

Ecología

Comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociada con agaves mezcaleros de Oaxaca y su relación con algunas propiedades edáficas

The community of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) associated with mezcal agaves from Oaxaca and its relationship with some soil characteristics

Irma Reyes-Jaramillo, Eduardo Chimal-Sánchez *, José Yabin Salmerón-Castro,
Nancy Vázquez-Pérez y Lucía Varela-Fregoso

Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco Núm. 186, Col. Vicentina, 09340 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: chimalse31@xanum.uam.mx (E. Chimal-Sánchez)

Recibido: 8 agosto 2018; aceptado: 7 marzo 2019

Resumen

El objetivo fue evaluar la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) asociada al suelo de *Agave angustifolia* y *Agave karwinskii*. Se establecieron 9 sitios (S1-S9) en valles centrales y Sierra Sur de Oaxaca, se recolectaron 27 muestras de suelo para extraer esporas de HMA, evaluar su abundancia y diversidad de especies para relacionarlas con propiedades del suelo mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC). La abundancia de esporas no varió entre sitios; pero la riqueza y diversidad fue mayor en el S4 (12 spp., $H' = 2.05$) en comparación con los S8 y S9 (5 spp., $H' = 1.1$). Cuarenta y ocho morfoespecies de HMA se registraron en el suelo de *A. angustifolia* y *A. karwinskii*, distribuidas en 15 géneros y 7 familias. Glomeraceae (37.5%), Gigasporaceae (27%) y Acaulosporaceae (20.8%) aportaron la mayor riqueza de especies de HMA. El ACC señaló que la textura, el pH, la concentración de Ca^{++} , Mg^{++} y K^{+} son variables del suelo con influencia en la estructura de la comunidad de HMA. En Oaxaca, *A. angustifolia* y *A. karwinskii* son reservorios de la diversidad taxonómica de HMA que aportaron 10 nuevos registros para el estado y 35.4% de los hongos reportados en los agaves podrían ser nuevas especies.

Palabras clave: *Agave karwinskii*; *Agave angustifolia*; Micorriza arbuscular; Biología del suelo; Ecosistemas semiáridos; pH

Abstract

The objective was to evaluate the community of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated with the soil of *Agave angustifolia* and *Agave karwinskii*. Nine sampling sites (S1-S9) were established in the Central Valleys

and Southern Mountains of Oaxaca, 27 soil samples were collected to extract AMF spores, evaluate their abundance and diversity of species to relate them with soil properties through a canonical correspondence analysis (ACC). The abundance of spores did not change between sites; but the richness and diversity were greater in S4 (12 spp., $H' = 2.05$) compared to S8 and S9 (5 spp., $H' = 1.1$). Forty-eight morphospecies of AMF were recorded in the soil of *A. angustifolia* and *A. karwinskii*, distributed in 15 genera and 7 families. Glomeraceae (37.5%), Gigasporaceae (27%) and Acaulosporaceae (20.8%) provided the greatest richness of AMF species. The ACC emphasized out that the texture, pH, concentration of Ca^{++} , Mg^{++} and K^+ are variables from soil with influence in the structure of the AMF community. In Oaxaca, *A. angustifolia* and *A. karwinskii* are reservoirs of the taxonomic diversity of AMF that contributed with 10 new records for the state, and 35.4% of the fungi reported in the agaves could be new species.

Keywords: *Agave karwinskii*; *Agave angustifolia*; Arbuscular mycorrhizae; Soil biology; Semiarid ecosystems; pH

Introducción

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son organismos del suelo de relevancia en el crecimiento y la nutrición de las plantas, ya que forman una asociación simbiótica mutualista (micorriza arbuscular) con las raíces de más del 80% de las familias vegetales (Brundrett, 2009); incluida Agavaceae (Camargo-Ricalde et al., 2003; García-Sánchez et al., 2008). Esta familia es endémica de América y una de las 10 familias de monocotiledóneas con mayor riqueza de especies en Oaxaca, México (García-Mendoza et al., 2004). Los HMA, al estar en simbiosis, ayudan a las plantas en la captación y absorción de nutrimentos escasos y poco móviles en el suelo como el fósforo, nitrógeno, cobre, zinc y hierro (Liu et al., 2000), y a cambio, reciben carbohidratos (Smith y Read, 2008) y lípidos indispensables para su crecimiento y funciones (Keymer et al., 2017). De esta manera, la micorriza arbuscular en los agaves puede ser crucial para su supervivencia y nutrición en los ecosistemas áridos y semiáridos en que habitan y se cultivan, ya que son ambientes que presentan altas temperaturas y suelos con poca disponibilidad de agua, fósforo y nitrógeno (Montaño et al., 2008).

La riqueza, diversidad y composición de especies de HMA tiene un impacto significativo en la productividad vegetal (Van Der Heijden et al., 1998); de esta manera, la inoculación de plantas de agaves con distintos HMA ha reportado un incremento: *i*) en el crecimiento de *A. angustifolia* (Robles-Martínez et al., 2013), *ii*) en el estatus nutrimental de fósforo y zinc en *A. deserti* (Cui y Nobel, 1992), *iii*) en la captación de CO_2 en *A. deserti* y *A. tequilana* (Cui y Nobel, 1992; Pimienta-Barrios et al., 2009); así como *iv*) una disminución en la severidad de marchites causada por *Fusarium oxisporum* en *A. cupreata* (Trinidad-Cruz, Quiñones-Aguilar y Rincón-Enríquez, 2017). Sin embargo, los efectos positivos de la micorriza arbuscular en el crecimiento, nutrición y salud de los agaves podría depender de las especies de HMA usadas como fuente de inóculo (Trinidad-Cruz,

Quiñones-Aguilar y Rincón-Enríquez, 2017a), ya que los HMA presentan diferentes estrategias de colonización y una amplia diversidad funcional (Hart y Reader, 2002; Maherali y Klironomos, 2007).

Debido a la importancia de los HMA se han realizado estudios enfocados a determinar la riqueza de especies en agaves mezcaleros como *A. angustifolia* en Sonora (Ocho-Meza et al., 2009); *A. cupreata* y *A. inaequidens* en Michoacán (Quiñones-Aguilar et al., 2016; Trinidad-Cruz, Quiñones-Aguilar, Hernández-Cuevas et al., 2017); *A. karwinskii*, *A. marmorata* y *A. potatorum* en la región semiárida de los valles centrales (Carballar-Hernández, 2009; Carballar-Hernández et al., 2013) y *A. potatorum* en la región mixteca de Oaxaca (Hernández-Morales et al., 2014). Recientemente, Chimal-Sánchez et al. (2018) reportaron 4 nuevos registros de HMA para México, *Acaulospora minuta*, *A. papillosa*, *A. reducta* y *Paraglomus bolivianum* asociados con *A. karwinskii* y *A. angustifolia*. En conjunto, estos estudios han reportado una amplia riqueza de especies de HMA, principalmente de las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae en agaves mezcaleros; sin embargo, no se ha explorado si esto tiene una relación con las propiedades del suelo en donde crecen y se cultivan (Carballar-Hernández, 2009; Carballar-Hernández et al., 2013; Hernández-Morales et al., 2014; Ochoa-Meza et al., 2009; Trinidad-Cruz, Quiñones-Aguilar, Hernández-Cuevas et al., 2017); aspectos que son cruciales para la selección de especies de HMA eficientes bajo determinadas condiciones edáficas.

La producción del mezcal es una actividad agroindustrial de relevancia en Oaxaca y los pobladores emplean por lo menos 8 especies de agaves con diversos tipos de manejo. *Agave angustifolia* Haw., es la más cultivada; mientras que especies silvestres como *A. karwinskii* Zucc., *A. marmorata* Roehl., *A. rhodacantha* Trel., *A. potatorum* Zucc. y *A. seemanniana* Jacobi, se usan también para producirlo de forma artesanal, pero su explotación y extracción de los ecosistemas naturales sin un plan de propagación y conservación las pone en

riesgo (Espinoza et al., 2002; García-Mendoza et al., 2004, 2017) junto con sus comunidades de HMA. Por lo cual, los objetivos de este trabajo fueron evaluar la riqueza, diversidad y composición de especies de HMA en *Agave angustifolia* y *A. karwinskii*, y explorar su relación con algunas propiedades del suelo en 9 sitios ubicados en los valles centrales y Sierra Sur de Oaxaca, México. Nuestra hipótesis plantea que, si los sitios de estudio donde crecen los agaves mezcaleros difieren en propiedades físicas y químicas del suelo, entonces, las condiciones edáficas podrían tener influencia en la estructura de la comunidad de HMA asociada.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en las regiones de los valles centrales y de la Sierra Sur de Oaxaca que pertenecen a la provincia biogeográfica Sierra Madre del Sur. Su geología es compleja con materiales rocosos de origen ígneo, metamórfico y sedimentario de los periodos Terciario y Cuaternario. El clima es semiseco cálido a semicálido

(BSh) con lluvias en verano. Los suelos son Regosoles y Leptosoles; aunque también se presentan Calcisoles y Phaeozems. Los tipos de vegetación corresponden a selva baja caducifolia y matorral xerófilo que se encuentran fuertemente alterados y fragmentados por las actividades agropecuarias, por lo que solo hay fragmentos de estos 2 tipos de vegetación en las áreas de estudio (INEGI, 2010).

Durante la temporada de secas (enero, 2016), un total de 27 muestras de suelo rizosférico se recolectaron de *A. angustifolia* y de *A. karwinskii* a lo largo de 9 sitios de muestreo (S), 15 muestras en los valles centrales (S1 a S5) y 12 en la Sierra Sur (S6 a S9) de Oaxaca (tabla 1). Cada muestra consistió de 600 g de suelo recolectado en la base de *A. karwinskii* o *A. angustifolia* a una profundidad de 0 a 20 cm. Las muestras se colocaron en bolsas de polietileno etiquetadas para su traslado al Laboratorio de Edafología de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa.

Para no subestimar los valores de riqueza de especies y realizar una corroboración taxonómica, se establecieron

Tabla 1

Características de los sitios de recolecta de suelo asociado a *Agave angustifolia* y *Agave karwinskii* en los valles centrales (S1-S5) y en la Sierra Sur (S6-S9) de Oaxaca, México

Sitio	Coordenadas	Altitud (m)	Especie vegetal	Características del sitio
S1, San Pedro Totolapan	16°40'58" N 96°18'23" O	940	<i>Agave karwinskii</i> (Cuishe*)	Matorral xerófilo semiconservado con poblaciones silvestres de agave
S2, km 50 Carretera Oaxaca-Ejutla	16°38'31" N 96°44'04.2" O	1,508	<i>Agave angustifolia</i> (Espadín)	Zona de cultivo abandonada con algunos individuos de <i>A. angustifolia</i>
S3, San Agustín Amatengo	16°31'05.8" N 96°47'08.2" O	1,387	<i>Agave karwinskii</i> (San Martín*)	Vegetación secundaria con poblaciones manejadas de agave
S4, San Agustín Amatengo	16°31'05.8" N 96°47'08.2" O	1,387	<i>Agave karwinskii</i> (Tobasiche*)	Vegetación secundaria con poblaciones de agave, cercas vivas para delimitar terrenos
S5, km 89 carretera Ejutla-Miahuatlán	16°22'23.1" N 96°39'07.6" O	1,518	<i>Agave karwinskii</i> (Bicuishe*)	Sitio perturbado con pastoreo evidente y con poblaciones toleradas de agave
S6, San Luis Amatlán, Miahuatlán	16°22'28.7" N 96°39'11.1" O	1,525	<i>Agave karwinskii</i> (Madrecuishe*)	Matorral xerófilo semiconservado con acacias, leucaenas (guajes), opuntias y poblaciones de agaves en cercos vivos
S7, San Luis Amatlán, Miahuatlán	16°22'28.7" N 96°39'11.1" O	1,525	<i>Agave angustifolia</i> (Espadín)	Matorral xerófilo alterado con poblaciones de acacias, guajes y agaves cultivados
S8, San Luis Amatlán, Miahuatlán	16°22'23.4" N 96°28'39.9" O	1,555	<i>Agave karwinskii</i> (Bicuishe*)	Matorral xerófilo y selva baja caducifolia semiconservada con leguminosas espinosas, pastos y agaves silvestres
S9, San Luis Amatlán, Miahuatlán	16°22'23.4" N 96°28'39.9" O	1,555	<i>Agave karwinskii</i> Zucc. (Madrecuishe*)	Matorral xerófilo y selva baja caducifolia semiconservada con leguminosas, gramíneas y agaves silvestres

*Según la localidad, los pobladores nombran y conocen a *Agave karwinskii* como agave cuishe, San Martín, tobasiche en los valles centrales, y bicuishe o madrecuishe en la Sierra Sur. Mientras que al *Agave angustifolia* se le conoce en Oaxaca y otros estados como agave espadín.

macetas de propagación de los HMA con el suelo rizosférico recolectado (500 g × maceta), las cuales se mantuvieron en condiciones de invernadero de acuerdo con Stutz y Morton (1996). Se usó maíz (*Zea mays*) y la leguminosa *Leucaena* sp. (guaje) como plantas hospederas. El período de propagación fue de 6 meses, durante los cuales, las macetas se regaron con agua destilada cada tercer día y al final de la propagación se dejaron secar para favorecer la formación de esporas por los HMA.

La extracción de esporas se realizó con 100 g de suelo seco por muestra con el método de tamizado en húmedo y decantación propuesto por Gerdemann y Nicolson (1963). Posteriormente, para separar las esporas del material mineral y orgánico del suelo, se hizo una centrifugación en una solución de sacarosa al 60%. Por medio del microscopio estereoscópico se separaron los morfotipos de las esporas de los HMA y se contabilizaron para obtener la abundancia relativa y la abundancia total. Posteriormente se hicieron preparaciones permanentes con alcohol polivinílico-lacto-glicerol (PVLG) y PVLG con reactivo de Melzer en proporción 1:1 (INVAM, 2017).

Las esporas de HMA se analizaron con un microscopio con contraste de interferencia de Nomarski Olympus BX41 equipado con una cámara Olympus C5060. La determinación taxonómica de las especies de HMA se basó en el reconocimiento, comparación y contraste de los caracteres morfológicos como color, tamaño, presencia/ausencia y tipo de hifa, así como de las capas que constituyen la pared de las esporas, y la reacción de las capas al reactivo de Melzer. Las esporas se midieron y su color se obtuvo con base en la carta de colores del INVAM. Esta información se contrastó con las descripciones de las especies de Glomeromycota conocidas y disponibles en los enlaces web: <http://www.amf-phylogeny.com/> (Schüßler, 2017), <http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/Taxonomy.html> (Blaszkowski, 2017) y en <http://invam.caf.wvu.edu/> (INVAM, 2017). Las preparaciones permanentes con las esporas de HMA se depositaron en el Laboratorio de Edafología de la UAM-I y están disponibles para su consulta.

Para evaluar diferencias en la comunidad de HMA entre los sitios de muestreo, se usaron diferentes estimadores que se calcularon con los programas Paleontological Statistics (Hammer et al., 2001) y Estimate S (Colwell, 2017). La riqueza de especies de HMA se determinó por un conteo directo del número de especies por muestra; mientras que la diversidad de especies fue estimada mediante el índice de Shannon-Wiener ($H' = -\sum p_i \log p_i$), en donde p_i es la abundancia relativa (esporas) de la i -ésima especie de HMA. La similitud de las comunidades de HMA entre sitios de muestreo y regiones se comparó con el índice de similitud de Bray-Curtis, el cual refleja el grado de

cambio o reemplazo de especies entre ellas, tomando en cuenta datos cuantitativos de la abundancia relativa de las especies. Para evaluar el esfuerzo de muestreo se generaron curvas de acumulación de especies y con el estimador de jackknife de primer orden se calculó el número de especies de HMA esperadas. Por último, la frecuencia de ocurrencia (FO) se calculó como el número de muestras con el cual las esporas de una especie de HMA en particular se recuperaron y esta FO se expresó como un porcentaje (Moreno, 2001; Quinn y Keough, 2010).

Del suelo rizosférico recolectado en *A. angustifolia* y *A. karwinskii*, se practicaron los siguientes análisis físicos y químicos para caracterizar el ambiente edáfico natural donde crecen estos agaves y su comunidad de HMA: 1) pH, por medio de un potenciómetro en una relación 1:2.5 tanto en agua desionizada (acidez actual) como en solución salina de cloruro de potasio (KCl) 1N, pH 7 (acidez potencial); 2) textura, por el método de Bouyoucos; 3) materia orgánica (MOS), por combustión húmeda con el método de Walkley y Black; 4) fósforo disponible, por el método de Olsen (Van Reeuwijk, 2002), y 5) bases extraíbles de calcio (Ca^{++}), magnesio (Mg^{++}), sodio (Na^+) y potasio (K^+) que se extrajeron del suelo con una solución de acetato de amonio 1N pH 7 y posteriormente, el calcio y magnesio se valoraron por el método de Versenato (EDTA); el sodio y potasio se determinaron por flamometría de emisión (Jackson, 1976; Van Reeuwijk, 1999).

Por medio de un análisis de varianza (Anova), se analizaron y compararon los valores promedios de la abundancia de esporas, riqueza y diversidad de especies de HMA, pH, MOS, PO_4 , Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ y K^+ entre sitios de muestreo y entre las 2 regiones estudiadas. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad de los datos y/o igualdad de varianza se analizaron con una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis; todos a un nivel de $p \leq 0.05$. Por medio de un análisis de correspondencia canónica (ACC) se exploró la relación entre las variables del suelo de los agaves con la composición de especies de HMA. Los análisis estadísticos se realizaron con el software NCSS versión 7.1.18 (Hintze, 2007) y el ACC con el software XLSTAT versión 19.7 de prueba (XLSTAT-Addinsoft, 2017).

Resultados

Los 9 sitios de muestreo presentaron una textura gruesa, franco-arenosa predominando los porcentajes de arena mayores a 57% y bajos en arcilla (4.4% a 18.6%). El pH actual del suelo varió de neutro en los S2 y S3 hasta ligeramente alcalino en los sitios restantes; mientras que el pH potencial del suelo varió de ligeramente ácido

(S1, S2 y S3) a neutro (S4, S5 y S8) hasta ligeramente alcalino (S6, S7 y S9). Con relación al contenido de MOS, son medianamente ricos (S1 a S4) a ricos (S5 a S9); sin embargo, son muy pobres en fósforo disponible (< 4.2 mg kg⁻¹). Las bases extraíbles presentaron alto contenido de

calcio y magnesio, y muy bajo en sodio; mientras que el potasio varió de bajo en el S3 y S4, intermedio en S1, S5, S6 y S7 hasta alto en los S2, S8 y S9. En el Anova sólo se detectaron diferencias significativas en el pH potencial y en las bases extraíbles Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ y K⁺ (tabla 2).

Tabla 2

Propiedades físicas y químicas del suelo en *Agave angustifolia* (A.a) y *Agave karwinskii* (A.k) de 9 sitios de muestreo en los valles centrales (S1 a S5) y en la Sierra Sur de Oaxaca (S6 a S9), México.

Sitio	Color del suelo		Clase textural y (%) de arena limo arcilla	pH H ₂ O (1:2.5)	pH KCl (1:2.5)	MOS (%)	PO ₄ mg kg ⁻¹	Ca ⁺⁺ Mg ⁺⁺ K ⁺ Na ⁺ (cmoles ₍₊₎ kg ⁻¹)			
	seco	húmedo									
S1 A.k	10YR 4/4 pardo-amarillo obscuro	10YR 3/3 pardo-oscuro	Franco arenoso 66 27.6 6.4	7.52	6.25 a,b	2.68	4.0	21.2 a,b	16.5 a	0.450b	0.187
S2 A.a	10YR 5/3 pardo	10YR 3/2 pardo grisáceo muy obscuro	Franco arenoso 63.4 20.2 16.4	7.19	5.90 b,c	2.16	0.8	28.7 a,b	6.7 b	0.650a,b	0.188
S3 A.k	7.5YR 4/4 a 10YR 5/4 pardo a pardo-amarillo	10YR 2/2 pardo muy obscuro	Arenoso franco 79.2 16.4 4.4	7.28	6.05 b,c	3.26	0.7	15.0 b,c	7.5 b	0.292b,c	0.144
S4 A.k	2.5YR 6/3 a 10YR 5/4 pardo rojizo a pardo-amarillo	10YR 3/4 a 10YR 3/3 pardo-amarillo obscuro a pardo obscuro	Franco arenoso 63.2 18.2 18.4	7.86	6.98 a,b	2.51	0.47	22.1 a,b	4.5 b	0.242b,c	0.173
S5 A.k	10YR 5/3 pardo	10YR 3/2 pardo grisáceo muy obscuro	Franco arenoso 61.2 26.4 12.4	8.06	7.37 a,b	4.35	0.53	34.4 a,b	4.6 b	0.408b	0.159
S6 A.a	10YR 5/1 gris	10YR 3/1 gris muy obscuro	Franco arenoso 57.6 26 16.4	8.02	7.69 a	5.72	1.2	28.5 a,b	7.9 b	0.433b	0.130
S7 A.k	10YR 6/1 gris	10YR 3/2 pardo grisáceo muy obscuro	Franco arenoso 57.2 38.2 4.6	8.04	7.64 a	4.78	2.0	33.2 a,b	8.5 b	0.475b	0.115
S8 A.k	10YR 5/3 pardo	10YR 3/2 pardo grisáceo muy obscuro	Franco arenoso 59.4 30.2 10.4	7.96	7.32 a,b	5.4	4.2	37.4 a	8.6 b	0.700a,b	0.173
S9 A.k	10YR 5/4 pardo-amarillo	10YR 3/3 pardo obscuro	Franco arenoso 69.6 20 10.4	8.00	7.42 a,b	4.09	0.25	32.0 a	6.3 b	0.692a,b	0.159
Anova, valores de "F"				12.35	4.57	1.07	1.00	3.77	5.87	3.05	2.25
Valor de probabilidad "p", * significativo				0.136	0.0035*	0.42	0.4692	0.0092*	0.001*	0.0237*	0.0735

En cada columna, distintas letras indican diferencias significativas de acuerdo al análisis de varianza (Anova) y a la prueba mínima de diferencia significativa de Tukey-Kramer, ambas pruebas a un nivel de 0.05. Columnas sin letras = no hubo diferencias significativas entre sitios.

El Anova mostró diferencias en algunas propiedades del suelo entre la región de los valles centrales y de la Sierra Sur. Aunque el pH actual no varió entre las regiones ($H = 1.2, p = 0.272$), en los valles centrales el suelo tuvo un pH potencial tendiente a la acidez con relación a la Sierra Sur que presentó un pH ligeramente alcalino ($H = 10.21, p = 0.0013$). En comparación con los valles centrales, en la Sierra Sur el suelo presentó mayor porcentaje de MOS (2.99% vs. 5.0%; $F = 6.8, p = 0.014$) y más concentración de las bases intercambiables K^+ (0.40 vs. 0.57 $cmoles_{(+)}$ Kg^{-1} ; $F = 4.74, p = 0.039$) y Ca^{++} (24.3 vs. 32.8 $cmoles_{(+)}$ Kg^{-1} ; $F = 7.74, p = 0.010$).

Un total de 48 morfoespecies de HMA fueron registradas en el suelo de *A. angustifolia* y de *A. karwinskii* en los 9 sitios de muestreo, de las cuales 31 fueron determinadas a nivel de especie y las 17 restantes no fue posible asignarlas a especies de Glomeromycota descritas; sin embargo, con base en las características morfológicas de las esporas fue posible su determinación hasta género (tabla 3). Así, las especies pertenecen a 15 diferentes géneros de 7 familias, de las cuales, Glomeraceae, Gigasporaceae y Acaulosporaceae fueron las más representativas y aportaron el 37.5%, 27% y el 20.8% de la riqueza de especies de HMA respectivamente, mientras

que las familias Diversisporaceae, Claroideoglomeraceae, Paraglomeraceae y Entrophosporaceae contribuyeron con el 14.7% restante de la riqueza.

En el suelo de *A. karwinskii* y *A. angustifolia* de los 5 sitios en los valles centrales, se registraron 41 de las 48 morfoespecies de HMA, de las cuales 16 fueron exclusivas de esta región; entre ellas *Acaulospora minuta*, *A. rehmi*, *A. reducta*, *Cetraspora pellucida*, *Scutellospora calospora*, *Paraglomus bolivianum*, entre otras (tabla 3). Mientras que en el suelo de *A. karwinskii* y *A. angustifolia*, en los 4 sitios de la Sierra Sur se detectaron 32 de las 48 morfoespecies de HMA, con solo 7 especies exclusivas como: *Funneliformis* aff. *caledonium*, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Racocetra gregaria*, *Scutellospora* sp. 2, *Scutellospora* sp. 3 y *Septoglomus* sp. 2 (tabla 3). De esta manera, se tuvo como resultado que 52% de las especies de HMA son comunes entre la región de los valles centrales y la región de la Sierra Sur de Oaxaca. *Acaulospora rehmi*, *A. scrobiculata*, *Diversispora spurca*, *Glomus halonatum* y *Septoglomus* sp. 1 fueron las especies con mayor frecuencia de ocurrencia (> 50%) en los valles centrales; por el contrario, en la Sierra Sur sólo fueron *G. halonatum* y *D. spurca* (> 50%).

Tabla 3

Riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en los agaves mezcaleros *A. angustifolia* y *Agave karwinskii*, en 9 sitios de recolecta en la región de los valles centrales y de la Sierra Sur de Oaxaca, México. Nuevos registros para Oaxaca*.

Especies de HMA	Frecuencia de ocurrencia (%)										
	Valles centrales					Sierra Sur					
	S1	S2	S3	S4	S5	Promedio	S6	S7	S8	S9	Promedio
<i>Acaulospora minuta</i>	0	0	33	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora papillosa</i>	0	66	33	0	0	19.8	33	0	0	0	8.2
<i>Acaulospora rehmi</i>	0	100	100	66	0	53.2	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	0	100	66	66	100	66.4	33	0	0	0	8.2
<i>Acaulospora reducta</i>	0	0	33	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 1 (ornamentada)	0	0	33	33	0	13.2	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 3 (aff. <i>mellea</i>)	0	33	0	0	0	6.6	33	0	0	0	8.2
<i>Acaulospora</i> sp. 4 (aff. <i>tortuosa</i>)	0	33	0	0	0	6.6	0	0	33	0	6.6
<i>Acaulospora</i> sp. 5 (paredes gruesas)	33	0	33	33	33	26.4	33	33	33	33	33
<i>Acaulospora spinosa</i>	0	0	33	66	100	39.8	33	100	0	0	33.2
<i>Claroideoglomus claroideum</i>	66	33	0	66	33	39.6	0	66	0	33	25
<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	33	0	33	0	0	13.2	0	0	0	0	0

Tabla 3
 Continuación

Especies de HMA	Frecuencia de ocurrencia (%)										
	Valles centrales					Sierra Sur					
	S1	S2	S3	S4	S5	Promedio	S6	S7	S8	S9	Promedio
<i>Diversispora spurca</i>	100	66	66	66	33	66.2	100	100	0	0	50
<i>Diversispora trimurales*</i>	0	0	0	33	0	6.6	0	0	33	0	6.6
<i>Cetraspora pellucida</i>	0	0	66	0	0	13.2	0	0	0	0	0
<i>Dentiscutata cerradensis*</i>	0	0	0	33	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Dentiscutata scutata*</i>	0	0	33	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Gigaspora candida*</i>	33	0	0	33	0	13.2	33	33	0	0	16.5
<i>Gigaspora gigantea</i>	0	0	66	66	0	26.4	66	0	0	0	16.5
<i>Racocetra fulgida*</i>	33	0	66	33	0	26.4	0	33	0	0	8.2
<i>Racocetra gregaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	8.2
<i>Racocetra</i> sp. 1 (ornamentada)	0	0	66	0	0	13.2	0	0	0	0	0
<i>Racocetra persica*</i>	33	0	0	66	0	20	0	0	0	0	0
<i>Scutellospora calospora</i>	0	0	33	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Scutellospora</i> sp. 1	0	0	0	66	0	13.2	0	33	0	0	8.2
<i>Scutellospora</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	100	33	0	0	33.2
<i>Scutellospora</i> sp. 3	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	8.2
<i>Funneliformis mosseae</i>	0	66	33	0	66	33	100	66	0	0	41.5
<i>Funneliformis</i> aff. <i>geosporum</i>	66	0	33	33	0	26.4	66	0	66	0	33
<i>Funneliformis</i> aff. <i>caledonium*</i>	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	8.2
<i>Glomus halonatatum*</i>	33	100	100	100	100	86.6	0	33	100	100	58.2
<i>Glomus</i> sp. 1	33	0	0	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 2	0	33	0	0	0	6.6	0	0	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 3	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	8.2
<i>Glomus</i> sp. 4 (esporocarpo)	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	8.2
<i>Glomus</i> sp. 5	33	33	0	0	0	13.2	0	33	0	33	16.5
<i>Glomus macrocarpum</i>	0	33	0	0	0	6.6	0	0	33	33	16.5
<i>Rhizoglomus intraradices</i>	33	0	0	33	0	13.2	0	0	0	33	8.2
<i>Sclerocystis clavispora</i>	0	33	33	0	0	13.2	0	0	0	0	0
<i>Sclerocystis</i> <i>liquidambaris*</i>	33	0	33	33	33	26.4	0	0	0	33	8.2
<i>Sclerocystis rubiformis</i>	0	66	66	100	0	46.5	0	0	100	100	50
<i>Sclerocystis sinuosa</i>	66	33	0	33	0	26.4	0	33	0	0	8.2
<i>Septoglomus constrictum</i>	0	0	0	33	0	6.6	66	33	0	0	25
<i>Septoglomus</i> sp. 1	66	33	33	100	66	59.6	100	66	33	100	75
<i>Septoglomus</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	8.2
<i>Paraglomus bolivianum</i>	66	33	0	0	0	20	0	0	0	0	0
<i>Entrophospora infrequens</i>	0	100	0	0	33	26.6	0	0	33	0	8.2

Tabla 3
 Continuación

Especies de HMA	Frecuencia de ocurrencia (%)										
	Valles centrales					Sierra Sur					
	S1	S2	S3	S4	S5	Promedio	S6	S7	S8	S9	Promedio
<i>Entrophospora baltica</i> *	0	0	66	0	0	13.2	0	0	0	0	0
Riqueza de especies total = 48	Valores promedios										
Abundancia de esporas (Anova F = 1.23, p = 0.33)	232	112	153	115	108	144	127	171	45	170	128.3
Riqueza de especies promedio (Anova F = 3.73, p = 0.0097)	7.7ab	9.7ab	12a	12a	6ab	9.5	8.3ab	8.3ab	5b	5b	6.6
Índice diversidad Shannon-Wiener (Anova F = 3.93, p = 0.0075)	1.03b	1.74ab	1.91ab	2.05a	1.43ab	1.6	1.66ab	1.31ab	1.14ab	1.11b	1.3

La abundancia de esporas no varió significativamente entre los 9 sitios de muestreo ($F = 1.23$; $p = 0.33$), ni entre las regiones ($F = 0.21$, $p = 0.64$) de los valles centrales y la Sierra Sur (144 esporas 100 g⁻¹ suelo vs. 128.6 esporas). La riqueza de especies de HMA fue mayor en los S3 y S4 (12 spp. c/u) con relación a los sitios S8 y S9 (5 spp. c/u) que presentaron la menor riqueza ($F = 3.73$, $p = 0.0097$; tabla 3). Así, la región de los valles centrales, en promedio, tuvo más riqueza de especies de HMA (9.47 spp.) con relación a la Sierra Sur (6.67 spp.; $F = 5.93$, $p = 0.0223$). El mayor valor del índice de diversidad de Shannon-Wiener se registró en el S4 ($H' = 2.05$) con relación a los sitios S9 ($H' = 1.11$) y S1 ($H' = 1.03$) que tuvieron los valores más bajos de diversidad ($F = 3.93$, $p = 0.0075$); sin embargo, en promedio los índices de diversidad no presentaron diferencias ($F = 4.01$, $p = 0.0562$) entre la región de los valles centrales ($H' = 1.63$) y la región de la Sierra Sur ($H' = 1.30$; tabla 3).

El análisis de similitud, mediante el índice de Bray-Curtis, indicó que la composición de especies de HMA entre los sitios de muestreo difiere en más de 50%. Los sitios S4 y S5 fueron los únicos que presentaron un valor mayor al 60% de similitud. El análisis no formó grupos en función de la especie de agave (*A. angustifolia* vs. *A. karwinskii*); ni en función de la región estudiada (valles centrales S1-S5 vs. Sierra Sur S6-S9) como puede observarse en la figura 1.

Esfuerzo de muestreo y estimador jackknife. Las curvas del esfuerzo de muestreo no alcanzaron una asíntota horizontal después de 15, 12 y 27 muestras de

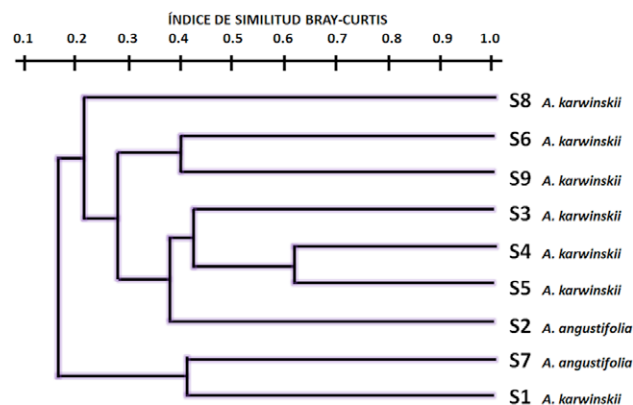


Figura 1. Dendrograma que muestra la similitud en la composición de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en *Agave angustifolia* y *A. karwinskii* en los valles centrales (S1-S5) y Sierra Sur (S6-S9) de Oaxaca, México.

suelo analizadas en los valles centrales, Sierra Sur y en ambas regiones (fig. 2), respectivamente. Con base en el estimador jackknife, el número de especies de HMA esperada son 52.2 para la región de los valles centrales, 47.6 en la Sierra Sur y de 60.5 para ambas regiones de Oaxaca (fig. 2).

El análisis de correspondencia canónica explicó 40.36% de la varianza y la prueba de permutación ($n = 500$; $Pseudo F = 1.18$, $p = 0.056$) indicó que con 94% de confianza existe una relación lineal entre las variables de riqueza y composición de especies de HMA con algunas

propiedades del suelo (fig. 3). Las propiedades del suelo de mayor relación con el eje 1 fueron el pH (0.884), el porcentaje de limo (-0.607), arena (0.419) y arcilla (0.254); mientras que con el eje 2 fueron las bases extraíbles Mg⁺⁺ (0.978); Ca⁺⁺ (0.754) y K⁺ (-0.467). La riqueza de especies se relacionó con el eje 2 (-0.220) y solo tuvo una correlación negativa significativa con la concentración de Ca⁺⁺ (-0.386).

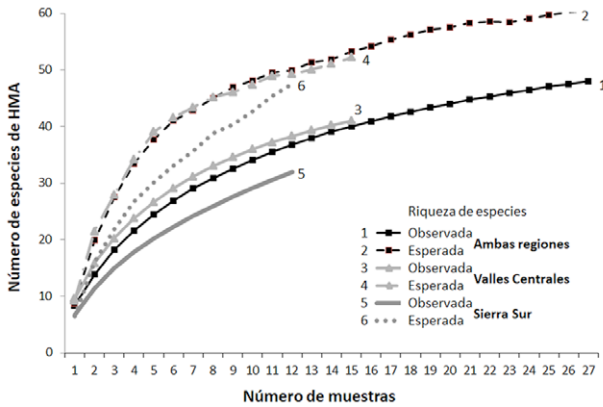


Figura 2. Curvas de esfuerzo de muestreo y del estimador de jackknife de primer orden para la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) asociadas con *A. angustifolia* y *A. karwinskii* en los valles centrales y Sierra Sur de Oaxaca, México.

En cuanto a la composición de especies de HMA, algunas de éstas presentaron una correlación negativa significativa ($p < 0.05$) con el pH como *Acaulospora papillosa* (-0.462), *Racocetra* sp. 1 (-0.509), *Paraglomus bolivianum* (-0.537); con el Ca⁺⁺ *Acaulospora* sp. 1 (-0.492), *Racocetra fulgida* (-0.413), *R.* sp. 1 (-0.471), *R. persica* (-0.404); con el porcentaje de limo *Glomus halonatatum* (-0.435), *Sclerocystis rubiformis* (-0.467) y *Acaulospora rehmsii* (-0.514). Por el contrario, otras especies registraron una correlación positiva significativa con la concentración de K⁺ con *Acaulospora* sp. 4 (0.570); el Mg⁺⁺ con *Claroideoglomus claroideum* (0.403), *C. etunicatum* (0.429), *P. bolivianum* (0.392), *Rhizoglomus intraradices* (0.4); el porcentaje de arcilla en *A. scrobiculata* y de arena con *Acaulospora minuta* (0.454), *A. rehmsii* (0.566), *A. reducta* (0.454), *Entrophospora baltica* (0.503) y *Cetranspora pellucida* (0.598).

Discusión

De acuerdo con los resultados obtenidos, *Agave angustifolia* y *A. karwinskii* son especies de agaves mezcaleros que en los valles centrales y en la Sierra Sur de Oaxaca presentaron en su suelo rizosférico una amplia diversidad taxonómica de HMA con 48 morfoespecies registradas; además, 35.4% de las especies no corresponden con especies ya descritas (tabla 3; fig. 4).

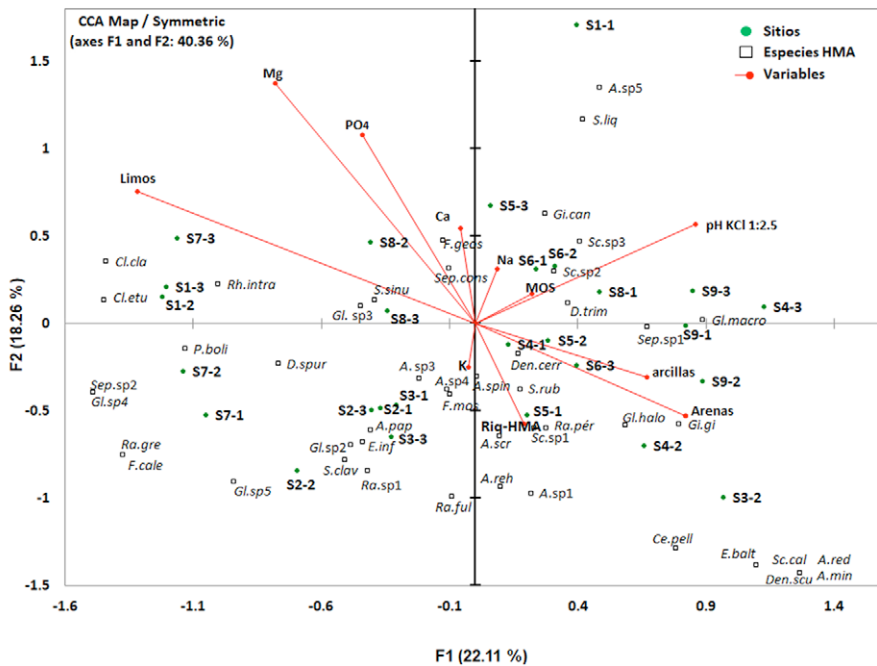


Figura 3. Análisis de correspondencia canónica que muestra la relación entre la composición de especies de hongos micorrizógenos arbusculares asociados a *Agave karwinskii* y *A. angustifolia* con las propiedades del suelo en 9 sitios (S) de muestreo en los valles centrales (S1-S5) y en la Sierra Sur (S6-S9) de Oaxaca, México.

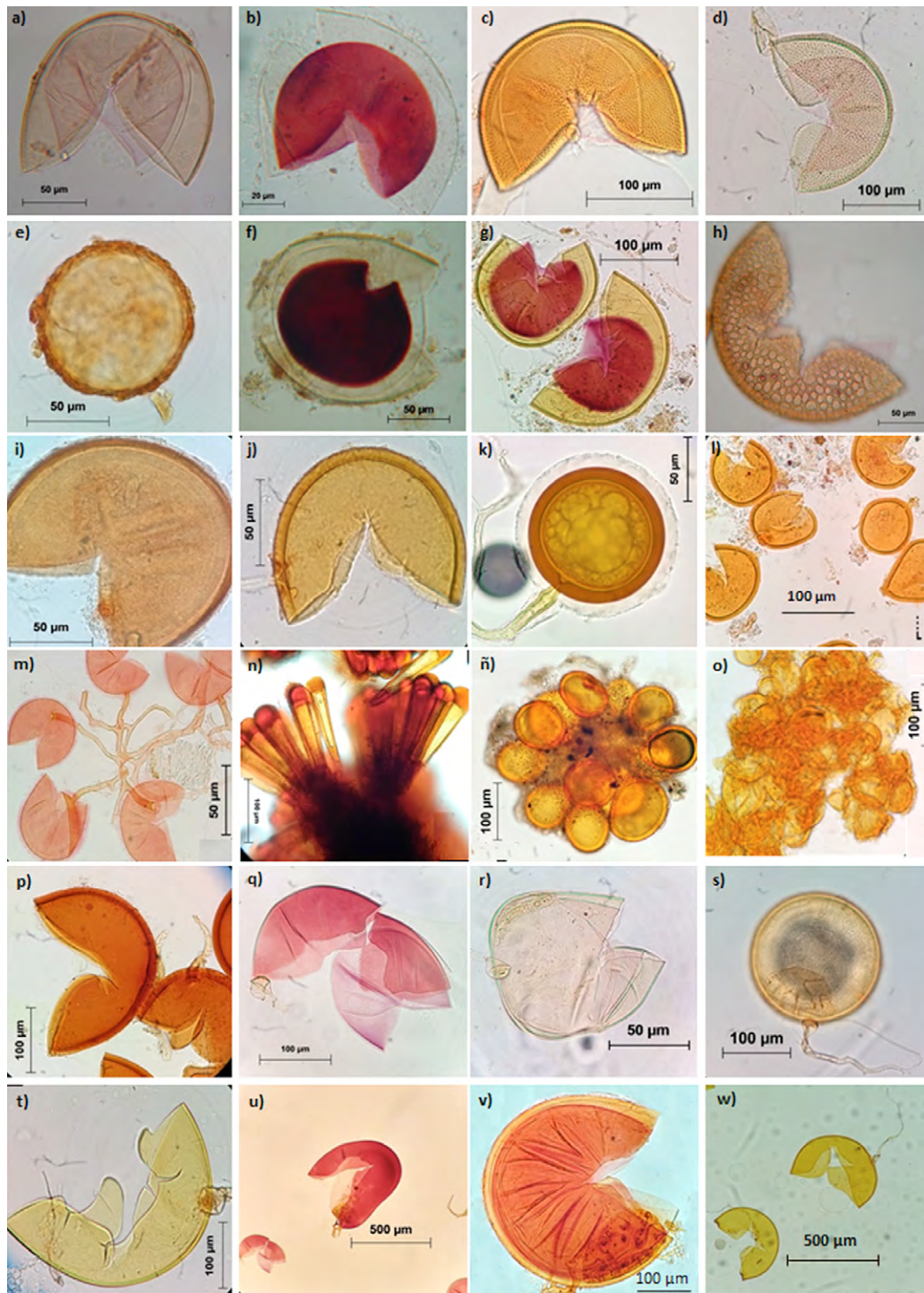


Figura 4. Muestra de la diversidad taxonómica de hongos micorrizógenos arbusculares asociada a los agaves mezcaleros, *A. angustifolia* y *A. karwinskii*, en los valles centrales y en la Sierra Sur de Oaxaca. a) *Acaulospora minuta*. b) *A. papillosa*. c) *A. rehmi*. d) *A. scrobiculata*. e) *Acaulospora* sp. 4. f) *Acaulospora* sp. 1. g) *A. spinosa*. h) *A. reducta*. i) *Entrophospora infrequens*. j) *Claroideoglossum claroideum*. k) *Glomus halonatum*. l) *Gl. macrocarpum*. m) *Rhizoglossum intraradices*. n) *Sclerocystis clavispora*. ñ) *S. rubiformis*. o) *S. sinuosa*. p) *Septoglossum* sp. 1. q) *Cetraspora pellucida*. r) *Scutellospora calospora*. s) *Racocetra persica*. t) *Racocetra fulgida*. u) *Denticutata scutata*. v) *Scutellospora* sp. 2. w) *Gigaspora gigantea*.

Lo anterior coincide con la mayoría de los estudios sobre la riqueza de HMA en México, en donde casi 50% de los hongos registrados de diversos ecosistemas del país, no corresponde con especies de Glomeromycota reconocidas internacionalmente; lo cual sugiere que México (Montaño et al., 2012) y en particular Oaxaca, podría considerarse un reservorio de diversidad de éstos microorganismos simbióticos.

El análisis de la diversidad taxonómica de HMA en *A. angustifolia* y *A. karwinskii* aportó 10 nuevos registros de HMA para Oaxaca (tabla 3); algunas con escasos registros como *Entrophospora báltica*, que solo se ha reportado de zonas tropicales húmedas en cultivos de maíz criollo dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz (Trejo et al., 2013); *Diversispora trimurales*, *Gigaspora candida* en ecosistemas semiáridos de Puebla que pertenecen a la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Chimal-Sánchez et al., 2016) y agroecosistemas cultivados con chile poblano (Carballar-Hernández et al., 2017) o *Glomus halonatum* de pastizales inducidos en el trópico húmedo de Veracruz (Rose y Trappe, 1980). De esta manera, Oaxaca contaría con una riqueza aproximada de 55 especies de HMA (Álvarez-Lopezello et al., 2018; Bautista-Cruz et al., 2014; Carballar-Hernández, 2009; Chimal-Sánchez et al., 2018; Guadarrama-Chávez et al., 2007) lo que representa 37% de los HMA reportados para México, considerando que 148 especies de HMA están presentes en los ecosistemas terrestres de México (Alarcón et al., 2012; Chimal-Sánchez et al., 2018; Montaño et al., 2012).

Considerando el bajo porcentaje (3.4%) de las Agavaceae de Oaxaca analizadas, es sobresaliente la riqueza de especies de HMA (48 spp.) presentes en la temporada de secas, si se compara con las 20 morfoespecies determinadas durante las temporadas de lluvias y secas en poblaciones silvestres de *A. potatorum* en valles centrales de Oaxaca (Carballar-Hernández et al., 2013); así como con las 32 morfoespecies en *A. angustifolia* en la sierra de Sonora (Ochoa-Meza et al., 2009) o bien los 38 HMA en *A. cupreata* de zonas mezcaleras de Michoacán (Trinidad-Cruz, Quiñones-Aguilar, Hernández-Cuevas et al., 2017). Aunque los resultados de esta investigación coinciden en que la comunidad de HMA en agaves mezcaleros está representada en mayor proporción por miembros de las familias Glomeraceae y Acaulosporaceae, *A. angustifolia* y *A. karwinskii* también mostraron una representación importante de HMA de la familia Gigasporaceae (27%) (tabla 3) como se ha reportado en otros ecosistemas áridos y semiáridos de México (Chimal-Sánchez et al., 2015) y EUA (Chaudhary et al., 2014).

La abundancia de esporas de HMA no varió entre sitios de muestreo ni entre las regiones de los valles centrales

y la Sierra Sur (tabla 3). Los valores superaron las 100 esporas por cada 100 g de suelo seco y contrastaron con la baja abundancia encontrada en los ecosistemas áridos y semiáridos (Stutz y Morton, 1996; Stutz et al., 2000; Whitcomb y Stutz, 2007). Camargo-Ricalde et al. (2003), en el valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca, encontraron que algunas leguminosas del género *Mimosa* L. pueden actuar como reservorios de esporas de HMA. Por otra parte, Álvarez-Lopezello et al. (2018) reportaron 23 especies de HMA en 8 pastizales de *Brachiaria brizantha* Stapf (Poaceae) y Guadarrama-Chávez et al. (2007) 25 especies de HMA detectadas en sitios con maíz, con vegetación secundaria y con selva baja caducifolia en Oaxaca. Con base en lo anterior, los resultados de la abundancia de esporas y la riqueza de especies de HMA en *A. angustifolia* y *A. karwinskii* sugieren que estos 2 agaves mezcaleros no sólo constituyen un reservorio de esporas sino también de una gran diversidad taxonómica de HMA en las regiones semiáridas de los valles centrales y de la Sierra Sur de Oaxaca.

La aplicación de las curvas de acumulación de especies indicó que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para capturar toda la diversidad taxonómica de los HMA en *A. angustifolia* y *A. karwinskii* de las regiones estudiadas (Fig. 2). Los estimadores de jackknife de primer orden refuerzan lo anterior, indicando que con nuestro esfuerzo de muestreo se capturó, únicamente para los valles centrales, 78.5%, para la Sierra Sur 67.2% y para ambas regiones 79.3% de la riqueza de HMA; estos resultados sugieren que aún hay una diversidad taxonómica de estos microorganismos simbióticos por detectar, sobre todo si se incrementa el esfuerzo de muestreo y temporadas (lluvias y secas) como se ha sugerido para otros ecosistemas semiáridos del desierto de Chihuahua (Hernández-Zamudio et al., 2017) y del desierto de Arizona (Whitcomb y Stutz, 2007).

Dentro de la comunidad de HMA en *A. angustifolia* y *A. karwinskii*, se presentaron especies con alta frecuencia (FO > 50%) como: *Acaulospora rehmi*, *A. scrobiculata*, *Diversispora spurca*, *Glomus halonatum*, *Sclerocystis rubiformis* y *Septoglomus* sp. 1; mientras que otras, como: *A. minuta*, *A. reducta*, *Dentiscutata scutata* o *Scutellospora calospora*, tuvieron una FO menor a 10%. Ambas FO variaron dependiendo del sitio y región de muestreo (tabla 3), como se ha observado para otros ecosistemas semiáridos (Bashan et al., 2007; Chaudhary et al., 2014). Al respecto, Bashan et al. (2007) detectaron a *Funneliformis mosseae*, *Claroideoglomus etunicatum*, *Rhizoglomus intraradices* y *Glomus macrocarpum* como las especies de HMA con mayor FO en el suelo de *Fouquieria columnaris*, especie endémica del desierto de Sonora. Por el contrario, en agaves mezcaleros, Carballar-Hernández et al. (2013) reportaron a *Funneliformis geosporum* y *F. verruculosum*

como los HMA más abundantes en *Agave potatorum* y Trinidad-Cruz et al. (2017b) a *Septoglomus deserticola*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Diversispora aurantia* y *Archaeospora schenckii* como las de mayor frecuencia (FO > 50%) en *Agave cupreata*. Lo anterior, resalta la importancia de entender la estructura de la comunidad de HMA, ya que se sabe que la FO de los HMA responde a variaciones estacionales, espaciales y a sus estrategias de colonización micorrízica, que en conjunto, facilitarían una comunidad de HMA más diversa (Hart y Reader, 2002; Pringle y Bever, 2002) como la observada en los agaves estudiados.

En los resultados se observó que las condiciones edáficas afectaron la estructura de la comunidad de HMA en la rizósfera de los agaves. Actualmente, se sabe que el suelo tiene influencia en los HMA. En ecosistemas semiáridos, se ha reportado que la identidad de la especie vegetal (Alguacil et al., 2012) o las condiciones edáficas y climáticas (Chaudhary et al., 2014) determinan la composición de especies de HMA. El análisis de similitud (fig. 1) indicó que los sitios de muestreo son diferentes en más de 50% en la composición de especies de HMA, esto pudiera estar relacionado con los resultados del análisis de correspondencia canónica (ACC, fig. 3) que sugiere que la textura, el pH y las bases extraíbles (Ca^{++} , Mg^{++} y K^+) son variables del suelo que afectan la estructura de la comunidad de HMA asociada a las especies de agaves, pero no la MOS o el fósforo disponible. Así, ambos análisis sugieren que los factores edáficos pudieran tener más relevancia que la especie vegetal en conformar la estructura de la comunidad de HMA en *A. angustifolia* y *A. karwinskii* de los sitios estudiados.

El ACC sugiere que algunas especies de HMA se propagan mejor en determinadas condiciones edáficas (fig. 3). Es conocido que los HMA son organismos inespecíficos y pueden colonizar la rizósfera y la raíz de cualquier planta susceptible de micorrización; sin embargo, se ha demostrado que hay cierta preferencia de los hongos por un determinado hospedero y determinadas propiedades del suelo (Chaudhary et al., 2014; Scheublin et al., 2004; Smith y Read, 2008). En los 9 puntos de muestreo se detectaron especies de HMA, particularmente en suelo arenoso (*A. minuta*, *A. reducta*, *E. baltica* y *C. pellucida*); en suelo limoso (*G. halonatum*, *S. rubiformis* y *A. rehmi*); con un pH potencial, de neutro a ligeramente ácido (*A. papillosa*, *Racocetra* sp.1 y *P. bolivianum*); con menor concentración de Ca^{++} (*Acaulospora* sp. 1, *R. fulgida*) o mayor en K^+ (*Acaulospora* sp.4) y Mg^{++} (*C. claroideum*, *C. etunicatum*, *P. bolivianum*). Desafortunadamente, no se cuenta con estudios previos que relacionen el suelo con la riqueza y diversidad de HMA en agaves mezcaleros de Oaxaca (Carballar-Hernández et al., 2013), Michoacán

(Trinidad-Cruz et al., 2017b) o Sonora (Ochoa-Meza et al., 2009). Realizar y ampliar el análisis de suelos ayudaría a entender mejor la estructura de la comunidad de HMA. En conclusión, en los sitios estudiados de los valles centrales y Sierra Sur de Oaxaca, *A. angustifolia* y *A. karwinskii* juegan un papel muy importante en las interacciones bioedáficas, ya que contribuyen al mantenimiento de la riqueza, diversidad y composición de especies de HMA; siendo un reservorio importante de estos microorganismos simbióticos, con 10 nuevos registros de HMA para Oaxaca y 35.4% pudieran ser nuevas especies para la ciencia. La composición del suelo es importante en la estructura de las comunidades de HMA asociadas con *A. angustifolia* y *A. karwinskii* en estos ecosistemas semiáridos de Oaxaca, carentes de agua, fósforo disponible, y regularmente, temperaturas extremas a lo largo del día. El uso y manejo que se hace de las poblaciones cultivadas de *A. angustifolia* y silvestres de *A. karwinskii*, son de vital importancia para su conservación y para la alta diversidad de especies de HMA asociada.

Agradecimientos

A Genaro Sierra, de Ejutla, Misael Ramírez, de Tlacolula, Celina y Miguel Pérez, de Miahuatlán, por su apoyo como guías en la recolecta en campo. A Rosalva García Sánchez (UNAM), Aniceto Mendoza Ruiz y Blanca Pérez García (UAM) por su apoyo con el equipo de microscopía para las microfotografías de HMA. A los revisores y al editor asociado, por sus comentarios y correcciones acertadas que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

Referencias

- Alarcón, A., Hernández-Cuevas, L. V., Ferrera-Cerrato, R. y Franco-Ramírez, A. (2012). Diversity and applications of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexico. *Biofertilizers and Biopesticides*, 3, 115. <https://doi.org/10.4172/2155-6202.1000115>
- Alguacil, M. M., Torrecillas, E., Roldán, A., Díaz, G. y Torres, M. P. (2012). Perennial plant species from semiarid gypsum soils support higher AMF diversity in roots than the annual *Bromus rubens*. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.02.024>
- Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L. V., del Castillo, R. y Robles, C. (2018). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Brachiaria brizantha* pastures in lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*, 00, 1–5. <http://dx.doi.org/10.1111/grs.12224>
- Bashan, Y., Khaosaad, T., Salazar, B. G., Ocampo, J. A., Wiemken, A., Oehl, F. et al. (2007). Mycorrhizal characterization of the boojum tree, *Fouquieria columnaris*, an endemic

- ancient tree from the Baja California Peninsula, Mexico. *TREES Structure and Function*, 21, 329–335. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0126-2>
- Bautista-Cruz, A. A., Montaña, A. N., Camargo-Ricalde, S. L. y Pacheco, L. (2014). Hongos micorrizógenos arbusculares y nutrimentos del suelo asociados a cuatro especies de helechos en dos ecosistemas de Oaxaca, México. *Revista Chapingo Series Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20, 199–212. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.02.007>
- Blaszkowski, J. (2017). *Taxonomy of arbuscular fungi*. Universidad Agrícola de Polonia. Recuperado el 20 marzo 2018, de <http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/Taxonomy.html>
- Brundrett, C. M. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*, 320, 37–77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Camargo-Ricalde, S. L., Dhillon, S. S. y Jiménez-González, C. (2003). Mycorrhizal perennials of the “matorral xerófilo” and the “selva baja caducifolia” communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlan Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, 13, 77–83. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0203-8>
- Carballar-Hernández, S. (2009). *Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de Agave en Oaxaca (Tesis maestría)*. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México.
- Carballar-Hernández, S., Hernández-Cuevas, L. V., Montaña, N. M., Larsen, J., Ferrera-Cerrato, R., Taboada-Gaytán, O. R. et al. (2017). Native communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Capsicum annuum* L. respond to soil properties and agronomic management under field conditions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 245, 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.004>
- Carballar-Hernández, S., Palma-Cruz, F. J., Hernández-Cuevas, L.V. y Robles, C. (2013). Arbuscular mycorrhizal potential and mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca, Mexico. *Ecological Research*, 28, 217–226. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-1008-7>
- Chaudhary, B. V., O’Dell, E. T., Rillig, C. M. y Johnson, C. N. (2014). Multiscale patterns of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and diversity in semiarid shrublands. *Fungal Ecology*, 12, 32–43. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.06.003>
- Chimal-Sánchez, E., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. V. (2015). Gran riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Micología*, 41, 15–26.
- Chimal-Sánchez, E., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. V. (2016). Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 242–247. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.024>
- Chimal-Sánchez, E., Reyes-Jaramillo, I., Salmerón-Castro, J. Y., Vázquez-Pérez, N. y Varela-Fregoso, L. (2018). Cuatro nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociados con *Agave karwinskii* y *A. angustifolia* (Agavaceae) de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 125, 173–187. <https://doi.org/10.21829/abm125.2018.1356>
- Colwell, K. R. (2017). EstimateS, statistical estimation of species richness and shared species from samples. Recuperado 20 marzo de, 2017 de: www.viceroy.eeb.uconn.edu
- Cui, M. y Nobel, S. P. (1992). Nutrient status, water uptake and gas Exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 122, 643–649. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb00092.x>
- Espinoza, P. H., Arredondo, V. C., Cano, G. M., Canseco, L. A. y Vázquez, Q. F. (2002). *La materia prima para producir el mezcal oaxaqueño. Catálogo de la diversidad de agaves*. Folleto técnico 2. México D.F.: INIFAP.
- García-Mendoza, A. J., Cházaro, B. M. J., Nieto, S. J., Sánchez, T. L. F., Tapia, C. E., Gómez-Leyva, J. F. et al. (2017). Los agaves. En AGARED (Red temática mexicana aprovechamiento integral sustentable y biotecnología de los Agaves) (Eds.), *Panorama del aprovechamiento de los agaves en México* (pp. 15–65). Guadalajara: Conacyt / AGARED/ CIATEJ (Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco).
- García-Mendoza, A. J., Ordoñez, M. J. y Briones-Salas, M. (2004). *Biodiversidad de Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ World Wildlife Fund: Ciudad de México, México.
- García-Sánchez, R., Monroy-Ata, A. y Chimal-Sánchez, E. (2008). Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a diferentes plantas y matorrales del Valle del Mezquital, Hidalgo, México. En N. M. Montaña, S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y Monroy-Ata, A. (Eds.), *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos* (pp. 123–136). México D.F.: Mundi-Prensa/ Instituto Nacional de Ecología-Semarnat/ Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa/ Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM.
- Gerdemann, W. J. y Nicolson, H. T. (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46, 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. V. y Castillo, A. S. (2007). Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica*, 81, 131–137. <https://doi.org/10.17129/botsci.1770>
- Hammer, O., Harper, A. T. y Ryan, D. P. (2001). PAST, Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología electrónica*, 4, 1–9. Software disponible en <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>
- Hart, M. M. y Reader, J. R. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular

- mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153, 335–344. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x>
- Hernández-Morales, J. L., López-Sánchez, C. y Palma-Cruz, F. J. (2014). Caracterización morfológica de micorriza arbuscular asociada a *Agave potatorum* Zucc. con potencial de uso agronómico. *Revista Mexicana de Agroecosistemas*, 1, 82–93.
- Hernández-Zamudio, G., Sáenz-Mata, J., Moreno-Reséndez, A., Castañeda-Gaytán, G., Ogaz, A., Carballar-Hernández, S. et al. (2017). Dinámica de la diversidad temporal de los hongos micorrícicos arbusculares de *Larrea tridentata* (Sesse et Mocino ex DC) Coville en un ecosistema semiárido. *Revista Argentina de Microbiología*, 50, 301–310. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2017.07.007>
- Hintze, J. (2007). NCSS y GESS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah. <http://www.ncss.com>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2010). *Compendios de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Oaxaca*. Recuperado 10 octubre, 2017 de: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/topografia/compendio.aspx>
- INVAM (International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi). (2017). Species descriptions from reference cultures. West Virginia University. Recuperado 20 noviembre, 2017 de: <https://invam.wvu.edu/>
- Jackson, L. M. (1976). *Análisis químico de suelos. 3a. Edición*. Barcelona: Omega.
- Keymer, A., Pimprikar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, L. S. et al. (2017). Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLIFE*, 6, 1–33. <https://doi.org/10.7554/eLife.29107>
- Liu, A., Hamel, C., Hamilton, I. R., Ma, L. B. y Smith, L. D. (2000). Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grow in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza*, 9, 331–336. <https://doi.org/10.1007/s005720050277>
- Maherali, H. y Klironomos, N. J. (2007). Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 316, 1746–1748. <https://doi.org/10.1126/science.1143082>
- Montaño, N. M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L.V., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M. C.A. et al. (2012). Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*, 57, 111–126. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0184-0>
- Montaño, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García-Sánchez, R. y Monroy-Ata, A. (2008). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. México D.F.: Mundi-Prensa/Instituto Nacional de Ecología-Semarnat/Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa/ Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM.
- Moreno, E. C. (2001). *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Textos universitarios. Xalapa: Universidad Veracruzana.
- Ochoa-Meza, A., Esqueda, M., Fernández-Valle, R. y Herrera-Peraza, R. (2009). Variación estacional de hongos micorrícicos arbusculares asociados con *Agave angustifolia* Haw. en la Sierra Sonorense, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32, 189–199.
- Pimienta-Barrios, E., Zañudo-Hernández, J. y López-Alcocer, E. (2009). Efecto de las micorrizas arbusculares en el crecimiento, fotosíntesis y anatomía foliar de plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Acta Botanica Mexicana*, 89, 63–78.
- Pringle A. y Bever, D. J. (2002). Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany*, 89, 1439–1446. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1439>
- Quinn, P. G. y Keough, J. M. (2010). *Experimental design and data analysis for biologists*. New York: Cambridge University Press.
- Quiñones-Aguilar, E. E., Montoya-Martínez, A. C., Rincón-Enríquez, G., Lobit, P. y López-Pérez, L. (2016). Effectiveness of native arbuscular mycorrhizal consortia on the growth of *Agave inaequidens*. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 16, 1052–1064. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162016005000077>
- Robles-Martínez, M. L., Roble, C., Rivera-Becerril, F., Ortega-Larrocea, M. P. y Pliego-Marin, L. (2013). Inoculación con consorcios nativos de micorriza arbuscular en *Agave angustifolia* Haw. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6, 1231–1240.
- Rose, L. S. y Trappe, M. J. (1980). Three new endomycorrhizal *Glomus* spp. associated with actinorrhizal shrubs. *Mycotaxon*, 10, 413–420.
- Scheublin, R. T., Ridgway, K. P., Young, J. P. W. y van der Heijden, M. G. A. (2004). Nonlegumes, legumes, and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, 6240–6246. <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.70.10.6240-6246.2004>
- Schüßler, A. (2017). Glomeromycota: species list. (Facultad de Biología, Alemania). Recuperado 20 noviembre, 2017 de <http://www.amf-phylogeny.com/>
- Smith, E. S. y Read, J. D. (2008). *Mycorrhizal symbiosis. 3a Edición*. Oxford, Reino Unido: Elsevier Science Publishing Co.
- Stutz, J. C., Copeman, R., Martin, C. A. y Morton, J. B. (2000). Patterns of species composition and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in arid regions of southwestern North America and Namibia, Africa. *Canadian Journal of Botany*, 78, 237–245. <https://doi.org/10.1139/b99-183>
- Stutz, J. C. y Morton, B. J. (1996). Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 74, 1883–1889. <https://doi.org/10.1139/b96-225>
- Trejo, A. D., Lara-Capistrán, L., Maldonado-Mendoza, I. E., Zulueta-Rodríguez, R., Sangabriel-Conde, W., Mancera-López, M. E. et al. (2013). Loss of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in trap cultures during long-term subculturing. *Ima-Fungus*, 4, 161–167. <http://dx.doi.org/10.5598/ima fungus.2013.04.02.01>

- Trinidad-Cruz, J. R., Quiñones-Aguilar, E. E., Hernández-Cuevas, L. V., López-Pérez, L. y Rincón-Enriquez, G. (2017). Hongos micorrízicos arbusculares asociados a la rizósfera de *Agave cupreata* en regiones mezcaleras del estado de Michoacán, México. *Scientia Fungorum*, 45, 13–25.
- Trinidad-Cruz, J. R., Quiñones-Aguilar, E. E. y Rincón-Enriquez, G. (2017). Mycorrhization of *Agave cupreata*: Biocontrol of *Fusarium oxysporum* and plant growth promotion. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 35, 151–169. <http://dx.doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1607-5>
- Van Der Heijden A. M. G., Klironomos, N. J., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T. et al. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72. <https://doi.org/10.1038/23932>
- Van Reeuwijk, L. P. (1999). *Procedimientos para análisis de suelos (clasificación y correlación)*. Montecillo, México: Colegio de Postgraduados.
- Whitcomb, S. y Stutz C, J. (2007). Assessing diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a local community: role of sampling effort and spatial heterogeneity. *Mycorrhiza*, 17, 429–437. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0118-5>
- XLSTAT-Addinsoft. (2017). Software de análisis estadístico y de datos. Versión 19.7 de prueba. Addinsoft. Disponible en: <https://www.xlstat.com/es/soluciones/ecology>