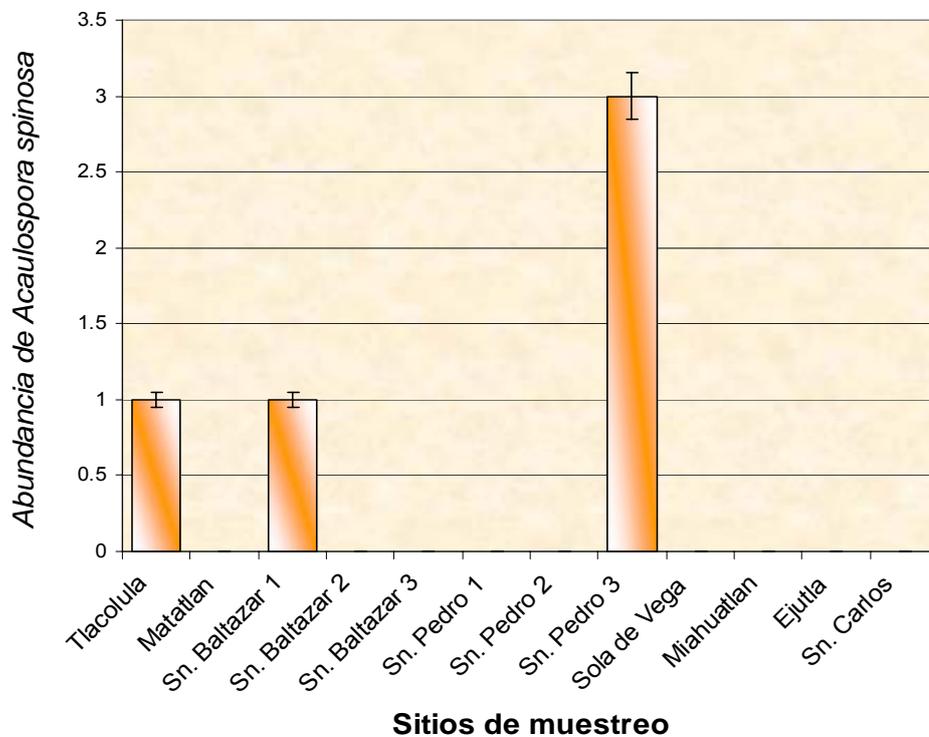


Figura 40. Abundancia de la especie *Acaulospora spinosa* en los sitios de muestreo.

Para *Entrophospora infrecuens*, el valor del índice mostró que no hay diferencia entre los sitios de muestreo, ya que se encontraron con poca abundancia en Matatlan, San Baltazar 1 y San Baltazar 2, y no se encontró en el resto de los sitios de muestreo (figura 41).

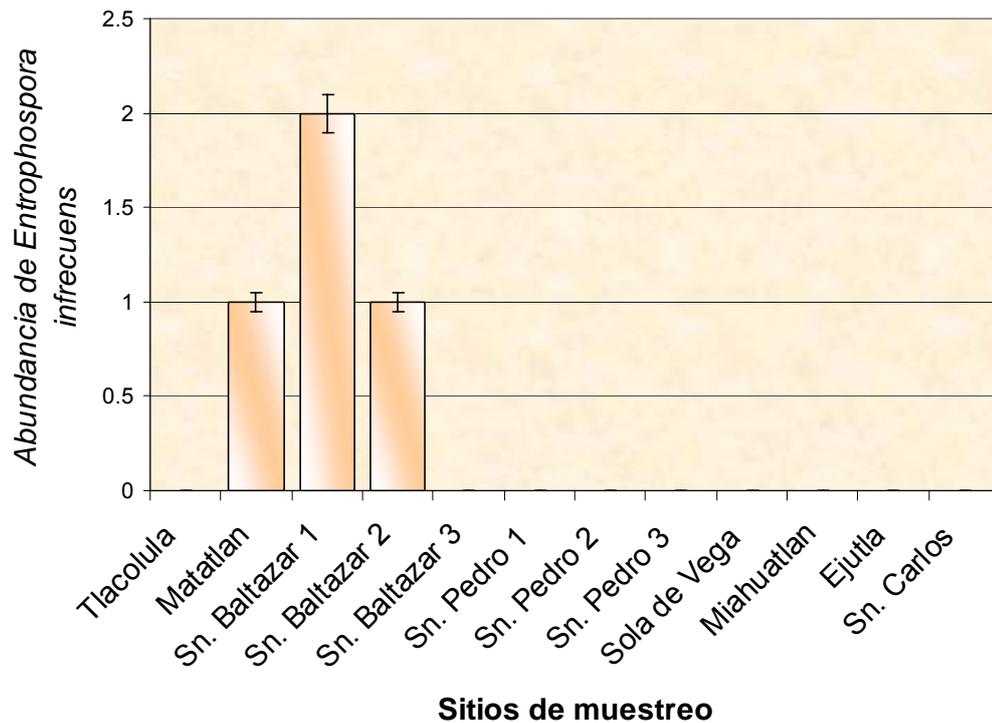


Figura 41. Abundancia de la morfoespecie *Entrophospora infrecuens* en los sitios de muestreo.

El género *Glomus* fue el que predominó en todos los sitios de muestreo (Figura 42), presentando diferencia en abundancia la especie *G. aggregatum* en el sitio San Pedro 2. Cabe mencionar que el género *Sclerocystis* se encuentra ubicado dentro del género *Glomus*, pero se le denomina de esta manera por el ordenamiento de las esporas. La predominancia del género *Glomus* en los sistemas radicales de las plantas es común, ya que se ha demostrado que es el género que mas resistencia ha presentado durante la evolución de los HMA, ya que se sabe que los *Glomus*

fueron los primeros hongos de este tipo que se desarrollaron en el suelo, ya que se han encontrado fósiles de su existencia durante años y siglos atrás (Márquez y col., 2002).

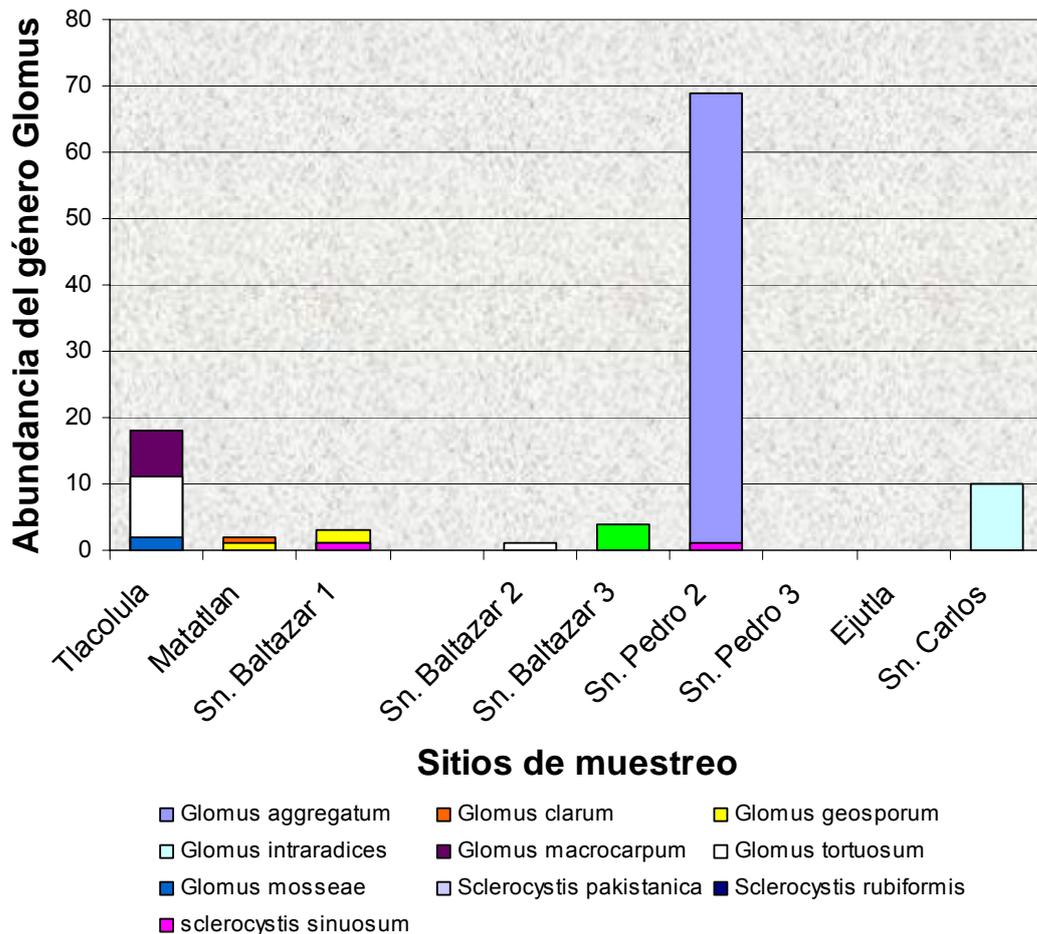


Figura 42. Abundancia del género *Glomus* en los agrosistemas de maguey.

Se han realizado muy pocos estudios sobre la MA asociada a especies de *Agave* con los cuales poder realizar un análisis comparativo de los resultados del presente trabajo. Armenta (2001) reportó, para *A. angustifolia* Haw. creciendo de manera silvestre en Sonora, solo dos géneros de HMA, los cuales fueron *Acaulospora* y *Glomus*, sin llegar a la identificación a nivel de especie. El presente trabajo constituye, pues, el mayor estudio que hasta el momento se ha realizado de abundancia y diversidad de especies de HMA

asociadas a una especie de *Agave* cultivada, con 19 especies identificadas, se han realizado otros estudios de identificación de HMA en el estado de Oaxaca pero enfocados a cultivos de tomate, chile y maíz, en este estudio se identificaron ocho especies del género *Glomus solamente* (López – Guerra, 2003). Los sitios de estudio son en su mayoría agrosistemas altamente perturbados debido al manejo constante de los terrenos de cultivo, además de poseer pendientes pronunciadas que son más expuestas a la erosión, por esta problemática es importante seguir realizando estudios en agrosistemas, evaluando la diversidad de microorganismos, particularmente en la identificación de hongos micorrizicos arbusculares en áreas perturbadas, para así poder trabajar con especies sabiendo su identidad y seleccionar las especies que toleren el estrés en el cual están creciendo las plantas para posteriormente elegir a los micosimbiontes que contribuyan al mejoramiento de los suelos y, por consiguiente, a la recuperación de áreas perturbadas tanto en agrosistemas naturales como en sistemas agrícolas. La identificación de las 19 especies es una información esencial para el seguimiento de la selección del micosimbionte adecuado para el cultivo del *Agave angustifolia* Haw.

## CONCLUSIONES

- ✓ En los suelos del sitio Tlacolula se encontraron representantes de las familias Acaulosporaceae, Glomaceae y Diversisporaceae, y tres de los seis géneros conocidos; *Acaulospora*, *Glomus* y *Diversispora*. Se identificaron las especies *Acaulospora scrobiculata*, *Acaulospora spinosa*, *Glomus macrocarpum*, *Glomus mosseae*, *Glomus tortuosum* y *Diversispora etunicatum*.
- ✓ En suelos del sitio Matlatan se registró la presencia de cinco géneros: *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Gigaspora* y *Diversispora*. Se identificaron las especies *Acaulospora scrobiculata*, *Entrophospora infrequens*, *Glomus clarum*, *Glomus geosporum*, *Glomus mosseae*, *Glomus tortuosum*, *Diversispora etunicatum*, *Gigaspora ramisporophora*.
- ✓ En el sitio San Baltasar Guelavila 1 se registraron cinco géneros: *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Gigaspora* y *Sclerocystis*. Se identificaron las especies *Acaulospora spinosa*, *Entrophospora infrequens*, *Glomus geosporum*, *Gigaspora albida*, *Sclerocystis rubiformis*, *Sclerocystis sinuosum*.
- ✓ En el sitio San Baltasar Guelavila 2 se registraron dos géneros: *Entrophospora* y *Glomus*. Se identificaron las especies *Entrophospora infrequens*, *Glomus mosseae*.
- ✓ En el sitio San Baltasar Guelavila 3 se obtuvo un género: *Scutellospora*. Se identificó la especie *Scutellospora verrucosa*.

- ✓ En el sitio San Pedro 2 se obtuvieron dos géneros: *Glomus* y *Sclerocystis*. Se identificaron las especies *Glomus aggregatum*, *Sclerocystis liquidambaris*.
- ✓ En el sitio Ejutla se registró el genero Gigaspora. Se identificó la especie *Gigaspora decipiens*.
- ✓ En el sitio San Carlos Yautepec se registró la presencia de dos géneros: *Acaulospora* y *Glomus*. Se identificaron las especies *Acaulospora scrobiculata* y *Glomus intrarradices*.
- ✓ Los sitios Tlacolula, Matlatán y San Baltazar 1 registraron la mayor abundancia de especies de HMA, de acuerdo a los valores de riqueza e índice de diversidad.
- ✓ Con respecto a las hipótesis establecidas se rechaza la hipótesis nula y se acepta la hipótesis alternativa ya que el estudio de sitios muestreados mostro que la riqueza de esporas de HMA extraídas es significativamente diferente en los diferentes agrosistemas de cultivo de maguey mezcalero (*A. angustifolia*) en el estado de Oaxaca.
- ✓ En cuanto a la hipótesis establecida de la diversidad de esporas de HMA se rechaza la hipótesis nula y se acepta la hipótesis alterna debido a que la diversidad de esporas de HMA extraídas es significativamente diferente en los diferentes sistemas de producción de cultivo de maguey mezcalero (*A. angustifolia*) en el estado de Oaxaca.

## BIBLIOGRAFÍA

Agrios, G. N. 1991. Manual de Enfermedades de las Plantas. Tomo I. Ciencia y Técnica Ed. Naucalpan, Edo. De México. 199 pp.

Agrios, G. N. 1991. Manual de Enfermedades de las Plantas. Tomo II. Ciencia y Técnica Ed. Naucalpan, Edo. De México. 201-397 pp.

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

Armenta, A.D., 2001. Hongos Filamentosos y Micorrízicos Asociados con *Agave angustifolia* Haw .Trabajo de tesis de maestría realizado en la Coordinación de Tecnología de Alimentos de Origen Vegetal.

Azcón – Aguilar, C. y Barea, J. M. 1977. Apliying micorriza biothechnology to hort; culture significance and potentias, *Scientia Hort*. 68: 1- 24.

Barea, J. M. 1991. Vesicular – Arbusacular mycorrhizae as medifiers of fertility. *Adv. Soil Sc*; 15(1): 1 – 40.

Barea, J. M. y J. Olivares. 1998. Manejo de las propiedades biológicas del suelo. Departamento de microbiología del suelo y sistemas simbióticos. Estación experimental del Zaidin. CSIC. Granada, (España) 29 pp. (Mecanografiado).

Bieleski, R. L. 1973. Phosphate pools, transport and phosphate audilability. *Annu. Rev. Plant Physiol*. 24: 252 – 255.

Blomberg – Lennart. 2001. Tequila Mezcal y Pulque. Ed. Diana, México. 243 – 244 pp.

Bofante – Fasolo, P. 198. Vesicular – Arbuscular mycorrhizae. Fungus- Plant interactions at the cellular level. Symbiosis 3: 249 – 268.

Chamizo, A.; R. Ferrera-Cerrato y L. Varela. 1998. Identificación de especies de un consorcio del género *Glomus*. Rev. Mex. Mic. 14:37-40.

Clarkson, D. T. 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants, Ann, Rev. Plant Physiol., 36: 77 – 115.

Cox, G.; F. J. Morán, F. E. Sanders, C. Nockolds, y P.B. Tinker. 1980. Translocation and phosphorus translocation. New Phytol. 84:649-659.

Cox G., y Tinker, P. B. 1976. Translocation and Transfer of Nutrients in Vesicular Arbuscular Mycorrhizas. I. the Arbuscule and Phosphorus Transfer: a quantitative ultrastructure I study. New Phytol., 77: 371 – 378.

Estrada-Torres, A.; L. Varela, L. Hernández-Cuevas y M. E. Gavito. 1992. Algunos hongos micorrízicos arbusculares del estado de Tlaxcala, México. Rev. Mex. Mic. 8:85-110.

Ferrera-Cerrato R. 1995. Agro microbiología. Colegio de Postgrado de Ciencias Agrícolas. México, D. F. 233 p.

Ferrer R. L. y R. A. Herrera. 1985. Especies micorrízicas Cubanas. En: Revista del Jardín Botánico Nacional. Instituto de Botánica de la Academia de Ciencias de Cuba. Vol. VI, 75-76.

Gavito, P. M. 1991. Estudio de los hongos micorrízicos arbusculares asociados al maíz en el volcán Malintzin Tlaxcala. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias UNAM. México, D. F.

Gerdemann, J. W. y Trappe, J. M. 1974. The endogonaceae in the Pacific Northwest. Mycol. Mem. 5.

Gianinazzi – Pearson, V. y Azcón \_ Aguilar. 1991. Fisiología de las micorrizas vesículo arbusculares, En: Fijación y Movilización Biológica de nutrientes, Volumen II, Coordinadores; J. Olivares, J. M. Barea, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp 175 – 202.

González - Chávez M. C. 1989. Principios de taxonomía de la endomicorriza V-A. En: Ferrera-Cerrato. (ed.) Ecología de la raíz. Sociedad Mexicana de Fitopatología. Montecillo Estado de México. pp 57-84.

Guerrero Forero E. C., Azcón- Aguilar y J. M. Barea. 1996. Micorrizas Recurso Biológico del Suelo. En: E. Guerrero-Forero (ed.) fundamentos biológicos y Estado del arte Bogota (Colombia). pp. 5-35.

Harley, J. I. y Smith, S. E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London. 483 p.

Hayman, D. S. 1983. The physiology of Vesicular arbuscular endomicorrhizal symbiosis, Can. J. Bot., 61: 944 – 963.

INVAM (Internacional culture Collection of Arbuscular and Vesicular – Arbuscular Mycorrhiza Fungi). 2000. Obtenido en la red mundial el 18 de diciembre de 2000. <http://invam.caf.edu/fungi/taxonomic/clasidication.htm>.

Lara Capistran L., 2003. Tesis Diversidad y Actividad de Hongos Micorrizicos Arbusculares en Agrosistemas Cafetaleros Perturbados por la Erosión, Universidad de Colima.

Le Tacon, F. 1985. Les Mycorrhices: Une coopération entre plantes et Champignons. La Recherche, 166: 624 – 632.

López – Guerra I. F. 2003. Aislamiento e Identificación de Hongos Micorrizicos Arbusculares Nativos de Suelos de los Valles Centrales de Oaxaca. Tesis de Licenciatura. UABJO. 115pp.

Márquez A., V. Pereda y M. Valdés. 2002. Micorrizas, la faceta menos conocida de los hongos. *Conversus*. 10:13-16p.

Morton, J. B., 1986. Tree new species of acaulospora (Endogonaceae) from high aluminium, low pH soils in West Virginia. *Mycologia* 78: 641 – 648.

Morton, J. B. y S. P. 1994. Levels of diversity in Endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and Their Role in Defining Taxonomic and non Taxonomic Groups. *Plant and soil* 159: 47 – 59.

Morton, J. B. y G. E. Benny. 1990. Revised Clasification of arbuscular mycorrhizal fungi (zygomyceto): a new order , Glomales, two new suborder, Glominae and Gigasporinae; and two new families, acaulosporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*. 37: 471 – 490.

Morton, J. B. y D. J. Redecker, 2001. Two New familias of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, Whih two genera archaeospora and Paraglomus based on Concordant Molecular and morphological characters. *Mycologia*. 93: 181 – 195.

Olivares J. y J. M. Barea. 1991. Fijación y Movilización Biológica de Nutrientes Vol. II. En: Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.125-199p.

Odum, E. 1971. Ecología. Interamericana. México, D. F.

Orellana R., A. Escamilla y A. Larqué Saavedra. 1999. Ecofisiología Vegetal y Conservación de Recursos Genéticos. Centro de Investigación Científica de Yucatán. A.C. pp 137-139.

Ramales O. y Martin C. 2004. La Industria Manufacturera Dentro de la Estructura y la Dinamica de la Economía Oaxacaqueña. Observatorio de la Economía Latinoamericana.

Sanchez López, A. 2005. Oaxaca Tierra del Maguey. Oaxaca de Juárez, Oax., México.

SARH. 1983. Guía Para la Asistencia técnica Agrícola Área de Influencia del Campo Agrícola Experimental Valles Centrales de Oaxaca. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. México D. F.

Schüsler A. y D. Shuwarzott y C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota; phylogeny and evolution. Mycol. Res; 105(12): 1413-1421.

Shenck N. C., Y. Pérez. 1990. Manual for the identification of VA Micorrhizal Fungi. Synergistic Publications. Florida USA.

Sieverding E. 1983. Manual de Métodos para la Investigación de la Micorriza Vesículo-Arbuscular, En el laboratorio. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, (Colombia).

Smith, S. E. y Gianinazzi – Pearson, V. 1988 Physiological interactions between Symbiontsin Vesicular – Arbuscular mycorrhizal Plants. Ann Rev. Plant. Physiol. 39: 221 – 244.

Smith, S. E. y Read, D. J. 1997. Mycorrhizal Simbiosis. Editorial academic Press.

Stribley, D. P., y Snellgrove, R. c. 1985. Physiological changes accompanying mycorrhizal infection in leek. En: Proceedings of the 6<sup>th</sup> North American conference on mycorrhizae. Molina, R. edit. Oregon, State Univ. Corvallis, Ore: For. Res. Lab., 395 pp.

Thaxter, R. 1922. A Revision of the Endogoneae. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 57: 291 – 350.

Tinker, P. D. y Gildon A. 1983. Mycorrhizal fungi and ion uptake. En metals and micronutrients uptake and utilization by plants. Robb, D. A., y prepoint, W. S. edit. Academic Press, London, pp. 21 – 32.

Tracy I. S. 2000. Zoología General, Ediciones Omega S.A. Barcelona España. Tercera edición pp. 273 al 312.

Tsuzuki-Calderón S., M. L. Adriano-Anaya y M. Salvador-Figueroa. 2000. Extracción de Esporas de Hongos Micorrízicos Arbusculares utilizando un sistema de dos fases líquidas. Área de Biotecnología. Facultad de Ciencias Químicas. Tapachula. 6pp. (mecnografiado).

Varela L. y D. Trejo. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. Acta Zool. Méx. (Número especial) 1: 39-51.

Vázquez-Alarcón A. 1999. Guía para interpretar el análisis químico del agua y del suelo. Universidad Autónoma de Chapingo, Departamento de suelos. Chapingo, Edo. De México.

Walker, C., 1986. Taxonomic Concepts in the Endogonaceous Spores. Mycotaxon 25: 95 – 99.

Walker, C. 1983. Taxonomic Concepts in the Endogonaceae; Spore Wall Characteristics in Species Descriptions. Mycotaxon 18: 443 – 455.

Walker, C., S. M. Berch y R. E. Koske. 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceous Spores. *Mycotaxon* 27: 78 – 112.

## GLOSARIO

**Apresorio.** Estructura hifal que se adhiere y penetra al hospedero.

**Arbúsculo.** Estructura hifal finamente ramificada que se forma dentro de las células corticales e interviene en la captación de fósforo.

**Aseptado.** Hifa que no tiene pared transversal.

**Esporocarpo.** Término general para denominar estructura que contiene esporas agrupadas.

**Hifa.** Un filamento del micelio. Unidad estructural de los hongos.

**Hifa sustentadora.** Estructura hifal unida a la espora.

**Hifa sustentadora globosa** Estructura hifal generalmente de base bulbosa unida a la superficie de la espora.

**HMA.** Hongos Micorrizicos Arbusculares

**Huésped.** Se aplica al organismo que acoge en su seno o superficie a otro organismo (se utiliza de igual manera hospedero).

**Intercelular.** Situado entre las células.

Intracelular. Situado dentro de las células.

**Micorriza.** Asociación simbiótica de un hongo y las raíces de plantas superiores.

**Micorrízico.** Relativo o perteneciente a la micorriza.

**Micotrofia.** Se aplica a la tendencia de algunas plantas a establecer simbiosis micorrízica y que necesitan del hongo micorrízico para atender su nutrición y desarrollo.

**Murografo.** Esquema representativo de las capas que conforman a una espora de HMA.

**Mutualismo.** Asociación entre seres vivos que se prestan beneficios mutuos.

**Red de Hartig.** Red de hifas intercelulares formada por hongos ectomicorrízicos dentro de la raíz de una planta.

**Septo.** Pared de separación entre células continuas.

**Simbiosis.** Asociación de dos organismos diferentes.

**Tubo germinativo.** Germinación hifal.

**Vesícula.** Estructura de almacenamiento lipídico.

