

HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES ASOCIADOS CON EL CULTIVO DE MAÍZ EN REGIONES CON SEQUÍA EN OAXACA

ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI ASSOCIATED WITH MAIZE CROP IN DROUGHT REGIONS OF OAXACA

Artemio Méndez-Matias¹, Celerino Robles¹, Laura Hernández-Cuevas²

¹Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, 71230, México (croblesp@ipn.mx), ²Universidad Autónoma de Tlaxcala- CIGyA, 90120 Ixtacuixtla, Tlaxcala, México

RESUMEN

Bajo ambientes estresantes, las plantas se asocian con la microbiota para cumplir adecuadamente funciones múltiples. La asociación planta-hongos micorrícicos arbusculares (HMA) es una de las principales, por la cual las plantas satisfacen parte de sus necesidades hídricas y nutrimentales. El conocimiento de los HMA nativos es un factor clave en el desarrollo, así como la aplicación de esta biotecnología en cultivos de importancia socioeconómica, como el maíz. El objetivo fue conocer la diversidad de HMA y la magnitud de la colonización micorrícica en parcelas de maíz de cuatro regiones con incidencia de sequía. Una asociación significativa se espera entre propiedades de los suelos y la abundancia de esporas, riqueza de especies y colonización micorrícica. Muestras aleatorias se realizaron en cuatro regiones del estado de Oaxaca (Istmo, Sierra Norte, Mixteca y Valles Centrales) y con la técnica de redundancia se analizó la relación de las propiedades fisicoquímicas de los suelos con la riqueza de especies, abundancia de esporas y porcentaje de colonización. Un total de 24 especies de HMA se registraron, de las cuales *Funneliformis geosporum* y *Rhizophagus intraradices* están presentes en las cuatro regiones estudiadas. La asociación de los HMA con las raíces de las plantas de maíz fue mayor de 60%. La abundancia de esporas más alta se registró en la región Sierra Norte. No se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies entre las regiones ni por temporada; sin embargo, la región Valles Centrales tuvo el índice de diversidad mayor. Las concentraciones de humedad, nitrógeno total, conductividad eléctrica y fósforo disponible en el suelo se correlacionaron ($p \leq 0.05$) con la diversidad micorrícica de las regiones de estudio. Estos hallazgos indican que la diversidad de hongos micorrícicos en las parcelas de estudio es alta, así como los niveles de colonización mico-

ABSTRACT

Under stressful environments, plants associate with microbiota to adequately fulfill multiple functions. The plant-arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) association is one very important by which plants satisfy part of their water and nutritional needs. The knowledge of native AMF is a key factor in the development and application of this biotechnology in crops of socioeconomic importance, such as maize. The objective was to know the diversity of AMF and the extent of mycorrhizal colonization in maize plots in four regions with drought incidence. A significant association is expected between soil properties and spore abundance, species richness, and mycorrhizal colonization. Random sampling was carried out in four regions of the state of Oaxaca (Istmo, Sierra Norte, Mixteca and Valles Centrales) and the relationship of soil physicochemical properties with species richness, spore abundance, and percentage of colonization was analyzed using the redundancy technique. A total of 24 AMF species were recorded, of which *Funneliformis geosporum* and *Rhizophagus intraradices* are present in the four regions studied. The association of AMF with roots of maize plants was greater than 60%. The highest spore abundance was recorded in the Sierra Norte region. No significant differences in species richness were observed among regions or by season; however, the Valles Centrales region had the highest diversity index. Concentrations of moisture, total nitrogen, electrical conductivity, and available phosphorus in the soil were correlated ($p \leq 0.05$) with mycorrhizal diversity in the study regions. These findings indicate that the diversity of mycorrhizal fungi in the study plots is high, as well as the levels of mycorrhizal colonization (>60%). In addition, five new genera are reported for Oaxaca. This highlights the need to continue the evaluation of mycorrhizal diversity in the state.

Key words: fungal diversity, *Zea mays*, water stress, arbuscular mycorrhizae, Glomeromycota.

* Autor para correspondencia ♦ Author for correspondence.

Recibido: febrero, 2020. Aprobado: noviembre, 2020.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 55: 19-35. 2021.

rríca (>60%). Además, se reportan cinco géneros nuevos para Oaxaca, lo cual resalta la necesidad de continuar la evaluación de la diversidad micorrízica del estado.

Palabras clave: diversidad fúngica, *Zea mays*, estrés hídrico, micorriza arbuscular, Glomeromycota.

INTRODUCCIÓN

El estrés hídrico es uno de los principales factores que limitan el crecimiento vegetal y se presenta con regularidad en las zonas tropicales secas del mundo. En la actualidad, el fenómeno de sequía ha aumentado en intensidad, periodicidad y duración, con consecuencias significativas en la seguridad alimentaria, sobre todo en las zonas donde los cultivos de los pequeños productores dependen en su totalidad de la precipitación.

En México, el maíz es el principal componente de la alimentación y, aunado a su valor nutricional, destaca su importancia histórica, cultural y económica (Cázares *et al.*, 2015). La sequía es uno de los fenómenos climáticos con afecto directo en los cultivos de temporal y, dado que en el estado de Oaxaca más del 90% de la superficie se cultiva bajo ese sistema, las consecuencias son graves. Las regiones con mayor afectación son Istmo, Mixteca, Costa y Valles Centrales, con pérdidas promedio de 16.6%, 6.9%, 7.24% y 5.4% de su superficie sembrada (SIAP, 2014).

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son un elemento vital en la supervivencia de las plantas bajo ambientes estresantes, porque mejoran la captación de nutrientes, funcionan como bioprotectores y favorecen la absorción de agua (Latef *et al.*, 2016). Esto permite el desarrollo de las plantas bajo condiciones adversas. Las prácticas agrícolas y las condiciones edafoclimáticas son factores determinantes en la abundancia y diversidad de los hongos micorrízicos, y de la microbiota del suelo en general (Alguacil *et al.*, 2014). Durante el periodo entre ciclos de cultivo es probable que se reduzca el potencial de inoculación porque no hay hospedero, y disminuya la micorrización en el ciclo subsecuente.

Además, existe mayor interacción de los HMA con las plantas de maíz durante las fase reproductiva temprana (V12 a R1) debido a la demanda de nutrientes, fósforo (P) de manera principal, que la planta requiere y coincide también con una mayor diversidad de HMA durante esa etapa (Tian *et al.*, 2011). El tipo

INTRODUCTION

Water stress is one of the main factors limiting plant growth and occurs regularly in dry tropical areas of the world. Currently, the phenomenon of drought has increased in intensity, periodicity and duration, with significant consequences on food security, especially in areas where smallholder crops depend entirely on rainfall.

In Mexico, maize is the main component of the diet and, in addition to nutritional value, historical, cultural and economic importance of this staple stand out (Cázares *et al.*, 2015). Drought is one of the climatic phenomena with a direct effect on rainfed crops and, given the fact that in the state of Oaxaca more than 90% of the area is cultivated under this system, the consequences are serious. The regions mostly affected are the Istmo, Mixteca, Costa and Valles Centrales, with average losses of 16.6%, 6.9%, 7.24% and 5.4% of their planted area (SIAP, 2014).

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are a vital element in plant survival under stressful environments because they enhance nutrient uptake, serve as bioprotectants, and favor water uptake (Latef *et al.*, 2016). This enables plant development under adverse conditions. Agricultural practices and edaphoclimatic conditions are determining factors in the abundance and diversity of mycorrhizal fungi, and soil microbiota in general (Alguacil *et al.*, 2014). During the period between crop cycles, it is likely that the inoculation potential is reduced because there is no host, and mycorrhization in the subsequent cycle decreases.

Also, there is greater interaction of AMF with maize plants during the early reproductive phase (V12 to R1) due to the demand for nutrients that the plant requires, mainly phosphorus (P), and there is also a greater diversity of AMF during that stage (Tian *et al.*, 2011). The type of vegetation or crop also has an influence on AMF diversity and abundance; there are generalist morphospecies and others exclusive to certain soil or crop types (Turrini *et al.*, 2018). The farming system and some cultural practices decrease the abundance of AMF communities, and are also likely to exert a significant effect on soil species diversity and richness, which detracts its fertility and health (Alguacil *et al.*, 2014).

de vegetación o cultivo también tiene influencia en la diversidad y abundancia de los HMA; hay morfoespecies generalistas y otras exclusivas de ciertos tipos de suelo o cultivo (Turrini *et al.*, 2018). El sistema de cultivo y las prácticas culturales disminuyen la abundancia de las comunidades de HMA, y es probable que también ejerzan un efecto significativo en la diversidad y la riqueza de especies, lo cual demerita la fertilidad y salud del suelo (Alguacil *et al.*, 2011). La planta de maíz tiene una dependencia alta de la asociación micorrízica arbuscular (Sangabriel-Conde *et al.*, 2015), por lo que es importante conocer las comunidades de HMA presentes en el suelo para diseñar mecanismos con los cuales se podría mejorar el rendimiento del cultivo y la fertilidad de los suelos y, a la vez, mantener la microbiota nativa. El objetivo del presente estudio fue explorar la diversidad de HMA en parcelas de maíz con incidencia de sequía en cuatro regiones del estado de Oaxaca. La diversidad de especies de HMA se espera que sea baja al tratarse de suelos agrícolas, y que la abundancia de esporas, riqueza de especies y colonización de raíces tengan una asociación significativa con las propiedades físicoquímicas de los suelos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Muestras de suelo rizosférico y raíces se recolectaron al azar de parcelas cultivadas con maíz de temporal en las regiones (I) Istmo (16° 34' 08" N, 95° 07' 04" O, 285 m de altitud); (Y) Sierra Norte (17° 12' 59" N, 96° 13' 48" O, 1353 m); (M) Mixteca (17° 24' 11" N, 97° 11' 46" O, 2046 m); y (VC) Valles centrales (16° 53' 38" N, 96° 29' 35" O, 1855 m) del estado de Oaxaca, México. En la región I el tipo de suelo predominante es el Vertisol, mientras que en las otras regiones predominan los suelos de tipo Luvisol, de acuerdo con la base referencial mundial del recurso suelo de la FAO (WRB, 2015). La precipitación en las regiones varía desde 400 mm en M hasta 2000 mm en Y. Las temperaturas máximas y mínimas en Y fluctúan entre 16-24 °C, en M y VC son de 14-20 °C, mientras que la región I es la más cálida (22-28 °C). El sistema de cultivo de maíz es de temporal con semilla nativa de cada región, sin el uso de insumos sintéticos.

Muestreo y análisis físicoquímico del suelo

El muestreo de suelos se realizó durante 2017 en la temporada seca antes del inicio del ciclo de cultivo con suelo en

The maize plant has a high dependence on the arbuscular mycorrhizal association (Sangabriel-Conde *et al.*, 2015), so it is important to know the AMF communities present in the soil in order to design mechanisms that would lead to improve crop yield and soil fertility and, at the same time, maintain the native microbiota. The objective of this study was to explore AMF diversity in maize plots with drought incidence in four regions of the state of Oaxaca. AMF species diversity is expected to be low in agricultural soils, and spore abundance, species richness and root colonization are expected to have a significant association with soil physicochemical properties.

MATERIALS AND METHODS

Study areas

Rhizospheric soil and root samples were randomly collected from plots cultivated with rainfed maize in the regions (I) Istmo (16° 34' 08" N, 95° 07' 04" W, 285 m altitude); (Y) Sierra Norte (17° 12' 59" N, 96° 13' 48" W, 1353 m); (M) Mixteca (17° 24' 11" N, 97° 11' 46" W, 2046 m); and (VC) Valles Centrales (16° 53' 38" N, 96° 29' 35" W, 1855 m), which belong to the state of Oaxaca, Mexico. In region I the predominant soil type is Vertisol, while in the other regions Luvisol type soils predominates, according to the FAO global soil resource reference base (WRB, 2015). Precipitation in the regions varies from 400 mm in M to 2000 mm in Y. Maximum and minimum temperatures in Y fluctuate between 16-24 °C, in M and VC are 14-20 °C, while region I is the warmest (22-28 °C). The maize cultivation system is rainfed with seed native to each region, without the use of synthetic inputs.

Sampling and physicochemical soil analysis

Soil sampling was conducted during 2017 in the dry season before the start of the crop cycle with fallow soil, and in the rainy season with established crop. In each region, samples were collected in three rainfed maize plots, composed of five rhizospheric soil subsamples at 30 cm depth per plot. To obtain a representative sample for each region, soil from the three plots was mixed. The collected samples were transported to the Instituto Politécnico Nacional IPN-CIIDIR soil laboratory in Oaxaca, where they were homogenized and dried in a greenhouse, sieved (2 mm mesh) and stored under refrigeration (~5 °C) for subsequent spore extraction and physicochemical analysis. The variables evaluated were pH and electrical conductivity (CE) with a Hanna potentiometer (model HI98130, Ann Arbor,

barbecho, y en la de lluvias con cultivo establecido. En cada región se recolectaron muestras en tres parcelas de maíz de temporal, compuestas por cinco submuestras de suelo rizosférico a 30 cm de profundidad por parcela. Para obtener una muestra representativa de cada región se realizó una mezcla del suelo de las tres parcelas. Las muestras recolectadas se transportaron al laboratorio de suelos del CIIDIR en Oaxaca, donde se homogeneizaron y secaron en invernadero, se tamizaron (malla de 2 mm) y almacenaron en refrigeración (-5 °C) para la posterior extracción de esporas y análisis fisicoquímico. Las variables evaluadas fueron: pH y conductividad eléctrica (CE) con un potenciómetro Hanna (modelo HI98130, Ann Arbor, MI, USA), contenido de humedad por gravimetría (CH), textura con el higrómetro de Bouyoucos, concentración de materia orgánica (MO) y carbono orgánico (CO) por digestión húmeda de Walkley y Black, fósforo disponible (PO₄) por el método Bray y Kurtz, de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002).

Cultivos trampa

Cultivos trampa se establecieron para obtener esporas con mayor calidad que las extraídas de los suelos originales (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007). Como sustrato se utilizó una mezcla de suelo con arena en proporción 1:1 (v: v) desinfectado por solarización e inoculado con 50 g de suelo de la región correspondiente, en contenedores de 0.5 L, durante un ciclo de seis meses en un invernadero del CIIDIR Oaxaca. Tres réplicas se usaron por cada temporada de cada región. El cultivo trampa se estableció con sorgo (*Sorghum bicolor* (L) Moench) y alfalfa (*Medicago sativa* L.). Los contenedores se colocaron en invernadero, y el riego se suministró a libre demanda durante todo el ciclo. Al final del ciclo se tomaron muestras por triplicado de 50 g para la extracción de esporas.

Extracción de esporas e identificación de especies

La extracción de esporas de HMA se realizó en muestras de 50 g de suelo, tanto en las muestras recolectadas en el campo como de las obtenidas de las plantas trampa, mediante la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963) seguido de centrifugación a 580 g, con soluciones al 20 y 60%.

Con un microscopio estereoscópico (Zeigen OLI, Ciudad de México, México) se seleccionaron esporas con estructuras visibles y en buen estado para colocarlas en portaobjetos con alcohol polivinílico en lactoglicerol adicionado con reactivo Melzer (PVLG + Melzer), para el conteo y clasificación de esporas con base en su morfología. La revisión se realizó con un microscopio óptico

MI, USA), moisture content by gravimetry (CH), texture with the Bouyoucos hydrometer, organic matter (MO) and organic carbon (CO) concentration by Walkley and Black wet digestion method, available phosphorus (PO₄) by the Bray and Kurtz method, according to the Mexican Official Standard NOM-021-RECNAT-2000 (SEMARNAT, 2002).

Trap cultures

Trap cultures were established to obtain spores with higher quality than those extracted from the original soils (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007). A mixture of soil with sand in a 1:1 (v: v) ratio, disinfected by solarization and inoculated with 50 g of soil from the corresponding region, in 0.5 L containers, was used as substrate during a six-month cycle in a greenhouse at CIIDIR Oaxaca. Three replicates were used for each season in each region. The trap culture was established with sorghum (*Sorghum bicolor* (L) Moench) and alfalfa (*Medicago sativa* L.). Containers were placed in greenhouses, and irrigation was supplied on demand throughout the cycle. At the end of the cycle, triplicate samples of 50 g were taken for spore extraction.

Spore extraction and species identification

The extraction of AMF spores was carried out on 50 g samples of soil, both from samples collected in the field and from those obtained from trap plants, using the wet sieving and decanting technique (Gerdemann and Nicolson, 1963) followed by centrifugation at 580 g in sucrose gradient, with 20 and 60% solutions.

With a stereo microscope (Zeigen OLI, Mexico City, Mexico), spores with visible structures and in good condition were selected and placed on slides with polyvinyl alcohol in lactoglycerol added with Melzer reagent (PVLG + Melzer) for counting and classification of spores based on their morphology. The examination was performed with an optical microscope (Nikon Optiphot II, Tokyo, Japan) with Nomarski interference contrast and a micrometer ruler attached to one of the eyepieces to measure the spores and their subcellular structures. For species determination, the WVU-International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (WVU-INVAM, 2016) website was consulted. The classification of AMF is stated according to the proposals of Schüßler *et al.* (2001) and Redecker *et al.* (2013).

Mycorrhizal colonization

Roots from the previous crop cycle were collected from the plots during dry season, and roots from the established crop were

(Nikon Optiphot II, Tokio, Japón) con contraste de interferencia de Nomarski y una reglilla micrométrica acoplada a uno de los oculares para medir las esporas y sus estructuras subcelulares. Para la determinación de las especies se consultaron en la página web de la Internacional Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi (WVU-INVAM, 2016). La clasificación de los HMA se enuncia de acuerdo con las propuestas de Schüßler *et al.* (2001) y Redecker *et al.* (2013).

Colonización micorrícica

Durante la temporada seca se recolectaron raíces del ciclo de cultivo anterior en las parcelas, y durante la temporada de lluvias se utilizaron raíces del cultivo establecido. Las raíces se lavaron con agua corriente abundante, se aclararon con KOH (10%) y H₂O₂ (2.5%), y se teñieron con azul de tripano 0.05% en ácido láctico al 50% (Phillips y Hayman, 1970). En portaobjetos se colocaron 25 segmentos de la raíz y se observaron en un microscopio compuesto (LEICA DFC230, Heerbrugg, Suiza) a 10X y 40X. El porcentaje de colonización micorrícica se determinó con base en la presencia de estructuras micorrícicas: hifas, arbuscúlos y vesículas, tomando como positiva la presencia de cualquier estructura observada (Giovannetti y Mosse, 1980).

Análisis de datos

La estructura de las comunidades de HMA se caracterizó al determinar la riqueza de especies, así como el número total y la abundancia relativa de las esporas. Respecto al estudio ecológico se determinaron los índices de diversidad de Shannon y de Margalef. Para evaluar la similitud en la composición de especies entre regiones se calculó el índice de Morisita. Un escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS), basado en la distancia de Bray-Curtis, se utilizó para analizar la distribución espacial de las comunidades micorrícicas de las cuatro regiones en las dos temporadas, y se realizó un análisis multivariado con base en permutaciones (PERMANOVA) para evaluar las diferencias significativas (Rodríguez-Caballero *et al.*, 2017).

Un análisis de varianza (ANDEVA) y luego la prueba de comparación de medias (Tukey, $p \leq 0.05$) se realizaron para los índices de diversidad, abundancia de esporas y riqueza de especies. El diseño experimental fue completamente al azar, y cada una de las regiones se consideró como tratamiento. El análisis de redundancia (RDA) se utilizó para evaluar la relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y la distribución de las especies de HMA en las cuatro regiones. Los datos de las propiedades físicas y químicas de los suelos de las parcelas muestreadas no se distribuyen de manera normal; por lo tanto, se analizaron con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

used during the rainy season. Roots were washed with abundant tap water, rinsed with KOH (10%) and H₂O₂ (2.5%), and stained with 0.05% trypan blue in 50% lactic acid (Phillips and Hayman, 1970). Twenty-five root segments were placed on slides and observed under a compound microscope (LEICA DFC230, Heerbrugg, Switzerland) at 10X and 40X. The percentage of mycorrhizal colonization was determined based on the presence of mycorrhizal structures: hyphae, arbuscules, and vesicles, taking as positive the presence of any structure observed (Giovannetti and Mosse, 1980).

Data analysis

The structure of AMF communities was characterized by determining species richness, as well as the total number and relative abundance of spores. Regarding the ecological study, the Shannon and Margalef diversity indexes were determined. To evaluate the similarity in species composition between regions, the Morisita index was calculated. A non-metric multidimensional scaling (NMDS), based on the Bray-Curtis distance, was used to analyze the spatial distribution of the mycorrhizal communities of the four regions in the two seasons, and a permutation-based multivariate analysis (PERMANOVA) was performed to evaluate significant differences (Rodríguez-Caballero *et al.*, 2017).

An analysis of variance (ANOVA) was run and then a test of means (Tukey, $p \leq 0.05$) for diversity indexes, spore abundance and species richness. The experimental design was completely randomized, and each of the regions was considered as a treatment. Redundancy analysis (RDA) was used to evaluate the relationship between soil physicochemical properties and AMF species distribution in the four regions. Soil physical and chemical properties data from the sampled plots were not normally distributed; therefore, they were analyzed with the Kruskal-Wallis nonparametric test.

The influence of soil properties on AMF spore abundance was analyzed using the generalized linear model (GLM) and Poisson regression. To evaluate the significance between seasons in the Shannon index, Margalef index, mycorrhizal colonization, and spore abundance, a two-way analysis of variance was performed with two factors: region and sampling season. When significance was found, the t-student test ($p \leq 0.05$) was applied by region to compare significance between seasons in each region. Data were analyzed with R Studio software (RStudio Team, 2015).

RESULTS AND DISCUSSION

Soil physicochemical characterization

The Kruskal-Wallis test indicated significant differences in the physicochemical properties of the

Con el modelo lineal generalizado (GLM) y la regresión de Poisson se analizó la influencia de las propiedades del suelo en la abundancia de esporas de HMA. Para evaluar significancia entre temporadas en los índices de Shannon y de Margalef, colonización micorrícica y abundancia de esporas se realizó un análisis de varianza de dos vías: región y temporada de muestreo, al encontrar significancia se aplicó la prueba de t-student ($p \leq 0.05$) por región para comparar significancia entre temporadas en cada región. Los datos se analizaron con el paquete estadístico R (R Studio Team, 2015).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización fisicoquímica del suelo

La prueba de Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas en las propiedades fisicoquímicas de los suelos entre las cuatro regiones estudiadas. El pH del suelo de la región I es moderadamente ácido, y en las demás regiones es neutro. En la región VC se registraron los valores menores de CE, CH, MO y CO; pero tuvo el valor mayor de PO_4 . La región M tuvo CH mayor, mientras que la concentración más alta de MO y CO se registró en el suelo de la región Y. Los suelos de las regiones I e Y tuvieron una textura franco-arenosa, en tanto que en el suelo de la región M la textura fue franca y en la región VC, areno-francosa (Cuadro 1).

soils among the four regions studied. Soil pH in region I is moderately acidic, and in the other regions it is neutral. Region VC had the lowest values of CE, CH, MO and CO, but the highest value of PO_4 . Region M had the highest CH, while the highest concentration of MO and CO was recorded in the soil of region Y. The soils of regions I and Y had a sandy loam texture, while in the soil of region M the texture was loam and in region VC was loamy sand (Table 1).

Mycorrhizal colonization

Mycorrhizal colonization of maize did not vary between regions (Tukey $p > 0.05$). But there was significance between seasons ($p = 0.012$) in region Y (t-student $p \leq 0.05$), with a higher colonization value in the rainy season (Figure 1). The association observed between the type of management in each plot was notorious; mycorrhizal colonization of roots tended to be lower where intensive monoculture was carried out (Soka and Ritchie, 2018); and in plots where native seed was used, mycorrhizal colonization of maize plants was higher (Sangabriel-Conde *et al.*, 2015). Another factor for differences was the sampling season; in this research there was higher mycorrhizal colonization in the wet season, which agrees with data reported by Alvarez-Lopezello *et al.*

Cuadro 1. Descripción de las propiedades físicas y químicas de los suelos de las regiones: Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) y Valles centrales (VC) del estado de Oaxaca, México, con cultivo de maíz de temporal.

Table 1. Description of the physical and chemical properties of the soils of the regions: Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) and Valles Centrales (VC) of the state of Oaxaca, Mexico, with rainfed maize crop.

Propiedades	I	Y	M	VC
pH (H ₂ O)	5.62 ± 0.17	6.64 ± 0.06	6.56 ± 0.17	6.88 ± 0.03
CE (dS m ⁻¹)	0.24 ± 0.01	0.43 ± 0.03	0.18 ± 0.006	0.11 ± 0.003
CH (%)	1.67 ± 0.03	1.98 ± 0.01	2.38 ± 0.03	1.66 ± 0.01
MO (%)	1.56 ± 0.23	6.59 ± 0.37	1.86 ± 0.20	1.04 ± 0.08
CO (%)	0.91 ± 0.13	3.82 ± 0.21	1.08 ± 0.11	0.61 ± 0.40
PO ₄ (mg kg ⁻¹)	2.45 ± 0.14	14.45 ± 0.69	2.98 ± 0.61	49.4 ± 1.20
Textura	Franco-arenoso	Franco-arenoso	Franco	Areno-francoso

CE: conductividad eléctrica; CH; contenido de humedad; MO: contenido de materia orgánica; CO: carbono orgánico; PO₄: fósforo disponible Bray. ♦ CE: electric conductivity; CH: moisture content; MO: organic matter content; CO: organic carbon; PO₄: Bray available phosphorus.

Colonización micorrícica

La colonización micorrícica del maíz no varió entre las regiones (Tukey $p>0.05$). Pero hubo significancia entre temporadas ($p=0.012$) en la región Y (t-student $p\leq 0.05$), con un valor de colonización mayor en la temporada de lluvias (Figura 1). La asociación observada entre el tipo de manejo en cada parcela fue notoria; la colonización micorrícica de las raíces tendió a ser menor donde se realizó monocultivo intensivo (Soka y Ritchie, 2018), y en las parcelas donde se utilizó semilla nativa, la colonización micorrícica de las plantas de maíz fue mayor (Sangabriel-Conde *et al.*, 2015). Otro factor para diferencias fue la temporada de muestreo; en esta investigación hubo una colonización micorrícica mayor en la temporada húmeda, lo cual coincide con lo documentado por Álvarez-Lopezello *et al.* (2019). La colonización observada en la región Y puede deberse a la perturbación mínima que se realiza en el suelo, y a la

(2019). The colonization observed in the region Y may be due to the minimal disturbance to the soil and the rapid recovery of native vegetation, which may favor the multiplication of mycorrhizal communities and increase the probability of interaction with the crop in the following season (Hijri *et al.*, 2006).

Composition of AMF communities

The AMF species reported belong to the families Glomeraceae (29.2%), Acaulosporaceae (20.8%), Claroideoglomeraceae (16.7%), Gigasporaceae (16.7%), Ambisporaceae (8.3%), Entrophoraceae (4.2%), and Paraglomeraceae (4.2%), which represent about 54% of the total number of families belonging to Glomeromycota (Table 2). In the soils of maize plots, 24 species were recorded, about 8% of those described in the world and 16% of those reported in Mexico (Chimal-Sánchez *et al.*, 2020). In regions M and VC 14 species were recorded, while in regions I and Y there are 12 and 11, respectively.

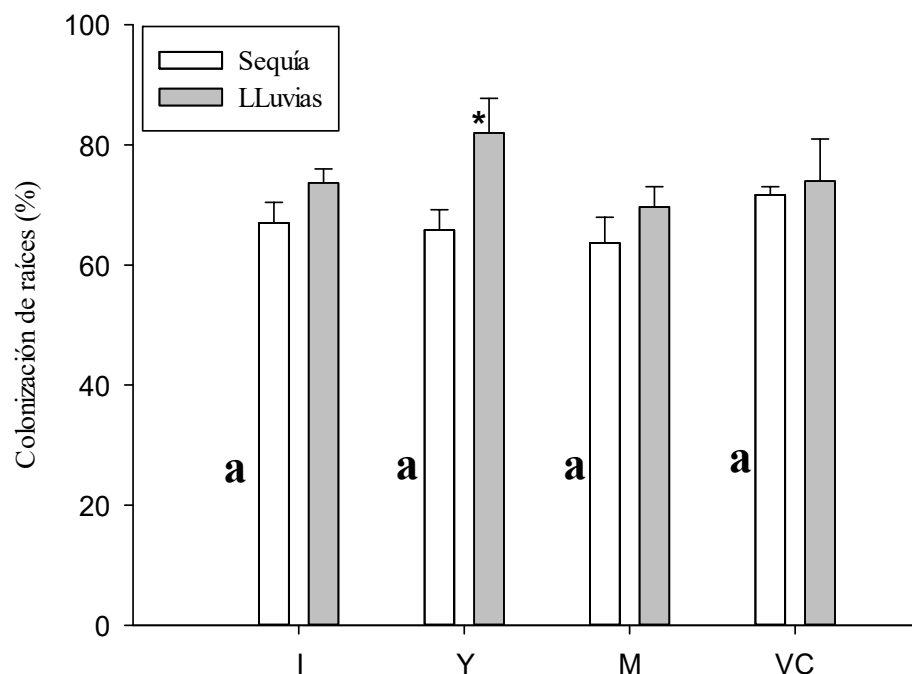


Figura 1. Colonización micorrícica de maíz en cultivo de temporal de las regiones Istmo (I), Sierra norte (Y), Mixteca (M) y Valles centrales (VC) del estado de Oaxaca, México, durante las temporadas de secas y lluvias. Las barras representan promedios \pm error estándar. Sin diferencia estadística (Tukey, $p\leq 0.05$, $n=36$). *Diferencia significativa entre la misma región para las dos temporadas (t-student, $p\leq 0.05$).

Figure 1. Mycorrhizal colonization of maize in rainfed crops in the Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) and Valles centrales (VC) regions of the state of Oaxaca, Mexico, during dry and rainy seasons. The bars represent means \pm standard error. Values with no statistical difference (Tukey, $p\leq 0.05$, $n=36$). *Significant difference between the two seasons in the same region (t-student, $p\leq 0.05$).

recuperación rápida de la vegetación nativa, lo cual puede favorecer la multiplicación de las comunidades micorrícicas, y aumentar la probabilidad de interacción con el cultivo en la siguiente temporada (Hijri *et al.*, 2006).

Composición de las comunidades de HMA

Las especies de HMA reportadas pertenecen a las familias Glomeraceae (29.2%), Acaulosporaceae (20.8%), Claroideoglomeraceae (16.7%), Gigasporaceae (16.7%), Ambisporaceae (8.3%), Entrophosporaceae (4.2%) y Paraglomeraceae (4.2%), las cuales representan cerca del 54% del total de familias pertenecientes a Glomeromycota (Cuadro 2). En los suelos de las parcelas de maíz se registraron 24 especies, cerca de el 8% de las descritas en el mundo y 16% de las reportadas en México (Chimal-Sánchez *et al.*, 2020). En las regiones M y VC se registraron 14 especies, mientras que en las regiones I e Y hay 12 y 11, respectivamente.

Las especies presentes en las cuatro regiones de estudio *F. geosporum* y *R. intraradices*, tienen también los valores mayores de AR, lo cual coincide con lo indicado por Reyes-Jaramillo *et al.* (2019) quienes reportaron a *F. mosseae* y *R. intraradices* como especies generalistas. Guadarrama-Chávez *et al.* (2007) también observaron a *F. geosporum* en zonas semiáridas de México.

En las regiones I e Y se registró un número mayor de especies de HMA en la temporada de lluvias, y en las regiones M y VC el número de especies mayor se encontró en la temporada seca. A pesar de esto, la riqueza de especies no fue diferente ($p > 0.05$) entre regiones ni entre temporadas.

La abundancia de esporas en los suelos de las regiones I y VC fue mayor en la temporada húmeda, en la región Y el número de esporas mayor ocurrió en la temporada seca, y en la región M la abundancia total de esporas no difirió entre temporadas. La abundancia de esporas fue mayor en la región Y (Tukey, $p \leq 0.05$) en ambas temporadas (Figura 2). La cantidad de esporas aumentó cuando la planta de maíz entró a la fase reproductiva (R1) con un decremento conforme avanzó dicha fase (Tian *et al.*, 2011), pero solo en la región VC se observó dicha tendencia, ya que en la región Y la abundancia disminuyó significativamente durante la temporada húmeda (Figura 2).

La riqueza de especies no tuvo variación entre temporadas, pero la abundancia de esporas si registró

Species present in the four study regions, *F. geosporum* and *R. intraradices*, also have the highest AR values; this finding coincides with Reyes-Jaramillo *et al.* (2019) who reported *F. mosseae* and *R. intraradices* as generalist species. Guadarrama-Chávez *et al.* (2007) also observed *F. geosporum* in semiarid regions of Mexico.

In regions I and Y a higher number of AMF species was recorded in the rainy season, and in regions M and VC the highest number of species was found in the dry season. Despite this, species richness was not different ($p > 0.05$) between regions or seasons.

Spore abundance in the soils of regions I and VC was higher in the wet season, in region Y the highest number of spores occurred in the dry season, and in region M total spore abundance did not differ between seasons. Spore abundance was higher in region Y (Tukey, $p \leq 0.05$) in both seasons (Figure 2). The number of spores increased when the maize plant entered the reproductive phase (R1) with a decrease as this phase progressed (Tian *et al.*, 2011), but that trend only was observed in the VC region, since for region Y abundance decreased significantly during the wet season (Figure 2).

Species richness did not vary between seasons, but spore abundance did show variation, with a higher number of propagules during dry season sampling, since the sporulation rate increases when there is some type of stress related to soil (Álvarez-Lopezello *et al.*, 2019).

AMF belonging to the family Glomeraceae had higher relative abundance (AR) from 0.59 to 0.97 in the four regions during the two seasons, with higher presence in region Y in both seasons. *Entrophospora infrequens* and *Scutellospora* sp. are present only in region I. *Claroideoglossum lamellosum*, *Glomus microaggregatum*, and *R. fasciculatus* are specific to region M. *Acaulospora kentinensis*, *A. morrowiae*, and *Racocetra* aff. *fulgida* are recorded only in region VC. The morphospecies *Glomus* sp. is only reported in the region Y, where the *Claroideoglossum* genus is not present. In region VC, the presence of the *Ambispora* genus was not recorded. *Entrophospora infrequens* is only found in region I during the dry season (AR=2.50), while *Paraglossum occultum* is only present in the dry season in regions Y and VC (AR = 0.67 and 1.79, respectively).

Morisita index values indicate greater similarity between the AMF communities of regions I and Y with the highest value (0.96), and they share six

Cuadro 2. Riqueza de especies (RE), abundancia relativa (AR) y número de esporas (NE) de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en las parcelas de maíz con presencia de sequía en las regiones: Istmo, Sierra Norte, Mixteca y Valles centrales de Oaxaca (I, Y, M y VC), México durante dos temporadas: secas y lluvias (S, LL).

Table 2. Species richness (RE), relative abundance (AR), and spore number (NE) of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in maize plots exposed to drought in the regions: Istmo, Sierra Norte, Mixteca and Valles Centrales of Oaxaca (I, Y, M and VC), Mexico, during two seasons: dry and rainy (S, LL).

	I				Y				M				VC			
	S		LL		S		LL		S		LL		S		LL	
	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)
Acaulosporaceae	1	(0.03)	2	(0.01)	2	(0.01)	4	(0.04)	0	(0)	2	(0.03)	5	(0.09)	5	(0.06)
<i>Acaulospora excavata</i> [‡]																
Ingleby & C. Walker	1	(2.5)	1	(0.61)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	2	(3.57)	1	(1.19)
<i>A. kentinensis</i> [‡] (C.G. Wu & S.Liu)																
Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.79)	4	(4.76)
<i>A. morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.79)	0	(0)
<i>A. scrobiculata</i> Trappe	0	(0)	1	(0.61)	2	(1.34)	3	(3.13)	0	(0)	0	(0)	1	(1.79)	0	(0)
<i>A. spinosa</i> Oehl, Palenz., I.C. Sánchez, Tchabi, Hount. & G.A. Silva	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.04)	0	(0)	2	(2.63)	0	(0)	0	(0)
Ambisporaceae	5	(0.13)	6	(0.04)	0	(0)	3	(0.03)	0	(0)	1	(0.01)	0	(0)	0	(0)
<i>Ambispora appendicula</i> C. Walker [‡]	5	(12.5)	6	(3.66)	0	(0)	2	(2.08)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
<i>A. gerdemanni</i> [†] C. Walker, Vestberg & Schuessler	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.04)	0	(0)	1	(1.32)	0	(0)	0	(0)
Clareidoglomeraceae	2	(0.05)	12	(0.07)	0	(0)	0	(0)	16	(0.21)	0	(0)	14	(0.25)	9	(0.11)
<i>Clareidoglomerum claroideum</i>																
C. Walker & Schuessler [‡]	0	(0)	5	(3.05)	0	(0)	0	(0)	1	(1.32)	0	(0)	8	(14.29)	0	(0)
<i>C. etunicatum</i> C. Walker & Schuessler	0	(0)	1	(0.61)	0	(0)	0	(0)	1	(1.32)	0	(0)	6	(10.71)	9	(10.71)
<i>C. lamellosum</i> [‡] C. Walker & Schuessler [‡]	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	2	(2.63)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
<i>C. aff. lamellosum</i> C. Walker & Schuessler	2	(5)	6	(3.66)	0	(0)	0	(0)	12	(15.79)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
Entrophosporaceae	1	(0.03)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
<i>Entrophospora infrequens</i>																
R.N. Ames & R.W. Schneid	1	(2.5)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
Glomeraceae	30	(0.75)	144	(0.88)	145	(0.97)	89	(0.93)	56	(0.74)	67	(0.88)	33	(0.59)	65	(0.77)
<i>Glomus microaggregatum</i>																
Koske, Gemma & Olexia	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.31)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
G. sp.	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.04)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
<i>Funneliformis geosporum</i>																
C. Walker & Schuessler [‡]	15	(37.5)	85	(51.83)	108	(72.48)	43	(44.79)	19	(25)	14	(18.42)	18	(32.14)	17	(20.24)
<i>F. mosseae</i> C. Walker & Schuessler [‡]	0	(0)	12	(7.32)	0	(0)	2	(2.08)	6	(7.89)	24	(31.58)	0	(0)	14	(16.67)
<i>Rhizophagus fasciculatus</i>																
C. Walker & Schuessler	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.32)	0	(0)	0	(0)
<i>Rh. intraradices</i> C. Walker & Schuessler [‡]	13	(32.5)	40	(24.39)	28	(18.79)	28	(29.17)	30	(39.47)	26	(34.21)	13	(23.21)	32	(38.1)
<i>Septoglomerum conscriptum</i>																
Sieverd., G.A. Silva & Oehl [‡]	2	(5)	7	(4.27)	9	(6.04)	15	(15.63)	0	(0)	2	(2.63)	2	(3.57)	2	(2.38)

Cuadro 2. Continúa

Cuadro 2. Continuación

	I		Y				M				VC					
	S		LL		S		LL		S		LL		S		LL	
	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)	NE	(AR)
Gigaasporaceae	1	(0.03)	0	(0)	1	(0.01)	0	(0)	4	(0.05)	6	(0.08)	3	(0.05)	5	(0.06)
<i>Gigaspora candida</i> Bhattacharjee, Mukerji, J.P. Tewari & Skoropad	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	3	(3.95)	1	(1.79)	1	(1.19)
<i>Racocetra aff. fulgida</i> F.A. de Souza, I.R. Silva, M.B. Barros-Barreto, B.T. Goto & Oehl	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	2	(3.57)	0	(0)
<i>Scutellospora dipurpurascens</i> J.B. Morton & Koske	0	(0)	0	(0)	1	(0.67)	0	(0)	4	(5.26)	3	(3.95)	0	(0)	4	(4.76)
<i>Scutellospora</i> sp.	1	(2.5)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
Paraglomeraceae	0	(0)	0	(0)	1	(0.01)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(0.02)	0	(0)
<i>Paraglomerus occultum</i> [†] J.B. Morton & D. Redecker	0	(0)	0	(0)	1	(0.67)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(1.79)	0	(0)
NE	40		16.4		149		96		76		76		56		84	
RT	8		10		6		9		9		8		12		9	
RE	12				11				14				14			

[†]Nuevos registros para el estado de Oaxaca, México. *Especie detectada en cultivos trampa. NE: número total de esporas; RT: riqueza por temporada; RE: riqueza total de especies. ❖ [†]New records at the state of Oaxaca, Mexico. *Species was detected in trap cultures. NE: total number of spores; RT: richness by season; RE: total richness of species.

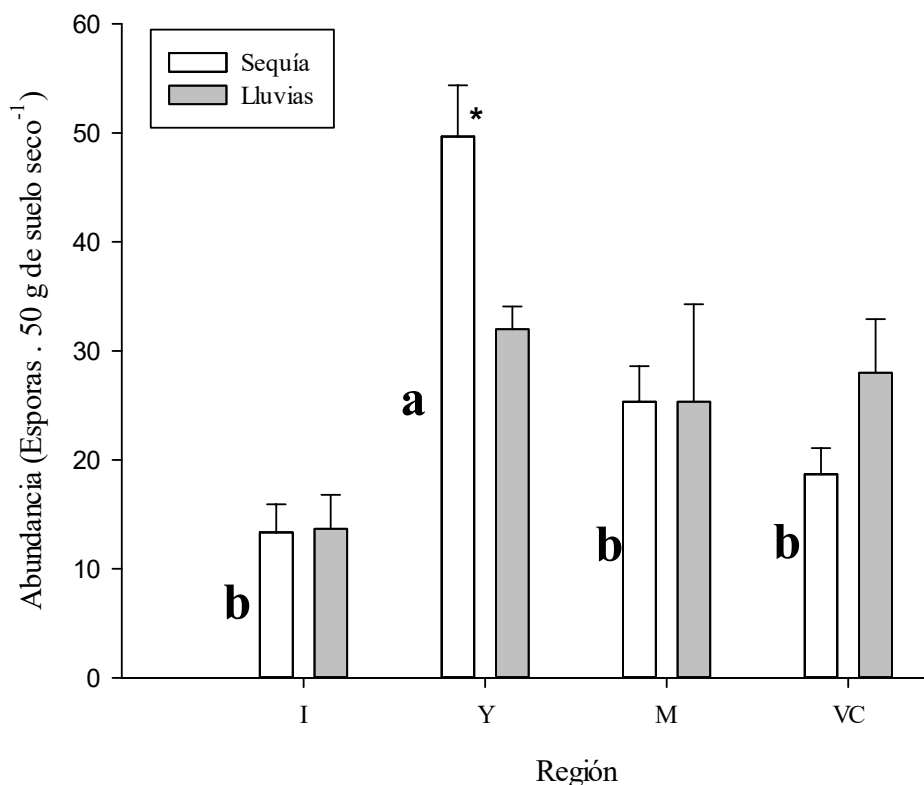


Figura 2. Abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en el suelo rizosférico de maíz en parcelas de temporal de las regiones: Istmo (I), Sierra norte (Y), Mixteca (M) y Valles centrales (VC) del estado de Oaxaca, México. Las Barras representan promedios \pm error estándar; letras distintas indican diferencia estadística (Tukey, $p \leq 0.05$, $n=24$). *Significancia entre las dos temporadas en la misma región (t -student, $p \leq 0.05$).

Figure 2. Abundance of spores of arbuscular mycorrhizal fungi in rhizospheric soil of maize in rainfed plots in the regions: Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) and Valles Centrales (VC) of the state of Oaxaca, Mexico. Bars represent means \pm standard error; different letters indicate statistical difference (Tukey, $p \leq 0.05$, $n=24$). *Significance between the two seasons in the same region (t -student, $p \leq 0.05$).

variación, con cantidad de propágulos mayor durante los muestreos realizados en la temporada seca, ya que la tasa de esporulación aumenta cuando existe algún tipo de estrés en el suelo (Álvarez-Lopezello *et al.*, 2019).

Los HMA pertenecientes a la familia Glomeraceae tuvieron mayor abundancia relativa (AR), de 0.59 a 0.97 en las cuatro regiones durante las dos temporadas, con presencia mayor en la región Y en las dos temporadas. Las especies *Entrophospora infrequens* y *Scutellospora* sp. están presentes sólo en la región I. *Claroideoglossum lamellosum*, *Glomus microaggregatum* y *R. fasciculatus* son específicas de la región M. *Acaulospora kentimensis*, *A. morrowiae* y *Racocetra* aff. *fulgida* se registran únicamente en la región VC. La morfoespecie *Glomus* sp. solo se reporta en la región Y, donde no hay presencia del género *Claroideoglossum*. En la región VC no se registró la presencia

species. However, regions M and VC had higher species richness, but with a lower index value (Table 3).

The region with the highest AMF diversity according to the Shannon index was VC, but in this region we recorded lower spore abundance. Regarding the comparison of Shannon's diversity index between seasons for each region, only in region Y there was a significant difference (t , $p=0.038$). According to the Margalef index, there were no differences in AMF diversity among regions or between seasons in each region (Table 4).

According to reports of AMF diversity in agricultural plots, the dominant family is Glomeraceae; this agrees with our findings. Such dominance may be attributed to the tolerance of Glomeraceae to soil disturbance (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007;

del género *Ambispora*. *Entrophospora infrequens* solo se encuentra en la región I durante la temporada seca (AR=2.50), mientras que *Paraglomus occultum* solo está presente en la temporada seca en las regiones Y y VC (AR = 0.67 y 1.79, respectivamente).

Los valores del índice de Morisita indican similitud mayor entre las comunidades de HMA de las regiones I e Y con el valor mayor (0.96), y comparten seis especies. No obstante, las regiones M y VC tuvieron riqueza de especies mayor, pero con un valor del índice menor (Cuadro 3).

La región con diversidad mayor de HMA de acuerdo con el índice de Shannon fue VC, pero en esta región se registró abundancia menor de esporas. Respecto a la comparación del índice de diversidad de Shannon entre temporadas por cada región, solo en la región Y se registró una diferencia significativa (t , $p=0.038$). Según el índice de Margalef, no hubo diferencias en la diversidad de HMA entre regiones ni entre temporadas en cada región (Cuadro 4).

De acuerdo con reportes de diversidad de HMA en parcelas agrícolas, la familia dominante es Glomeraceae, lo cual coincide con nuestros hallazgos. Dicha dominancia puede atribuirse a la tolerancia de Glomeraceae ante la perturbación del suelo (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007; Marinho *et al.*, 2019).

La riqueza de especies no fue diferente ($p > 0.05$) entre las regiones estudiadas, pero es importante resaltar que la amplitud varió entre 11 y 14 especies. Guadarrama-Chávez *et al.* (2007) encontraron 13 especies de HMA en parcelas de maíz en la región de Nizanda (Oaxaca), mientras que González-Cortés *et al.* (2012) encontraron 12 a 13 especies en parcelas de maíz en el centro de México, lo cual coincide con los valores de nuestra investigación. Las regiones VC y M cuentan con mayor número de especies registradas y tienen la similitud más alta (0.92) entre sí. Cabe señalar que este es uno de los primeros acercamientos a la diversidad micorrízica presente en parcelas de maíz en la región Y, lo cual adquiere una relevancia alta al encontrar una riqueza de especies (11) considerable.

En esta investigación se reportan registros nuevos para el estado de Oaxaca (*Acaulospora excavata*, *A. kentinensis*, *Ambispora gerdemannii*, *Claroideoglo-mus lamellosum* y *Paraglomus occultum*), además de tres morfotipos no identificados. La riqueza de HMA observada puede atribuirse a una mecanización reducida o nula y a la utilización baja de insumos y

Cuadro 3. Índice de similitud de Morisita para la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) de parcelas de maíz de temporal de las regiones Istmo (I), Sierra norte (Y), Mixteca (M) y Valles centrales (VC) del estado de Oaxaca, México.

Table 3. Morisita similarity index for species richness of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in rainfed maize plots in the Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) and Valles Centrales (VC) regions of the state of Oaxaca, Mexico.

Región	Y	M	VC
I	0.96 (6 [†])	0.79 (7)	0.84 (8)
Y		0.66 (7)	0.73 (7)
M			0.92 (8)

[†]Número de especies de HMA compartidas entre las regiones. ♦

[†]Number of AMF species shared between regions.

Species richness was not different ($p > 0.05$) among the regions studied, but it is important to highlight that the range varied between 11 and 14 species. Guadarrama-Chávez *et al.* (2007) reported 13 AMF species in maize plots in the Nizanda region (Oaxaca), while González-Cortés *et al.* (2012) found 12 to 13 species in maize plots in central Mexico; these coincide with the values of our research. The

Cuadro 4. Índices de diversidad de especies de hongos micorrizógenos arbusculares de parcelas de maíz de las regiones Istmo (I), Sierra norte (Y), Mixteca (M) y Valles centrales (VC) del estado de Oaxaca, México.

Table 4. Species diversity indexes of arbuscular mycorrhizal fungi in maize plots in the Istmo (I), Sierra Norte (Y), Mixteca (M) and Valles centrales (VC) regions of the state of Oaxaca, Mexico.

Región	Shannon		Margalef	
I	1.16 b	± 0.11	1.20 a	± 0.20
Y	1.00 b	± 0.12	1.01 a	± 0.15
M	1.29 b	± 0.09	1.39 a	± 0.15
VC	1.47 a	± 0.08	1.62 a	± 0.15

Promedios con letra diferente indican diferencia estadística (Tukey, $p \leq 0.05$). ♦ Means with different letter indicate statistical difference (Tukey, $p \leq 0.05$)

agroquímicos, además del uso de semilla nativa. Sangabriel-Conde *et al.* (2015) señalaron que hay una interacción fuerte entre el genotipo de maíz utilizado y la comunidad micorrícica presente en el suelo.

Relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y las comunidades de HMA

El escalamiento multidimensional no-paramétrico (NMDS) (Figura 3) y el análisis con permutaciones (PERMANOVA) mostraron diferencias entre las regiones en las dos temporadas ($F=3.17$, $p \leq 0.001$).

Con el análisis de redundancia (RDA) (Figura 4) se registró que la riqueza de HMA en las cuatro regiones está asociada a las propiedades fisicoquímicas de los suelos (Figura 4). Las especies asociadas con la conductividad eléctrica (CE) y materia orgánica (MO) fueron: *Acaulospora scrobiculata*, *Glomus*

regions VC and M have the highest number of species recorded and have the highest similarity (0.92) between them. It should be noticed that this is one of the first approaches to the mycorrhizal diversity present in maize plots in the region Y, which acquires a high relevance by finding a considerable species richness (11).

This research reports new records for the state of Oaxaca (*Acaulospora excavata*, *A. kentinensis*, *Ambispora gerdemannii*, *Claroideoglossum lamellosum*, and *Paraglossum occultum*), in addition to three unidentified morphotypes. The richness of AMF observed can be attributed to low or no mechanization and low use of inputs and agrochemicals, along with the use of native seed. Sangabriel-Conde *et al.* (2015) indicated that there is a strong interaction between the maize genotype used and the mycorrhizal community present in the soil.

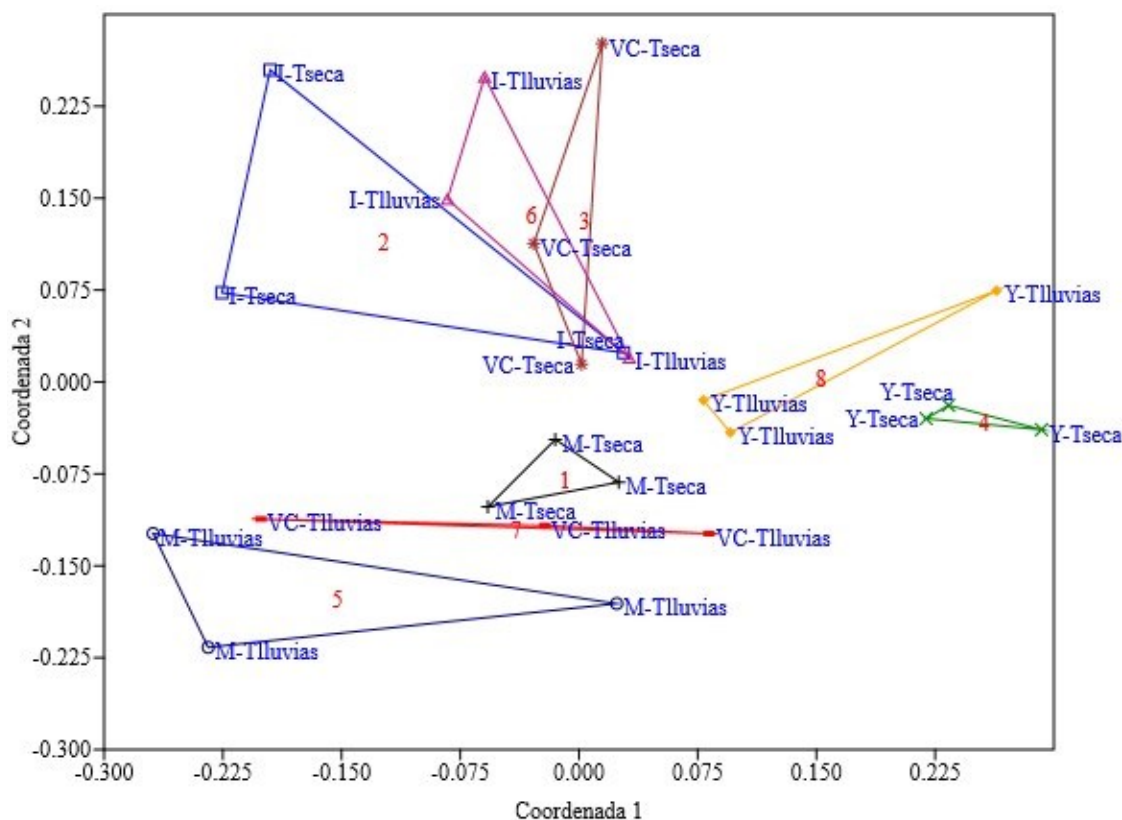


Figura 3. Escalamiento multidimensional no-paramétrico (NMDS) de la composición de comunidades micorrizógenas en parcelas de maíz de temporal en cuatro regiones con incidencia de sequía en Oaxaca, México. I: Istmo, Y: Sierra Norte, M: Mixteca y VC: Valles centrales, Tseca: Temporada seca y Tlluvias: Temporada lluviosa.

Figure 3. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of mycorrhizal community composition in rainfed maize plots in four regions with drought incidence in Oaxaca, Mexico. I: Istmo, Y: Sierra Norte, M: Mixteca and VC: Valles centrales; Tseca: Dry season and Tlluvias: Rainy season.

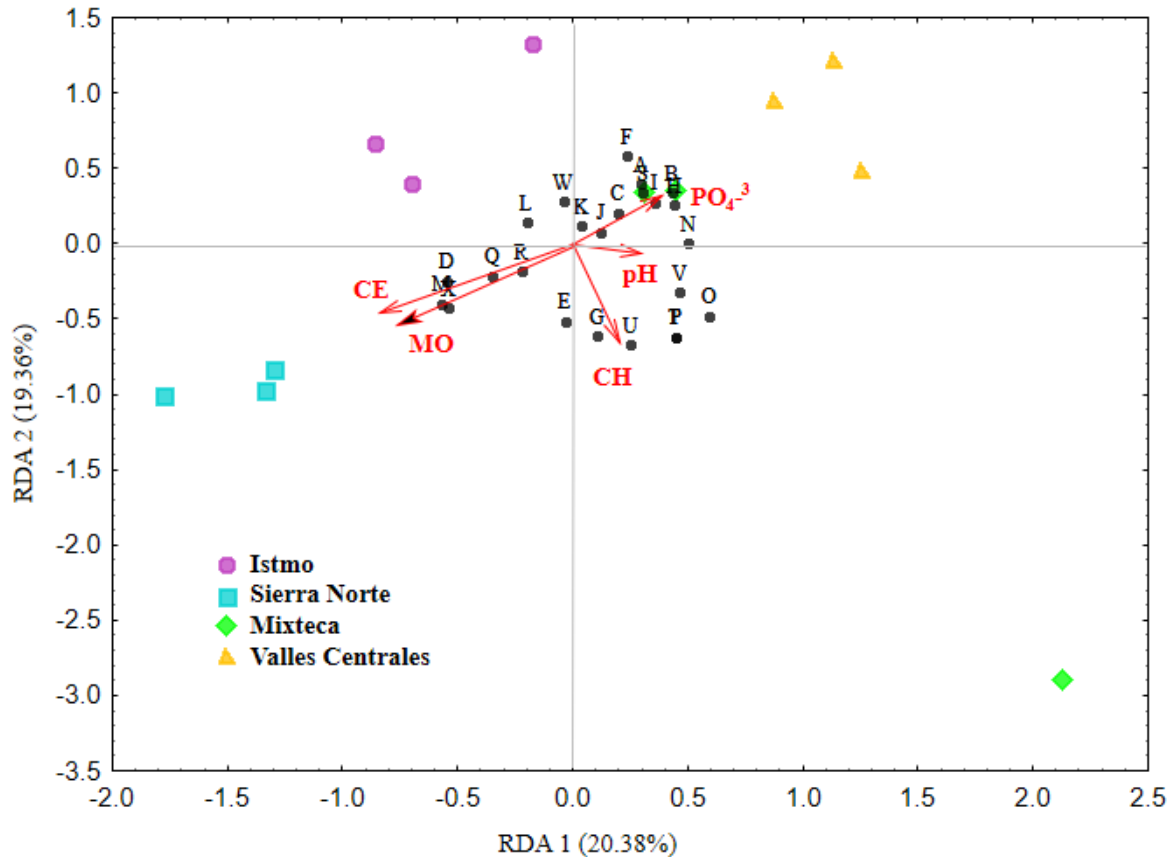


Figura 4. Análisis de redundancia (RDA) entre especies de hongos micorrizógenos arbusculares y propiedades del suelo en parcelas de maíz de temporal en cuatro regiones con incidencia de sequía en Oaxaca, México. (CE) conductividad eléctrica, (CH) contenido de humedad, pH, (MO) materia orgánica, (PO_4^3) fósforo disponible. A: *Acaulospora excavata*, B: *A. kentinensis*, C: *A. morrowiae*, D: *A. scrobiculata*, E: *A. spinosissima*, F: *Ambispora appendicula*, G: *A. gerdemannii*, H: *Claroideoglossum claroideum*, I: *C. etunicatum*, J: *C. lamellosum*, K: *C. lamellosum* aff. *lamellosum*, L: *Entrophospora infrequens*, M: *Funneliformis geosporum*, N: *F. mosseae*, O: *Gigaspora candida*, P: *Glomus microaggregatum*, Q: *Glomus* sp., R: *Paraglomus occultum*, S: *Racocetra* aff. *fulgida*, T: *Rhizophagus fasciculatus*, U: *R. intraradices*, V: *Scutellospora dipurpurascens*, W: *Scutellospora* sp., X: *Septoglossum constrictum*.

Figure 4. Redundancy analysis (RDA) between arbuscular mycorrhizal fungi species and soil properties in rainfed maize plots in four regions with drought incidence in Oaxaca, Mexico. (CE) electric conductivity, (CH) moisture content, pH, (MO) organic matter (PO_4^3) available phosphorus. A: *Acaulospora excavata*, B: *A. kentinensis*, C: *A. morrowiae*, D: *A. scrobiculata*, E: *A. spinosissima*, F: *Ambispora appendicula*, G: *A. gerdemannii*, H: *Claroideoglossum claroideum*, I: *C. etunicatum*, J: *C. lamellosum*, K: *C. lamellosum* aff. *lamellosum*, L: *Entrophospora infrequens*, M: *Funneliformis geosporum*, N: *F. mosseae*, O: *Gigaspora candida*, P: *Glomus microaggregatum*, Q: *Glomus* sp., R: *Paraglomus occultum*, S: *Racocetra* aff. *fulgida*, T: *Rhizophagus fasciculatus*, U: *R. intraradices*, V: *Scutellospora dipurpurascens*, W: *Scutellospora* sp., X: *Septoglossum constrictum*.

sp., *Paraglomus occultum*, *Septoglossum constrictum* y *Funneliformis geosporum*. Las especies *Ambispora gerdemannii* y *Rhizophagus intraradices* tuvieron asociación positiva con el contenido de humedad, mientras que las especies *Acaulospora kentinensis*, *A. morrowiae*, *Racocetra* aff. *fulgida*, *Claroideoglossum etunicatum*, *C. claroideum*, *C. lamellosum* y *C. aff. lamellosum* estuvieron asociadas con el fósforo disponible.

Relationship between soil physicochemical properties and AMF communities

Non-parametric multidimensional scaling (NMDS) (Figure 3) and permutation analysis (PERMANOVA) showed differences among regions in the two seasons ($F=3.17$, $p\leq 0.001$).

De acuerdo con el modelo lineal generalizado hubo una relación significativa entre las propiedades del suelo y la abundancia de esporas. La abundancia de esporas tuvo asociación positiva y directa con conductividad eléctrica, contenido de humedad y concentración de fósforo disponible, pero la relación con el pH fue negativa (Cuadro 5).

La abundancia de esporas en las parcelas estudiadas fue mucho menor que la registrada por Reyes-Jaramillo *et al.* (2019) en otra región del estado de Oaxaca (Figura 2). Al respecto se ha mencionado que la tasa de esporulación baja puede ser una característica propia de las comunidades de HMA presentes en el suelo.

A pesar de que la abundancia y diversidad de HMA está asociada a niveles de fósforo bajos en el suelo (Marinho *et al.*, 2019), en esta investigación la diversidad mayor se registró en el suelo con nivel mayor de PO₄, y la abundancia de esporas más alta, en suelos con los contenidos medios de PO₄ disponible.

CONCLUSIONES

Los suelos estudiados tienen textura media a moderadamente gruesa, con pH que varía de moderadamente ácido a neutro, contenido bajo de materia orgánica, a excepción del suelo de la región Sierra Norte. La interacción de los hongos micorrícicos arbusculares y las plantas de maíz es alta, con niveles de colonización superiores al 60%. En la Sierra Norte se registró colonización micorrícica mayor durante la temporada de lluvias y abundancia más alta

Redundancy analysis (RDA) (Figure 4) showed that AMF richness in the four regions is associated with the physicochemical properties of the soils (Figure 4). The species associated with electrical conductivity (CE) and organic matter (MO) were *Acaulospora scrobiculata*, *Glomus* sp., *Paraglomus occultum*, *Septoglomus constrictum*, and *Funneliformis geosporum*. *Ambispora gerdemannii* and *Rhizophagus intraradices* were positively associated with moisture content, while *Acaulospora kentinensis*, *A. morrowiae*, *Racocetra* aff. *fulgida*, *Claroideoglomus etunicatum*, *C. claroideum*, *C. lamellosum*, and *C. aff. lamellosum* were associated with available phosphorus.

According to the generalized linear model, there was a significant relationship between soil properties and spore abundance. Spore abundance was positively and directly associated with electrical conductivity, moisture content, and available phosphorus concentration, but the relationship with pH was negative (Table 5).

The spore abundance in the studied plots was lower than that reported by Reyes-Jaramillo *et al.* (2019) in another region of the state of Oaxaca (Figure 2). In this regard, it has been mentioned that the low sporulation rate may be a characteristic of AMF communities present in the soil.

Although AMF abundance and diversity are associated with low soil phosphorus levels (Marinho *et al.*, 2019), in this research the highest diversity was recorded in soil with higher PO₄ level, and the highest spore abundance in soils with the medium available PO₄ contents.

Cuadro 5. Relación entre la abundancia de esporas de hongos micorrícicos arbusculares y las propiedades fisicoquímicas del suelo de parcelas de maíz de temporal en el estado de Oaxaca, México, utilizando el modelo lineal generalizado (Regresión de Poisson).

Table 5. Relationship between spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi and soil physicochemical properties in rainfed maize plots in the state of Oaxaca, Mexico, using the generalized linear model (Poisson regression).

	Estimación	S.E.	Valor-Z	p
Abundancia de esporas vs				
Conductividad eléctrica	4.22	0.45	9.41	< 0.001
Contenido de humedad	2.18	0.36	6.13	< 0.001
Fósforo disponible	0.74	0.13	5.63	< 0.001
pH	-0.77	0.23	-3.28	< 0.01

de esporas en la temporada de secas. La riqueza de HMA registrada fue de 24 especies, lo cual representa cerca del 22% de las especies reportadas en México y el 33% de Oaxaca.

Nuestro estudio registró la presencia de dos especies generalistas, *Funneliformis geosporus* y *Rhizophagus intraradices*, y cinco reportes nuevos para el estado de Oaxaca (*Acaulospora excavata*, *A. kentinensis*, *Ambispora gerdemannii*, *Claroideoglosum lamellosum* y *Paraglosum occultum*), además de tres morfoespecies aún no identificadas. Estos resultados resaltan una diversidad importante de hongos micorrícicos arbusculares, y confirman su potencial micorrícico en el cultivo de maíz en condiciones de temporal en regiones semiáridas de Oaxaca, México, característica crítica para enfrentar el estrés hídrico en el suelo.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para investigación doctoral (278855). La Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional otorgó el financiamiento (SIP20170732) para el desarrollo del trabajo.

LITERATURA CITADA

- Alguacil M. M., E. Torrecillas, F. García-Orenes, and A. Roldán. 2014. Changes in the composition and diversity of AMF communities mediated by management practices in a Mediterranean soil are related with increases in soil biological activity. *Soil Biol. Biochem.* 76: 34–44.
- Álvarez-Lopezello J., R.F. del Castillo, C. Robles, and L.V. Hernández-Cuevas. 2019. Spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in human-modified neotropical ecosystems. *Ecol. Res.* 2019: 1-12.
- Cázares E., J. Chávez, Y. Salinas, F. Castillo, y P. Ramírez. 2015. Variación en la composición del grano entre poblaciones de maíz (*Zea mays* L.) nativas de Yucatán, México. *Agrociencia* 49:15–30.
- Chimal-Sánchez E., C. Senés-Guerrero, L. Varela, N. M. Montaña, R. García-Sánchez, A. Pacheco, S. A. Montaña-Arias, and S. L. Camargo-Ricalde. 2020. *Septoglosum mexicanum*, a new species of arbuscular mycorrhizal fungi from semiarid regions in Mexico. *Mycologia* 112: 121-132.
- Gerdemann, J. W., and T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46: 235–244.
- Giovannetti, M., and B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84: 489–500.
- González-Cortés, J. C., M. Vega-Fraga, L. Varela-Fregoso, M. Martínez-Trujillo, Y. Carreón-Abud and M. E. Gavito. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities

CONCLUSIONS

The textures of studied soils are medium to moderately coarse, with pH ranging from moderately acidic to neutral, low organic matter content, except the soil of the Sierra Norte region. The interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and maize plants is high, with colonization levels higher than 60%. In the Sierra Norte, mycorrhizal colonization was higher during the rainy season and spore abundance was higher during the dry season. The richness of AMF recorded was 24 species, which represents about 22% of the species reported in Mexico and 33% in Oaxaca.

Our study recorded the presence of two generalist species, *Funneliformis geosporus* and *Rhizophagus intraradices*, and five new reports for the state of Oaxaca (*Acaulospora excavata*, *A. kentinensis*, *Ambispora gerdemannii*, *Claroideoglosum lamellosum*, and *Paraglosum occultum*), in addition to three morphospecies not yet identified. These results highlight an important diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and confirm their mycorrhizal potential in maize cultivation under rainfed conditions in semiarid regions of Oaxaca, Mexico, a critical feature to cope with soil water stress.

—End of the English version—

---*---

- an land use change: The conversion of temperate forests to avocado plantations and maize fields in central Mexico. *Fungal Ecol.* 5: 16-23.
- Guadarrama-Chávez P., S. L. Camargo-Ricalde, L. Hernández-Cuevas, and S. Castillo-Argüero. 2007. Los hongos micorrícicos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 81: 131–137.
- Hijri, I., Z. Sýkorová, F. Oehl, K. Ineichen, P. Mäder, A. Wiemken, and D. Redecker. 2006. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Mol. Ecol.* 15: 2277–2289.
- Latef, A. H., A. Hashem, S. Rasool, E. F. Abd-Allah, A. A. Alqarawi, D. Egamberdieva, S. Jan, N. A. Anjum, and P. Ahmad. 2016. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and abiotic stress in plants: A review. *J. Plant Biol.* 59: 407–426.
- Marinho, F., F. Oehl, I. Ramalho da Silva, D. Coyne, J. S. da Nóbrega-Veras, and L. Costa-Maia. 2019. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fun. Ecol.* 40: 82-91

- Phillips, J. M., and D. S. Hayman. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55:158-161.
- R Studio Team. 2015. RStudio: Integrated Development for R. R Studio, Inc., Boston, MA <http://www.rstudio.com>. Consultado: febrero 2020.
- Redecker, D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. L. Stürmer, J. B. Morton, and C. Walker. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. 23:515–531.
- Reyes-Jaramillo I., E. Chimal-Sánchez, J. Y. Salmerón-Castro, N. Vázquez-Pérez, y L. Varela-Fregoso. 2019. Comunidad de hongos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) asociada con agaves mezcaleros de Oaxaca y su relación con algunas propiedades edáficas. *Rev. Mex. Biodiv.* 90. e902777. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2777>
- Rodríguez-Caballero G., F. Caravaca, A. J. Fernández-González, M. M. Alguacil, M. Fernández-López, and A. Roldán. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation mediated changes in rhizosphere bacterial community structure while promoting revegetation in a semiarid ecosystem. *Sci.Total Envir.* 584–585:838–848.
- Sangabriel-Conde W., I. E. Maldonado-Mendoza, M. E. Mancera-López, J. D. Cordero-Ramírez, D. Trejo-Aguilar, and S. Negrete-Yankelevich. 2015. Glomeromycota associated with Mexican native maize landraces in Los Tuxtlas, Mexico. *Appl. Soil Ecol.* 87: 63–71.
- Schüßler, A., D. Schwarzott, and C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413–1421.
- Soka, G. E., and M. E. Ritchie. 2018. Arbuscular mycorrhizal spore composition and diversity associated with different land uses in a tropical savanna landscape, Tanzania. *Appl. Soil Ecol.* 125: 222-232.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-021-REC-NAT-2000. Diario Oficial de la Federación. 31 de diciembre de 2002. México, D.F.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2014. Avance de Siembras y Cosechas. Resumen por estado. http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/ResumenProducto.do Consultado: enero 2020.
- Tian, H., R. A. Drijber, X. S. Niu, J. L. Zhang, and X. L. Li. 2011. Spatio-temporal dynamics of an indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community in an intensively managed maize agroecosystem in North China. *Appl. Soil Ecol.* 47:141–152.
- Turrini, A., A. Bedini, M. B. Loor, G. Santini, C. Sbrana, M. Giovannetti, and L. Avio. 2018. Local diversity of native arbuscular mycorrhizal symbionts differentially affects growth and nutrition of three crop plant species. *Biol. Fert. Solis.* 54: 203-217.
- WRB (World Reference Base. International Union of Soil Science Societies Working Group), 2015. Base referencial mundial del recurso suelo 2014. Actualización 2015. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. FAO, Roma. 218 p.
- WVU-INVAM (West Virginia University, International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi). <https://invam.wvu.edu/>. Consultado: enero 2020.

