



**INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL**

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD-OAXACA**

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

**“Variación temporal de la diversidad de hongos de
micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en
especies silvestres de *Agave* en Oaxaca”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A

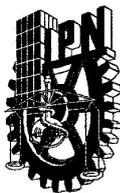
BIÓL. SANTOS CARBALLAR HERNÁNDEZ

Director de tesis:

DR. CELERINO ROBLES PÉREZ

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

Julio de 2009



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 01 del mes de julio del 2009 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: **“Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de Agave en Oaxaca”**

Presentada por el alumno:

Carballar Apellido paterno	Hernández materno	Santos nombre(s)
		Con registro: A 0 7 0 2 0 3

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

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

LA COMISION REVISORA
Director de tesis

Dr. Celerino Robles Pérez

Dr. José Luis Chávez Servia

Dr. Alejandro Flores Martínez

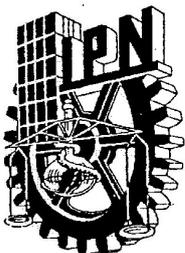
M. en C. Felipe de Jesus Palma Cruz

M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas

EI PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Juan Rodríguez Ramírez





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 01 del mes julio **del año 2009**, el (la) que suscribe **Carballar Hernández Santos** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **A070203**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Celerino Robles Pérez y cede los derechos del trabajo titulado: **“Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de Agave en Oaxaca”** 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 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó kenshin_stai@hotmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Carballar Hernández Santos



Dedicatoria

A ti.....

Por darme una familia maravillosa y por regalarme dos de los tesoros más grandes que uno pudiera tener: amor y cariño.

Que siempre me levantas en los momentos más difíciles y además, has sembrado en mi corazón las semillas de la humildad y la perseverancia.

Por iluminar mi vida con tantas personas buenas que están en el momento justo sin necesidad de que yo les llame.

Que has llenado mi vida de fe, esperanza, optimismo y alegría.

A la memoria de mi padre **Hermenegildo Carballar Alonso** que sacrifico gran parte de su vida en formarme y educarme, y me enseñó a valorar el trabajo, siendo esta la más grande herencia que pude haber recibido.

A mi madre **Francisca Hernández López** la mujer más noble y fuerte, que me llena de paz y amor siempre que lo necesito, y que ha pasado tantas noches cuidando mis sueños sin esperar recibir nada a cambio. Gracias por ser mi madre, todo lo que hoy tengo te lo debo a ti.

A mis hermanos, **Jaime, Lourdes, Luis, Hermenegildo y Daniel** por compartir su vida conmigo, aunque no siempre se lo demuestro, ustedes saben que los quiero y mucho.

A todos mis sobrinos que a parte de ser la alegría de la familia, siempre me han dado un cariño que a veces creo no merecer. Gracias chicos por quererme tanto.

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	5
REVISIÓN DE LITERATURA	6
Microorganismos en ecosistemas terrestres.....	6
Micorrizas.....	6
Tipos de micorrizas.....	7
Micorriza arbuscular.....	8
Importancia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).....	8
Variación temporal de los HMA y el potencial micorrízico.....	9
Influencia de los parámetros del suelo sobre los HMA.....	9
Potencial micorrízico.....	10
Riqueza de especies y diversidad de HMA.....	12
La familia <i>Agavaceae</i> en México.....	15
Generalidades del género <i>Agave</i>	15
El género <i>Agave</i> en Oaxaca	16
Importancia del género <i>Agave</i> en Oaxaca.....	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Región de estudio y sitios de muestreo.....	18
Muestreo de suelo y raíces de las plantas de <i>Agave</i>	19
Caracterización físico-química del suelo.....	20
Longitud del micelio extraradical (MER).....	21
Porcentaje de colonización en la raíz.....	21
Potencial micorrízico.....	22
Recuperación y conteo de esporas.....	22
Identificación de las especies de HMA.....	23
Análisis estadístico.....	23
RESULTADOS	26
Parámetros del suelo.....	26
Longitud del micelio extraradical (MER).....	26
Porcentaje de colonización en la raíz.....	28

Potencial micorrízico.....	39
Número de esporas.....	30
Correlación entre los componentes de la población micorrízica.....	32
Curvas de acumulación de especies.....	33
Composición.....	35
Estructura.....	39
Diversidad alfa.....	42
Diversidad beta.....	44
Correlación entre las variables del suelo y las variables biológicas.....	44
DISCUSIÓN.....	45
Longitud del micelio extraradical (MER).....	45
Porcentaje de colonización en la raíz.....	47
Potencial micorrízico.....	49
Número de esporas.....	50
Curvas de acumulación de especies.....	53
Composición.....	55
Estructura.....	58
Diversidad alfa.....	60
Diversidad beta.....	60
Efecto de los parámetros del suelo sobre los HMA.....	61
CONCLUSIONES.....	63
LITERATURA CITADA.....	65

RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son constituyentes esenciales de la microbiota natural del suelo, forman parte de la mayoría de los ecosistemas terrestres y se acepta que su abundancia, riqueza y diversidad influyen de forma determinante en el desarrollo y mantenimiento de las comunidades vegetales con las que viven asociados. Sin embargo, se conoce muy poco sobre el beneficio que estos microorganismos aportan a las comunidades silvestres de *Agave* que crecen en ecosistemas semiáridos. Por esta razón, en este trabajo se determinó y comparó la dinámica temporal de la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares y el potencial micorrízico en tres especies silvestres de *Agave* en diferentes sitios del distrito de Tlacolula, Oaxaca. Para ello, se tomaron muestras compuestas de suelo rizosférico y raíz de *A. potatorum*, *A. karwinski* y *A. marmorata* en julio y octubre de 2007, y enero y abril de 2008. Se determinó la longitud del micelio extraradical, el porcentaje de colonización, el potencial micorrízico, el número de esporas, la riqueza y diversidad de especies y algunas variables del suelo. Se observaron diferencias significativas en los valores promedio de las variables del suelo entre las especies de *Agave* y los sitios de muestreo. Se encontraron diferencias significativas en la longitud del micelio extraradical, el porcentaje de colonización, el potencial micorrízico y el número de esporas entre los meses y sitios de muestreo, pero no entre las especies de *Agave*. Se identificaron 25 morfoespecies de HMA pertenecientes a siete géneros y cinco familias. La composición y diversidad de especies varió significativamente entre las especies de *Agave*, meses de muestreo y sitios de estudio. La mayor riqueza y diversidad se encontraron en *A. potatorum* en el muestreo del mes de enero en el sitio San Juan del Río. El género *Glomus* fue el más frecuente, abundante y dominante. La similitud entre sitios fue alta por lo que la diversidad beta fue muy baja. Los parámetros del suelo tuvieron un efecto significativo sobre el potencial micorrízico. El alto potencial micorrízico y la gran riqueza de especies registrados en este trabajo enfatizan la necesidad de proteger la diversidad de HMA ya que pueden ser considerados a futuro para prácticas de manejo, debido a la creciente necesidad de mantener la diversidad y buen funcionamiento de los ecosistemas. Además, los resultados de la estructura indican que los HMA son un componente común e importante en las zonas semiáridas de Oaxaca, y que las esporas pequeñas pueden ser las mejor adaptadas a estos ecosistemas. Esto sugiere que los HMA pueden jugar un papel muy importante en el desarrollo y mantenimiento de la comunidad de *Agave* y por lo tanto no pueden ser ignorados en el manejo de estas comunidades vegetales, las cuales son muy importantes para la economía local y para el suministro de materiales usados por las comunidades rurales.

Palabras clave: Hongos micorrizógenos arbusculares, potencial micorrízico, diversidad, *Agave*, Oaxaca

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are essential constituents of the native soil microbiota, they are part of most terrestrial ecosystems is actually accepted that their abundance, richness and diversity have a decisive role in the development and maintenance of plant communities which are interacting with those partners. However, little is known about the benefits that these microorganisms contribute to the communities of wild Agave species growing in arid ecosystems. Therefore, in this work the temporal dynamics of the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhizal potential in three wild Agave species at three different sites in the district of Tlacolula, Oaxaca was determined and compared. To research this purpose rhizospheric soil and roots of *A. potatorum*, *A. karwinski* and *A. marmorata* in July and October 2007 and January and April 2008 were sampled. Length of extraradical mycelium, percentage of mycorrhizal colonization, mycorrhizal potential, spores number, richness and diversity of AMF species and soil physico chemical parameters were determined. Significant differences ($p < 0.05$) in the mean values of soil parameters for Agave species and for sampling sites were registered. Significant differences ($p < 0.05$) in the length of the extraradical mycelium, the percentage of colonization, the mycorrhizal potential and the spores number among the sampling sites and dates, but not among Agave species, were found. 25 morphospecies of AMF were determined belonging to seven genera and five families. Species composition and diversity varied significantly among the agave species sampling dates and study sites. The highest richness and diversity were found in *A. potatorum* rhizosphere in January in the San Juan del Río site. The genus *Glomus* was the most frequent, abundant and dominant. The similarity among sampling sites was high what it means that it was very low beta diversity. Some soil parameters had a significant effect on the mycorrhizal potential. The high mycorrhizal potential and species richness in this study emphasize the need to protect the diversity of AMF as they can be considered for future management practices, due to the increasing need to maintain diversity and proper ecosystems function. The results of the AMF structure indicate that these organisms are a common and important component in semi-arid areas of Oaxaca, and small spores might be better adapted to these ecosystems. This situation suggests that AMF can play an important role in the development and maintenance of the community of Agave and therefore they must not be ignored in the management of these plant communities, which are very important for the local economy and for the supply materials used by rural people.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, mycorrhizal potential, biodiversity, *Agave*, Oaxaca

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son el componente más importante de la rizósfera del suelo, están ampliamente distribuidos y se asocian simbióticamente con aproximadamente el 80% de las especies vegetales, ya sean cultivadas o silvestres (Rivera *et al.*, 2003; Hijri *et al.*, 2006; Dandan y Zhiwei, 2007; Lovera y Cuenca, 2007). Los HMA desarrollan múltiples funciones benéficas para la plantas entre las que destacan: aprovechamiento más eficiente de agua y nutrientes, mayor resistencia a las toxinas, incremento en la solubilización, absorción y transporte de elementos nutritivos esenciales, aumento en la tolerancia a condiciones abióticas adversas (sequía, salinidad, etc.), así como cierta protección contra patógenos radicales (Rivera *et al.*, 2003; Munkvold *et al.*, 2004).

Los HMA forman parte de la mayoría de los ecosistemas terrestres y se acepta que su diversidad influye de forma determinante en el desarrollo y mantenimiento de las comunidades vegetales con las que viven asociados (Azcón-Aguilar *et al.*, 2003; Jeffries *et al.*, 2003; Shi *et al.*, 2007). La diversidad de HMA tiene consecuencias ecológicas significativas porque las especies individuales y/o los consorcios micorrízicos tienen diferente potencial para promover el crecimiento vegetal y la adaptación a factores bióticos y abióticos adversos (Jeffries *et al.*, 2003; Sanders, 2003). Se reconoce que la composición y dinámica de la comunidad de HMA tiene un marcado impacto sobre la estructura, diversidad y productividad de las comunidades vegetales con las que se asocian tanto en ecosistemas naturales como agrícolas (van der Heijden *et al.*, 1998; Hijri *et al.*, 2006; Dandan y Zhiwei, 2007). Una disminución o pérdida del potencial micorrízico y de la diversidad morfológica y funcional de HMA puede tener efectos adversos sobre el establecimiento y funcionamiento de la comunidad vegetal (van der Heijden *et al.*, 1998; Burrows y Pflieger, 2002; Hart y Reader, 2002; Munkvold *et al.*, 2004).

En diversos estudios hechos en zonas áridas y semiáridas se ha observado que los HMA se asocian de manera importante con las comunidades vegetales (Camargo-Ricalde *et al.*, 2003; Aguilera-Gómez *et al.*, 2007), por lo que se sugiere que tienen un marcado impacto en la nutrición vegetal y en la tolerancia al estrés ambiental (Cui y Nobel, 1992; Collier,

2007). Sin embargo, se conoce muy poco sobre el beneficio potencial que pueden brindar los HMA a las comunidades silvestres de *Agave*.

Las especies de *Agave* conocidas comúnmente en México como “magueyes”, son plantas que crecen y se reproducen en una diversidad de climas y lugares donde predominan suelos no aptos para cultivos agrícolas poco tolerantes al estrés ambiental (Espinosa *et al.*, 2005). El *Agave* es considerado uno de los géneros de plantas más importantes del estado de Oaxaca desde el punto de vista cultural y económico; su presencia en casi todo el estado y su gran amplitud ecológica, hace que se desarrollen y diversifiquen diferentes formas, que permiten y explican el aprovechamiento de muchas especies por los habitantes de las zonas rurales (Palma, 1991; García-Mendoza, 2004).

En el estado de Oaxaca se han reportado 31 especies de *Agave*, de las cuales 11 son empleadas en la fabricación de mezcal (Palma, 1993, 1998), lo cual constituye una gran riqueza y oportunidad de aprovechamiento económico-productivo vinculado a su conservación. Sin embargo, en las últimas décadas se ha observado la preferencia de los productores por establecer plantaciones de maguey de la variedad local “espadín” (*Agave angustifolia* Haw.) para transformarlo en mezcal. Las demás especies de *Agave* silvestres y cultivados se emplean cada vez menos en la elaboración del mezcal, en algunos casos porque su población ha disminuido, lo cual hace más difícil su extracción, además que por no haber desarrollado prácticas ni tecnología para su propagación, algunos de estos magueyes pueden considerarse en peligro de extinción (Chagoya, 2004).

En una revisión hecha por Wang y Qiu (2006) sobre la distribución y evolución de las micorrizas en plantas terrestres reportaron que *Agave americana*, *A. datylio*, *A. deserti*, *A. marmorata* y *A. salmiana* forman micorriza arbuscular. Por otro lado Gai *et al.* (2006) encontraron que *A. sisalana* forma asociación con HMA. Cui y Nobel (1992) reportaron en *A. deserti* un porcentaje de colonización que varió de 8.5 a 10.5 en campo abierto, sin embargo, bajo condiciones de invernadero alcanzó una colonización de 64%. Carrillo-García *et al.* (1999) encontraron que la proporción de la longitud de la raíz colonizada por

HMA en *A. datylio* varió de 10 a 40% pero, el número de esporas fue prácticamente nulo. En *A. marmorata* y *A. salmiana*, Camargo-Ricalde *et al.* (2003) reportaron un porcentaje de colonización de 11 a 20%. Por otro lado Tao *et al.* (2004) y Tao y Zhiwei (2005) reportaron que *A. americana* presenta micorrización arbuscular y encontraron una densidad de esporas que fluctuó de 240 a 525 en 100 g de suelo seco.

En Oaxaca, para plantaciones de *A. angustifolia*, Robles *et al.* (2007) reportaron la presencia de colonización micorrízica arbuscular en un intervalo de 26 a 73%, un número de esporas que varió de 800 a 1800 en 50 g de suelo seco y un número más probable (NMP) de propágulos micorrízicos arbusculares viables de 1.2 a 122 por gramo de suelo.

En estudios sobre riqueza y diversidad de HMA hechos en zonas áridas y semiáridas de México, Pezzani *et al.* (2006) en un mosaico de dos fases en el Desierto de Chihuahua, encontraron 25 morfoespecies de HMA y mencionaron que la riqueza de esporas, al igual que su abundancia, cambian dependiendo de la zona de muestreo. Aguilera-Gómez *et al.* (2007), en una comunidad vegetal del Desierto de Sonora, reportaron nueve especies de HMA, seis pertenecientes a la familia Glomaceae y tres a Gigasporaceae. Por su parte, García-Sánchez *et al.* (2007) registraron ocho especies de HMA en *A. lechuguilla*, *A. striata* y *A. salmiana*, la mayoría de las cuales fueron del género *Glomus*. Además, reportaron un porcentaje de colonización de 18 a 44, y número de esporas de 0 a 244 en 100 g de suelo⁻¹. En el caso del estado de Oaxaca, Robles *et al.* (2006), reportaron en los Valles Centrales para *A. angustifolia*, 15 morfoespecies de HMA; mientras que Guadarrama-Chávez *et al.* (2007), para la región de Nizanda reportaron 25 especies y 7 géneros, siendo *Glomus* el más abundante.

En otros estudios sobre riqueza y diversidad de HMA hechos en México, Allen *et al.* (1998) en un bosque tropical caducifolio, reportaron 15 especies, 11 de las cuales fueron encontradas en la estación de lluvias. El género más abundante y frecuente reportado por estos autores fue *Glomus*. Por otro lado, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999), encontraron un total de 16 morfotipos de HMA, siendo *Glomus* el género más abundante,

además mencionaron que el número de especies y de esporas fue mayor en la estación de secas y que éstas disminuyen significativamente en la época de lluvias. Varela y Trejo (2001) mencionaron que la diversidad de HMA que se ha reportado en México es baja, ya que sólo se han encontrado 44 especies que se han registrado en 11 estados de la República y con excepción del estado de Tlaxcala, las exploraciones han sido esporádicas, la mayoría de las especies de HMA que se conocen en México provienen de sistemas agrícolas y sólo siete han sido registradas en ambientes naturales.

Debido a la función ecológica tan importante que desempeñan las asociaciones de MA, a los pocos estudios de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular hechos en *Agaves* y en general en la Republica Mexicana, y a que la mayoría de esta información proviene de sistemas agrícolas y cultivos anuales, en esta investigación se planteó determinar y comparar la dinámica temporal de la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares y el potencial micorrízico en suelos donde crecen diferentes especies silvestres de *Agave* en Oaxaca, México.

OBJETIVO GENERAL

Determinar y comparar la dinámica temporal de la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares y el potencial micorrízico en tres especies silvestres de *Agave* en diferentes sitios del distrito de Tlacolula, Oaxaca.

Objetivos particulares

- Identificar a nivel de morfoespecies los hongos micorrízicos arbusculares encontrados en la rizósfera de *A. potatorum*, *A. marmorata* y *A. karwinski*
- Comparar la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en *A. potatorum*, *A. marmorata* y *A. karwinski*
- Determinar la dinámica temporal y espacial de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico
- Conocer el efecto que tienen algunos parámetros del suelo sobre la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares y el potencial micorrízico en *A. potatorum*, *A. marmorata* y *A. karwinski*

REVISIÓN DE LITERATURA

Microorganismos en los ecosistemas terrestres

En los ecosistemas terrestres los microorganismos son esenciales para el crecimiento y supervivencia de las comunidades vegetales y animales, y determinan en gran parte la productividad potencial dentro de un ecosistema. Esto se debe a que juegan un papel clave en la producción y transformación de diferentes compuestos que son benéficos para las plantas con las que se asocian (Atlas y Bartha, 2002). La importancia de los microorganismos también se debe a su ubicuidad, capacidades metabólicas diversas y altas tasas de actividad enzimática (Rheinheimer, 1987; Atlas y Bartha, 2002).

Los microorganismos del suelo también juegan un papel muy importante en los ciclos biogeoquímicos y mantienen la calidad del suelo. En particular, la actividad microbiana en la rizósfera es el factor más importante que controla y determina la disponibilidad de nutrientes para las plantas y tiene una influencia significativa sobre la estabilidad y productividad vegetal (Jeffries *et al.*, 2003).

Dentro de los diferentes grupos de microorganismos presentes en la zona rizosférica, existen tres grupos benéficos que son cruciales para el buen funcionamiento de los ecosistemas terrestres: las bacterias fijadoras de nitrógeno, las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal y los hongos formadores de micorriza (Alexander, 1980).

Micorrizas

Las micorrizas son asociaciones mutualistas que se establecen entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas. En dicha asociación ambos simbioses se benefician y participan activamente en el transporte y absorción de nutrientes, influyendo de esta manera tanto en la estructura como en la estabilidad de las comunidades vegetales (Brundrett *et al.*, 1996; Rivera *et al.*, 2003). En la asociación el hongo coloniza biotróficamente la corteza de la raíz sin causar daño a la planta, llegando a ser, fisiológica y morfológicamente, parte de dicho órgano. A su vez, la planta hospedera proporciona al hongo simbionte (heterótrofo) compuestos carbonados procedentes de la fotosíntesis y un hábitat ecológico protegido (Molina *et al.*, 2005).

Las asociaciones micorrízicas desarrollan múltiples funciones importantes para el hospedero, de las que se pueden destacar las siguientes: promueven el crecimiento, desarrollo y nutrición vegetal, mejoran su tolerancia frente al estrés hídrico y a agentes patógenos, facilitan la adaptación a suelos salinos y contribuyen a disminuir el proceso de erosión (Brundrett *et al.*, 1996; Rivera *et al.*, 2003). De acuerdo con Alarcón y Ferrera-Cerrato (1999), las funciones micorrízicas están determinadas por la actividad del micelio externo del hongo, ya que éste posee una alta capacidad de absorción de los nutrientes del suelo mediante la extensa red de hifas que pueda generar; de este modo, la actividad del micelio ayuda a la raíz en situaciones de estrés.

La simbiosis micorrízica es un componente clave que determina la productividad y diversidad vegetal en un ecosistema natural y es raro encontrar una situación donde la presencia de esta asociación no tenga una importancia ecológica (Jeffries *et al.*, 2003).

Tipos de micorrizas

Existe una gran diversidad en la morfología y fisiología de las asociaciones micorrízicas. De acuerdo con Rivera *et al.* (2003), existen tres tipos de asociaciones micorrízicas vigentes, considerando sus características morfo-anatómicas y ultraestructurales: ectomicorrizas, ectendomicorrizas y endomicorrizas.

En las **ectomicorrizas** el hongo se desarrolla en los espacios intercelulares de la corteza radical, no penetran dentro de las células, sino que forman la llamada red de Hartig. Penetran la endodermis de la raíz y se aprecian a simple vista debido a la típica capa o manto de hifas que tejen alrededor de las raíces que colonizan. Pérez (2001) menciona que esta asociación se da en aproximadamente el 3% de las especies vegetales.

En las **ectendomicorrizas** ocurren penetraciones intracelulares y desarrollo de manto típicos de especies como el madroño y la guayaba (Pérez, 2001). Por otro lado Rivera *et al.*, (2003) mencionan que las ectendomicorrizas presentan características intermedias comunes a las ecto y endomicorrizas, y se encuentran restringidas a un pequeño grupo de especies vegetales y fúngicas.

Por último, las **endomycorrizas** no son detectadas visiblemente, forman una red externa de hifas menos profusa que la anterior. Se propagan a través de las raíces y penetran al interior de las células corticales sin llegar a colonizar la endodermis. Este grupo es el más difundido en las plantas y está dividido en varios subtipos, de los cuales el más representativo e importante es el arbuscular, cuyos protagonistas fúngicos pertenecen al Phylum Glomeromycota (Schüssler *et al.*, 2001) y son objeto de la investigación del presente trabajo.

Micorriza arbuscular

De todos los tipos de micorriza, la arbuscular es la más extendida en la naturaleza (Allen, 1996); ya que esta asociación la presentan aproximadamente el 80-90% de las plantas, pertenecientes a casi todas las familias botánicas (Pérez, 2001).

Los HMA son simbioses biótrosos obligados, puesto que sólo pueden completar su ciclo de vida cuando colonizan las raíces de la planta hospedera (Pérez, 2001).

Durante la colonización y distribución del hongo en las raíces ocurren las siguientes modificaciones fisiológicas: incremento de la actividad nuclear y de la masa citoplasmática, generación de nuevos organelos y del grado de vacuolación de las células corticales, aumento de la diferenciación de los tejidos vasculares, aumento de la tasa fotosintética, síntesis de proteínas, clorofila, sustancias de crecimiento y metabolitos secundarios, activación de los sistemas enzimáticos y favorecimiento de la absorción y translocación de nutrientes y agua (Rivera *et al.*, 2003).

Importancia de los HMA

Los HMA forman parte de la mayoría de los ecosistemas terrestres y se acepta que su diversidad influye de forma determinante en las comunidades vegetales con las que viven asociados (Jeffries *et al.*, 2003). Una disminución de la riqueza y abundancia de las poblaciones de los hongos micorrizógenos o una disminución en su diversidad funcional puede tener efectos adversos sobre la comunidad vegetal (van der Heijden *et al.*, 1998; Burrows y Pflieger, 2002).

Los hongos MA desarrollan múltiples funciones, entre las que destacan: un aprovechamiento más eficiente de agua y nutrientes para el hospedero por el aumento en el volumen de suelo explorado, una mayor resistencia a las toxinas, incremento en la translocación y solubilización de elementos nutritivos esenciales, aumento en la tolerancia a condiciones abióticas adversas (sequía, salinidad, etc.), así como cierta protección contra patógenos radicales (Rivera *et al.*, 2003), por lo tanto favorecen el crecimiento, el desarrollo y la nutrición vegetal (Molina *et al.*, 2005). El beneficio no sólo se debe al establecimiento de los hongos en el sistema radical, si no también a factores edáficos y ambientales (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999; Oliveira y Oliveira, 2005).

Se ha observado que la estimulación del crecimiento de las plantas por los hongos micorrízicos esta acompañada generalmente por un incremento en el contenido y la concentración de algunos nutrientes en los tejidos vegetales. La absorción de los nutrientes por las raíces va a depender fundamentalmente de la llegada de los mismos a la superficie de la raíz y de su ritmo de translocación por el sistema radical. Por otro lado, la llegada de los nutrientes 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 del ritmo de desplazamiento hacia la superficie de la raíz (Gianinazzi-Pearson y Azcón-Aguilar, 1991).

Variación temporal de los HMA y el potencial micorrízico

La variabilidad espacial y temporal en la calidad, cantidad y disponibilidad de los recursos naturales se debe en gran medida a la variación y distribución de los microorganismos del suelo (Atlas y Bartha, 2002).

Influencia de los parámetros de suelo sobre los HMA

Se ha observado que los patrones poblacionales y la diversidad de los HMA son fuertemente afectados por varios factores como: las propiedades del suelo, las condiciones ambientales, la especie de planta hospedera y las prácticas agrícolas, en el caso de los cultivos (Lugo y Cabello, 2002; Chaurasia *et al.*, 2005). Por otro lado Jeffries *et al.* (2003), menciona que el cambio climático, la contaminación, los metales pesados y las relaciones

bióticas con otros microorganismos del suelo influyen el desarrollo de la asociación micorrízica.

De acuerdo con Oliveira y Oliveira (2005), la precipitación tiene un efecto positivo sobre la densidad de esporas, pero no en el porcentaje de colonización. Además, estos autores observaron que el contenido de humedad en el suelo tiene un efecto positivo sobre el número de esporas y en la colonización por HMA. Por otro lado, Panwar y Tarafdar (2006 a, b) reportan que el pH del suelo afecta positivamente la densidad de esporas, pero el contenido de fósforo aprovechable tiene un efecto negativo sobre éstas. También observaron una relación positiva entre el porcentaje de colonización y el contenido de carbono orgánico.

Potencial micorrízico

Se ha observado que el número de esporas y el porcentaje de colonización de la raíz por HMA varían espacial y temporalmente. A este respecto, Lugo y Cabello (2002) reportaron una densidad de esporas que varió de 8 a 4083 esporas en 100 g^{-1} de suelo, con cambios significativos entre las estaciones del año. En general, estos autores encontraron altos valores en otoño, los cuales decrecieron en verano.

Azcón-Aguilar *et al.* (2003), reportaron que el porcentaje de colonización, el número de esporas y la longitud del micelio extraradical variaron entre $0.71- 2.28 \text{ cm g}^{-1}$ peso seco, $49-151$ esporas en 100 g^{-1} de suelo y $1.67-2.64 \text{ m g}^{-1}$ respectivamente. Además, mencionaron que el grado de colonización y la densidad de esporas variaron de acuerdo a la fenología de la planta hospedera. También determinaron mediante un análisis de regresión que el propágulo micorrízico arbuscular más estrechamente relacionado con el potencial de inóculo para las plantas estudiadas es el micelio extraradical

Chaurasia *et al.* (2005), reportaron un porcentaje de colonización que varió de 28 a 42%. El número de esporas reportado fue de 128 a 208 esporas en 100 g^{-1} de suelo, y no encontraron una correlación entre el porcentaje de colonización y la densidad de esporas. Por otro lado,

el número de especies HMA asociados con la rizósfera de las especies vegetales muestran una limitada correlación con la colonización micorrízica.

Oliveira y Oliveira (2005), mencionan que *Paullinia cupana* y *Theobroma grandiflorum* exhiben un intervalo de colonización de 12.8% a 28.4% y que éste cambia significativamente dependiendo de la época del año. El número de esporas encontrado en la rizósfera de ambas especies varió de 120 a 723 esporas en 100 g⁻¹ de suelo y presentó diferencias significativas entre las fechas de muestreo, encontrándose los valores más altos en la estación de lluvias.

Panwar y Tarafdar (2006 a), encontraron que el número de vesículas, árbusculos, hifas y el porcentaje de colonización difieren significativamente entre los periodos de muestreo; el porcentaje de colonización fue más alto durante la estación de lluvias y disminuyó durante la estación de verano. La infección arbuscular e hifal mostró el mismo patrón, pero la abundancia de las vesículas tiene un patrón diferente. La densidad de esporas reportada por estos autores en *Mitragyna parvifolia* varió de 92 a 147 esporas en 100 g⁻¹ de suelo, encontrando un número significativamente más alto en la estación de verano, el cual decrece en el invierno y en la estación de lluvias.

Panwar y Tarafdar (2006 b), en una comunidad de especies medicinales en peligro de extinción, reportaron que el porcentaje de colonización varió considerablemente entre las especies vegetales (38 a 66%). La densidad de esporas fue relativamente baja y varió de 84 a 147 esporas en 100 g⁻¹ de suelo, y no se observó una correlación entre éstas y el porcentaje de colonización.

Con respecto a los estudios realizados en plantas de *Agave*, Carrillo-García *et al.* (1999), encontraron un porcentaje de colonización medio en la raíces (10-40%) de *Agave datylio*, pero el número de esporas fue prácticamente nulo. En *A. marmorata* y *A. salmiana*, Camargo-Ricalde *et al.* (2003), reportaron un porcentaje de colonización de 11 a 20%, sin embargo, estos autores mencionan que es necesario hacer más estudios y en diferentes tiempos ya que el porcentaje de colonización cambia dependiendo de la época del año; en este estudio las muestras fueron tomadas en época de secas. Por otro lado, Tao *et al.* (2004)

y Tao y Zhiwei (2005), reportaron que *A. americana* presenta micorrización y una densidad de esporas promedio de 525 en 100 g⁻¹ de suelo. En una revisión exhaustiva hecha por Wang y Qiu (2006), sobre la distribución y evolución de las micorrizas en plantas terrestres reportaron que *A. americana*, *A. datylio*, *A. deserti*, *A. marmorata* y *A. salmiana*, forman micorriza arbuscular.

Riqueza de especies y diversidad de HMA

La diversidad de hongos es considerada una de las más abundantes dentro de los grupos de organismos que forman los seres vivos (Johansson *et al.*, 2004). La contribución de los hongos micorrízicos a la diversidad de los ecosistemas ha recibido muy poca atención a pesar de su amplia distribución (Rivera *et al.*, 2003) y del conocido papel que juegan en su funcionamiento (van der Heijden *et al.*, 1998).

La diversidad HMA tiene consecuencias ecológicas significativas porque las especies individuales y/o los consorcios micorrízicos tienen diferente potencial para promover el crecimiento vegetal y la adaptación a factores bióticos y abióticos adversos (Jeffries *et al.*, 2003; Sanders, 2003). Así, la composición y dinámica poblacional tienen un marcado impacto sobre la estructura, diversidad y productividad de las comunidades vegetales con las que se asocian tanto en ecosistemas naturales como agrícolas (van der Heijden *et al.*, 1998; Hijri *et al.*, 2006; Dandan y Zhiwei, 2007).

Estudios sobre diversidad de HMA

Lugo y Cabello (2002) y Azcón-Aguilar *et al.* (2003), encontraron mayor diversidad de hongos en primavera y verano, y ésta varió dependiendo de la planta hospedera y de su tipo de metabolismo. Aunado a esto, Chaurasia *et al.* (2005), encontraron un total de 16 morfotipos de los cuales 8 se identificaron a nivel de especie; el género más abundante fue *Glomus*, seguido de *Gigaspora* y *Scutellospora*.

Panwar y Tarafdar (2006 a), reportaron en *Mitragyna parvifolia* un total de 15 especies de HMA, *Glomus fasciculatum* fue la especie dominante seguida por *G. mosseae*;

Acaulospora sporocarpa fue la menos frecuente. El género *Glomus* fue el que presentó el mayor número de esporas y riqueza de especies.

Panwar y Tarafdar (2006 b), identificaron en una comunidad de especies medicinales en peligro de extinción ocho especies de HMA. Las especies del género *Glomus* fueron las más abundantes y abarcan más del 50% de los aislados totales seguido por *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Gigaspora* y *Paraglomus*.

También se ha observado que la diversidad y frecuencia de las especies de HMA varía espacialmente (Oliveira y Oliveira 2005; Shi *et al.*, 2007; Chaurasia *et al.*, 2005). Lugo y Cabello (2002), Azcón-Aguilar *et al.* (2003) y Oliveira y Oliveira (2005), reportaron una diversidad de especies de HMA que se agrupa principalmente en cinco géneros, siendo *Glomus* el más frecuente y abundante

Dandan y Zhiwei (2007), encontraron una correlación positiva entre la abundancia relativa y la frecuencia de aislamiento de las especies de HMA, y al parecer las especies que producen más esporas usualmente tienen una distribución más amplia y las especies con una distribución geográfica pequeña producen pocas esporas. También reportaron que algunas especies con una abundancia relativa baja están ampliamente distribuidas (alta frecuencia relativa de aislamiento). En contraste, algunas especies que presentaron una alta tasa de esporulación tienen una frecuencia de aislamiento baja. Por lo tanto es importante considerar la capacidad de propagación y esporulación de los HMA para determinar la dominancia en la comunidad.

Shi *et al.* (2007), reportaron en una comunidad de plantas efímeras un total de 54 taxa de HMA representados en 5 géneros, *Glomus* y *Acaulospora* fueron los más frecuentes y abundantes. *Glomus aggregatum* fue la especie más frecuente y *Glomus microaggregatum* la más abundante. También mencionaron que la riqueza de especies cambia dependiendo de la planta hospedera y de la estación del año.

En el caso de México, Allen *et al.* (1998), en un bosque tropical caducifolio, reportaron 15 especies, 11 de las cuales fueron encontradas en la estación de lluvias. Además la riqueza de especies cambió dependiendo de la planta hospedera. El género más abundante y frecuente reportado por estos autores fue *Glomus*. Por otro lado Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999), reportaron un total de 16 morfotipos diferentes de HMA, seis de los cuales fueron identificados a nivel de especie. *Glomus* fue el género más abundante, seguido de *Sclerocystis* (reconocido en las clasificaciones actuales como *Glomus*) *Acaulospora* y *Gigaspora*. En general, el mayor número de especies y de esporas fueron encontrados en la estación de secas y disminuyó significativamente en la época de lluvias.

En una recopilación sobre estudios de diversidad en México, Varela y Trejo (2001) mencionaron que la diversidad de hongos que se ha reportado es baja, ya que sólo se han encontrado 44 especies de HMA que se han registrado en 11 estados de la República y con excepción del estado de Tlaxcala, las exploraciones han sido bastante esporádicas y la mayoría de las especies de HMA que se conocen en México provienen de sistemas agrícolas y sólo siete han sido registradas en ambientes naturales.

López-Guerra (2006), en un estudio que realizó en sistemas de producción de *A. angustifolia* en el estado de Oaxaca, identificó 19 especies de HMA seis que corresponden al orden Glomerales y uno al orden Diversisporales. También reportó que la diversidad de HMA varía dependiendo del sitio de muestreo.

Aunque se han hecho estudios del estatus micorrízico en especies del género *Agave*, no se tienen reportes importantes sobre riqueza, abundancia y diversidad de HMA, ya que la mayoría de las revisiones que se han hecho en estas plantas solo se limitan en determinar la presencia o ausencia de micorriza y no se tienen reportes sobre otras variables como la longitud del micelio extraradical, el potencial micorrízico y la abundancia y diversidad de HMA en estas plantas.

La familia Agavaceae en México

La amplia diversidad de condiciones climáticas, topográficas y de tipos de vegetación presentes en el estado de Oaxaca, han determinado la existencia de una de las floras más ricas del país, calculada en unas 8,000 especies de plantas vasculares (Gracia-Mendoza *et al.*, 1994; Ortiz *et al.*, 2004).

En la familia Agavaceae se reconocen dos subfamilias: Agavoideae y Yuccoideae, nueve géneros y aproximadamente 330 especies. En México se encuentran las dos subfamilias, los nueve géneros y 225 especies, lo que representa el 76% de la familia. En ninguna de las 32 entidades federativas del país se han reportado los nueve géneros de la familia, pero en los estados de Querétaro, Jalisco, Puebla y Oaxaca están representados seis de los nueve géneros de la familia. Este último estado es el más rico, ya que alberga 58 especies que representan el 23% de las presentes en el país (García-Mendoza, 2004).

Generalidades del género *Agave*

Las plantas del género *Agave* crecen y se reproducen en una diversidad de climas donde predominan suelos someros, infértiles y secos, no aptos para cultivos agrícolas (Espinosa *et al.*, 2005; Alfaro *et al.*, 2007). El género *Agave* está caracterizado por plantas suculentas mono o policárpicas, perennes o multianuales; raíces fibrosas, duras, dispuestas radialmente a poca profundidad; tallos gruesos, simples, en ocasiones aéreos. Hojas simples dispuestas en roseta en la punta del tallo, largas, suculentas, fibrosas y con una espina terminal. Las flores están dispuestas en panículas yacemosas y/o espigas bracteadas. Las semillas son deltoides y negras (Palma, 1995).

El género *Agave* tiene aproximadamente 200 especies, de las cuales 150 (75%) se encuentran en México (García-Mendoza, 2004). El mayor número de especies se distribuye en la Altiplanicie Mexicana, específicamente en la mesa central y en la región cálida del sur de la misma, particularmente en los estados de Puebla y Morelos; el número de especies

disminuye hacia el sur del Istmo de Tehuantepec y se incrementa hacia el norte del país, sobre todo en los estados de Sonora y Chihuahua (Palma, 1993).

El género *Agave* en Oaxaca

El género *Agave* forma parte de la gran diversidad de especies con que cuenta el estado de Oaxaca, en donde, al igual que en otras regiones del país, estas plantas han jugado un papel importante en la vida de los pueblos desde tiempos inmemorables, de tal forma que se seleccionan y propagan las especies más utilizadas para satisfacer sus necesidades (Palma, 1991).

La distribución del género *Agave* en el estado de Oaxaca es heterogénea y dispersa en más del 80% del territorio oaxaqueño (Palma, 1993). Las únicas zonas donde no se han encontrado especies de este género, en forma natural, son en la estribación oriental de la Sierra Madre de Oaxaca y en la porción norte de la Sierra Atravesada (Palma, 1995).

En Oaxaca, Palma (1993, 1998), ha reportado 30 especies, cuatro variedades y tres formas, cinco de las cuales son endémicas al estado; de las especies restantes siete son de distribución restringida, es decir, que aparte de Oaxaca sólo se encuentran en otro estado del país. Los distritos con mayor número de especies son Huajuapán y Tlacolula, con 15 y 14 especies respectivamente, siguiéndoles en importancia Nochixtlán, con ocho especies. El resto de los distritos están representados por pocas especies (Palma, 1993).

Los tipos de vegetación donde crecen las especies de *Agave* en la entidad oaxaqueña son: bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino y matorral xerófilo, todos ellos caracterizados por sus bajas precipitaciones y temperaturas elevadas, aunque no es raro encontrar especies del género en ecosistemas húmedos y templados (Palma, 1993, 1995). El intervalo de altitud en que se distribuyen va desde el nivel del mar hasta elevaciones de 3,200 m snm (Palma, 1995).

Importancia del género *Agave* en Oaxaca

El *Agave* es considerado uno de los géneros de plantas más importante del estado de Oaxaca desde el punto de vista cultural y económico; su presencia en casi todo el estado y su gran amplitud ecológica, hace que se desarrollen y diversifiquen diferentes formas y también permite el aprovechamiento de muchas especies (Palma, 1991; García-Mendoza, 2004). El aprovechamiento abarca una amplia gama de categorías, pero sobresale su empleo como fuente de fibras duras, medicina, alimento, forraje, extracción de jugos para la preparación de bebidas fermentadas como el pulque y sobre todo destilación del mezcal (García-Mendoza, 2004).

De las 58 especies de Agavaceae identificadas en el estado de Oaxaca, 11 corresponden a magueyes mezcaleros, lo cual constituye una gran riqueza y oportunidad de aprovechamiento productivo vinculado con su conservación (Palma 1993, 1998). Sin embargo, en las últimas décadas se ha observado la preferencia de los productores por establecer plantaciones de maguey “espadín” (*Agave angustifolia* Haw.)(Chagoya, 2004).

La industria del mezcal es una de las actividades más importantes y representativas del estado de Oaxaca, la cual genera empleos y divisas que pueden ayudar a que se mejore la calidad de vida de la población, pues se considera al estado como uno de los más pobres y marginados del país (Ramales y Martín, 2004). La obtención de mezcal implica 11 especies de *Agave* silvestres o cultivadas (Palma 1993, 1998), siendo el “Espadín” (*A. angustifolia* Haw.) la más importante.

Aunque se produce mezcal en gran parte del estado, la mayor producción se obtiene en la “región del mezcal”, zona localizada en los Valles Centrales y en la Sierra Sur (Espinosa *et al.*, 2005). La región del mezcal se compone de siete distritos, en los que existen 131 municipios con una población de 490,745 habitantes, esto es, el 14.3 % de la población total del estado. Los distritos de Tlacolula y Miahuatlán, representan el 47% (230,438 habitantes) de la población total de la región del mezcal, el distrito de Yautepec sólo representa el 6.7% (Chagoya, 2004).

MATERIALES Y MÉTODOS

Región de estudio y sitios de muestreo

Tlacolula es uno de los distritos donde se ha reportado un mayor número de especies de *Agave* y es la región de estudio para este trabajo; se localiza en los de Valles Centrales, limita al norte con los distritos de Ixtlán, Villa Alta y Zacatepec Mixe, al sur con Miahuatlán, al este con Yautepec y al oeste con Centro, Ejutla y Ocotlan (Figura 1).

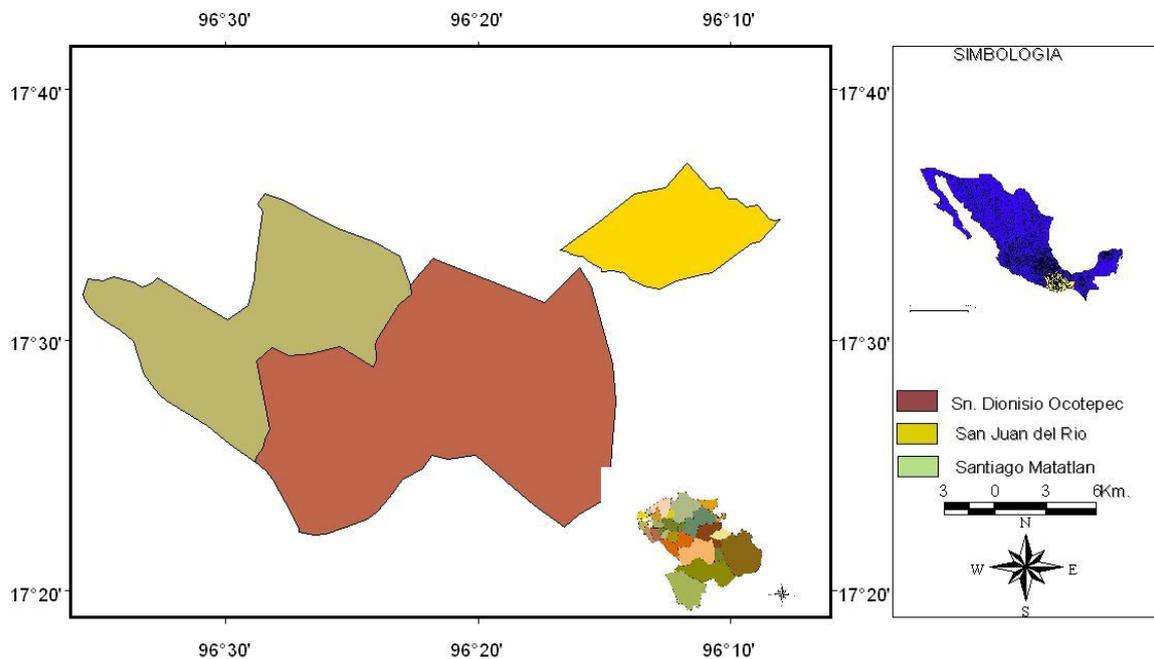


Figura.1.- Localización del área de estudio

El clima que predomina en el distrito es semicálido, con una temperatura media anual que oscila entre los 17.1°C y los 26.2°C y una precipitación pluvial que va de los 460.8 a los 1409 mm. El régimen de lluvias es de junio a septiembre. La mayor parte de los municipios de este distrito tienen suelos del tipo cambisol cálcico, esto es, suelos sometidos a un proceso de intemperización, lo que les da mayor o menor oxidación y por ende diferente color y consistencia.

Se establecieron tres sitios de muestreo en el distrito de Tlacolula (Figura 1). Las características de cada uno de estos sitios se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1.- Descripción de los sitios de estudio

Sitio de muestreo	Localización	Altitud	Precipitación anual	Tipo de vegetación
San Juan del Río	16°53'59'' N 96°11'41'' W	1680	561.2 mm	Selva baja caducifolia, bosque de encino, pastizal inducido
Santiago Matatlan	16°35'56'' N 96°48'49'' W	1980	590.1 mm	Pastizal inducido, selva baja caducifolia, bosque de encino, bosque de pino-encino
San Dionisio Ocoatepec	16°48'20'' N 96°19'01'' W	1720	561.4 mm	Pastizal inducido, selva baja caducifolia, bosque de encino, bosque de pino-encino

En los sitios de muestreo que se establecieron se tomaron muestras de las diferentes especies de *Agave*, en los meses de julio y octubre de 2007 (época de lluvias) y enero y abril de 2008 (época de estiaje) (Tabla 2).

Muestreo de suelo y raíces de las plantas de *Agave*

Para determinar el potencial micorrízico, el porcentaje de colonización de la raíz, el número de esporas y la longitud de micelio extraradical, se tomaron muestras de suelo y raíz de cinco individuos de la misma especie de una población aproximada de 20 individuos, los cuales fueron seleccionados con base en su tamaño en cada sitio. Para las muestras de suelo se tomó una submuestra de un 500 g en cada punto cardinal de los individuos a una profundidad de 15-20 cm, las cuales fueron mezcladas para obtener muestras compuestas por individuo que se depositaron en una bolsa de polietileno. Las muestras se llevaron al laboratorio y se refrigeraron a 4°C hasta su posterior análisis. Las raíces fueron recuperadas de las muestras de suelo tomadas previamente; para asegurarnos que las raíces fueran de las

plantas de *Agave* se seleccionaron solo aquellas que presentaban una pigmentación rojiza característica de las raíces de estas plantas (observación personal).

Tabla 2.- Diseño de muestreo

Sitio de muestreo	Especie de <i>Agave</i>	Mes de muestreo
San Dionisio Ocotepec (SDO)	<i>A. potatorum</i> (AP)	julio (j)
	<i>A. karwinski</i> (AK)	octubre (o)
	<i>A. marmorata</i> (AM)	enero (e)
		abril (a)
San Juan del Río (SJR)	<i>A. potatorum</i> (AP)	julio (j)
	<i>A. marmorata</i> (AM)	octubre (o)
		enero (e)
		abril (a)
Santiago Matatlan (SM)	<i>A. potatorum</i> (AP)	julio (j)
	<i>A. karwinski</i> (AK)	octubre (o)
		enero (e)
		abril (a)

Evaluación de variables

Parámetros del suelo

En cada una de las muestras de suelo se realizaron análisis de parámetros físicos y químicos: pH, textura, conductividad eléctrica, materia orgánica, fósforo extraíble, nitrógeno inorgánico y agregados hidroestables. El pH se midió usando un potenciómetro, la textura se determinó a través del método de Bouyoucos, la conductividad con un conductímetro, la materia orgánica por el método de Walkey y Black, la concentración de fósforo extraíble por el método de Bray y Kurtz y la determinación de nitrógeno inorgánico extraíble con el procedimiento micro-Kjeldahl (NOM-021-RECNAT-2000). Todas estas determinaciones se hicieron sólo para el primer muestreo (julio 2007), ya que se sabe que los parámetros del suelo no cambian en el corto plazo.

Todos los análisis que se describen a continuación se hicieron para las cuatro fechas de muestreo y para las tres especies de *Agave*.

Determinación de la longitud del micelio extraradical

Se realizó utilizando la técnica del gel semisólido y cuantificación por el método de intersección de cuadrantes, por observación en microscopio estereoscópico de una alícuota de la suspensión del suelo colocada en una caja de Petri (Robles, 1999). Para esto fue necesario tomar un submuestra de 1 g de suelo previamente secado al aire, el cual se colocó en un matraz Erlenmeyer de 250 mL, se le agregaron 5 mL de una solución de hexametáfosfato sódico. Esta solución ayudó a que se dispersaran los agregados del suelo que estaban unidos a las fracciones de hifas, las cuales fueron teñidas con azul de tripano al 0.05%. Para eliminar las fracciones más finas del suelo la mezcla resultante se pasó por tamices con diferente luz de malla (74 μm y 44 μm), el material retenido en los tamices fue depositado nuevamente en matraces a los cuales se les agregó agar bacteriológico y agua destilada; se calentó a baño maría con agitación constante para disolver el agar y durante la agitación se tomó una alícuota de 10 mL que fue colocada y distribuida homogéneamente en una caja de Petri, después de que éste se solidificó se observó al microscopio estereoscópico colocando en la base de la placa una rejilla cuadrículada (0.5 cm). Se contaron las intersecciones hifa-línea y se transformaron a longitud de micelio por unidad de peso de suelo utilizando la fórmula de Newman (1966):

$$R = \frac{AN}{2H}$$

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

A= área de la placa

N= número de intersecciones hifa-línea

H= longitud total de líneas sobre las que se cuenta

Porcentaje de colonización en la raíz

Se determinó mediante el método de Brundrett *et al.* (1996). En el laboratorio las raíces frescas fueron lavadas para quitarles los residuos de suelo y aclaradas en una solución de KOH al 10% a temperatura ambiente durante 24 hrs., posteriormente las raíces se lavaron nuevamente con agua corriente y se cortaron en segmentos de 0.5 a 1.0 cm de longitud, fueron teñidas con azul de tripano al 0.05% y se enjuagaron con ácido láctico al 50% para eliminar el exceso de colorante, posteriormente para la determinación del porcentaje de

colonización se montaron laminillas con 25 raíces, las cuales fueron observadas bajo un microscopio compuesto para cuantificar el número de raíces colonizadas y transformarlo a % de colonización mediante la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de colonización} = \text{número de raíces colonizadas} / \text{número total de raíces revisadas} \times 100$$

Determinación del potencial micorrízico

Debido a que los HMA son biótrofos estrictos, para poder determinar la viabilidad de estos fue necesario utilizar plantas trampa. La técnica del número más probable (NMP) se utilizó para determinar el número de propágulos micorrízicos viables; se hicieron diluciones al cuarto (75 g de suelo estéril y 25 g de suelo a evaluar) hasta la dilución $1/4^6$. De cada una de las diluciones se hicieron 5 replicas, las cuales fueron colocadas en vasos previamente desinfectados con alcohol y se procedió a sembrar con semillas de sorgo, obteniéndose de esta manera el número de propágulos capaces de formar colonización en la muestra original. Los tratamientos se mantuvieron a temperatura ambiente durante ocho semanas. Las plantas se cosecharon después de transcurridas este tiempo y se determinó la presencia de colonización micorrízica como se hizo para el porcentaje de colonización. La presencia de al menos un punto de entrada o inicio de colonización de la raíz se considero como un registro positivo.

Recuperación y conteo de esporas

La recuperación y conteo de esporas se realizó por el método de tamizado húmedo y decantación seguida de centrifugación en una solución de sacarosa, modificado de Brundett *et al.* (1996). Para esto se pesaron 50 g de suelo secado al aire libre que fue colocado en un recipiente de cristal de aproximadamente 1 L de capacidad, al que se le agregó agua, se agito vigorosamente, se dejó reposar durante 35 segundos y se decanto en dos tamices con diferente luz de malla (177 μm y 63 μm), esto se repitió por cinco veces. El contenido del primer tamiz (177 μm) fue recuperado íntegro y se colocó en una caja de Petri, el material retenido en el segundo tamiz fue colocado en tubos de centrifuga que contienen agua destilada y se centrifugaron a 1800 rpm durante cinco minutos, posteriormente se decantó el sobrenadante, a los residuos se les agregó una solución de sacarosa al 44% y se les dió un pulso de centrifugaron a 1800 rpm, se decantó el sobrenadante en un tamiz de apertura

de malla muy fina (40 μ), el cual fue lavado con abundante agua para retirar el excedente de la solución de sacarosa, posteriormente la muestra obtenida en el tamiz se colocó en una caja de Petri. Las dos cajas de Petri obtenidas se revisaron bajo un estereoscopio y se separaron todas las esporas presentes, las cuales fueron montadas en una laminilla permanente utilizando alcohol polivinílico ácido-láctico-glicerol (PVLG) y PVLG con reactivo de Melzer en una proporción 1:5.

Identificación de las especies

Sólo las esporas que estaban intactas y saludables se cuantificaron, y se observó su consistencia, arreglo y ornamentación, así como la reacción al Melzer de los estratos de la pared de las esporas. Las esporas fueron observadas con un microscopio con contraste de interferencia de Nomarski, Nikon Optiphot II, con reglilla micrométrica acoplada al ocular. La determinación de las especies se realizó considerando descripciones especializadas de las especies de los diferentes géneros y la información del International Collection of Vesicular and Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (<http://invam.caf.wve.edu/>) de los Estados Unidos y de la página electrónica del Prof. Janusz Blaszowski del Departamento de Agronomía de la Universidad de Szczecin, Polonia (<http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/>). Además, se contó con la ayuda de la M. en C. Laura Hernández Cuevas especialista en sistemática de HMA.

Análisis estadístico

Para saber si el número de muestras de suelo colectadas en: las especies de *Agave*, meses de muestreo y sitios de muestreo, representaban satisfactoriamente la composición de la comunidad de HMA se hicieron curvas de acumulación de especies. Las curvas se obtuvieron mediante una matriz de presencia-ausencia de las especies, la cual se aleatorizó 100 veces para eliminar el efecto en que ingresan los datos en la construcción de las curvas con el programa EstimateS versión 8.0.0. Las curvas de acumulación fueron construidas con el programa Species Accumulation usando los modelos asintóticos de Clench y de Dependencia Lineal mediante las siguientes formulas:

Clench

$$S(t)=a*t/(1+b*t)$$

Dependencia Lineal

$$S(t)=(a/b)(1-\exp-b*t)$$

En ambas funciones: **S (t)** es el cambio de la riqueza específica conforme al esfuerzo de colecta, **t** es el esfuerzo de colecta, **a** es la ordenada al origen que representa la tasa de incremento de las especies al inicio del muestreo y **b** es la pendiente de la curva y representa la acumulación de las especies (Jiménez-Valverde y Hortal, 2000).

Las medidas ecológicas para describir la estructura de la comunidad de HMA incluyen: densidad de esporas, riqueza de especies, abundancia relativa, frecuencia de aislamiento, índice de diversidad, equitatividad e índice de dominancia (Tabla 3). La densidad de las esporas refleja la biomasa de las especies de HMA. La abundancia relativa indica la capacidad de esporulación de cada una de las especies de HMA. La frecuencia de aislamiento refleja el grado de distribución de una especie de HMA en un ecosistema.

El coeficiente de Sorensen fue usado para conocer la similitud que existe en la composición de la comunidad entre los tres sitios de estudio. Se usó el índice de diversidad de Shannon–Wiener, ya que tiene asociada la prueba de t de Student modificada por Hutchinson, la cual permite conocer si las diferencias entre dos valores de diversidad son significativas (Magurran, 1989). La fórmula de la t-student es la siguiente:

$$t = (H'_1 - H'_2) / (\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)$$

Donde:

H'_1 = índice de diversidad de la muestra uno

H'_2 = índice de diversidad de la muestra dos

$\text{Var}H'_1$ = varianza del índice de diversidad de la muestra 1

$\text{Var}H'_2$ = varianza del índice de diversidad de la muestra 2

Para saber si existían diferencias significativas entre las especies de *Agave*, fechas de muestreo y sitios de estudio en todas las variables estudiadas (biológicas y edafológicas), se hizo un análisis de varianza. Para contrastar los valores promedio de los

tratamientos (especie de *Agave*, fecha de muestreo y sitio de estudio), se utilizó la prueba de Tukey. El análisis de correlación producto-momento de Pearson se utilizó para conocer el efecto de los parámetros del suelo (variable independiente) sobre: el porcentaje de colonización, la longitud del micelio extraradical, el potencial micorrízico y la riqueza y abundancia de especies de HMA (variable dependiente) para cada especie de *Agave*. Para conocer si existe alguna preferencia por parte de las especies de HMA, en cuanto a los sitios de muestreo y especie de *Agave* se hizo un análisis de correspondencia y de conglomerados. Todos estos se hicieron en el paquete estadístico STATISTICA 5.5.

Previo al análisis estadístico, los datos porcentuales fueron transformados aplicándoles la función arcoseno. Es necesario mencionar que el análisis de varianza y la comparación de medias se hicieron con los datos transformados, pero los resultados se muestran en las unidades originales (porcentajes), para una mejor comprensión.

Tabla 3.- Medidas de diversidad usadas para describir la comunidad de HMA

Número de esporas (NE)	Número de esporas en 50 g de suelo
Riqueza de especies (SR)	Número de especies identificadas por muestra de suelo
Abundancia relativa (AR)	$RA = \frac{\text{número de esporas de una especie}}{\text{número total de esporas}} \times 100$
Frecuencia de aislamiento (FA)	$FA = \frac{\text{número de muestras donde aparece una especie}}{\text{número total de muestras}} \times 100$
Equitatividad (E)	$E = \frac{H}{H'_{\max}}$
Índice Shannon–Wiener (H')	$H' = -\sum P_i \ln P_i$
Índice de Simpson (D)	$D = \sum [n_i(n_i - 1)/N(N - 1)]$
Coeficiente de similitud de Sorensen	$C_s = 2c/(a+b)$

P_i es la abundancia relativa de cada especie y es calculado por la siguiente formula: $P_i = n_i/N$, donde n_i es el numero de esporas de una especie y N es el numero total de esporas. H'_{\max} es la máxima H' y es calculada por la siguiente formula: $H'_{\max} = \ln S$, donde S es el número total de especies identificadas. a o b es el número total de especies identificadas por sitio de muestreo y c es el número de especies identificadas en común en ambos sitios

RESULTADOS

Parámetros del suelo

Se observaron diferencias significativas en los valores promedio de las variables del suelo entre los sitios de muestreo sólo para el pH y la cantidad de agregados hidroestables menores a 0.5 mm (Tablas 4). Los valores de pH para los sitios van de moderadamente ácidos a moderadamente alcalinos. En general los tres sitios presentaron un alto contenido de carbón orgánico y suelos con efectos despreciables de salinidad de texturas ligeras.

Tabla 4.-Parámetros físicos y químicos en los sitios de estudio

Sitio de estudio	Especie de <i>Agave</i>	pH	Conductividad (dS m ⁻¹)	Carbón orgánico (g kg ⁻¹)	Textura	agregados (mm)	
						<1	<0.5
SJR	<i>A.potatorum</i>	6.37	0.57	28.64	Franco-Arenoso	1.77	1.53
	<i>A.marmorata</i>	6.27	0.56	26.04	Franco-Arenoso	1.77	1.66
Media		6.32a	0.56a	27.34a		1.77a	1.60a
SM	<i>A.karwinski</i>	7.29	0.53	25.72	Franco-Areno-Arcilloso	1.63	3.33
	<i>A.potatorum</i>	6.05	0.50	32.00	Franco-Arenoso	4.19	3.83
Media		6.67a	0.51a	28.86a		2.91a	3.58b
SDO	<i>A.marmorata</i>	8.18	0.58	30.26	Franco-Arcilloso	1.83	3.40
	<i>A.potatorum</i>	8.25	0.49	25.32	Franco-Areno-Arcilloso	0.93	0.95
	<i>A.karwinski</i>	7.89	0.55	21.58	Franco-Arenoso	2.62	1.49
Media		8.07b	0.52a	23.45a		1.78a	1.22a

Medias con la misma letra en la columna no difieren significativamente ($p < 0.05$) por la prueba de Tukey

Se observaron diferencias significativas en la rizósfera de las especies de *Agave* sólo para la conductividad eléctrica, sin embargo, todas presentaron efectos despreciables de salinidad (Tabla 5). El pH de las tres especies varió de neutro a ligeramente alcalino, el contenido de carbón orgánico fue alto y las texturas ligeras. *A. potatorum* presentó la mayor cantidad de microagregados, seguida de *A. marmorata* y *A. karwinski*.

Variables biológicas

Longitud del micelio extraradical

Presentó un rango de variación de 2.88 a 4.35 m g suelo⁻¹. No se encontraron diferencias significativas en los valores promedio ($p < 0.05$) de las especies de *Agave* (Figura 2a). En

promedio *A. potatorum* presentó la mayor longitud de micelio (3.71) y *A. karwinski* la menor (3.38).

Tabla 5.-Parámetros físicos y químicos en la rizósfera de *A. potatorum*, *A. marmorata* y *A. karwinski*

Especie de <i>Agave</i>	pH	Conductividad (dS m ⁻¹)	Carbón orgánico (g kg ⁻¹)	Textura	agregados (mm)	
					<1	<0.5
<i>A. potatorum</i>	6.89 a	0.52a	28.65 ^a	Franco-Arenoso	2.30a	2.11a
<i>A. marmorata</i>	7.42 a	0.56b	26.12a	Franco-Areno-Arcilloso	1.89a	2.31a
<i>A. karwinski</i>	7.73 a	0.52a	24.14a	Franco-Arenoso	1.77a	2.02a

Medias con la misma letra en la columna no difieren significativamente (p< 0.05) por la prueba de Tukey

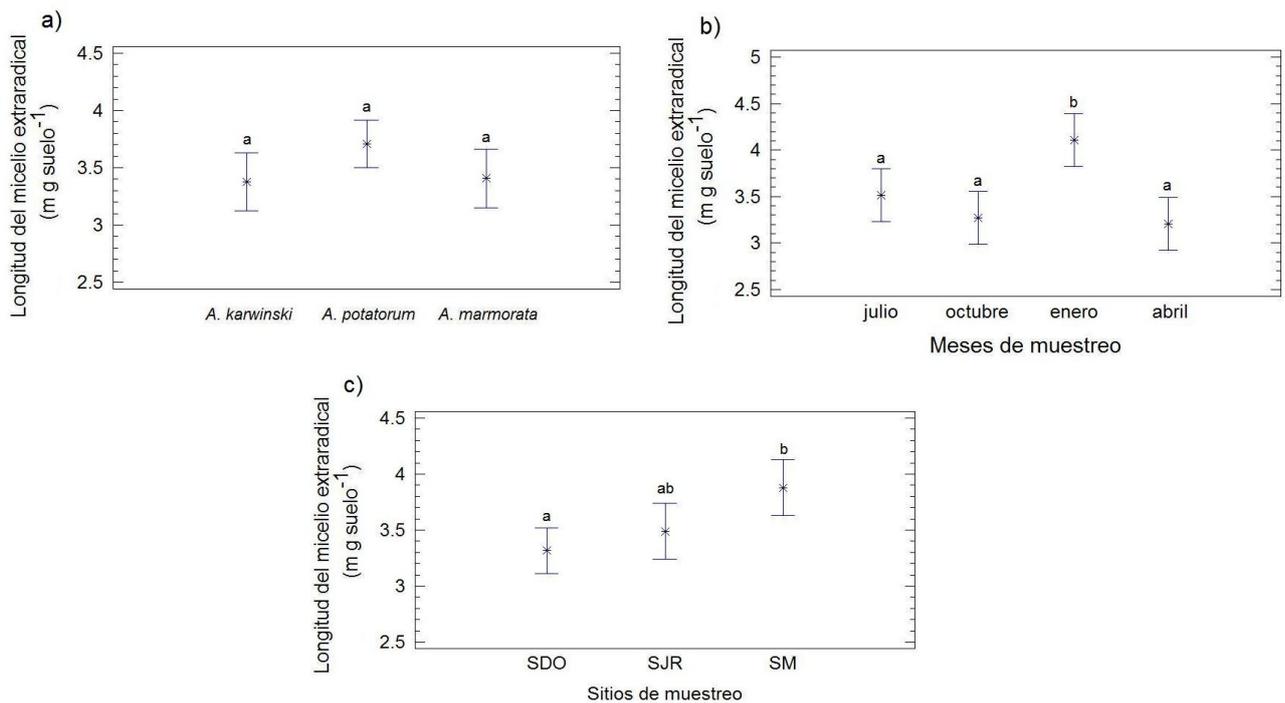


Figura 2.- Longitud del micelio extraradical (m g suelo⁻¹) a) especies de *Agave*, b) meses de muestreo y c) sitios de muestreo. Figuras con la misma letra no son significativamente diferentes (p< 0.5).

Por otro lado se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los valores promedio de los meses de muestreo. En enero de 2008 la longitud del micelio extraradical fue significativamente más alto que en los otros meses de muestreo (Figura 2b)

En cuanto a los sitios de muestreo se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en los valores promedio. En SM la longitud del micelio extraradical fue significativamente más alta que la encontrada en SDO, pero no que la registrada en SJR (Figura 2c)

Porcentaje de colonización

Se obtuvieron porcentajes de colonización que variaron de 30 a 78%. No se encontraron diferencias significativas en los valores promedio de las especies de *Agave* ($p < 0.5$). *A. potatorum* presentó la colonización promedio más alta (69%) y *A. karwinski* la menor (54%) (Figura 3a).

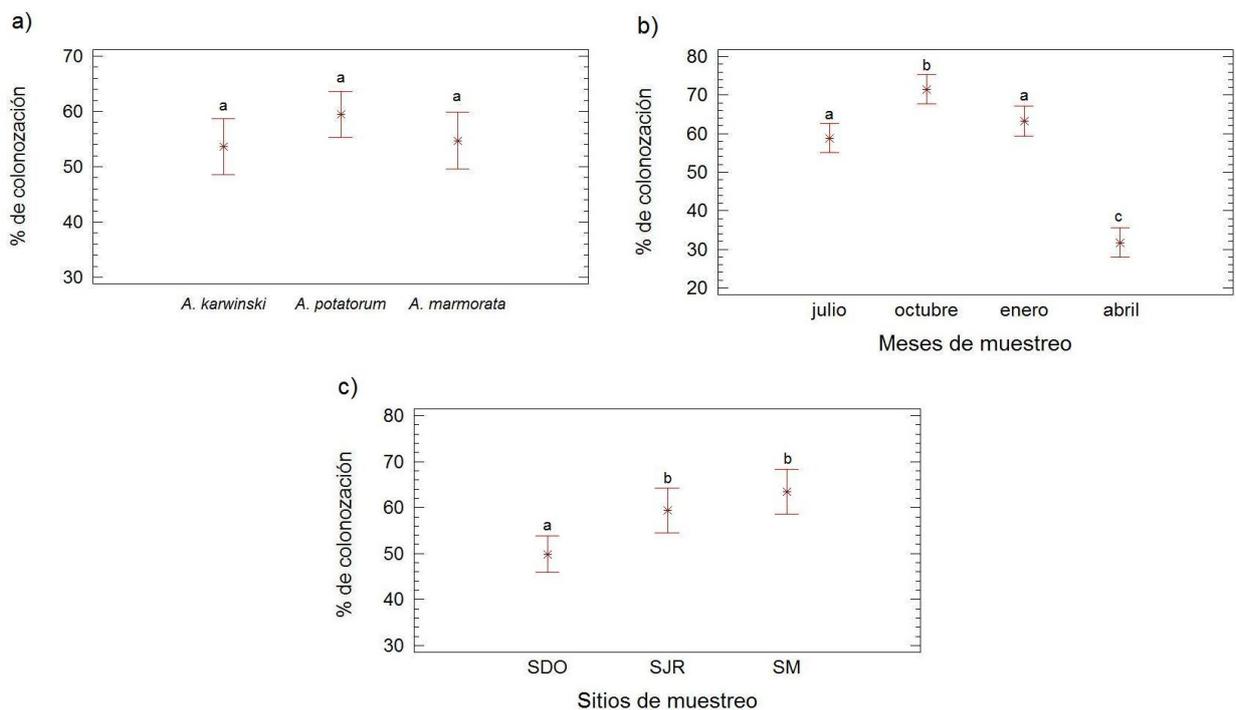


Figura 3.- Porcentaje de colonización por HMA a) especies de *Agave*, b) meses de muestreo y c) sitios de muestreo. Figuras con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.5$).

Por otro lado se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en los valores promedio de los meses de muestreo. El valor promedio más bajo se encontró en el mes de abril (30%) de 2008 y el más alto (71%) en octubre de 2007 (Figura 3b).

En los sitio de muestreo los cambios en los valores promedio del % de colonización fueron diferentes estadísticamente ($p < 0.05$). Los valores promedio encontrados en SJR y SM son estadísticamente diferentes a lo encontrado en SDO (Figura 3c).

Potencial micorrízico

El NMP de propágulos viables capaces de formar colonización micorrízica varió de 1008 a 2545 en 100 g suelo^{-1} . La capacidad de las diferentes especies de *Agave* para enriquecer el suelo varió en el siguiente orden *A. marmorata* > *A. potatorum* > *A. karwinski*, aunque sin diferencias significativas en los valores promedio ($p < 0.05$) (Figura 4a).

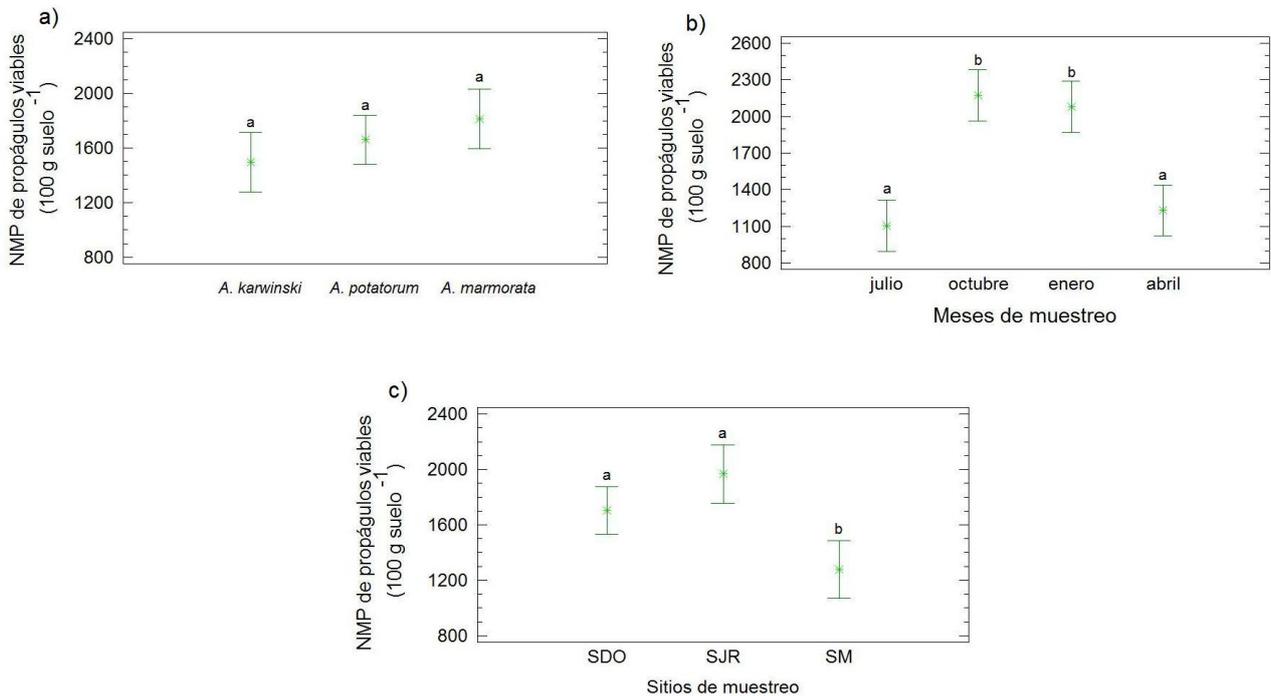


Figura 4.-NMP de propágulos micorrízicos viables (100 g suelo^{-1}) a) especies de *Agave*, b) meses de muestreo y c) sitios de muestreo. Figuras con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.5$).

Por otro lado se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los valores promedio de los meses de muestreo. En promedio junio de 2007 presentó el NMP de propágulos viables más bajo (1109) y octubre de ese mismo año el más alto (2204) (Figura 4b).

En cuanto a los sitios de muestreo la capacidad de éstos para enriquecer el suelo con propágulos viables varió significativamente ($p < 0.05$). El valor promedio más bajo se encontró en SM (1276) y es estadísticamente diferente de lo encontrado en SJR (1967) y SDO (1705) (Figura 4c).

Número de esporas

El número de esporas varió de 21 a 63 en 50 g suelo⁻¹. No se encontraron diferencias significativas en los valores promedio de las tres especies de *Agave* (Figura 5a). En promedio *A. karwinski* presentó el mayor número de esporas (47) y *A. marmorata* el menor (35).

Con respecto a las meses de muestreo, éstos presentaron diferencias significativas. En promedio julio de 2007 presentó el mayor número de esporas (57) y abril de 2008 el menor (21) (Figura 5b).

Por otro lado se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en los valores promedio de los sitios de muestreo. En promedio SJR presentó el mayor número de esporas (58) seguido de SM (49) y finalmente SDO (26) (Figura 5c).

El análisis de regresión múltiple utilizado para examinar que tipo de propágulo micorrízico estaba más estrechamente correlacionado con el potencial de inóculo micorrízico en la rizósfera de las especies de *Agave* mostró que el coeficiente de correlación más alto corresponde al % de colonización ($r = 0.78$) (Figura 6), seguido por la longitud del micelio extraradical (Tabla 10).

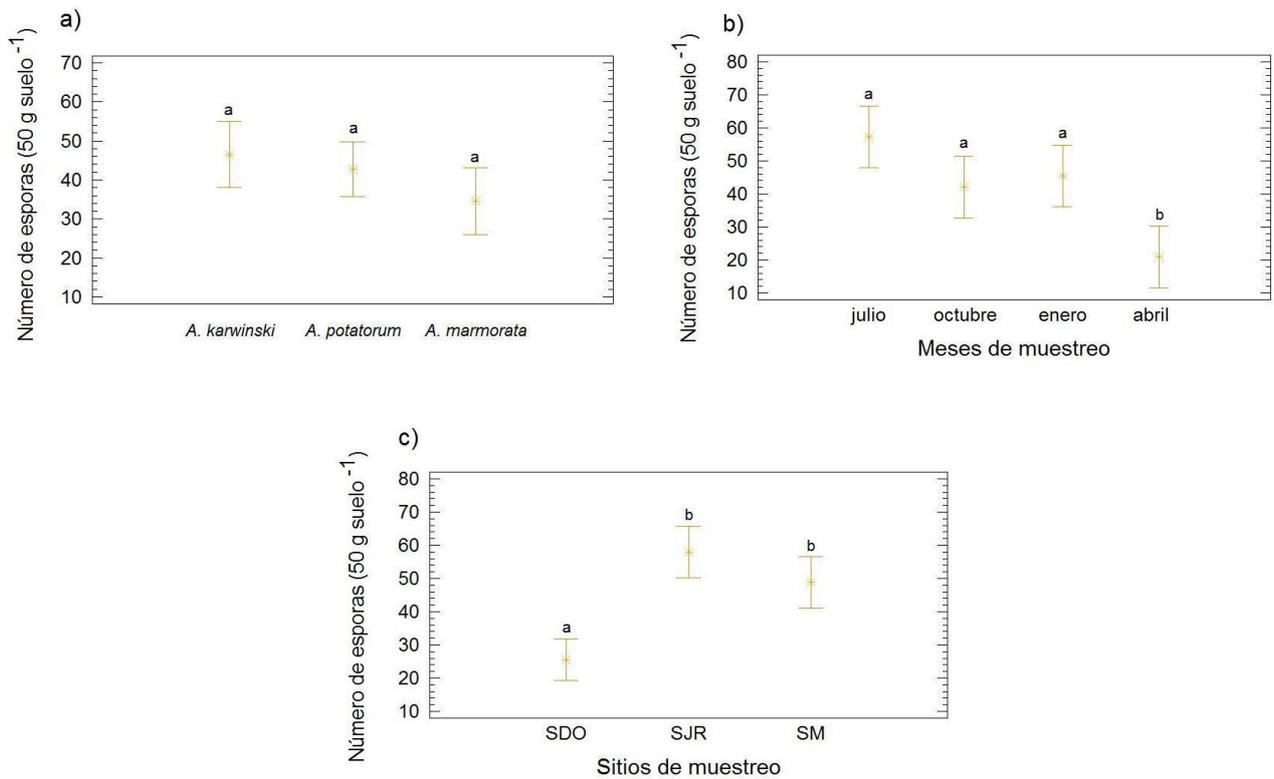


Figura 5.- Número de esporas de HMA (50 g de suelo) a) especies de *Agave*, b) meses de muestreo y c) sitios de muestreo. Figuras con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.5$).

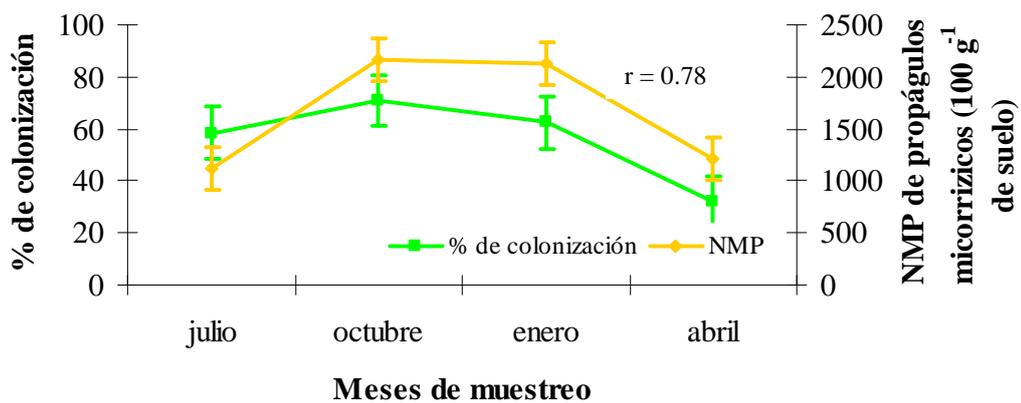


Figura 5.- Relación entre en el porcentaje colonización y el NMP de propágulos micorrízicos viables

Se encontró una correlación positiva y significativa entre el número de esporas y la riqueza de especies. El número de esporas también fue positivamente correlacionado con la frecuencia de aislamiento. Por otro lado, fue positivamente correlacionado con el número de esporas y la riqueza de especies. Finalmente se encontró una relación muy débil entre la cantidad de MER presente en el suelo y el porcentaje de colonización en la raíz (Tabla 10).

Tabla 10- Coeficiente de correlación entre los diferentes componentes de la población micorrízica arbuscular

	MER	% de colonización	NMP	Número de esporas
MER	0			
% de colonización	0.25*	0		
NMP	-0.06	0.78*	0	
Número de esporas	0.05	0.35**	0.04	0
Riqueza de especies	0.08	0.37**	0.17*	0.58**
FA	-	-	-	0.80**

MER = longitud del micelio extraradical, FA = frecuencia de aislamiento Ns= no significativo, * significativo p<0.05, ** altamente significativo p<0.001

Curvas de acumulación de especies

Se identificaron un total de 25 especies de HMA, lo cual representa el 96% del máximo de especies estimado mediante el modelo de Dependencia Lineal (Tabla 11), siendo este modelo el que mejor explica los datos (Figura 7a).

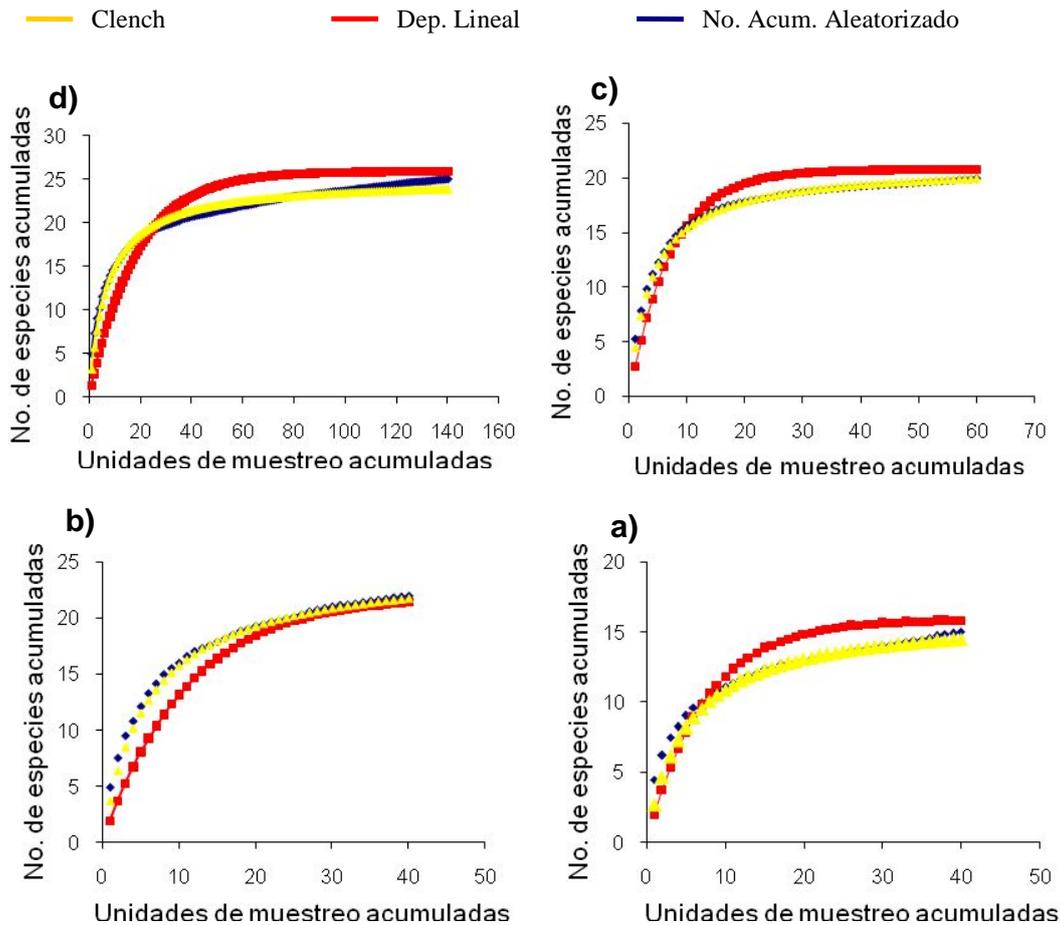


Figura 7.- Curva de acumulación de especies estimadas y acumuladas con los modelos de Clench y de Dependencia Lineal a) General, b) *A. potatorum*, c) *A. marmorata* y d) *A. karwinski*.

Los resultados obtenidos en cada una de las especies de *Agave* indican que el número de especies de HMA encontradas en la rizósfera de las tres especies de *Agave* se ajustan mejor al modelo asintótico de Clench (Figuras 7 b, c y d). El número de especies de HMA encontradas en *A. potatorum* representó el 90% del máximo estimado; en *A. marmorata* y

A. karwinski el número de especies encontradas representó el 88% del máximo estimado (Tabla 11).

Tabla 11.- Número de especies encontradas y máximo estimado mediante los modelos de Clench y Dependencia Lineal, para cada uno de los factores de variación.

Factor de variación	No. de especies encontradas	Máximo estimado de especies*	% estimado	modelo
General	25	26	96	Dep. Lineal
<i>A. potatorum</i>	20	22	90	Clench
<i>A. marmorata</i>	22	25	88	Clench
<i>A. karwinski</i>	15	17	88	Clench
Julio	17	19	89	Clench
Octubre	21	24	88	Clench
Enero	24	27	89	Clench
Abril	19	25	76	Clench
San Juan del Río	24	27	89	Clench
Santiago Matatlan	16	18	89	Clench
San Dionisio Ocoatepec	14	14	100	Dep. Lineal

* Asíntota calculada de la curva

Al igual que para las especies de *Agave*, los datos obtenidos para las cuatro fechas de muestreo se ajustaron mejor al modelo de Clench (Figura 8). En abril de 2008 se encontró el menor porcentaje (76%) del máximo estimado y en julio de 2007 y enero de 2008 el mayor (89%) (Tabla 11).

En SJR y SM, los resultados obtenidos muestran que los datos de estos sitios se ajustan mejor al modelo de Clench, no sucedió lo mismo en SDO, ya que fue al modelo de Dependencia Lineal al que se ajustaron mejor los datos obtenidos en este sitio (Figura 9). En SJR y SM se encontraron representadas el 89% de las especies de HMA del máximo estimado y en SDO estuvo representada toda la comunidad de HMA, ya que el porcentaje obtenido fue de 100% (Tabla 11).

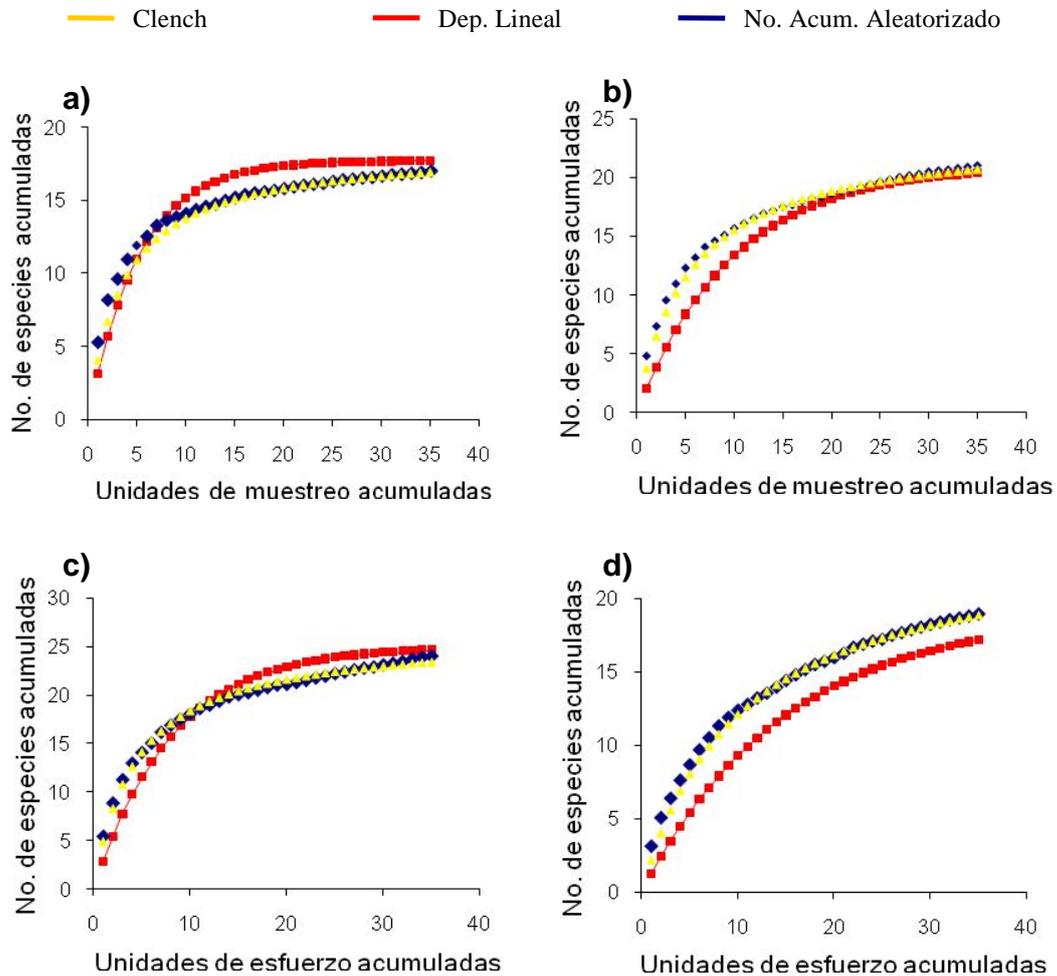


Figura 8.- Curva de acumulación de especies estimadas y acumuladas con los modelos de Clench y de Dependencia Lineal en las fechas de muestreo a) julio, b) octubre, c) enero y d) abril

Composición de la comunidad HMA

Se identificaron 25 especies de HMA pertenecientes a siete géneros y cinco familias (Tabla 12). La familia Glomeraceae fue la que presentó el mayor número de especies con un 36% del total, seguida de Acaulosporaceae y Gigasporaceae con 32% y 20% respectivamente. En la rizósfera de *A. marmorata* se aisló el mayor número de morfoespecies seguido de *A. potatorum* y finalmente *A. karwinski*, con 22, 20 y 14 respectivamente.

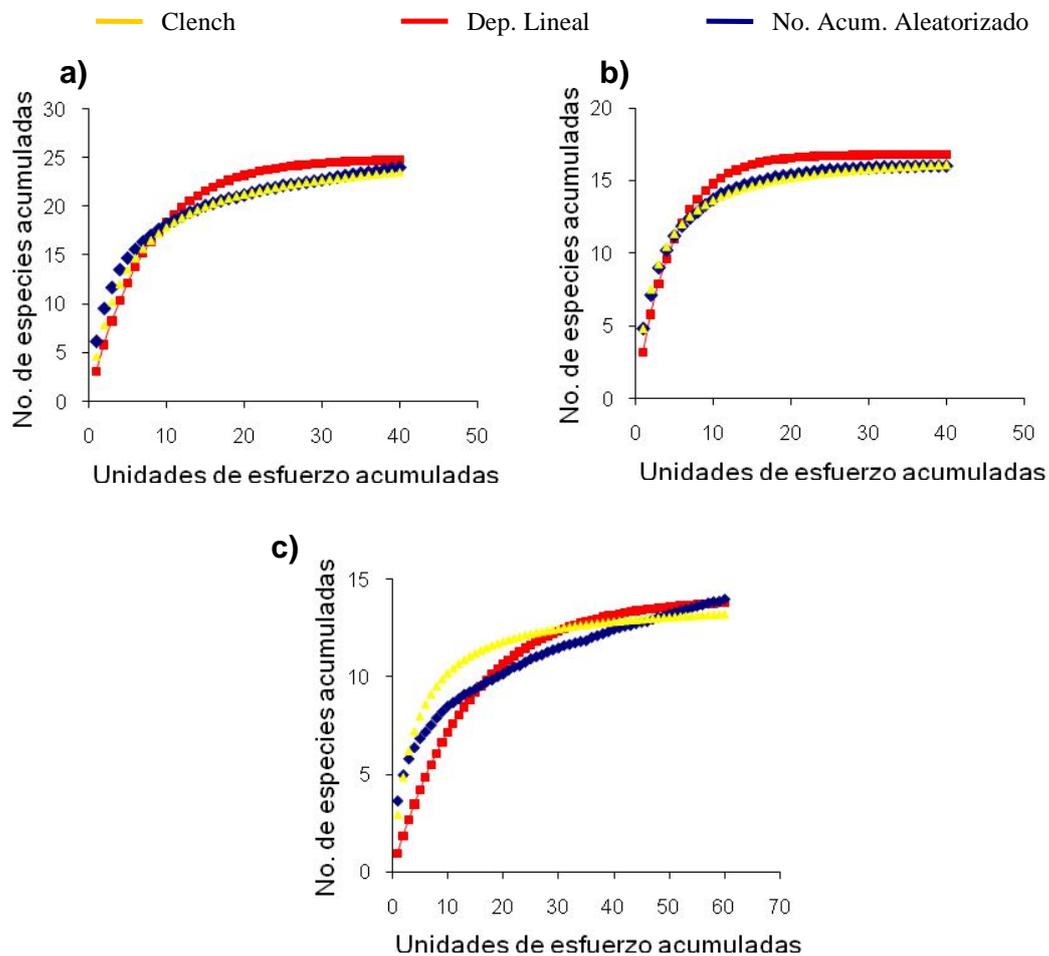


Figura 9.- Curva de acumulación de especies de HMA estimadas y acumuladas con los modelos de Clench y de Dependencia Lineal en los sitios de muestreo a) San Juan del Río, b) Santiago Matatlán y c) San Dionisio Ocotepec

Del total de especies de HMA registradas, 14 estuvieron presentes en las tres especies de *Agave*, cuatro especies se encontraron en *A. potatorum* y *A. marmorata* (*Acaulospora rehmi*, *Gigaspora decipiens*, *Scutellospora dipurpurascens* y *Glomus clavisorum*). Dos especies sólo se aislaron de la rizósfera de *A. potatorum* (*A. denticulada* y *S. pellucida*), cuatro únicamente en *A. marmorata* (*S. fulgida*, *S. aff. fulgida*, *Intraspora* sp., y *aff. Ambispora*), mientras que *Acaulospora* sp. 2 sólo se recuperó de la rizósfera de *A. karwinski* (Tabla 13).

Tabla 12.- Ubicación taxonómica de los Hongos Micorrizógenos Arbusculares encontrados.

Orden	Familia	Género	Especie
Archaeosporales	Archaeosporaceae	Aff. <i>Ambispora</i> <i>Intraspora</i>	<i>Intraspora</i> sp.
Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	<i>A. denticulata</i> Sieverd. et Toro <i>A. morrowae</i> Spain et Schenck <i>A. paulinae</i> Blaszk. <i>A. rehmi</i> Sieverd. et Toro <i>A. scrobiculata</i> Trappe <i>A. spinosa</i> Walker et Trappe <i>Acaulospora</i> sp. 1 <i>Acaulospora</i> sp. 2
	Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i>	<i>E. infrequens</i> (Hall) Ames & Schneider
	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i> <i>Scutellospora</i>	<i>Gi. decipiens</i> May et Abbott <i>S. fulgida</i> Koske et Walker <i>S. dipurpurascens</i> Morton et Koske <i>S. pellucida</i> (Nicol et Schenck) Walker et Sanders <i>S. aff. fulgida</i>
Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>	<i>G. claroideum</i> Schenck et Smith <i>G. clavisorum</i> (Trappe) Almeida et Schenck <i>G. geosporum</i> (Nicol. et Gerd.) Walker <i>G. intraradices</i> Schenck et Smith <i>G. microcarpum</i> Tulasne et Tulasne <i>G. mosseae</i> (Nicol. et Gerd.) Walker <i>G. spinuliferum</i> Sieverd et Oehl <i>G. verruculosum</i> Blaszk. <i>G. aff. microaggregatum</i> Koske, Gemma et Olexia

Solamente 15 de las 25 especies se encontraron durante las cuatro fechas de muestreo. *A. denticulata* se encontró en julio, octubre y enero; cuatro especies se encontraron en octubre, enero y abril (, *Gi. decipiens*, *S. dipurpurascens*, *S. fulgida* y *Acaulospora* sp. 2). *G. clavisorum* se encontró en julio y enero. Aff. *Ambispora*, *Intraspora* sp. y *S. pellucida* únicamente se registraron en enero. *S. aff. fulgida* sólo se encontró en octubre (Tabla 13).

Tabla 13. Listado de especies de Hongos Micorrizógenos Arbusculares encontrados en las especies silvestres de *Agave* durante los meses de muestreo en los diferentes sitios de estudio.

Hongo Micorrizógeno Arbuscular	Especie de <i>Agave</i>			Mes de muestreo				Sitio de muestreo		
				2007		2008				
	AP	AM	AK	J	o	e	a	SR	SM	SDO
ARCHAEOSPORALES										
Archaeosporaceae										
<i>Aff. Ambispora</i>		X				X		X		
<i>Intraspora</i> sp.		X				X		X		
DIVERSISPORALES										
Acaulosporaceae										
<i>Acaulospora denticulata</i>	X			X	X	X		X		
<i>Acaulospora morrowae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Acaulospora paulinae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Acaulospora rehmi</i>	X	X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Acaulospora spinosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X
<i>Acaulospora</i> sp. 1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Acaulospora</i> sp. 2			X		X	X	X		X	X
Entrophosporaceae										
<i>Entrophospora infrequents</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Gigasporaceae										
<i>Gigaspora decipiens</i>	X	X			X	X	X	X	X	
<i>Scutellospora fulgida</i>		X			X	X	X	X		
<i>Scutellospora dipurpurascens</i>	X	X			X	X	X	X	X	
<i>Scutellospora pellucida</i>	X					X		X		
<i>Scutellospora</i> aff. <i>fulgida</i>		X			X			X		
GLOMERALES										
Glomeraceae										
<i>Glomus claroideum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Glomus clavisorum</i>	X	X		X		X		X		
<i>Glomus geosporum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Glomus intraradices</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Glomus microcarpum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Glomus mosseae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Glomus spinuliferum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Glomus</i> aff. <i>microagregatum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

A. potatorum (AP), *A. marmorata* (AM) *A. karwinski* (AK), julio (j), octubre (o), enero (e), abril (a), San Juan del Río (SR), Santiago Matatlán (SM) y San Dionisio Ocotepec (SDO).

En cuanto a los sitios de muestreo, estos compartieron 11 de las 25 especies encontradas. SR y SM compartieron cuatro especies (*A. paulinae*, *Gi. decipiens*, *S. dipurpurascens* y *G.*

spinuliferum), SR y SDO compartieron dos especies (*A. spinosa*, *G. intraradices*), SM y SDO compartieron a *Acaulospora* sp. 2 y siete especies estuvieron presentes sólo en SR (aff. *Ambispora*, *Intraspora* sp., *A. denticulada*, *S. aff. fulgida*, *S. fulgida*, *S. pellucida* y *G. clavisporum*) (Tabla 13).

Registros nuevos

De acuerdo con lo reportado por Montañó-Arias *et al.* (en preparación), *A. paulinae* y *G. spinuliferum* son nuevos registros para México. Por otro lado, con base en lo reportado por López-Guerra (2006) y Guadarrama-Chavez *et al.* (2007), las especies aff. *Ambispora*, *A. denticulata*, *A. rehmi*, *A. paulinae*, *S. aff. fulgida*, *S. fulgida*, *G. microcarpum* y *G. spinuliferum* se reportan en este estudio por primera vez para el estado de Oaxaca. Además, los especímenes que se determinaron como *Intraspora* sp, *Acaulospora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 2, probablemente son nuevas especies para la ciencia, ya que sus caracteres y composición de estratos de pared no corresponden con ninguno de los descritos para las aproximadamente 200 especies de HMA que se conocen del grupo.

Estructura de la comunidad de HMA

Para todos los análisis de estructura de la comunidad, las especies aff. *Ambispora* y *Scutellospora* aff. *fulgida* no fueron incluidas, ya que sólo se registraron en una ocasión y no fue posible aislarlas de macetas de propagación para poder corroborar sus identidades precisas.

Abundancia relativa y frecuencia de aislamiento

En general de las especies de HMA encontradas, *G. geosporum* fue la más abundante y frecuente, seguida por *G. verruculosum* y *G. claroideum*. Las especies menos frecuentes y abundantes fueron *Intraspora* sp. y *S. pellucida* (Tabla 14).

En *A. potatorum* la especie más frecuente y abundante fue *G. geosporum*, seguido en abundancia por *G. spinuliferum* y en frecuencia por *G. verruculosum*. La especie menos abundante y frecuente fue *S. pellucida*. En *A. karwinski* la especie más abundante y frecuente fue *G. geosporum* seguida de *E. infrequens*, y la menos abundante y frecuente fue *A. spinosa*. En *A. marmorata* al igual que en las otras dos especies de *Agave*, *G.*

geosporum fue la más frecuente y abundante, seguida por *G. claroideum*, la menos abundante y frecuente fue *Intraspora* sp. (Tabla 14).

Tabla 14.- Número de esporas (NE), abundancia relativa (AR) y frecuencia de aislamiento (FA) de las especies de HMA, presentes en las especies silvestres de *Agave*.

No. especie	Hongo Micorrizógeno Arbuscular	General			<i>A. potatorum</i>			<i>A. karwinski</i>			<i>A. marmorata</i>		
		NE	AR (%)	FA (%)	NE	AR (%)	FA (%)	NE	AR (%)	FA (%)	NE	AR (%)	FA (%)
	<i>Acaulospora</i>	373	6.37	125	165	6.44	135	73	3.93	117.5	135	9.38	117.5
1	<i>A. denticulata</i>	16	0.27	5.71	16	0.62	13.33	--	--	--	--	--	--
2	<i>A. morrowae</i>	140	2.39	35.71	75	2.93	38.33	18	0.97	27.50	47	3.26	40.00
3	<i>A. paulinae</i>	25	0.43	12.14	11	0.43	15.00	3	0.16	7.50	11	0.76	12.50
4	<i>A. rehmi</i>	22	0.38	10.00	8	0.31	10.00	--	--	--	14	0.97	20.00
5	<i>A. scrobiculata</i>	62	1.06	20.71	31	1.21	30.00	6	0.32	5.00	25	1.74	22.50
6	<i>A. spinosa</i>	41	0.70	8.57	7	0.27	8.33	1	0.05	2.50	33	2.29	15.00
7	<i>Acaulospora</i> sp. 1	62	1.06	29.29	17	0.66	20.00	40	2.15	65.00	5	0.35	7.50
8	<i>Acaulospora</i> sp. 2	5	0.09	2.86	--	--	--	5	0.27	10.00	--	--	--
	<i>Entrophospora</i>	146	2.49	37.86	24	0.94	21.67	99	5.33	70.00	23	1.60	30.00
9	<i>E. infrequens</i>	146	2.49	37.86	24	0.94	21.67	99	5.33	70.00	23	1.60	30.00
	<i>Gigaspora</i>	22	0.38	10	19	0.74	20.00	--	--	--	3	0.21	5.00
10	<i>Gi.deciapiens</i>	22	0.38	10	19	0.74	20.00	--	--	--	3	0.21	5.00
	<i>Glomus</i>	5303	90.49	294.3	2348	91.65	326.7	1686	90.74	250	1269	88.13	290
11	<i>G. aff. microaggregatum</i>	128	2.18	21.43	87	3.40	30.00	13	0.70	12.50	28	1.94	17.50
12	<i>G. claroideum</i>	246	4.20	47.86	59	2.30	36.67	99	5.33	55.00	88	6.11	57.50
13	<i>G. clavisporum</i>	2	0.03	1.43	1	0.04	1.67	--	--	--	1	0.07	2.50
14	<i>G. geosporum</i>	4197	71.62	98.57	1705	66.55	100.0	1454	78.26	97.50	1038	72.08	97.50
15	<i>G. intraradices</i>	130	2.22	28.57	81	3.16	33.33	15	0.81	20.00	34	2.36	30.00
16	<i>G. microcarpum</i>	56	0.96	7.14	35	1.37	8.33	5	0.27	2.50	16	1.11	10.00
17	<i>G. mosseae</i>	18	0.31	12.14	6	0.23	10.00	4	0.22	10.00	8	0.56	17.50
18	<i>G. spinuliferum</i>	249	4.25	25.71	211	8.24	38.33	2	0.11	2.50	36	2.50	30.00
19	<i>G. verruculosum</i>	277	4.73	51.43	163	6.36	68.33	94	5.06	50.00	20	1.39	27.50
	<i>Intraspora</i>	1	0.02	0.71	--	--	--	--	--	--	1	0.07	2.50
20	<i>Intraspora</i> sp.	1	0.02	0.71	--	--	--	--	--	--	1	0.07	2.50
	<i>Scutellospora</i>	15	0.26	7.14	6	0.23	6.67	--	--	--	9	0.63	15
21	<i>S. dipurpurascens</i>	11	0.19	4.29	5	0.20	5.00	--	--	--	6	0.42	7.50
22	<i>S. fulgida</i>	3	0.05	2.14	--	--	--	--	--	--	3	0.21	7.50
23	<i>S. pellucida</i>	1	0.02	0.71	1	0.04	1.67	--	--	--	--	--	--

En todas las fechas de muestreo *G. geosporum* fue la especie más frecuente y abundante. Sin embargo, la especie menos frecuente y abundante varió, dependiendo de la época de muestreo (Tabla 15).

Tabla 15.- Número de esporas (NE), abundancia relativa (AR) y frecuencia de aislamiento (FA) de las especies de HMA en los meses de muestreo.

No. Especie	Hongo Micorrizógeno Arbuscular	2007						2008					
		junio			octubre			enero			abril		
		NE	AR (%)	FA (%)									
	<i>Acaulospora</i>	118	5.73	142.9	112	7.62	134.3	110	6.93	157.1	33	4.45	65.71
1	<i>A. denticulata</i>	5	0.24	2.86	2	0.14	5.71	9	0.57	14.29	--	--	--
2	<i>A. morrowae</i>	49	2.38	40.00	34	2.31	37.14	44	2.77	42.86	13	1.75	22.86
3	<i>A. paulinae</i>	8	0.39	11.43	8	0.54	14.29	6	0.38	14.29	3	0.40	8.57
4	<i>A. rehmi</i>	7	0.34	14.29	3	0.20	8.57	8	0.50	11.43	4	0.54	5.71
5	<i>A. scrobiculata</i>	26	1.26	31.43	21	1.43	22.86	12	0.76	22.86	3	0.40	5.71
6	<i>A. spinosa</i>	3	0.15	5.71	24	1.63	8.57	13	0.82	17.14	1	0.13	2.86
7	<i>Acaulospora</i> sp. 1	20	0.97	37.14	18	1.23	31.43	16	1.01	31.43	8	1.08	17.14
8	<i>Acaulospora</i> sp. 2	--	--	--	2	0.14	5.71	2	0.13	2.86	1	0.13	2.86
	<i>Entrophospora</i>	49	2.38	45.71	39	2.65	42.86	43	2.71	37.14	15	2.02	25.71
9	<i>E. infrequens</i>	49	2.38	45.71	39	2.65	42.86	43	2.71	37.14	15	2.02	25.71
	<i>Gigaspora</i>	--	--	--	9	0.61	17.14	11	0.69	17.14	2	0.27	5.71
10	<i>Gi.decipiens</i>	--	--	--	9	0.61	17.14	11	0.69	17.14	2	0.27	5.71
	<i>Glomus</i>	1894	91.89	348.6	1307	88.97	285.7	1414	89.04	337.1	688	92.72	205.7
11	<i>G. aff. microaggregatum</i>	35	1.70	28.57	23	1.57	22.86	58	3.65	22.86	12	1.62	11.43
12	<i>G. claroideum</i>	149	7.23	80.00	28	1.91	37.14	68	4.28	71.43	1	0.13	2.86
13	<i>G. clavisorum</i>	1	0.05	2.86	--	--	--	1	0.06	2.86	--	--	--
14	<i>G. geosporum</i>	1491	72.34	100.0	1031	70.18	97.14	1090	68.64	100.0	585	78.84	97.14
15	<i>G. intraradices</i>	30	1.46	34.29	63	4.29	37.14	27	1.70	22.86	10	1.35	20.00
16	<i>G. microcarpum</i>	13	0.63	8.57	11	0.75	2.86	15	0.94	11.43	17	2.29	5.71
17	<i>G. mosseae</i>	7	0.34	17.14	2	0.14	5.71	6	0.38	17.14	3	0.40	8.57
18	<i>G. spinuliferum</i>	84	4.08	31.43	47	3.20	20.00	87	5.48	34.29	31	4.18	17.14
19	<i>G. verruculosum</i>	84	4.08	45.71	102	6.94	62.86	62	3.90	54.29	29	3.91	42.86
	<i>Intraspora</i>	--	--	--	--	--	--	1	0.06	2.86	--	--	--
20	<i>Intraspora</i> sp.	--	--	--	--	--	--	1	0.06	2.86	--	--	--
	<i>Scutellospora</i>	--	--	--	2	0.14	5.71	9.00	0.57	14.29	4.00	0.54	8.57
21	<i>S. dipurpurascens</i>	--	--	--	1	0.07	2.86	7	0.44	8.57	3	0.40	5.71
22	<i>S. fulgida</i>	--	--	--	1	0.07	2.86	1	0.06	2.86	1	0.13	2.86
23	<i>S. pellucida</i>	--	--	--	--	--	--	1	0.06	2.86	--	--	--

Al igual que para las fechas de muestreo, *G. geosporum* fue la especie más frecuente y abundante en los tres sitios de estudio. Por otro lado, en SJR se encontraron dos especies como las menos frecuentes y abundantes (*Intraspora* sp. y *S. pellucida*), en SM una (*S. dipurpurascens*) y en SDO (*A. rehmi*, *A. scrobiculata* y *Acaulospora* sp. 2) (Tabla 16).

Tabla 16.- Número de esporas (NE), abundancia relativa (AR) y frecuencia de aislamiento (FA) de las especies de HMA en los sitios de muestreo.

No. especie	Hongo Micorrizógeno Arbuscular	San Juan del Río			Santiago Matatlán			San Dionosio Ocotepec		
		NE	AR (%)	FA (%)	NE	AR (%)	FA (%)	NE	AR (%)	FA (%)
	<i>Acaulospora</i>	219	9.95	215	109	5.58	155	45	2.95	45
1	<i>A. denticulata</i>	16	0.73	20.00	--	--	--	--	--	--
2	<i>A. morrowae</i>	88	4.00	62.50	49	2.51	55.00	3	0.20	5.00
3	<i>A. paulinae</i>	17	0.77	25.00	8	0.41	17.50	--	--	--
4	<i>A. rehmi</i>	17	0.77	25.00	4	0.20	7.50	1	0.07	1.67
5	<i>A. scrobiculata</i>	39	1.77	45.00	22	1.13	25.00	1	0.07	1.67
6	<i>A. spinosa</i>	33	1.50	22.50	--	--	--	8	0.52	5.00
7	<i>Acaulospora</i> sp. 1	9	0.41	15.00	22	1.13	42.50	31	2.03	30.00
8	<i>Acaulospora</i> sp. 2	--	--	--	4	0.20	7.50	1	0.07	1.67
	<i>Entrophospora</i>	30	1.36	40.00	82	4.20	55.00	34	2.23	25.00
9	<i>E. infrequens</i>	30	1.36	40.00	82	4.20	55.00	34	2.23	25.00
	<i>Gigaspora</i>	11	0.50	22.50	11	0.56	12.50	--	--	--
10	<i>Gi.decipiens</i>	11	0.50	22.50	11	0.56	12.50	--	--	--
	<i>Glomus</i>	2106	95.73	347.5	1748	89.46	252.5	1449	94.82	286.7
11	<i>G. aff. microaggregatum</i>	94	4.27	47.50	30	1.54	22.50	4	0.26	3.33
12	<i>G. claroideum</i>	59	2.68	55.00	59	3.02	47.50	128	8.38	43.33
13	<i>G. clavisporum</i>	2	0.09	5.00	--	--	--	--	--	--
14	<i>G. geosporum</i>	1662	75.55	100.0	1578	80.76	100.0	957	62.63	96.67
15	<i>G. intraradices</i>	3	0.14	7.50	--	--	--	127	8.31	61.67
16	<i>G. microcarpum</i>	18	0.82	12.50	33	1.69	10.00	5	0.33	1.67
17	<i>G. mosseae</i>	2	0.09	5.00	8	0.41	20.00	8	0.52	11.67
18	<i>G. spinuliferum</i>	228	10.36	65.00	21	1.07	25.00	--	--	--
19	<i>G. verruculosum</i>	38	1.73	50.00	19	0.97	27.50	220	14.40	68.33
	<i>Intraspora</i>	1	0.05	2.50	--	--	--	--	--	--
20	<i>Intraspora</i> sp.	1	0.05	2.50	--	--	--	--	--	--
	<i>Scutellospora</i>	11.00	0.50	20.00	4.00	0.20	5.00	--	--	--
21	<i>S. dipurpurascens</i>	7	0.32	10.00	4	0.20	5.00	--	--	--
22	<i>S. fulgida</i>	3	0.14	7.50	--	--	--	--	--	--
23	<i>S. pellucida</i>	1	0.05	2.50	--	--	--	--	--	--

Diversidad, dominancia y equitatividad

Utilizando el índice de Shannon-Wiener como indicador, la diversidad fue de 1.30 para todos los datos en conjunto, la dominancia fue alta y la equitatividad baja (Tabla 17).

La diversidad de HMA varió entre las tres especies de *Agave*. La comunidad de HMA más diversa y equitativa se encontró en *A. potatorum* y la menor en *A. karwinski*. La mayor

dominancia se encontró en la rizósfera de *A. karwinski* y la menor en *A. potatorum* (Tabla 17). Al comparar los índices de diversidad, mediante la t-student modificada por Hutchinson, se encontraron diferencias significativas entre *A. potatorum* y *A. karwinski* ($p < 0.01$) y entre *A. karwinski* y *A. marmorata* ($p < 0.01$).

Tabla 17.- Medidas de diversidad de HMA en las especies de agave

Parámetros ecológicos	General	<i>A. potatorum</i>	<i>A. karwinski</i>	<i>A. marmorata</i>
Riqueza	25	20	15	22
Diversidad máxima	3.13	2.99	2.70	2.99
Índice de diversidad	1.30	1.41a	0.94b	1.29a
Índice de dominancia	0.52	0.45	0.62	0.52
Equitatividad	0.42	0.47	0.35	0.43

Valores con la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.01$) t de Student modificada por Hutchinson

La diversidad varió con el tiempo; en enero se registraron la mayor diversidad y equitatividad, y en abril las menores. La dominancia más alta se registró en enero de 2008 y la menor en abril del mismo año (Tabla 18). La diversidad encontrada en julio fue diferente estadísticamente a las de octubre ($p < 0.01$), enero ($p < 0.01$) y abril ($p < 0.01$). Por otro lado, en abril se registró una diversidad diferente estadísticamente a la de octubre ($p < 0.01$) y enero ($p < 0.01$).

Tabla 18.- Medidas de diversidad de HMA en los meses de muestreo

Parámetros ecológicos	2007		2008	
	julio	octubre	enero	abril
Riqueza	17	21	24	19
Diversidad máxima	2.83	2.99	3.13	2.94
Índice de diversidad	1.23b	1.33a	1.41a	1.02c
Índice de dominancia	0.53	0.50	0.48	0.62
Equitatividad	0.42	0.44	0.45	0.35

Valores con la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.01$) t de Student modificada por Hutchinson

Los resultados indican una comunidad de HMA más diversa y equitativa en SJR, seguido de SDO y finalmente SM (Tabla 19). Por otro lado la mayor dominancia se encontró en SM y la menor en SJR. La t-Student mostró que la diversidad obtenida en SJR es estadísticamente diferente de la obtenida en SM, pero no de la encontrada en SDO ($p < 0.01$). Por otro lado, la diversidad de SDO es estadísticamente diferente de la de SM ($p < 0.01$).

Tabla 19.- Medidas de diversidad de HMA en los sitios de muestreo

Parámetros ecológicos	San Juan del Río	Santiago Matatlán	San Dionisio Ocoatepec
Riqueza	24	16	14
Diversidad máxima	3.09	2.77	2.64
Índice de diversidad	1.33a	0.94b	1.26a
Índice de dominancia	0.59	0.66	0.43
Equitatividad	0.43	0.34	0.48

Valores con la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.01$) t de Student modificada por Hutchinson

Índice de similitud

Comparando la composición general de la comunidad de HMA entre los tres sitios de estudio mediante el índice de Sorensen se encontró que la composición de HMA es muy similar entre SM y SDO, seguido de SJR y SM, y finalmente entre SJR y SDO (Tabla 20).

Tabla 20.- Valores del índice de similitud entre los sitios de muestreo

	Santiago Matatlan	San Dionisio Ocoatepec
San Juan del Río	0.84	0.78
Santiago Matatlan		0.93

Correlación entre las variables del suelo y las variables biológicas

El análisis de correlación demuestra que el pH tiene un efecto significativo y positivo sobre el NMP de propágulos micorrízicos viables ($p < 0.05$) en *A. karwinski* y también afecta negativamente el número de esporas. Por otro lado, la conductividad eléctrica tiene un

efecto positivo y significativo sobre el NMP de propágulos micorrízicos viables y el número de esporas en *A. potatorum*. El contenido de carbón orgánico tiene un efecto significativo ($p < 0.05$) y negativo sobre el porcentaje de colonización y el NMP de propágulos micorrízicos viables de *A. karwinski*. Además, la cantidad de agregados hidroestables fue positiva y significativamente correlacionada con el NMP de propágulos micorrízicos viables de esta especie. Finalmente el pH tuvo un efecto negativo y significativo sobre la riqueza de especies sólo en *A. marmorata* (Tabla 9).

Tabla 9.- Coeficiente de correlación producto momento de Pearson

Especie de <i>Agave</i>		pH	Conductividad (dS m ⁻¹)	Carbón orgánico (g kg ⁻¹)	agregados (mm)	
					< 1	< 0.5
<i>A. potatorum</i>	Longitud del micelio	-.56**	.25 ^{Ns}	.53*	.39 ^{Ns}	.12 ^{Ns}
	% de colonización	-.79**	.64**	.33 ^{Ns}	.19 ^{Ns}	.22 ^{Ns}
	NMP de propágulos	.27 ^{Ns}	.58**	.35 ^{Ns}	.10 ^{Ns}	-.13 ^{Ns}
	Número de esporas	-.48*	.50*	.20	.23 ^{Ns}	.14 ^{Ns}
	Riqueza de especies	-.36 ^{Ns}	.39 ^{Ns}	.35 ^{Ns}	.02 ^{Ns}	.02 ^{Ns}
<i>A. marmorata</i>	Longitud del micelio	.24 ^{Ns}	-.25 ^{Ns}	-.12 ^{Ns}	.02 ^{Ns}	.03 ^{Ns}
	% de colonización	-.53*	.43 ^{Ns}	-.03 ^{Ns}	.05 ^{Ns}	.03 ^{Ns}
	NMP de propágulos	-.80*	-.20 ^{Ns}	.04 ^{Ns}	.05 ^{Ns}	-.02 ^{Ns}
	Número de esporas	-.76**	-.16 ^{Ns}	.18 ^{Ns}	.05 ^{Ns}	.24 ^{Ns}
	Riqueza de especies	-.76*	.06 ^{Ns}	-.27 ^{Ns}	.08 ^{Ns}	.20 ^{Ns}
<i>A. karwinski</i>	Longitud del micelio	-.49 ^{Ns}	-.20 ^{Ns}	.78**	.17 ^{Ns}	.60 ^{Ns}
	% de colonización	.73**	.58 ^{Ns}	.79**	.13 ^{Ns}	-.18 ^{Ns}
	NMP de propágulos	-.70*	.32 ^{Ns}	.33*	.24 ^{Ns}	.40*
	Número de esporas	-.61*	-.15 ^{Ns}	.59*	.06 ^{Ns}	.27 ^{Ns}
	Riqueza de especies	.25 ^{Ns}	-.02 ^{Ns}	-.42 ^{Ns}	.16 ^{Ns}	.31 ^{Ns}

Ns= no significativo, * significativo $p < 0.05$, ** altamente significativo $p < 0.001$

DISCUSIÓN

Longitud del micelio extraradical

El micelio extraradical (MER) de los HMA presente en el suelo juega un papel crucial en la incorporación y translocación de nutrientes hacia la planta hospedera, ya que aumenta la superficie de absorción a partir de un incremento en el volumen del suelo explorado (Munkvold *et al.*, 2004). Además mejora la relación de agua en la planta (Cui y Nobel, 1992), incrementa la agregación del suelo (Rillig *et al.*, 2002; Driver *et al.*, 2005) y es el propágulo micorrízico arbuscular más estrechamente relacionado con el potencial de inóculo (Azcón-Aguilar *et al.*, 2003).

La longitud del MER entre las especies de *Agave* varió de 2.88 a 4.35 m g⁻¹ de suelo, aunque sin diferencias significativas. Estos valores son más altos que los reportados por Azcón-Aguilar *et al.* (2003), para ecosistemas semi-áridos desertificados y que los reportados por Trent *et al.* (1994), para dos subespecies de *Artemisia tridentata*.

De acuerdo con Trent *et al.* (1994), la longitud de las hifas cambia significativamente a través de la estación del año. El hecho de que en enero de 2008 la longitud del micelio extraradical fuera significativamente más alta que en los otros meses de muestreo puede deberse a la composición de especies de HMA que estaba presente en esos momentos, ya que se ha reportado que la cantidad de micelio producido por las diferentes especies puede variar considerablemente (Green *et al.*, 1994). A este respecto, Dodd *et al.* (2000), encontraron que el género *Gigaspora* desarrolla MER rápidamente después de haber colonizado a la planta con la que se asocia y que las hifas de las especies de este género y de *Scutellospora* pueden explorar un mayor volumen de suelo y producir una gran cantidad de biomasa antes de la producción de esporas. Por otro lado, Hart y Reader (2002), mencionaron que los miembros de la familia Gigasporaceae producen hifas más profusas y una mayor cantidad de MER que los miembros de Glomeraceae y Acaulosporaceae.

Green *et al.* (1994) y Trent *et al.* (1994) ,sugirieron que la variación en la cantidad de MER puede estar determinada por la planta hospedera y esto puede estar relacionado con la optimización del carbono utilizado por la planta. Por otro lado, la gran cantidad de micelio

extraradical encontrada puede explicarse por que el diámetro de las hifas de los HMA es unas 60 veces menor que el de las raíces por lo que la superficie de contacto es mayor, esto permite que las hifas de los HMA busquen más eficientemente los nutrientes que las raíces y por lo tanto sean consideradas las estructuras primarias en la adquisición de nutrientes (van der Heijden y Sanders, 2002).

Colonización de la raíz

El porcentaje de colonización encontrado varió de 30 a 78%, aunque sin diferencias significativas entre las especies de *Agave*. Estos resultados son más altos que los reportados en otras especies vegetales (herbáceas, perennes y anuales) en ecosistemas áridos y semiáridos de México (Cui y Nobel, 1992; Carrillo-García *et al.*, 1999; Pezzani *et al.*, 2006). Este intervalo de valores es mayor que lo reportado por Carrillo-García *et al.* (1999), Camargo-Ricalde *et al.* (2003), Tao *et al.* (2004), Tao y Zhiwei (2005) y Gai *et al.* (2006), para otras especies del género *Agave*. Sin embargo, concuerda con lo reportado por Chen *et al.* (2005), Kojima *et al.* (2007) y Panwar y Tarfdar (2006 a, b), para otras especies vegetales, y por Robles *et al.* (2008), para *A. angustifolia* cultivado en Oaxaca.

El haber obtenido mayores niveles de colonización con respecto a estudios previos hechos en otras especies en sistemas semiáridos puede deberse a los atributos intrínsecos de la planta, tales como la morfología de la raíz. A este respecto Collier *et al.* (2003), encontraron claras diferencias entre la morfología de la raíz y el grado de micorrización, es decir, las especies anuales con raíces finas presentaron bajos niveles de micorrización, caso contrario a las especies perennes como el *Agave* que presentan raíces gruesas y con altos niveles de colonización. Las raíces las especies perennes tienen poca superficie de contacto, debido a que por lo general no están ramificadas, tienen pocos pelos radicales y por consiguiente están poco adaptadas a la adquisición de nutrientes (van der Heijden, 2002; Collier, 2007). Las especies perennes con raíces gruesas que presentan altos porcentajes de micorrización por lo general se encuentran asociadas con especies que tienen una alta dependencia a la asociación micorrízica (Pezzani *et al.*, 2006). Esto sugiere que las especies del género *Agave* necesitan de la asociación con los HMA para obtener suficiente cantidad de nutrientes que les permitan desarrollarse; además, pueden estar jugando un papel muy

importante en el establecimiento de las especies vegetales con las que se asocian y por lo tanto influyen de manera importante en el buen funcionamiento de los ecosistemas donde están presentes.

Al igual que en el caso del MER, las variaciones en el grado de colonización pueden depender de las especies de HMA involucrados (Burrows y Pflieger, 2002). En este sentido se ha observado que los miembros de la familia Glomeraceae pueden colonizar intensivamente las raíces de las plantas, sin embargo, la densidad de hifas en el suelo es muy baja. Por otro lado, los miembros de Gigasporaceae suelen presentar una gran cantidad de MER, pero no colonizan intensivamente la raíz de la planta hospedera (Dodd *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan esta idea ya que la familia Glomeraceae fue la que aportó el mayor número de especies de HMA con un 36%; además se encontró una correlación positiva y significativa entre el porcentaje de colonización y la riqueza de especies (Tabla 10).

Se ha observado que los HMA presentan dos patrones de colonización: tipo *Arum* y tipo *Paris*. En el tipo *Arum* las hifas tienen un crecimiento intercelular extenso, lo cual origina el desarrollo de los arbuscúlos; mientras tanto en el tipo *Paris* los arbuscúlos están ausentes y las hifas enrolladas (coils) ocurren comúnmente. En el presente estudio la colonización tipo *Paris* fue la más frecuente en las tres especies de *Agave*, ya que no se pudieron observar arbuscúlos, pero sí grandes aglomeraciones de hifas en el interior de la raíz, lo cual puede apoyar la propuesta de que estas estructuras pueden jugar un papel bidireccional en la transferencia de nutrientes en ausencia de los arbuscúlos (Chaurasia *et al.*, 2005).

Los cambios temporales en el nivel de colonización ya han sido documentados en varias especies vegetales (Allen *et al.*, 1998; Lugo y Cabello 2002; Oliveira y Oliveira, 2005; Panwar y Tarfdar, 2006 a, b). En este estudio el mayor porcentaje de colonización fue encontrado en los meses de lluvias y el menor durante la época de secas, lo cual concuerda con lo reportado por otros autores (Chaurasia *et al.*, 2005; Oliveira y Oliveira, 2005). El mayor porcentaje de colonización ocurre durante los meses de lluvias debido probablemente a la alta actividad micorrízica total (Allen *et al.*, 1998; Panwar y Tarfdar,

2006 a, b) ya que la cantidad de raíces en el suelo que son susceptibles de ser colonizadas y/o soportar hongos micorrízicos es también mayor, además la humedad presente en el suelo puede favorecer la germinación de las esporas y originar una subsecuente infección (Beauchamp *et al.*, 2006; Panwar y Taradfar, 2006 a). La estimulación de la germinación por la humedad, es particularmente importante para la iniciación de la colonización por especies de los géneros *Acaulospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora*, ya que se ha observado que la colonización de nuevos individuos de estos géneros, se consigue a partir de micelio producido por esporas germinadas (Ruiz-Lozano y Azcón, 1996). El incremento en la colonización por HMA durante la estación de lluvias puede reflejar un incremento en la demanda de nutrientes para el crecimiento de la planta hospedera. Por otro lado, los bajos niveles de colonización en el mes de abril pueden ser causados por la baja disponibilidad de propágulos y el bajo crecimiento de las hifas, debido al bajo contenido de agua en el suelo (Cui y Nobel, 1992). Aunado a esto, Trent *et al.* (1994), mencionaron que los más altos niveles de colonización y longitud del micelio extraradical están asociados a la humedad del suelo y baja disponibilidad de nutrientes. Finalmente los altos niveles de colonización durante los meses de lluvias pueden ser explicados por que durante éstos meses, los géneros *Acaulospora* y *Glomus* se encontraron en abundancia, los cuales se han reportado como colonizadores intensivos de la raíz (Dodd *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002).

El hecho de haber encontrado una mayor cantidad de MER y colonización sugiere que la comunidad de *Agave* puede responder y/o depender de la asociación micorrízica más que otras comunidades vegetales. Los altos niveles de colonización de las tres especies de *Agave* puede ser también una simple consecuencia de la alta densidad de inóculo de MA encontrada en cada uno de los sitios de estudio. Además de que todo esto concuerda con el ciclo de vida (perenne) de estas especies vegetales y de la morfología de la raíz (raíces gruesas), atributos que son usualmente asociados a las plantas que se benefician de la formación de la simbiosis con los HMA (Pezzani *et al.*, 2006).

NMP de propágulos micorrízicos viables

En NMP de propágulos micorrízicos capaces de formar colonización varió de 1,008 a 2,545 en 100 g suelo⁻¹. Estos resultados son más altos que los encontrados por Robles *et al.*

(2007), para plantaciones de *A. angustifolia* en los Valles Centrales de Oaxaca. El hecho de que en las especies silvestres de *Agave* estudiadas haya una mayor cantidad de propágulos micorrízicos viables puede deberse a la labranza y las prácticas agrícolas, ya que se ha observado que estas tienen un impacto negativo sobre la cantidad y viabilidad de las hifas, y raíces presentes en el suelo, pero no sobre la abundancia de esporas (Hijri *et al.*, 2006; Dandan y Zhiwey, 2007), como sucede con *A. angustifolia* que es manejado intensiva y extensivamente para la producción de mezcal.

De acuerdo con el análisis de regresión múltiple, las variaciones en el NMP de propágulos micorrízicos viables en las fechas de muestreo se deben principalmente a la variación en la cantidad de raíces colonizadas por los HMA, ya que se encontró una relación positiva altamente significativa entre estas dos variables (Tabla 10). Otra posible explicación puede ser que los microorganismos del suelo al estar interactuando con las raíces y las hifas de los HMA pueden afectar su viabilidad debido al parasitismo y la fragmentación tanto de las hifas presentes en el suelo como de las que se encuentran en las raíces (Gryndler, 2000; Gange y Brown, 2002). Los cambios en el tiempo indican que no todos los propágulos presentes en el suelo son capaces de formar colonización micorrízica ya que hubo meses que presentaron el mayor número de propágulos micorrízicos brutos (MER + % de raíces colonizadas + el número de esporas), pero el número de propágulos viables fue menor. Esto indica que la viabilidad está directamente afectada los tipos de propágulos y la viabilidad de estos; siendo el micelio extraradical es el más susceptible, seguido del micelio intraradical y las esporas. Además, de la influencia intrínseca de las especies de HMA involucradas. Aunado a esto también existe la posibilidad de que la viabilidad de los propágulos pudiera ser afectada por las condiciones edáficas y ambientales que prevalecen en esos momentos.

Número de esporas

El número de esporas varió de 21 a 63 en 50 g suelo⁻¹, valores que concuerdan con lo reportado por Azcón-Aguilar *et al.* (2003) y Panwar y Tarafdar (2006 a y b), en otras especies y comunidades vegetales en ecosistemas áridos y semiáridos. También están dentro de los valores reportados por Tao *et al.* (2004) y Tao y Zhiwei (2005) en *A. americana*, y que lo encontrado por García-Sánchez *et al.* (2007) en *A. lechuguilla*, *A.*

striata y *A. salmiana*. Sin embargo, son más bajos que lo que reportado por Robles *et al.* (2007) para plantaciones de *A. angustifolia* en los Valles Centrales de Oaxaca y que los encontrados por Lugo y Cabello (2002), Chaurasia *et al.* (2005) y Oliveira y Oliveira (2005) en otros ecosistemas.

El hecho de haber obtenido un número de esporas menor que lo reportado en otros ecosistemas se debe a que en los ecosistemas semiáridos el número de esporas por lo general es bajo y disminuye aun más con el incremento de la aridez (Tao *et al.*, 2004). A este respecto, se ha observado que el inóculo de HMA en áreas desérticas y semidesérticas consta en su mayoría de fragmentos hifales presentes en la raíz y/o en el suelo y no de esporas (Bashan *et al.*, 2002). Una explicación alternativa puede ser que el grupo de especies de HMA identificadas en este estudio tengan una tasa de esporulación menor que la de las especies encontrada por Lugo y Cabello (2002), Chaurasia *et al.* (2005) y Oliveira y Oliveira (2005).

Se ha observado que la perturbación moderada, como la labranza mecánica del suelo puede favorecer la propagación, la esporulación y el rápido crecimiento de las esporas de HMA (Dandan y Zhiwey, 2007). Esto puede explicar el hecho de que Robles *et al.* (2007), hayan reportado un mayor número de esporas en *A. angustifolia* que lo encontrado en las especies silvestres de *Agave* (*A. potatorum*, *A. karwinski* y *A. marmorata*). Además, de acuerdo con González-Chávez *et al.* (2007), es posible que haya una subestimación del número de esporas presentes en la rizósfera de las especies de *Agave* debido a la sucesión de los HMA con respecto al tiempo y espacio. También se ha observado que en las raíces de especies silvestres no todas las especies de HMA esporulan, aún cuando se encuentren colonizando la raíz (Hempel *et al.*, 2007). Finalmente la esporulación de los HMA como en otros grupos fúngicos es una respuesta a condiciones edafo-climáticas adversas o favorables.

El número de esporas de HMA varía espacial y temporalmente (Lugo y Cabello, 2002; Oliveira y Oliveira, 2005 y Panwar y Tarafdar, 2006 a). En este estudio el mayor número de esporas se encontró en la época de lluvias (julio de 2007) y el menor en el mes de secas (abril de 2008), lo cual concuerda con lo reportado por Chaurasia *et al.* (2005), Oliveira y

Oliveira (2005) y Lovera y Cuenca (2007), pero no con lo encontrado por Aguilera-Gómez *et al.* (2007), ya que estos autores mencionan que el número de esporas disminuye considerablemente en la época de lluvias. Esto es muy importante ya que en sitios con deficiencias hídricas como los analizados en este estudio, se ha observado que la temporada de lluvias abre ventanas de oportunidad para los diferentes grupos de organismos del suelo. En este caso los HMA parecen estar comportándose como estrategias *r*, es decir, organismos que producen una gran cantidad de propágulos ante la menor oportunidad ambiental favorable (Begon *et al.*, 1986).

El hecho de que en julio se haya encontrado el mayor número de esporas y en abril el menor se debe probablemente a cambios en la composición de especies durante el tiempo, ya que mientras en julio de 2007 se encontraron solo especies de los géneros *Acaulospora* y *Glomus*, en abril estuvieron presentes además de estos dos, los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*. Estos dos últimos pudieran estar compitiendo con *Acaulospora* y *Glomus* por los recursos disponibles y de esta manera afectar su tasa de esporulación y por consiguiente disminuir en el número de esporas durante el mes de abril.

El incremento en el número de esporas durante el mes de julio también puede deberse al aumento en la densidad de la raíz que es favorecido por la cantidad de agua presente en el suelo, esto puede aumentar la cantidad de carbono (Burrows y Pflieger, 2002), lo cual permite que las especies de HMA tengan una mayor cantidad de recursos disponibles (especialmente compuestos carbonatados) para producir un mayor número de esporas en los meses de lluvias, los cuales pueden servir como reservorio del inoculo micorrízico en los meses de mayor estrés ambiental. Además, el hecho de que el número de esporas fuera menor en abril también se debe a que en este estudio se encontraron en su mayoría esporas pequeñas de los géneros *Glomus* y *Acaulospora*; los cuales son muy sensibles a los cambios ambientales y edáficos, por lo que tienden a disminuir con el tiempo (Gupta y Mukerji, 2000; Hart y Reader, 2002). Aunado a esto, se ha observado que las especies del género *Glomus* producen una gran cantidad de esporas pequeñas, pero solo germinan una vez y tienden a perder viabilidad relativamente rápido. Caso contrario a los géneros que producen esporas más grandes que pueden germinar varias veces y cesar en caso de no

haber condiciones adecuadas, además son más efectivas que las esporas pequeñas en la iniciación de la colonización (Burrows y Pflieger, 2002).

Otra posible explicación de los cambios encontrados en las diferentes fechas de muestreo es que se ha observado que algunos grupos de invertebrados tienen el potencial de interactuar (positiva o negativamente) con los HMA. Con respecto a esto, Gryndler (2000) y Gange y Brown (2002), mencionaron que los invertebrados tienen un efecto negativo sobre la estructura de la comunidad y la densidad de esporas de los HMA, ya que pueden ingerir esporas y fragmentos de hifas, lo cual disminuye su número en el suelo y podría explicar de alguna manera el bajo número de esporas encontrado en abril. Por otro lado, puede existir la posibilidad de que en julio haya presencia de bacterias que estimulen la esporulación y el crecimiento del tubo germinativo de los HMA, debido probablemente a la producción de compuestos benéficos (Giovannetti, 2000).

Finalmente, los cambios en la densidad de esporas permiten especular la existencia de una pérdida diferencial de especies de HMA, de acuerdo con la estacionalidad de su esporulación, afectando particularmente a aquellas especies que lo hacen en la temporada seca, con la consiguiente disminución del potencial infectivo del suelo (Lovera y Cuenca, 2007).

Curvas de acumulación de especies

Tomando los datos de las especies en conjunto, los modelos de acumulación de especies indican que el esfuerzo de colecta reflejó satisfactoriamente la composición de la comunidad de HMA, ya que se encontró el 96% del máximo de especies posibles de registrar en el área de estudio. Sin embargo, cuando se hizo la acumulación de especies de HMA por separado, es decir, por cada especie de *Agave*, fecha de muestreo y sitio de estudio, los modelos indican que sólo en San Dionisio Ocotepec el esfuerzo de colecta fue suficiente, al encontrarse el 100% de la composición de la comunidad. Para los dos sitios restantes, así como para las tres especies de *Agave* y las diferentes fechas de muestreo, los modelos indican que es necesario incrementar el esfuerzo de colecta. El porcentaje encontrado mediante los modelos de acumulación de especies tomando los datos en

conjunto (96) y lo encontrado en San Dionisio Ocotepec (100), coincide con lo reportado en otros estudios realizados en zonas semiáridas del Norte de Estado Unidos (Bever *et al.*, 2001) y del Sureste de China (Dandan y Zhiwey, 2007), y con lo encontrado por Hijri *et al.* (2006), en suelos con diferentes cultivos.

El hecho de que para los dos sitios de muestreo restantes (SJR y SM), así como para las tres especies de *Agave* y las diferentes fechas de muestreo no se hayan registrado el total de especies predichas por los modelos, no sólo indica que es necesario aumentar el esfuerzo de muestreo, si no también sugiere la necesidad utilizar diferentes métodos de muestreo e identificación de los HMA que permitan el descubrimiento de todas las especies presentes. Con respecto a esto, Clapp *et al.* (2002) y González- Chávez *et al.* (2007), mencionaron que las especies identificadas a través de la morfología de las esporas sólo representan una pequeña parte de la riqueza de especies, debido a que esporas morfológicamente idénticas pueden estar formadas por especies genéticamente diferentes, o por especies de baja esporulación o por colonizadores fúngicos no esporulantes. Aunado ha esto, Bever *et al.* (2001), mencionaron que cuando los HMA se propagan usando plantas trampa, el número de especies incrementa, ya que ellos encontraron que la acumulación de especies fue siempre mayor cuando se utilizaron plantas trampa comparado con los datos colectados directamente del campo. Por otro lado, por su potencial para facilitar la identificación de las especies de HMA directamente de las raíces, los métodos moleculares son muy promisorios para dar una estimación más realista de la biodiversidad de HMA en un sitio (Sanders, 2002; Hijri *et al.*, 2006; Hempel *et al.*, 2007). Sin embargo, aun existen muchas limitaciones para el estudio de la diversidad de HMA por métodos moleculares, debido a que no existen primer específicos para las 200 especies que se conocen del grupo, por lo que la biología molecular debe tomarse como una herramienta complementaria a la taxonomía basada en la composición de la pared de las esporas. En este sentido Hempel *et al.* (2007), compararon la riqueza de especies presentes en las raíces, en el micelio extraradical y en las esporas, encontrado marcadas diferencias entre las familias de HMA y los grupos de especies en los tres compartimentos (raíces, esporas y micelio del suelo). La fracción de las raíces fue dominada por secuencias que corresponden a la familia Glomeraceae. En la fracción de las esporas encontraron una alta diversidad total de familias

y grupos de especies, las secuencias correspondieron a las familias Glomeraceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae. Finalmente, en contraste con la alta proporción que ocupó la familia Glomeraceae en las raíces y las esporas; ninguna de las secuencias obtenidas a partir de micelio del suelo correspondió a la familia Glomeraceae. La familia dominante en este compartimiento fue Paraglomaceae, seguida por Archaeosporaceae y Gigasporaceae. Estos resultados conducen a pensar que las especies que faltan por registrar en este trabajo pueden pertenecer a las familias Paraglomaceae, Archaeosporaceae y Gigasporaceae. Finalmente, de acuerdo con Dodd *et al.* (2000) y Hart y Reader (2002), quizá algunas especies no se registraron debido al ciclo de vida que tienen y a la forma en como se propagan.

Por otra parte, los ocho nuevos reportes para el estado y el hecho de haber encontrado tres posibles especies nuevas, sugieren la necesidad de seguir realizando estudios en los que se identifiquen a las especies y hagan más inventarios de los HMA en Oaxaca.

Composición de la comunidad HMA

La riqueza de especies encontrada en este estudio (25) es mayor que la reportada por Aguilera-Gómez *et al.* (2007), en una comunidad vegetal del Desierto de Sonora (nueve) y que lo encontrado por García-Sánchez *et al.* (2007), en *A. lechuguilla*, *A. striata* y *A. salmiana* (ocho), y por Robles *et al.* (2006), para plantaciones de *A. angustifolia* (15), y es igual a lo encontrado por Pezzani *et al.* (2006), en un mosaico de dos fases en el Desierto de Chihuahua (25) y que lo registrado por Guadarrama-Chávez *et al.* (2007), en la región de Nizanda, Oaxaca (25).

El hecho de haber encontrado una mayor riqueza que en estudios previos en zonas semiáridas, puede deberse a que las especies de HMA encontradas son ecológicamente distintas y ocupan diferentes nichos. Las especies pueden por lo tanto ser competitivamente superiores en su nicho específico, y la presencia de múltiples nichos en un hábitat resulta en el mantenimiento activo de una alta composición de HMA en la comunidad. (Bever *et al.*, (2001). Aunado a esto las condiciones edáficas y la preferencia de las especies de HMA por

las diferentes plantas hospederas pudieran explicar que se haya encontrado una mayor riqueza que en otros ecosistemas áridos del país

La elevada riqueza de especies encontrada también puede indicar una alta diversidad y complementariedad funcional (Dandan y Zhiwei, 2007); esto debido a que las especies de los géneros *Glomus* y *Acaulospora* por lo general producen una reducida cantidad de micelio que explora distancias relativamente cortas (Burrows y Pflieger, 2002; Hempel *et al.*, 2007). Caso contrario a las especies de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, que producen hifas más profusas y una gran cantidad de MER que pueden explorar un mayor volumen de suelo (Dodd *et al.*, 2000; Burrows y Pflieger, 2002; Hart y Reader, 2002). Esta alta riqueza de especies y diversidad funcional permite que la captura de nutrientes y la productividad se incremente significativamente (van der Heijden *et al.*, 1998). Un incremento en la riqueza de especies de HMA conduce a un incremento significativo en la cantidad de hifas presentes en el suelo, lo que disminuye la concentración de nutrientes en el suelo e incrementa la concentración de estos en la materia vegetal (Klironomos *et al.*, 2000). Así, el incremento en la diversidad de HMA resulta en un aprovechamiento más eficiente de los nutrientes del suelo y de explotación de los recursos disponibles en el sistema (van der Heijden *et al.*, 1998; van der Heijden, 2002)

Las plantas micorrizadas son capaces de compartir los nutrientes adquiridos vía la extensa red de hifas presentes en el suelo que están conectadas entre las raíces de plantas de una misma especie y entre las especies (van der Heijden, 2002). El transporte de carbón entre plantas a través de la red de hifas, es directo en especies vegetales con una alta dependencia micorrízica (Hart y Klironomos, 2002), como es el caso de las especies de *Agave*. Estas reciben por lo tanto más recursos que especies vegetales con una baja dependencia micorrízica (van der Heijden, 2002). La respuesta funcional de las plantas a las diferentes especies de HMA es mayor cuando las plantas tienen una alta dependencia micorrízica. Estos resultados sugirieron que la dependencia micorrízica es una medida apropiada que puede ser usada para estimar cómo las plantas responden a cambios en la abundancia y composición de los HMA (Burrows y Pflieger, 2002; van der Heijden, 2002).

Las diferencias en la composición de HMA entre las especies de *Agave* muestran que los HMA no están distribuidos al azar o que se pueden asociar con cualquier especie vegetal, si no que sugiere que hay un cierto grado de preferencia de los HMA por la planta y viceversa (Burrows y Pflieger, 2002; Sanders, 2002; Dandan y Zhiwei, 2007). Además, esto indica que los HMA difieren con respecto a una función y que las plantas difieren en su respuesta al hongo, lo cual puede traer un efecto benéfico a las especies de *Agave* y por consiguiente al ecosistemas, más especies de HMA traen consigo más funciones realizadas por éstos, lo cual brinda más oportunidades para las relaciones benéficas y para el desarrollo vegetal. Cuando una comunidad de HMA es más diversa, también produce un micelio extraradical más extensivo, lo cual puede explicar por que las plantas del género *Agave* pueden crecer y desarrollarse bajo condiciones de estrés ambiental (Hart y Kliromonos, 2002). Aunado a esto, se ha observado que las especies de HMA muestran diferencias espaciales en la adquisición de nutrientes en el suelo. Esto puede conducir a complementar los recursos y a aumentar la productividad vegetal si varias especies de HMA están presentes simultáneamente. Las diferentes especies de HMA también afectan el patrón de crecimiento espacial de las plantas que se reproducen vegetativamente como es el caso de las especies de *Agave*, la variación en el crecimiento vegetativo por los HMA es ecológicamente importante ya que aumentan el tamaño poblacional por efecto directo en su reproducción (Hart y Kliromonos, 2002). Finalmente, el hecho de que *A. marmorata* presentara una mayor riqueza de especies puede deberse a que la composición de los HMA puede estar estrechamente influenciada por la especie hospedera, a través de los efectos diferenciales sobre el crecimiento de las hifas y la esporulación (Burrows y Pflieger, 2002).

La variación espacial y temporal en la presencia de los géneros de HMA puede tener un profundo impacto sobre la coexistencia y distribución de las plantas (Hart y Kliromonos, 2002), ya que la presencia de diferentes especies de HMA durante el tiempo permite satisfacer la variación temporal en los requerimientos nutricionales de las especies vegetales, suministrando una combinación particular de nutrientes que pueda mejorar el crecimiento de estas (Burrows y Pflieger, 2002; van der Heijden, 2002). Esto puede explicar por qué la composición de los HMA cambia con respecto al tiempo y el espacio. Aunado a esto, las diferencias en el ciclo de vida de las diferentes familias de HMA y las diferentes

estrategias de colonización de los géneros de HMA, pueden contribuir a explicar los cambios en el tiempo y entre los sitios de estudio, como ha sido observado en dos comunidades vegetales con diferente grado de perturbación (Dandan y Zhiwei, 2007).

Los resultados de la alta riqueza de especies registrada en este trabajo enfatizan la necesidad de considerar y proteger la diversidad de HMA, y que estos microorganismos deben ser considerados a futuro para prácticas de manejo, debido a la creciente necesidad de mantener la diversidad y buen funcionamiento de los ecosistemas. Esto por que en estudios previos se ha observado que la presencia de HMA es indispensable para mantener el nivel básico de biodiversidad en un ecosistema, y que una alteración en la estructura y composición de la comunidad de HMA puede conducir a grandes fluctuaciones en las comunidades vegetales. De acuerdo con van der Heijden *et al.* (1998), la inminente reducción de la diversidad en la tierra, y su potencial amenaza sobre la sustentabilidad y estabilidad de los ecosistemas puede revertirse sólo si todo el ecosistema incluyendo los componentes microbianos son protegidos y conservados.

Estructura de la comunidad HMA

Muchos factores pueden influenciar la distribución y la estructura de la comunidad de los HMA, tales como los factores climáticos y edáficos (Bohrer *et al.*, 2001; Olivera y Olivera, 2005), la variación espacial y temporal (Uhlman *et al.*, 2004; Dandan y Zhiwei, 2007), el tipo de vegetación (van der Heijden, 1998; Burrows y Pflieger, 2002), la especificidad entre hongo-planta (Sanders, 2002), la perturbación (Hijri *et al.*, 2006; Dandan y Zhiwei, 2007) y la capacidad de esporulación de los HMA (Hart y Reader, 2002; Clapp *et al.*, 2002; González- Chávez *et al.*, 2007). Sin embargo, en este estudio los cambios en la estructura de la comunidad pudieran estar influenciados en mayor medida por los ciclos de vida y las estrategias de colonización de las diferentes especies de HMA encontradas

El género *Glomus* siempre fue más abundante, tanto en las especies de *Agave* como en las fechas y los sitios de estudio. Ello puede deberse a que este género presenta una distribución muy amplia a nivel mundial (Wang y Qiu, 2006; Treseder y Cross, 2006). Además de que está adaptado particularmente a condiciones áridas como las presentes en

los sitios de estudio (Tao *et al.*, 2004; Tao y Zhiwei, 2005; Dandan y Zhiwei, 2007; Shi *et al.*, 2007). El que una gran parte de las esporas aisladas pertenecieran al género *Glomus* puede ser explicado por que las esporas producidas por *Glomus* son pequeñas y requieren poco tiempo para reproducirse (Hart y Reader, 2002). Las especies que producen esporas pequeñas adaptan y ajustan de manera más eficiente sus patrones de esporulación a los cambios en las condiciones ambientales (Dandan y Zhiwei, 2007).

En este estudio, los géneros *Glomus* y *Acaulospora* fueron los más dominantes y frecuentes, lo cual indica que presentan especies generalistas y con una amplia tolerancia a los cambios temporales y espaciales (Tao y Zhiwei, 2005; Guadarrama-Chávez, *et al.*, 2007; Dandan y Zhiwei, 2007). La baja abundancia y frecuencia de aislamiento de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* puede deberse a la baja riqueza de especies vegetales que se analizó, ya que estos géneros son favorecidos por el aumento en la diversidad vegetal (Gupta y Mukerji, 2000; Hart y Reader, 2002; Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007). Además, las esporas de estos géneros toman más tiempo en formarse y producen menos esporas que los miembros de las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae (Dodd *et al.*, 2000; Hart y Reader, 2002).

El hecho de que *Glomus geosporum* haya sido la especie más abundante y generalmente la más frecuente, se debe al tamaño pequeño de sus esporas. Además, su alta frecuencia de aislamiento indica que puede adaptarse más fácilmente que el resto de las especies de HMA a cambios en las condiciones ambientales. La gran abundancia y riqueza de HMA indican una considerable heterogeneidad espacio-temporal e implica que la diversidad tiene una alta variación temporal, lo cual sugiere un constante proceso de retroalimentación (acoplamiento) con la estructura de la comunidad (Camargo-Ricalde., 2007).

Los resultados de la estructura de la comunidad de los HMA indican que éstos son un componente común e importante en las zonas semiáridas de Oaxaca, y que las esporas pequeñas pueden ser las mejor adaptadas a estos ecosistemas. Esto sugiere que los HMA pueden jugar un papel muy importante en el desarrollo y mantenimiento de la comunidad de *Agave* y por lo tanto no pueden ser ignorados en el manejo de estas comunidades

vegetales, las cuales son muy importantes para la economía local y para el suministro de materiales usados por las comunidades rurales.

Diversidad

La diversidad de HMA encontrada en la comunidad de *Agave* ($H' = 0.94-1.41$) resultó menor que lo reportado en otros estudios. Tal es el caso de HMA encontrados en diferentes sitios de una zona templada que presentaron una variación de $H' = 1.27$ a 2.39 (Chaurasia *et al.*, 2005). Mientras que en una comunidad de plantas efímeras los valores fueron de $H' = 2.16- 2.86$ (Shi *et al.*, 2007).

Los cambios en la diversidad con respecto al tiempo y al espacio ya han sido documentados. Por ejemplo, Hijri *et al.* (2006), encontraron una diversidad que varió de $H' = 0.35-1.30$. Estos resultados están dentro de lo encontrado en nuestros diferentes sitios de estudio ($H' = 0.94-1.33$), sin embargo están por debajo de lo reportado por Panwar y Tarafdar (2006 a) en diferentes sitios donde crece *Mitragyna parvifolia* ($H' = 3.25$ a 3.72). De acuerdo con estos autores, las diferencias encontradas pueden ser explicadas por los cambios en los factores ambientales.

Las mayores diversidades se encontraron en *A. potatorum* ($H' = 1.41$), en el muestreo del mes de enero ($H' = 1.41$) y en el sitio San Juan del Río ($H' = 1.33$). Esto puede explicarse por la relación positiva que hay entre la diversidad, la riqueza y la uniformidad, ya que por lo general, los mayores valores de diversidad corresponden a los valores más altos de riqueza y equitatividad.

Similitud (Diversidad Beta)

La alta similitud encontrada en los sitios sugiere una baja diversidad beta, es decir, indica que entre los tres sitios existe un alto grado de traslape o bajo recambio de especies. Resultados similares fueron encontrados por Dandan y Zhiwei (2007), en dos ecosistemas del sureste de China con diferente grado de perturbación (índice de 0.85). Sin embargo, no concuerda con lo reportado por Uhlmann *et al.* (2004), quienes encontraron una alta variabilidad (0-0.66) en la composición de especies en diferentes sitios de Namibia y del

Sureste de África y que lo encontrado por Hijri *et al.* (2006), quienes reportaron una similitud que varió de 0.22-0.48 en sitios con diferente grado de perturbación. El hecho de que en el presente estudio se haya encontrado una gran similitud (baja diversidad beta), puede deberse a la alta riqueza de especies encontrada en cada uno de los sitios, ya que se ha reportado que sitios con un bajo número de especies por lo general no son similares y, por consiguiente, tienen una alta diversidad beta (Hijri *et al.*, 2006). Aunado a esto la baja diversidad beta encontrada indica que muchas de las especies identificadas en este estudio tienen una amplia distribución, y que las condiciones ambientales y edáficas pudieran determinar la presencia de las especies en los sitios más que las especies de *Agave* con las que se asocian. Por otro lado, Clapp *et al.* (2002), mencionaron que la taxonomía tradicional basada en la composición de las esporas, sugiere que la diversidad global es baja y es común encontrar una alta diversidad local (alfa), lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio. Ésta alta diversidad local contra una baja diversidad global es un tanto paradójica ya que teóricamente todos los HMA son igualmente capaces de colonizar todas las plantas por la generalización que se ha hecho de la inespecificidad de los HMA, sin embargo hay varios estudios donde se demuestra lo contrario. Una aparente baja diversidad taxonómica acoplada a una amplia distribución geográfica conduce a pensar que los HMA son un grupo poco diverso.

Efecto de los parámetros del suelo sobre los HMA

Para poder conocer el papel ecológico de la micorriza arbuscular, es necesario entender el efecto de las condiciones ambientales sobre los HMA y su interacción con las plantas hospedadoras. A no ser que estos efectos sean bien comprendidos no será posible desarrollar métodos prácticos para la utilización de las micorrizas en la agricultura, silvicultura, preservación y restauración de los habitats naturales (Bohrer, *et al.*, 2001).

La acidez del suelo es un factor importante que regula la germinación de las esporas y puede en parte explicar la distribución de los diferentes HMA en los suelos (Giovannetti, 2000; Gupta y Mukerji, 2000). Panwar y Tarafdar (2006 a, b), encontraron que el pH del suelo afecta positivamente la densidad de esporas, sin embargo nuestros resultados no soportan esta idea ya que se encontró una relación negativa y significativa entre el número

de esporas y el pH. El hecho de que el pH haya tenido un efecto negativos sobre el número de esporas puede deberse a que los géneros que se encontraron en mayor abundancia en este estudio (*Glomus* y *Acaulospora*) por lo general crecen en rangos de pH que van de 5.5 a 7 y se ha observado que valores de pH por arriba de 8 disminuyen significativamente el porcentaje de germinación de las esporas (Giovannetti, 2000; Gupta y Mukerji, 2000). De cualquier forma los valores de pH óptimos para cada especie de HMA son característicos de los aislados utilizados en cada experimento y no pueden ser aplicados a todos los aislados de todas las especies, ya que cada aislado recuperado de un ambiente específico en realidad puede representar un ecotipo adaptado a características peculiares del suelo (Giovannetti, 2000).

Los HMA están distribuidos principalmente cerca de la superficie del suelo y pueden extenderse a capas más profundas (Lovera y Cuenca, 2007). La distribución de los HMA es una función de la forma en que están distribuidos los recursos en el suelo (Allen, 1991). En este estudio el contenido de carbón orgánico tiene un efecto significativo y positivo sobre la longitud del micelio extraradical, el porcentaje de colonización, el número de esporas y el NMP de propágulos micorrízicos viables. Esto concuerda con lo encontrado en *Mitragyna parvifolia* (Panwar y Tarafdar, 2006 a, b). También coincide con lo reportado por Gryndler (2000), quien observó no solo un incremento en la colonización en la raíz y el micelio extraradical, si no también una alta esporulación cuando los suelos fueron mejorados con residuos vegetales.

Finalmente la conductividad eléctrica tuvo un efecto positivo y significativo sobre el NMP de propágulos micorrízicos viables y el número de esporas, esto concuerda con lo encontrado en una comunidad vegetal del sureste de África (Uhlmann *et al.*, 2004). Esto puede indicar que los HMA son tolerantes a condiciones de salinidad, como ya ha sido reportado en plantas halófitas (Brundrett, 1991).

CONCLUSIONES

- Se identificaron 25 morfoespecies de HMA pertenecientes a siete géneros y cinco familias. La familia Glomeraceae fue la que aportó el mayor número de especies, seguida de Acaulosporaceae y Gigasporaceae.
- En la rizósfera de *A. marmorata* se aisló el mayor número de morfoespecies seguido de *A. potatorum* y finalmente *A. karwinski*.
- El potencial micorrízico fue alto y presentó diferencias significativas entre los meses de muestreo y sitios de estudio, pero no entre las especies de *Agave*.
- La diversidad fue baja y presentó diferencias significativas entre las especies de *Agave*, meses de muestreo y sitios de estudio.
- *Glomus* fue el género más abundante, frecuente y dominante
- El pH y el contenido de carbón orgánico tuvieron un efecto significativo sobre el potencial micorrízico. El pH tuvo un efecto negativo y significativo sobre la riqueza de especies sólo en *A. marmorata*.
- Los ocho nuevos reportes para Oaxaca y el hecho de haber encontrado tres posibles especie nuevas, sugieren la necesidad de seguir realizando estudios que identifiquen y hagan inventarios de los HMA en Oaxaca
- El alto potencial micorrízico y gran riqueza de especies registrados en este trabajo enfatizan la necesidad de proteger la diversidad de HMA ya que pueden ser considerados a futuro para prácticas de manejo, debido a la creciente necesidad de mantener la diversidad y buen funcionamiento de los ecosistemas. Además los resultados de la estructura indican los HMA son un componente común e importante en las zonas semiáridas de Oaxaca, y que las esporas pequeñas pueden ser las mejor adaptadas a estos ecosistemas. Esto sugiere que los HMA pueden jugar

un papel muy importante en el desarrollo y mantenimiento de la comunidad de *Agaves* y por lo tanto no pueden ser ignorados en el manejo de estas comunidades vegetales, las cuales son muy importantes para la economía local y para el suministro de materiales usados por las comunidades rurales.

LITERATURA CITADA

- Aguilera-Gómez, L. I., I. V. Rivas-Manzano, O. Ocampo-Jiménez y Olalde-Portugal, V. 2007. Los Glomales de las planicies del Desierto de Sonora. En: Montañón N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp. 85-95.
- Alarcón, A. y Ferrara-Cerrato, R. 1999. Manejo de la micorriza arbuscular en sistemas de propagación de plantas frutícolas. *Terra*. 17: 179-191.
- Alexander, M. 1980. Introducción a la microbiología del suelo. AGT Editor. México, D.F. 491 p.
- Allen, M. 1996. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press. New York. 183 p.
- Allen, M. 1996. The ecology of arbuscular mycorrhizas: a lookback into the 20th century and a peek into 21st. *Mycol. Res.* 100:769-782.
- Allen, B. E., E. Rincon, M. Allen, A. Pérez-Jiménez y Huante, P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 30:261-274.
- Atlas, R.M. y Bartha, R. 2002. Ecología microbiana y microbiología ambiental. Pearson Educación. Madrid. 696 p.
- Azcón-Aguilar, C., J. Palenzuela, A. Roldan, S. Bautista, R. Vallejo y Barea, J. 2003. Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Appl. Soil Ecol.* 22: 29-37.
- Bashan, Y., E. A. Davis, A. Carrillo-García y Linderman, R. G. 2000. Assesment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Appl. Soil. Ecol.* 14:165-175.
- Beauchamp, B. V., J. C. Stromberg y Stutz, C. J. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus-Salix* stands in a semiarid riparian ecosystem. *New Phytol.* 170: 369-380.
- Begon, M., J. L. Harper y Townsend C.R.. 1986. Ecology individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Barcelona. 886 p.
- Bever, J., P. Schultz, A. Pringle y Morton, J. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience.* 51:923-931.
- Bohrer, G., V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano y Ward, D. 2001. Effects of environmental variables on vesicular-arbuscular mycorrhizal abundance in wild populations of *Vangueria infausta*. *J. Veget. Sci.* 12:279-278.

- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove y Malajczuk, N. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia. 347 p.
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 21:171-313.
- Burrows, L.R., y Pflieger, F. L. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Can. J. Bot.* 80:120-130.
- Camargo-Ricalde, S. L., S. Dhillon y Jiménez-González, C. 2003. Mycorrhizal perennials of the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Mycorrhiza.* 13:77–83
- Camargo-Ricalde, S. L. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity related to plant diversity. En: Montaña N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp. 25-37.
- Carrillo-García, A., L. León de la Luz, Y. Bashan y Bethenfalvay, G. 1999. Nurse plants, mycorrhizae and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restor. Ecol.* 7:321-335.
- Chagoya, M. M. 2004. Diagnóstico de la cadena productiva del sistema productivo maguey-mezcal. Ed. SAGARPA-Delegación Oaxaca SEDAF-Gobierno del Estado de Oaxaca Consejo Oaxaqueño del Maguey y Mezcal A.C. Oaxaca, México. 205 p.
- Chaurasia, B., A. Pandey y Palni, L. 2005. Distribution, colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central Himalayan rhododendrons. *For. Ecol. Manag.* 207: 315–324.
- Chen, X., J. Tang, G. Zhi y Hu, S. 2005. Arbuscular mycorrhizal colonization and phosphorous acquisition of plants: effects of coexisting plant species. *Appl. Soil Ecol.* 28: 259-269.
- Clapp, J.P., T. Thorunn, T. J. Daniel y Young J.P. 2002. Genetic studies of the structure and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer. Berlin. pp. 201-224.
- Collier, S.C., C. T. Yarness y Herman, R. P. 2003. Mycorrhizal dependency of Chihuahuan Desert plants is influenced by life history strategy and root morphology. *J. Arid Environ.* 55:223-229.
- Collier, S. C. 2007. Review of potential factors influencing reduced mycorrhizal dependency among plants of northern Chihuahuan Desert. En: Montaña N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp.73-82.

- Cui, M. y Nobel, P. S. 1992. Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 122: 643-649.
- Dandan, Z. y Zhiwei, Z. 2007. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of the Jinsha River, southwest China. *Appl. Soil Ecol.* 37:118 – 128.
- Dodd, C. J., C. L. Boddington, A. L. Rodríguez, C. González-Chávez y Mansur, I. 2000. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil.* 226:131-151.
- Driver, D. J., W. E. Holben y Rillig, M. C. 2005. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 37:101-106.
- Espinosa, P. H., M. E. Bravo, L. P. López y Arredondo, V. C. 2005. El Agave mezcalero de Oaxaca. Ed. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación regional Pacifico Sur Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca. Oaxaca, México. 180 p.
- Gai, J. P., P. Christie, G. Feng y Li, X. L. 2006. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review. *Mycorrhiza.* 16: 229-239.
- Gange, A. C. y Brown, V. K. 2002. Actions and interactions of soil invertebrates and arbuscular mycorrhizal fungi in affecting the structure plants communities. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecology.* Springer. Berlin. pp. 321-344.
- García-Mendoza, A. Lezama, P. y Reyes, S. J. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la mixteca alta Oaxaca-Puebla. México. *Act. Bot. Mex.* 27:53-73
- García-Mendoza, A. 2004. Agaváceas. En: García-Mendoza A.J., M.J. Ordóñez y Briones-Salas, M. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, D.F. pp. 159-169.
- García-Sánchez, R. A. Monroy y Sánchez, C. 2007. Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a diferentes plantas y matorrales del Valla del Mezquital, Hidalgo, México. En: Montañón N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). *Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos.* Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp.123-136.
- Gianinazzi-Pearson, V. y Azcón-Aguilar, C. 1991. Fisiología de las micorrizas vesículo-arbusculares. En: Olivares J. y Barea J. M. (eds). *Fijación y Movilización Biológica de nutrientes.* Volumen II. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. pp. 175-202.

- Giovannetti, M. 2000. Spore germination and pre-symbiotic mycelial growth. En: Y. Kapulnik y Douds, D. D. (eds.). *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. pp. 47-68.
- González-Chávez, M. C., A. Alarcón y Ferrara-Cerrato, R. 2007. Biodiversidad funcional de los hongos micorrízicos arbusculares en zonas áridas y semiáridas. En: Montaña N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). *Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp. 12-24.
- Green, D. C., A. Vilariño, R. Newsam, P. Jeffries y Dodd, C. J. 1994. Quantification of mycelial development of arbuscular mycorrhizal fungi using image analysis. *Mycorrhiza*. 5:105-113.
- Gupta, R. y Mukerji, K. G. 2000. The growth of VAM fungi under stress conditions. En: K. G. Mukerji, B. P. Camola y Singh, J. (eds.). *Mycorrhizal biology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York. pp. 57-66.
- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, F. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8:267-270.
- Guadarrama-Chávez, P., S. L. Camargo-Ricalde, L. Hernández-Cuevas y Castillo-Argüero, S. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 81: 131-137.
- Hart, M.M. y Reader, R. J. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 153:335-344.
- Hart, M.M. y Klironomos, J. N. 2002. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer. Berlin. pp. 225-240.
- Hempel, S., C. Renker y Buscot, F. 2007. Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in grassland ecosystem. *Environ. Microb.* 9:1930-1938.
- Hijri, B., Z. Sýkorová, F. Oehl, K. Ineichen, P. Mäder, A. Wiemkwn y Redecker, D. 2006. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Mol. Ecol.* 15:2277-2289.
- Jeffries, J., S. Gianinazzi, S. Perotto, K. Turnau y Barea, J. M. 2003. The contribution of arbuscular micorrhizal fungi in the sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol. Fertil. Soil.* 37:1-16.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2000. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Rev. Ibérica de Aracnología.* 8:151-161.

- Johansson, F. J., R. L. Paul y Finlay, D. R. 2004. Microbial interaction in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microb. Ecol.* 48:1-13.
- Klironomos, J.N., J. McCune, M. Hart y Neville, J. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecol. Letters.* 3:137-141.
- Kojima, T., H. Hayashi y Saito, M. 2007. community or arbuscular mycorrhizal fungi in Japanese semi-natural grassland dominated by *Pleioljastus chino* and *Miscanthus senensis*. *Grassland Sci.* 53: 111-119.
- López-Guerra, I. 2006. Hongos de micorriza arbuscular en diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) en Oaxaca. Tesis de Maestría. CIIDIR-Oaxaca, IPN. México. 92 p.
- Lovera, M. y Cuenca, G. 2007. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia.* 32:108-114.
- Lugo, A. M. y Cabello, N. M. 2002. Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Córdoba, Argentina) I. Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia.* 94: 579-586
- Magurran, E. A. 1989. Diversidad ecológica y su medición. *Vedra.* España. 200 p.
- Molina, L. M., L. L. Mahecha y Medina, S. M. 2005. Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Rev. Colombiana de Ciencias Pecuarias.* 18:162-175
- Munkvold, L, R. Kjoller, M. Vestberg, S. Rosendahl y Jakobsen, I. 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 164:357-364.
- NORMA Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000, Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis.
- Oliveira, N. A. y Olivera, L. 2005. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in plantas of *Theobroma grandiflorum* schum and *Pullinia cupana* Mart. of an agroforestry system in Central Amazonia, Amazonas State, Brazil. *Brazilian J. Microb.* 36: 262-270.
- Ortiz-Pérez, M.A. Hernández-Santana J.R. y Figueroa-Mah-Eng, J.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García-Mendoza A.J., M.J. Ordóñez y Briones-Salas, M. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, D.F. pp. 159-169.
- Palma, C. F. 1991. El Género *Agave* L. y su Distribución en el Estado de Oaxaca. Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM. México. 162 p.

- Palma, C. F. 1991. El genero *Agave* y su importancia económica en el estado de Oaxaca. *Amaranto*. 3: 4-7.
- Palma, C. F. 1993. Taxonomía y distribución de las especies de *Agave* en Oaxaca. *Amaranto* 6:1-5.
- Palma, C. F. 1995. Los agaves de Oaxaca (*Agave*, Agavaceae), recurso actual y potencial. En: Vásquez, D. (coordinador). Recursos vegetales de Oaxaca. Sociedad y naturaleza en Oaxaca. México. pp. 61-70.
- Palma, C. F. 1998. Las especies útiles del género *Agave* en Oaxaca. *Huaxyacac* 16: 12-16.
- Panwar, J. y Tarafdar, J. C. 2006 a. Arbuscular mycorrhizal fungal dynamics under *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. in Thar. *Desert Appl. Soil Ecol.* 34:200–208
- Panwar, J. y Tarafdar, J. C. 2006 b. Distribution of three endangered medicinal plant species and their colonization with arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Arid Environ.* 65:337–350.
- Pérez, S. S. 2001. Prospección y aplicación de Micorrizas en especies vegetales autóctonas del matorral, para favorecer la revegetación de ecosistemas mediterráneos degradados. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. España.
- Pezzani, F., C. Montaña y Guevara, R. 2006. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the sucesional context of a two-phase mosaic in the chihuahuan Desert. *Mycorrhiza*. 16:285-295.
- Pezzani, F. R. Guevara, L. Hernández Cuevas y Montaña, C. 2007. Interacciones micorrízicas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí: hongos micorrizógenos arbusculares y su asociación con gramíneas del Desierto Chihuahuense. En: Montañó N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp. 109-121.
- Ramales O. y Martin, C. 2004. La Industria Manufacturera Dentro de la Estructura y la Dinámica de la Economía Oaxaqueña. Observatorio de la Economía Latinoamericana.
- Rheinheimer, G. 1987. Microbiología de las aguas. Acribia. España. 261 p.
- Rillig, M. C., S. F. Wright y Eviner, V. T. 2002. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*. 238: 325-333.
- Rivera, R. E., M. F. Fernández, J. A. Hernández y Martín, T. R. 2003. El manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. INCA.
- Robles, C. 1999. Modificaciones en las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos en respuesta a la actividad de los organismos simbióticos y rizosféricos, en el contexto de una

agricultura sostenible. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España. 159 p.

- Robles, C., I. López-Guerra y Robles-Martínez, Ma. L. 2006. Potencial micorrízico, especies fúngicas nativas y compatibilidad funcional en *Agave angustifolia* HAW. Congreso argentino de la ciencia del suelo. Argentina.
- Robles, C., Ma. L. Robles-Martínez y Monrroy-Díaz, F.B. 2007. Crecimiento y nutrición de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw) bajo condiciones de micorrización arbuscular. En: Montañón N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata A. (eds.). Hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UAM-Iztapalapa, FES-Zaragoza-UNAM. México, D. F. pp. 218-233.
- Ruiz-Lozano, J. M. y Azcón, R. 1996. Viability and infectivity of mycorrhizal spores after long term storage in soils with different water potentials. *Appl. Soil Ecol.* 3: 183-186.
- Sanders, R. I. 2002. Specificity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecol.* Springer. Berlin. pp. 415-436.
- Sanders, R. I. 2003. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Sci.* 8:143-145.
- Schüssler A., D. Shuwarzott y Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota; phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- Shi, Z. Y., L. Y. Zhang, X. L. Li, G. Feng, C. Y. Tian y Christie, P. 2007. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with desert ephemerals in plant communities of Junggar Basin, northwest, China. *Appl. Soil Ecol.* 35: 10-20
- Tao, L., L. Jianping y Zhiwei, Z. 2004. Arbuscular mycorrhizas in a valley-type savanna in southwest China. *Mycorrhiza.* 14:323-327
- Tao, L. y Zhiwei, Z. 2005. Arbuscular mycorrhizas in a hot and arid ecosystem in southwest China. *Appl. Soil Ecol.* 29:135-141
- Trent, D. J., T.J. Svejkar y Blank, R. R. 1994. Mycorrhizal colonization, hyphal lengths, and soil moisture associated with two *Artemisia tridentata* subspecies. *Great Basin. Naturalist.* 54:291-300.
- Treseder, K. y Cross, A. 2006. Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems.* 9:305-316.
- Uhlmann, E., C. Görke, A. Petersen y Oberwinkler, F. 2004. Comparasion ef species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in winter rainfall areas of South Africa and summer-rainfall areas of Namibia. *Mycol. Prog.* 3:267-274.

- van der Heijden, G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, y Sanders, I. R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396: 69:72.
- van der Heijden, M. G. A. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders, I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer. Berling. pp. 243-263.
- van der Heijden, M. G. A., y Sanders, I. R. 2002. Mycorrhizal ecology: Synthesis and perspectives. En: M. G. A. van der Heijden y Sanders, I. R. (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer. Berling. pp. 441-454.
- Varela, L. y Trejo, D. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo. *Act. Zool. Mex. Supl. Esp.* 1:39-51.
- Walker, C., S. M. Berch y Koske, R. E. 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceae Spores. *Mycotaxon* 27: 78 – 112.
- Wang, B. y Qiu, Y. L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. 16: 299–363