LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES COMO COMPONENTES DE LA BIODIVERSIDAD DEL SUELO EN MÉXICO

Lucia VARELA[1] y Dora TREJO[2]

[1] Lab. de Ecología Microbiana, Depto. de Microbiología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n Col. Sto. Tomás, CP 11340, MÉXICO, D.F. Correo electrónico: lvarela@ipn.mx

[2] Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver. MÉXICO Correo electrónico dora@speedy.coacade.uv.mx

RESUMEN

La micorriza arbuscular es una simbiosis mutualista ampliamente distribuida que se forma entre las raíces de la mayoría de las comunidades vegetales de herbáceas y árboles tropicales y un pequeño grupo de hongos colonizadores de la raíz, del orden Glomales. Ésta simbiosis está caracterizada por el movimiento hacia la planta, de nutrimentos minerales adquiridos por el hongo y el flujo hacia el hongo de compuestos carbonados producidos por la planta. La diversidad taxonómica de los hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA) ha sido pobremente estudiada en el país, ya que la mayor parte de los estudios se han enfocado en determinar la respuesta de la planta a la micorriza, sin considerar la procedencia o identidad del endofito.En México se han registrado 44 especies de HMA que corresponden al 29 % de las especies conocidas mundialmente. La mayor parte de estos registros proceden de sistemas agrícolas y solamente siete especies se han citado de ambientes naturales. Estas 44 especies proceden de tan solo 11 de los 32 estados de la República Mexicana. Aún cuando en México el conocimiento taxonómico y el manejo de estos hongos es bastante limitado, en los últimos años se han llevado a cabo trabajos en campo con plantas inoculadas en invernadero. No obstante, se requiere información sobre la persistencia en campo del endofito así como su efecto en la diversidad de la microbiota del suelo. El conocimiento de la composición y diversidad de HMA es importante para el manejo adecuado de la interacción suelo-planta-hongo a fin de lograr sistemas sustentables.

Palabras Clave: HMA, diversidad, manejo, Glomales, fertilidad.

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizas are one of the most widespread mutualistic symbioses which occur between roots of most herbaceous and tropical trees and a small group of root colonizing fungi, Order Glomales. This symbiosis is characterized by the movement of mineral nutrients acquired by the fungi towards the plant in exchange for providing the fungi with carbon compounds. In Mexico, the taxonomic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) has been poorly studied, since most of studies have been focused to determine plant responses to mycorrhiza without considering the origin or identity of the endophyte. In this country 44 species of AMF have been recorded, representing 29% of the worldwide known species. Most of these records come from agricultural systems and only seven species come from natural ecosystems. These 44 species have been only found in 11 of the 32 states of Mexico. Even though the taxonomic knowledge and handling of these fungi is quite limited, field work with plants inoculated in greenhouse has been carried out in the last years. Nevertheless,

information is required regarding field persistence of the endophyte and its effect on soil microbiota diversity. Knowledge of the composition and diversity of AMF is important for proper handling of soil-plant fungus interaction in order to achieve sustainable systems.
Key Words: VAM, diversity, management, Glomales, fertility.

INTRODUCCIÓN

La micorriza es una condición común en la mayoría de las plantas terrestres incluyendo las cultivadas. Esta simbiosis mutualista está ampliamente distribuida entre las familias vegetales y parece haberse dispersado y evolucionado junto con las primeras plantas terrestres (Allen 1991). Se han reconocido al menos siete diferentes tipos de micorriza: arbuscular, arbutoide, ericoide, monotropoide, orquideoide, ectomicorriza y ectendomicorriza que se caracterizan por las estructuras que el hongo forma dentro de la raíz así como por las plantas y los hongos involucrados (Harley & Smith 1983).

La micorriza arbuscular es la más antigua que se conoce y probablemente se originó hace 350 a 460 millones de años y se considera fue importante en la colonización del ambiente terrestre por las plantas (Simon *et al.* 1993). En comparación con los demás tipos de micorriza juntos, esta micorriza se presenta en más especies vegetales; se calcula que alrededor de las dos terceras partes de las plantas son susceptibles de formarla (Trappe 1987). Aun cuando existe poca evidencia de especificidad entre el hongo y la planta (Smith & Read 1997), se ha demostrado especificidad ecológica y compatibilidad funcional entre ambos simbiontes (Molina *et al.* 1992).

Los hongos formadores de micorriza arbuscular son simbiontes obligados y no pueden cultivarse fuera de las raíces vivas de las plantas por lo que dependen totalmente de la planta fotosintética (Smith & Read 1997). Las esporas de estos hongos germinan en el suelo y colonizan las células corticales de una planta huésped. El hongo, dentro de la raíz, invagina el plasmalema de la célula vegetal y produce una estructura profusamente ramificada llamada arbúsculo, que es el sitio de intercambio de nutrimentos entre el hongo y la planta. La formación de esta estructura es una característica común de todos los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

Conforme la colonización micorrizica comienza a envejecer, el hongo produce sobre las raíces o dentro de ellas, estructuras de almacenamiento llamadas vesículas, las cuales contienen abundantes lípidos (Bonfante-Fasolo 1984). La formación de estas estructuras, depende de la identidad del hongo: *Gigaspora* y *Scutellospora* no forman vesículas y producen en su lugar, células auxiliares sobre el micelio externo o raramente dentro de la raíz (Walker 1992).

Debido a que todos los hongos que presentan este tipo de asociación forman arbúsculos pero no vesículas, se ha modificado el nombre de micorriza vesículo-arbuscular (asignado anteriormente) por el de micorriza arbuscular.

La selección natural ha favorecido atributos especializados de la simbiosis y simbiontes que son apropiados para una serie particular de condiciones ambientales, lo que conduce a la dominancia de un tipo de micorriza en un bioma definido. La micorriza arbuscular domina en comunidades vegetales de herbáceas y leñosas en suelos minerales a bajas latitudes (Read 1991). Esta micorriza se presenta en árboles tropicales y en la mayor parte de las plantas de importancia agrícola y hortícola. No obstante, sus requisitos ambientales trascienden sus necesidades por una planta específica, por lo que la estructura de la comunidad de HMA se explica principalmente por las condiciones edafoclimáticas de la zona (Read 1991). Es decir, los HMA se encuentran distribuidos en el mundo en climas similares donde se asocian con las plantas residentes. Esto significa que su distribución está más influenciada por variables ambientales que por una asociación específica hongo-planta, aunque localmente las plantas influyan en su distribución. Es importante destacar que existen hongos ubicuistas que pueden encontrarse en varios tipos de climas y suelos. Muchas especies de Glomales tienen un patrón mundial de distribución y aparentemente están adaptados a diversos hábitats, no obstante, es evidente que los factores físicos y químicos del suelo pueden restringir su distribución.

Importancia de la micorriza arbuscular en los procesos del suelo

Aún cuando aparentemente los HMA son muy comunes en el suelo, fue hasta hace 47 años cuando B. Mosse en Inglaterra (1953) y J.W. Gerdemann (1955) en Estados Unidos, establecieron la manera de reproducirlos sobre plantas vivas cultivadas en maceta.

A partir de que estos hongos pudieron propagarse en maceta, el interés por estudiar la micorriza arbuscular se incrementó, estableciéndose los beneficios que esta simbiosis aporta a las plantas que la forman. Se ha demostrado que las plantas micorrizadas incrementan la captación de nutrimentos minerales, especialmente aquellos que son poco móviles en el suelo, como fósforo, cobre y zinc (Smith & Read 1997). También se ha observado que reducen la tensión fisiológica causada por microorganismos patógenos de la raíz (Azcón-Aguilar & Barea 1992, Linderman 1992) y condiciones ambientales extremas (Sylvia & Williams 1992).

El micelio externo formado por los HMA se extiende varios centímetros alrededor de la raíz incrementando el volumen de suelo que puede ser explorado. Este micelio es muy importante en la captación y transporte de nutrimentos y agua

hacia la planta (Faber *et al.* 1991, Sánchez-Díaz & Honrubia 1994). Se ha demostrado que el fósforo es captado más eficientemente por las hifas del hongo y que una vez dentro del micelio, se transporta a mayor velocidad que en el suelo, lo que impide que se forme una zona de agotamiento de este elemento alrededor de la raíz como sucede en las plantas no micorrizadas (Sanders *et al.* 1977).

Por otro lado, los HMA interaccionan con microorganismos rizosféricos y con la microbiota fuera de la influencia de la raíz formando una micorizosfera en donde se ha observado que se estimulan, inhiben y seleccionan grupos microbianos específicos. A su vez, los microorganismos del suelo promueven o contrarrestan el desarrollo de la micorriza (Azcón-Aguilar & Barea 1992). Se ha demostrado que las interacciones microbianas pueden determinar la biodiversidad de las plantas y dirigir las funciones del ecosistema tales como, productividad y variabilidad (Van der Heijden *et al.* 1998a).

La efectividad de los HMA se ha evaluado midiendo el incremento en biomasa o concentración de fósforo en las plantas, asumiéndose cierto grado de redundancia funcional. Sin embargo, es importante reconocer que los ecosistemas tienen grupos de especies con funciones específicas y que la desaparición de algunas de ellas puede causar modificaciones en la productividad del ecosistema (Van der Heijden *et al.* 1998b). Recientemente se ha dado otro enfoque al estudio de los HMA y se ha establecido que estos organismos participan en la formación y mantenimiento de agregados del suelo (Miller & Jastrow 1992) y juegan también un papel muy importante en el mantenimiento del equilibrio de los ecosistemas y en los procesos de sucesión (Allen & Allen 1984, Allen 1991).

Los HMA son considerados componentes clave de la microbiota del suelo, que llevan actividades cruciales para el establecimiento, nutrición, desarrollo y salud de las plantas (Azcón-Aguilar & Barea 1992). Se considera que estos hongos son más importantes en los suelos de bosque tropicales pobres en fósforo disponible. Dichos ecosistemas son reservorios potenciales muy ricos de especies no descritas. Lamentablemente estos hábitats han sido poco estudiados y son arrasados mundialmente a una velocidad alarmante (Ehrlich & Wilson 1991).

Diversidad Taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares

Los estudios con HMA se han enfocado principalmente en determinar la respuesta de la planta a la micorriza sin considerar detenidamente al endofito, dando la impresión de que estos hongos son funcionalmente equivalentes (Abbot & Robson 1991, Morton 1988), ya que incluso una morfoespecie puede asociarse con un gran número de plantas. Sin embargo, se ha demostrado que estos hongos tienen una gran diversidad fisiológica y probablemente han desarrollado adaptaciones específicas a las condiciones ambientales y edáficas en las que se

desarrollan. Se ha observado que las plantas micorrizadas se benefician en diferente magnitud dependiendo de los HMA que las colonicen (Smith *et al.* 2000).

La diversidad de lo HMA se manifiesta a nivel morfológico, molecular y ecológico (Morton & Bentivenga 1994), existiendo probablemente mayor diversidad funcional que la apreciada previamente (Sanders *et al.* 1999). Algunos de los taxa ampliamente distribuidos comprenden más de una especie (Morton, 1988), considerándose que mucha de la diversidad fisiológica de estos hongos se presenta al nivel de aislamiento más que al de especie (Morton & Bentivenga 1994). Es decir, aislamientos de la misma especie pueden ser funcionalmente diferentes, lo que sugiere una alta diversidad fisiológica, consecuentemente, la información sobre el hábitat es tan importante como la identificación taxonómica del hongo para poder comparar los resultados de experimentos o para la selección de hongos para uso práctico (Brundett *et al.* 1996).

Los hongos que forman micorriza arbuscular, se ubican en el orden Glomales de la clase Zygomycetes y comprenden ocho géneros con alrededor de 150 especies (Cuadro 1).

Cuadro 1

Clasificación de los HMA de acuerdo con Morton & Benny (1990) y Morton & Redecker (2001).

Orden	Suborden	Familia	Géneros
Glomales	Glomineae	Glomaceae	*Glomus*
			Sclerocystis
		Acaulosporaceae	*Acaulospora*
			Entrophospora
	Gigasporineae	Gigasporaceae	*Gigaspora*
			Scutellospora
	¿?	Paraglomaceae	*Paraglomus*
	¿?	Archaeosporace	*Archaeospora*

Los Glomales son hongos que consisten de esporas asexuales grandes e hifas cenocíticas distribuidas en el suelo, desconociéndose la diversidad genética que está presente en estas estructuras multinucleadas (Tommerup 1988). La clasificación de estos hongos, está basada en la morfología de las esporas, siendo la estrucutura de la pared, el tamaño, forma, color, ornamentación, hifa de sostén y forma de oclusión de esta hifa los principales criterios usados para la delimitación de especies (Rosendhal *et al.* 1992).

La identificación adecuada de estos hongos, a menudo requiere su propagación en plantas huésped para poder observar las diferentes etapas de su desarrollo. Las esporas recolectadas directamente de suelo en campo frecuentemente están

parasitadas por otros organismos y no es posible obtener suficiente información con relación a la variabilidad de sus características.

Es importante destacar que en micro y macrocosmos artificiales se ha determinado que la composición y riqueza de especies de HMA contribuyen de manera importante en la composición de especies vegetales, variabilidad, productividad y biodiversidad del ecosistema (Van der Heijden *et al.* 1998a, b).

RESULTADOS

Distribución de hongos micorrizógenos en México

A pesar de que México ocupa el cuarto lugar en biodiversidad vegetal con cerca de 22,000 especies registradas (Rzedowski 1991), y que se calcula que alrededor del 70% de las plantas forman micorriza arbuscular, la diversidad taxonómica de los HMA ha sido pobremente estudiada y solamente se conocen 44 especies de estos hongos que corresponden al 29% de las especies conocidas mundialmente (Cuadro 2).

Estas 44 especies de HMA solo se han registrado en 11 estados de la República Mexicana (Cuadro 2), y además las exploraciones han sido bastante esporádicas, excepto probablemente para el estado de Tlaxcala. Por otro lado en la mayor parte de los casos no se han depositado ejemplares de referencia en ningún herbario, por lo que la confirmación taxonómica de las especies es prácticamente imposible.

La mayoría de los HMA que se conocen de México, proceden de sistemas agrícolas y solo siete especies han sido citadas de ambientes naturales. De las 44 especies, seis fueron descritas originalmente de México.

Manipulación en agroecosistemas

La mayoría de los estudios sobre la presencia, abundancia y comportamiento de las poblaciones de HMA se ha llevado a cabo en sistemas agrícolas (Estrada *et al.* 1992, Gavito & Varela, 1995, Trejo *et al.* 1996, Ferrera-Cerrato *et al.* 1996, Chamizo *et al.* 1998) y muy pocos en áreas no perturbadas (Huante *et al.* 1993, Sigüenza *et al.* 1996, García-Cruz 1997, Allen *et al.* 1998, Guadarrama & Alvarez-Sánchez 1999).

Por otro lado, es interesante señalar que muchos de los trabajos de investigación hechos en México sobre micorriza arbuscular, se han enfocado a demostrar el efecto benéfico de la inoculación con estos hongos. La mayoría de estos estudios han sido realizados bajo condiciones de invernadero donde el éxito del uso de estos organismos está asegurado, ya que en esta etapa es posible controlar las condiciones que permitan el buen desarrollo de la micorriza.

Cuadro 2

Especies de HMA citadas en México, sitio de recolección y estado de procedencia

ESPECIES	Sitio de recolección Sistema		Estado de Procedencia
	Agrícola	Natural	
1. Acaulospora appendicula Spain, Sieverding & Schenck	M,H,F,A		Edo. de México, Tlaxcala
2. A. bireticulata Rothwell & Trappe	M,H,F,A	MS	Tlaxcala
3. A. delicata Walker, Pfeiffer & Bloss	H,F,A,MZ		Tlaxcala
4. A. denticulata Sieverding & Toro	F,A		Tlaxcala
**5. A. foveata* Trappe & Janos	PL, AZ		Oaxaca Veracruz
6. A. lacunosa Morton	H,F		Tlaxcala
7. A. laevis Gerdemann & Trappe	MFC, M,H, F,A,MZ,C,P		Edo. de México Tlaxcala
8. A. mellea Spain & Schenck	M,H,F		Tlaxcala
9. A. remhii Sieverding & Toro	F		Tlaxcala
**10. A. scrobiculata* Trappe	AZ	Pastos, Dunas costeras,Bosque lluvioso	Chiapas, Edo. de México, Veracruz
**11. A. spinosa* Walker y Trappe	M,H,F,A,CF		Veracruz, Tlaxcala
12. A. splendida Sieverding, Chaverri & Rojas	MFC,H,F,A		Tlaxcala
13. Entrophospora colombiana Spain & Schenck	AZ		Morelos
14. E. infrequens (Hall) Ames & Schneider	?		Tlaxcala
15. Gigaspora gigantea (Nicolson & Gerdemann) Gerdemann & Trappe	MFC,H,F,A,CF		Tlaxcala Veracruz
16.G. margarita Becker & Hall	H,F,A		Tlaxcala
17. G. rosea Nicolson & Schenck		Selva humeda tropical	Veracruz
18. Glomus albidum Walker & Rhodes	F,AZ	Dunas costeras	Morelos, Veracruz, Zacatecas
19.Glomus claroides Schenck & Smith	F		Tlaxcala, Zacatecas
**20. G. constrictum* Trappe	CO		Chiapas, Hidalgo, Tabasco y Veracruz
21. G. diaphanum Morton & Walker	F		Zacatecas
22. G. etunicatum Becker & Gerdemann	AZ, M,H,F,A		Morelos, Tlaxcala

ESPECIES	Sitio de recolección Sistema		Estado de Procedencia
	Agrícola	Natural	
23. *G. fasciculatum* (Thaxter) Gerdemann & Trappe emend Walker & Koske	CF		Veracruz
24. *G. fulvum* (Berkeley & Broome) Trappe & Gerdemann	M		Quintana Roo
25. *G. geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker	?, CF		Veracruz, Tlaxcala
26. *G. gerdemanii* Rose, Daniels & Trappe		SBC	Jalisco
27. *G. globiferum* Koske & Walker		Dunas costeras	Veracruz
28. *G. glomerulatum* Sieverding		SBC	Jalisco
*29. *G. halon* Rose & Trappe		Pastos	Veracruz
30. *G. intraradices* Schenck & Smith		MS, SBC	Jalisco, Tlaxcala
31. *G. magnicaule* Hall		SBC	Jalisco
32. *G. microaggregatum* Koske, Gemma & Olexia	M		Edo. de México
33. *G. mosseae* (Nicolson & Gerdemann) Gerdemann & Trappe	MFC, M,F,MZ,C		Edo. de México y Tlaxcala
34. *G. pansihalos* Berck & Koske	AZ		Morelos
35. *G. pustulatum* Koske, Friese, Walker & Dalpé		Dunas costeras	Veracruz
36. *G. tenebrosum* (Thaxter) Berch		SBC	Jalisco
*37. *Sclerocystis clavispora* Trappe	M, AZ	Pastos	Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz
38. *S. coremioides* Berkeley & Broome	CF		Veracruz
39. *S. rubiformis* Gerdemann & Trappe	MZ, CF		Tlaxcala y Veracruz
40. *S. sinuosa* Gerddemann & Bakshi	MFC, AZ, M		Morelos y Tlaxcala
41. *Scutellospora calospora* (Nicolson & Gerdemann) Walker & Sanders	M		Edo. de México
42. *S. dipurpurascens* Morton & Koske	M,F		Tlaxcala
43. *S. gilmorei* (Trappe & Gerdemann) Walker & Sanders	H,F,A		Tlaxcala
44. *S. pellucida* (Nicolson & Schenck) Walker & Sanders	MFC, M		Tlaxcala y Veracruz

* especies descritas de México.

A. alverjón; **AZ**. caña de azúcar; **C**. ciruelo; **CF**. café; **CO**. coco; **F**. frijol; **H**. haba; **M**. maíz; **MFC**. policultivo maíz-frijol-calabaza; **MS**. matorral secundario; **MZ**. manzano; **P**. papa; **PL**. plátano; **SBC**.selva baja caducifolia.

En los últimos años se han llevado a cabo trabajos en campo con plantas inoculadas en vivero. En estos sistemas se ha registrado que el porcentaje de sobrevivencia es mayor en las plantas micorrizadas. También se ha observado mayor tolerancia a la sequía y un desarrollo sano, rápido y vigoroso de las plantas micorrizadas (Solis *et al.* 1998, Escalona *et al.* 1998, Garrido *et al.* 1998).

No obstante, se requiere información relacionada con los efectos que el manejo de los ecosistemas produce en los HMA y la micorriza. Se ha observado que algunas prácticas agrícolas tradicionales reducen la perturbación del suelo (Gavito & Varela 1993) y en consecuencia favorecen la infectividad y abundancia de los HMA.

El manejo apropiado de la relación suelo-planta-interacciones microbianas es un enfoque promisorio para el aprovechamiento biotecnológico a fin de lograr agrosistemas estables a largo plazo y productivos, es decir sistemas sustentables (Barea *et al.* 1996)

Desde el punto de vista de uso práctico de los inoculantes y considerando que el rol de cada especie puede ser diferente dentro del ecosistema edáfico, es importante contar con la mayor cantidad posible de aislamientos de estos hongos procedentes de cultivos y condiciones edafoclimáticas específicas del sistema agrícola donde se pretende incorporar la inoculación micorrízica como un elemento biotecnológico.

Perspectivas a futuro

Nuestra capacidad para manejar la micorriza arbuscular está limitada por el escaso conocimiento que se tiene de esta simbiosis. Cuatro líneas de investigación micorrízica requieren especial esfuerzo para optimizar los beneficios que aporta esta asociación.

1. Intensificar la exploración taxonómica de estos hongos, especialmente en ecosistemas tropicales que están siendo transformados.
2. Crear un banco de germoplasma de HMA que nos permita conservar la biodiversidad de estos hongos.
3. Seleccionar prácticas de manejo agrícola que permitan mantener la biodiversidad de la microbiota y la conservación del suelo.
4. Seleccionar consorcios microbianos (interacciones HMA-microbiota del suelo) eficientes para diferentes cultivos de plantas y condiciones edafoclimáticas.

CONCLUSIONES

Entre los microorganismos del suelo, los hongos micorrizógenos arbusculares son uno de los recursos naturales más importantes para promover estrategias de

desarrollo sustentable. Sin embargo, es necesario mejorar las técnicas de manejo del ecosistema, aumentar la productividad a largo plazo y disminuir el costo ecológico. La importancia del micelio extrarradical en la captura y transporte de nutrimentos y agua, así como su participación en la formación de agregados del suelo, son actividades indispensables para mantener la salud y el desarrollos de las plantas y el suelo, por lo que la selección de especies debe incluir la evaluación del micelio externo.

Considerando que la superficie del país es de casi 2,000,000 km^2, que solo el 10% de esta superficie está ocupada por especies vegetales ectomicorrizógenas y que hay una gran diversidad de suelos y condiciones ambientales, es de esperarse que la diversidad taxonómica y fisiológica de HMA en México sea una de las más altas del mundo como ha sido observado para otros grupos biológicos (Varela & Estrada 1997).

LITERATURA CITADA

Abbott, L. K. & A. D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular arbuscular mycorhizas. *Agric. Ecosystems Environ*. 35:121-150.

Allen. M. F. 1991. *The Ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge. 184 pp.

Allen, E. B. & M. F. Allen. 1984. Competition between plants of different succesional stages: Mycorrhizae as regulators. *Can. J. Bot*. 62: 2625-2629.

Allen, E.B., E. Rincón, M. F. Allen, A. Pérez-Jiménez & P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 30:261-274.

Azcón-Aguilar C. & J. M. Barea. 1992. *Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms*. Pp. 163-198. *In:* Allen, M.F. (ed.) Mycorrhizal Functioning. Chapman Hall, Nueva York.

Barea, J. M., C. Calver, V. Estaún & A, Camprubi. 1996. Biological control as a key component in sustainable agriculture. *Plant and Soil* 185 : 171-172

Bonfante-Fasolo. P. 1984. *Anatomy and morphology of VA micorrhizae*. Pp. 5-33. *In*: VA Mycorrhiza. Powell, C. E. & D. J. Bagyaraj (eds.). CRC Press, Boca Ratón.

Brundett, M.C., N. Bougher, D. Bernie, T. Grove & N. Malajczuk. 1996. *Working with Micorrhizas in forestry and agriculture*. Monografia ACIAR 32, Camberra Australia. pp. 141-156

Chamizo, A., R. Ferrera-Cerrato & L.Varela. 1998. Identificación de especies de un consorcio del género *Glomus*. *Rev. Mex. Mic*. 14:37-40

Ehrlich, P. R. & E.O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: Science and Policy. *Science* 253:758-762.

Escalona M., D. Trejo, J. Rivera, L. Lara & A. Rivera. 1998. *Efecto de la endomicorriza arbuscular y diferentes fechas de fertilización sobre el crecimiento de papaya en campo*. Memoria de la Décima primera Reunión científica Tecnológica y Agropecuaria del Estado de Veracruz. ISSN 1405-1087, Veracruz México pp. 180

Estrada-Torres, A., L. Varela, L. Hernández-Cuevas & M. Gavito Pardo. 1992. Algunos hongos micorrízicos arbusculares del estado de Tlaxcala, México. *Rev. Mex. Mic.* 8:85-110.

Faber, B. A., R. J. Zasoki, D. A. Munns & K. Shackel. 1991. A method of measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Can. J. Bot.* 69:87-94.

Ferrera-Cerrato, R., G. A. Flores & M. C. González Chávez. 1996. *Producción de melón en campo bajo alternativas biológicas*. Pp. 350-352. *In*: Pérez-Moremo, J. & R. Ferrera-Cerrato (eds.) Nuevos horizontes en agricultura, agroecología y desarrollo sostenible. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.

García-Cruz, R. 1997. *Variación del potencial micorrízico de especies pioneras de playas en el Golfo de México*. Tesis de Maestria. UNAM. (No publicada).

Garrido, I., R. Díaz, M. Escalona & D. Trejo. 1998. *Efecto de la endomicorriza y vermicomposta en plantas de Jamaica en semillero y campo*. Resúmenes del II Symposium Nacional de la Simbiosis Micorrízica. Colima, México. pp. 64.

Gavito, M. & L. Varela. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. *Agric. Ecosystems Environ.*45:275-282

. 1995. Response of "criollo" maize to single and mixed species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 176:101-105

Gerdemann, J. W. 1955. Relation of a large soil-borne spore to phycomycetous mycorrhizal infection. *Mycologia* 47:619-632.

Guadarrama, P. & J. Alvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhizae* 8:267-270

Harley, J. L. & S. E. Smith. 1983. *Mycorrhizal simbiosis*. Academic Press, London. pp. 438.

Huante, P., E. Rincón & E. B. Allen. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhizae* 2:141-145.

Linderman, R. G. 1992. Vesicular arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. Pp. 45-70 *In* Bethlenfalvay G.J. y Linderaman R. G. (eds.). *Mycorrhizae in sustainable Agriculture. ASA Special Publication No. 54*, Madison.

Miller, R. M. & J. D. Jastrow. 1992. The role of Mycorrhizal fungi in soil conservation. Pp. 29-44. *In* Bethlenfalvay G.J. y Linderaman R. G. (eds.). *Mycorrhizae in sustainable Agriculture. ASA Special Publication No. 54*, Madison.

Molina, R., H. Massicote & J. M. Trappe. 1992. *Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community ecological consequences and practical implications. In*: Allen, M. F. (ed.). Mycorrhizal Functioning. Chapman and Hall, London. pp. 357-423

Morton, J. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* 32:267-324.

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

Morton, J. B. & S. P. Bentivenga. 1994. Levels of diversity in endomicorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and non taxonomic groups. *Plant and Soil* 159:47-59.

Morton, J. B. & D. Redecker. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93:181-195.

Mosse, B. 1953. Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. *Nature* 171:974.

Read, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-391

Rosendhal, S., J. C. Dodd & C. Walker. 1992. *Taxonomy and phylogeny of the Glomales*. Pp. 1-12. *In:* Gianinazzi, S. y H. Schüepp (eds.), Impact of Arbuscular mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems, Birkhäuser Berlag, Basel.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y origenes de la flora fanerógamica de México. *Acta Bot. Mex.* 14:3-22.

Sánchez-Díaz, M. & M. Honrubia. 1994. *Water relations and alleviation of drought in mycorrhizal plants*. pp. 167-178. *In:* Gianinazzi, S y H Shüepp (eds.), Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems, Birkhäuser Berlag, Basel.

Sanders, I., R.T. Koide & D. L. Shumway. 1999. *Diversity and structure in natural communities: The role of the mycorrhizal symbiosis. In*: Varma, A. & B. Hock (eds.) Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology, second edition, Springer-Verlag, Heidelberg.

Sanders, F. E., P. B. Tinker, L. B. Black & S. M. Palmerley. 1977. The development of endomycorrhizal root system. I. Spread of infection and growth promoting effects with four species of vesicular-arbuscular endophyte. *New Phytol.* 78:257-268.

Sigüenza, C., I. Espejel, & E.B. Allen. 1996. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhizae* 6:151-157.

Simon, L., J. Bousquet, R. C. Levesque & M. Lalonde. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69.

Smith, F.A., I. Jakobsen & S.E. Smith. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytologist* 147:357-366.

Smith, S.E. & D.J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London. pp. 605.

Solis, G., D. Trejo, M. Escalona, & R. Ferrera. 1998. *Estudio preliminar de la asociación micorrízica en café bajo condiciones de campo*. Memoria de la Décima primera Reunión científica Tecnológica y Agropecuaria del Estado de Veracruz. ISSN-1405-1087, Veracruz México. pp. 62-69.

Sylvia, D. M. & S. E. Williams. 1992. *Vesicular arbuscular mycorrhizae and environmental stress*. Pp. 101-124. *In*: Bethlenfalvay, G. J. & R. G. Linderman (eds.) Mycorrhizae in sustainable agriculture. Special Publication No. 54. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.

Tommerup, I. C. 1988. The vesicular arbuscular mycorrhizas. *Advances in Plant Pathology* 6: 81-91.

Trappe, J. M. 1987. *Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the angisperms from an evolutionary standpoint*. Pp. 5-25. *In:* Safir, G. R. (ed.), Ecophysiology of VA Mycorrhizal plants. CRC, Boca Raton, Florida.

Trejo, A. D., Ferrera-Cerrato, R. Escalona, M., & Rivera, A. 1996. Ecología de la endomicorriza arbuscular en el cultivo de café. *La Ciencia y el hombre*. 23: 7-20

Van der Heijden, G. A., T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders. 1998b. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79:2082-2091.

Van der Heijden, G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Mouloglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders. 1998a. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity ecosystem variability and Productivity. *Nature* 396:69-72.

Varela, L. & A. Estrada-Torres. 1997. *Diversity and Potential Use of Mycorrhizae for Sustainable Development in México*. pp. 174-182. *In:* Palm, M.E. e I.H. Chapela (eds.), Mycology in Sustainable Development: Expanding Concepts, Vanishing Borders, Parkway Publishers Inc, North Carolina.

Walker, C. 1992. Systematics and taxonomy of the arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales) a possible way forward. *Agronomie* 12:887-897.

Recibido: 30 de septiembre 2000
Aceptado: 12 de septiembre 2001