



Efecto de comunidades nativas de hongos micorrizógenos arbusculares sobre el crecimiento de plántulas de maíz y sorgo

Effect of native communities of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of corn and sorghum seedlings

Eduardo Furrázola^{1*}, Gabriela Heredia², Gabriela Olvera² y Vinicio Sosa²

Palabras clave: México, gramíneas, inoculación micorrízica, riqueza de especies

Key words: grasses, Mexico, mycorrhizal inoculation, species richness

Recibido: 18/04/2017

Aceptado: 05/09/2017

RESUMEN

Se realizó un experimento en casa de vegetación para estudiar el efecto de la inoculación de comunidades nativas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) procedentes de ecosistemas diferentes, sobre el crecimiento de plántulas de maíz (*Zea mays* L.) y sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). Los cuatro suelos utilizados como inóculos fueron colectados en cuatro áreas (Bosque Mesófilo de Montaña, Acahual, Cafetal y Potrero) localizadas en el estado de Veracruz, México. Se observaron 38 especies y/o morfoespecies de HMA procedentes de los cuatro ecosistemas, con un predominio de los géneros *Acaulospora* y *Glomus*. El mayor valor de la biomasa aérea para plántulas de maíz en suelo micorrizado se presentó en el suelo del Potrero, mientras que en el caso del sorgo, el valor más alto se obtuvo en el suelo del Cafetal. En cuanto a la biomasa radical, nuevamente las plantas de maíz y sorgo que crecieron en el suelo del potrero mostraron los valores más altos de esta variable. El porcentaje de colonización micorrízica osciló entre 58% y 69% para el caso del maíz y entre 27% y 63% para las plantas de sorgo. Se obtuvo la densidad de esporas totales obtenidas para cada tratamiento, los cuales oscilaron entre 113 y 1044 esporas en 100 g suelo seco para el caso del maíz, y 292 y 605 para el sorgo. Se discute el posible efecto de las comunidades nativas de hongos glomeromicetos sobre las variables evaluadas.

ABSTRACT

An experiment in greenhouse conditions in order to study the effect of native communities of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation from four different ecosystems, on the development of sorghum and maize plantlets was developed. The four soils used like inoculums were collected in four different areas (Mountain Mesophyllous Forest, Acahual, Coffee Plantation and Paddock) located in Veracruz, México. 38 species and/or morphospecies of AMF were observed from the four studied ecosystems, with a prevalence of *Acaulospora* and *Glomus* genera. The highest values of aerial biomass for maize seedlings in inoculated soil were observed in the Paddock soil, whereas in the sorghum case was registered in the coffee plantation soil. In relation to rootlets biomass, again the maize and sorghum seedlings that growth in Paddock soil showed the highest values of this variable. The mycorrhizal colonization percent varied between 58% y 69% in maize case and 27% y 63% for sorghum. Spore density was obtained for each treatment which oscillated between 113 and 1004 spores (100 g dry soil) with maize and 292 and 605 (100 g dry soil) for sorghum. The possible effect of the native Glomeromycetes communities on the evaluated variables is discussed.

* Autor para correspondencia: eduardof@ecologia.cu

¹ Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera de Varona 11835 e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

² Instituto de Ecología, A.C. (INECOL) Carretera Antigua a Coatepec No. 351, Col. El Haya. C.P. 91070, Xalapa, Veracruz, México

INTRODUCCIÓN

Entre los diferentes microorganismos asociados a las plantas, los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA, Phylum Glomeromycota) son los más antiguos y ampliamente distribuidos (Brundrett, 2002; Parniske, 2008). Estos hongos resultan fundamentales para el crecimiento de las plantas tanto en ecosistemas naturales como agrícolas, razón por la que han sido estudiados intensamente durante la última década (Smith y Smith, 2011; 2012). Se considera que estos hongos tienen distintas funciones cruciales para el establecimiento, desarrollo, nutrición y la salud de las plantas (Shukla *et al.*, 2012; Sikes *et al.*, 2009).

De forma general, se asume que los hongos MA que son nativos de un suelo o sitio particular son más efectivos mutualistas que los no nativos, presumiblemente como resultado de una adaptación a los factores edáficos, tales como las concentraciones de nutrientes del suelo o a factores ambientales tales como la sequía (Oliveira *et al.*, 2005; Querejeta *et al.*, 2006), la intensidad luminosa (Johnson, 2010), la temperatura del suelo (Tibbett y Cairney, 2007), etc. Por otra parte, existen evidencias de que las comunidades de hongos MA están compuestas de mezclas complejas de especies funcionalmente distintas que, aunque provenientes de sitios cercanos, pueden diferir en la composición de estos hongos, y más importante aún, que las especies individuales pueden tener un variado espectro de efectos sobre diferentes hospederos vegetales (van der Heijden *et al.*, 1998). Es por esta razón que varios trabajos han estudiado la respuesta del crecimiento de las plantas a un inóculo natural de suelo comparado con el suelo estéril (Corkidi *et al.*, 2002; Frank *et al.*, 2003; Kiers *et al.*, 2000; Moora *et al.*, 2004, Retama-Ortiz *et al.*, 2017).

Como sugirió Herrera *et al.* (1994), el éxito de la inoculación con hongos micorrizógenos en los países tropicales depende del conocimiento que se tenga acerca del funcionamiento de los distintos ecosistemas ya sean naturales o agrícolas que se piense desarrollar. Para ello, según estos autores, se vislumbra en el futuro el desarrollo de policultivos tanto en la producción de ecosistemas agrarios como en los forestales (bosques, pinares, etc., o selvas compuestas por dos o más especies arbóreas dominantes). Por tanto, para lograr estos objetivos y garantizar el éxito de la inoculación micorrízica en los planes de reforestación, una posible alternativa en países carentes de una economía capaz de asumir estos gastos y de la adecuada infraestructura para producir los inóculos micorrízicos en condiciones

controladas, sería el empleo de comunidades nativas de hongos micorrizógenos arbusculares, adaptadas a las mismas condiciones edafoclimáticas donde se desarrollarán las futuras plantaciones. El empleo de estas comunidades, compuestas por una mezcla de especies de estos hongos con capacidad biofertilizadora garantizaría igualmente una mayor posibilidad de obtener una respuesta adecuada de la especie vegetal inoculada, ante la posibilidad de que esta se asocie con una especie fúngica por la que muestre una mayor compatibilidad funcional.

Sin embargo, se carece de evidencias experimentales que destaquen los patrones de crecimiento de las plantas en suelos naturales que probablemente se compongan de comunidades de hongos MA; esto se debe a que la mayoría de los estudios experimentales han comprendido inoculaciones con un número limitado de estos hongos fácilmente cultivables los cuales están pobremente representados en las comunidades de HMA que colonizan naturalmente las raíces (Read, 2002).

Es por ello, que los objetivos del presente trabajo fueron estudiar la composición de las comunidades de HMA nativos en cuatro formaciones vegetales cercanas al Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz, y posteriormente en un ensayo de corta duración, determinar el efecto de dichas comunidades sobre el crecimiento de plántulas de sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench y maíz (*Zea mays* L.) en condiciones de casa de vegetación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Procedencia de los inóculos micorrizógenos

Se emplearon como inóculos suelos nativos procedentes de cuatro ecosistemas: Acahual, Bosque Mesófilo de Montaña, Cafetal y Potrero. Estos fueron recolectados en un área ubicada dentro del municipio de Xalapa, Veracruz, localizada en los alrededores del Instituto de Ecología de Xalapa, A.C. El área de estudio está situada aproximadamente en sus puntos extremos entre los paralelos 19° 30' de latitud norte y 96° 55' de longitud oeste. Los ecosistemas se encontraban en un radio aproximado de 500 m. El clima de esta región se define como templado húmedo, con lluvias repartidas a lo largo de todo el año, la temperatura promedio anual es de 18°C y la precipitación promedio anual es de 1490.5 mm.

En el Acahual donde se colectó el suelo, resultó una comunidad vegetal secundaria derivada del bosque mesófilo de montaña y presentó especies indicadoras de

perturbación, que surgen en las áreas desprovistas de vegetación primaria; en el momento de muestrearse llevaba alrededor de 10 años sin cultivarse. El Bosque Mesófilo de Montaña se encontró a 1600 m.s.n.m. y se halla en diferentes grados de perturbación, el estrato herbáceo resultó bastante escaso y generalmente estuvo representado por helechos. El Cafetal se encontraba abandonado y comprendió un área de 2 ha, en este ecosistema los últimos tratamientos fueron aplicados cuatro años antes del presente estudio y consistieron de la aplicación de fungicidas, urea y fertilizantes químicos con una fórmula (18-12-6). El Potrero fue una parcela agrícola abandonada, donde se instauraron distintas especies de gramíneas y se mantuvo en esta forma para garantizar el alimento animal.

Características edáficas

Los suelos se clasificaron como Inseptisoles, suelos con perfiles profundos derivados de cenizas volcánicas recientes, con muy buen drenaje interno, de estructura granular y textura migajón franco arcillo-arenosa. Algunas de las características de estos suelos, especies vegetales predominantes en cada ecosistema y la densidad de esporas de HMA en los suelos a ser empleados como inóculos se muestran en la [Tabla 1](#).

Duración y condiciones del ensayo

Las plantas empleadas en los experimentos fueron maíz y sorgo, que crecieron en bolsas de polietileno con capacidad para 2 kg de suelo por espacio de 45 días, en condiciones de casa de vegetación, en el Instituto de Ecología de Xalapa, A.C. En cada experimento fueron considerados dos tratamientos con vista a medir el efecto de los hongos MA sobre el desarrollo de las plantas

ensayadas: Uno con la utilización de suelos estériles (testigo o control) y el otro empleando el suelo de cada ecosistema estudiado, sin esterilizar, con vistas a estudiar el efecto de las comunidades nativas de glomeromicetos sobre el crecimiento vegetal y medir su influencia sobre el comportamiento de las variables micorrízicas estudiadas. Para la esterilización de los suelos, los mismos fueron colocados en autoclave a 1.5 atm. por 1 h, durante dos días consecutivos.

Variables evaluadas

Una vez concluido el experimento, las plantas fueron cortadas y determinadas la biomasa seca, tanto aérea (tallos + hojas) como subterránea (raicillas). Igualmente fue determinado el porcentaje de colonización micorrízica en raicillas teñidas con azul de trypan de acuerdo con Phillips y Hayman (1970), empleando la técnica de Giovannetti y Mosse (1980). La densidad de esporas para un peso de suelo conocido, fue determinada mediante la técnica del tamizado de una suspensión de suelo en agua (*wet sieving and decanting*) de Gerdemann y Nicolson (1963), seguido de la centrifugación en un gradiente de sacarosa (Sieverding, 1991).

Análisis estadístico

Los experimentos se realizaron bajo un diseño completamente aleatorio con dos tratamientos (procedencia del inóculo y tipo de micorrización) y cinco réplicas por tratamiento. Todas las variables fueron analizadas por ANOVA paramétrico con o sin arreglo factorial de los tratamientos y las diferencias entre las medias se analizaron mediante el test de Rangos Múltiples de Duncan.

Tabla 1. Características de los suelos, especies vegetales y densidad de esporas de HMA.

Table 1. Soils characteristics of soils, plant species and AMF spore density.

Áreas	pH suelo	P (mg kg ⁻¹)	Especies dominantes	Densidad de esporas (x100g ⁻¹)
Acahual	6.08	8.7	<i>Bocconia frutescens</i> L., <i>Cnidocolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M. Johnston, <i>Croton draco</i> Schlechtendal, <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz., <i>Leucaena diversifolia</i> (Schlecht.) Benth., <i>Lippia myriocephala</i> Schtdl. & Cham.	988
Bosque mesófilo de montaña	4.35	15.5	<i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst., <i>Carpinus carolineana</i> Walt., <i>Clethra mexicana</i> DC., <i>Ilex toluhana</i> Hemsley, <i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch., <i>Platanus mexicana</i> Moric., <i>Meliosma alba</i> (Schtdl.) Walp., <i>Styrax glabrescens</i> Benth.	1017
Cafetal	5.73	9.5	<i>Coffea arabica</i> L. cv "mundo nuevo" y "caturra", <i>Ricinus comunis</i> L.	825
Potrero	5.89	8.2	<i>Cynodon plectostachyus</i> (K.Schum.) Pilg., <i>Paspalum cojugatum</i> P.J. Bergius, <i>Axonopus</i> sp.	683

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares

Se registraron 38 especies y/o morfoespecies de hongos glomeromicetos entre las cuatro áreas estudiadas pertenecientes a cuatro familias y diez géneros, de ellas

27 identificadas hasta el nivel de especie (**Tabla 2**). Este número puede considerarse elevado si consideramos que Montaña *et al.* (2012) estimaron la presencia de 95 especies de HMA conocidas para México, de ellas 28 presentes en ecosistemas naturales y 21 en agroecosistemas.

Tabla 2. Especies de hongos MA observadas en cada uno de los suelos utilizados como sustratos.

Table 2. Arbuscular mycorrhizal fungal species observed in every soil used as substrates.

Especies/Morfoespecies	Acahual	Bosque	Cafetal	Potrero
<i>Acaulospora delicata</i> C Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss		x		
<i>Acaulospora denticulata</i> Sieverding & S. Toro		x		
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd		x		
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos		x	x	
<i>Acaulospora lacunosa</i> J.B. Morton		x	x	
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck			x	
<i>Acaulospora rehmii</i> Sieverding & S. Toro	x			
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	x		x	
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	x			
<i>Acaulospora</i> sp. 1			x	
<i>Acaulospora</i> sp. 2			x	
<i>Acaulospora</i> sp. 3			x	
<i>Acaulospora</i> sp. 4		x		
<i>Claroideoglosum claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker & A. Schüssler				x
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid. emend. Oehl & Sieverd.			x	
<i>Funneliformis caledonius</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler				x
<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	x	x		x
<i>Funneliformis monosporum</i> (Gerd. & Trappe) Oehl, G.A. Silva & Sieverd.			x	
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler				x
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Sm. & N.C. Schenck		x	x	
<i>Glomus brohultii</i> Sieverd & R.A. Herrera	x	x	x	
<i>Glomus pansihalos</i> S.M. Berch & Koske	x			
<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.			x	
<i>Gl.</i> sp. 1 cf. <i>multicaule</i>		x		
<i>Gl.</i> sp. 2	x		x	
<i>Gl.</i> sp. 3		x	x	
<i>Gl.</i> sp. 4			x	
<i>Gl.</i> sp. 5			x	
<i>Gl.</i> sp. 6 cf. <i>microaggregatum</i>				x

Tabla 2. Especies de hongos MA observadas en cada uno de los suelos utilizados como sustratos. (cont.)**Table 2.** Arbuscular mycorrhizal fungal species observed in every soil used as substrates. (cont.)

Especies/Morfoespecies	Acahual	Bosque	Cafetal	Potrero
<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall & L.K. Abbott			x	
<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe		x		
<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall				x
<i>Sclerocystis pachycaulis</i> (C.G. Wu & Z.C. Chen)	x	x		x
<i>Sclerocystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe	x	x		x
<i>Sclerocystis sinuosa</i> (Gerd. & B.K. Bakshi)	x		x	x
<i>Septoglomus constrictum</i> (Trappe) Sieverd., G.A. Silva & Oehl	x	x		x
<i>Cetraspora pellucida</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Oehl, F.A. Souza & Sieverd.			x	
<i>Dentiscutata</i> sp. 1 cf. <i>scutata</i>		x		
Total de especies HMA	11	16	20	10

Por otra parte, la alta diversidad de especies del género *Acaulospora* observada en el presente estudio coincide con lo planteado por estos autores quienes afirmaron que 15 de estas especies han sido informadas para México. Esto representa el 39% de las especies de este género conocidas a nivel mundial. De las especies de HMA encontradas, 11 no coinciden plenamente con las descripciones de las claves sinópticas existentes en la literatura acerca de las especies conocidas previamente. Nuestros resultados demostraron claramente la alta diversidad de estos hongos en México, hecho que se encuentra ligado a la diversidad de plantas y ecosistemas presentes en este país (Montaño *et al.*, 2012). Se observó un predominio de los géneros *Acaulospora* y *Glomus* en el Bosque y el Cafetal como han identificado Gavito *et al.* (2008) y Guadarrama *et al.* (2007). Cabe destacar que *A. elegans*, *F. caledonius* y *G. brohultii* no se encontraron entre las especies de HMA observadas en México de acuerdo con Montaño *et al.* (2012) y Varela y Trejo (2001), por lo que pudieran constituir nuevos reportes para este país.

Producción de biomasa aérea y subterránea

La producción de biomasa aérea y subterránea del maíz dependió tanto de la procedencia del sustrato utilizado como de la micorrización del mismo, dada la interacción significativa entre estos factores (Tabla 3), observándose las mayores biomásas aéreas en el suelo del Potrero (Fig. 1A). En el caso de la biomasa radical, en los suelos estériles no hubo diferencias entre los valores obtenidos para los distintos sustratos, mientras que en los suelos inoculados, las diferencias si fueron apreciables y nuevamente la mayor producción de raicillas se observó

Tabla 3. Análisis de varianzas de la biomasa aérea y radical según la especie y tratamientos. Simbología: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; n.s., no significativo.

Table 3. Variance analysis for aerial and roots biomass according to the species and treatment. Simbology: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; n.s., no significant.

Cultivo/Caracteres	Fuente de Variación		
	Procedencia	Micorrización	Interacción
Maíz			
Biomasa aérea	***	***	*
Biomasa radical	***	***	*
Sorgo			
Biomasa aérea	*	n.s.	***
Biomasa radical	n.s.	***	**

en el suelo del Potrero micorrizado (Fig. 1B), por lo que podemos afirmar que la producción de biomasa de raicillas en el maíz dependió significativamente de la presencia de los hongos micorrizógenos arbusculares presentes en ese suelo.

En el caso del sorgo, la biomasa aérea producida en los sustratos sin micorrizas fue significativamente mayor en el suelo del Potrero (Fig. 2A), mientras que en el suelo micorrizado no hubo diferencia entre los distintos sustratos ensayados, observándose la mayor biomasa en el suelo del Cafetal. La biomasa radical del sorgo en los suelos sin micorrizar fue similar en los casos de Acahual, Bosque y Potrero, y los mayores valores se alcanzaron en el suelo del Cafetal; sin embargo, la

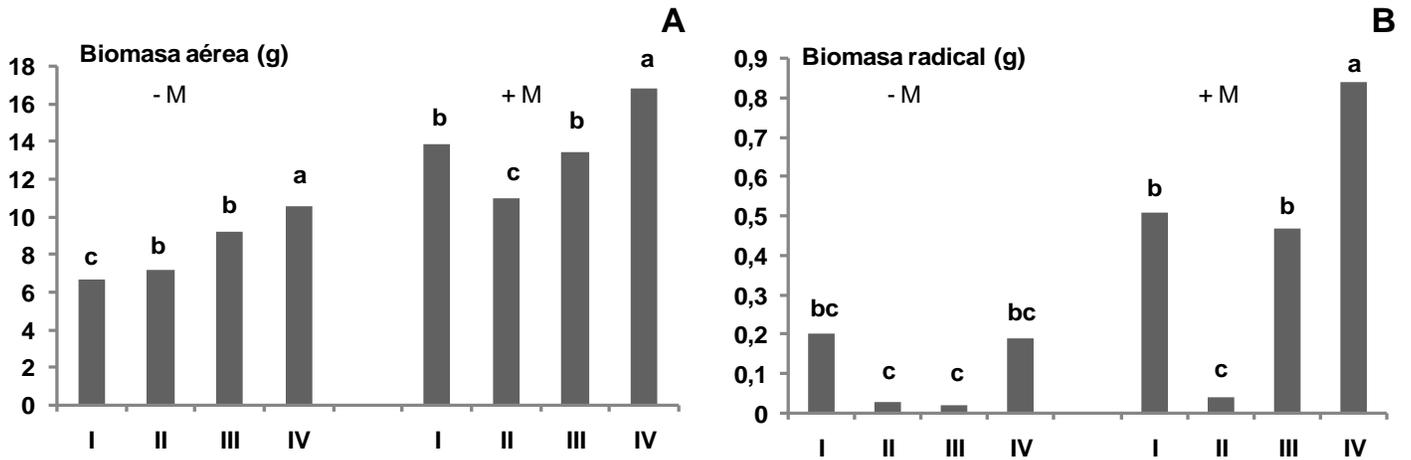


Figura 1. Biomasa aérea (A) y radical (B) del maíz según la procedencia del sustrato (I: Acahual, II: Bosque, III: Cafetal, IV: Potrero) y la ausencia (- M) o presencia (+ M) de micorrizas. Columnas con letras distintas difieren significativamente a $P \leq 0.05$.

Figure 1. Aerial (A) and roots biomass (B) from corn according to substrate source (I: Acahual, II: Forest, III: Coffee plantation, IV: Paddock) and mycorrhizal absence (- M) or presence (+ M). Columns with different letters are significantly different at $P \leq 0.05$.

producción de raíces fue apreciablemente mayor en los suelos micorrizados, observándose los mayores valores en el suelo del Potrero (Fig. 2B).

La obtención de las mayores biomásas subterránea de maíz y sorgo, y la mayor biomasa aérea de maíz además de un alto valor para el sorgo, con los menores valores de densidad de esporas de HMA en el suelo del potrero, resulta lógico de acuerdo con lo encontrado por Oehl *et al.* (2003). Estos autores estudiaron el impacto de la intensidad del uso de las tierras sobre la diversidad de los HMA en ocho ecosistemas de Alemania, Francia y

Suiza. Tres de los sitios estudiados fueron pastizales ricos en especies vegetales con tratamientos agrícolas de bajos insumos, dos sitios representaron aplicación de insumos medios a moderados con siete años de rotación de cultivos y tres sitios constituyeron monocultivos de maíz con la aplicación continuada de altos insumos. De las 37 especies o morfoespecies observadas por ellos, más de la mitad fueron encontradas exclusivamente en los pastizales a pesar de resultar ecosistemas con suelos distintos y varias otras aparecieron en los tres pastizales estudiados por lo que estos autores optaron por llamar a las mismas “especialistas de pastizales”,

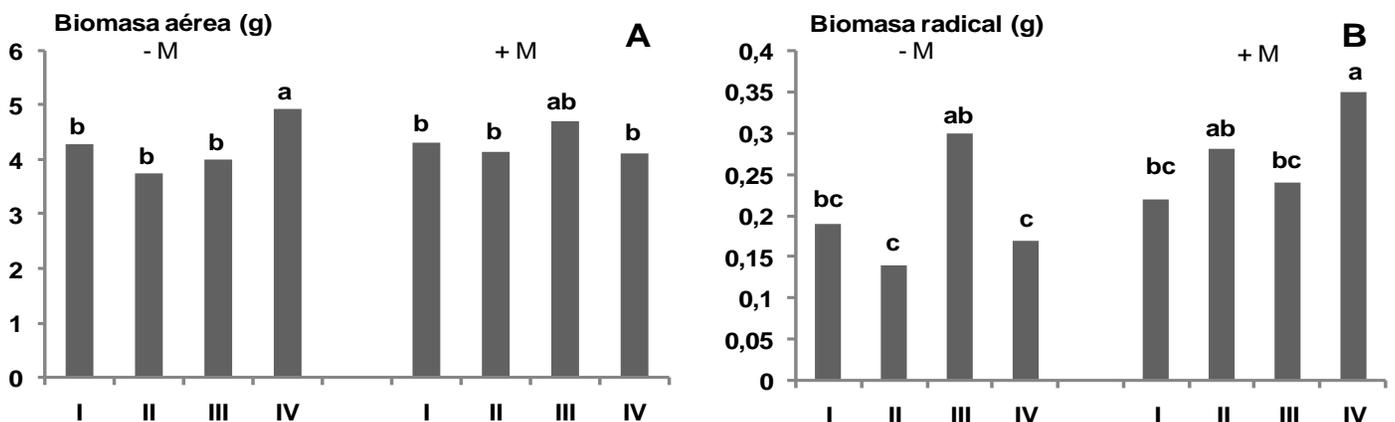


Figura 2. Biomasa aérea (A) y radical (B) del sorgo según la procedencia del sustrato (I: Acahual, II: Bosque, III: Cafetal, IV: Potrero) y la ausencia (- M) o presencia (+ M) de micorrizas. Columnas con letras distintas difieren significativamente a $P \leq 0.05$.

Figure 2. Aerial (A) and roots biomass (B) from sorghum according to substrate source (I: Acahual, II: Forest, III: Coffee plantation, IV: Paddock) and mycorrhizal absence (- M) or presence (+ M). Columns with different letters are significantly different at $P \leq 0.05$.

particularmente aquellas que forman esporocarpos (entre las que pueden considerarse *Funneliformis caledonium*, *Septoglomus constrictum* y *Funneliformis mosseae*, presentes en el pastizal estudiado por nosotros). Ante tales evidencias, pudiera pensarse que se trata de especies con un alto grado de "acoplamiento fúngico" con las gramíneas presentes en estos ecosistemas (en nuestro caso el maíz), adaptadas a los niveles de fotosíntesis aportadas por las mismas, y capaces por tanto de provocar respuestas como las observadas en este estudio, pese al bajo número de esporas observado en el suelo del potrero.

La idea anterior también se sustenta en el hecho de que numerosos experimentos han mostrado que los HMA son funcionalmente diversos, y que la composición de las comunidades de estos hongos ejerce un gran impacto sobre el desarrollo de las plantas, la estructura de sus comunidades y el funcionamiento del ecosistema (van der Heijden y Scheublin, 2007). Helgason *et al.* (2002) aportaron las evidencias que muestran que los patrones de asociación altamente selectivos entre plantas y hongos encontrados en las raíces en el suelo del campo, se reflejan en el funcionamiento de sus micorrizas. De esta forma, la estrecha asociación física y funcional de *Acer pseudoplatanus* L. y *Simiglomus hoi* (S.M. Berch & Trappe) G.A. Silva, Oehl & Sieverd. informada por estos autores es el primer ejemplo de selectividad funcional en esta simbiosis, observándose que en el campo *S. hoi* coloniza las raíces de *Acer* casi exclusivamente. Por si resultaran insuficientes las evidencias anteriores, en cultivo fue la única especie fúngica de las ensayadas (cuatro en total) en colonizar las raicillas de *Acer* y la única en promover la captación de P y el crecimiento de esta planta.

Porcentaje de colonización y producción de esporas

En el caso del maíz, no se observaron diferencias significativas ($P > 0.05$) en los valores de porcentaje de colonización micorrízica obtenidos para todos los suelos estudiados, aunque el mayor valor se presentó en el suelo de Bosque (Tabla 4). Como se conoce el maíz resulta un hospedero adecuado para los HMA, donde los niveles del porcentaje de raíces colonizadas pueden alcanzar hasta el 76% (Gaur y Adholeya 2002), así como favorece la presencia de un alto número de propágulos infectivos en el suelo (Wang *et al.*, 2008). Para las plantas de sorgo, el mayor valor fue obtenido en el suelo del Acahual, mientras que el valor observado en el suelo del Cafetal fue significativamente menor que en el resto de los suelos estudiados.

Los valores de porcentaje de colonización micorrízica se corresponden con los obtenidos tradicionalmente para estos cultivos (Córdoba, *et al.*, 2001; Ferrer *et al.*, 2004) y dichos valores resultan lógicos si se conoce que, a pesar de ser especies de rápido crecimiento, las mismas son consideradas de una dependencia micorrízica media (Mosse, 1986), o pueden catalogarse como micótrofas facultativas según Howeler *et al.* (1987).

Tabla 4. Porcentaje de colonización micorrízica y densidad de esporas (media \pm EE) según la especie ensayada y la procedencia del sustrato empleado.

Table 4. Mycorrhizal colonization percentage and spore density (mean \pm SE) according to assayed species and substrate precedence.

Especie/ Ecosistema	Porcentaje de colonización	Densidad de esporas 100g	Número de especies HMA
Maíz			
Acahual	57.8 a* (4.93)	1044 b (54.94)	11
Bosque	68.8 a (5.09)	1260 a (61.51)	16
Cafetal	65.6 a (4.64)	706 c (71.98)	20
Potrero	63.5 a (6.92)	113 d (9.13)	10
Sorgo			
Acahual	63.4 a (3.04)	605 a (38.81)	11
Bosque	58.1 a (0.53)	596 a (32.66)	16
Cafetal	40.9 b (7.88)	340 b (24.72)	20
Potrero	62.5 a (6.44)	291 b (44.48)	10

Los altos valores del porcentaje de colonización micorrízica obtenidos para los suelos del Potrero, donde fueron observados tanto la menor densidad de esporas de todos los suelos estudiados, como la menor diversidad de especies de hongos MA pueden deberse a que la colonización micorrízica no solo se inicia de las esporas de los hongos MA existentes, sino también de pequeños fragmentos de raicillas colonizadas y de las hifas de estos hongos en el suelo (Nehl *et al.*, 1999; Klironomos y Hart, 2002; Apple *et al.*, 2005). Por otra parte, para el caso del suelo del Cafetal donde se sembró sorgo, y se obtuvo el valor de porcentaje de colonización más bajo del experimento, también se observó la diversidad más alta de esporas gigasporoides (*Gigaspora decipiens*, *Scutellospora calospora* y *Cetraspora pellucida*), cuyas esporas parecen ser el único propágulo capaz de iniciar la colonización micorrízica (Biermann y Linderman, 1983;

Pearson y Schweiger, 1994). Es por ello, que como plantean Córdoba *et al.* (2001), pese al bajo número de esporas observadas en este sitio, estas especies con esporas gigasporoides pueden tener estrategias de germinación múltiple para colonizar las raíces rápidamente cuando están presentes. Mas tardíamente pueden dominar las especies de *Glomus* y *Acaulospora*, cuyas especies tienen múltiples propágulos (esporas, fragmentos de hifas en el suelo y micelio dentro de las raíces) para iniciar la colonización (Jasper *et al.*, 1989), y los que después de penetrar inicialmente la corteza de la raíz pueden crecer más rápido y colonizar la raíz más agresivamente que las especies que forman esporas gigasporoides como sugieren igualmente Córdoba *et al.* (2001).

No debe olvidarse que el porcentaje de colonización micorrízica se trata de acuerdo con Allen (2001) de un valor dependiente tanto del hábito de la planta como de las condiciones ambientales, derivado del crecimiento de dos organismos interdependientes, pero distintos entre sí, cada uno de los cuales está tratando de alcanzar su máxima supervivencia y desarrollo.

En cuanto a la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares producidas, este varió significativamente entre los cuatro sitios estudiados para el caso del maíz (Tabla 4), mientras que, en el caso del sorgo, las poblaciones de Cafetal y Potrero fueron similares entre sí, así como las del Acahual y el Bosque, siendo el número observado en estos dos últimos sitios, significativamente mayor que el observado en los dos primeros suelos. Nuestros resultados coinciden con el hecho comúnmente conocido, de que no existe correlación entre la densidad total de esporas en el suelo y el porcentaje de colonización micorrízica (Douds Jr. 1994; Nehl *et al.*, 1999), si bien algunos autores como Cordeiro *et al.* (2005) al estudiar la colonización micorrízica y la densidad de esporas de HMA en suelos del Cerrado brasileño con diferentes sistemas de manejo observaron que en los tratamientos con mayor colonización micorrízica, como en los observados en las áreas cultivadas con gramíneas, tendieron a presentarse un mayor número de esporas.

El bajo número de esporas de HMA producidas en el suelo del Potrero por ambos hospederos pudiera obedecer a que en este ecosistema aparece la menor riqueza de estos hongos en los cuatro ecosistemas ensayados. Esta disminución en la riqueza puede ser explicada como plantea Picone (2000) después de la

conversión del bosque a pastizal porque los hongos encuentran un ambiente diferente en el suelo, diferentes especies de plantas hospederas y una tremenda disminución en la diversidad de estas plantas capaces de reproducir los HMA en sus raíces.

Al analizar el efecto de las interacciones producidas entre la procedencia de los suelos y la presencia de micorrización sobre la producción de biomasa por los hospederos estudiados, se observó que para ambas especies vegetales dicha interacción resultó significativa. Por tanto, para estas plantas resultó importante la interacción entre la procedencia del inóculo y el proceso de micorrización, y entonces la respuesta en biomasa estuvo en función de un conjunto de factores que determinan que para un tipo de suelo con unas propiedades físico-químicas determinadas, se desarrolle una comunidad particular de HMA.

Por otra parte, aunque se da como un hecho establecido que la simbiosis micorrízica arbuscular carece de especificidad taxonómica (Smith y Read, 1997) resulta evidente que no todas las especies de HMA son equivalentes como plantean Cuenca *et al.* (2007). Según estos autores, se manifiesta una cierta "compatibilidad funcional" entre la planta, el suelo y el hongo, y obviamente hay combinaciones que funcionan mejor que otras (van der Heijden *et al.*, 1998). De ahí que cabría esperar que los resultados observados para la biomasa del sorgo respondan de manera fehaciente a este tipo de fenómeno expresado con anterioridad por diversos autores.

CONCLUSIONES

Las biomasa aérea y subterránea del maíz respondieron significativamente a la aplicación de suelos micorrizados, mientras que en el sorgo esta respuesta fue más apreciable en la biomasa subterránea.

Los valores del porcentaje de colonización micorrízica resultaron muy similares entre el sorgo y el maíz para los diferentes suelos ensayados, mientras que el mayor número de esporas fue producido en el suelo del Acahual por ambas plantas. Las diferentes especies observadas en los sitios estudiados deben seleccionarse de manera diferencial dado el diferente grado de perturbación de los mismos y sus diferentes niveles nutricionales. De acuerdo con estos resultados, la utilización de la micorriza nativa como inóculo parece ser una alternativa factible, especialmente para el cultivo de forestales en viveros o

almácigos, y donde, además, los suelos o sustratos a emplear sean pobres.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios realizados por los revisores anónimos que mejoraron considerablemente la versión final del trabajo. También agradecemos al Editor Principal Jorge A. Sánchez por sus sugerencias al manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Allen MF. 2001.** Modeling arbuscular mycorrhizal infection: is % infection an appropriate variable. *Mycorrhiza*. 10: 255-258.
- Apple ME, Thee CI, Smith-Longozo VL, Cogar CR, Wells CE, Nowak RS. 2005.** Arbuscular mycorrhizal colonization of *Larrea tridentata* and *Ambrosia dumosa* roots varies with precipitation and season in the Mojave Desert. *Symbiosis*. 39: 1-5.
- Biermann BJ, Linderman RG. 1983.** Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*. 95: 97-105.
- Brundrett MC. 2002.** Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*. 154: 275-304.
- Córdoba AS, de Mendoncal MM, Stürmer SL, Rygielwicz PT. 2001.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along a sand dune stabilization gradient: A case study at Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, South Brazil. *Mycoscience*. 42: 379-387.
- Cordeiro MAS, Carneiro MAC, Paulino HB, Saggin Junior OJ. 2005.** Colonização e densidade de esporos de fungos micorrízicos em dos solos do Cerrado sob diferentes sistemas de manejo. *Pesquisa Agropecuária Tropical*. 35: 147-153.
- Corkidi L, Rowland DL, Johnson NC, Allen EB. 2002.** Nitrogen fertilization alters the functioning of arbuscular mycorrhizas at two semiarid grasslands. *Plant and Soil*. 240: 299-310.
- Cuenca G, Cáceres A, Oirdobro G, Hasmy Z, Urdaneta C. 2007.** Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*. 32: 23-29.
- Douds Jr. DD. 1994.** Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. *New Phytologist*. 126: 233-237.
- Ferrer RL, Furrazola E, Herrera RA. 2004.** Selección de hospederos y sustratos para la producción de inóculos micorrizógenos. *Acta Botánica Cubana*. 168: 1-10.
- Frank DA, Gehring CA, Machut L, Phillips M. 2003.** Soil community composition and the regulation of grazed temperate grassland. *Oecologia*. 137: 603-609.
- Gaur A, Adholeya A. 2002.** Arbuscular-mycorrhizal inoculation of five tropical fodder crops and inoculum production in marginal soil amended with organic matter. *Biology Fertility Soils*. 35: 214-218.
- Gavito ME, Pérez-Castillo D, González-Monterrubio CF, Vieyra-Hernández T, Martínez-Trujillo M. 2008.** High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza*. 19: 47-60.
- Gerdemann JW, Nicolson TH. 1963.** Spores of Mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*. 46: 235-244.
- Giovannetti M, Mosse B. 1980.** An evaluation of techniques to measure vesicular-arbuscular infection in roots. *New Phytologist*. 2: 489-500.
- Guadarrama P, Camargo-Ricalde SL, Hernández-Cuevas L, Castillo-Argüero S. 2007.** Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín Sociedad Botánica Mexicana*. 81:131-137.
- Helgason T, Merryweather JW, Denison J, Wilson P, Young JPW, Fitter AH. 2002.** Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology*. 90: 371-384.
- Herrera RA, Furrazola E, Valdés AR, Torres Y, González SL, Ferrer RL, Fernández F, Hernández L. 1994.** Strategies of VA Mycorrhizae for Tropical Forest Functioning, Succession and Competition. En: *Vesicular Arbuscular Mycorrhizae (VAM) as an Aid to Afforestation*. I.F.S., Final Report of I.F.S. Grant D/251-3, Sweden.
- Howeler RH, Sieverding E, Saif S. 1987.** Practical aspects of mycorrhizal technology in some tropical crops and pastures. *Plant and Soil*. 100: 249-283.
- Jasper DA, Abbott LK, Robson AD. 1989.** Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 112: 93-100.
- Johnson NC. 2010.** Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*. 185: 631-647.
- Kiers ET, Lovelock CE, Krueger EL, Herre, EA. 2000.** Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters*. 3: 106-113.
- Klironomos JM, Hart MM. 2002.** Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*. 12: 181-184.
- Moora M, Öpik M, Sen R, Zobel M. 2004.** Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology*. 18: 554-562.
- Montaño NM, Alarcón A, Camargo-Ricalde SL, Hernández-Cuevas LV, Álvarez-Sánchez J, González-Chávez MCA, Gavito ME, Sánchez-Gallen I, Ramos-Zapata J, Guadarrama P, Maldonado-Mendoza IE, Castillo-Argüero S, García-Sánchez R, Trejo D, Ferrera-Cerrato R. 2012.** Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*. 57:111-126.
- Mosse B. 1986.** Mycorrhiza in a sustainable agriculture. En: J.M. López-Real, JM, Hodges, RH (eds.), *Role of Microorganisms*

- in a Sustainable Agriculture*. AB Academic Publishers, 105-123, London.
- Nehl DB, McGee PA, Torrison V, Pattinson GS, Allen SJ. 1999.** Patterns of arbuscular mycorrhiza down the profile of a heavy textured soil do not reflect associated colonization potential. *New Phytologist*. 142: 495-503.
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mader P, Boller T, Wiemken A. 2003.** Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*. 69: 2816-2824.
- Oliveira RS, Vosátka M, Dodd JC, Castro PML. 2005.** Studies on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and the efficacy of two native isolates in a highly alkaline anthropogenic sediment. *Mycorrhiza*. 16: 23-31.
- Parniske M. 2008.** Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Review Microbiology*. 6: 763-775.
- Pearson JN, Schweiger P. 1994.** Scutellospora calospora (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders associated with subterranean clover produces non-infective hyphae during sporulation. *New Phytologist*. 127: 697-701.
- Phillips JM, Hayman DS. 1970.** Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*. 55: 158-61.
- Picone C. 2000.** Diversity and Abundance of Arbuscular-Mycorrhizal Fungus Spores in Tropical Forest and Pasture. *Biotropica*. 32: 734-750.
- Querejeta JI, Allen MF, Caravaca F, Roldán A. 2006.** Differential modulation of host plant $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytologist*. 169: 379-387.
- Read DJ. 2002.** Towards ecological relevance-progress and pitfalls in the path towards an understanding of mycorrhizal functions in nature. En: van der Heijden, MGA, Sanders, IR (eds.), *Mycorrhizal Ecology*, 3-29, Springer.
- Retama-Ortiz Y, Ávila-Bello CH, Alarcón A, Ferrera-Cerrato R. 2017.** Effectiveness of native arbuscular mycorrhiza on the growth of four tree forest species from the Santa Marta Mountain, Veracruz (Mexico). *Forest Systems* 26 (1) e001. <https://doi.org/10.5424/fs/2017261-09636>.
- Shukla A, Kumar A, Jha A, Ajit RDVKN. 2012.** Phosphorus threshold for arbuscular mycorrhizal colonization of crops and tree seedlings. *Biology Fertility Soils*. 48: 109-116.
- Sieverding E. 1991.** *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit.
- Sikes BA, Cottenie K, Klironomos JN. 2009.** Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology*. 97: 1274-1280.
- Smith SE, Smith FA. 2011.** Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review Plant Biology*. 62:227-250.
- Smith SE, Smith FA. 2012.** Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*. 104:1-13.
- Smith SL, Read D. 1997.** *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. San Diego, CA.
- Tibbett M, Cairney JWG. 2007.** The cooler side of mycorrhizas: their occurrence and functioning at low temperatures. *Canadian Journal of Botany*. 85: 51-62.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998.** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396: 69-72.
- van der Heijden MGA, Scheublin TR. 2007.** Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytologist*. 174: 244-250.
- Varela L, Trejo D. 2001.** Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana*. 1:39-51.
- Wang YY, Vestberg M, Walker C, Hurme T, Zhang X, Lindström K. 2008.** Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza*. 18: 59-68.