

1  
24/ 00369



# Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DE LOS HONGOS MICORRIZICOS  
ARBUSCULARES ASOCIADOS AL MAIZ  
EN EL VOLCAN MALINTZIN TLAXCALA

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

T E S I S  
Que para obtener el Grado de  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(Edafología)  
p r e s e n t a  
MAYRA ELENA GAVITO PARDO

México, D. F.

Mayo, 1991



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## CONTENIDO

I.	Resumen.....	1
II.	Introducción.....	2
III.	Objetivos.....	5
IV.	Descripción de la zona de estudio.....	6
V.	Cap. 1. Suelos ( manejo y fertilidad).....	9
	1.1. Antecedentes.....	9
	1.2. Materiales y métodos.....	10
	1.3. Resultados y discusión.....	12
VI.	Cap. 2. Hongos MA nativos.....	18
	2.1. Antecedentes.....	18
	2.2. Materiales y métodos.....	19
	2.3. Resultados y discusión.....	20
VII.	Cap. 3. Dinámica de la asociación micorrízica.....	33
	3.1. Antecedentes.....	33
	3.2. Materiales y métodos.....	35

3.3. Resultados y discusión.....	36
VIII. Cap. 4. Efectividad de los hongos MA nativos.....	47
4.1. Antecedentes.....	47
4.2. Materiales y métodos.....	49
4.3. Resultados y discusión.....	52
IX. Discusión general.....	69
X. Literatura citada.....	72

## CONTENIDO in extenso

I.	Resumen.....	1
II.	Introducción.....	2
III.	Objetivos.....	5
IV.	Descripción de la zona de estudio.....	6
V.	Cap. 1. Suelos ( manejo y fertilidad).....	9
	1.1. Antecedentes.....	9
	1.2. Materiales y métodos.....	10
	1.2.1. Muestreo.....	10
	1.2.2. Análisis de suelos.....	10
	1.2.3. Manejo del suelo.....	11
	1.3. Resultados y discusión.....	12
VI.	Cap. 2. Hongos MA nativos.....	18
	2.1. Antecedentes.....	18
	2.2. Materiales y métodos.....	19
	2.3. Resultados y discusión.....	20
VII.	Cap. 3. Dinámica de la asociación micorrízica.....	33

3.1. Antecedentes.....	33
3.2. Materiales y métodos.....	35
3.2.1. Cuantificación de esporas.....	35
3.2.2. Cuantificación del % de infección micorrizica.....	35
3.3. Resultados y discusión.....	36
3.3.1. Cuantificación de esporas.....	36
3.3.2. Cuantificación del % de infección micorrizica.....	43
VIII Cap. 4. Efectividad de los hongos MA nativos.....	47
4.1. Antecedentes.....	47
4.2. Materiales y métodos.....	49
4.2.1. Propagación.....	49
4.2.2. Evaluación de la infectividad.....	49
4.2.3. Evaluación de la efectividad.....	50
4.3. Resultados y discusión.....	52
4.3.1. Efecto de la inoculación y la fertilización en la biomasa producida (peso seco) por las plantas.....	52
4.3.2. Efecto de la inoculación y la fertilización en el	

porcentaje de infección micorrizica.....	57
4.3.3. Efectividad de los hongos micorrizicos y responsividad y dependencia de la planta a la a- sociación micorrizica.....	64
IX. Discusión general.....	69
X. Literatura citada.....	72

## Índice de tablas.

Tabla 1. Datos de temperatura y pp. ....	6
Tabla 2. Resumen de prácticas agronómicas .....	12
Tabla 3. Algunas propiedades de los suelos .....	14
Tabla 4. Algunas propiedades de los suelos .....	15
Tabla 5. Listado de especies identificadas .....	21
Tabla 6. Listado de reportes de las especies .....	22
Tabla 7. Registros de distribución de las especies .....	24
Tabla 8. Promedios de cuantificaciones de esporas y de infección micorrízica de cuatro muestreos .....	37
Tabla 9. Lista de especies de malezas y su condición micorrízica .....	38
Tabla 10. Promedios de peso seco de las cuatro cosechas.....	53
Tabla 11. Promedios de % de infección de las cuatro co- sechas .....	59
Tabla 12. Dependencia micorrízica del maíz .....	66
Tabla 13. ANOVA peso seco de la primera cosecha .....	(ver apend.)

Tabla 14. ANOVA y Tukey peso seco segunda cosecha .....(ver apend.)

Tabla 15. ANOVA y Tukey peso seco tercera cosecha ..... (ver apend.)

Tabla 16. ANOVA y Tukey peso seco cuarta cosecha ..... (ver apend.)

Tabla 17. ANOVA y Tukey % infección primera cosecha ..... (ver apend.)

Tabla 18. ANOVA y Tukey % infección segunda cosecha ..... (ver apend.)

Tabla 19. ANOVA y Tukey % infección tercera cosecha ..... (ver apend.)

Tabla 20. ANOVA y Tukey % infección cuarta cosecha .....(ver apend.)

## Índice de figuras.

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio .....	7
Figura 2. Climograma de la zona .....	8
Figura 3. Promedios de núm. de esporas en campo.....	39
Figura 4. Promedios de núm. de esporocarpos .....	40
Figura 5. Promedios de % de infección en campo .....	44
Figura 6. Promedios de peso seco con P1 .....	54
Figura 7. Promedios de peso seco con P2 .....	55
Figura 8. Promedios de peso seco con P3 .....	56
Figura 9. Promedios de % de infección con P1 .....	60
Figura 10. Promedios de % de infección con P2 .....	61
Figura 11. Promedios de % de infección con P3 .....	62
Figura 12. Promedios de peso seco con las tres dosis de P, a los 45 días .....	67
Figura 13. Promedios de peso seco con las tres dosis de P, a los 60 días .....	68

## Resumen

Se realizó un estudio de la asociación micorrízica en cuatro sitios cultivados con maíz en las partes bajas de las laderas del volcán Malintzin en Tlaxcala, para conocer las especies de hongos micorrízicos arbusculares nativos, elaborar un esquema de la dinámica de la asociación micorrízica en relación con las propiedades de los suelos, las prácticas agronómicas y las variaciones climáticas, evaluar la efectividad de las cepas nativas para promover el crecimiento del maíz en invernadero y para conocer la responsividad y dependencia del maíz con diferentes tratamientos de inoculación y fertilización con fósforo. Para esto, se hicieron determinaciones de propiedades físicas y químicas de los suelos, se siguió la fenología de la asociación en campo durante un año tomando muestras de suelo y raíces, y se efectuó un ensayo en invernadero con cuatro tratamientos de inoculación y tres de fertilización con P y se siguió el desarrollo de la asociación y la respuesta en crecimiento de las plantas durante 60 días, realizando cuatro cosechas periódicas para evaluar peso seco y porcentaje de infección micorrízica. Se encontró que el manejo tradicional del suelo favorece la existencia de poblaciones diversas y abundantes de hongos micorrízicos, representados por catorce especies nativas. Se planteó un esquema de dinámica anual en el que se relaciona el ciclo del hongo micorrízico con el de las plantas hospederas, las condiciones del suelo y las variaciones climáticas a través del año. Los experimentos en invernadero mostraron una baja dependencia del maíz criollo de la asociación micorrízica, que es mayor al nivel basal de P del suelo y disminuye con la fertilización. La inoculación con *Glomus mosseae* produjo la mejor respuesta en crecimiento.

## Introducción.

### Generalidades.

La asociación simbiótica establecida entre los hongos zigomicetos del orden Glomales y las raíces de gran parte de las plantas es denominada actualmente micorriza arbuscular (Morton y Benny, 1990).

En los últimos años se ha generado un gran interés por esta asociación debido a que numerosos estudios han demostrado que los hongos micorrizicos promueven el crecimiento y ayudan a soportar el "stress" en las plantas.

El crecimiento del micelio de los hongos micorrizicos extiende la zona de absorción mucho más allá de los pelos radicales permitiendo una mayor captación de los nutrimentos, principalmente aquéllos que son menos móviles en el suelo, como el fósforo, el zinc y el cobre (Lambert et al, 1979; Cooper, 1984); asimismo, afecta varios aspectos de las relaciones hídricas de las plantas que las hacen más resistentes a la desecación (Stribley, 1987).

Además del "stress" hídrico, se ha comprobado que otros tipos de "stress" son disminuidos con la asociación micorrizica, como el ataque de patógenos (Dehne, 1982), alta salinidad en el suelo (Hirrel y Gerdemann, 1980), alta concentración de calcio (Lapeyrie y Chilvers, 1985), elevadas temperaturas en el suelo (Schenck y Schroder, 1974), toxicidad por grandes concentraciones de zinc (DelaValle et al, 1987) y aluminio (Barkdoll y Schenck, 1987).

Sin embargo, la mayoría de estos reportes proviene de estudios realizados en invernadero con suelos fumigados y la extrapolación a las condiciones del campo resulta difícil y poco confiable (Fitter, 1985; Stribley, 1987).

Por esta razón, antes de que podamos utilizar efectivamente estos hongos en la agricultura comercial, necesitamos entender mejor su ecología (Abbott y Robson, 1977) y generar mas información con relación a su tolerancia o sensibilidad a ciertas variables como pH, fertilidad y tipos de suelo, efectos del hospedero, etc. (Schenck y Siqueira, 1987). La introducción exitosa de los hongos micorrizicos arbusculares en suelos agrícolas requiere un conocimiento previo de los sistemas y de las poblaciones nativas, para poder predecir el efecto de la introducción y el desempeño de las cepas

introducidas y su capacidad para competir con las cepas nativas (Abbott et al, 1983). Los hongos micorrizicos arbusculares nativos de un suelo cultivado dado pueden ser afectados por parámetros agronómicos como la especie en cultivo, la rotación de cultivos, el método y la intensidad de preparación de la tierra, las fuentes y los niveles de fertilizante, los sistemas de plantación, cosecha y manejo, el uso de pesticidas, modo de aplicación y nivel, etc. (Sieverding, 1987).

Además existen diferencias entre los hongos micorrizicos arbusculares que determinan variaciones en el beneficio que la planta recibe, y estas son :

- la rapidez del hongo para infectar a la planta.
- el potencial del hongo para crecer y desarrollar un extenso sistema de micelio externo.
- el potencial del hongo para absorber y transportar el fósforo y otros nutrimentos del suelo a la raíz.
- la demanda de carbohidratos para su desarrollo y esporulación.
- la capacidad del hongo para competir con otros microorganismos y actuar sinérgicamente con otros microorganismos benéficos.
- la tolerancia a cambios de condiciones del suelo y el clima (Sieverding, 1986).

Todo lo anteriormente expuesto demuestra que la interacción suelo-planta-hongo-ambiente es muy compleja y debe ser bien entendida antes de ser manejada en las prácticas agrícolas. Es necesario reunir, organizar e interpretar datos relacionados con todos los factores anteriores para poder diseñar un plan adecuado de manejo de la asociación que reduzca el uso de agroquímicos y maquinaria y que permita una agricultura sostenible, conservando al mismo tiempo el suelo y el agua.

El maíz es un cultivo básico en México, cuyo rendimiento promedio en el país es de  $1.3 \text{ ton ha}^{-1}$  y en el estado de Tlaxcala es de  $2 \text{ ton ha}^{-1}$  (SARH, 1988). En Tlaxcala, la mayor parte de las tierras cultivadas es de temporal y es manejada con muy pocos

insumos (Werner, 1986). Los bajos rendimientos están asociados a la baja fertilidad de los suelos y a la falta de recursos para cubrir esta deficiencia por el costo de los fertilizantes.

El alto costo de los fertilizantes industriales, la pérdida del 75 % del P añadido como fertilizante que no llega a ser asimilado por las plantas y su agotamiento de las reservas mundiales dentro de pocas décadas, han hecho que aumente el interés por la contribución de la simbiosis micorrízica a la reducción del uso de fertilizantes (Barea y Azcón-Aguilar, 1983).

En las condiciones prevaletentes en los campos de cultivo con insumos bajos, el manejo adecuado y la conservación de las asociaciones micorrízicas se ofrece como una buena alternativa para mantener o mejorar los rendimientos reduciendo el uso de fertilizantes, evitando la contaminación y conservando el suelo.

## **Objetivos.**

### **General :**

Con este trabajo se pretende determinar la abundancia y efectividad de los hongos micorrízicos arbusculares que se asocian al maíz en los suelos de las partes bajas de las laderas del volcán Malintzin, para relacionarlos con las propiedades de los suelos, factores agronómicos y cambios climáticos.

### **Específicos :**

- 1) Conocer la diversidad de los hongos micorrízicos nativos.
- 2) Elaborar un esquema de la dinámica de la asociación micorrízica en los campos de estudio, relacionándola con las propiedades de los suelos, las prácticas agronómicas y las variaciones climáticas.
- 3) Evaluar la efectividad de algunas de las cepas nativas, individualmente y en conjunto, para promover el crecimiento del maíz criollo mediante un ensayo en invernadero.
- 4) Determinar la responsividad del maíz criollo a diferentes tratamientos de inoculación y su dependencia de la asociación micorrízica a tres concentraciones de P en el suelo.

## Descripción de la zona de estudio.

Los cultivos muestreados se encuentran en las laderas Este y Noreste del volcán Malintzin en el estado de Tlaxcala (ver mapa 1.).

La zona se localiza a los 19° 19' lat. N y 98° long. O entre los 2500 y 2700 msnm. Presenta un clima C (w<sub>0</sub>/w\* 1) (w) b (e) g, templado subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación promedio anual es de 670 mm y la temperatura promedio anual es de 15.5° C (García, 1980). Los datos de temperatura y precipitación de varios años se encuentran en la tabla 1. La estación Huamantla es la más cercana a la zona de estudio, de la cual se obtuvieron estos datos publicados.

Los sitios de estudio se encuentran en el ejido San Cristóbal que pertenece al Mpio. de San Juan Ixtenco, en el que la mayor parte de las tierras se dedican al cultivo del maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), haba (*Vicia faba*), arvejon (*Pisum sp.*) y trigo (*Triticum aestivum*).

Tabla núm.1. Datos de temperatura (16 años) y precipitación (18 años) de la estación Huamantla, tomados de García (1980).

Mes	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Temperatura	11.2	13.0	16.3	18.0	18.2	18.1	17.1	17.7	16.4	15.0	13.4	11.4
P. pluvial	9.0	9.5	10.3	47.6	101	122	99.6	97.9	100	46.3	21.3	5.4

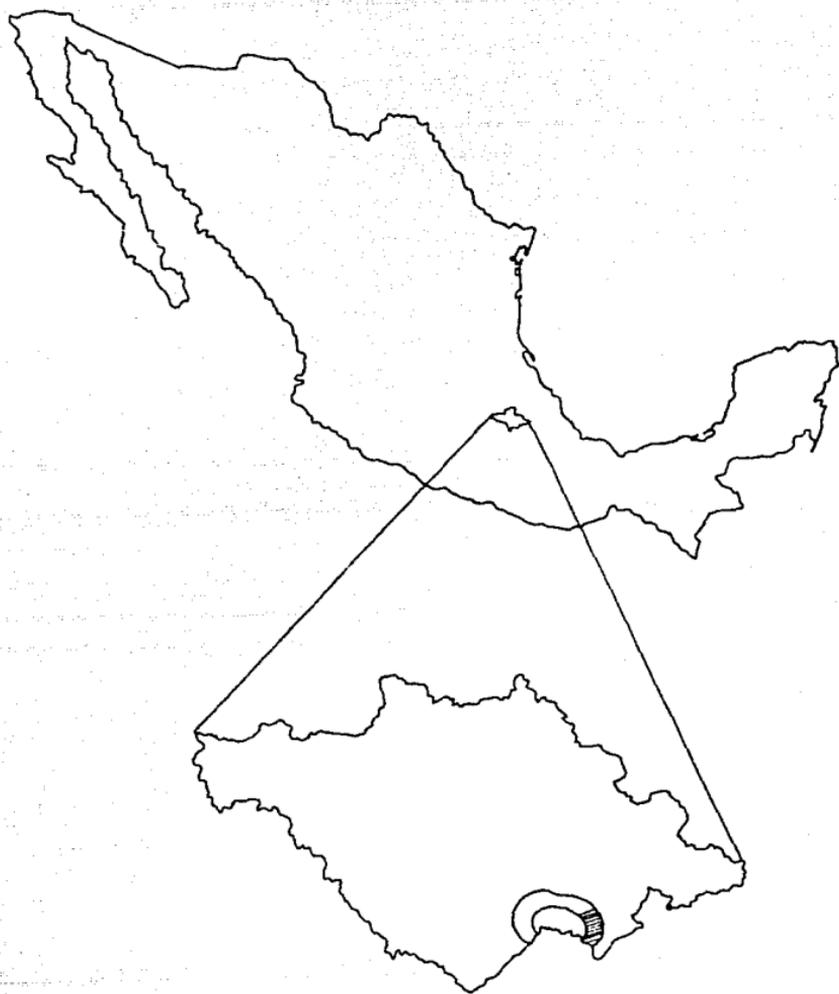


Figura núm. 1. Mapa con la ubicación de la zona de estudio en el estado de Tlaxcala.

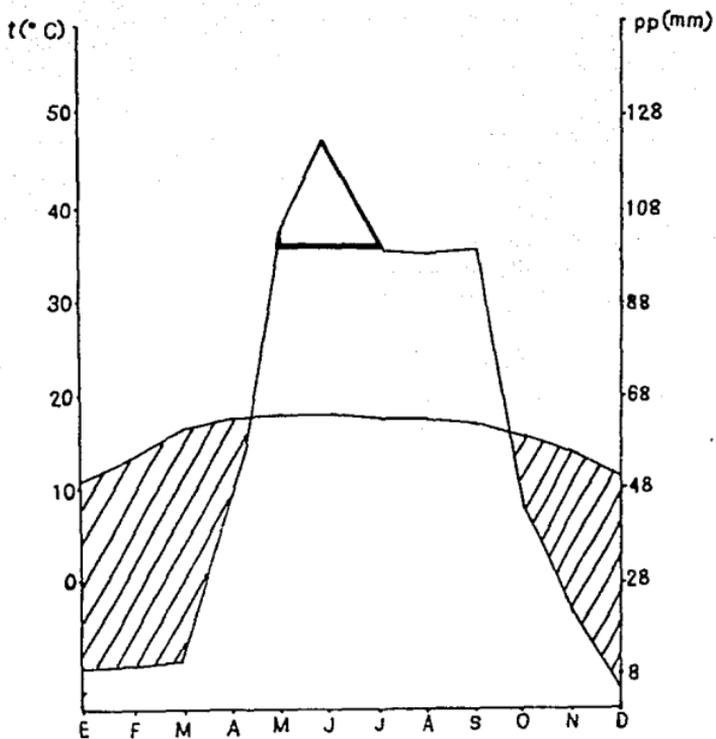


Figura núm. 2. Climograma elaborado con los datos de temperatura y precipitación de la estación Huamantla, en Tlaxcala.

## Capítulo 1. Suelos (manejo y fertilidad).

### 1.1. Antecedentes.

Los suelos que se encuentran en la zona corresponden a los fluvisoles distrícos arenosos gravosos (sistema de clasificación FAO, Dudal, 1969), localizados en forma anular al pie del volcán, los cuales se formaron principalmente de volcanitas del Mioceno y Pleistoceno. Consisten de sedimentos coluviales y fluviales recientes en algunos sitios, de arena gravosa a grava arenosa, localmente rica en bloques; su valoración en agricultura es baja ya que el material de piedra evita el cultivo intensivo con máquinas o herramientas, la capacidad de agua aprovechable se considera mediana y además al material fino de la tierra le hacen falta complejos de intercambio para los elementos nutritivos (Werner, 1986).

Las características de los suelos tanto en lo que se refiere a su fertilidad como a su manejo, tienen una gran importancia en la abundancia de los hongos micorrízicos y en el desarrollo de la asociación micorrízica (Kruckelmann, 1975; Hayman, 1982).

Se han hecho ya algunos estudios integrativos de la acción conjunta de factores edáficos, climáticos, agronómicos y bióticos en el desarrollo de la asociación micorrízica (Black y Tinker, 1979; Stribley et al., 1980; White y Williams, 1987).

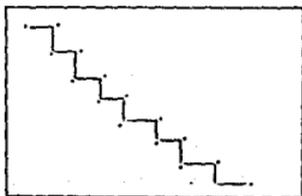
La influencia de factores edáficos también ha sido evaluada en forma independiente demostrando que el pH (Graw, 1979; Safir y Duniway, 1982; Hayman y Tavares, 1985), la humedad y fertilidad (Hayman, 1982), la textura (Black y Tinker, 1979; Dakessian et al., 1986), la estructura (Tisdall y Oades, 1979; Miller y Jastrow, 1990), la perturbación (Jasper et al., 1989b; McGonigle et al., 1990b) y el contenido de P disponible (Jasper et al., 1979; Smith, 1982), son algunos de los factores que tienen influencia en el desarrollo de la asociación micorrízica.

El efecto que tienen esos factores tanto en el ciclo del hongo como en el de la planta es muy importante y, por esto, se hace necesario el conocimiento de la relación que tienen los factores edáficos en la asociación micorrízica en cualquier estudio que pretenda describir cómo se desarrolla la asociación en el campo.

## 1.2. Materiales y metodos.

### 1.2.1. Muestreo.

Se eligieron cuatro campos de maíz en la misma zona y cultivados de la misma manera, para ser utilizados como repeticiones. En estos campos se realizaron cuatro recolecciones de suelo y raíces durante un año (octubre y diciembre de 1988, abril y julio de 1989). En cada muestreo se tomaron 500 g de suelo rizosférico y raíces de 20 plantas de cada uno de los terrenos. Las plantas se muestrearon localizándolas diagonalmente y en zig-zag en el campo de estudio, evitando las plantas de las orillas, como se muestra en el esquema siguiente.



El total del suelo obtenido de cada sitio se mezcló y se separó 1 kg para análisis de las propiedades físicas y químicas, 4 kg se usaron para montar macetas de propagación y el resto se refrigeró para hacer las determinaciones del contenido de esporas.

### 1.2.2. Análisis de los suelos.

A las muestras obtenidas, secas y tamizadas a través de una malla de 2 mm, se les determinó lo siguiente :

- textura, por el método de Bouyoucos (1951).
- materia orgánica, por el método de Walkley y Black (1934).
- pH, con el potenciómetro, en dilución con agua 1:2.5.

- contenido de nitrógeno total (Technicon AutoAnalyzer Ila, 1977).
- contenido de fósforo disponible (Technicon AutoAnalyzer IIb, 1976).
- contenido de calcio, magnesio, sodio y potasio por extracción con acetato de amonio (Jackson, 1964) y determinación por espectrofotometría de absorción atómica (Black, 1965).
- capacidad de intercambio catiónico total, por el método del versenato, como se describe en Chapman y Pratt (1979).

A excepción de la textura y la CIC total, que se hicieron solo una vez, todas las determinaciones se realizaron para las muestras obtenidas de cada muestreo.

En uno de los sitios de estudio se abrió un pozo edafológico y se realizó una descripción del perfil del suelo, se tomaron muestras de cada horizonte y se realizaron las mismas determinaciones anteriores.

Debido a que los cuatro sitios se encuentran en la misma zona y pertenecen a la misma unidad de suelo, únicamente se describió un perfil. Asimismo, se tomó una muestra del horizonte superior de un suelo vecino no cultivado, como punto de comparación.

### 1.2.3. Manejo del suelo.

Con datos obtenidos por encuestas entre los campesinos de la zona y por bibliografía, se organizó un esquema del manejo de los suelos en los sitios de estudio.

Las encuestas recabaron datos sobre fechas de siembra y de cosecha, prácticas de labranza, uso de fertilizantes o pesticidas, dosis y modo de aplicación, control de malezas, rotación de cultivos, ataque de patógenos, origen de las semillas, principales problemas, etc.

### 1.3. Resultados y discusión.

La información obtenida del manejo de los suelos se encuentra resumida en la tabla núm. 2 y es aplicable a toda la zona de estudio, ya que las prácticas agrícolas se han mantenido sin cambios por muchos años.

En las tablas núm. 3 y 4 se presentan los resultados obtenidos de los análisis de las propiedades de los suelos, incluyendo los datos del perfil.

Tabla núm.2. Resumen de los datos obtenidos por encuestas sobre las prácticas agronómicas en la zona de estudio.

FERTILIZACION:	
100-200 kg ha <sup>-1</sup> de N como sulfato de amonio ó urea, después de la emergencia de las plantas.	
ROTACION DE CULTIVOS:	
Maiz --- Haba	→ Maiz --- Maiz
Arverjón	
Frijol	
PRACTICAS AGRICOLAS:	
Arado con tracción animal, fertilización manual, no hay riego, deshierbe y cosecha manuales.	
PESTICIDAS:	
No se usan, o muy raras veces.	
SEMILLAS:	
Criollas, seleccionadas manualmente de las mejores semillas de la cosecha anterior.	
DURACION DEL CULTIVO :	
Marzo --- siembra	octubre --- cosecha
PRINCIPALES PROBLEMAS :	
Sequia, heladas tempranas, acame, baja fertilidad.	

Como se puede ver en la tabla núm. 3, la clasificación textural no cambia ni entre los sitios ni entre los horizontes del perfil, aunque se observa que el contenido de arena va aumentando con la profundidad, de manera que los horizontes C se pueden considerar ya migajones arenosos. Esta distribución de partículas hace suponer que son más fértiles los horizontes superiores, que tienen más complejos de intercambio. Además, el predominio de las arenas indica que existe una capacidad baja de retención de agua, factor que puede ser importante en el aumento en el crecimiento de las plantas por la asociación con hongos micorrizicos, ya que Dakessian et al (1986) han observado una correlación significativa entre el crecimiento de las plantas micorrizadas y el agua retenida por el suelo.

El contenido de materia orgánica varía de un sitio a otro, siendo el más alto el sitio 3, en el que probablemente se realizó una fertilización con abono orgánico (práctica poco común); en cuanto a la profundidad, se puede ver que el contenido de materia orgánica se reduce drásticamente en el horizonte C, que es donde termina la zona de raíces. El uso de labranza por tracción animal, que remueve solo las capas superiores, puede ser una razón de la falta de materia orgánica en los horizontes inferiores. Además, el hecho de que las plantas de maíz permanecen dobladas en el terreno por más de tres meses antes de que se limpie para volver a trabajar, y de que no se utilice maquinaria, permite que se incorpore más materia orgánica de lo que usualmente sucede en otros sitios más tecnificados. Aunque en la relación de los hongos micorrizicos con la materia orgánica del suelo aún quedan muchas preguntas por contestar (Janos, 1987), en suelos como los de los sitios de estudio que tienen pocos complejos de intercambio, la materia orgánica debe ser muy importante tanto por sus sitios de unión como por su contenido de iones que pueden ser liberados al suelo.

El pH va de ligero a medianamente ácido en todos los sitios, sufriendo algunas variaciones pequeñas durante el año. Un cambio notable se observa en el perfil, en donde el horizonte A tiene un pH más ácido que el horizonte C y el cambio es muy marcado al pasar de un horizonte a otro. Esto puede atribuirse a la acción microbiana en combinación con la adición de fertilizantes nitrogenados (sulfato de amonio y urea, en este caso), que producen una reacción ácida (Donahue et al, 1977).

El contenido de nitrógeno es bajo (tabla núm. 4), aún cuando este elemento es agregado como fertilizante, lo cual hace pensar que gran parte se pierde por volatilización o por . La rotación de cultivos con leguminosas, que usan los agricultores empíricamente para enriquecer el suelo, es una forma de contrarrestar la pérdida del

Tabla núm.3 Algunas propiedades físicas y químicas de los suelos de los sitios de estudio.

Recolección	Síto	pH	M.O. %	Are %	Lim %	Arc %	Clasificación textural
1	1	5.2	1.52	67.2	11.5	23.2	Migajón
octubre	2	5.4	1.10	59.2	17.6	23.2	arcillo
1988	3	5.6	1.66	63.2	15.6	21.2	arenoso
	4	6.7	0.55	62.8	14.0	23.2	
2	1	6.2	1.59				
diciembre	2	6.9	1.79				
1988	3	5.9	1.31				
	4	6.1	0.83				
3	1	5.7	1.29				
abril	2	5.9	1.64				
1989	3	6.1	3.45				
	4	5.6	1.29				
4	1	5.6	1.29				
julio	2	6.1	1.21				
1989	3	6.1	3.19				
	4	5.8	0.86				
No cultivado		6.5	3.97	64.8	10.0	25.2	*
julio 1989							
perfil	Ap1	5.6	1.81	53.2	19.6	27.2	*
julio	Ap2	5.5	0.69	58.8	18.0	23.2	*
1989	C1	6.4	0.0	71.2	3.6	25.2	*
	C2	6.9	0.0	71.6	6.0	22.4	*
	C3	6.6	0.0	77.2	1.6	23.2	*

Tabla núm 4. Algunas de las propiedades químicas de los suelos muestreados.

Recolección	Sitio	N tot %	P disp. ppm *	Ca ppm	Mg ppm	Na ppm	K ppm
1 octubre 1988	1	0.051	12	225	36	29	76
	2	0.077	10	202	28	30	85
	3	0.094	8	292	43	20	56
	4	0.055	9	225	38	24	77
2 diciembre 1988	1	0.081	16	180	29	37	78
	2	0.107	14	225	35	38	96
	3	0.077	6	135	39	28	65
	4	0.258	8	135	42	39	74
3 abril 1989	1	0.045	29	48	28	53	25
	2	0.049	26	205	50	53	69
	3	0.045	19	265	58	61	108
	4	0.038	19	233	68	67	85
4 julio 1989	1	0.087	41	103	38	44	87
	2	0.052	25	188	45	54	77
	3	0.066	36	695	113	67	299
	4	0.038	17	238	63	53	87
No cultivado julio 1989		0.086	22	610	115	72	144
Perfil	Ap1	0.095	23	203	30	64	71
	Ap2	0.056	21	70	85	42	8
	C1	0.037	12	95	40	56	15
	C2	0.035	14	148	53	55	7
	C3	0.018	13	115	73	49	4
* P Bray I		3 ppm muy bajo	3-7 bajo	7-20 medio	20 alto		

fertilizante nitrogenado. El dato del suelo no cultivado, que es igual al de los cultivados, es una evidencia de que mucho del fertilizante se pierde o es tomado por las plantas, que agotan el suelo. Curiosamente, los contenidos mas bajos de N se observan en abril, poco después de la fertilización y los mas altos se encuentran en diciembre al final del ciclo del maíz. Los datos reales de aplicación del fertilizante no coinciden ni con el dato recomendado de 80-20-00 (FERTIMEX, 1987), ni con el dato obtenido por Werner (1986) de 80-40-00; según los campesinos, la fórmula real de fertilización es 150-00-00 y actualmente no se puede levantar una cosecha de maíz en la zona con menos de 100 kg ha<sup>-1</sup> de N (ellos en su mayoría aplican 150 o más kg ha<sup>-1</sup>).

El contenido de fósforo disponible se considera de medio a alto, pero no es constante durante el año, ya que en la tabla núm. 4 se observa que existe un aumento de P en la época de lluvias, cuando hay mayor humedad y mayor actividad microbiana. El P no parece ser un elemento limitante en estos sistemas sino mas bien el N; sin embargo, esto no significa necesariamente que las plantas no respondan a la fertilización con P, o que la asociación con hongos micorrizicos no pueda ser benéfica en estos casos. Además, como menciona Stankis (1974), en suelos naturales el efecto de los nutrimentos inorgánicos en la formación de micorrizas es más complejo de lo que se había pensado y ni concentraciones relativamente altas de P y N, ni deficiencias severas de estos elementos disminuyen necesariamente la infección; probablemente por lixiviación o por competencia con otros microorganismos por nutrimentos, el N añadido raramente alcanza concentraciones inhibitorias para la infección, a menos que se aplique de manera constante y periódica.

Todos los cationes intercambiables se encuentran en niveles que van de extremadamente pobres a medianos (Moreno, 1978), indicando la escasez de complejos de intercambio y las pérdidas por lavado. La capacidad de intercambio catiónico total fue de 7.3 meq/l, lo que demuestra la baja fertilidad de los suelos de la zona.

El suelo se clasifica como Tropofluent (USDA, 1975), aunque los datos de temperatura considerados se encuentran en el límite mínimo que se da para los Udifluents. La ubicación es, por lo tanto, dudosa.

Los criterios de separación que se utilizaron fueron los siguientes :

Orden Entisol : suelo joven poco desarrollado sin horizontes de diagnóstico bien definidos.

Suborden Fluvent : constituido por material de acarreo poco desarrollado.

Gran grupo Tropofluvent : régimen de humedad údico y temperatura promedio entre 8° y 15° C.

Todos estos datos permiten hacer la interpretación siguiente :

- Los suelos se consideran de baja fertilidad, tomando en cuenta los datos de textura, m.o., CIC total, N total y los cationes intercambiables. El elemento que se encuentra disponible en buenas cantidades es el P.
- Se presenta una reacción ácida a la adición del fertilizante nitrogenado que puede ser importante para la actividad microbiana y que también puede llegar a ser un problema en condiciones de cultivo intensivo.
- Existe una disminución considerable de la fertilidad con las prácticas agrícolas, que se hace evidente al comparar con los análisis del suelo no cultivado. La disminución del contenido de materia orgánica, sobretodo, debe reducir la cantidad de complejos de intercambio, la reincorporación de nutrimentos y la retención de agua.

## **Capítulo 2. Los hongos micorrizicos arbusculares (MA) nativos.**

### **2.1. Antecedentes**

Antes de que se examine la posibilidad de introducir cepas, es necesario un mejor entendimiento de la ecología de los hongos nativos, estudiando la distribución y la abundancia de los endofitos con relación a algunas propiedades del suelo y características de los sitios (Abbot y Robson, 1982; Hetrick y Bloom, 1983).

La presencia o ausencia de ciertas especies de hongos MA en algunos sistemas es indicadora de la selección que existe por diversas condiciones del medio. Una de esas condiciones es la conversión a la agricultura, que provoca una serie de cambios relacionados con las prácticas agrícolas, si bien existen además otras condiciones que no son necesariamente producidas por el hombre. Por ejemplo, se han encontrado algunas especies de hongos MA en suelos con un pH muy bajo (Wilson, 1988), con altas concentraciones de aluminio (Morton, 1986) o con altas concentraciones de fósforo (Davis et al, 1984).

La identificación de las especies de los hongos micorrizicos arbusculares nativos es el primer paso en la descripción de las poblaciones de cada sitio. Aún son pocos los reportes de listados de hongos micorrizicos arbusculares, y aunque en algunos países se ha avanzado en la publicación de las especies de hongos asociadas a ciertos tipos de vegetación o agroecosistemas, como en dunas (Sylvia, 1986; Koske y Tew, 1987; Giovanetti y Nicolson, 1983), campos de cultivo (Hayman, 1970; Schenck y Kinloch, 1980; Hetrick y Bloom, 1983), pastizales (Stahl y Christensen, 1982), etc., en México casi no existen estos reportes, a excepción de los trabajos de Martínez et al (1987), Berch et al (1989) y Varela y Vázquez (1989).

Sin embargo, al revisar las descripciones del manual de Schenck y Pérez (1990), se pueden encontrar varias descripciones realizadas con material recolectado en México. La zona de estudio de este trabajo se encuentra en una zona neotropical y sin embargo, tiene una gran influencia de la región holártica, por lo que se considera una zona de transición llamada provincia mesoamericana de montaña, que presenta elementos de vegetación tanto holárticos como neotropicales (Cabrera y Willink, 1973). Dado que los hongos micorrizicos influyen en la composición de las comunidades vegetales y viceversa (Janos, 1980), el estudio de las especies de hongos MA de esta región puede aportar elementos interesantes e importantes de la distribución de estos hongos en regiones tropicales y templadas.

## 2.2. Materiales y métodos.

Con el suelo separado de cada muestreo se montaron doce macetas de propagación, mezclando medio kg de suelo rizosférico fresco con medio kg de arena esterilizada, para mejorar la aereación. A estas macetas se les sembró pasto Bahía (*Paspalum notatum*) y se les colocó en el invernadero.

Seis meses después, con suelo de estas macetas y suelo rizosférico fresco se hicieron tamizados para extraer las esporas, por tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963) y centrifugación en gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper, 1982). Las esporas fueron observadas al microscopio óptico y estereoscópico, se montaron en preparaciones permanentes con alcohol polivinílico y alcohol polivinílico más reactivo de Meizer y fueron identificadas con ayuda del manual de Schenck y Perez (1990). Las preparaciones permanentes y los ejemplares de referencia en formalina al 1 % de las especies identificadas se depositaron en los herbarios del Instituto Politécnico Nacional y la Universidad de Tlaxcala.

De todas las especies se prepararon cultivos puros, usando tubos de PVC de 3.5 cm de diámetro y 20 cm de largo, llenos de una mezcla de suelo del sitio y arena esterilizados a vapor, en proporción 1:2. En ellos se inoculó un mínimo de 25 esporas del mismo tipo y en buenas condiciones y se sembró una planta hospedera : alfalfa (*Medicago sativa*), pasto Bahía (*Paspalum notatum*) o maíz (*Zea mays*).

### 2.3. Resultados y discusión.

En la tabla núm. 5 se encuentra la lista de especies encontradas en los sitios de cultivo, agrupadas por familias, de acuerdo a la clasificación propuesta por Morton y Benny (1990).

Todas las familias están representadas, aunque no se encontró ninguna especie del género *Entrophospora*.

Los géneros mejor representados son *Acaulospora* y *Scutellispora*, con 6 y 3 especies respectivamente. La información disponible de la distribución de los hongos micorrizicos es muy escasa y existen pocos reportes de otros sitios y de México para poder comparar. No obstante, un análisis de las descripciones del manual de Schenck y Pérez (1990) *Acaulospora*, *Scutellispora* y *Sclerocystis* son géneros que se encuentran comúnmente en zonas tropicales.

De *Acaulospora*, varias especies han sido descritas con material de suelos tropicales. En este estudio se encontraron seis especies de este género; dos de ellas son especies nuevas, una es muy parecida a *A. denticulata* pero tiene una ornamentación distinta y la otra es una especie esporocárpica (hasta la fecha se han descrito solo tres especies esporocárpicas de este género).

Siete de las catorce especies encontradas son nuevos registros para México (Tabla núm. 6). *Glomus mosseae* y *Acaulospora laevis* fueron reportadas por Berch et al (1989) asociadas al maíz en Atlacomulco, México. *Scutellispora pellucida* fue encontrada en suelos de cafetales en Veracruz por Martínez et al (1987). *Acaulospora spinosa* se encontró en suelos de pastizales inducidos y malezas en Veracruz y Oaxaca (Walker y Trappe, 1981). *Sclerocystis sinuosa* y *Glomus etunicatum* fueron encontrados por Varela y Vázquez (1989) en campos de arroz del estado de Morelos. *Sclerocystis clavisporea*, fue descrito por Trappe (1977) con material recolectado en pastizales de Oaxaca y Veracruz.

Dado que la identificación de los hongos MA se basa en las características de las esporas, la lista de las especies de la zona incluye únicamente a las especies que esporularon en el campo o en las macetas de propagación. Si existe en los sitios alguna especie que no forme esporas, lo cual puede suceder, su identificación no es posible con

Tabla núm. 5. Lista de las especies identificadas del suelo rizosférico fresco y de macetas de propagación de los campos de maíz en estudio, con sus códigos internacionales de referencia.

**Acaulosporaceae**

**Acaulospora bireticulata** Rothwell & Trappe (ABRT)

**A. laevis** Gerd. & Trappe (ALVS)

**A. mellea** Spain & Schenck (AMLL)

**A. spinosa** Walk. & Trappe (ASPN)

**A. sp** no descrita (ASP1)

**A. sp** no descrita esporocárpica (ASP2)

**Gigasporaceae**

**Scutellispora dipurpurascens** Morton & Koske (CDPP)

**S. aff. dipapillosa** (Koske & Walk.) Walker & Sanders (CDPL)

**S. pellucida** (Nicol. & Schenck) Walker & Sanders (CPLC)

**Gigaspora margarita** Becker & Hall (GMRG)

**Glomaceae**

**Glomus etunicatum** Becker & Gerdemann (LETC)

**G. mosseae** (Nicol. & Gerdemann) Gerd. & Trappe (LMSS)

**Sclerocystis clavispora** Trappe (SCVS)

**S. sinuosa** Gerd. & Bakshi (SSNS)

Tabla núm. 6. Listado de las especies nativas y las publicaciones donde se encuentran reportadas.

Especie	nuevo registro	ya reportada	reportada asociada
	para México	para México	al maíz -
ABRT	x		
ALVS		Berch et al, 1989	Berch et al, 1989
AMLL	x		
ASPN		Walker y Trappe, 1981	
ASP1	x		
ASP2	x		
CDPP	x		
COPL	x		
CPLC		Martínez et al, 1987	Rich y Schenck, 1981
GMRG	x		
LETC		Varela y Vázquez, 1989	Becker y Gerdemann, 1977
LMSS		Berch et al, 1989	Rich y Schenck, 1981 Malibari et al, 1988 Berch et al, 1989
SCVS		Trappe, 1977	
SSNS		Varela y Vázquez, 1989	Rich y Schenck, 1981

los manuales de identificación actuales porque todas las descripciones están basadas en las características de las esporas.

Resulta muy interesante la revisión de la distribución de las especies identificadas, porque como ya se mencionó, la vegetación de la zona es de transición. En la tabla núm. 7, se muestra cuáles especies han sido reportadas en Norteamérica y cuáles en Centro y Sudamérica respectivamente.

La vegetación original de la zona de estudio correspondía a bosques de *Pinus* y *Quercus*. Según Rzedowsky (1978), la flora de las zonas semihúmedas y montañosas de México, comúnmente en altitudes superiores a los 1500 msnm, presenta similitudes con la vegetación del oeste norteamericano, pero a la vez presenta afinidades holárticas definidas y profundas. Se encuentran principalmente bosques de coníferas y de *Quercus*, con otros géneros representativos como *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Cupressus*, *Muhlenbergia*, *Pseudotsuga* y algunos géneros como *Abies*, *Amelanchier*, *Alnus*, *Juniperus*, *Salix*, etc. de afinidades holárticas que se encuentran tanto en el este como en el oeste de los Estados Unidos de América. También se presentan elementos mexicano-sudamericanos en la vegetación, sobretodo en el estrato herbáceo, con géneros como *Baccharis*, *Eupatorium* y *Stevia*.

Debido a las condiciones climáticas y vegetacionales de la zona de estudio, no es sorprendente que once de las especies identificadas se encuentren representadas también en Norteamérica. Únicamente cinco especies han sido reportadas en Centro y Sudamérica; esto se debe en parte a que, con excepción de Brasil, Colombia y Cuba, existen muy pocos registros para comparar en Centro y Sudamérica, mientras que para Norteamérica el número de registros es mayor.

Se obtuvieron cultivos puros de ABRT, ALVS, CPLC, LMSS y LETC. Se sigue intentando obtener cultivos puros de las demás especies, pero la escasa información sobre propagación de especies de ambientes tropicales no permite predecir si la falta de éxito se debe a algún mecanismo de latencia, algún efecto de la microbiota del suelo, etc. En todos los cultivos puros que sí funcionaron, la propagación se logró después de 3 a 6 meses de la siembra, cuando se sabe que algunos se han llegado a obtener después de 8 semanas (Joseph Morton, comunicación personal).

Tabla núm. 7. Lista de las especies identificadas y sus registros de distribución en el continente americano, de acuerdo a los datos del manual de Schenck y Pérez (1990).

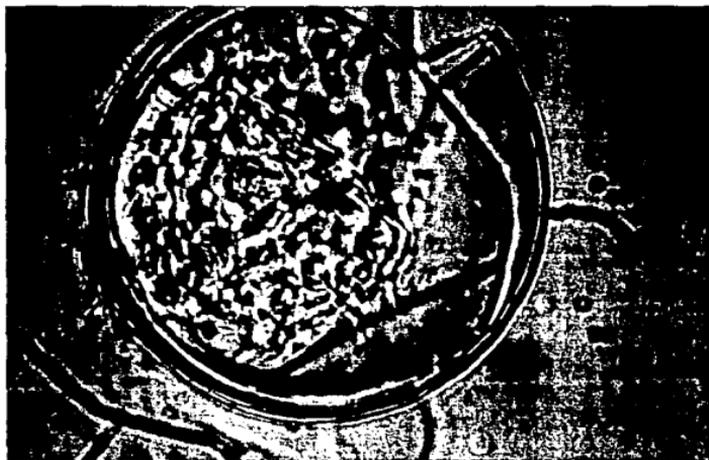
Especie	ya reportada en	ya reportada en
	Norteamérica	Centro o Sudamérica
ABRT	x	
ALVS	x	x
AMLL	x	x
ASPN	x	
ASP1	-	
ASP2	-	
CDPP	x	
CDPL	-	
CPLC	x	x
GMRG	x	x
LETC	x	
LMSS	x	
SCVS	x	
SSNS	x	x



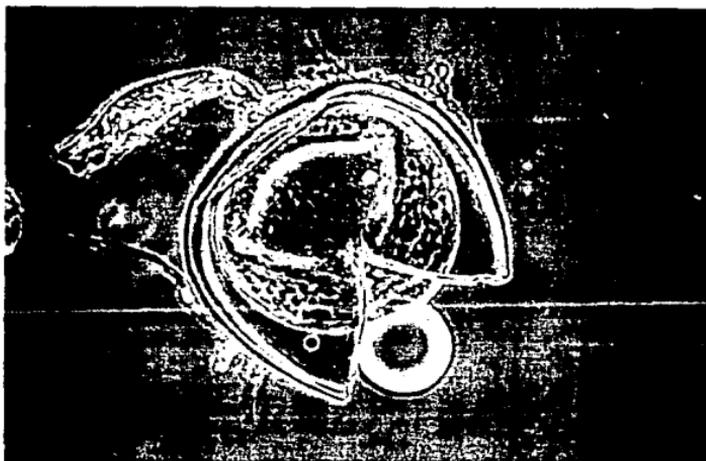
1. *Acaulospora bireticulata*. 40x.



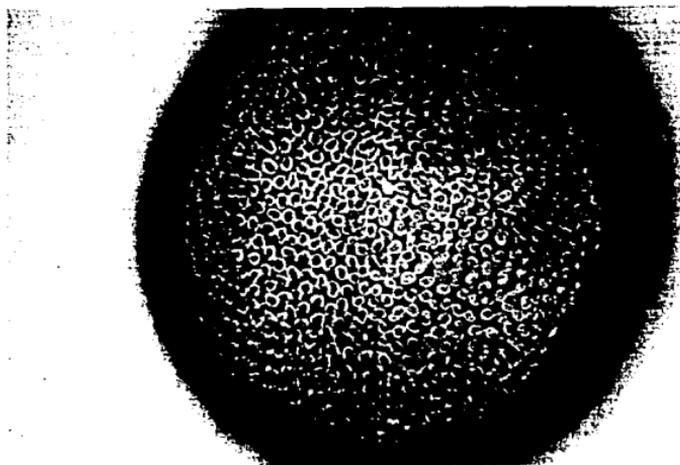
2. *Acaulospora laevis*. 10x.



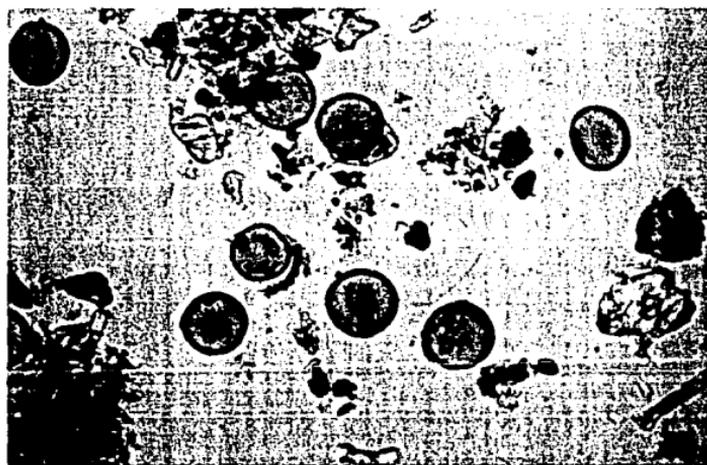
3. *Acaulospora mellea*. 40x. con Melzer.



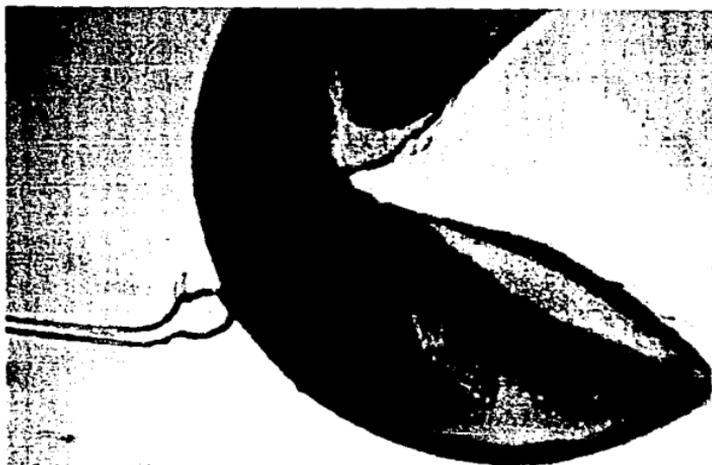
4. *Acaulospora spinosa*. 10x. con Melzer.



5. *Acaulospora* sp. . 40x.



6. *Acaulospora* sp.. 10x.



7. *Gigaspora margarita*. 10x, con Melzer.



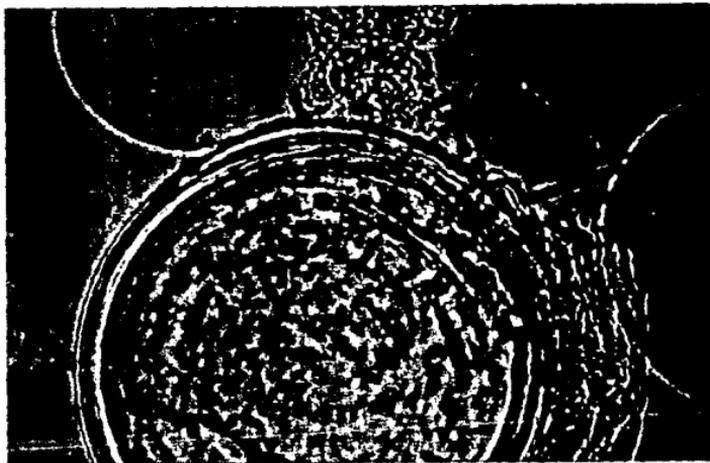
8. *Scutellispora dipurpurascens*. 10x, con Melzer.



9. *Scutellispora* aff. *dipapillosa*. 10x, con Melzer.



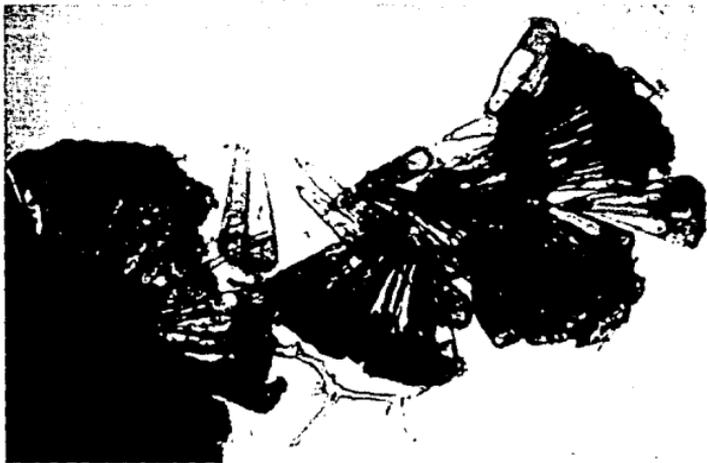
10. *Scutellispora* *pellucida*. 10x, con Melzer.



11. *Glomus etunicatum*. 40x.



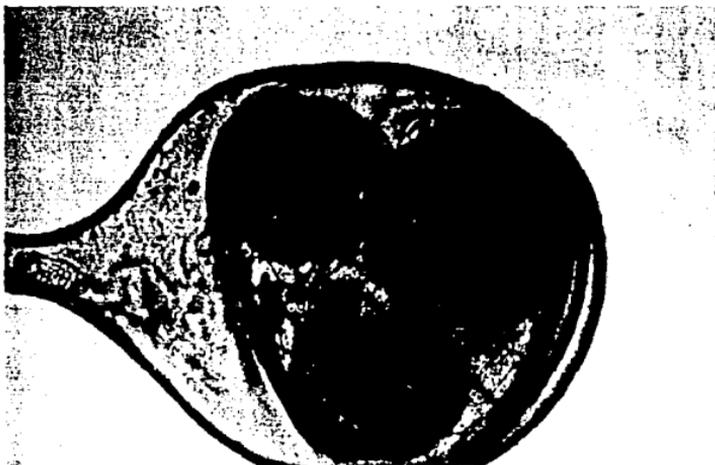
12. *Glomus mosseae*. 40x.



13. *Sclerocystis clavispora*. 10x.



14. *Sclerocystis sinuosa*. 10x.



15. Esporas de *Acaulospora spinosa* formadas dentro de un quiste de *Punctodera chalcoensis*, nemátodo común en la zona. 10x.

## Capítulo 3. Dinámica de la asociación micorrizica.

### 3.1. Antecedentes.

Los hongos micorrízicos arbusculares son simbioses obligados que no presentan especificidad para asociarse con las plantas hospederas (Powell y Bagyaraj, 1985) y el estudio de sus poblaciones se realiza generalmente para un sistema en particular o un cierto tipo de hospedero.

La dinámica de la asociación micorrizica, que incluye la descripción de las variaciones del componente fúngico en relación con el hospedero, las propiedades de los suelos y algunos parámetros agronómicos, bióticos o climáticos, ya ha sido estudiada en algunos sistemas naturales (Sparling y Tinker, 1978a; Hetrick y Bloom, 1983) y en algunos cultivos como trigo (Hayman, 1970) y maíz (Rich y Schenck, 1981).

La descripción de la dinámica puede hacerse mediante la identificación y la cuantificación de las esporas y la estimación del porcentaje de infección micorrizica en el campo, o por ensayos de infectividad del suelo, o por combinaciones de estos, como en los trabajos de Moorman y Reeves (1979), Reeves et al (1979) y Malibari et al (1988). La infectividad, más que una forma de cuantificar propágulos, es una forma de determinar la viabilidad y capacidad de infección de éstos.

La cuantificación del hongo resulta muy difícil porque no se pueden identificar los individuos en una raíz, debido a que las especies producen estructuras muy parecidas que hacen muy complicada la identificación y se pueden encontrar varias especies de hongos infectando diferentes segmentos (Hetrick, 1985). Aunque en algunos trabajos han logrado diferenciar las especies que están colonizando las raíces (Ross y Ruttencutter, 1977; Abbott y Robson, 1978) en sistemas con varias especies de hongos MA nativos, esto resulta muy complicado e implica tener mucha experiencia para reconocer las estructuras que forma cada especie. Por esta razón, se cuantifica generalmente la infección micorrizica causada por cualquier hongo micorrizico, el número total de esporas y, si el conocimiento de las especies lo permite, el número de esporas de cada especie. Como propágulos infectivos se consideran el micelio, raíces infectadas y esporas; los problemas para separar el micelio del suelo y diferenciarlo del micelio de otros hongos, han hecho que su cuantificación no se realice en estudios poblacionales.

Las esporas son el medio de sobrevivencia de los hongos micorrizicos cuando no hay plantas hospederas vivas. Las fluctuaciones en el número de esporas del suelo durante el año son una parte importante de la dinámica poblacional, la cual está relacionada con el estado de desarrollo del hospedero y con las condiciones climáticas (Sutton y Barron, 1972).

El establecimiento temprano de la infección micorrizica, sobretudo en cultivos anuales, parece ser determinante para el aumento en la captación de nutrimentos; sin embargo, se han obtenido resultados contradictorios que hacen necesaria una mayor información sobre la dinámica de la infección micorrizica en campo y los factores que la controlan (Jakobsen y Nielsen, 1983).

## **3.2. Materiales y métodos.**

### **3.2.1. Cuantificación de esporas.**

Se pesaron tres submuestras de 10 g de suelo rizosférico fresco de cada sitio y se procesaron con el método de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963) y centrifugación en gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper, 1952). Las esporas extraídas fueron colocadas en cajas de petri con fondo de papel filtro cuadrículado y con muy poca agua destilada para mantenerlas húmedas.

Se contaron únicamente las esporas vivas, verificando la presencia de contenido celular al presionar con una aguja de disección; los esporocarpos fueron contados por separado ya que se encontraban con frecuencia fragmentados, o eran demasiado compactos para poder contar las esporas que los constituían individualmente.

Se pesó una cantidad equivalente a 10 g de suelo fresco, se secó al horno y se pesó (a peso constante) para hacer la relación de peso seco a peso fresco del suelo y reportar el número de esporas en 10 g de suelo seco, en cada caso.

### **3.2.2. Cuantificación del porcentaje de infección micorrizica.**

Las muestras de raíces de cada muestreo se lavaron y se tiñeron con azul de tripano (Phillips y Hayman, 1970) y se les cuantificó el porcentaje de infección con el método de intersección de la cuadrícula (Giovannetti y Mosse, 1950). Se revisaron 200 segmentos, de aproximadamente 1 cm, de raíces en tres muestras de cada sitio; al mismo tiempo, se tomó un registro de las estructuras fúngicas observadas por medio de una estimación visual (Giovannetti y Mosse, 1950).

Se tomaron muestras de las raíces de las malezas más comunes y abundantes en los campos de maíz y se determinó la presencia o ausencia de infección micorrizica. Las muestras se tomaron en la época de floración de la mayoría de las especies (agosto). A los resultados se les hizo un análisis de varianza y una prueba de comparación múltiple de medias por el método de Tukey con el programa Statgraphics (STSC), evaluando dos factores: sitio, con cuatro niveles y muestreo, con cuatro niveles. Los datos de porcentaje de infección micorrizica se convirtieron a arco seno para normalizarlos y estabilizar la varianza.

### 3.3. Resultados y discusión.

#### 3.3.1. Cuantificación de esporas.

Se encontraron diferencias significativas tanto entre los sitios como entre los muestreos. Las diferencias entre sitios pueden atribuirse a que los hongos micorrizcos tienen una distribución agregada, que se restringe principalmente a la zona rizosférica y a que, aún dentro de la zona rizosférica, existen zonas de mayor esporulación. Por eso es importante tomar muestras de varias plantas.

Los muestreos comenzaron al final del ciclo de cultivo de 1988, por lo que las primeras observaciones corresponden al final de la época de lluvias, durante la cosecha del maíz.

En ese lapso fue cuando se encontró el número mayor de esporas y esporocarpos vivos en el suelo (Figuras núms. 3 y 4). Para el mes de diciembre, el número había disminuido y la diferencia resultó significativa. La disminución continuó durante el periodo de sequía y hasta más de la mitad del periodo de lluvias, hasta reducirse el número a la décima parte, que resultó significativo en el muestreo de abril y se mantuvo sin diferencias hasta julio (tabla núm. 8). Esta disminución puede atribuirse tanto a la falta de agua como a la presencia de algunos depredadores, como los ácaros y nemátodos del suelo. Además, si algunas esporas germinan en el periodo de sequía, no hay plantas vivas que puedan ser infectadas en los terrenos, ya que los cultivos son de temporal y las otras plantas, que son en su mayoría malezas, también son anuales.

La gran cantidad de malezas que se encontraba cubriendo la mayor parte del suelo que rodeaba a las plantas de maíz, podía estar modificando la cantidad de esporas que se encontraron, por lo que se determinó su condición micorrizca (Tabla núm. 9). Como se puede observar, la mayoría de las malezas presentan asociación con hongos micorrizcos arbusculares, y esto coincide con las observaciones de Kruckelmann (1975), de que muchas de las malezas son micorrizcas, inclusive algunas especies de familias típicamente no micorrizcas como las Chenopodiaceae, Cruciferae y Cyperaceae. Hirrel et al (1978), que encontraron infección en varias crucíferas y chenopodiáceas, cuestionan el carácter simbiótico de la asociación en estos casos porque la colonización se da en porcentajes muy bajos, casi siempre relacionada con la presencia de otras plantas micorrizcas en el terreno o en las macetas de estudio y con una notable ausencia de arbusculos en las raíces. Aún no ha sido demostrado si la asociación puede ser

Tabla núm.8. Promedios (+/- D. E.) de las cuantificaciones de esporas e infección micorrizica de los cuatro sitios en las cuatro fechas de muestreo y observaciones de estructuras fúngicas en raíces.

Muestreo	Sitio	# esporas		% infección micorrizica	estructuras fúngicas	
		en 10 g ss	en 10 g ss			
1 octubre	1	380 (210)	22 (7.2)	47.3 (21.8)	micelio ++	
	2	715 (122.5)	13 (5.3)	67.3 (12.0)	arbúsc. +	
	3	658 (312.6)	19 (10.4)	42.0 (19.8)	vesic. +++	
	4	281 (173.8)	16 (6.0)	22.5 (1.5) *		
2 diciembre	1	372 (113.6)	4 (4.0)	12.4 (6.0)	micelio +	
	2	390 (210.7)	12 (5.6)	21.0 (3.0)	arbúsc. -	
	3	429 (196.7)	14 (6.2)	15.9 (6.3)	vesic. +	
	4	230 (94.3)	3 (3)	19.1 (3.0)		
3 abril	1	35 (5.9)	0 (0)	73.0 (8.8)	micelio +++	
	2	23 (10.5)	0 (0)	73.5 (3.7)	arbúsc. -	
	3	46 (3.4)	2 (2)	72.6 (7.8)	vesic. -	
	4	23 (4.5)	0 (0)	87.9 (2.9)		
4 julio	1	32 (10.5)	0 (0)	60.4 (8.8)	micelio +++	
	2	30 (5.5)	0 (0.6)	46.9 (4.9)	arbúsc. +++	
	3	15 (6.4)	0 (0)	68.4 (12.2)	vesic. +	
	4	16 (2)	0 (0)	68.2 (6.7)		
F. muestreo	1 2 3 4	F(37.4)	1 2 3 4	F(40.0)	1 2 3 4	F(80.8)
F. sitio	1 2 3 4	F(4.3)	ns	ns		
Interscción	ns	ns	ns	* F(5.1)		
- medias unidas con la misma línea no difieren significativamente usando la prueba de Tukey p(0.05) ns no hay diferencias significativas - (0 %) + (1-25%) ++ (25-50%) +++ (50-75%)						

Tabla núm. 9. Lista de las especies de malezas de los campos de estudio y su condición micorrizica.

Especie	Condición micorrizica
Amaranthaceae	
<u>Amaranthus hybridus</u>	M-
Chenopodiaceae	
<u>Atriplex semibaccata</u>	M+
<u>Chenopodium graveolens</u>	M+
<u>Chenopodium murale</u>	M-
Compositae	
<u>Bidens dunea</u>	M+
<u>Bidens odorata</u>	M-
<u>Galinsoga parviflora</u>	M+
Cruciferae	
<u>Brassica oleraceae</u>	M-
<u>Eruca sativa</u>	M-
Cyperaceae	
<u>Cyperus esculentus</u>	M-
Geraniaceae	
<u>Geranium seemanii</u>	M-
Gramineae	
<u>Eragrostis mexicana</u>	M+
Onagraceae	
<u>Lopezia miniata</u>	M+
<u>Lopezia racemosa</u>	M+
Rubiaceae	
<u>Bouvardia tenifolia</u>	M+
Solanaceae	
<u>Jaltomata procumbens</u>	M-
<u>Solanum cardiochrysum</u>	M-

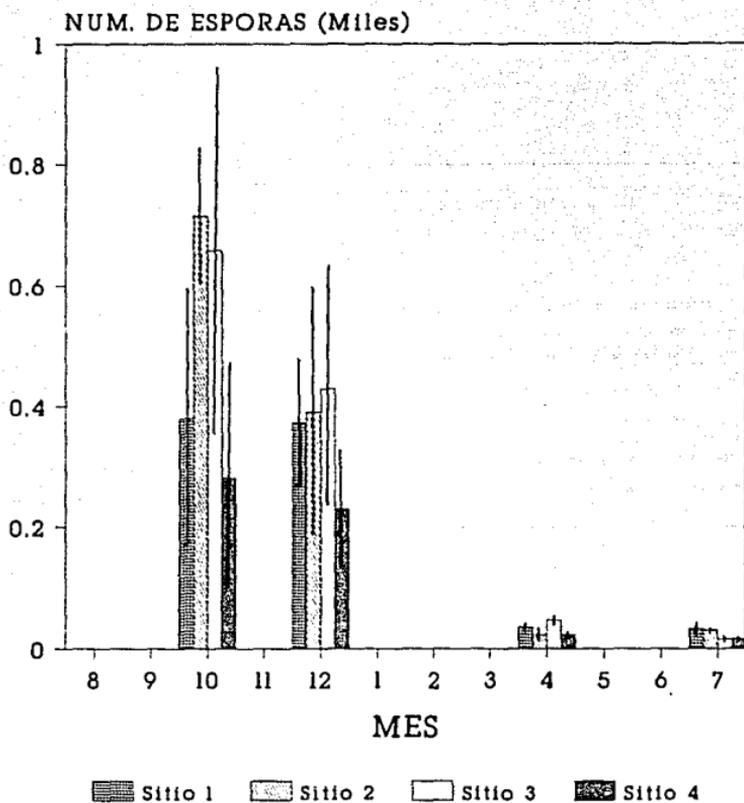


Figura núm. 3. Promedios (+/- D.E.) de los datos obtenidos de número de esporas en 10 g de suelo seco para los cuatro sitios en las cuatro fechas de muestreo.

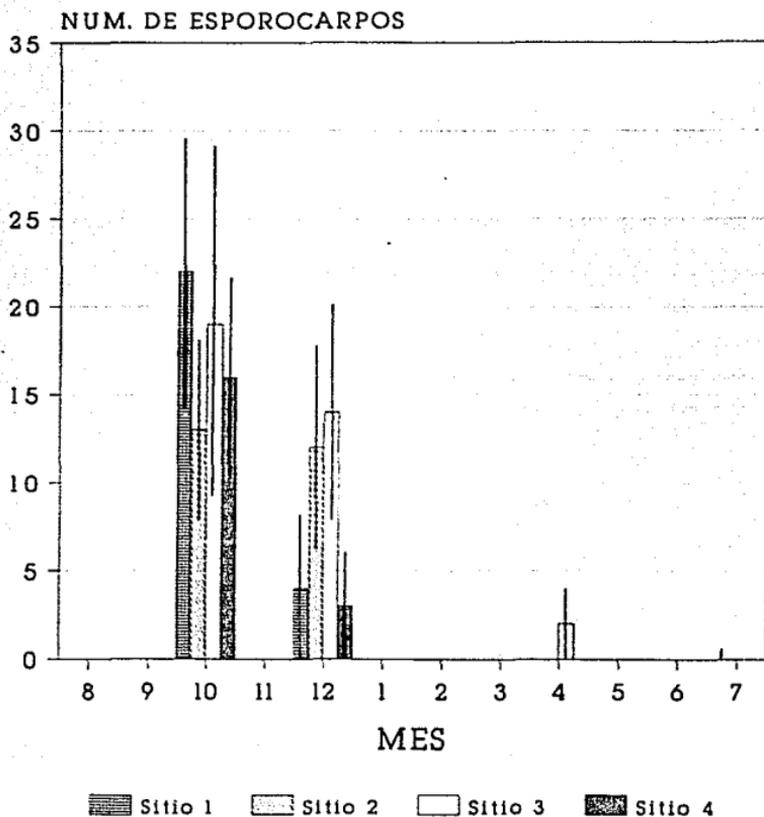


Figura núm. 4. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de número de esporocarpos en 10 g de suelo seco para los cuatro sitios en las cuatro fechas de muestreo.

realmente simbiótica en ausencia de arbusculos, por lo que la pregunta permanece sin respuesta. Sin embargo, las compuestas, gramíneas y onagráceas, que presentan infecciones fuertes y típicas, son muy abundantes en los terrenos y su contribución al potencial infectivo puede ser importante, como ya mencionó Sieverding (1987). Aunque las muestras de estudio fueron tomadas de la rizosfera del maíz, se observó que las raíces de las malezas se encuentran mezcladas con las del cultivo. Pellet y Sieverding (1986) mencionan la importancia de hacer estudios evaluando los beneficios y perjuicios de la permanencia de las malezas en los campos de cultivo para determinar si su eliminación es conveniente o no. Su permanencia puede resultar efectivamente en una contribución al potencial infectivo, dado que las malezas tienen un ciclo casi paralelo al del cultivo.

Rich y Schenck (1981) obtuvieron en campos con cultivos de maíz de Florida un patrón de variación temporal del número de esporas muy parecido al que se observó en este estudio, aunque esos campos están más tecnificados. Se observa que el fenómeno de esporulación ocurre igualmente con la madurez de la planta, alcanzando su máximo para la cosecha y que el número de esporas disminuye notable y progresivamente hasta casi diez meses después, cuando las plantas nuevas vuelven a alcanzar la madurez. Este patrón y su relación con el tipo de hospedero, lo encontraron también Sutton y Barron (1972).

Resulta interesante la comparación de los datos de este estudio con los datos obtenidos por Rich y Schenck (1981), Malibari et al (1988) y González (1989), ya que se puede notar una gran diferencia en el número de esporas encontradas.

Localidad	* máximo de esporas encontradas	* de especies de hongos MA
Florida (EUA)	400 en 1 l (aprox. 400/kg)	14
Heda AlSham (A. Saudita)	2950-4200 en 1 kg	5
Tlaxcala (México)	508 en 10 g (aprox. 50800/kg)	14
Tabasco (México)	4429 en 100 g (aprox. 44290/kg)	16

Los dos sitios de México tienen un número de esporas parecido, aunque el sitio de Tabasco tiene un sistema de cultivo mixto maíz-frijol- calabaza. Los otros dos sitios, en cambio, tienen un número de esporas muy bajo comparado con el de los dos sitios mexicanos.

Esto demuestra que aún en sistemas parecidos y con el mismo tipo de cultivo, pero con diferente suelo, manejo y ubicación geográfica, pueden encontrarse variaciones y que es necesaria la caracterización de cada sitio antes de pensar en cualquier programa de manejo o inoculación.

En México, en general, la estacionalidad está dada básicamente por la lluvia, ya que la temperatura no varía considerablemente durante el año. Los datos de la tabla núm. 1 muestran que la temperatura promedio durante el verano es diferente de la del invierno en menos de 5° C. Aunque en la zona de estudio las temperaturas pueden bajar mucho en invierno, al promediar las temperaturas mínimas y máximas del día, se obtienen temperaturas moderadas. Sin embargo, en comparación con otros climas netamente tropicales ésta pequeña variación en la temperatura y, sobre todo, la definición de una época seca y una época lluviosa permiten ubicar a la zona como un ambiente estacional. Esto produce un crecimiento de raíces discontinuo que resulta en

una mayor esporulación, aunque cuando se producen muchas esporas estas pueden estar sujetas a depredación o parasitismo (Janos, 1980). Esto se observó frecuentemente en este trabajo.

La estacionalidad tiene un efecto importante tanto en la infección micorrízica como en la producción de esporas; Saif (1986), encontró que en pastizales la producción de esporas aumenta en la época de lluvias y se mantiene constante hasta el comienzo de la época seca, mientras que en el presente estudio sucede lo contrario.

Otra observación frecuente fue la detección de esporas formadas dentro de otras esporas muertas, testas de semillas huecas, segmentos de raíces huecos en descomposición, quistes vacíos de nemátodos y caparzones de artrópodos muertos. Probablemente la protección de estos espacios contra la desecación, la depredación y el parasitismo contribuya a la permanencia de los hongos en el suelo y pueda explicar esta situación tan común.

### **3.3.2. Cuantificación del porcentaje de infección micorrízica.**

También en este caso se encontraron diferencias entre los sitios y entre los muestreos. La variación entre los sitios puede deberse a un leve desfaseamiento en los ciclos de cultivo entre los cuatro sitios, pues se observó que su ciclo concluyó en diferentes fechas.

Se encontró una tendencia a la disminución del porcentaje de infección a lo largo del ciclo de la planta (ver figura núm. 5 y tabla núm.8).

Las infecciones mayores se encontraron en el muestreo de abril, después de un mes de la siembra y se observó que la cantidad de raíces infectadas disminuye paulatinamente con el tiempo, aunque sólo se encontró diferencia significativa en el muestreo de diciembre, cuando la planta ya había concluido su ciclo.

La disminución en la producción de raíces nuevas para asignar mayor cantidad de recursos a la floración y fructificación, puede ser una de las razones de la reducción en el porcentaje de infección de las raíces. Por otro lado, es probable que el hongo también disminuya su fase de colonización y asigne más recursos al intercambio con la planta, produciendo más arbusculos y vesículas de almacenamiento. De esta manera, se llega a

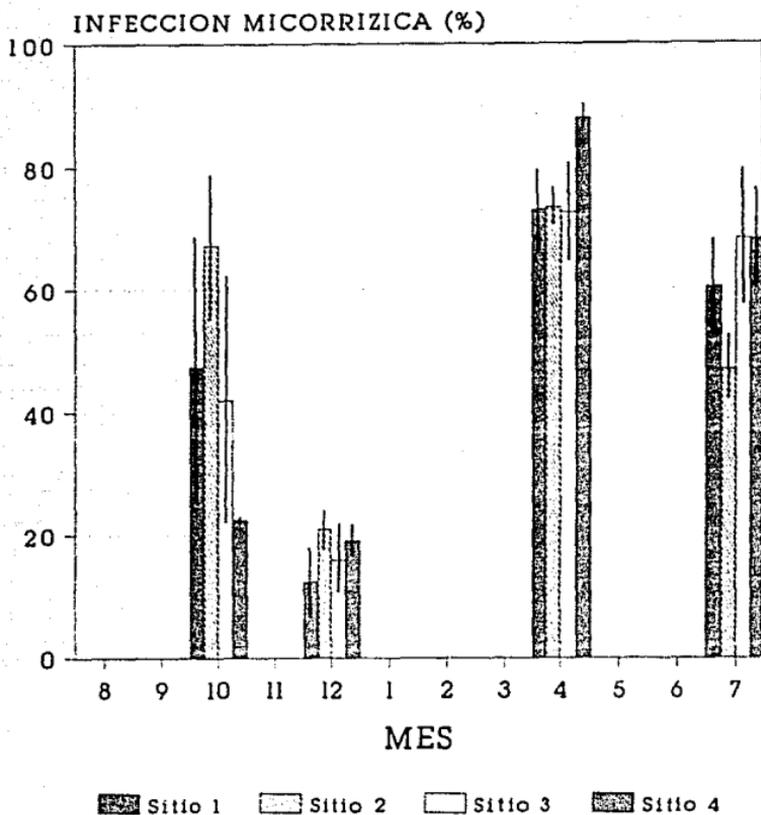


Figura núm. 5. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrizica en campo para los cuatro sitios en las cuatro fechas de muestreo.

un punto de equilibrio entre la producción de raíces y la colonización aproximadamente a la mitad del ciclo de la planta y después, al avanzar la planta hacia el final del ciclo, comienzan a disminuir tanto la producción de raíces como la colonización del hongo, ya que ambos organismos van hacia su fase de reproducción. Esta sincronización de la fenología del hospedero y del hongo ya ha sido evaluada por Bethlenfalvy et al (1982), en soya, quienes proponen que el control de los ciclos es ejercido por el aprovisionamiento de nutrientes hacia el hongo, el cual disminuye cuando la planta llega a su fase de reproducción.

El hecho de que las plantas sean infectadas abundantemente desde que son muy jóvenes puede ser importante para su desarrollo posterior (Abbott y Robson, 1981) y es un criterio muy importante de selección de cepas en cultivos anuales (Powell, 1982), ya que esto puede facilitar la colonización de las raíces antes de que éstas sean invadidas por patógenos del suelo, fortaleciendo a la planta y ayudándola a resistir el ataque, al mismo tiempo que se asegura el espacio ocupado por el hongo dentro de la planta.

La estimación visual del porcentaje de infección, aunque no permite una estimación muy segura (Giovannetti y Mosse, 1980; McGonigle et al. 1990a), es muy rápida y suficiente para determinar cuáles son las estructuras fúngicas predominantes en cada muestreo. De esta manera, se pudo determinar que durante la colonización de las raíces se observa únicamente micelio. En la floración se encuentran predominando los arbuscúlos y el micelio, en la fructificación predominan las vesículas y para la senescencia de la planta solo quedan algunas vesículas y muy poco micelio. Los resultados de Saif (1977), concuerdan con el patrón que se encontró en este estudio. Este esquema de desarrollo permite situar el periodo de colonización en los dos primeros meses de crecimiento de la planta, el periodo de mayor intercambio entre el 2do y el 4to mes, el periodo de esporulación en el 5to y 6to mes y el periodo de senescencia después del sexto mes.

En pastizales, por ejemplo, Sparling y Tinker (1978a) observaron una infección constante de aproximadamente 50 %, con pocos cambios estacionales; la persistencia de las plantas en los terrenos podría explicar la diferencia. Rabatin (1979), también en pastos, encontró que la colonización efectuada por *Glomus tenuis* es afectada por la estación y el contenido de humedad del suelo; una observación importante en ese trabajo es que este hongo podría estar adaptado para penetrar las raíces en pulsos estacionales de disponibilidad de P. Los resultados del capítulo 1, muestran que existe un pulso de

liberación de P en la época de lluvias, que también podría estar influyendo la colonización y la propagación de las cepas nativas en las raíces.

Por otro lado, en lo que se refiere al N, se ha visto que las aplicaciones, sobretodo arriba de los 160 kg ha<sup>-1</sup> pueden reducir la infección micorrizica (Azcón et al, 1982) y cambiar el número y la composición de las poblaciones; sin embargo, en suelos pobres, la adición de cantidades pequeñas de nutrimentos puede aumentar la infección tanto en campo como en macetas (Mosse, 1973). Esto último puede aplicarse a los sitios de estudio, ya que los análisis de suelos demuestran que aunque las aplicaciones de N sean altas, el suelo no registra un aumento notable de su contenido de N y que los demás nutrimentos también se mantienen en niveles bajos .

Es probable que el micelio persista dentro de las raíces en senescencia durante varios meses (Tommerup y Abbott, 1981), debido a que la falta de agua y el frío retardan la descomposición, constituyendo así un tipo de propágulo importante que mantiene el potencial infeccioso alto, aún cuando muchas de las esporas han muerto.

El hecho de que la rotación de cultivos en la zona no incluya hospederos no micorrizicos, también debe contribuir a mantener el potencial infeccioso alto, ya que se ha demostrado que una secuencia de cultivos micorrizicos lo aumenta o lo mantiene (Ocampo y Hayman, 1981; Harinikumar y Bagyaraj, 1988) y que el potencial de inóculo en monocultivos es menor que el de cultivos en rotación (Baltruschat y Dehne, 1988) .

La labranza mínima que tienen los suelos es otro factor importante porque se remueven ligeramente los horizontes superiores y se mantienen los propágulos en la superficie, al mismo tiempo que se reincorpora un poco de la materia orgánica producida durante el ciclo de cultivo. Jasper et al(1989a; 1989b) han demostrado que la perturbación del suelo reduce la infectividad de las hifas de los hongos micorrizicos arbusculares y, por esto es tan importante que las prácticas agrícolas no sean demasiado severas y no alteren drásticamente el suelo.

## **Capítulo 4. Efectividad de los hongos MA nativos.**

### **4.1. Antecedentes.**

La efectividad de los hongos micorrízicos ha sido definida como su habilidad relativa para estimular el crecimiento de las plantas (Abbott y Robson, 1981).

Sin embargo, los términos efectividad, responsividad y dependencia han sido confundidos frecuentemente. La responsividad de la planta a la inoculación está influenciada tanto por el tipo de hongo micorrízico como por la planta hospedera y explica en qué grado responde una planta a la inoculación y la no inoculación con un hongo micorrízico; por el otro lado, la dependencia se considera una propiedad intrínseca de la planta, que se refiere a su inhabilidad para crecer sin micorriza a un nivel dado de fertilidad del suelo (Janos, 1988). Sin embargo, Menge et al (1982), sugieren que muchos factores como son las especies de hongos MA, la temperatura, humedad y microorganismos del suelo, pueden afectar la dependencia micorrízica, y dentro de estos, la fertilidad del suelo más que ningún otro factor.

Cuando se quieren estudiar los efectos de los hongos micorrízicos en el crecimiento de las plantas, lo mejor es la comparación de las curvas de respuesta de las plantas micorrizadas y no micorrizadas a la aplicación de fosfato (Abbott y Robson, 1982). La utilización de curvas de respuesta a la adición de fosfatos permite, además, seleccionar los niveles de fertilización en los que se optimizan las respuestas a la inoculación, para lo cual se recomienda probar varias dosis en un intervalo amplio de fertilización (Powell, 1980). La comparación de curvas de infección micorrízica en cosechas periódicas permite conocer además el desarrollo de la infección a lo largo del experimento y relacionarlo con la respuesta en crecimiento (Abbott y Robson, 1985), ya que se ha observado que puede existir una correlación positiva entre la infección micorrízica y la respuesta en peso seco (Medina et al, 1988a) o puede suceder que no exista esa correlación (Jensen, 1982).

La efectividad de los hongos micorrízicos puede ser evaluada individualmente sobre una sola especie de planta, como hicieron Medina et al (1988a, 1988b), o utilizando inóculo sencillo y mixto sobre varias especies de plantas como en el trabajo de Koomen et al (1987).

Diferentes especies y aislamientos de la misma especie de hongo micorrízico pueden variar considerablemente en los beneficios que confieren a las plantas

hospederas (Bethlenfalvai et al, 1989), ya que los hongos nativos forman parte de poblaciones adaptadas a las condiciones prevalentes en los sitios en que se encuentran (Lambert et al, 1980). Por esta razón, es importante el conocimiento de la efectividad de las cepas nativas, en varios sitios, con varios hospederos y con diferentes tratamientos de fertilización (Dodd et al, 1983). Jackson et al (1972), por ejemplo, encontraron que los hongos MA introducidos producían mayor crecimiento en el maíz que los hongos nativos, mientras que en ausencia de hongos micorrízicos el crecimiento era notoriamente bajo.

Se han hecho otros estudios evaluando la respuesta del maíz a la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares. Por ejemplo en suelos no esterilizados como en el estudio de Mosse (1977), que encontró que la respuesta del maíz a la introducción de hongos MA en campo fue mayor en suelos con pocos endófitos nativos, demostrando la importancia del conocimiento de las poblaciones de los sitios en los que se pretende manejar la asociación. En el trabajo de Simpson y Daft (1990b), en suelos esterilizados y fertilizados, no se observaron diferencias en peso seco en ninguno de los tratamientos de inoculación, y ese fue el mismo resultado que obtuvieron Hetrick et al (1987), en plantas de maíz que no fueron sometidas a "stress" hídrico. Esto prueba que el maíz es una planta poco dependiente de la asociación micorrízica.

Los estudios en maíz han sido realizados con variedades seleccionadas, ya que la mayoría de ellos proviene de países tecnificados. Sin embargo, en México comúnmente los campesinos usan semillas criollas, que son seleccionadas manualmente de la cosecha anterior por tamaño, color y forma. En Tlaxcala, la mayoría de los campos cultivados con maíz tienen criollos y no variedades genéticamente seleccionadas. Dado que las plantas silvestres y las cultivadas difieren en su fisiología y sus requerimientos nutricionales, podemos esperar diferencias en sus respuestas a la inoculación micorrízica; de hecho, se sabe que en los cultivos la dependencia micorrízica pocas veces es absoluta (St. John y Coleman, 1983). Aunque las criollas no son plantas silvestres, existe una considerable diferencia entre ellas y las variedades genéticamente seleccionadas, lo cual sugiere una adaptación diferente a la fertilidad del suelo, a las condiciones climáticas y a las prácticas agronómicas y que puede resultar en una responsividad diferente a la infección micorrízica.

Estas diferencias ya han sido comprobadas a nivel de variedades genéticamente seleccionadas y variedades silvestres como lo demuestra el trabajo de Koide et al (1988) en plantas silvestres y cultivadas de avena.

## **4.2. Materiales y métodos.**

### **4.2.1. Propagación.**

Con las esporas obtenidas de las macetas de propagación se obtuvieron los cultivos puros de las especies seleccionadas. Se seleccionaron dos de las especies que se encontraban en mayor número en las macetas de propagación y para obtener inóculo de la misma edad, todos los cultivos se montaron en las mismas fechas :

- 35 tubos de 300 g de capacidad para *Glomus mosseae*
- 35 tubos de 300 g para *Acaulospora bireticulata*
- 8 macetas de 1 kg para propagar la población nativa.

Los tubos de propagación utilizados fueron de PVC, de 3.5 cm de diámetro y 25 cm de largo. En ellos se colocó una mezcla del suelo en estudio y arena, en proporción 1:2, que fueron previamente esterilizados. En cada tubo se colocaron de 25-50 esporas y se sembraron de 5 a 10 plántulas de alfalfa (*Medicago sativa*). Las macetas se prepararon de la misma manera pero fueron inoculadas con 250 g del suelo de las macetas de propagación. Quince semanas después se sacaron los cultivos del invernadero y el suelo se colocó en bolsas de plástico en el refrigerador, mientras se realizaba el ensayo de infectividad de cada tipo de inóculo. Como inóculo se consideraron el suelo, las raíces infectadas, micelio y esporas mezclados en el cultivo puro.

### **4.2.2. Evaluación de la infectividad.**

El contenido de los cultivos puros de cada especie y de las macetas de propagación se mezcló y se homogeneizó cortando para esto las raíces en segmentos pequeños y revolviendo bien el suelo.

Con esto se montó un bioensayo en plántulas de maíz para determinar el potencial infectivo de cada especie (Moorman y Reeves, 1979).

Se hicieron diluciones de cada tipo de inóculo con tres repeticiones en series de cuatro :1/0, 1/4 y 1/16, utilizando suelo esterilizado del campo como diluyente, de

manera que quedaran 100 g de suelo en cada vaso y se dejaron crecer las plantas por 25 días, para evaluar únicamente colonización primaria. Se cosecharon las raíces y se procedió a hacer la tinción para determinar el porcentaje de infección por el método de intersección de la cuadrícula. Con los resultados se localizó el punto en el que los tres tipos de inóculo producían el mismo porcentaje de infección, como sigue :

Inóculo	sin diluir (1/0)	1/4	1/16
Pob. nativa	38.9	14.7	21.1
Acau. birret.	37.8	27.7	14.1
Glom. moss.	46.2	39.2	17.1

#### 4.2.3. Evaluación de la efectividad.

El suelo obtenido de los sitios de estudio se esterilizó a vapor durante dos horas, una hora el primer día y la otra al día siguiente.

Se dejó aerear el suelo durante una semana y después se le agregó un tamizado de suelo fresco que se obtuvo tamizando a través de mallas finas, hasta llegar a una abertura de 6 micras, que no permite el paso de propágulos de hongos micorrízicos. El suelo con el tamizado se colocó en bolsas de plástico que permanecieron cerradas durante dos semanas y después se volvieron a destapar durante una semana. A este suelo se le aplicaron los siguientes tratamientos :

Fertilización	No inoculado	A. bir.	G. mos.	P. nativa
P1 (nivel basal)	1	4	7	10
P2 (40 kg ha <sup>-1</sup> )	2	5	8	11
P3 (80 kg ha <sup>-1</sup> )	3	6	9	12

La fertilización se realizó con  $K_2HPO_4$ , que fue incorporado en solución. La inoculación se hizo pesando 100 g del inóculo, que corresponden al 10 % del peso total del suelo por maceta (1 kg).

En el caso de *G. mosseae*, que resultó igualmente de infectivo en dilución 1/4 que el inóculo de *A. birticulata* y la población nativa sin diluir, los 100 g que se colocaron ya estaban en dilución 1/4.

Se consideraron 5 repeticiones de cada tratamiento para cada una de las 4 cosechas periódicas efectuadas los días 15, 30, 45, y 60 después de la siembra. En cada cosecha se evaluó el peso seco de la parte aérea de las plantas y el porcentaje de infección micorrízica.

Después de la 3a. cosecha, se aplicó N como sulfato de amonio en solución, en dosis de  $50 \text{ kg ha}^{-1}$ , porque se observó una deficiencia de N como amarillamiento de las hojas en las plantas. Esta dosis se aplicó a todas las plantas que quedaban, para no sesgar o modificar los resultados del experimento. A los resultados obtenidos se les hizo un análisis de varianza y una comparación múltiple de medias por la prueba de Tukey del programa Statgraphics (STSC), considerando dos factores que fueron: inoculación, con cuatro niveles y fertilización con tres niveles. Se realizó un análisis para cada cosecha, evaluando las respuestas de peso seco y de porcentaje de infección micorrízica por separado. Para reducir la variación en los datos, los porcentajes de infección se transformaron a arcoseno antes de efectuar el análisis, para reducir la variación (Abbott y Robson, 1985).

### 4.3. Resultados y discusión.

#### 4.3.1. Efecto de la inoculación y la fertilización en la biomasa producida (peso seco) por las plantas.

En la tabla núm. 10 se presentan los resultados de peso seco de todos los tratamientos.

El lote testigo sin inocular fue el que tuvo el rendimiento mas bajo al nivel basal de P en el suelo; sin embargo, fue uno de los que respondieron notablemente a la adición de P, al punto de casi alcanzar el mismo peso seco que las plantas inoculadas con *G. mosseae* y sobrepasar el peso alcanzado por las plantas inoculadas con *A. bireticulata* y la población nativa. Figs. núms. 6, 7 y 8.

Las plantas inoculadas con *A. bireticulata* resultaron afectadas negativamente por la adición de P. Con la dosis más alta de P, tuvieron el rendimiento más bajo de los cuatro tratamientos de inoculación. Esta especie se puede considerar poco efectiva a niveles bajos de P, e inefectiva a niveles altos, o dicho de otra manera es una especie sensible negativamente a la fertilización con P.

La inoculación con *G. mosseae* fue la que produjo los rendimientos mas altos en las dos dosis de P añadidas, lo que muestra que es una especie que responde favorablemente a la adición de P.

La inoculación con la población nativa también produjo uno de los rendimientos mas altos al nivel basal de P y uno de los mas bajos al añadir P. La población nativa en su conjunto también parece ser afectada por la fertilización, aunque no tanto como *A. bireticulata*.

La existencia de varias especies de hongos en el inóculo de la población nativa hace difícil dilucidar si la respuesta se debe a competencia entre los hongos o a las diferencias de cada especie para transportar los nutrimentos a la planta, o a ambas. Si pensamos que existen en esta población por lo menos dos comportamientos tan distintos como el de *G. mosseae* y *A. bireticulata*, sumados a los de las otras especies, es de esperarse que el resultado se deba a todas las interacciones que son posibles en esta mezcla de especies con distintas capacidades competitivas, infectivas y fisiológicas.

Tabla núm. 10. Promedios (+/- D.E.) de las cinco repeticiones de cada tratamiento de los datos obtenidos de peso seco de las cuatro cosechas.

Tratamiento		15 días	30 días	45 días	60 días
P1	T	0.23 (0.11)	1.47 (0.56)	2.44 (1.06)	5.02 (1.73)
	A	0.26 (0.07)	1.07 (0.29)	3.33 (0.71)	6.03 (0.92)
	G	0.13 (0.14)	1.41 (0.85)	4.67 (1.99)	8.50 (3.09)
	PN	0.29 (0.03)	1.29 (0.37)	4.70 (0.87)	6.75 (1.08)
P2	T	0.12 (0.05)	1.18 (0.75)	2.60 (1.33)	6.12 (1.03)
	A	0.22 (0.17)	1.22 (0.12)	3.57 (0.71)	5.87 (0.62)
	G	0.22 (0.16)	2.04 (0.47)	5.51 (1.58)	10.23 (1.64)
	PN	0.20 (0.06)	1.33 (0.37)	3.61 (0.32)	5.84 (1.11)
P3	T	0.12 (0.14)	0.85 (0.49)	4.37 (3.11)	8.75 (1.71)
	A	0.27 (0.11)	1.23 (0.60)	4.67 (1.18)	7.62 (0.34)
	G	0.18 (0.13)	1.80 (0.67)	4.37 (1.26)	9.90 (1.44)
	PN	0.28 (0.17)	1.78 (0.63)	4.03 (0.86)	7.57 (0.65)
Factor inoculación	ns	<u>T A P N G</u>	<u>T A P N G</u>	<u>T A P N G</u>	
Factor fertilización	ns	ns	ns	<u>P1 P2 P3</u>	
Interacción	ns	ns	ns	ns	

— medias unidas con la misma línea no difieren significativamente entre tratamientos  
 ns no hay diferencias significativas Tukey p (0.05)  
 T = testigo A = *A. birticulata* G = *G. mosseae* PN = Pobl. nativa

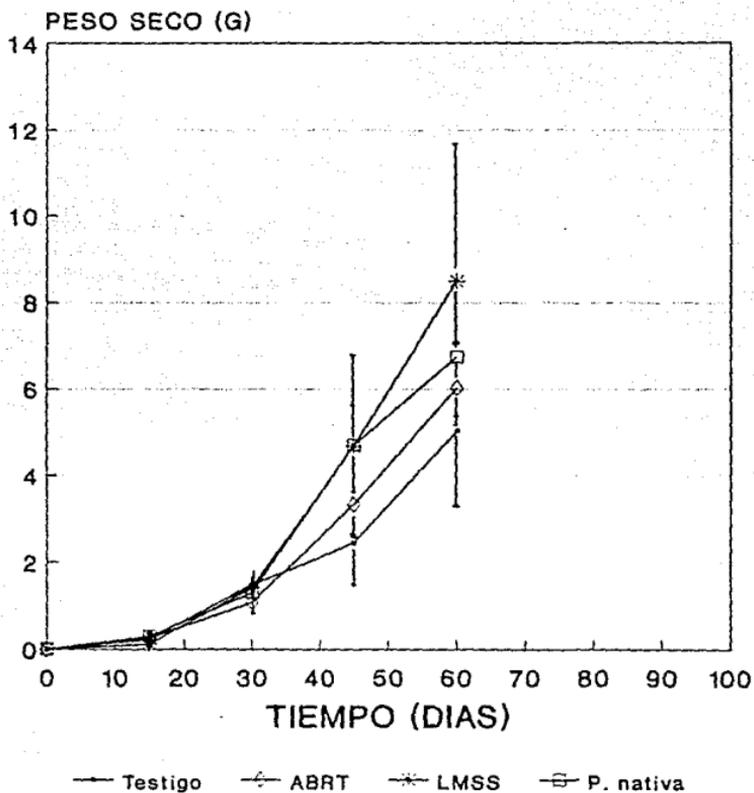


Figura núm. 6. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de peso seco al nivel basal de P en el suelo (P1) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

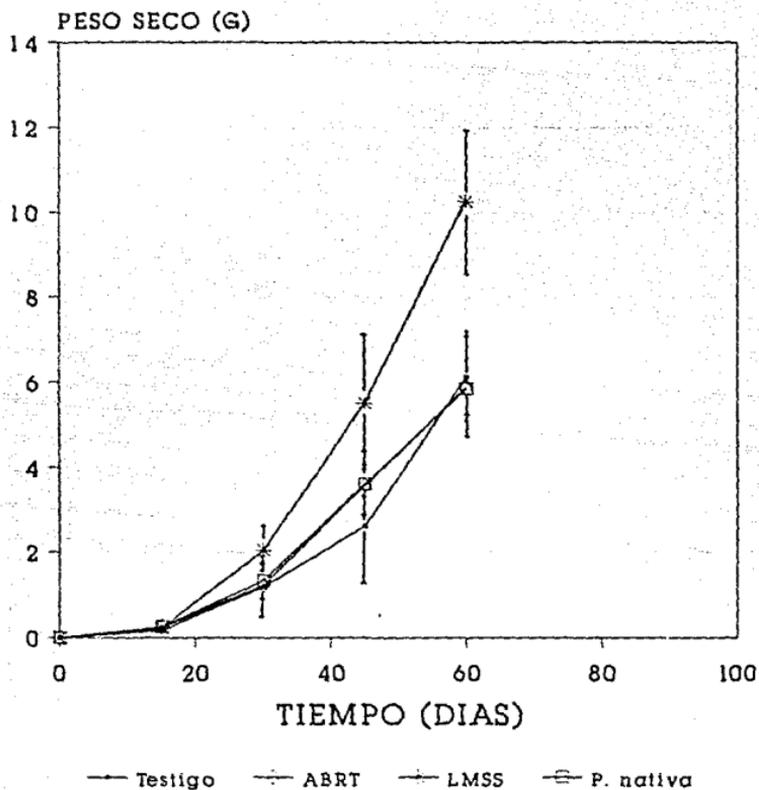


Figura núm. 7. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de peso seco a la dosis de 40 Kg ha<sup>-1</sup> (P2) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

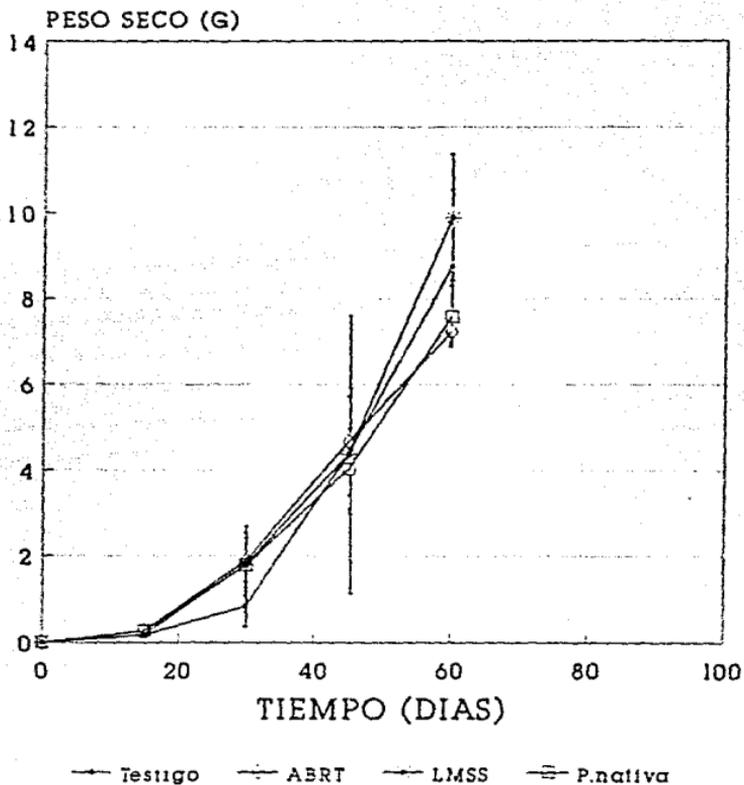


Figura núm. 5. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de peso seco a la dosis de 50 kg ha<sup>-1</sup> (P3) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

Además, estos resultados no significan que la población nativa no sea efectiva en campo. Powell (1979) encontró que la población nativa en el invernadero produjo menos peso seco que las dos cepas inoculadas; sin embargo, en campo, la diferencia entre las cepas nativas y las introducidas fue menor.

En cuanto al tiempo, los datos de los análisis de varianza efectuados mostraron que solamente hubieron diferencias significativas en el factor inoculación y en el factor fertilización, pero no en la interacción de los dos factores. Por esta razón, las diferencias que se marcan en la tabla núm. 9 corresponden a un nivel de inoculación que resultan de promediar sus tres tratamientos de fertilización respectivos, y cuando se habla de diferencias en un nivel de fertilización, se refiere al promedio de los cuatro tratamientos de inoculación a ese nivel de fertilización. Las tablas de los análisis de varianza y sus respectivas pruebas de comparaciones múltiples se encuentran en el apéndice núm. 1.

Las diferencias comenzaron a observarse en la segunda cosecha, en la inoculación con *G. mosseae*.

A los 45 días de inoculación con *G. mosseae* y con la población nativa los datos resultaron significativamente diferentes del testigo y *A. birticulata*, pero a los 60 días únicamente se detectó diferencia en *G. mosseae*. En esta misma fecha se observó la única diferencia entre los tratamientos de fertilización, que fue en la dosis más alta. Cabe aclarar que en el presente estudio únicamente se manejó la producción de biomasa como estimación del crecimiento y que existen otras variables de crecimiento que se pueden medir y que pueden tener resultados diferentes a los que aquí se observaron.

#### 4.3.2. Efecto de la inoculación y la fertilización en el porcentaje de infección micorrizica.

Se sabe que el proceso de infección de las raíces por los hongos micorrizicos tiene una fase lag o de establecimiento por colonización primaria, después de la cual el hongo empieza a colonizar rápidamente las raíces, hasta llegar a un punto en el que la tasa de colonización del sistema radical y la tasa de crecimiento de las raíces llegan a un equilibrio (Saif, 1977). La forma sigmoidea típica de las curvas de porcentaje de infección micorrizica contra el tiempo puede explicar por qué no siempre se observa una relación cercana entre la respuesta de crecimiento de la planta a la infección y el

porcentaje de infección, cuando se estima la infección solamente en una cosecha final (Harley y Smith, 1983).

En la tabla núm.11 se muestran todos los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrízica, antes de transformarlos a arco seno. Las figuras num. 9, 10 y 11, muestran las curvas de porcentaje de infección de los tres tipos de inóculo.

El desarrollo de la infección puede ser afectado por el nivel de inóculo y su densidad, (Wilson, 1984a). En este caso, la evaluación de los tres tipos de inóculo con el método de bioensayo permitió estandarizarlos, ya que se han visto diferencias en las cantidades de inóculo requeridas para obtener respuesta en crecimiento, que varían aún entre aislamientos de la misma especie (Haas y Krikun, 1985). Las diferencias observadas se atribuyen al comportamiento del inóculo en las condiciones y en la duración del experimento, porque en el bioensayo se contempla únicamente colonización primaria. De hecho, podría parecer contradictorio que *G. mosseae*, que fue el inóculo más infectivo en el bioensayo (razón por la cual se tuvo que diluir), fue el menos infectivo a lo largo del experimento. El inóculo de *G. mosseae* alcanzó porcentajes de infección parecidos a los de los otros tratamientos de inoculación a los 15 días, pero a partir de ese momento fue el más bajo, lo cual indica que es una especie rápida para la invasión primaria de las raíces pero lenta para la propagación en el tejido cortical.

En el caso de *A. bireticulata*, la fase lag fue la más corta de los tres tratamientos de inoculación, y al nivel basal de P, alcanzó el porcentaje de infección más alto a los 45 días, cuando la colonización llegó al equilibrio. La fertilización con P, retardó la llegada a esta fase de equilibrio, a las dos dosis aplicadas y sobretodo a la más alta.

La colonización de *G. mosseae* tuvo la fase lag más larga, con una fase lenta de infección en los primeros 30 días. A la dosis más alta, la infección fue muy baja y se mantuvo sin cambio de los 45 a los 60 días. Este inóculo fue el que produjo los porcentajes de infección más bajos de los tres tratamientos. Sparling y Tinker (1978b) evaluaron la efectividad de este hongo en trébol blanco, y observaron una infección baja, con efectos menores que el de los otros endofitos y en un intervalo más pequeño de concentración de P.

Schetelma et al (1985) observaron que la infección puede tener curvas distintas con diferentes hospederos y pueden haber variaciones con el contenido de P de la planta, provocando que se alcance la estabilización a diferente tiempo.

Tabla núm. 11 . Promedios (+/- D. E.) de las cinco repeticiones de cada tratamiento de los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrízica (sin transformar a arco seno) de las cuatro cosechas realizadas.

Tratamiento		15 días	30 días	45 días	60 días
P1	A	7.7 (2.6)	14.1 (6.4)	44.3 (6.7)	44.1 (9.5)
	G	4.2 (5.9)	6.8 (2.6)	23.0 (4.3)	30.7 (15.3)
	PN	5.3 (2.6)	12.2 (3.5)	31.7 (6.2)	46.7 (3.8)
P2	A	6.5 (4.1)	21.2 (8.6)*	23.9 (6.8)	43.7 (10.4)
	G	3.9 (1.7)	4.4 (2.9)	18.1 (1.8)	31.9 (15.0)
	PN	2.5 (0.9)	7.1 (3.0)	32.7 (12.8)	44.3 (9.6)
P3	A	2.8 (1.4)	6.9 (2.8)	22.0 (7.3)	29.5 (5.5)
	G	2.7 (2.3)	3.6 (0.6)	15.9 (5.2)	16.0 (3.9)
	PN	2.2 (1.9)	7.2 (3.3)	26.3 (16.1)	45.2 (7.2)
Factor inoculación	ns	A P N G	A P N G	<u>A P N G</u>	
Factor fertilización	<u>P1 P2 P3</u>	<u>P1 P2 P3</u>	<u>P1 P2 P3</u>	<u>P1 P2 P3</u>	
Interacción	ns	AP2 *	ns	ns	

— medias unidas con la misma letra no difieren significativamente entre tratamientos.  
 ns: no hay diferencias significativas  
 \* el tratamiento marcado difiere significativamente de los otros p (0.05)  
 A = *A. biseticulata* G = *G. mosseae* PN = Pobl. nativa

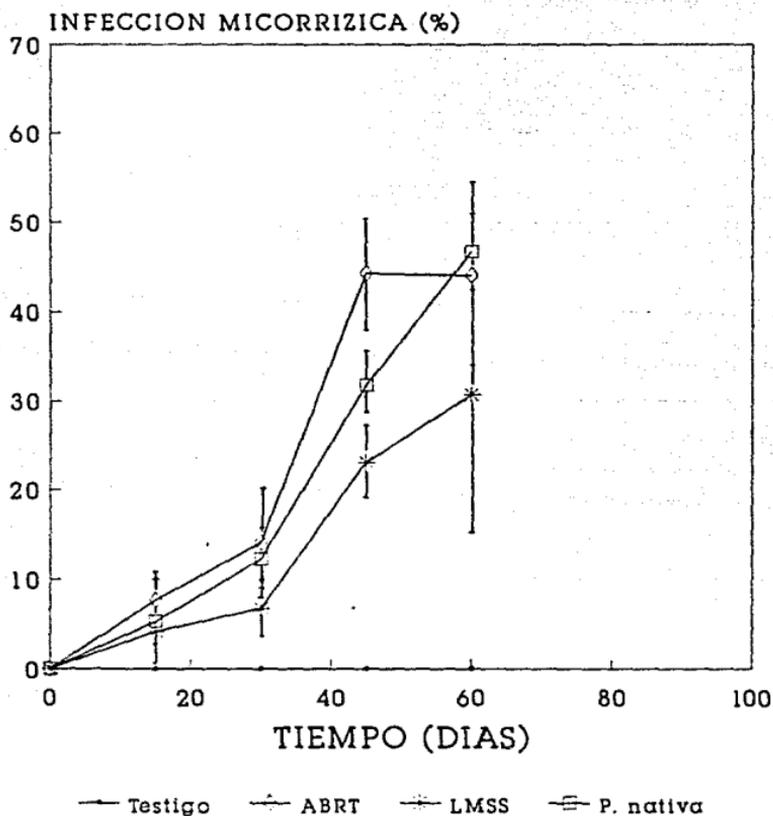


Figura núm. 9. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrizica al nivel basal de P en el suelo (P1) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

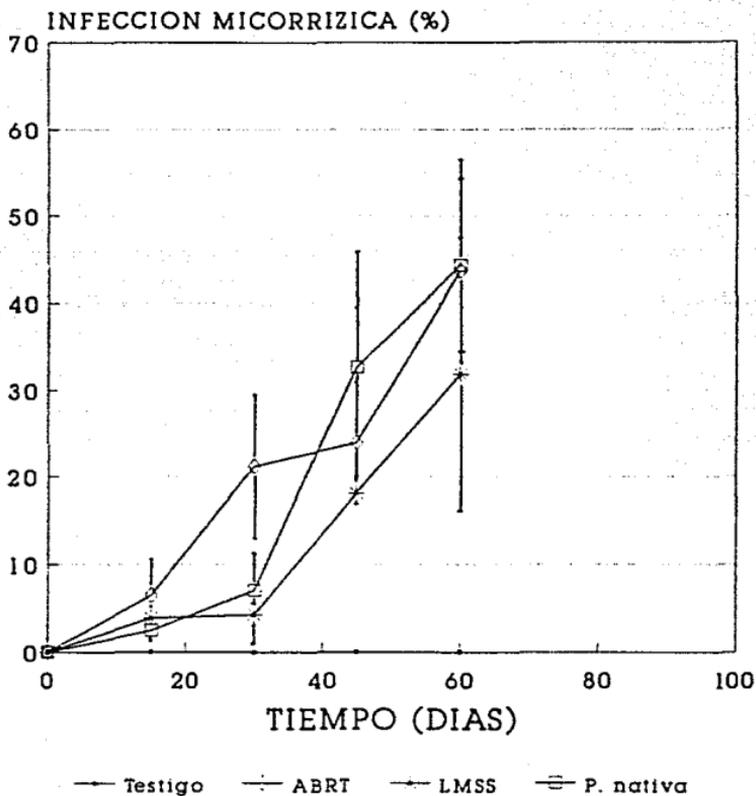


Figura núm. 10. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrizica a la dosis de 40 kg ha<sup>-1</sup> (P2) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

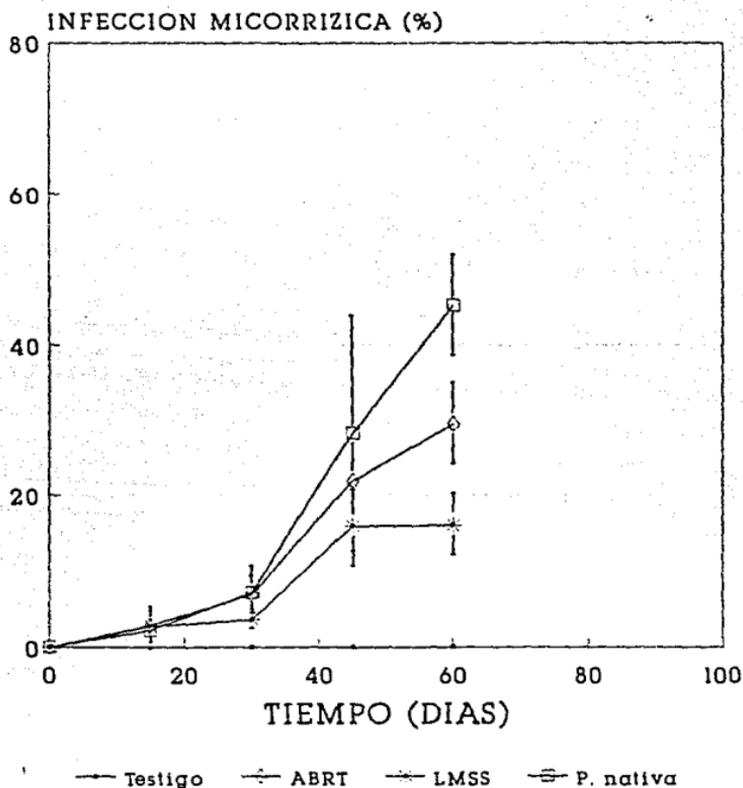


Figura núm. 11. Promedios ( $\pm$  D. E.) de los datos obtenidos de porcentaje de infección micorrizica a la dosis de 80 kg ha<sup>-1</sup> (P3) de los cuatro tratamientos de inoculación en las cuatro cosechas realizadas.

La población nativa produjo porcentajes altos de infección a las tres concentraciones de P. En los casos en que el inóculo es mixto, la proporción de cada hongo en el inóculo influye directamente en la infección ya que puede haber competencia entre ellos por nutrimentos dentro de la raíz (Wilson y Trinick, 1983). Aquí nuevamente parece que la combinación de especies no tolerantes y tolerantes al P resulta en una influencia menor del P en el desarrollo de la infección.

Los tres tipos de inóculo resultaron afectados negativamente por las dos dosis de P aplicadas, especialmente por la más alta, aunque la velocidad de infección y la llegada a la estabilización variaron en los diferentes tipos de inóculo. Simpson y Daft (1990a), encontraron que las variedades de maíz que utilizaron alcanzaron su fase estable de infección antes de las siete semanas, al ser inoculadas con *Glomus clarum*. Estas mismas observaciones fueron obtenidas por Schubert y Hayman (1986), quienes también constataron que la infección de *G. mosseae* es disminuida por la adición de P.

En cuanto al tiempo, se pudo observar que sólo se presentan diferencias significativas en cuanto a fertilización a los 15 días, a partir de los cuales se observó que la dosis más alta de P produjo una infección significativamente menor que las otras dosis. A los 30 días, la inoculación con *A. bireticulata* alcanzó el porcentaje de infección más alto, seguido por la población nativa y por *G. mosseae*, que fue el más bajo. En esta cosecha la interacción inoculación vs. fertilización resultó significativa, ya que la fertilización produjo inicialmente una estimulación en *A. bireticulata* a la primera dosis de P, mientras que en los otros dos tratamientos la infección disminuyó con la fertilización (tabla núm. 10).

A los 45 días, no se observaron diferencias entre la infección alcanzada por *A. bireticulata* y la población nativa, pero la de *G. mosseae* sí fue significativamente menor; la fertilización siguió afectando negativamente la infección, resultando diferencias entre la primera y la tercera dosis, sin que la segunda fuera diferente de la primera y la tercera. Para los 60 días, se mantuvo esta tendencia en los tratamientos de inoculación y la fertilización volvió a ser significativa a la dosis más alta de P.

#### 4.3.3. Efectividad de los hongos micorrízicos y responsividad y dependencia de la planta a la asociación micorrízica.

De los tres tipos de inóculo utilizados, el más efectivo a los tres niveles fue *G. mosseae*. *A. bireticulata* y la población nativa no parecen ser efectivas cuando se añade fósforo al suelo. Además *G. mosseae* produjo el mayor incremento en peso seco con el menor porcentaje de raíz colonizada. El inóculo más infectivo fue el de *A. bireticulata* que infectó casi la mitad del sistema radicular a los 45 días al nivel basal de P; sin embargo, el inóculo que colonizó la mayor proporción del sistema radical al final del experimento fue el de la población nativa.

Las figuras núms. 12 y 13 muestran que el maíz criollo no es muy dependiente de la micorriza, ya que las curvas de las plantas inoculadas no están muy separadas de la curva de las plantas no inoculadas. Se observa una mayor dependencia al nivel basal de P del suelo y a la primera dosis de P añadida, mientras que con la dosis más alta las plantas no inoculadas son más altas que en dos de los tratamientos de inoculación y casi alcanzan al tercero. A partir de esta dosis de fertilización, la inoculación no produce ningún efecto positivo en el crecimiento, lo cual indica el límite en el que la planta encuentra en el suelo los nutrimentos necesarios para su desarrollo óptimo y se hace independiente de la asociación (Abbott y Robson, 1985).

Los niveles en que una planta responde a la fertilización están relacionados con sus requerimientos nutricionales; mientras unas plantas tienen demandas muy altas otras tienen demandas moderadas y bajas. El P no parece ser un elemento limitante en el suelo de acuerdo a los datos obtenidos en los análisis de laboratorio; sin embargo, el hecho de que las plantas respondieran a la fertilización indica que el nivel de fertilidad del suelo no cubre los requerimientos del maíz en la zona. Algunas plantas presentan inclusive un límite mínimo de fertilidad para responder a la inoculación. En siratro *Macroptilium atropurpureum*, por ejemplo, Medina et al (1988b), encontraron respuesta a la inoculación hasta añadir  $5 \text{ mg kg}^{-1}$  de P, indicando también un umbral de respuesta en esta planta.

En la tabla núm. 12, se presenta la dependencia micorrízica del maíz criollo con los tres tipos de inóculo y con los tres tratamientos de fertilización, calculada con la misma fórmula que usaron Howeler et al (1987). De estos datos se puede concluir que el maíz criollo tiene una baja dependencia de la asociación micorrízica; es decir, es una planta que puede crecer sin la asociación pero que a niveles de fertilidad bajos, como los

de los suelos en estudio, recibe beneficios en crecimiento al estar asociada con hongos micorrizicos. El maíz criollo presenta dependencia micorrizica al nivel de P que tiene el suelo, con todos los tratamientos de inoculación; con las dos dosis de P añadidas, únicamente se presenta dependencia con *G. mosseae*. Si se hacen los cálculos promediando los resultados de los tres tratamientos de fertilización, se observa que sólo hay dependencia al inocular con *G. mosseae*. Howeler et al (op. cit.), promediando datos de varias dosis de fertilización obtuvieron una dependencia micorrizica de 29 para el maíz, sin embargo, el contenido basal de P de sus suelos es mucho más bajo y la diferencia entre las no micorrizadas y las micorrizadas es muy grande.

La responsividad de la planta a la inoculación con *G. mosseae* fue mayor que la que presentó a los otros tipos de inóculo, sobretudo al nivel basal de P en el suelo. A la primera dosis de P, prácticamente no existieron diferencias entre el testigo, la inoculación con *A. bireticulata* y la población nativa, pero hubo mayor responsividad a la inoculación con *G. mosseae*.

A la dosis más alta de P, existe inclusive una respuesta negativa a la inoculación con *A. bireticulata* y la población nativa y la respuesta positiva a la inoculación con *G. mosseae* es muy pequeña.

Los resultados de Asimi et al (1980), muestran que la inoculación con *G. mosseae* no tuvo efecto en el crecimiento de la soya a partir de una fertilización con 0.25 g kg<sup>-1</sup> de KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> y que el P afectó más la propagación del hongo que la invasión de las raíces. En maíz, Kothari et al (1990), no observaron respuesta en peso seco de la parte aérea a la inoculación con *G. mosseae*, pero sí observaron respuesta en peso seco y área de las hojas. Aunque la responsividad a la inoculación con *Glomus mosseae* fue la más alta, la lentitud para colonizar y el bajo porcentaje de infección alcanzado por esta especie la ponen en duda como una buena especie para introducción. La agresividad e infectividad de las cepas son muy importantes como parámetros de selección (Wilson, 1984b), y en este estudio *A. bireticulata* y la población nativa fueron más agresivas e infectivas.

Nivel de fertilización	A. bioret.	G. moss.	P. nativa
P1 (nivel basal)	16.7	40.9	25.6
P2 (40 kg ha <sup>-1</sup> )	4.3	40.4	-4.8
P3 (80 kg ha <sup>-1</sup> )	-21.2	11.5	-15.6
Promedio	-4.1	30.6	1.3
$D. M. = \frac{(PSM+) - (PSM-)}{(PSM+)} \times 100$			

Tabla núm. 12. Dependencia micorrizica del maíz criollo con los tratamientos de inoculación, evaluada con los datos de peso seco de la cosecha final.

# P. SECO Y FERT. 45 DIAS

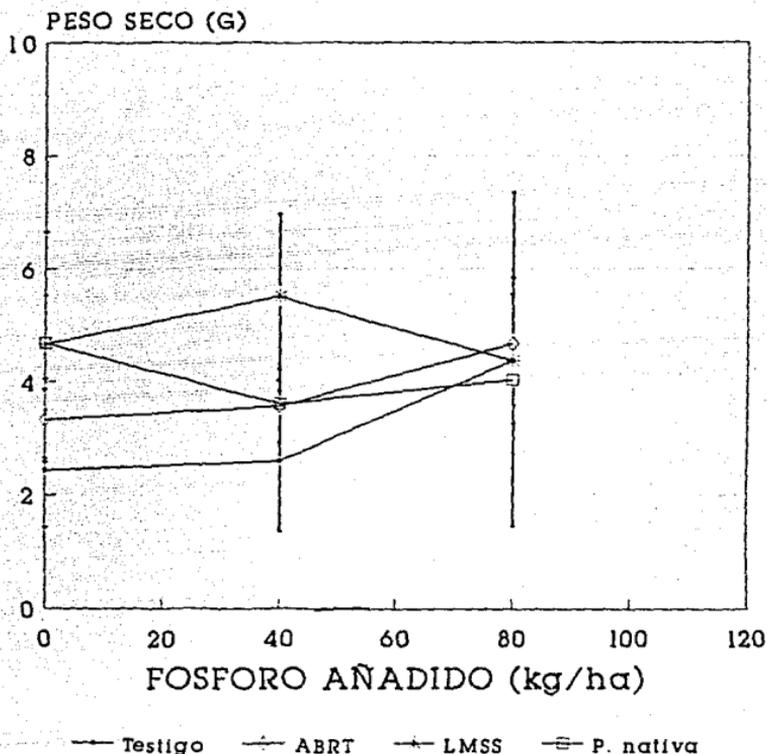


Figura núm. 12. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de peso seco a las tres dosis de P aplicadas, a los 45 días de crecimiento, con los cuatro tratamientos de inoculación.

# P. SECO Y FERT. 60 DIAS

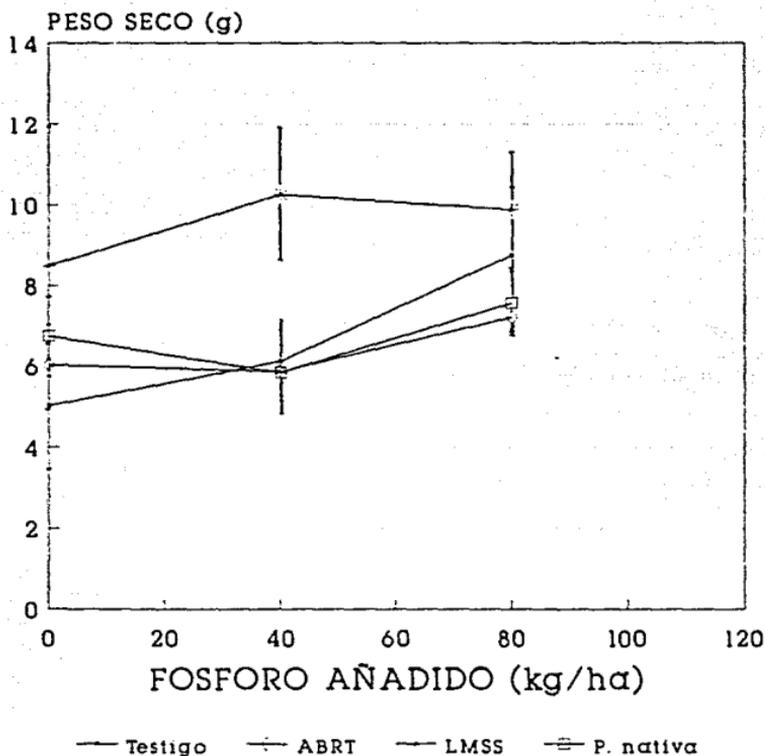


Figura núm. 13. Promedios (+/- D. E.) de los datos obtenidos de peso seco a las tres dosis de P aplicadas, a los 60 días de crecimiento, con los cuatro tratamientos de inoculación.

## **Discusión general y conclusiones.**

Hasta ahora, el manejo de la asociación micorrizica como parte de las prácticas agrícolas ha tenido poco éxito a gran escala y las aplicaciones más notables se han realizado en zonas templadas en suelos que han perdido su potencial infectivo, o éste es muy bajo, o cuando la población nativa no es efectiva (Janos, 1988).

En los trópicos, los problemas por baja fertilidad de los suelos presentan una situación adicional a las anteriores para manejar la asociación micorrizica. Sieverding (1987), sugiere la manipulación de la asociación micorrizica en el campo por medio de prácticas agronómicas, además de la práctica ya conocida de la introducción artificial de especies muy efectivas, suponiendo que se cumple con los siguientes requisitos : - el conocimiento de las especies de hongos que se van a manejar - que hay métodos rápidos y prácticos para determinar la distribución cualitativa y cuantitativa de las especies de hongos en el campo - que existen modelos para predecir la influencia de ciertas prácticas agronómicas en la actividad de los hongos micorrizicos VA bajo condiciones edáfico-climáticas específicas.

El presente estudio fue realizado con la intención de generar conocimiento para poder manipular las asociaciones micorrizicas en campo, y en segunda instancia, de introducir cepas efectivas en caso de que fuera necesario. Los problemas que presenta la existencia de poblaciones abundantes de hongos micorrizicos nativos, hacen que resulte prácticamente imposible la introducción de cepas en estos terrenos, ya que tendrían que ser cepas suficientemente agresivas para colonizar las raíces aún en competencia con las cepas nativas. La introducción de cepas tiene un efecto mayor en suelos con pocos endofitos nativos Mosse (1977).

El objetivo de aumentar la producción, reduciendo o evitando el uso de fertilizantes químicos y de disminuir la contaminación por pesticidas, se unió al de crear sistemas de agricultura sostenible, que requieran muy pocos insumos y tengan un sistema de producción más natural.

En todo el mundo hay más de un billón de campesinos con muy pocos ingresos que trabajan en un contexto agrícola de extremada marginación, para quienes los manejos agrícolas que enfatizan el uso de tecnología requieren generalmente de recursos a los que no tienen acceso (Hecht, 1987).

Las micorrizas están consideradas como una de las asociaciones naturales importantes a considerar en los sistemas de producción que no utilizan agroquímicos o maquinaria. En los últimos años se ha generado un interés creciente por los resultados alentadores de los múltiples beneficios que confiere la asociación de los hongos micorrízicos con las plantas, para aliviar varios tipos de "stress".

Los campos en los que se realizó este estudio son sitios factibles para este tipo de manejo, ya que las condiciones del suelo y las condiciones económicas de los campesinos no permiten una agricultura mecanizada intensiva.

Los resultados obtenidos demuestran que en este tipo de sistemas los beneficios de la asociación micorrízica se acentúan. Por el contrario, en un estudio realizado en campos de maíz del estado de Morelos, manejados con más insumos, se observó que la tecnificación disminuye el potencial infectivo de los suelos y que en plantas de baja dependencia micorrízica, como el maíz, la asociación puede ser perjudicial para la planta o no tener ningún efecto (Gavito y Varela, 1990).

El manejo tradicional y la baja fertilidad de los sitios de estudio (Cap. 1), ha favorecido la existencia de poblaciones de hongos micorrízicos diversas (Cap. 2) y abundantes (Cap. 3), cuyo efecto en el crecimiento del maíz parece ser positivo, de acuerdo a los resultados obtenidos en el experimento en invernadero (Cap. 4).

La integración de toda la información generada permite en cierta forma predecir el comportamiento de la asociación micorrízica en campo y resultará útil para predecir el resultado de alguna modificación en cualquiera de los factores estudiados.

Uno de los resultados más notables de este trabajo es el beneficio que reciben las plantas de la asociación con hongos micorrízicos en las condiciones de manejo que tienen los cultivos. Los resultados indican que la fertilización, sobretudo arriba de los 40 kg ha<sup>-1</sup> de P, podría conducir a un efecto negativo o nulo de la asociación en el crecimiento, y probablemente se reducirían las poblaciones de hongos MA. Si esto ocurriera, al no existir los simbiosis aumentaría la dependencia del cultivo de la fertilización (Menge, 1983), permitiendo que suceda lo mismo que en los sitios de agricultura mecanizada intensiva: se aumenta la producción pero a costos muy altos, tanto monetarios como de deterioro de los sistemas.

Aunque el maíz es una planta poco dependiente de la asociación micorrízica, el uso de los criollos en estos sitios se plantea como un factor muy importante porque se demostró que, sin fertilización con P, existe una dependencia (aunque baja) de la asociación que está relacionada con su adaptación relativa a suelos de baja fertilidad. El maíz criollo resultó poco responsivo a la inoculación micorrízica y a la fertilización, lo cual sustenta la hipótesis de que existe una cierta adaptación a la infertilidad del suelo, basada en las observaciones de que las plantas silvestres están adaptadas a vivir en suelos pobres y que las plantas cultivadas son mucho más responsivas a la adición de nutrimentos (Chapin, 1980) y que ha sido comprobada en los estudios de Koide et al (1988) y Bryla y Koide (1990). Los criollos se podrían situar como intermedios entre las plantas silvestres y las variedades, compartiendo la baja respuesta a la fertilización con las silvestres y lo poco dependientes de la asociación con las variedades.

Por otro lado, aunque sí se presentaron diferencias con la fertilización, la diferencia que existe en el peso seco a los tres tratamientos de fertilización es pequeña y sugiere que los requerimientos nutricionales del criollo son bajos. Esto las colocaría como plantas dependientes de la asociación a baja fertilidad, pero con poca respuesta a la inoculación y a la fertilización.

Con estas características, el maíz criollo resulta un buen candidato para el manejo de la asociación en el campo sin tecnología y sin agroquímicos. Usando una planta de requerimientos nutricionales más bajos que los de las variedades y dependiente de la asociación a los niveles de fertilidad que tiene el suelo, las posibilidades de éxito de un programa de manejo natural se incrementan.

Los resultados de este trabajo distan aún mucho de ser suficientes para proponer un esquema de manejo agrícola que contemple las asociaciones micorrízicas, pero resultan alentadores y ponen en evidencia la necesidad de estudios posteriores que permitan completar el conocimiento necesario para manejar con éxito los sistemas de producción natural.

## LITERATURA CITADA

- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1977. The distribution and abundance of vesicular arbuscular endophytes in some western Australian soils. *Aust. J. Bot.* 25 : 515-522.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1978. Growth of subterranean clover in relation to the formation of endomycorrhizas by introduced and indigenous fungi in a field soil. *New Phytol.* 81 : 575-585.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1981. Infectivity and effectiveness of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi : effect of inoculum type. *Austr. J. Agric. Res.* 32: 631-639.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1982. The role of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Aust. J. Agric. Res.* 33 : 389-408.
- Abbott, L. K., A. D. Robson y I. R. Hall. 1983. Introduction of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi into agricultural soils. *Aust. J. Agric. Res.* 34 : 741-749.
- Abbott, L. K. y A. D. Robson. 1985. The effect of VA mycorrhizae on plant growth. Pp. 113-130 . En : *VA Mycorrhiza*. C. L. Powell y D. J. Bagyaraj (Eds.). CRC Press, Boca Raton.
- Asimi, S., V. Gianinazzi- Pearson y S. Gianinazzi. 1980. Influence of increasing soil phosphorus levels on interactions between vesicular- arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium* in soybeans. *Can. J. Bot.* 58 : 2200- 2205.
- Azcón, R., M. Gómez-Ortega y J. M. Barea. 1982. Comparative effects of foliar- or soil-applied nitrate on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in maize. *New Phytol.* 92 : 553-559.
- Baltruschat, H. y H. W. Denne. 1985. The occurrence of vesicular- arbuscular mycorrhiza in agroecosystems. I. Influence of nitrogen fertilization and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter wheat. *Plant and Soil* 107 : 279-284.

- Barea, J. M. y C. Azcon-Aguilar. 1983. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *Adv. Agron.* 36: 1-54.
- Barkdoll, A. W. y N. C. Schenck. 1987. Effect of VA mycorrhizal fungi selected for aluminum tolerance on bean yield. En : *Mycorrhizae in the Next Decade : Practical Applications and Research Priorities*. Sylvia, D. M., L. L. Hung y J. H. Graham (Eds.). IFAS. Gainesville. 364 .
- Becker, W. N. y J. W. Gerdemann. 1977. *Glomus etunicatus* sp. nov. *Mycotaxon* 6 : 29-32.
- Berch, S. M., R. Ferrera-Cerrato y C. Gonzalez. 1989. Vesicular arbuscular mycorrhizal fungi from Atlacomulco, Mexico. *Mycologia* 81 : 933-934.
- Bethlenfalvai, G. J., R. S. Pacovsky, M. S. Brown y G. Fuller. 1982. Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 68 : 43-54.
- Bethlenfalvai, G. J., R. L. Franson, M. S. Brown y K. L. Mihara. 1989. The Glycine-Glomus- Bradyrhizobium symbiosis. IX. Nutritional, morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Physiologia Plantarum* 76 : 226- 232.
- Black, C. A. (Ed.). 1965. *Methods of soil analysis*. 2. American Society of Agronomy, Madison. 1572.
- Black, R. y P. B. Tinker. 1979. The development of endomycorrhizal root systems. II. Effect of agronomic factors and soil conditions on the development of vesicular arbuscular mycorrhizal infection in barley and on spore density. *New Phytol.* 83: 401-413.
- Bouyoucos, G. J. 1951. A recalibration of the hydrometer method for making mechanical analysis of soils. *Agron. J.* 43 : 434-438.
- Bryla, D. R. y R. I. Koide. 1990. Role of mycorrhizal infection in the growth and reproduction of wild vs. cultivated plants. II. Eight wild accessions and two cultivars of *Lycopersicon esculentum* Mill. *Oecologia* 84 : 82-92.

- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Organización de los Estados Americanos, Washington. 120.
- Chapin, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11 : 233-260.
- Chapman, H. D. y P. F. Pratt. 1979. Métodos de análisis para suelos plantas y aguas. Trillas, México. 195.
- Cooper, K. M. 1984. Physiology of VA mycorrhizal associations. En : VA mycorrhiza. :C. U. Powell y G. J. Bagyaraj (Eds.). CRC Press, Boca Raton. 234.
- Dakessian, S., M. S. Brown y G. J. Bethienfalvay. 1986. Relationship of mycorrhizal growth enhancement and plant growth with soil water and texture. *Plant and Soil* 94 : 439-443.
- Daniels, B. A. y H. D. Skipper. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. Pp. 29-35. En : *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. N. C. Schenck (Ed). American Phytopathological Society, St. Paul.
- Davis, E. A., J.L. Young y S. L. Rose. 1984. Detection of high phosphorus tolerant VAM-fungi colonizing hops and peppermint. *Plant and Soil* 81 : 29-36.
- Dehne, H. W. 1982. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72 : 1115- 1119.
- Della Valle, C., A. Viera y M. C. Glenn. 1987. Zinc tolerant VA mycorrhizae. Pp. 149. En : *Mycorrhizae in the Next Decade. Practical applications and research priorities*. D. M. Sylvia, L. L. Hung y J. H. Graham (Eds.) University of Florida, Gainesville.
- Dodd J., J. Krikun y J. Haas. 1983. Relative effectiveness of indigenous populations of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi from four sites in the Negev. *Isr. J. Bot.* 32 : 10-21.

- Donahue, R. L., R. W. Miller y J. C. Shickluna. 1977. **Introducción a los suelos y al crecimiento de las plantas.** Prentice-Hall Internacional, Cali. 624.
- Dudal, R. 1969. **About the legend of the FAO/UNESCO soil map of the world.** Technical Work-Planning Conf. „National Cooperative Soil Survey, Charleston SC
- FERTIMEX (Fertilizantes mexicanos, S. A.). 1987. **Guía Nacional de fertilización y combate de plagas.** FERTIMEX. 322.
- Filter, A. H. 1985. **Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions.** *New Phytol.* 99 : 257-265.
- García, E. 1980. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.**(para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). UNAM, México.
- Gavito, M. E. y L. Varela. 1990. **Abundancia y efectividad de los hongos micorrízicos vesículo-arbusculares de suelos bajo cultivo de maíz en el estado de Morelos.** *Rev. Mex. Mic.* en prensa.
- Gerdemann, J. H. y T. H. Nicolson. 1963. **Spores of mycorrhizal Endogone extracted from soil by wet sieving and decanting .** *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46 : 235-244.
- Giovanetti, M. y B. Mosse. 1980. **An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular micorrhizal infection in roots.** *New Phytol.* 84 : 489-500.
- Giovanetti, M. y T. H. Nicolson. 1983. **Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Italian sand dunes.** *Trans. Br. Mycol. Soc.* 80: 552-557.
- González Chávez, M. C. A. 1989. **Estudio de la endomicorriza VA y la fijación biológica del nitrógeno en un agroecosistema de bajo ingreso externo de energía en Tamulte de las Sabanas, Tabasco.** Tesis M. en C. (Edafología). Colegio de Posgraduados, Chapingo.
- Graw, D. 1979. **The influence of soil pH on the efficiency of vesicular- arbuscular mycorrhiza.** *New Phytol.* 82 : 687-695.

- Haas, J. H. y J. Krikun. 1985. Efficacy of endomycorrhizal fungus isolates and inoculum quantities required for growth response. *New Phytol.* **100** : 613-621.
- Harinikumar, K. M. y D. J. Bagyaraj. 1988. Effect of crop rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *Plant and Soil* **110** :77-80.
- Harley, J. L. y S. E. Smith. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Londres. 483.
- Hayman, D. S. 1970. Endogone spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. *Trans. of the Brit. Mycol. Soc.* **54** : 53-63.
- Hayman, D. S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-, arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* **72** : 1119-1125.
- Hayman, D. S. y M. Tavares. 1985. Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytol.* **100** : 367-377.
- Hecht, S. 1987. The evolution of agroecological thought. Pp. 1-20. En : *Agroecology. The scientific basis of alternative agriculture*. M. Altieri (Ed.). Westview Press, Boulder. 227.
- Hetrick, B. A. D. 1985. Ecology of VA mycorrhizal fungi. Pp. 35-55. En : *VA Mycorrhiza*. C. L. Powell y D. J. Bagyaraj (Eds.) CRC Press, Boca Raton.
- Hetrick, B. A. D. y J. Bloom. 1983. Vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi associated with native tall grass prairie and cultivated winter wheat. *Can. J. Bot.* **61** : 2140-2146.
- Hetrick, B. A. D., D. Gerschefske K. y G. Thompson. 1987. Effects of drought stress on growth response in corn, sudan grass and big bluestem to *Glomus etunicatum*. *New Phytol.* **105** : 405-410.

- Hirrel, M. C., H. Mehravarán y J. W. Gerdemann. 1978. Vaesicular- arbuscular mycorrhizae in the Chenopodiaceae and Cruciferae : do they occur? *Can. J. Bot.* **56** :2813-2817.

- Hirrel, M. C. y J. W. Gerdemann. 1980. Improved growth of onion and bell pepper in saline soils by two vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Soil Sci. Soc. Am.* **44** : 654-655.

- Howeler, R. H. , E. Sieverding y S. Saif. 1987. Practical aspects of mycorrhizal technology in some tropical crops and pastures. *Plant and Soil.* **100** : 249-283.

\_ Jackson, M. L. 1964. *Análisis Químico de Suelos.* Omega, Barcelona. 662.

- Jackson, N. E., R. E. Franklin y R. H. Miller. 1972. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on growth and phosphorus content of three agronomic crops. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **36** : 64-67.

- Jakobsen, I. y N. E. Nielsen. 1983. Vesicular arbuscular mycorrhiza in field grown crops. I. Mycorrhizal infection in cereals and peas at various times and soil depths. *New Phytol.* **93** : 401-413.

- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* **12** (Suplemento): 56-64.

- Janos, D. 1987. Roles of mycorrhizae in nutrient cycling and retention in tropical soils and organic matter. *INTECOL Bulletin* **14** : 41-44.

- Janos, D. P. 1988. Mycorrhiza applications in tropical forestry are temperate-zone approaches appropriate? Pp. 133-138. En : *Trees and Mycorrhiza.* F. S. P. Ng. (Ed.) Forest Research Institute, Kuala Lumpur.

- Jasper, D. A., A. D. Robson y L. K. Abbott. 1979. Phosphorus and the formation of vesicular- arbuscular mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.* **11** : 501-505.

- Jasper, D. A., L. K. Abbott y A. D. Robson. 1989a. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **112** : 93-99.

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

- Jensen, A. 1982. Influence of four vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and growth in barley (*Hordeum vulgare*). *New Phytol.* **90** : 45-50.

- Koide, R., L. Mingguang, J. Lewis y C. Irby. 1988. Role of mycorrhizal infection in the growth and reproduction of wild vs. cultivated plants. I. Wild vs. cultivated oats. *Oecologia* **77** : 537-543.

- Koomen, I., C. Grace y D. S. Hayman. 1987. Effectiveness of single and multiple mycorrhizal inocula on growth of clover and strawberry plants at two soil pHs. *Soil Biol. Biochem.* **19** : 539-544.

- Koske, R. y L. L. Tews. 1987. Vesicular arbuscular mycorrhizal fungi of Wisconsin sandy soils. *Mycologia* **79** : 901-905.

- Kothari, S. K., H. Marschner y E. George. 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol.* **116** : 303-311.

- Kruckelman, H. W. 1975. Effects of fertilizers, soils, soil tillage and plant species on the frequency of *Endogone* chlamydospores and mycorrhizal infection in arable soils. Pp. 510-525. En : *Endomycorrhizas*. F. E. Sanders, B. Mosse y P. B. Tinker(Eds). Academic Press, Londres.

- Lambert, D. H., D. E. Baker y H. Cole. 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of Phosphorus with Zinc, Copper and other elements. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **43**: 976-980.

- Lambert, D. H., H. Cole y D. E. Baker. 1980. Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. *New Phytol.* 85 : 513- 520.
- Lapeyrie, F. F. y G. A. Chilvers. 1985. An endomycorrhiza- ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytol.* 100: 93- 104.
- Malibari, A.A., F. A. Al-Fassi y E. M. Ramadan. 1988. Incidence and infectivity of vesicular arbuscular mycorrhizas in some Saudi soils. *Plant and Soil* 112 : 105-111.
- Martínez, W. , G. Guzmán y S. Riess. 1987. Estudio sobre la endomicorriza del café bajo distintas condiciones de cultivo e identificación de algunos Endogonaceos. *Biotica* 12: 35-41.
- McGonigle, T. P., M. H. Miller, D. G. Evans, G. L. Fairchild y J. A. Swan. 1990a. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 115: 495- 501.
- McGonigle, T. P., D. G. Evans y M. H. Miller. 1990b. Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New Phytol.* 116 : 629- 636.
- Medina, O. A., D. M. Sylvia y A. E. Kretschmer. 1988a. Response of Siratro to vesicular arbuscular mycorrhizal fungi: I. Selection of effective vesicular arbuscular fungi in amended soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52 : 416-419.
- Medina, O. A., D. M. Sylvia y A. E. Kretschmer. 1988b. Response of Siratro to vesicular arbuscular mycorrhizal fungi : II. Efficacy of selected vesicular- arbuscular fungi at different phosphorus levels. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52 : 420- 423.
- Menge, J. A., W. M. Jarrell, C. K. Labanauskas, J. C. Ojala, C. Huszar, E. L. V. Johnson y D. Sibert. 1982. Predicting mycorrhizal dependency of troyer citrange on *Glomus fasciculatus* in California citrus soils and nursery mixes. *Soil Sci Soc. Am. J.* 46 : 762-768.

- Menge, J. A. 1983. Utilization of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Can. J. Bot.* **61** : 1015-1024.

- Miller, R. M. y J. D. Jastrow. 1990. Hierarchy of root and mycorrhizal fungus interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* **22** : 579- 584.

- Moorman, T. y F. B. Reeves. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *Amer. J. Bot.* **66** : 14-18.

- Moreno , D.R. 1978. Clasificación del pH del suelo, aguas agrícolas, materia orgánica, nitrógeno total, relación C/N y P asimilable por Bray I. SARH, INIA, México.

- Morton, J. B. 1986. Three new species of *Acaulospora* (Endogonaceae) from high aluminum, low pH soils in West Virginia. *Mycologia* **78**: 641-648.

- Morton J. B. y G. L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**: 471-491.

- Mosse, B. 1973. Advances in the study of vesicular arbuscular mycorrhiza. *Ann. Rev. Phytopathol.* **11** : 171-196.

- Mosse, B. 1977. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. X. Responses of *Stylosanthes* and maize to inoculation in unsterile soils. *New Phytol.* **78** : 277-288.

- Ocampo, J. A. y D. S. Hayman. 1981. Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal infections. II. Crop rotations and residual effects of non host plants. *New Phytol.* **87** : 333-343.

- Palacios M., S., Salinas C., C. y K. Shimada M. 1986. Incremento en el crecimiento y en la absorción de fósforo en cebolla (*Allium cepa* L.), como respuesta a la micorriza vesículo-arbuscular, en un suelo de origen volcánico. *Rev. Lat-amer Microbiol.* **28** : 303-311.

- Palacios M., S., Shimada M., K. y C. Salinas C. 1987. Efecto de la inoculación de dos variedades de cebolla (*Allium cepa* L.) con cuatro hongos endomicorrícicos, en un suelo muy deficiente en fósforo. *Rev. Lat.-amer. Microbiol.* 29 : 329-336.
  
- Pellet, D. y E. Sieverding. 1986. Host preferential multiplication of fungal species of the endogonaceae in the field demonstrated with weeds. Pp: 555-557. En : **Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae**. V. Gianinazzi-Pearson y S. Gianinazzi (Eds.). INRA Press, Dijon.
  
- Phillips, J. M. y D. S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. of the Brit. Mycol. Soc.* 55 : 158-160.
  
- Powell, C. L. 1979. Inoculation of white clover and ryegrass seed with mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 83 : 81-85.
  
- Powell, C. L. 1980. Phosphate response curves of mycorrhizal and non mycorrhizal plants. I. Responses t superphosphate. *N. Z. J. Agric. Res.* 23: 225-231.
  
- Powell, C. L. 1982. Selection of efficient VA mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 68 : 3-9.
  
- Powell, C. L. y D. J. Bagyaraj. 1985. VA Mycorrhizae : Why all the interest? Pp. 1-3. En : **VA Mycorrhiza**. C. L. Powell y D.J. Bagyaraj (Eds.). CRC Press, Boca Raton.
  
- Rabatin, S. C. 1979. Seasonal and edaphic variation in vesicular arbuscular mycorrhizal infection of grasses by *Glomus tenuis*. *New Phytol.* 83 : 95-102.
  
- Reeves, F. B., D. Wagner, T. Moorman y J. Kiel. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *Amer. J. Bot.* 66: 6-13.
  
- Rich, J. R. y N. C. Schenck. 1981. Seasonal variations in populations of plant-parasitic nematodes and vesicular-arbuscular mycorrhizae in Florida field corn. *Plant Disease* 65 : 804-807.

- Ross, J. P. y R. Ruttenclutter. 1977. Population dynamics of two vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi and the role of hyperparasitic fungi. *Phytopathology* 67 : 490-496.

- Rzedowsky, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

- Saif, G. R. y J. M. Duniway. 1982. Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. B. Environmental variables. En : *Methods and principles of mycorrhizal research*. N. Schenck (Ed.). Amer. Phytopathol. Soc., St. Paul .

- Saif, S. R. 1977. The influence of stage of host development on vesicular arbuscular mycorrhizae and Endogonaceous spores in field grown vegetable crops. I. Summer-grown crops. *New Phytol.* 79 : 341-348.

- Saif, S. R. 1986. Vesicular arbuscular mycorrhizae in tropical forage species as influenced by season, soil texture, fertilizers, host species and ecotypes. *Angew. Botanik* 60 : 125-139.

-( SARH) Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 1988. *Avances en la producción agropecuaria y forestal*. D.F. 239.

- Schenck, N. C. y R. A. Kinloch. 1980. Incidence of mycorrhizal fungi on six field crops in monoculture on a newly cleared woodland site. *Mycologia* 72 :445-456.

- Schenck, N. C. e Y. Perez. 1990. *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. INVAM, Gainesville, 286.

- Schenck, N. C. y V. N. Schroder. 1974. Temperature response of Endogone mycorrhiza on soybean roots. *Mycologia* 66 : 600-605.

- Schenck, N. C. y J. O. Siqueira. 1987. Ecology of VA mycorrhizal fungi in temperate agroecosystems. Pp. 2-4 En : *Mycorrhizae in the Next Decade. Practical Applications and Research Priorities*. Sylvia, D. M, L. L. Hung y J. H. Graham (Eds.). IFAS, Gainesville. 364 .

- Schetelma, M. A., L. K. Abbott, A. D. Robson y G. De'Ath. 1985. The spread of *Glomus fasciculatum* through roots of *Trifolium subterraneum* and *Lolium rigidum*. *New Phytol.* **100** : 105-114.
  
- Schubert, A. y D. S. Hayman. 1986. Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. XVI. Effectiveness of different endophytes at different levels of soil phosphate. *New Phytol.* **103** : 79-90.
  
- Sieverding, E. 1986. El papel de las micorrizas en la agricultura. *Suelos Ecuatoriales XVI* : 52-59.
  
- Sieverding, E. 1987. VA mycorrhizae in soils under cultivation in tropical America. *Transaction of the XII Congress of International Society of Soil Science VI*: 840-852.
  
- Simpson, D. y M. J. Daft. 1990a. Spore production and mycorrhizal development in various tropical crop hosts infected with *Glomus clarum*. *Plant and Soil* **121** : 171-178.
  
- Simpson, D. y M. J. Daft. 1990b. Interactions between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant and Soil* **121** : 179-186.
  
- Slankis, V. 1974. Soil factors influencing formation of mycorrhizae. *Ann. Rev. Phytopatol.* **12** : 437-457.
  
- Smith, S. E. 1982. Inflow of phosphate into mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Trifolium subterraneum* at different levels of soil phosphate. *New Phytol.* **90** : 293-303.
  
- Sparling, G. P. y P. B. Tinker. 1978a. Mycorrhizal infection in Pennine grassland. I. Levels of infection in the field. *J. Appl. Ecol.* **15** : 943-950.
  
- Sparling, G. P. y P. B. Tinker. 1978b. Mycorrhizal infection in Pennine grassland. III. Effects of mycorrhizal infection on the growth of white clover. *J. Appl. Ecol.* **15** : 959-964.

- St. John, T. V. y D. C. Coleman. 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology. *Can. J. Bot.* **61** : 1005-1014.
- Stahl, P. B. y M. Christensen. 1982. Mycorrhizal fungi associated with *Bouteloua* and *Agropyron* in Wyoming sagebrush grasslands. *Mycologia* **74** : 877-885.
- Stribley, D. P. 1987. Mineral nutrition. Pp. 59-70. En : VA Mycorrhiza. C. Bagyaraj (Ed.) CRC Press, Boca Raton.
- Stribley, D. P., P. B. Tinker y J. H. Rayner. 1980. Relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* **86** : 261- 266.
- STSC. Statgraphics statistical graphics system, versión 2.1. STSC Inc., Rockville, EUA.
- Sutton, J. C. y G. L. Barron. 1972. Population dynamics of *Endogone* spores in soil. *Can. J. Bot.* **50** : 1909-1914.
- Sylvia, D. M. 1986. Spatial and temporal distribution of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. *Mycologia* **78** : 728-733.
- Technicon AutoAnalyzer Ila. 1977. Industrial Method No. 334-74W/B+.
- Technicon AutoAnalyzer Iib. 1976. Industrial Method No. 327-72A.
- Tisdall, J. M. y J. M. Oades. 1979. Stabilization of soil aggregates by the root systems of ryegrass. *Aust. J. Soil Res.* **17** : 429-441.
- Tommerup, I. C. y L. K. Abbott. 1981. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biol. Biochem.* **13** : 431- 433.
- Trappe, J. M. 1977. Three new Endogonaceae : *Glomus constrictus*, *Sclerocystis clavispora*, and *Acaulospora scrobiculata*. *Mycotaxon* **6** : 359- 366.

- USDA (United States Department of Agriculture). 1975. **Soil Taxonomy**. Soil Conservation Service, USDA. 754 .
  
- Varela, L. y R. Vázquez. 1989. Incidencia y descripción de dos hongos micorrizicos vesiculo-arbusculares aislados de un suelo cultivado con arroz. **Rev. Mex. Mic.** 5 : 233-239.
  
- Walker, C. y J. M. Trappe. 1981. *Acaulospora spinosa* sp. nov. with a key to the species of *Acaulospora*. **Mycotaxon** 12 : 515- 521.
  
- Walkley, A. y T. A. Black. 1934. An examination of the Degljoreff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acidtitration method. **Soil Sci.** 37 : 29-38.
  
- Werner, G. 1986. **Los suelos en el estado de Tlaxcala**. Aliplano Central Mexicano. Universidad Autonoma de Tlaxcala, Tlaxcala. 292.
  
- White, J. A. y S. E. Williams. 1987. Edaphic influences on VAM fungi in Wyoming Red Desert soils. Pp. 69. En : **Mycorrhizae in the Next Decade. Practical applications and research priorities**. D. M. Sylvia, L. L. Hung y J. H. Graham (Eds.) University of Florida, Gainesville.
  
- Wilson, J. M. 1984a. Comparative development of infection by three vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol.** 97 : 413-426.
  
- Wilson, J. M. 1984b. Competition of infection between vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol.** 97 : 427-435.
  
- Wilson , D. O. 1988. Differential plant response to inoculation with two VA mycorrhizal fungi isolated from a low pH soil. **Plant and Soil** 110 : 69-75.
  
- Wilson, J. M. y M. J. Trinick. 1983. Infection development and interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol.** 93 : 543-553.

## Apêndice 1

Tabla núm. 13. Análisis de varianza para los datos de peso seco obtenidos en la primera cosecha (15 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g. l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	0.096	5	0.019	1.308	0.276
Inoculación	0.095	3	0.031	2.157	0.105
Fertilización	0.0009	2	0.000	0.033	0.967
Interacción	0.044	6	0.007	0.498	0.806
Residuales	0.711	48	0.014		
Total	0.852	59			

Tabla núm. 14. Análisis de varianza para los datos de peso seco obtenidos en la segunda cosecha (30 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g. l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	4.054	5	0.819	2.175	0.307
Inoculación	3.801	3	1.267	4.243	0.009 *
Fertilización	0.252	2	0.126	0.423	0.657
Interacción	2.811	6	0.468	1.569	0.176
Residuales	14.337	48	0.299		
Total	21.203	59			

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
Testigo (1)	15	1.167	*
A. biret. (2)	15	1.168	*
P. nativa (4)	15	1.467	* *
G. moss. (3)	15	1.776	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación a los 30 días.

Tabla núm. 15 . Análisis de varianza para los datos de peso seco obtenidos en la tercera cosecha (45 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g. L.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	26.632	5	5.326	2.641	0.346
Inoculación	22.474	3	7.491	3.714	0.017 *
Fertilización	4.157	2	2.078	1.031	0.364
Interacción	18.990	6	3.165	1.569	0.176
Residuales	96.816	48	2.017		
Total	142.439	59			

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
Testigo(1)	15	3.140	*
A. biret. (2)	15	3.853	* *
P. nativa (4)	15	4.113	* *
G. moss. (3)	15	4.852	*

-Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación a los 45 días.

Tabla núm 16. Análisis de varianza para los datos de peso seco obtenidos en la cuarta cosecha (60 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	130.309	5	26.061	11.844	0.0000
Inoculación	92.865	3	30.995	14.068	0.0000 *
Fertilización	37.444	2	18.722	8.058	0.0007 *
Interacción	22.167	6	3.694	1.679	0.416
Residuales	105.619	48	2.200		
Total	258.096	59			

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
Testigo (1)	15	6.632	*
P. nativa (4)	15	6.721	*
A. biret. (2)	15	6.750	*
G. moss. (3)	15	9.572	*

-Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación a los 60 días.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos -
P1 (0 kg/ha)	20	6.575	*
P2 (40 kg/ha)	20	7.207	*
P3 (80 kg/ha)	20	8.475	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de fertilización a los 60 días. 50

Tabla núm. 17. Análisis de varianza para los datos de porcentaje de infección micorrizica obtenidos en la primera cosecha (15 días)

F. de variación	Suma Cuadr.	g. l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	0.072	4	0.018	3.779	0.011
Inoculación	0.034	2	0.017	3.546	0.039
Fertilización	0.038	2	0.019	4.012	0.0267 *
Interacción	0.015	4	0.003	0.784	0.543
Residuales	0.173	36	0.004		
Totales	0.261	44			

\* diferencia significativa

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
F3 (80 kg/ha)	20	0.156	*
F2 (40 kg/ha)	20	0.200	**
P1 (0 kg/ha)	20	0.227	*

Análisis de simplicidad múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de fertilización a los 15 días.

Tabla núm. 18. Análisis de varianza para los datos de porcentaje de infección micorrizica obtenidos en la segunda cosecha (30 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g. l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	0.248	4	0.062	12.705	0.0000
Inoculación	0.176	2	0.088	17.995	0.0000 *
Fertilización	0.072	2	0.036	7.416	0.0020 *
Interacción	0.082	4	0.020	4.209	0.0067
Residuales	0.176	36	0.004		
Total	0.507	44			

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
G. moss. (3)	15	0.216	*
P. nativa (4)	15	0.294	*
A. biret. (2)	15	0.370	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
P3 (80 kg/ha)	20	0.237	*
P2 (40 kg/ha)	20	0.313	*
P1 (0 kg/ha)	20	0.330	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de fertilización

Tabla núm. 19. Análisis de varianza para los datos de porcentaje de infección micorrizica obtenidos en la tercera cosecha (45 días).

F. de variación	Suma Cuadr.	g. l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	0.301	4	0.075	7.918	0.0001
Inoculación	0.169	2	0.084	8.898	0.0007 *
Fertilización	0.132	2	0.066	6.937	0.0028 *
Interacción	0.081	4	0.020	2.152	0.094
Residuales	0.342	36	0.009		
Total	0.726	44			

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
G. moss. (3)	15	0.447	*
A. biret. (2)	15	0.572	*
P. nativa (4)	15	0.582	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
P3 (80 kg/ha)	20	0.237	*
P2 (40 kg/ha)	20	0.313	*
P1 (0 kg/ha)	20	0.330	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de fertilización

Tabla núm. 20. Análisis de varianza para los datos de porcentaje de infección micorrizica obtenidos en la cuarta cosecha (60 días)

F. de variación	Suma Cuadr.	g l.	Cuadr. med.	F	N. signific.
Efectos principales	0.478	4	0.119	10.420	0.0000
Inoculación	0.356	2	0.179	15.629	0.0000 *
Fertilización	0.119	2	0.059	5.211	0.0103 *
Interacción	0.059	4	0.015	1.295	0.2904
Residuales	0.412	36	0.011		
Total	0.950	44			

Tabla núm. 20. Análisis de varianza para los datos de porcentaje de infección micorrizica obtenidos en la cuarta cosecha (60 días).

\* diferencia significativa.

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos -
G. moss. (3)	15	0.525	*
A. bired. (2)	15	0.672	*
P. nativa (4)	15	0.738	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de inoculación

Nivel	Datos	Promedio	Grupos homogéneos
P3 (80 kg/ha)	20	0.572	*
P2 (40 kg/ha)	20	0.679	*
P1 (0 kg/ha)	20	0.684	*

Análisis de amplitud múltiple por el método de Tukey p (0.05) para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos de fertilización