

# Diversidad de hongos micorrícicos arbusculares en maíz con cultivo de cobertura y biofertilizantes en Chiapas, México

## Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in maize with cover crops and biofertilizers in Chiapas, Mexico

YOLANDA DEL CARMEN PÉREZ-LUNA<sup>1</sup>, JOSÉ DAVID ÁLVAREZ-SOLÍS<sup>2</sup>, JORGE MENDOZA-VEGA<sup>2</sup>, JUAN MANUEL PAT-FERNÁNDEZ<sup>2</sup>, REGINO GÓMEZ-ÁLVAREZ<sup>2</sup> & LAURA CUEVAS<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Universidad Politécnica de Chiapas, Calle Eduardo J. Selvas s/n y Av. Manuel de J. Cancino, Colonia Magisterial, C. P. 29082, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

<sup>2</sup>El Colegio de la Frontera Sur (CONACYT), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. C. P. 29290. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

<sup>3</sup>Universidad Autónoma de Tlaxcala. km 10 Carretera Texmelucan-Ixtacuixtla, Tlaxcala 90122, Tlaxcala, México. yluna18@yahoo.com.mx; dalvarez@ecosur.mx

### RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo conocer la densidad, abundancia y diversidad de especies de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) asociadas al cultivo de maíz (*Zea mays* L.) en parcelas que han sido manejadas con bajos ingresos de insumos externos y evaluar su respuesta a la aplicación de abono verde/cultivo de cobertura (AVCC) y biofertilizantes. El trabajo se realizó en siete parcelas de productores de maíz, de las cuales tres han sido manejadas con frijol nescafé (*Mucuna deeringiana* Merr.) como AVCC y cuatro sin dicho antecedente de manejo. En cada una de las parcelas se establecieron cuatro tratamientos de biofertilización: 1) inoculación con micorriza arbuscular, 2) aplicación de fertilizante orgánico foliar, 3) inoculación con micorriza + fertilizante orgánico foliar, y 4) testigo, los cuales se ordenaron bajo un diseño de bloques completos al azar con siete repeticiones. En total se identificaron 23 morfoespecies, de las cuales 14 se llevaron a nivel de especie, siendo *Glomus* y *Acaulospora* los géneros predominantes. El número de especies con AVCC superó en 50% al obtenido sin AVCC. En las parcelas con AVCC se encontró el 91,3% de morfoespecies de HMA, mientras que en las parcelas sin AVCC el 60,9%. El porcentaje de colonización micorrízica no varió significativamente ( $p=0,7630$ ) entre parcelas con y sin AVCC, sin embargo el nivel de colonización fue más alto con inoculación de micorrizas (86,6%) que en el testigo (71%). Se concluye que el AVCC y la inoculación con micorrizas tuvieron un efecto positivo en la diversidad de especies de HMA y en la colonización de la raíz, respectivamente.

**PALABRAS CLAVE:** Micorriza arbuscular, biodiversidad, *Mucuna deeringiana*, *Zea mays*, agricultura orgánica.

### ABSTRACT

The present work was conducted with the objective of know the density, abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated with maize (*Zea mays* L.) in plots that have been managed with low incomes of external inputs green manure/cover crop (AVCC) and biofertilizers. The work was conducted in seven farmer plots with maize crop, of which three have been managed with nescafe bean (*Mucuna deeringiana* Merr.) as AVCC and four without such antecedent of managing. In each plot were established four treatments of biofertilization: 1) inoculation with AMF, 2) foliar application of organic fertilizer, 3) mycorrhizal inoculation with foliar organic fertilizer, and 4) control, which were ordered under a randomized complete block design with seven replications. In total we identified 23 morphospecies, 14 of which were carried at level of species, being *Glomus* and *Acaulospora* the dominant genera. The number of species in plots with AVCC was 50% higher than without AVCC. In the plots with AVCC was found 91.3% of morphospecies of AMF, while in plots without AVCC the 60.9%. The percentage of mycorrhizal colonization was not significantly different ( $p=0.7630$ ) between plots with and without AVCC, but the colonization level was higher with mycorrhizal inoculation (86.6%) that in the control (71%). We conclude that AVCC and inoculation with mycorrhizae had a positive effect on species diversity of AMF and root colonization, respectively.

**KEYWORDS:** Arbuscular mycorrhiza, biodiversity, *Mucuna deeringiana*, *Zea mays*, organic agriculture.

## INTRODUCCIÓN

La micorriza arbuscular (MA) es la simbiosis mutualista que se establece entre hongos del phylum *Glomeromycota* y la mayoría de plantas vasculares (Schübler *et al.* 2001), es de gran importancia en los sistemas agrícolas (Gosling *et al.* 2006), y tiene capacidad de incrementar la absorción de nutrientes poco móviles, principalmente fósforo (P) (Sanders & Tinker 1971, Nakano *et al.* 2001). Además, la MA confiere a la planta otros beneficios, tales como: estimulación del crecimiento, resistencia al ataque de plagas y enfermedades, tolerancia a estrés hídrico, y contribuye a mejorar la estructura del suelo (Bethlenfalvay & Linderman 1992).

La taxonomía de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) se basa en caracteres discretos de la estructura subcelular de las esporas (Morton & Bentivenga 1994). Schübler (2006) clasificó los HMA en 10 géneros con aproximadamente 193 especies descritas. A pesar que la información sobre diversidad de HMA en ecosistemas naturales y manejados es escasa, existen evidencias de que ésta podría ser mayor que la reportada (Opik *et al.* 2008). Borstler *et al.* (2006) estimaron que en el mundo podría haber 1250 especies de HMA. No obstante existe controversia de cómo cambia la diversidad de HMA en ecosistemas naturales que son transformados en agroecosistemas (Sieverding 1991). Hendrix *et al.* (1995) mencionaron que la composición de especies de HMA puede ser explicada en respuesta a cambios en la comunidad de plantas debido a la naturaleza obligada de los simbioses.

En sistemas agrícolas, las prácticas que se realizan afectan a las poblaciones de HMA, la composición de especies y la colonización micorrízica (Kurle & Pflieger 1994, Schalamuk *et al.* 2006), de manera que la diversidad de estos hongos puede sufrir alteraciones por el manejo agrícola intensivo (Oehl *et al.* 2004, Lovera & Cuenca 2007). El manejo adecuado de rotaciones de cultivos micotróficos afecta positivamente la colonización y la producción de esporas (Bethlenfalvay 1991). El uso de leguminosas como abono verde/cultivo de cobertura (AVCC) protege al suelo y aporta nutrientes que contribuyen al crecimiento, desarrollo y rendimiento del maíz (Philip & Gamboa 2003, Ayala-Sánchez *et al.* 2009), y podría incrementar el número de esporas de HMA, especialmente del género *Glomus* (Blanco & Gutiérrez 1998). Otra estrategia para optimizar el uso de HMA en la agricultura es la inoculación de la semilla con cepas seleccionadas (Sieverding 1986), aun cuando puede presentarse la competencia entre cepas nativas e introducidas, alterando la acción de éstas (Allen & Boosalis 1983), con sus posibles efectos sobre la diversidad de HMA presentes en el suelo.

El maíz (*Zea mays* L.) es la especie cultivada con más amplia distribución en México, en donde cumple una función de gran importancia en el suministro alimentario

familiar y se encuentra muy ligada a la cosmovisión de los pueblos indígenas (Ayala-Sánchez *et al.* 2009). Esta especie ha sido catalogada como una planta micotrófica facultativa que responde a la presencia de HMA en suelos con bajo o moderado nivel de fertilidad (Gavito & Varela 1995, Gavito & Miller 1998); aunque también se ha observado que el grado de dependencia micotrófica en suelos con bajo nivel de fósforo varía ampliamente entre variedades de maíz (Khalil *et al.* 1994).

La importancia socio-cultural del cultivo de maíz y la difícil situación en la que se encuentra la agricultura campesina debido al incremento del costo de los fertilizantes, entre otros factores, plantea la necesidad de encontrar alternativas agroecológicas que mejoren la calidad del suelo, la producción del cultivo y la productividad del trabajo. En el estado de Chiapas, algunos campesinos están incorporando nuevas prácticas agrícolas que les permitan asegurar el suministro alimentario familiar, mejorar el ambiente ecológico y alcanzar un crecimiento económico. Entre los procesos de innovación agroecológica que están siendo impulsados en el cultivo de maíz se encuentra el manejo de AVCC, la aplicación de abonos orgánicos líquidos y la inoculación de micorrizas arbusculares. La comprensión del efecto de estas prácticas agronómicas sobre la riqueza de especies y la composición de la comunidad de HMA podría contribuir en la identificación de estrategias de manejo que optimicen los beneficios de la MA en la producción de este cultivo básico. Por lo tanto, el presente trabajo tuvo como objetivo conocer la densidad, abundancia y diversidad de especies de HMA asociadas al cultivo de maíz en parcelas que han sido manejadas con bajos ingresos de insumos externos y evaluar su respuesta a la aplicación de AVCC (*Mucuna deeringiana* Merr.) y biofertilizantes (micorrizas y fertilizante orgánico foliar).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en el ciclo agrícola primavera-verano de 2009 bajo condiciones de campo en el Ejido La Bella Ilusión, Municipio de Maravilla Tenejapa, en el estado de Chiapas, México, el cual se encuentra ubicado a 16°08'20"N, 91°17'44"O, y a una altitud media de 400 msnm. El clima es Am(f) cálido húmedo con lluvias en verano y precipitación media anual de 2.220 mm (COMAR 2001). La vegetación natural corresponde a selva alta perennifolia, que se alterna con parches de vegetación secundaria (acahuales), pastizales, y cultivos anuales y perennes. Los suelos en la clasificación FAO/UNESCO corresponden a Leptosoles réndzico y lítico, Luvisol crómico y Acrisol pélico.

El estudio se condujo con la participación de un grupo de productores que trabajan bajo un esquema de agricultura orgánica desde hace 7 años aproximadamente. Dentro de las prácticas agrícolas que han incorporado se encuentra

la siembra de frijol nescafé (*Mucuna deeringiana* Merr.) como AVCC, el cual una vez que ha alcanzado su máximo crecimiento se roza y pica, y se incorpora al suelo previo a la siembra del maíz. Asimismo, cuentan con un módulo de propagación de hongos micorrízicos de donde obtienen el biofertilizante (constituido por *Glomus geosporum*, *G. intraradices*, *G. claroideum*, *Acaulospora morrowiae* y *A. scrobiculata*) que agregan a la semilla de maíz previo a su siembra; y un módulo de producción de fertilizante orgánico foliar que ellos mismos elaboran mediante un proceso de fermentación anaeróbica a base de leche, estiércol, melaza, ceniza y hojas del frijol nescafé, el cual es aplicado por aspersión en dos o tres ocasiones durante el crecimiento vegetativo del maíz.

Se eligieron siete parcelas, de las cuales tres han sido manejadas con frijol nescafé y cuatro sin dicho antecedente de manejo. Las dimensiones de las parcelas fueron de aproximadamente 1.500 m<sup>2</sup>, en las que se sembraron variedades de maíz criollo obtenidas de cosechas anteriores. Cada una de las parcelas fue dividida en cuatro unidades experimentales en las que se aplicaron cuatro tratamientos: 1) inoculación con micorrizas arbusculares, 2) aplicación de fertilizante orgánico foliar, 3) inoculación con micorriza + fertilizante orgánico foliar, y 4) testigo, los cuales se ordenaron bajo un diseño de bloques completos al azar con siete repeticiones. Antes de la siembra se realizó un muestreo de suelos a 20 cm de profundidad con 15 sub-muestras que se mezclaron para formar una muestra compuesta en cada una de las parcelas para determinar sus propiedades físicas y químicas. Los suelos presentaron textura arcillosa: arena (22%), limo (22%) y arcilla (56%); y sus principales atributos físicos y químicos se presentan en la Tabla I.

Las semillas de maíz fueron inoculadas con el biofertilizante micorrízico sólido producido por los mismos productores del ejido, el cual presentó 92,3 ± 45,6 esporas/10 g de sustrato y raíces finas con 84,0 ± 9,6% de colonización micorrízica. Para la inoculación 1 kg de semillas de maíz se humedeció con aproximadamente 100 ml de agua, éstas fueron peletizadas con 0,250 kg de inóculo micorrízico y se dejaron secar por toda una noche. Al siguiente día se sembraron en los tratamientos Micorriza y Micorriza+Foliar evitando la exposición directa al sol. El fertilizante foliar contenía 29,3% de materia orgánica, 2,07% de nitrógeno y 0,59% de fósforo. Este se aplicó en dos ocasiones con mochila tipo aspersor en dosis de 0,500 L para cada parcela.

Las parcelas tuvieron diferente composición y estructura vegetal (Tabla II), tales como: la presencia o no de sistemas agroforestales de maíz con árboles frutales y maderables, así como la asociación y rotación con cultivos de cobertura como frijol común (*Phaseolus vulgaris*), calabaza (*Cucurbita* sp.) y nescafé (*Mucuna* sp.).

Para la identificación morfológica de las especies de HMA, a los 90 días después de la siembra (dds) (10 de

agosto de 2011) se recolectó una muestra compuesta de suelo rizosférico (formada por 15 submuestras) para cada uno de los tratamientos establecidos en cada parcela, así como de raíces finas de plantas de maíz en estadio de floración para determinar el porcentaje de colonización del HMA. Las raíces fueron aclaradas con KOH y H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, y teñidas con azul tripano en lactoglicerol (Phillips & Hayman 1970). El porcentaje de colonización micorrízica se determinó en segmentos de raíces finas con un microscopio compuesto (100x) en tres campos visuales equidistantes sobre cada segmento y se registró la presencia o ausencia de estructuras micorrízicas como hifas, vesículas, arbusculos y esporas (Giovannetti & Mosse 1980). La extracción de esporas se realizó en muestras de 50 g de suelo rizosférico por el método de tamizado y decantación en húmedo con centrifugación en gradiente de sacarosa (50% m/v) (Gerdemann & Nicolson 1963). Del total de esporas aisladas se tomó una muestra de 420 esporas, estas esporas fueron clasificadas por morfotipos de acuerdo a su tamaño y color con un microscopio estereoscópico; y fueron montadas en portaobjetos utilizando polivinil lactoglicerol (PVLG) y PVLG+reactivo Melzer (1:1 v/v) (Morton 1988) y observadas con un microscopio compuesto para diferenciar las características de sus paredes (grosor, color, ornamentaciones, reacción con Melzer), y de la hifa (presencia, forma, tamaño), colocándose 5 esporas para cada reactivo de montaje. La determinación taxonómica se realizó mediante el manual de Schenk & Pérez (1990) y la consulta de la página de Internet de The International Culture Collection of Arbuscular Mycorrhizal Fungi - INVAM (<http://invam.caf.wvu.edu>).

La densidad de esporas se expresó como el número total de esporas presentes en 50 g de suelo rizosférico. La abundancia relativa se obtuvo como el número de esporas de un morfotipo o especie sobre el total de esporas aisladas multiplicado por 100. La riqueza se obtuvo como el número de especies, y para el cálculo del índice de diversidad, se consideró el método propuesto por Shannon-Weaver (H') (Shannon & Weaver 1949) calculado con la siguiente fórmula:  $H' = - \sum p_i \ln p_i$ , siendo  $p_i$  el número de esporas de un morfotipo dividido entre el total de esporas aisladas.

Para evaluar el efecto del antecedente de cobertura (AVCC) y de la biofertilización sobre la densidad de esporas, la abundancia y diversidad de HMA, y el porcentaje de colonización micorrízica, se aplicó un análisis de varianza factorial con el antecedente de cobertura (parcelas con y sin AVCC) y tratamientos de biofertilización (Micorriza y Foliar) como factores principales, en el cual se incluyó la interacción Micorriza\*Foliar. Se utilizó un nivel de probabilidad de 0.05 para definir los valores de significancia. Este análisis se realizó con el software InfoStat v. 2008 (Di Rienzo *et al.* 2008), mientras que para el índice de diversidad (índice de Shannon-Weaver (H')) se utilizó el software FDiversity 2008 (Casanoves *et al.* 2008). Se utilizó la prueba de comparación de medias de Tukey (p<0,05).

TABLA I. Características físicas y químicas del suelo en parcelas con y sin AVCC.

TABLE I. Soil physical and chemical characteristics in plots with and without AVCC.

PARCELA	AVCC	DA (g/ml)	pH	MO (%)	N TOTAL (%)	P (mg/kg)	CIC (cmol/kg)
El Cerro	No	1,00	6,0	8,9	0,48	8,9	82,1
El Aguacate	Si	0,94	6,4	7,6	0,41	12,7	83,1
La Y	Si	0,93	6,3	6,6	0,33	5,6	79,2
La Y (2)	No	0,95	6,6	6,6	0,33	8,0	65,8
Las Ruinas	Si	1,03	6,5	6,0	0,30	5,3	82,7
La Curva	No	0,95	6,5	11,9	0,63	11,2	81,5
El Cedro	No	0,97	6,3	9,6	0,55	16,6	81,2

AVCC=Abono verde/cultivo de cobertura, DA=densidad aparente (probeta), MO=materia orgánica (Walkley y Black), N total=nitrógeno total (microKjeldahl), P=fósforo extraíble (Olsen), CIC=capacidad de intercambio de cationes (acetato de amonio 1N, pH 7).

TABLA II. Características de las parcelas.

TABLE II. Characteristics of plots.

COMPOSICIÓN	PARCELAS						
	EL CERRO	EL AGUACATE	LA Y	LA Y (2)	LAS RUINAS	LA CURVA	EL CEDRO
Variedad de maíz	Pinul	Jarocho	Chucuy, Jarocho	Tacsa	Olotillo blanco	Chucuy, Olotillo blanco	Tuxpeño
Años de descanso	8	1	No	1	No	2	3 – 4
Años en cultivo	1	4	15	3	6	12	2
Otros cultivos	No	No	Frijol, calabaza	No	Frijol	Plátano, lima, toronja, frijol, cedro	Frijol, cedro

## RESULTADOS

### COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LAS PARCELAS ESTUDIADAS

En el conjunto de muestras de suelo rizosférico analizadas se identificaron 23 morfoespecies, de las cuales 14 se llevaron a nivel de especie (Tabla III, Fig. 1). Los géneros *Glomus* y *Acaulospora* fueron más abundantes con 11 y 8 morfoespecies, respectivamente; mientras que *Entrophospora*, *Gigaspora* e *Intraspora* fueron menos comunes con sólo una especie cada uno (Fig. 1). Las especies con mayor dominancia relativa fueron *G. geosporum*, *G. claroideum* y *A. scrobiculata* (30,0, 26,2 y 12,6% respectivamente).

La densidad de esporas de HMA varió de 45 a 181 (en promedio) por 50 g de suelo en las parcelas estudiadas. Es de hacer notar que la parcela “El Cerro” es un terreno que estuvo en descanso por 8 años, abriéndose de nuevo al cultivo este año, y presentó un alto número de esporas (131 esporas/50 g de suelo, media de 4 repeticiones) comparado con las otras parcelas (45 a 121 esporas/50 g de suelo, media

de 4 repeticiones) excepto con la parcela “El Aguacate” que tuvo el valor más alto (181 esporas/50 g de suelo, media de 4 repeticiones); sin embargo, en la parcela “El Cerro” el número de especies de HMA fue bajo (8 especies/50 g de suelo, total de 4 repeticiones) comparado con las parcelas “El Aguacate” y “La Y” que tuvieron antecedente de frijol nescafé y se han cultivado por 4 y 15 años consecutivos, respectivamente, las cuales presentaron el mayor número de especies (13 y 16 especies/50 g de suelo, total de 4 repeticiones) de HMA. Por el contrario, la parcela “El Cedro” en donde se introdujeron plántulas de cedro presentó el menor número de esporas y de especies de HMA (45 esporas y 6 especies/50 g de suelo, media y total de 4 repeticiones) (Tabla IV).

### EFFECTO DE AVCC Y BIOFERTILIZANTES SOBRE LA DENSIDAD, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES DE HMA Y COLONIZACIÓN DE LA RAÍZ

La densidad de esporas y el porcentaje de colonización micorrízica no variaron con significancia estadística entre parcelas con y sin AVCC ( $p=0,33$  y  $p=0,73$ ); no obstante,

se observó que el número de esporas fue cerca de 30% más alto en parcelas con AVCC. El AVCC tuvo un efecto positivo y altamente significativo ( $p < 0,01$ ) sobre la riqueza de especies y el índice de diversidad. El efecto de Micorriza fue significativo ( $p = 0,043$ ) sobre el porcentaje de colonización micorrícica y no tuvo una influencia significativa sobre el número de esporas, la riqueza de especies y el índice de diversidad. Se observó una interacción significativa ( $p = 0,010$ ) Micorriza\*Foliar para el porcentaje de colonización micorrícica (Tabla V). El número de especies con AVCC superó en 50% al obtenido sin AVCC. En las parcelas con AVCC se encontró 91,3% del total de las morfoespecies identificadas de HMA, mientras que en las parcelas sin AVCC el 60,9%. El índice de diversidad en parcelas con AVCC fue 34,4% más alto que sin AVCC. El

porcentaje de colonización micorrícica de maíz fue más alto con Micorriza (80,3%) que sin Micorriza (73,3%) (Tabla VI). La interacción Micorriza\*Foliar se debió a la ausencia de efecto de la micorriza cuando se aplicó el abono orgánico foliar (Fig. 2). Es de hacer notar que *E. infrequens*, *I. schenckii* y aff. *Glomus* (Fig. 1p, r, i) fueron observados únicamente en parcelas con AVCC; mientras que *G. verruculosum* (Fig. 1g) se encontró en una parcela sin AVCC. *G. claroideum*, *G. geosporum* y *A. scrobiculata* (Fig. 1a, b, n) estuvieron presentes en los cuatro tratamientos de biofertilización evaluados de todos los sitios; sin embargo *G. sinuosum* y *G. verruculosum* (Fig. 1f, g) se observaron sólo en donde no se inoculó con HMA. Estudios adicionales son necesarios para confirmar si la introducción de cepas alóctonas desplaza a las cepas nativas.

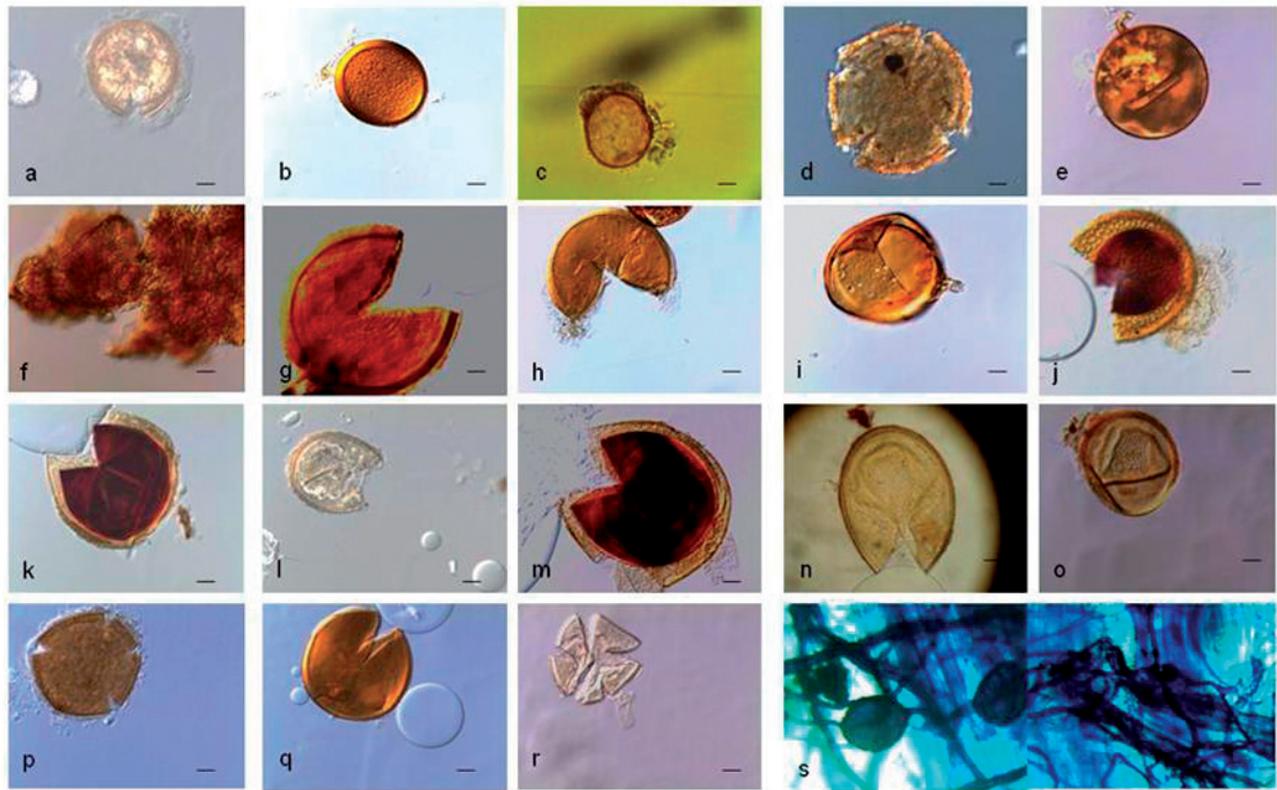


FIGURA 1. Especies y morfoespecies de hongos micorrízicos determinadas en las parcelas estudiadas del Ejido La Bella Ilusión, Maravilla Tenejapa, Chiapas. a) *Glomus claroideum*, b) *G. geosporum*, c) *G. intraradices*, d) *G. aff. lamellosum*, e) *G. luteum*, f) *G. sinuosum*, g) *G. verruculosum*, h) *Glomus* sp., i) aff. *Glomus*, j) *Acaulospora excavata*, k) *A. mellea*, l) *A. aff. morrowiae*, m) *A. spinosa*, n) *A. scrobiculata*, o) *A. aff. scrobiculata*, p) *E. infrequens*, q) *Gigaspora gigantea*, r) *Intraspora schenckii*, s) Vesículas e hifas en raíces de maíz. Escala: 30  $\mu$ m.

FIGURE 1. Mycorrhizal fungi species and morphospecies identified in studied plots of Ejido La Bella Ilusión, Maravilla Tenejapa, Chiapas. a) *Glomus claroideum*, b) *G. geosporum*, c) *G. intraradices*, d) *G. aff. lamellosum*, e) *G. luteum*, f) *G. sinuosum*, g) *G. verruculosum*, h) *Glomus* sp., i) aff. *Glomus*, j) *Acaulospora excavata*, k) *A. mellea*, l) *A. aff. morrowiae*, m) *A. spinosa*, n) *A. scrobiculata*, o) *A. aff. scrobiculata*, p) *E. infrequens*, q) *Gigaspora gigantea*, r) *Intraspora schenckii*, s) Vesículas e hifas en raíces de maíz. 30  $\mu$ m scale.

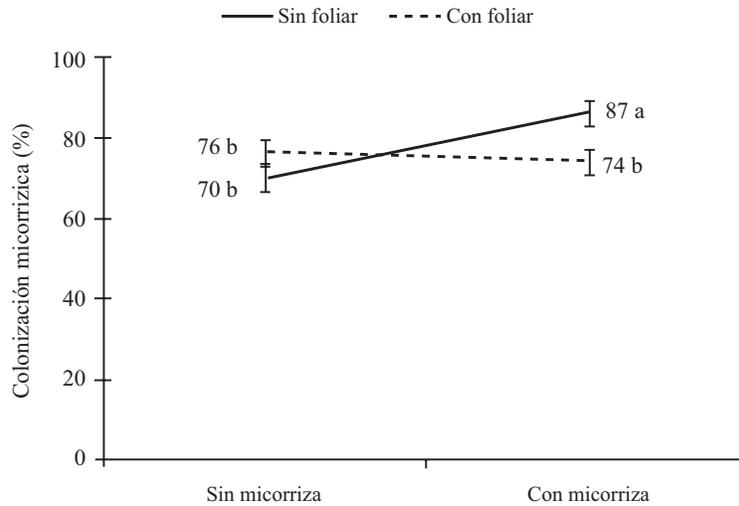


FIGURA 2. Efecto de la aplicación de micorrizas y fertilizante orgánico foliar sobre el porcentaje de colonización de la raíz de maíz. Las barras indican el error estándar de las medias (n=7). Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey, p<0,05).

FIGURE 2. Effect of application of mycorrhizal and foliar organic fertilizer on percentage of root colonization of maize. Bars indicate standard error of the means (n=7). Different letters indicate significant differences (Tukey, p<0.05).

TABLA III. Especies y morfoespecies de HMA encontradas en la rizosfera de maíz.

TABLE III. AMF species and morphospecies found in the rhizosphere of maize.

ESPECIES Y MORFOESPECIES	NÚMERO DE ESPORAS	ABUNDANCIA RELATIVA (%)
1. <i>Glomus claroideum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	110	26,2
2. <i>G. aff. claroideum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	2	0,5
3. <i>G. geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker	126	30,0
4. <i>G. intraradices</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	18	4,3
5. <i>G. aff. lamellosum</i> Dalpé, Koske & Tews	6	1,4
6. <i>G. luteum</i> L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton	27	6,4
7. <i>G. aff. luteum</i> L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton	7	1,7
8. <i>G. sinuosum</i> (Gerd. & B.K. Bakshi) R.T. Almeida & N.C. Schenck	7	1,7
9. <i>G. verruculosum</i> Blaszk.	2	0,5
10. <i>G. sp.</i>	4	0,9
11. Aff. <i>Glomus</i>	5	1,2
12. <i>Acaulospora aff. denticulada</i> Sieverd. & S. Toro	2	0,5
13. <i>A. excavata</i> Ingleby & C. Walker	4	0,9
14. <i>A. mellea</i> Spain & N.C. Schenck	5	1,2
15. <i>A. morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	4	0,9
16. <i>A. aff. morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	1	0,2
17. <i>A. spinosa</i> C. Walker & Trappe	24	5,7
18. <i>A. scrobiculata</i> Trappe	53	12,6
19. <i>A. aff. scrobiculata</i> Trappe	2	0,5
20. <i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	3	0,7
21. <i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe	4	0,9
22. <i>Intraspora schenckii</i> (Sieverd. & S. Toro) Oehl & Sieverd.	2	0,5
23. <i>I. aff. schenckii</i> (Sieverd. & S. Toro) Oehl & Sieverd.	2	0,5
TOTAL	420	100

TABLA IV. Morfoespecies de HMA encontradas en las parcelas estudiadas.  
TABLE IV. AMF morphospecies found in the studied plots.

EL CERRO	EL AGUACATE	LA Y	PARCELAS			LA CURVA	EL CEDRO
			LA Y(2)	LAS RUINAS	LA CURVA		
<i>Glomus sp.</i>	aff. <i>Glomus</i>	<i>Glomus sp.</i>	<i>G. claroideum</i>	aff. <i>Glomus</i>	<i>Glomus sp.</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>
<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	aff. <i>Glomus</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. geosporum</i>
<i>G. geosporum</i>	<i>G. aff. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. aff. lamellosum</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. intrarradices</i>
<i>G. intrarradices</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. geosporum</i>	<i>G. luteum</i>	<i>G. intrarradices</i>	<i>G. aff. lamellosum</i>	<i>G. aff. lamellosum</i>	<i>G. sinuosum</i>
<i>G. luteum</i>	<i>G. aff. lamellosum</i>	<i>G. luteum</i>	<i>G. verruculosum</i>	<i>A. morrowiae</i>	<i>G. luteum</i>	<i>G. luteum</i>	<i>A. spinosa</i>
<i>A. morrowiae</i>	<i>G. luteum</i>	<i>G. aff. luteum</i>	<i>A. aff. denticulata</i>	<i>A. aff. morrowiae</i>	<i>G. sinuosum</i>	<i>G. sinuosum</i>	<i>A. scrobiculata</i>
<i>A. spinosa</i>	<i>G. aff. luteum</i>	<i>G. sinuosum</i>	<i>A. excavata</i>	<i>A. spinosa</i>	<i>A. aff. denticulata</i>	<i>A. aff. denticulata</i>	
<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. excavata</i>	<i>A. spinosa</i>	<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. mellea</i>	
	<i>A. morrowiae</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. scrobiculata</i>	<i>E. infrequens</i>	<i>A. spinosa</i>	<i>A. spinosa</i>	
	<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. morrowiae</i>	<i>Gi. gigantea</i>		<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. scrobiculata</i>	
	<i>Gi. gigantea</i>	<i>A. spinosa</i>					
	<i>I. schenckii</i>	<i>A. scrobiculata</i>					
	<i>I. aff. schenckii</i>	<i>A. aff. scrobiculata</i>					
		<i>E. infrequens</i>					
		<i>Gi. gigantea</i>					
		<i>I. schenckii</i>					

TABLA V. Significancia estadística de los factores evaluados sobre la densidad de esporas, riqueza y diversidad de especies y el porcentaje de colonización micorrízica.

TABLE V. Statistical significance of the factors evaluated on spore density, richness and diversity of AMF species and percentage of mycorrhizal colonization.

FACTORES	NÚMERO DE ESPORAS /50 G de suelo	RIQUEZA DE ESPECIES DE HMA	ÍNDICE DE DIVERSIDAD (H)	COLONIZACIÓN MICORRÍZICA
AVCC	0,333	<b>0,003</b>	<b>0,003</b>	0,722
Micorriza	0,319	0,176	0,269	<b>0,043</b>
Foliar	0,960	0,257	0,342	0,345
Micorriza * Foliar	0,415	0,818	1,000	0,010

TABLA VI. Efecto de los factores evaluados sobre la densidad de esporas, riqueza y diversidad de especies de HMA y el porcentaje de colonización (valores medios  $\pm$  error estándar).TABLE VI. Effect of the evaluated factors on spore density, richness and diversity of AMF species and percentage of mycorrhizal colonization (mean  $\pm$  standard error).

FACTORES	NÚMERO DE ESPORAS /50 g DE SUELO	RIQUEZA DE ESPECIES DE HMA	ÍNDICE DE DIVERSIDAD (H)	COLONIZACIÓN MICORRÍZICA
Abono verde				
Sin	94,6( $\pm$ 18,57) <sup>a</sup> *	4,3( $\pm$ 0,41) <sup>b</sup>	1,2( $\pm$ 0,08) <sup>b</sup>	77,4( $\pm$ 2,16) <sup>a</sup>
Con	122,7( $\pm$ 21,44) <sup>a</sup>	6,3( $\pm$ 0,47) <sup>a</sup>	1,6( $\pm$ 0,09) <sup>a</sup>	76,3( $\pm$ 2,49) <sup>a</sup>
Micorriza				
Sin	94,4( $\pm$ 19,96) <sup>a</sup>	4,9( $\pm$ 0,44) <sup>a</sup>	1,4( $\pm$ 0,09) <sup>a</sup>	73,3( $\pm$ 2,32) <sup>b</sup>
Con	122,9( $\pm$ 19,96) <sup>a</sup>	5,7( $\pm$ 0,44) <sup>a</sup>	1,5( $\pm$ 0,09) <sup>a</sup>	80,3( $\pm$ 2,32) <sup>a</sup>
Foliar				
Sin	107,9( $\pm$ 19,96) <sup>a</sup>	5,6( $\pm$ 0,44) <sup>a</sup>	1,5( $\pm$ 0,09) <sup>a</sup>	78,4( $\pm$ 2,32) <sup>ab</sup>
Con	109,4( $\pm$ 19,96) <sup>a</sup>	4,9( $\pm$ 0,44) <sup>a</sup>	1,4( $\pm$ 0,09) <sup>a</sup>	75,3( $\pm$ 2,2) <sup>ab</sup>

\* Los valores con diferente letra, para efectos principales de cada factor, difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).

## DISCUSIÓN

En las parcelas estudiadas se encontraron 23 morfoespecies de HMA asociados a la rizosfera de maíz. El número de especies de HMA encontradas en este estudio es similar al reportado por Serralde & Ramírez (2004) en suelos ácidos del Piedemonte Llanero en Colombia, quienes encontraron 24 morfotipos de HMA asociados a maíz fertilizado con abonos orgánicos (gallinaza) y abonos verdes (Caupí); Mathimaran *et al.* (2007) identificaron 18 especies de HMA pertenecientes a los géneros *Acaulospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* en maíz con rotación de *Crotalaria* sp. cultivado en un suelo Ferralsol con mayor acidez ( $\text{pH}=5.0$ ) que los suelos de las parcelas experimentales de este estudio. En otros estudios se registra un menor número de especies, tal es el caso de Carrenho *et al.* (2002) quienes registraron 14 especies de HMA en un experimento conducido en macetas de plástico con arena de cuarzo e inoculado con un concentrado de esporas de HMA que fue aislado del suelo de una parcela cultivada con maíz. Oehl *et al.* (2003) encontraron baja diversidad de HMA en monocultivos continuos de maíz con altos insumos, comparada con la observada en sitios cultivados por 7 años con rotación y aplicación moderada de insumos. Se estima que los monocultivos de maíz contienen entre 5 a 18 especies de HMA, lo cual está relacionado con diferentes prácticas agrícolas (Oehl *et al.* 2004, Jefwa *et al.* 2006).

El alto número de morfoespecies encontrado en el presente trabajo puede deberse al historial de manejo que han tenido estos terrenos, a una agricultura de bajos insumos y al momento en que se realizó la cuantificación de esporas. Al respecto, Oehl *et al.* (2004) encontraron que esporas de especies diferentes al género *Glomus*, como la mayoría

de especies de *Acaulospora*, así como *Entrophospora infrequens*, estuvieron presentes únicamente en parcelas bajo el sistema de manejo orgánico y no bajo manejo convencional. Estos autores sugirieron que algunas especies de HMA, especialmente *Acaulospora* spp., encuentran un nicho ecológico en suelos de sistemas orgánicos y que puede estar relacionado con el bajo nivel de P disponible en esos suelos. Asimismo, se ha observado que en cultivos trampa bajo luz natural y temperatura ambiental se presenta una estacionalidad y/o patrón de sucesión en la esporulación de los HMA, las especies de *Glomus* son las primeras en esporular, mientras que especies de *Acaulospora* lo hacen después del periodo invernal y las especies de *Scutellospora* esporulan sólo entre octubre y diciembre, así como *Gi. gigantea* (Oehl *et al.* 2004).

La diversidad taxonómica es una medida de las especies de HMA presentes en el suelo, la cual puede ser afectada por las prácticas agrícolas así como por el cultivo de especies no micotróficas y el establecimiento de monocultivos, sin embargo la pérdida o disminución de la diversidad taxonómica tiene también un importante impacto sobre la diversidad funcional de los HMA (Sasvári *et al.* 2011).

Los índices de Shannon-Weaver obtenidos en las parcelas estudiadas (1,22 a 1,64) son altos, comparados con los de Shannon-Wiener reportados por Serralde & Ramírez (2004) en maíz bajo diferentes tratamientos (0,78 a 0,91) y en diferentes años (0,88 a 1,01) y a los reportados por Collins *et al.* (1991) en cultivos de maíz y soya (entre 0,42 y 1,59) para dos localidades de los Estados Unidos (Waseca y Lamberton).

El efecto positivo del AVCC sobre la riqueza de especies de HMA y el índice de diversidad, observado en este estudio, se debe principalmente a que éstos mejoran la

actividad biológica del suelo (Crews & Peoples 2004). Se ha reportado que el uso de leguminosas como cobertura, incrementa la población nativa de HMA de dos a tres veces (Deguchi *et al.* 2007) influyendo en la riqueza de especies y en su diversidad. Blanco & Gutiérrez (1998) mencionan que *Mucuna* sp. incrementó las poblaciones de esporas del género *Glomus* principalmente. Sancho & Cervantes (1996) reportan que *Mucuna* sp. al ser una planta altamente competitiva modifica la composición florística del agroecosistema, influyendo en la composición de especies de HMA (Blanco & Gutiérrez 1998).

En los estudios sobre diversidad de HMA se pueden detectar especies dominantes o generalistas. Los resultados obtenidos parecen indicar que de todas las especies identificadas *G. geosporum* y *G. claroideum* parecen manifestarse como generalistas porque fueron encontradas en todas las parcelas evaluadas con una abundancia de 30,0 y 26,2%, respectivamente, lo cual sugiere que pueden competir eficientemente y asegurar el éxito de la inoculación en campo; sin embargo, es importante considerar que la incorporación de inóculos conformados por diversas especies representan una ventaja funcional sobre las plantas cultivadas en sistemas agrícolas. Tal es el caso de la mayor colonización micorrizica observada en las plantas de maíz que fueron inoculadas con el biofertilizante. El género *Glomus* tiene una amplia distribución (Opik *et al.* 2006), por lo que se le ha considerado generalista (Oehl *et al.* 2003). La dominancia de *Glomus* en los suelos agrícolas estudiados se debe posiblemente a que cuenta con un micelio extrarradical altamente infectivo, mientras que otros géneros como *Gigaspora* se desarrollan frecuentemente a partir de esporas (Hart & Reader 2002). En este trabajo *Glomus* fue el género predominante, lo cual concuerda con la literatura en donde se menciona que las especies que pertenecen a este género tienen un amplio rango de adaptación en cuanto al tipo de suelo y a las condiciones edafoclimáticas (Kahiluoto *et al.* 2001), además de ser altamente infectivo (Rivera *et al.* 2003); especies de *Acaulospora* prefieren suelos con pH bajos (Siqueira *et al.* 1984); por su parte, *Entrophospora* es altamente diverso en los trópicos (Sieverding 1991) mientras que *Gigaspora* es menos frecuente en agroecosistemas alterados (Siqueira *et al.* 1989) y algunas de sus especies se ven favorecidas en suelos arenosos; en este estudio estos dos últimos géneros, al igual que *Intraspora*, fueron los menos diversos.

La alta dominancia de *G. claroideum* observada en el presente trabajo coincide con los estudios realizados en agroecosistemas en Finlandia (Kahiluoto & Vestberg 1999) y su amplia distribución en suelos cultivables de Europa y los Estados Unidos, en donde además se ha observado que forma micorrizas con un amplio rango de hospedantes (Walker & Vestberg 1998). Así mismo, *A. scrobiculata* ha sido reportada en suelos con un rango amplio de niveles de fertilidad (Kahiluoto *et al.* 2001) y fue una de las especies

con alta dominancia en las parcelas estudiadas.

Por su parte, *A. excavata* es una especie descrita recientemente (Ingleby *et al.* 1994); en México existen reportes que la ubican en agroecosistemas cafetaleros de Veracruz (Heredia & Arias 2008). En este estudio se encontró en dos parcelas contrastantes, una con presencia de leguminosas como cobertura mientras que la otra es un monocultivo de maíz, en ambos sitios se observaron valores similares de pH (6,3-6,5), MO (6,6-6,0), N (0,33-0,30) y P (5,6-5,3). *G. intraradices* estuvo presente únicamente en tres sitios, aun cuando se esperaba que fuese una especie mucho más generalista; al respecto pudo haber influido que esta especie presenta esporas pequeñas que al momento de la extracción se hayan perdido.

La diversidad de HMA ha sido poco estudiada para el Estado de Chiapas, en este trabajo se identificaron 23 morfoespecies asociadas al cultivo de maíz, de las cuales únicamente dos habían sido reportadas en cultivos de caña de azúcar y coco (Varela & Trejo 2001); y de las 14 especies de HMA registradas, 12 se encontraron en suelos que no fueron inoculados con el hongo micorrizico, tratándose por lo tanto de especies nativas.

## CONCLUSIONES

Se identificaron 23 morfoespecies de HMA en la rizosfera de maíz, entre las cuales el género predominante fue *Glomus*, mostrando a su vez mayor diversidad (11 especies), seguido por *Acaulospora* (8 especies), *Intraspora* (2 especies), *Entrophospora* y *Gigaspora* (con un sola especie respectivamente). *Glomus geosporum* y *Glomus claroideum* fueron especies generalistas, y esta última se reconoce como especie dominante.

La presencia de cobertura de frijol nescafé afectó positivamente la riqueza y diversidad de HMA observadas en las parcelas de maíz, generando un índice de diversidad de 1,64.

La biofertilización con micorrizas arbusculares incrementó el porcentaje de colonización de la raíz del maíz y no tuvo efecto significativo en la riqueza ni la diversidad de especies de HMA.

## AGRADECIMIENTOS

Al FORDECYT/CONACYT por el apoyo financiero brindado para la realización de este trabajo, a través del proyecto No. 116306. A la alumna Jessica Ibeth Cruz López por su apoyo durante la identificación de especies de HMA. Al grupo de productores "La Ventana" del ejido La Bella Ilusión que hicieron posible este trabajo. A los revisores externos cuyos comentarios permitieron mejorar este documento.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, M. & M. BOOSALIS. 1983. Effects of two species of VA mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. *New Phytologist* 93: 67-76.
- AYALA-SÁNCHEZ, A., L. KRISHNAMURTHY & J.A. BASULTO-GRANIEL. 2009. Leguminosas de cobertera para mejorar y sostener la productividad de maíz en el sur de Yucatán. *Terra Latinoamericana* 27: 63-69.
- BETHLENFALVAY, G.J. 1991. Mycorrhizae and crop productivity. In: G. J. Bethlenfalvay & J. Linderman R. (eds), *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. pp. 1-27. Special Publication 54. American Society of Agronomy Madison, WI, U.S.A.
- BETHLENFALVAY, G.J. & R.G. LINDERMAN. 1992. *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA. Special Publication, Madison, Wisconsin. 124 pp.
- BLANCO, F. & R. GUTIÉRREZ. 1998. Efecto de la *Mucuna* sp. en la composición de la comunidad de hongos MA del suelo y en la respuesta del maíz a la inoculación con hongos MA. *Agronomía Costarricense* 22(2): 153-161.
- BORSTLER, B., C. RENKER, A. KAHMEN & F. BUSCOT. 2006. Species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in two mountain meadows with differing management types and levels of plant biodiversity. *Biology of Fertility and Soils* 42: 286-298.
- CARRENHO, R., S.F.B. TRUFEM & V.L.R. BONONI. 2002. Effects of using different host plants on the detected biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi from an agroecosystem. *Revista Brasileira de Botânica* 25(1): 95-101.
- CASANOVES, F., J.A. DI RIENZO & L. PLA. 2008. User Manual FDiversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina. [www.fdiversity.nucleodiversus.org](http://www.fdiversity.nucleodiversus.org).
- COLLINS, N., F. PFLEGER, R. CROOKSTON, S. SIMMONS & P. COPELAND. 1991. Vesicular-Arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytologist* 117: 657-663.
- COMAR. 2001. Comisión Mexicana de Ayuda a Refugiados. Chiapas. URL: <http://www.acnur.org/biblioteca/pdf/2086.pdf>
- CREWS, T.E. & M.B. PEOPLES. 2004. Legume versus fertilizer sources of nitrogen: ecological trade-offs and human needs. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102: 279-297.
- DEGUCHI, S., S. SHIMAZAKI, S. UOZUMI, K. TAWARAYA, H. KAWAMOTO & O. TANAKA. 2007. White clover living mulch increases the yield of silage corn via arbuscular mycorrhizal fungus colonization. *Plant and Soil* 291(1): 219-229.
- DI RIENZO, J.A., F. CASANOVES, M.G. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, M. TABLADA & C.W. ROBLEDO. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- GAVITO, M.E. & L. VARELA. 1995. Response of “criollo” maize to single and mixed species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 176: 101-105.
- GAVITO, M.E. & M.H. MILLER. 1998. Early phosphorus nutrition, mycorrhizae development, dry matter partitioning and yield of maize. *Plant and Soil* 199: 177-186.
- GERDEMANN, J.V. & T.H. NICOLSON. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46: 235-244.
- GIOVANNETTI, M. & B. MOSSE. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500.
- GOSLING, P., A. HODGE, G. GOODLASS & G.D. BENDING. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 17-35.
- HART, M.H. & R.J. READER. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.
- HENDRIX, J.W., B.Z. GUO & Z.-Q. AN. 1995. Divergence of mycorrhizal fungal communities in crop production systems. In: H.P. Collins, G.P. Robertson & M.J. Klug (eds), *The significance and regulation of soil biodiversity*, p. 131-140. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- HEREDIA A., G. & R.M. ARIAS M. 2008. Hongos saprobios y endomicorrizógenos en suelos. En: R.H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina & K. Mehlreter (eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad, manejo y conservación*, pp. 193-212. Instituto de Ecología A. C. Instituto Nacional de Ecología INE-SEMARNAT.
- INGLEBY, K., C. WALKER & P.A. MASON. 1994. *Acaulospora excavata* sp. nov. - an endomycorrhizal fungus from Cote d'Ivoire. *Mycotaxon* 50: 99-105.
- INVAM (International Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi). General life cycle, and the structures formed. URL: <http://invam.caf.wvu.edu>
- JEFWA, J.M., R. SINCLAIR & J.A. MAGHEMBE. 2006. Diversity of glomales mycorrhizal fungi in maize/sesbania intercrops and maize monocrop systems in southern Malawi. *Agroforestry Systems* 67: 107-114.
- KAHILUOTO, H., E. KETOJA, M. VESTBERG & I. SAARELA. 2001. Promotion of AM utilization through reduced P fertilization. 2. Field studies. *Plant Soil* 231: 65-79.
- KAHILUOTO, H. & M. VESTBERG. 1999. Impact of cropping system on mycorrhiza. In: J.E. Olesen, R. Eltun, M.J. Gooding, E.S. Jensen & U. Kopke (eds.), *Designing and testing crop rotations for organic farming*, pp. 305-309. DARCOF Report no. 1.
- KHALIL, S., T.E. LOYNACHAN & M.A. TABATABAI. 1994. Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. *Agronomy Journal* 86: 949-958.
- KURLE, J.E & F.L. PFLEGER. 1994. The effects of cultural practices and pesticides on VAM fungi. In: F.L. Pflieger & R.G. Linderman (eds.), *Mycorrhizae and plant health*. pp 101-131. APS Press.
- LOVERA, M. & G. CUENCA. 2007. Diversidad de hongos micorrizico arbusculares (HMA) y potencial micorrizico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 32(2): 108-114.
- MATHIMARAN, N., R. RUH, B. JAMA, L. VERCHOT, E. FROSSARD & J. JANSÁ. 2007. Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119: 22-32.
- MORTON, J.B. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* 32: 267-324.

- MORTON, J.B. & S.P. BENTIVENGA. 1994. Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and non-taxonomic groups. *Plant Soil* 159: 47-59.
- NAKANO, A., T. KAZUSHI & M. KIMURA. 2001. Effect of host shoot clipping on carbon and nitrogen sources for arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 10(6): 287-293.
- OEHL, F., E. SIEVERDING, K. INEICHEN, P. MÄDER, T. BOLLER & A. WIEMKEN. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 2816-2824.
- OEHL, F., E. SIEVERDING, P. MÄDER, D. DUBOIS, K. INEICHEN, T. BOLLER & A. WIEMKEN. 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138: 574-583.
- OPIK, M., M. MOORA, J. LIIRA & M. ZOBEL. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94: 778-790.
- OPIK, M., M. MOORA, M. ZOBEL, U. SAKS, R. WHEATLEY, F. WRIGHT & T. DANIELL. 2008. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist* 179(3): 867-876.
- PHILIP, D. & W. GAMBOA. 2003. Observaciones sobre el sistema Mucuna-maíz en laderas de Waslala, Región Atlántica de Nicaragua. *Agronomía Mesoamericana* 14(2): 215-221.
- PHILLIPS, J.M. & D.J. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161.
- RIVERA, R., F. FERNÁNDEZ, A. HERNÁNDEZ, J.R. MARTÍN & K. FERNÁNDEZ. 2003. Bases científico-técnicas para el manejo de los sistemas agrícolas micorrizados eficientemente. En: R. Rivera, & K. Fernández (eds.), *Manejo efectivo de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: el Caribe*. INCA. La Habana. 166 p.
- SANCHO, F. & C. CERVANTES. 1996. El uso de plantas de cobertura en sistemas de producción de cultivos perennes y anuales en Costa Rica. En: F. Bertsch, W. Badilla & E. Bornemisza (eds.), *Congreso Nacional Agronómico y de Recursos Naturales, Vol. 3, Suelos*, p. 181-188. UNED y EUNA. San José, Costa Rica.
- SANDERS, F.E. & P.B. TINKER. 1971. Mechanism of absorption of phosphate from soil by Endogone mycorrhizas. *Nature* 233: 278-279.
- SASVÁRI, Z., L. HORNOK & K. POSTA. 2011. The community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of maize grown in a 50-year monoculture. *Biology and Fertility of Soils* 47: 167-176.
- SCHALAMUK, S., S. VELÁZQUEZ, H. CHIDICHIMO & M. CABELLO. 2006. Fungal spore Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with spring wheat: effects of tillage. *Mycología* 98(1): 16-22.
- SCHENK, N.C. & Y. PÉREZ. 1990. *Manual for the identification of VA Mycorrhizal Fungi*. Synergistic Publications, Gainesville - USA.
- SCHÜBLER, A., D. SCHWARZOTT & C. WALKER. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- SCHÜBLER, A. 2006. Phylogeny and taxonomy of Glomeromycota ('arbuscular mycorrhizal (AM) and related fungi'). URL: <http://AMF-phylogeny.com>.
- SERRALDE O., A.M. & M.M. RAMÍREZ G. 2004. Análisis de poblaciones de micorrizas en maíz (*Zea mays*) cultivado en suelos ácidos bajo diferentes tratamientos agronómicos. *Revista Corpoica* 5(1): 31-40.
- SHANNON, C.E. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, IL. EEUU. 144 pp.
- SIEVERDING, E. 1986. El papel de las micorrizas en la agricultura. *Suelos Ecuatoriales* 16(1): 52-59.
- SIEVERDING, E. 1991. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Eschborn, Germany: GT Z, 371 pp.
- SIQUEIRA, J.O., D.H. HUBBEL & A.W. MAHMUD. 1984. Effects of lemming on spore germination, germ tube growth and root colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 76: 115-124.
- SIQUEIRA, J., A. COLOZZI-FILHO & E. OLIVEI R. 1989. Ocorrência de micorrizas vesículo arbusculares em agro ecossistemas naturais do estado de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 24: 1499-1506.
- VARELA, L. & D. TREJO. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana* 1(número especial): 39-51.
- WALKER, C. & M. VESTBERG. 1998. Synonymy amongst the arbuscular mycorrhizal fungi: *Glomus claroideum*, *G. maculosum*, *G. multisubstenum* y *G. fistulosum*. *Annals of Botany* 82: 601-624.

Recibido: 11.11.11  
Aceptado: 29.02.12