



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE NICARAGUA.
(UNAN – LEON)
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA.



**Titulo: Efecto de un inoculo micorrízico en
dos especies forestales de Nicaragua.**

Presentado por:

María Eugenia Cerda Castillo.

***Requisito previo para optar al Título de:
Master en Biología de la Conservación***

Tutor: MSc. Octavio Guevara Villavicencio

Asesora en estadística:

➤ **M.Sc. Ana Cristina Rostrán.**

León, Nicaragua

2004.



DEDICATORIA

A mi familia que me apoyado en mi proyecto de formación profesional y humana, en especial a mi madre María Castillo, hermanos y sobrinos.

A las futuras generaciones cuyo sueño y meta es poder realizarse como hombres y mujeres de bien. Aquellos que creen que existe un mañana mejor, que desea que el mundo sea un sitio donde todos podamos vivir dignamente.

A las miles de madre que han luchado porque sus hijos tenga una mejor vida. A las mujeres que creen que nunca se tiene, si no se puede compartir con los menos privilegiados. A los que no se rinde aunque las cosas no sean como la habían pensado.

A cada uno de esos hombres y mujeres humildes que trabajan la tierra y la hacen producir, porque la aman y porque no tubieron la oportunidad de llevar una vida en mejores condiciones.

A los miembros de esta casa universitaria (UNAN-León) que la ven no como una propiedad de explotación y enriquecimiento personal, si no de un medio para forjar nuevos hombres y mujeres que sirvan para el desarrollo y bién de la patria.



AGRADECIMIENTO

Sería interminable la lista de personas a quienes tengo que dar las gracias por su apoyo para la culminación de este proyecto de vida, como es terminar la tesis de maestría.

Sin embargo, permítame de corazón y humildad decirles GRACIAS, porque han sido personas importantes para mi formación tanto personal como profesional.



Resumen

La mayoría de las plantas presentan asociaciones mutualistas, calculándose que el 90% de esta tienen micorrizas endotróficas. El presente trabajo se realizó en dos especies de importancia forestal, Pochote (*Pachira quinata* (Jacq) W.S. Alverson Dugand), Caoba (*Swietenia humilis* Zucc.) inoculadas con Mycoral de origen Colombiano (micorrizas de los géneros *Glomus*, *Acaulospora* y *Entrophospora*) este se llevó a cabo en el invernadero de microbiología de suelo ubicado en la finca El Ojoche de la UNAN- León. El objetivo del trabajo fue validar el efecto del inóculo micorrizógeno en dos especies de importancia forestales. El suelo se preparó con una proporción 2:1 (suelo: arena) para su posterior esterilización. Las semillas se sembraron directamente, agregándole al momento de la siembra 70g / bolsa del inóculo. El estudio se realizó durante dos años (2001 y 2003). El ensayo del 2001 consistió de diez plantas de cada especie vegetal sembradas en bolsas de polietileno, con seis repeticiones y dos tratamientos para un total de 240 plantas. Estas se dejaron crecer en invernadero durante ciento cinco días (2001). El ensayo del 2003 consistió de diez plantas de cada especie vegetal sembradas en bolsas de polietileno, con diez repeticiones y dos tratamientos para un total de 200 plantas. Estas se dejaron crecer en invernadero durante ciento catorce días en el caso de *Swietenia humilis* Zucc y de setenta y cinco días la especie de *Pachira quinata* (Jacq) W.S. Alverson (2003). Las variables evaluadas fueron altura, diámetro y número de hojas, durante el período de invernadero en ambos años de estudio. Al término del período se evaluó biomasa total (peso seco), porcentaje infectación y número de esporas/100 g de suelo, de una muestra de cinco plantas por especies (tratamiento). Ambas especies inoculadas con Mycoral durante los dos años de estudios presentaron un incremento en las variables altura y diámetro, número de hojas, área foliar total, biomasa aérea, biomasa de la raíz (2001) volumen radicular (2003). En ambas especies se encontró diferencia significativa en todas las variables respecto a las testigo ($p < 0.05$), aunque en el caso de Caoba fue menor en relación que el Pochote. Siendo la especie *Pachira quinata* (Jacq) W.S. Alverson la que presenta en ambos años de estudio mejor comportamiento al efecto del inóculo teniendo un incremento de hasta 501.25% en el área foliar total y de 124.20% en altura en el último año de estudio con respecto a las



plantas testigo. El grado de Dependencia micorrizica (DM) fue mayor en la especie *Pachira quinata* (Jacq) W.S. Alverson siendo de un 73.01% en el 2001 y de 74.79 en el 2003.

Palabra clave: micorriza, Glomus, Acaulosporas y Entrophospora.



INDICE

I	Introducción.....	1
II	Objetivos.....	3
2.1	Objetivo general.....	3
2.2	Objetivos específicos.....	3
III	Marco Teórico.....	4
3.1	Aspecto generales de las micorrizas arbusculares.....	4
3.1.1	Definición de micorrizas.....	4
3.1.2	Taxonomía.....	4
3.1.2.1	Ectomicorrizas ó Ectotrófica.....	5
3.1.2.2	Endomicorrizas ó Endotróficas.....	5
3.1.2.2.1	Géneros de MVA.....	7
3.1.3	Etapas de formación de la simbiosis.....	9
3.2	Funciones de la micorrizas.....	9
3.3	Factores que afectan a las micorrizas VA.....	14
3.3.1	Factores ambientales.....	14
3.3.1.1	Fertilidad del suelo.....	14
3.3.1.2	pH.....	15
3.3.1.3	Luz y Temperatura.....	15
3.3.2	Factores Abióticos.....	16
3.3.3	Factores Bióticos.....	16
3.3.4	Interacción con organismos beneficiosos para la planta.....	16
3.3.5	Interacción con microorganismos patógenos para la plantas.....	18
3.3.6	Interacción con organismos patógenos para los hongos MVA.....	18
3.4	Algunos Resultados de la Interacción Planta – Hongo.....	19
3.4.1	Aporte de las plantas a las micorrizas.....	19
3.4.2	Dependencia de la planta a las MVA.....	19
3.4.3	Compatibilidad de la combinación hospedador – hongo VA.....	19
3.5	Descripción de las especies empleadas.....	21
3.5.1	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.....	23
3.5.1.1	Distribución.....	23
3.5.1.2	Requerimiento ambientales.....	24
3.5.1.3	Silvicultura.....	24
3.5.1.4	Uso.....	25
3.5.2	<i>Pachira quinata</i> (Jacq) W.S. Alverrrson.....	25
3.5.2.1	Descripción de la especie.....	26
3.5.2.2	Distribución.....	26
3.5.2.3	Requerimiento ambientales.....	26
3.5.2.4	Silvicultura.....	26
3.5.2.5	Uso.....	27



IV	Materiales y método.....	28
4.1	Ubicación del sitio de estudio y especies utilizadas.....	28
4.2	Diseño Experimental.....	29
4.2.1	Diseño experimental del primer año de estudio.....	29
4.2.2	Diseño experimental del segundo año de estudio.....	29
4.3	Variables evaluadas en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i>	30
4.3.1	Altura, Diámetro y Número de hojas.....	30
4.3.2	Área Foliar y Biomasa.....	30
4.3.3	Volúmen Radicular.....	31
4.3.4	Conteo del número de esporas en el suelo.....	31
4.3.5	Porcentaje de Colonización de Raíces (% colonización).....	32
4.3.5.1	Clareo y Tinción de Raíces.....	32
4.3.5.2	Cuantificación del porcentaje de colonización.....	33
4.3.6	Contenido de Nitrógeno (N) y Fósforo (P).....	34
4.3.7	Dependencia Micorrízica (DM).....	35
4.3.8	Análisis estadístico de comparación de medias.....	35
V	Resultados y discusión.....	36
5.1	Comportamiento de la Caoba en fase de invernadero bajo el efecto de micorrizas.....	36
5.2	Comportamiento de Pochote en fase de invernadero bajo el efecto de micorrizas.....	38
5.3	Resultado finales de la Fase de Invernadero en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i> en el primer año de estudio.....	40
5.3.1	Altura, Diámetro y Número de hojas.....	40
5.3.2	Área Foliar Total.....	41
5.3.3	Biomasa aérea y radicular.....	42
5.4	Resultados Finales de la Fase de Invernadero en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i> en el segundo año de estudio.....	43
5.4.1	Altura, Diámetro y Número de hojas.....	43
5.4.2	Área Foliar Total.....	44
5.4.3	Biomasa Aérea.....	45
5.4.4	Volúmen Radicular (Vol. Radicular).....	46
5.5	Número de esporas (NESP) obtenidas en los dos años de estudio en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i>	47
5.6	Porcentaje de Colonización en las Raíces (% Colonización) en los dos años de estudio en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i>	48
5.7	Contenido de Nitrógeno (N) y Fósforo (P) en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i> ..	49
5.8	Incremento sobre el crecimiento en <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i> en los dos años de estudio.....	50
5.9	Dependencia Micorrízica de <i>S. humilis</i> y <i>P. quinata</i> en los dos años de estudio.....	51



VI	Conclusiones.....	52
VII	Recomendaciones.....	53
VIII	Bibliografía.....	54
IX	Anexos.....	71



I. INTRODUCCION

Los ecosistemas tropicales albergan a más de la mitad de las especies de flora y fauna hasta ahora conocidas, y por ello se le considera entre los biomas más diversos y complejos del mundo (Gates, 1999). Por tal motivo, resulta razonable pensar que en éstos crezcan y se desarrollen infinidad de especies silvestres que, además de su carga genética, pueden llegar a convertirse en un recurso económico de gran interés para el mercado nacional e internacional debido a los múltiples beneficios (productos y servicios) que hoy en día o en un futuro tengan (Estrada y Coates-Estrada, 1995; Sanchez, 1998)

Nicaragua posee recursos forestales significates y valiosos, incluyendo la mayor extensión de bosque nativo latifoliado en América Central. Sin embargo, la tasa de deforestación se ha acelerado en los años recientes. Según la FAO (1993) la perdida anual de bosque se estima es de 2,3 % (equivalente a 125.000 hectareas por año). El desempleo, la reubicación de poblaciones rurales, la cantidad de gente sin tierra y la pobreza, entre otros son factores que contribuyen a esta situación, lo que hace que Nicaragua sea cada vez más vulnerable a las catastrofes naturales.

Aproximadamente 1.2 millones de hectáreas se encuentran en estado de degradación y baja productividad haciendo necesaria su restauración o recuperación natural para que a largo plazo pueda contribuir a la producción de maderas y otros productos forestales. La superficie susceptible para repoblación forestal, se estima en unos 2.5 millones de hectáreas de tierra de vocación forestal actualmente no tienen bosque. Estas áreas se encuentran bajo otro uso, principalmente ganadería extensiva, y con vegetación arbustiva. Una gran parte de esas zonas estuvo cubierta de bosque tropical seco. (Thompson, H. s.f).

Los suelos tropicales presentan grandes limitantes para la producción de árboles, después que ha sido intervenidos y sobreexplotados por el hombre. Lo que ha causado un desequilibrio en la capacidad productiva de los mismos. Además de los bajos niveles de nitrógeno y la fijación del fósforo en los suelos, hace que la capacidad productiva de estos sea cada vez más crítica (Mecinas et al. 1970).



El uso de los biofertilizantes se remonta a la época prehispanica con las culturas mesoamericanas, las cuales entendían ya el papel de la fertilización de los suelos. Durante la segunda Guerra Mundial, se dio un aumento en la producción de alimento fundamentado en el uso de fertilizantes y pesticidas químicos, producto de la revolución industrial. Pese a los logros por algunos años en la producción de alimentos, se ha tenido resultados como la contaminación del agua y del suelo y en algunos casos, esto ha llegado a hacer irreversible, así como la degradación edáfica y la calidad de los alimentos lo que comenzó a preocupar a los consumidores y productores, ya que muchos de ellos presentan gran cantidad de pesticidas, de nitratos y hormonas (Casas, 1991).

La constante contaminación de los suelos y del ambiente, en general, ha llevado al hombre a intentar remediar este problema, buscando nuevas alternativas en diversas áreas de trabajo. A las cuales no se les había dado importancia adecuada. La manipulación de los microorganismos que intervienen en la fertilidad de los suelos y en la nutrición vegetal es para muchos la alternativa más efectiva para la transformación y mejoramiento de los ecosistemas agrícolas y forestales, además de su conservación (Perez- Moreno y Ferrera-Cerrato, 1997).

Patiño y Quintero (1989) menciona que las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) en los suelos tropicales tienen el papel de proporcionar ventajas ecológicas y agrónomicas para las plantas, como la tolerancia a altas temperaturas y la sequía, la salinidad y toxicidad en el suelo, así como al ataque de patógenos.

Se ha demostrado que la selección de cepas de hongos MVA eficientes y su producción masiva a escala industrial, pueden contribuir a un gran beneficio para el éxito de la repoblación forestal, demostrándose que la simbiosis MVA constituye una valiosa ayuda para mejorar tanto el crecimiento de pastura de distintos forestales como el balance ecológico de un ecosistema (Patiño y Quintero 1982).



Una vez que las técnicas en el manejo y utilización de los microorganismos estén bien desarrolladas, se podrán reducir los costos en las prácticas de reforestación manteniendo los óptimos niveles de nitrógeno y materia orgánica, mejorando la capacidad de captación del fósforo. Asimismo, estableciendo manejos adecuados de los árboles y su habilidad para soportar el estrés por falta de agua y nutrientes, e incrementar la productividad de los suelos (Fortin y Carlisle 1984).

El empleo de micorrizas en viveros donde la concentración de hongos es baja por el uso de suelos fumigados, así mismo en suelos erosionados o con rastrojo y en donde la densidad natural de vegetación es poca, permite un sistema rizosférico más potentes, los cuales proporciona mayor vigorosidad a la plántula, con incremento de su altura, calibre de su tallo y del número de ramificaciones; siendo además el sistema radical difícilmente atacado por patógenos, teniendo como consecuencia un aumento en los beneficios de los cultivos y la productividad del terreno (Horunbia et al. 1992; Sierverding y Leihner 1989 b)

II. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Validar el efecto de un inóculo micorrizógeno en dos especies de importancia forestal de Nicaragua.

2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Evaluar el comportamiento de *Swietenia humilis* bajo el efecto del inóculo micorrizógeno en fase de invernadero.
2. Evaluar el comportamiento de *Bombacopsis pachira* bajo el efecto del inóculo micorrizógenos en fase de invernadero.
3. Determinar el grado de dependencia (DM) de las dos especies en estudio a las asociación micorrícica
4. Determinar cual de las dos especies inoculadas presentan mejor asociación con el inóculo.



III. MARCO TEORICO

3.1 Aspectos generales de las micorrizas arbusculares

3.1.1 Definición de micorrizas.

El vocablo micorriza, deriva del griego, significa literalmente “hongo –raíz”. Fue introducido por Frank en 1885, y define la asociación simbiótica entre el micelio de un hongo y las raíces de una planta (Hawksworth et al., 1983). El micelio (red de hebras fúngicas llamadas hifas que forman el cuerpo vegetativo del hongo) se comporta como extensión del sistema radical: las hifas exploran y extraen agua y nutrientes (especialmente P y N) de un volumen de suelo mucho mayor del que puede la raíz por sí sola y los translocan a la planta. La planta actúa como fuente de recursos energéticos primarios como azúcares simples y otros compuestos derivados de la fotosíntesis, que son utilizados por el hongo para su desarrollo (Barroetaveña et al., 1997).

La inmensa mayoría de las plantas que viven en la superficie terrestre presentan estas asociaciones bióticas – mutualistas, aunque evolutivamente se han diferenciado distintos tipos, los cuales reconocemos según los caracteres morfo – anatómicos que desarrollan. Se distinguen dos grandes tipos de micorrizas: endomicorrizas (micorrizas endotróficas) y ectomicorrizas (micorrizas ectotróficas), si bien se admite un tercer tipo, ectendomicorrizas (micorrizas ectoendotróficas), que conjugan caracteres de los dos anteriores. Todas las plantas de interés forestal, agronómico, hortícolas y muchas ornamentales establecen algunos de los tipos de simbiosis micorrízica anteriormente nombrados (Honrubia et al., 1992)

3.1.2 Taxonomía

A medida que se amplían los conocimientos sobre la simbiosis micorrízica, se distinguen un mayor número de tipos de micorrizas, basándose fundamentalmente en las características de la infección y en los organismos mutualistas que la establecen (Honrubia et al., 1992).



Existen dos clases de micorrizas de importancia para los suelos agroforestales.

3.1.2.1 Ectomicorrizas ó Ectotróficas: El micelio del hongo penetra el interior de la célula del cortex radical, intercelular, dando un aspecto de Red de Hartig y organiza una envoltura alrededor de las raíces micorrizadas. El hongo que generalmente se encuentra formando asociación simbiótica es basidiomicetos. Este tipo de micorrizas aparecen muy comúnmente en especies de árboles forestales de las familias Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, etc. (Honrubia et al., 1992 y Sánchez, 1991).

3.1.2.2 Endomicorrizas o Endotróficas: Las endomicorrizas son formadas en las raíces de plantas de muchas familias entre gimnospermas y angiospermas, generalmente, por la clase de hongo Zigomicetos y Basidiomicetos. El micelio fúngico penetra en el interior de la célula del cortex radical. Asimismo, forman arbusculos que son estructuras intracelulares parecidas a un arbusculo (Schenk 1981 y Honrubia et al. 1992)

Se establece que el 90% de las plantas superiores establecen simbiosis con micorrizas del tipo micorrizas endotróficas MA en condiciones naturales (Smith y Read, 1997) da una idea del éxito de la asociación de la que ambos organismos se benefician. También son las más antiguas, ya que, según los registros fósiles, las plantas terrestres más primitivas presentaban estructuras morfológicas similares a las actuales endomicorrizas (Maloch et al., 1980; Nicolson, 1975, Taylor et al., 1995), así como evidencias moleculares (Simon et al., 1993).

Existen varios subtipos de endomicorrizas: Ectendomicorrizas, arbustoides, Monotropoides, Ericoides y Orquideoides, así como las Arbusculares.



Se puede distinguir dos tipos de endomicorrizas, de acuerdo con el micosimbionte que la establezca (Trappe, 1987).

- a) endomicorrizas formadas por hongos *Zygomycotina*
- b) endomicorrizas formadas por otros hongos (*Ascomycotina* o *Basidiomycotina*)

Las primeras tienen hifas inter e intracelulares aseptadas y desarrollan unas estructuras características, los arbuscúlos; por lo que se le denomina **micorrizas arbusculares**. Algunos de estos hongos también forman vesículas, además de los arbuscúlos, recibiendo el nombre de **micorrizas vesículo-arbusculares (MVA)**. Las formadas por hongos *Ascomycotina* o *Basidiomycotina* tienen hifas inter e intracelulares septadas y en algunos casos desarrollan alrededor de las raíces afectadas una envoltura miceliar semejante al manto de las ectomicorrizas (Honrubia et al., 1992)

Las micorrizas arbusculares y las vesículo – arbusculares se caracterizan, porque la raíz micorrizada no presenta cambios morfológicos. La infección se produce a nivel del cortex radical; el micelio del hongo se desarrolla intercelularmente y también penetra en el interior de las células corticales; es dentro de estas células donde se forman los *arbusculos*, que son las estructuras fúngicas, intracelulares, muy ramificadas, que tienen un periodo de vida corto y que funcionalmente sirven para realizar el intercambio bidireccional de nutrientes que se producen con la simbiosis. Los hongos que producen otro tipo de estructuras como es la *vesícula*, que tienen formas más globosa o elipsoidales, están rellenas de sustancias lipídicas y actúan como órganos de reserva energética, con capacidad de reproducción vegetativa del hongo. El micelio se extiende y ramifica abundantemente en el exterior de la raíz, por el suelo, de donde obtiene los nutrientes minerales, que transloca hasta los propios arbuscúlos donde se produce el intercambio mutualístico (Honrubia et al., 1992)



Micorrizas formadas por Zygomycotina: Arbusculares (MA) y Vesículo-Arbusculares (MVA).

Sin duda son las más extendidas entre las especies vegetales (Newman y Reddell, 1987; Malloch et al., 1980; Harley y Smith, 1983; Trappe, 1987, etc.). La presencia y distribución de este tipo de micorrizas ha sido estudiada en gran diversidad de hábitats naturales y comunidades vegetales (Abbot y Robson, 1977; Janos, 1984; Sanders, 1990; Sparling y Tinker, 1975, etc.). Adquieren singular relevancia en suelos alterados, erosionados, en vías de desertificación, con actividades mineras, etc. (Daft et al., 1975; Gemma y Koske, 1990; Díaz, 1992, etc.), donde estas plantas representan los primeros estadios de revegetación natural.

En cuanto a las estructuras formadas, al tipo de colonización y a la cantidad de especies vegetales y fúngicas implicadas, se puede decir que las micorrizas arbusculares son las de mayor importancia y las que más ampliamente se encuentran distribuidas tanto a nivel geográfico como dentro del reino vegetal, así como la menos específica en su relación con las especies de plantas hospedadoras. Este tipo de micorrizas se encuentran en condiciones naturales en la mayoría de los cultivos tropicales y subtropicales de interés agronómico (Sieverding, 1991).

3.1.2.2.1 Géneros de MVA

Basado en caracteres morfológicos de las esporas, como son el número de envolturas y tipos, reacciones frente a colorantes, al tamaño, etc., la esporogénesis y la germinación de las mismas. El grupo se clasifica en los siguientes géneros:

1. ***Acaulosporas***: Forman zigósporas hipogemas aisladas. La esporogénesis se inicia con la formación de un saco esporógeno de pared delgada al final de una hifa gruesa. El contenido de este saco emigra hacia su parte basal y se condensa en una espora sétil. Las zigósporas tienen dos o más paredes, a menudo con ornamentaciones externas.



Forman micorrizas arbusculares con vesículas, a veces con morfologías muy características.

2. ***Entrophospora***: género próximo al anterior, del cual se diferencia por formar las esporas dentro de la hifa parental, en la parte basal del sáculo esporífero. Las esporas tienen una pared gruesa y ornamentada y otra interna membranosa. Forma micorrizas vesículo-arbusculares.
3. ***Glomus***: forman clamidósporas aisladas o en esporocarpos, hipogeos. Las clamidósporas se forman en el extremo de una hifa de sustentación y pueden tener una o varias paredes. La germinación de las clamidósporas se producen a través de las hifas de sustentación o a través de la pared. Forman endomicorrizas vesículos-arbusculares.
4. ***Sclerocystis***: forma clamidósporas siempre en esporocarpos hipogeos, que puede tener un verdadero periodo. Es un género filogenéticamente muy próximo a *Glomus*. Forma endomicorrizas vesículo –arbusculares.
5. ***Gigasporas***: forman azigóspora ectocárpicas sobre una hifa de sustentación de base engrosada. La pared de la azigospora puede tener de 1 a 20 capas en un solo grupo, siendo las más extensas a menudo ornamentales. La germinación se produce mediante uno o más tubos germinativos. Forman micorrizas arbusculares. No desarrollan vesículas intrarradicales; si embargo se ha observado la presencia de estructuras vesiculares en el suelo, formadas a partir de las hifas de los hongos.
6. ***Scutellospora***: género muy próximo al anterior, del que se distingue por la presencia en las azigósporas de una estructura especial llamada escudo o placa de germinación, por donde se produce ésta a partir de uno o varios tubos germinativos. Las azigósporas presentan dos o más grupos de paredes, con una o más paredes flexibles, membranosas o coriáceas en el interior. Forman micorrizas arbusculares



3.1.3. ETAPAS DE FORMACIÓN DE LA SIMBIOSIS

La etapa de formación de la micorriza arbusculares han sido extesivamente estudiadas por diferentes autores (Barea et al., 1991; Bonfante y Bianciotto, 1995; Smith y Read, 1997 y otros). La colonización se inicia con el contacto de hifas infectivas producidas por propágulos fúngicos, ya sean procedentes de esporas de micelio externos intacto o de micelio interno procedente de fragmentos de raíz micorrizada con la raíz hospedadora.

3.1.3 Funciones de la Micorrizas

Entre las funciones atribuidas a las MVA actualmente estan ampliamente estudiadas las siguientes:

1. Las micorrizas han mejorado el crecimiento de muchas especies de importancia económica (Janos 1983) y en la mayoría de las veces que compara el crecimiento de las plantas micorrizadas con testigos no inoculados, el desarrollo en las primeras es significativamente mayor (Vaast et al. 1991; Azcón et al. 1991). Este mejoramiento estaría dado por cambios fisiológicos en la planta, tales como: aumento de la actividad fotosintética, alteración de reguladores de crecimiento (citoquininas por ejemplo) y cambio en las concentraciones de nutrientes en los tejidos que conlleva a modificaciones en la osmorregulación, entre otros (Linderman 1988).
2. Mejora la captación de agua, permitiendo la sobrevivencia de las plantas en condiciones adversas, aumentando la resistencia de la planta a la sequía (Sieverding 1989b, Brundrett 1991). Un sistema radical de mayor longitud, la absorción de potasio y de fósforo puede ser importante para incrementar la tolerancia al estrés hídrico (Sieverding y Toro, 1988).
3. Inducen la producción de enzimas necesarias para el desarrollo de las plantas (Villafañe et al. 1989). Las hifas y las esporas producen auxina, giberelinas y citoquinas (Barea et al. 1987). Las enzimas producidas durante el proceso de micorrización cambian la



fisiología del hospedante. Smith y Gianinazzi-Pearson (1988) reportan que a nivel celular, las auxinas estimulan la actividad de la membrana que cubre el ATP.

4. Protegen las plantas contra el ataque de algunos patógenos y ayudan a sobrellevar situaciones estresantes (Pedraza 1979, Naidier 1985, Sieverding 1989 y Brundrett 1991). Los hongos formadores de micorrizas vesículo arbusculares pueden aumentar, disminuir o no tener ningún efecto sobre la intensidad de las enfermedades de las plantas. La resistencia al ataque de patógenos ha sido observado cuando la inoculación con las micorrizas precede a la llegada del patógeno, pues cuando la inoculación de ambos ha sido simultánea, no se han observado reducciones en la enfermedad (Paulitz et al. 1991, Sieverding 1991). Niveles superiores en la producción de lignina, etileno, fenoles y fitoalexinas en plantas micorrizadas han sido visto, lo cual daría un efecto protector al ataque de patógenos (Sieverding 1991).

Entre los mecanismos de la MVA implicado en la reducción de la intensidad de las enfermedades puede ser :

- * Una mejor nutrición de la planta, lo cual hace que sea más tolerante o menos susceptible.
 - * El área radical afectada por patógenos, puede ser sustituida por las hifas del hongo MVA.
 - * Una protección directa de la raíz por la presencia del hongo en su interior y exterior, que actúa como barrera para la entrada de patógenos.
 - * Competencia en la rizofera entre los hongos MVA y los microorganismos patogénicos por carbohidratos.
5. Los hongos micorrícicos son un importante factor para las raíces de las plantas, pues operan como barrera mecánica (ectomicorrizas) y biológica (ecto y endomicorrizas) protegiéndolas contra el ataque de patógenos (Pedraza 1979).



6. Naidier (1985) establece que las micorrizas protegen contra los hongos patógenos. Esto se debe a la presencia del micelio alrededor y dentro de la raíz el cual crea una barrera física a la invasión de la misma por estos patógenos.
7. Mejora la estructura del suelo y contribuyen a disminuir los efectos dañinos de la erosión al agregar con la fina red de hifas del micelio, numerosas partículas del sustrato (Patiño y Quintero 1989, Paulitz et al. 1991, Sieverding 1991).
8. Su existencia representa uno de los mecanismos de conservación de nutrientes más importantes en los ecosistemas vegetales naturales y agroecosistemas (Herrera 1995).
9. Hacen posible el uso más eficiente de los fertilizantes y otros insumos agrícolas, que necesariamente se deben aplicar para asegurar un mínimo de productividad (Sieverding et al 1989 b).
10. Las plantas establecidas en viveros crecen mejor y sobreviven más fácilmente al trasplante en el campo (Sieverding 1989 b). Lo más importante que se consigue con la micorrización controlada en los viveros, y es el factor decisivo por el que se recomienda este tipo de práctica como actividad cotidiana en los viveros, es adecuar la plántula a las condiciones de su destino final. Micorrizar con el hongo más adecuado, más competitivo, para unas determinadas condiciones de campo. Las plántulas micorrizadas en el vivero suelen tener crecimientos a veces superiores, también la sobrevivencia y crecimiento en campo de las plántulas bien micorrizadas son siempre mayores que los de las que no están, aunque no hayan presentado grandes desarrollos en el vivero (Castellano y Molina, 1989).
11. Sánchez (1991) agrega que las micorrizas mejoran el transporte de agua en las plantas, ayudan a soportar altas temperaturas y reduce los daños por transporte. El papel de las endomicorrizas en la protección contra el estrés de trasplante, salinidad y lluvias ácidas; asimismo, no se descarta la posibilidad de su utilización para la colonización de hábitats deteriorados ecológicamente (Patiño y Quintero 1989).



12. También se considera las relaciones sinérgica entre endomicorrizas y otros microorganismos biofertilizadores y se señala el papel de algunos microorganismos en la dispersión, así como la relación entre micorrizas y metabolitos secundarios de las plantas y entre aquellas y sus ambientes acuáticos y halofíticos (Barea et al 1985, Patiño 1989).

13. Facilita la absorción de nutrientes del suelo y mejoran la disponibilidad de elementos nutritivos poco móviles (poco solubles), para alimentar las plantas en forma rápida y por períodos prolongados, aumentando el volumen de suelo explorado y optimizando el consumo de fertilizantes, lo cual se refleja en un mayor crecimiento de la planta; los nutrientes más favorecidos son: Nitrógeno, Fósforo, Potasio, Azufre, Boro, Calcio y Zinc (Herrera 1995, Ospina y Martínez 1993, Subba 1993). Las hifas de las micorrizas se ramifican por el suelo incrementando la superficie absorbente en cien o mil veces con respecto a una raíz sin micorrizas (Larcher 1977). Los hongos micorrícicos exploran entre 10 a 200 veces más volumen de suelo y absorben transportándolo hacia la raíz más intensivamente aquellos elementos nutritivos que son poco disponibles para la planta (Sieverding 1989 b) dentro de estos:

Fósforo

El principal efecto de las micorrizas en la fisiología de la planta es consecuencia de la estimulación de la absorción de fósforo (P) a partir del suelo, es decir, inducen una mejora de la nutrición fosforada. Son muchos los estudios referentes a la influencia de las micorrizas en la capacitación de fósforo, como se recoge en distintas revisiones sobre el tema (Harley y Smith, 1983; Cooper, 1984; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Gianinazzi-Pearson y Azcón-Aguilar, 1991, etc.).



El P es un macronutriente de las plantas que con frecuencia limita su crecimiento, de manera que cuando una planta se encuentra en situación de deficiencia de P., el incremento de su capacidad de adquirirlo por acción de las micorrizas da lugar a un aumento de la productividad y el desarrollo (Gianinazzi – Pearsón y Azcón –Aguilar, 1991). Existen otros efectos secundarios de las micorrizas, aunque es difícil diferenciarlos de los resultantes de la mejora en la nutrición fosforada (Hayman, 1983). Esta capacidad de adquisición de P por parte de las MVA es más relevante en suelos deficientes del nutriente y tiene menos significado en suelo rico en P asimilable.

Captación de P a partir del suelo

La absorción de P de la solución del suelo se produce por las hifas que constituyen el micelio externo de los hongos formadores de micorrizas. Se acepta, en general que la fracción captada por las MVA es la misma que la utilizada por las raíces no micorrizadas, es decir, el P asimilable presente en la solución del suelo (Mosse et al., 1973; Powell, 1975; Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi, 1983, 1989; Blat et al., 1990). Se ha sugerido también que los hongos VA sean capaces de solubilizar fosfato no disponible para las plantas no micorrizadas (Murdoch et al., 1967; Jakson et al., 1972; Pairunan et al., 1980; Cabala-Rosnd y Wild, 1982; Bolan et al., 1984; Young et al., 1986; Sainz y Arines, 1987). Sin embargo, ensayos con P^{32} utilizando técnicas de dilución isotópica, indican que las micorrizas no mejoran de forma directa la utilización de fuentes de fosfato no utilizables por la propia planta, y que la incrementada captación de estas fuentes de P de escasa solubilidad puede deberse a una acción indirecta mediante una mayor absorción de los iones fosfato que se liberan de forma natural a pH bajo (Azcón – Aguilar et al., 1986a), o por acción de microorganismos solubilizadores de fosfato (Barea et al., 1983), o como sugieren Young et al. (1986) por cambios en la raíz tras la infección, que se manifiestan en una mayor liberación a la rizosfera de protones, enzimas, etc. Las hifas de la micorriza se extienden mas allá de la zona de deficiencia, incluso hasta distancias de varios cm de la raíz (Rhodes y Gerdemann, 1975), incrementando el número de sitios de absorción de P, mejorando su distribución y, por tanto, aumentando el volumen de suelo explorado.



3.3 FACTORES QUE AFECTAN A LAS MICORRIZAS VA

La simbiosis MVA es el resultado de una serie de interacciones entre el suelo, la planta y el hongo VA, y el medio ambiente, de manera que los efectos finales dependen en cada caso concreto, de las características particulares de cada uno de los elementos implicados moduladas por los factores ambientales. Debido a estas interacciones es difícil analizar por separado los factores que influyen en la simbiosis. Con fines prácticos, puede decirse que la eficiencia de la MVA depende de la conjunción de unos determinados factores ambientales, el grado de dependencia de la planta y la compatibilidad de la combinación hospedador-hongo (Díaz, G. 1992).

3.3.1 Factores ambientales

3.3.1.1 Fertilidad del suelo

Son muchos los trabajos en los que se pone de manifiesto que elevadas cantidades de P en el suelo dan lugar a una disminución del grado de colonización VA (Hertrick et al., 1990 y otros). Parece ser que existe un cierto efecto directo del P del suelo sobre el hongo. Así, Pons y Gianinazzi-Pearson (1984) encuentran que el fosfato puede afectar las corrientes citoplasmáticas de las hifas que proceden de las esporas germinadas. Sin embargo, parece más probable que sea el nivel de P en la planta, más que el del suelo el que regule la infección (Jasper et al., 1979; Cooper, 1984). Koide y Li (1990) sugieren además que el estado nutricional de la raíz, que resulta de la disponibilidad de nutrientes, es el que regule de alguna manera la extensión de la infección. Ratnayake et al., (1978) y Graham et al., (1981) sugirieron que el aumento de fosfolípidos en las membranas de la raíz da lugar a una disminución de su permeabilidad y consecuentemente a una menor exudación radical lo que impide la colonización de la raíz por el hongo. También se ha demostrado que en plantas con elevada concentración tisular de P disminuye el flujo de carbohidratos hacia la raíz y, por tanto, limita la entrada del hongo en la misma (Jasper et al., 1979; Same et al., 1983).

La aplicación de fertilizantes fosforados produce en algunas ocasiones depresiones del crecimiento (Antunes y Cardoso, 1991). A veces, éstas son atribuibles a una reducción del porcentaje de infección. En los casos en que no es así, tales depresiones pueden originarse a



consecuencia del sonsumo de carbohidratos por parte del hongo, en condiciones de fertilidad, donde la planta por sí misma puede captar los nutrientes (Gianinazzi-Pearson y Azcón-Aguilar, 1991) por lo que el llamado “coste de la simbiosis” es mayor que el beneficio y el hongo se comporta pues como parásito. Además, el mecanismo de transferencia de P a la planta puede verse alterado, tal como Son y Smith (1988) indican que ocurre en condiciones de baja iluminación.

Otros nutrientes pueden también afectar el grado de micorrización. Azcón et al., (1982) observaron una inhibición de la colonización debido a elevadas cantidades de nitrato y Davis y Young (1985) señalan un efecto similar debido a grandes concentraciones de amonio. Sin embargo, en suelos erosionados se ha descrito estimulación tanto de la colonización de la raíz, como de la efectividad de la simbiosis, debido a la aplicación de fertilizantes nitrógenados, no observándose este efecto en suelos no erosionados (Aziz y Habte, 1990). También otros elementos en cantidades excesivas pueden resultar tóxicos y afectar a la simbiosis.

3.3.1.2 pH

El pH del medio puede también afectar la colonización radical (Abbott y Robson, 1985) debido tal vez al efecto sobre la germinación de las esporas. El pH óptimo para la germinación de las mismas varía según la especie fúngica (Vierheilig, 1990).

3.3.1.3 Luz y Temperatura

En condiciones de baja intensidad luminosa puede ocurrir una disminución en la capacidad de colonización del dendófito (Son et al., 1988), y lo mismo ocurre cuando el fotoperiodo se acorta (Diederichs, 1983; Tester et al., 1986). En estas condiciones disminuye la efectividad de la simbiosis, puesto que la actividad fotosintética de la planta se reduce, el aporte de carbohidratos al hongo es menor y por tanto menor la capacidad de éste de captar nutrientes y transferirlos a la planta (Hayman, 1983).

La temperatura afecta asimismo la germinación de esporas y el crecimiento de otros propágulos y penetración en la raíz, dependiendo esta influencia de la especie fúngica considerada (Tommerup y Kidby, 1980; Safir, 1986). A bajas temperaturas del suelo la



infección es muy baja, y ésta aumenta al incrementarse la temperatura, hasta un máximo de 30°C (Smith y Bowen, 1979; Harley y Smith, 1983; Furlan y Fortin, 1973).

3.3.1.4 Factores Químicos

Los fungicidas pueden reducir la colonización micorrícica. Entre éstos, benomilo, Thiabendazol, dazomet y forato parecen ser fuertes inhibidores, mientras que “choroneb”, “metalaxyl” y “captan” a bajas concentraciones no tienen efectos adversos sobre la infección (Ocampo y Hayman, 1980; 1988; Spokes et al., 1989; Hetrick y Wilson, 1991). Además, se ha demostrado que el benomilo reduce el desarrollo del micelio producido por las esporas en condiciones de cultivo axénico (Chakravarty et al., 1991).

Entre los herbicidas, se han descrito efectos contrapuestos, dependiendo del caso concreto. Ciertos compuestos parecen afectar negativamente la colonización VA, como es el caso del paraquat y la simazina (Pope y Holt, 1980; Nemeč y Tucker, 1983). Por otro lado Ocampo y Barea (1985) y García-Romera (1986) señalan un efecto protector frente a los herbicidas inducido por las MVA.

3.3.2 Factores Bióticos

Como componente de la rizosfera, los hongos formadores de micorrizas están afectados de distinto modos por una gran variedad de microorganismos, con la consecuente repercusión en la efectividad de la simbiosis. Por otro lado, también los hongos VA influyen en los organismos de la rizosfera, bien por efectos directos, o indirectos modificando la fisiología de la planta hospedera. Este concepto, llamado efecto micorrizosfera es revisado por Linderman (1988) y Paulitz y Linderman (1990).

3.3.2.1 Interacciones con organismos beneficiosos para la plantas

Rhizobium. La triple simbiosis Rhizobium – hongo MVA – planta ha sido muy estudiada por la interacción positiva que existe entre los simbiotes. Existe una amplia evidencia de que las micorrizas inducen un aumento de la nodulación, fijación de N₂ contenido en N y P de la planta y por tanto, crecimiento de la misma en diversas leguminosas (Barea y Azcón –



Aguilar, 1983; Azcon et al., 1988; Barea et al., 1990; Azcón et al., 1991 y otros). Entre hongo MVA y *Rhizobium* existe una acción sinérgica que puede manifestarse en la rizosfera, en la fase de penetración en la raíz o en etapas posteriores de la simbiosis. De hecho, la colonización radicular por hongos formadores de micorrizas se ve favorecida por la inoculación con *Rhizobium* (Kaur y Singh, 1988), así como el desarrollo de la vesícula del hongo (Pacosvsky et al., 1986). Por lo tanto, el efecto final de la simbiosis micorrízica en leguminosas, en líneas generales, está potenciado por la colonización con *Rhizobium*, aunque la respuesta de la planta a la doble simbiosis es compleja y depende del equilibrio entre planta – hongo – bacteria (Salamanca, 1991).

Frankia: Una interacción similar a la descrita para *Rhizobium* tiene lugar con los actinomicetos del género *Frankia*, capaces de formar simbiosis fijadoras de N_2 Con plantas no- leguminosas de gran interés ecológico. (Daft et al., 1975; Gardner, 1986). Se conoce sin embargo con menor profundidad el funcionamiento de la triple simbiosis y las interacciones existentes entre ambos tipos de endófitos.

Fijadores de N de vida libre. También entre micorrizas y organismos fijadores de N_2 de vida libre se produce una acción sinérgica que tiene como consecuencia un efecto beneficioso sobre el crecimiento de la planta (Bagyaraj, 1984). En algunos casos, esta acción parece estar mediada por producción de hormonas (Azcón-Aguilar y Barea, 1978; Barea y Azcón –Aguilar, 1983), además de la fijación de N_2 . La infección radical y la producción de esporas por hongos VA puede verse favorecida por la presencia de organismos como *Azotobacter* (Brown y Carr, 1980), mientras que la germinación de las esporas y el desarrollo del micelio está también influenciada por ciertos microorganismos de vida libre (Azcón- Aguilar et al., 1986a).

Organismos solubilizadores de fosfato. La inoculación combinada de éstos y hongos formadores de micorrizas producen en la planta un incremento de biomasa como consecuencia de la mayor acumulación de P . Estas interacciones se han señalado tanto para bacterias (Azcón et al., 1976; Young, 1990) como para hongos (Gopalakrishna, 1980).



3.3.2.2 Interacciones con microorganismos patógenos para la plantas

Respecto a la interacción entre hongos patógenos y hongos formadores de micorrizas puede decirse que existen gran variedad de efectos. En algunos estudios sugiere que la micorrización favorece el desarrollo del patógenos (Davis et al., 1979), aunque la mayoría apuntan a un efecto protector de la simbiosis frente a la enfermedad (Davis y Menge, 1981; Graham y Menge, 1982; Krishina y Bagyaraj, 1983; Zhengjia y Xiangdong, 1991). Se ha observado que existe una competencia por espacio en patógenos radiculares, de manera que es la colonización anterior de la raíz por parte de los hongos VA la que disminuye o elimina el desarrollo del parásito (Schenck et al., 1977), pudiendo darse también el efecto inverso. En relación con este hecho, Toth et al. (1990) encuentran menores niveles de colonización VA en variedades de maíz resistente a enfermedades causadas por hongo, mientras que en las variedades susceptibles, la colonización es significativamente mayor.

Asímismo, la resistencia de la plantas a virosis se ve reducida por la colonización micorrízica (Bagyaraj, 1984).

También las micorrizas pueden afectar la población de nemátodos. Así, en plantas micorrizadas, la población de ciertos nemátodos en la raíz es menor que en plantas no micorrizadas, al menos en los primeros 50 días después de la siembra (Tylka et al., 1991). El efecto de las micorrizas en la mejora de la producción de biomasa no varía considerablemente en presencia de nemátodos, de donde se deduce el papel protector de las mismas, con el consiguiente incremento de la tolerancia de las plantas al ataque por estos organismos fitopatógenos (Kellam y Schenck, 1980). Este efecto es más patente cuando las plantas se preinoculan con los hongos VA (Cooper y Grandison, 1986), lo que sugiere una competencia por el lugar de infección.

3.3.2.3 Interacciones con organismos patógenos para los hongos MVA

También se ha descrito la existencia de diversos organismos patógenos de esporas de hongos VA, que pueden afectar a la actividad de estos hongos en el suelo y consecuentemente disminuir la efectividad de la simbiosis. Se han entrado hongos (Daniels y Menge, 1980; Siqueira et al., 1984), y actinomicetes (Bhattacharjee et al., 1982; Ames et



al., 1989) que parasitan las esporas produciendo alteraciones en las mismas, y también diversos animales con actividades predatoras sobre las esporas (Warnocck et al., 1982).

3.4 Algunos Resultados de la Interacción Planta - Hongo

3.4.1 Aporte de la planta a las micorrizas

Las raíces de la plantas permiten a los hongos penetrar a la corteza radicular y tomen los azúcares simples y vitaminas (tiamina) para alimentarse y desarrollarse (Ospina y Martínez 1993), hormonas, aminoácidos y otros exudados (Araujo De 1995). A la vez la planta hospedante provee al hongo de carbohidratos en el suelo (Cuenca et al. 1991). Una alteración de la planta por el ambiente, como elevada oferta de N ó P, por ejemplo, interfiere en la simbiosis y disminuye los efectos de acción de los hongos (Araujo de 1995).

La población de microorganismos en el suelo está directa o indirectamente determinada por los exudados radiculares, por lo tanto la fluctuación en la concentración y diversidad de éstos obedece a factores fenológicos y/o ecológicos y tienen un impacto directo sobre la fluctuación de las poblaciones (García 1987).

3.4.2 Dependencia de la planta a las MVA

La dependencia de una planta a las micorrizas se entiende como la necesidad que tiene de ellas para conseguir un crecimiento óptimo, a un nivel dado de fertilidad del suelo (Gerdemann, 1975). Es por tanto un parámetro que mide de alguna manera el beneficio que obtiene la planta de la micorrización. A pesar que la efectividad de la simbiosis puede verse afectada por una amplia variedad de factores, en principio la respuesta de una planta a las micorrizas es una propiedad inherente de dicha planta que depende de una serie de características de la misma, y que incluso podría estar determinada genéticamente (Hetrick et al., 1988). Así, hay plantas no dependientes, que nunca forman micorrizas, otras de dependencia intermedia y por último las hay que no pueden desarrollarse en ausencia de la simbiosis.



Entre las características que van a determinar el grado de micotrofia de la planta, Baylis (1975) apunta la geometría y la morfología de la raíz. Separa las plantas según el sistema radicular, como de “tipo magnoloide”, poco ramificado, con escasos y pelos radicales cortos, que son muy dependientes de las micorrizas, y de “tipo graminoide”, muy ramificado, con abundantes y pelos radicales largos, que son poco dependientes de las micorrizas. También Manjunath y Habte (1991) caracterizan parámetros tales como biomasa radical, longitud e incidencia de los pelos radicales, diámetro de la raíz y densidad de la misma, como determinantes de la dependencia micorrízica. St. John (1980) sin embargo, encuentra excepciones a esta hipótesis, y en algunos casos concretos (*Vigna Unguiculata*) las características morfológicas del sistema radical no parecen determinar la dependencia de las micorrizas (Rajapakse y Miller, 1988).

Otro factor determinante es la fisiología de la planta en relación a su capacidad de captar fósforo y nutrientes del suelo. Este hecho puede explicar por ejemplo las diferencias encontradas entre plantas C₃ y C₄ en su respuesta a la micorrización (Hetrick, et al., 1990).

Además de las características del sistema radical, la concentración de P, tasa de crecimiento, conductividad hidráulica, transpiración y tasas de asimiliación son características que se han relacionado con la dependencia micorrízica (Graham y Syvertsen, 1985).

Se ha utilizado diversos índices para calcular numericamente el grado de dependencia de una planta a las micorrizas.

Menge et al. (1982) propone siguiente:

$$\frac{\text{Peso seco planta micorrizada}}{\text{Peso seco planta no micorrizada}} \times 100$$



Diversos autores han determinado la dependencia como:

$$\frac{\text{Peso seco planta micorrizada} - \text{peso seco planta no micorrizada}}{\text{Peso seco planta no micorrizada}} \times 100$$

Aunque Plenchette et al., (1983b) y Kitt et al., (1988) recomiendan expresar grado de dependencia como porcentaje de la planta micorrizada, para evitar índices superiores al 100%, indicando además el nivel de fertilidad del suelo; es decir:

$$\frac{\text{Peso seco planta micorrizada} - \text{peso seco planta no micorrizada}}{\text{Peso seco planta micorrizada}} \times 100$$

3.4.3 Compatibilidad de la combinación hospedador – hongo VA

Puede decirse que en la simbiosis micorrízica no existe especificidad, en sentido estricto, entre especies de hongos y especies de plantas (Smith, 1980; Harley y Smith, 1983). Es decir, cualquier planta susceptible puede ser colonizada por cualquier hongo; incluso un mismo sistema radical puede estar infectado por varias especies de hongos y un hongo puede colonizar a la vez varias especies vegetales. Según Smith y Gianinazzi- Pearson (1988), la interacción hongo – hospedero es portanto compatible, tanto a nivel estructural como fisiológico, no existiendo mecanismos de resistencia controlados genéticamente que existen en otros tipos de simbiosis.

A pesar de la falta de especificidad, sí hay diferencias, según la combinación hospedador-hongo, tanto en la infección producida (anatomía e intensidad), como sobre todo en la efectividad de la asociación resultante (Barea, 1991), por lo que el término “Compatibilidad” parece más apropiado para designar esta preferencia entre plantas y endofitos (Roldan-Fajardo, 1985).



En cuanto a la infección se debe considerar dos aspectos. Por un lado, la susceptibilidad de la planta a ser más o menos colonizada. La capacidad de colonización y la anatomía de la infección están en parte determinados por el genotipo del hospedador (Lackie et al., 1987), de manera que distintas especies, o variedades dentro de una misma especie, pueden tener diferente susceptibilidad a la colonización por un hongo (Azcón y Ocampo, 1981), así como presentar diferencias en cuanto a la morfología de la infección (Boyetchko y Tewari, 1990). Además, diversos factores pueden estar implicados en la susceptibilidad de una planta a la colonización como son la eliminación de compuestos tóxicos con los exudados radicales, la mayor exudación de nutrientes mayores en plantas con mayor capacidad de ser micorrizadas (Schwab et al., 1984) y toda una serie de mecanismos a nivel tisular y celular (Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi 1989b, Vierheiling, 1990) que de alguna manera regulan el reconocimiento, penetración y desarrollo del hongo dentro de la raíz. Por otro lado, es bien sabido que distintos endófitos pueden mostrar diferente poder colonizador sobre una planta determinada (Sanders et al., 1977; Lackie et al., 1987). En este sentido hay que considerar posibles diferencias en el poder infectivo del inóculo empleado para los distintos hongos que se comparan, ya que, como apuntan Abbott y Robson (1984) puede ser la causa de diferencias en el porcentaje de infectación alcanzada.

El otro aspecto a tener en cuenta es la diferencia de la efectividad de la simbiosis en una planta determinada según el hongo VA implicado. Son muchos los trabajos en los que se pone de manifiesto este hecho (Abbott y Robson, 1981; Hayman, 1983; Schubert et al., 1988; Reena y Bagyaraj, 1990; Simpson y Daft, 1990). Esta efectividad puede manifestarse no sólo en un aumento en tamaño de la planta, sino también en otros efectos como son una mayor resistencia a la salinidad, a la toxicidad por distintos compuestos, al ataque de patógenos, etc, de tal manera que según el aspecto que interese un hongo podrá ser más o menos eficaz. La eficacia del endofito, entendida como la capacidad para incrementar el crecimiento, va estar determinada, según Abbott y Robson (1984) y Smith y Gianinazzi-Pearson (1988), por los siguientes factores: (i) Magnitud del desarrollo del micelio, tanto externo, como medio de explorar el suelo (Sylvia, 1990), como interno, como superficie a lo largo de la cual ocurre la transferencia de nutrientes al hospedador; (ii) capacidad de la hifa de captar P de la solución del suelo; (iii) ritmo de translocación a través de las hifas; y (iv) efectividad de la transferencia de nutrientes a las células de la raíz. Se piensa que estas



características deben cambiar según la especie fúngica, pero sólo hay evidencias probadas en cuanto a la diferente capacidad de infectar raíces de los distintos hongos VA. En relación a la producción de micelio externo, también parece haber diferencias notables entre especies, aunque los datos que se dispone no son totalmente comparables debido a las diferencias en las técnicas usadas en su medida.

Infectividad y efectividad se han correlacionado en ocasiones, de manera que los hongos más eficaces en estimular el crecimiento han sido también los que han mostrado mayor desarrollo dentro de las raíces (Abbott y Robson, 1981; Reena y Bagyaraj, 1990). Sin embargo esto no puede generalizarse, pues, como ya se ha expuesto anteriormente, son otros muchos los factores implicados en la efectividad de manera que, en términos globales, no puede hablarse de correlación entre magnitud de la infección interna y su repercusión en el crecimiento de la planta (Clarke y Mosse, 1981; Medina et al., 1988; Sylvia y Burks, 1988; Aziz y Habte, 1990; Vierheilig, 1990).

3.5 Descripción de las especies empleadas (Alegría, H. y Lanuza, B., 1995)

3.5.1. *Swietenia humilis* Zucc.

Es un árbol que alcanza entre 25 y 40 m; copa ancha y densa. Corteza externa longitudinalmente fisurada color pardo oscuro; corteza interna, con sabor levemente amargo. Hojas alternas, paripinadas de 6 a 8 hojuelas de forma ovalada-lanceolada en la base, de 6 a 10 cm de longitud. Inflorescencia en panículas terminales con flores pequeñas de color amarillo verdoso a blaucuzco. Frutos en cápsulas grandes, ovoides dehiscente que miden de 12 a 20 cm de longitud y 10 a 12 cm de ancho con semillas de color pardo, aladas.

3.5.1.1 Distribución:

Se encuentra desde México hasta Costa Rica, principalmente en la Costa del Pacífico.



3.5.1.2 Requerimientos ambientales

Altitud: Crece desde el nivel del mar hasta 750 msnm

Temperatura: Mayores de 24 °C.

Precipitación: Se encuentra en sitios con precipitaciones que oscilan entre 1100 a 1400mm anuales.

Suelo: Se desarrolla mejor en suelos profundos, ricos en materia orgánica y bien drenado.

3.5.1.3 Silvicultura

Semillas: Cada cápsula contiene entre 45 a 70 semillas esponjosas, frágiles, de color castaño, las cuales miden, incluyendo el ala, de 8 a 10 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de ancho. La recolección se realiza en Abril. Las semillas no se deben almacenar por más de un año, en el caso de necesitar almacenarlas se debe hacer a 4 °C. El número de semillas por kilogramos varía entre 2000 a 3000.

Plantación: Esta especie no deben establecerse en plantaciones puras, sino en combinación con otras especies de crecimiento más rápido con el objetivo de evitar el ataque de su principal plaga que es el barrenador de yemas (*Hypsipyla grandella*) y dar sombra a las plantitas jóvenes ya que la necesitan en la primera etapa de su crecimiento. Se debe evitar la combinación con eucalipto, debido a que éste crece agresivamente y rápidamente y la sombra producida afecta a las plantitas de caoba, pudiendo quedar oprimidas.

El barrenador de yemas (*Hypsipyla grandella*) es una plaga que ataca las yemas apical de la planta, ocasionando su muerte. Para sobrevivir la planta desarrolla una nueva yema apical. Debido a este ataque inicial y otros posteriores no se desarrolla un fuste recto. No obstante, el barrenador solo vuela hasta alturas de 2 a 2.5 m., por lo tanto es una plaga que afecta en los 2 a 3 primeros años.

Manejo: Debe hacerse una buena preparación del terreno y un buen control de malezas durante los tres primeros años; durante el primer año se debe realizar caseo a los arbolitos ya que son muy susceptibles a la competencia de malezas. Se debe hacer un raleo hasta



tener un promedio de 200 a 300 árboles por hectáreas. El ciclo completo (corta final) puede ser de 20 a 25 años.

3.5.1.4 Usos

Madera: La madera de CAOBA DEL PACIFICO presenta arbura de color blanco-rosado y duramen color amarillo rojizo oscureciéndose con la exposición a la luz y al aire; textura fina a media, grano generalmente recto y ocasionalmente entrecruzado, superficie medianamente lustrosa, olor sabor no característico.

Posee alta densidad con una densidad básica de 0.718 gr/cm^3 y una contracción volumétrica total baja (8.320); sus propiedades mecánicas están en un rango de bajas a altas; seca al aire con velocidad lenta y defectos moderados como torceduras y curvaturas; tiene alta durabilidad natural, el duramen presenta resistencia a ser tratado con productos preservantes. Es moderadamente fácil de trabajar con herramientas manuales y maquinaria obteniéndose excelente acabados.

Puede utilizarse en contrucciones livianas y molduras, carpintería en general, embarcaciones (cobertura, pisos); acabados y divisiones interiores, muebles de lujo, chapas decorativas, artículos torneados, instrumentos científicos, juguetes, artesanías, fósforos, palillos y lápices.

Uso Medicinal: La corteza tiene propiedades astringentes, tónicas febrífugas. El té preparado con las semillas se usa contra dolor de pecho y la neurosis. (Grijalva, 1992).

Planta melífera: Las flores de la caoba son melíferas, atrayendo grandemente a las abejas en la época de floración.

3.5.2 *Pachira quinata* (Jacq) W.S. Alverson.

Es una especie de madera preciosa comparable al cedro real, Caoba, Laurel, etc. Las excepcionales cualidades que presenta la madera la han constituido tradicionalmente en la preferidad de constructores y ebanistas, por lo caul se le ha comercializado intesivamente y sobre-explotado. Actualmente en Nicaragua se está pormoviendo su plantación y su utilización como Cerco Vivo.



3.5.2.1 Descripción de la especie

Es un árbol que puede alcanzar hasta 30-35 metros de altura y 1-2 m de diámetro. Fuste con ganchos agujones. Hojas compuestas, digitadas color blanco-rosadas. Frutos en cápsulas de 4 a 10 cm de largo y de 2-5 cm de ancho, las cuales se abren en 5 partes, semillas envueltas en pelos lanosos parduscos.

3.5.2.2 Distribución

En América es nativa desde el sur de Honduras hasta Colombia y Venezuela. En Nicaragua se encuentra principalmente en la región del Pacífico y Central. En Costa Rica existen plantaciones comerciales de POCHOTE.

3.5.2.3 Requerimientos ambientales

Temperatura: Esta especie se encuentra en un rango de temperatura de 20 a 27 °C.

Altitud: Se le encuentra en sitios que van desde el nivel del mar hasta los 900 msnm.

Precipitación: Se encuentra en sitios con precipitaciones entre 800 a 2200 mm anuales con una estación seca bien definida.

Suelo: Esta especie se puede encontrar en suelos de textura arenosa, franco-arenosa, arcillosa, de buen drenaje. Su mejor crecimiento se da en suelos con alto contenido de arena en el horizonte superficial y con pH neutro o ácido. La pendiente es un factor limitante para su crecimiento, así como suelos muy arcillosos y compactados (Geifus, 1994).

3.5.2.4 Silvicultura

Semilla: No necesita tratamiento pregerminativo. Las semillas son subglobosas de 5 mm de largo y 4 mm de ancho. Los frutos poseen 100 semillas en promedio. El fruto se colecta en febrero y mayo. En condiciones ambientales la viabilidad puede ser hasta de 3 meses con un porcentaje de germinación de 70 –80 %; se puede mantener por más de un año en envases de vidrio a 5 °C. El número de semillas por kilogramo es de 39, 600-41.500.

Vivero y propagación: La propagación del pochote puede hacerse por 3 métodos: plantas en bolsas, pseudoestacas y estacas.



Plantas en bolsas: Las plantas se pueden producir por siembra directa en las bolsas depositando 2 semillas por bolsa. No necesita tratamiento pregerminativo. El tiempo de permanencia en el vivero es de 5 a 6 meses.

Plantación: El terreno debe tener una buena preparación y se debe ejercer un buen control de malezas. La plantación se inicia a finales o a mediados de Junio, al iniciarse la época lluviosa.

Manejo: Es indispensable efectuar un buen control de malezas con 3-4 limpiezas al año. Se recomienda realizar una primera poda de ramas inferiores al cuarto año y el primer raleo a los 6-7 años, posteriormente efectuando una segunda poda después del primer raleo. Es conveniente hacer unos 3 raleos antes de la corta final a los 30 –40 años. El método de aprovechamiento es el de tala rasa y se pueden dejar 10 a 15 árboles semilleros por hectárea. El pochote es una especie susceptible al ataque de plagas defoliadoras (en viveros y plantación), así como a plagas de suelo.

3.5.2.5 USOS

Madera: Albura de color amarillo pálido y duramen rosado, textura media, grano recto, superficie poco lustrosa, olor y sabor no característicos.

Madera de baja densidad con una densidad anhidra de 0.428gr/cm^3 , contracción volumétrica baja y relación de contracciones favorable (1.323); sus propiedades mecánicas se clasifican desde muy bajas a bajas, extremadamente difícil de secar aunque debido a su alta estabilidad dimensional seca sin defectos apreciables; duramen moderadamente resistente al ataque de hongos e insectos, posee excelentes propiedades de trabajabilidad.

Puede utilizarse en contrucciones livianas, molduras, construcciones generales, acabados interiores, gabinetes, cajas, chapas decorativas, contrachapados, lápices, puertas, carpintería en general.

Uso Medicinal: La decocción de las flores se emplea para tos; las ramitas de Pochote asociadas con Helequeme en infusión se utilizan para combatir diarrea (Grijalva, 1992).

Las fibras algodonosas de sus frutos sirven para hacer almohadas.



IV MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Ubicación del sitio de estudio y especies utilizadas

El estudio de campo se desarrolló en el invernadero de micorrizas del Área de Microbiología de Suelo del Dpto. de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, ubicado en la finca El Ojoche propiedad de la UNAN-León. (Foto 1 y 2)

Las especies vegetales nativas y las especies de inóculos micorrizógenos (Hongos Vesículo-Arbusculares) certificadas que se utilizaron se describen en la Cuadro 1 y Cuadro 2 respectivamente.

Cuadro 1. Especies vegetales nativas utilizadas. UNAN-León, Nicaragua, 2001 y 2003

Nombre Común	Nombre Científico	Familia
1. Caoba del Pacífico	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae
3. Pochote (Cedro espino)	<i>Pachira quinata</i> (Jacq) W.S. Alverson	Bombacaceae

Tabla 2. Especies de inóculos micorrizógenos (Hongos Vesículo-Arbusculares) certificadas utilizadas. UNAN-León, Nicaragua, 2001 y 2003

Tipo de Micorriza	Nombre Científico	Lugar de Origen	Nombre comercial
MVA	Acaulospora spp	Colombia	
MVA	Entrophospora spp	Colombia	MYCORAL
MVA	Glomus spp	Colombia	

Se utilizó suelo franco-arcilloso del Campus Agrocológico de la UNAN-León seleccionado por sus características físico químicas, con un pH de 4.86 y específicamente por mostrar deficiencia en Fósforo de 4.0 mg /100 g de suelo, que en la mayoría de los suelos tropicales es la principal limitación para la producción agrícola.



El sustrato se preparó con una proporción 2:1 (suelo: arena) y se sometió a esterilización por medio de vapor durante 2 horas antes de incorporar el inóculo biológico y la semilla.

Las semillas forestales fueron colectadas el mismo año de cada siembra respectiva (Anexo 1). La siembra fue directamente sobre el sustrato estéril contenido en bolsas de polietileno de 6 x 8 pulgadas, agregándole al momento de la siembra 70g / bolsa del inóculo MYCORAL.

4.2 Diseño Experimental

4.2.1 Diseño experimental del primer año de estudio.

El ensayo se llevó a cabo en el año 2001. Se estableció un diseño completamente al azar constituido de diez plántulas para cada especie vegetal con seis repeticiones y dos tratamientos para un total de 240 plántulas. Para cada especie vegetal, esto corresponde a 60 unidades experimentales con inóculo biológico (con Mycoral) y 60 unidades experimentales sin inóculo biológico (sin Mycoral) para un total de 120. Los tratamientos se describen en el Cuadro 4.

En el año 2002, se realizó un ensayo con las mismas especies de plantas pero de este no se presentan datos porque las plantas presentaron problemas de contaminación.

4.2.2 Diseño experimental del segundo año de estudio.

Este ensayo se llevó a cabo en el año 2003. Se estableció un diseño completamente al azar constituido de diez plántulas con diez repeticiones y dos tratamientos para un total de 400 plántulas para cada especie. Esto corresponde para cada especie vegetal, a 100 unidades experimentales con inóculo biológico (con Mycoral) y 100 unidades experimentales sin inóculo biológico (sin Mycoral) para un total de 200. Los tratamientos se describen en el Cuadro 3.

**Cuadro 3.** Tratamientos utilizados. UNAN-León, Nicaragua, 2001 y 2003.

Tratamiento	Descripción	Código
1	Sin Inóculo	Testigo
2	Con Inóculo	Inoculado

4.3 Variables Evaluadas en *S. humilis* y *P. quinata*

4.3.1 Altura, Diámetro y Número de hojas

Las mediciones en el primer año de investigación fueron a partir de los 42 días después de germinado (ddg) los datos fueron registrado cada 7 días durante 105 días, tiempo que duró la etapa de invernadero del experimento. La altura consistió en medir la planta desde la base hasta el ápice terminal. La medición del diámetro se realizó utilizando Bernier plástico a un centímetro de la base del tallo. El conteo de hojas se hizo considerando las hojas bien formadas.

En el segundo año de investigación la mediciones se registraban cada siete días, durante 114 en el caso de Caoba y durante 75 días en el caso del Pochote, esto se debio a que las plantas de Pochote se sembraron en vivero posterior a la fecha de Caoba, pero ambas fueron trasplantas al campo en la misma fechas por lo que no se sigio monitoreando.

Al finalizar el experimento en el invernadero las planta para analizar fuerón trasladadas a las instalaciones del Laboratorio de Suelo de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, ubicado en la Finca de la carrera de Agroecología de la Faculta de Ciencia de León.

4.3.2 Área Foliar y Biomasa

A los 105 días después de germinado (ddg) al finalizar la fase de invernadero se evaluó el área foliar (cm^2) que consistió en dibujar el borde de cada hoja en papel milimetrado, para luego contar el número de cuadrículas ocupadas.



Al finalizar el experimento en el invernadero se determinó la biomasa radicular y aérea poniendo las plantas a secar al horno a una temperatura de 60 °C durante tres días al finalizar el experimento. Luego fueron pesadas.

4.3.3 Volúmen Radicular

Esta variable se obtuvo por el método de diferenciación de volúmen desplazado en una probeta. Previamente las raíces se separaron y lavaron. Esta determinación no se realizó en el primer año de investigación.

4.3.4 Conteo del número de esporas en el suelo.

En el primer año de estudio, el número de esporas de MVA se cuantificaron a partir de muestras de 100 g de suelo, utilizando la técnica de tamizado en húmedo y decantación de Gerdemann y Nicolson (1963) con algunas modificaciones.

Se colocaron 100 g de suelo en un recipiente y se le añadió 5 L de agua, se agitó dejando reposar por 1- 2 min, se vertió en una serie de tamices (425, 250, 63 y 0.050 micrones).

El sedimento del último tamiz se deposita en un vial y luego se centrifuga a 300rpm por 1 min. El sobrenadante es desechado sin perturbar el sedimento donde se asume están las esporas mezcladas con el suelo. Este se suspende en 15 ml de solución de sacarosa al 40% (p/v) y 25 ml de agua. Se mezcla para nuevamente proceder a centrifugarlo a 3000 rpm por 1 min para remover la sacarosa. El sobrenadante se deposita en un tamiz de 0.050 micrones y se lava con agua destilada para eliminar la sacarosa.

El sedimento del tamiz se vierte en un vial con agua para ser observado posteriormente en el estereoscopio.

Para el conteo de esporas, el contenido del tamiz se vertió en una planca transparente con surco escavado y se cuantificó con estereoscopio a 20 – 40X aumentos (Brundett et al 1994)

El número de esporas de MVA en el segundo año de estudio se empleó otro método con el fin de obtener esporas más limpias y en mejor estado, así como los resultados en la cuantificación. El método para extracción y cuantificación a partir de muestras de 100 g de



suelo, utilizando la técnica de tamizado en húmedo y decantación de Mckenney y Lindsey (1987) modificada.

Se colocaron 100 g de suelo en un recipiente y se le añadió 1 L de agua, se agitó dejando reposar por 1- 2 min, se vertió en una serie de tamices (425, 250, 63 y 0.050 micrones) repitiéndose cuatro veces el proceso.

El sedimento de los últimos tres tamices se depositarán en un vial y luego se centrifuga a 300rpm por 1 min. El sobre nadante es desechado sin perturbar el sedimento donde se asume están las esporas mezcladas con el suelo. Este se suspende en 15 ml de solución de sacarosa al 20% (p/v) y 25 ml de agua, esto se mezcla para nuevamente proceder a centrifugarlo a 3000 rpm por 1 min para remover la sacarosa. El sobre nadante se desecha y al sedimento se le agrega 15 ml de sacarosa al 60% (p/v) y 25 ml de agua para centrifugarlo nuevamente. El sobrenadante se deposita en un tamiz de 0.050 micrones se lavan con agua destilada para eliminar la sacarosa.

El sedimento del tamiz se vierte en un vial con agua para ser observado posteriormente en el estereoscopio.

Para el conteo de esporas, el contenido del tamiz se vertió en un embudo conteniendo un filtro con cuatriculas, se tomó cinco cuadros al azar a los cuales se le contaba el número de esporas presente, el resultado de cada cuadro fue sumado y dividido para obtener la media. La media obtenida fue multiplicada por el número de cuadros ocupado por el sedimento. El conteo se realizó usando el estereoscopio a 20X – 40X aumentos (Brundett et al 1994)

4.3.5 Porcentaje de Colonización de Raíces (% colonización)

4.3.5.1 Clareo y Tinción de Raíces

El clareo y tinción de raíces se realizó mediante la técnica de Phillips y Hayman (1970) que consiste en:



Clarificación

1. Preparación de las muestras de raíces en cassettes y mantenerlo en agua hasta que estén listo para clarificar las raíces.
2. Se depositó en un Beaker solución de KOH al 10%.
3. Se calentó el KOH hasta alcanzar los 80 °C.
4. Se colocaron los cassettes en el KOH por 30 min, manteniendo la temperatura constante.
5. Se lavaron con agua cinco veces los cassettes conteniendo las raíces para eliminar el KOH.
6. Se pusieron los cassettes en un Beaker conteniendo H₂O₂ al 30 % en una temperatura constante de 50 °C por 10 min. Hasta que las raíces perdieran su pigmentación.
7. Se lavaron con agua cinco veces los cassettes conteniendo las raíces para eliminar el H₂O₂.

Tinción

1. En un Beaker con 5 ml de solución de HCl en 200 ml de agua se colocaron los cassettes por 1min.
2. En solución de Azul de Trypan al 0.05% se colocaron los cassettes con las raíces una vez que la solución alcanzó los 80 °C, durante 30 min a temperatura constante.
3. Se dejó enfriar hasta que alcanzó los 50 °C y posteriormente se lavaron con agua.
4. La muestra de raíces teñidas se depositaron en un plato Petri conteniendo glicerol.
5. Se preservaron en refrigeración a 4 °C.

4.3.5.2 Cuantificación del porcentaje de colonización

En el primer año se utilizó el método de intersección de la cuadrícula de Brundrett et al (1994), que consistió en colocar segmentos distribuidos al azar en un plato Petri previamente marcados con líneas formando cuadrículas de 10 mm². Para la observación se usó el microscopio Nikon (40X), en donde cada cada segmento de observación se evaluó por el número de raíces micorrizadas, interceptadas por las líneas de la cuadrícula.



Los datos de 75 segmentos de 2 cm de longitud fueron sumados y expresados como:

$$Z\%=(X/Y)/100$$

X = numero de micorrizas interceptadas

Y = número total de intersecciones

Z = porcentaje de la longitud total de raíces infectas

En el segundo año debido al poco material de raíces se utilizó el método de Brundett et al. 1985 que consistió, en colocar segmentos de 1 cm de largo en un portaobjeto. Se le agregó unas gotas de lactoglicerol y se taparon con cubre objetos procurando evitar la formación de burbujas de aire. Para su observación se usó un microscopio Nikon (40X) pasado tres veces por cada segmento de raíz a distancias equidistantes, en cada campo se registró la presencia de estructuras micorrízicas.

Los datos de 75 campos fueron sumados y expresado como:

$$\% \text{ de colonizacion micorrízica} = \frac{\text{No. de campo colonizados}}{\text{No. de campo observados}} \times 100$$

4.3.6 Contenido de Nitrógeno (N) y Fósforo (P)

Una vez finalizado la fase de invernadero se tomaron tres plantas de cada tratamiento de *S. humillis* y *P. quinata* estas fueron enviadas al Laboratorio de Suelo de la UNAN – León, para su respectivo análisis. Debido al costo del análisis esto no se llevó acabo en el segundo año.



4.3.7 Dependencia Micorrízica (DM)

La dependencia micorrízica (DM) se obtuvo a partir de la fórmula propuesta por Plenchette et al (1983a) que consiste en:

$$DM = \frac{\text{Peso seco plantas inoculadas} - \text{Peso seco planta no inoculada}}{\text{Peso seco planta inoculada}} \times 100$$

4.3.8 Análisis estadístico de comparación de media

Los datos obtenidos en todas las variables evaluadas se procesaron mediante análisis de varianza con el paquete estadístico de SPSS y la comparación entre medias, por la prueba de comparación de tratamientos de Tukey.

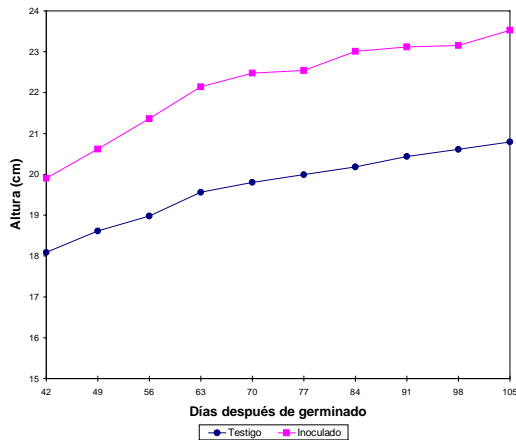


V Resultados y Discusión

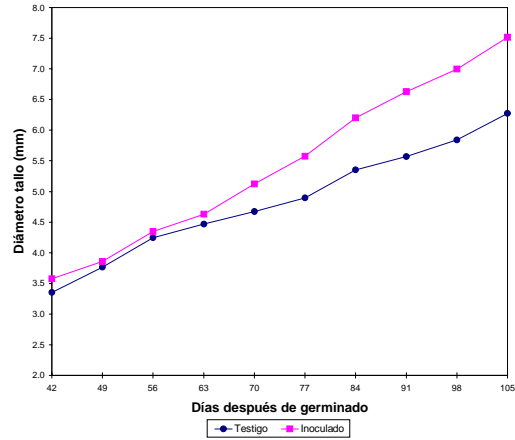
5.1 Comportamiento de la Caoba en fase de invernadero bajo el efecto de micorrizas

Los parámetros relacionados con el crecimiento tales como son la alturas, diámetro y número de hojas, presentaron un comportamiento positivo al efecto del inóculo en las plantas con tratamiento (inoculadas) en comparación con las plantas que no fueron tratadas (testigo), teniendo valores promedios mayores las plantas tratadas en la mayoría de las variables estudiadas a lo largo de la fase de invernadero en el primer año de estudio (Fig. 1).

a)



b)



c)

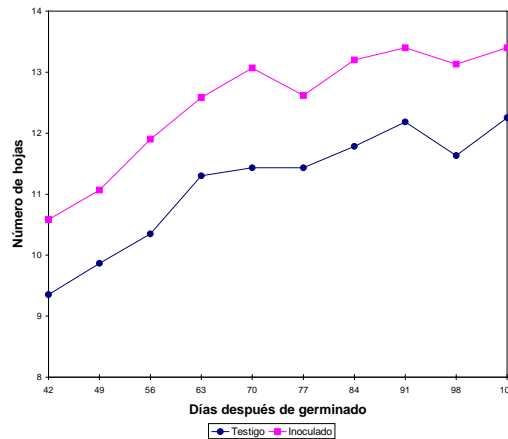


Figura 1. Dinámica de la Altura (a), Diámetro del tallo (b) y Número de hojas (c) de la planta *Swietenia humilis* Testigo vs Inoculadas con Mycoral a lo largo del periodo de estudio en fase de invernadero. UNAN-León 2001



Los resultados obtenidos el primer año también se reflejaron en el segundo ensayo (Fig.2) con la misma especie donde las variables de las plantas inoculadas presentaron de igual manera valores superiores en su mayoría a lo largo del período de estudio en la fase de invernadero, lo que viene a reafirmar los resultados obtenidos durante el primer año de investigación, demostrando que los efectos producidos por la asociación de los géneros presente en el inóculo dan como resultado un efecto beneficioso en la planta lo cual se expresa en un mayor crecimiento. Los resultados obtenidos son similares a los obtenidos por Cuervos (1997) en dos especies forestales.

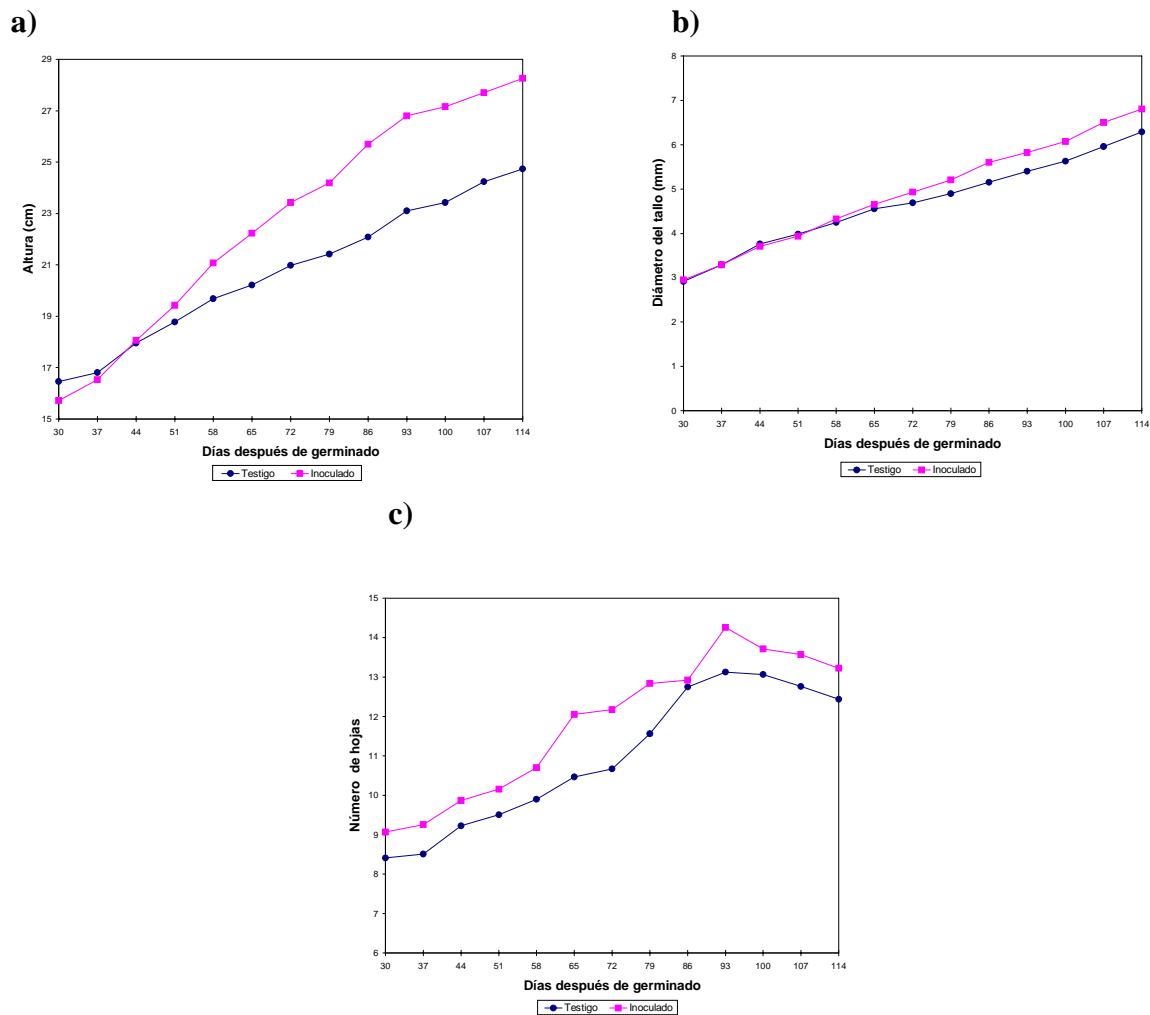


Figura 2. Dinámica de la Altura (a), Diámetro del tallo (b) y Número de hojas (c) de la planta *Swietenia humilis* Testigo vs Inoculadas con Mycoral a lo largo del período de estudio en fase de invernadero. UNAN-León 2003



5.2 Comportamiento de Pochote en fase de invernadero bajo el efecto de micorrizas

La respuesta a la inoculación micorrízica del pochote fue mucho más evidente, presentando valores superiores en la mayoría de las variables estudiadas, manifestando siempre un aumento significativo en comparación con las plantas testigos a lo largo del tiempo. Sin embargo en todas las variables evaluadas durante la investigación las plantas de pochote tratadas dieron como resultado promedios más altos que las plantas testigos (Fig. 3).

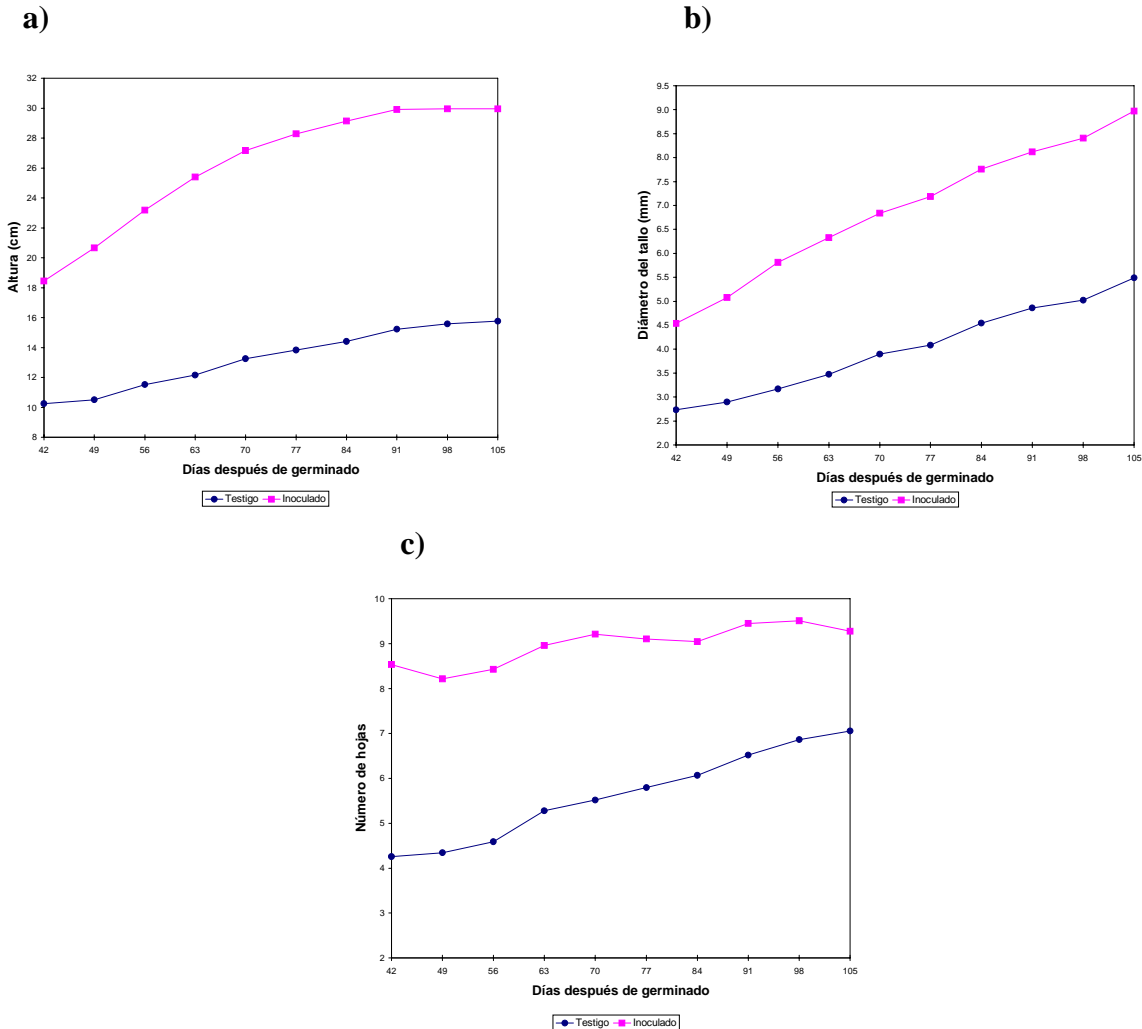


Figura 3. Dinámica de la Altura (a), Diámetro del tallo (b) y Número de hojas (c) de la planta *Pachira quinata* Testigo vs Inoculadas con Mycoral a lo largo del período de estudio en fase de invernadero. UNAN-León 2001

En el estudio del segundo año de se confirmaron los anteriores resultados obtenidos por esta especie expresando siempre en toda las variables un promedio más alto que las plantas



no tratadas con el inóculo (Fig. 4), confirmando que uno de los efectos que se le adjudican a las micorrizas (considerado uno de los más importante) es la absorción de nutrientes minerales que se traduce en un mayor crecimiento de la planta (Jakobsen, 1992; Sanders y Tinker, 1973).

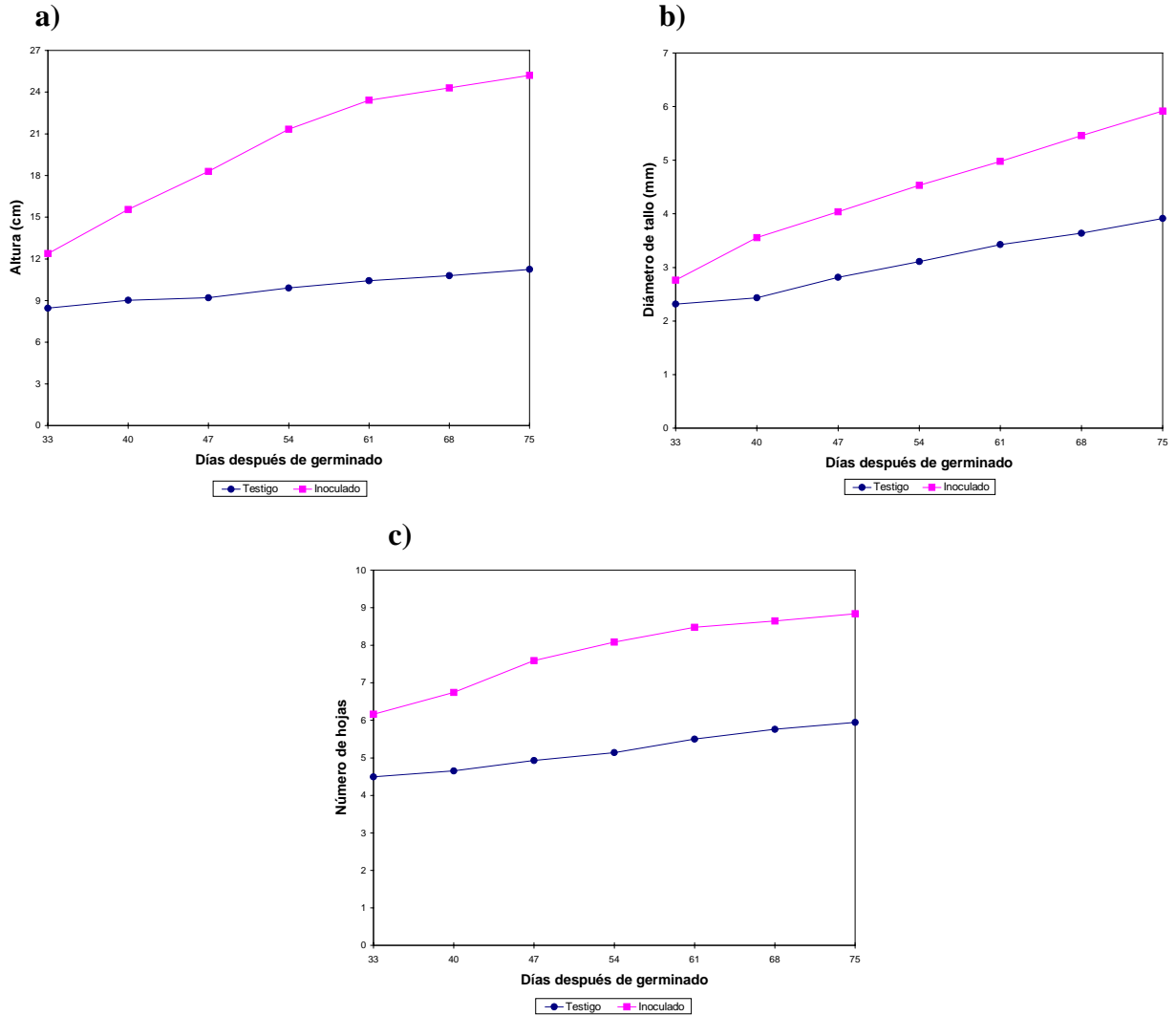


Figura 4. Dinámica de la Altura (a), Diámetro del tallo (b) y Número de hojas (c) de la planta *Pachira quinata* Testigo vs Inoculadas con Mycoral a lo largo del período de estudio en fase de invernadero. UNAN-León 2003



5.3 Resultados Finales de la Fase de Invernadero en *S. humilis* y *P. quinata* en el primer año de estudio.

5.3.1 Altura, Diámetro y Número de hojas.

Los datos obtenidos a los 105 ddg en las variables altura, diámetro y número de hojas (Fig. 5) en el primer año de investigación de la especie *S. humilis* (Foto 3 y 5) presentaron diferencia significativa con respecto al testigo en la prueba de T ($P < 0.05$) asumiendo en todos los casos varianzas iguales. (Cuadro 4)

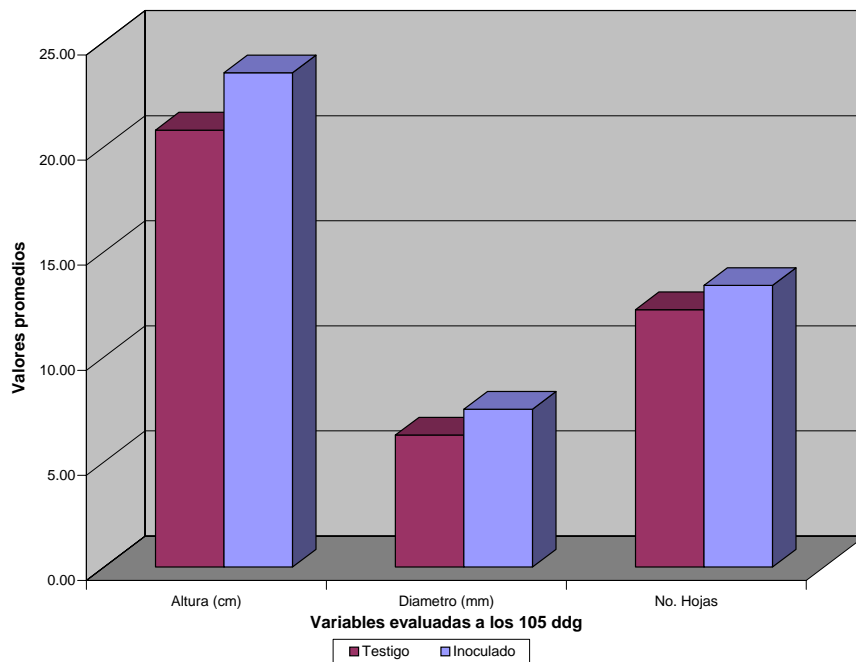


Figura 5. Valores promedios de altura, diámetro y número de hojas a los 105 ddg de la especie *S. humilis* en fase de invernadero. UNAN-León. 2001

En el caso de *P. quinata* (Foto 4 y 6) el efecto sobre las plantas inoculadas se da en todas las variables evaluadas presentando valores superiores los tratamientos inoculados (Fig. 6) inclusive superiores a los obtenidos por *S. humilis* exceptuando en el número de hojas que fue mayor en esta última. Los valores promedios a los 105 ddg de las plantas tratadas fueron significativamente diferente a los de las plantas testigos con $p < 0.05$ (Cuadro 4).

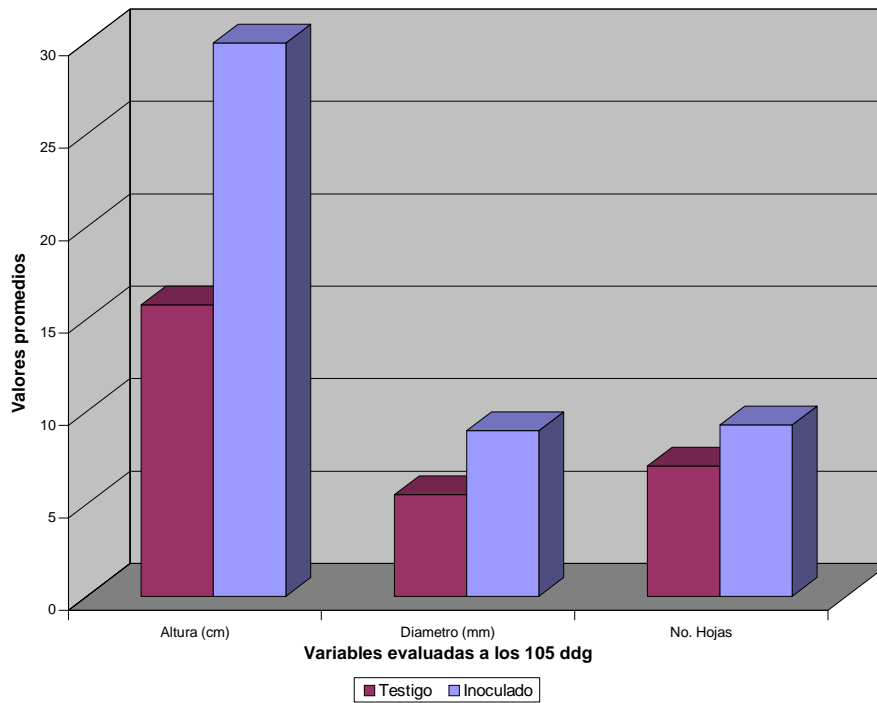


Fig. 6 Valores promedios de altura, diámetro y número de hojas a los 105 ddg de la especie *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2001

5.3.2 Área Foliar Total.

Los valores obtenidos en área foliar total en *S. humilis* y *P. quinata* mostraron diferencia significativa con respecto al testigo, obteniendo las plantas tratadas valores superiores a las testigos siendo de 733.65 cm^2 y de 1102.114 respectivamente, siendo ésta última la de mayor valor. Los resultados obtenidos en ambas especies inoculadas son significativamente diferentes con respecto a su testigo, esto se debe a que ciertos hongos pueden formar asociaciones preferenciales con ciertas plantas hospederas (Secilia y Bagyaraj, 1992), así como su eficiencia dependerá parcialmente de las características del hongo simbiote (Abbott y Robson, 1985) (Fig. 7).

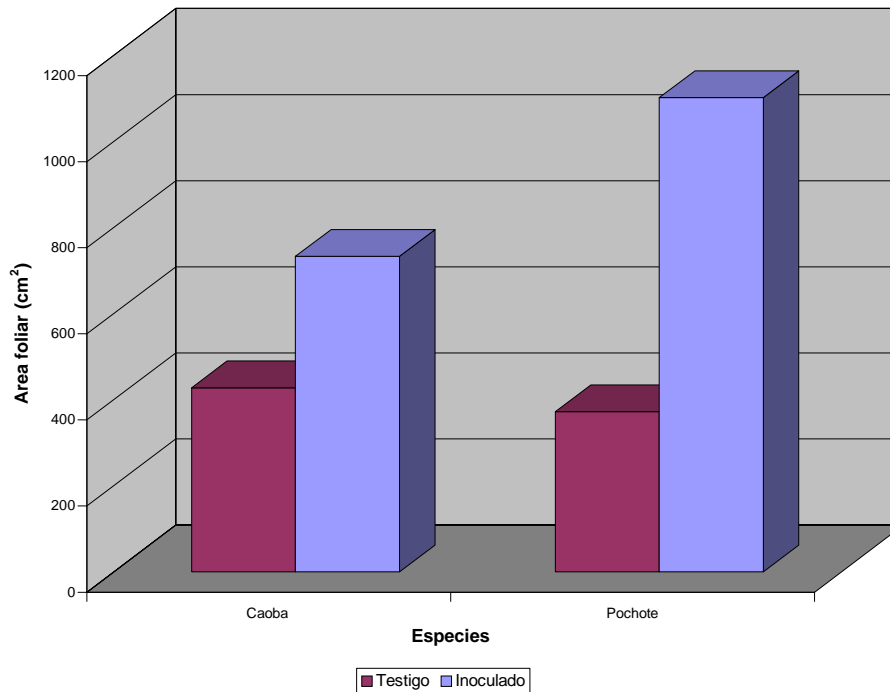


Figura 7. Valores promedios de Área Foliar (cm²) a los 105 ddg de la especie *S. humilis* y *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2001

5.3.3 Biomasa aérea y radicular

En el caso de la biomasa aérea (peso seco) aunque al igual que las variables anteriores las plantas inoculadas presentaron mayor valor (8.18g) con respecto al testigo (6.12g) esta no fue significativamente diferente ($p > 0.05$) en el caso de *S. humilis*. Este mismo comportamiento se da en la variable biomasa de la raíz cuyo valor es mayor en la planta tratada con micorrizas (3.78g) aunque estadísticamente no presenta diferencia significativa. Aunque existe trabajos diversos donde los resultados en la biomasa de la raíz son significativamente diferente como es el caso del cedro (Zulueta R., et al., 1997).

Caso contrario a los resultados obtenidos en *S. humilis* la especie *P. quinata* (Foto 7) en el ensayo del primer año (Fig. 11) las plantas tratadas con el inóculo presentaron valores superiores a los obtenidos en los tratamientos testigo (Cuadro 4), siendo significativamente diferente en la prueba de T con un $p < 0.05$.

Al comparar las medias obtenidas en las plantas inoculadas de *S. humilis* y *P. quinata* se obtuvo diferencia significativa con respecto a su testigo, siendo *P. quinata* inoculada la que



presentaba mayores promedios 8.9 gr de raíz, Esto nos indica que el inóculo aplicado en este ensayo tiene un efecto en el aumento de la masa radicular de la planta siendo mas efectiva en el caso de *P. quinata*. Lo cual soporta lo planteado por Baylis 1975 y Mosse 1981, que la aplicación de suelo con hongos VA aumentan la biomasa de la raíz.

5.4 Resultados Finales de la Fase de Invernadero en *S. humilis* y *P. quinata* en el segundo año de estudio

5.4.1 Altura, Diámetro y Número de hojas

En ambas especies *S. humilis* y *P. quinata* las plantas tratadas con el inóculo presentaron un mayor valor que las plantas testigos (Fig. 8 y 9) , los valores obtenidos por la especie *S. humilis* al finalizar la fase de invernadero fueron mayores que las plantas no inoculadas en estudio (Cuadro 4).

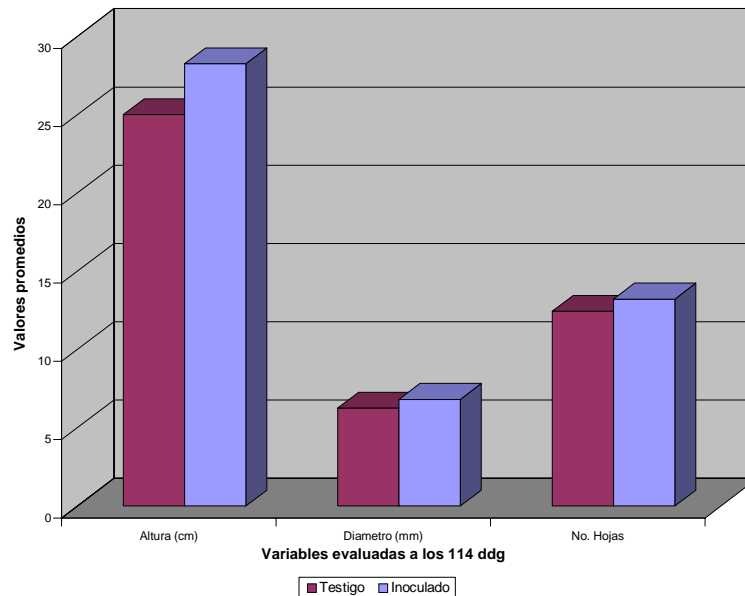


Figura 8. Valores promedios de altura, diámetro y número de hojas a los 114 ddg de la especies *S. humilis* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2003

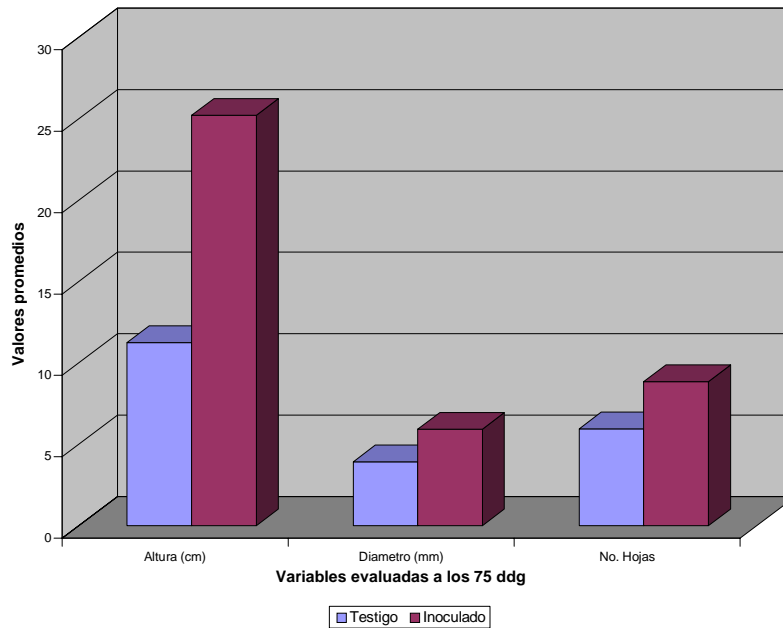


Figura 9. Valores promedios de altura, diámetro y número de hojas a los 75 ddg de la especie *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2003

Al comparar los valores obtenidos a los 79 ddg en la *S. humilis* con respecto a su testigo se pudo observar que los valores obtenidos son mayores. De igual forma *P. quinata* 75 ddg del mismo año de estudio se pudo ver que existe diferencia entre los dos tratamientos de esta especie en las variables diámetro. Así mismo al comparar los valores obtenidos en la variable número de hoja en ambas especies resultaron ser estadísticamente diferente con respecto a su testigo ($p < 0.05$).

5.4.2 Área Foliar Total

En esta variable evaluada se pudo observar que existe diferencia significativa en las dos especies en estudio, siendo la significancia estadísticamente mucho mayor en la especie de *P. quinata* (0.01), que en *S. humilis* aunque existe diferencia significativa con su testigo el valor de significancia en la prueba de medias de esta última que es de 0.33. Teniendo la especie *S. humilis* un promedio de 557.7 cm^2 total en las plantas tratadas, en cambio *P. quinata* es de 403.07 cm^2 total en las plantas inoculadas (Cuadro 4). Se debe tomar en cuenta que el valor obtenido en el área foliar total de *P. quinata* es a los 75 ddg en cambio los valores de *S. humilis* son a los 114 ddg, teniendo mayor tiempo de crecimiento.

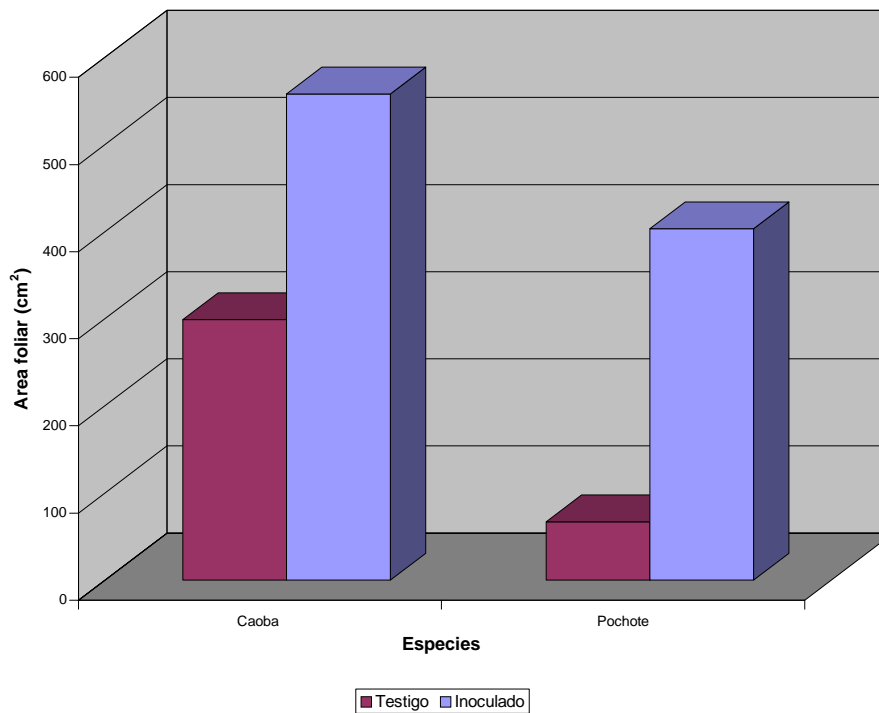


Figura 10. Valores promedios de Área Foliar (cm²) a los 114 ddg de la especie *S. humilis* y 75 ddg de *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2003

5.4.3 Biomasa Aérea

Una de las cualidades que presenta las micorrizas es que se expresan en el aumento de la biomasa, Este efecto cuantitativo se obtuvo en las dos especies en el segundo año de estudio (Cuadro 4). En la especie de *S. humilis* así como de *P. quinata* inoculadas se observó una diferencia significativa con respecto a las plantas testigos ($p < 0.05$). El peso seco con mayor valor lo presentó la especie inoculada de *S. humilis* de 12.49 g y *P. quinata* fue de 4.89g. Esto nuevamente puede ser influenciado a que la planta de *P. quinata* presenta menos ddg al momento de ser procesada y no en la mayor efectividad que presenta el inoculo en la especie *S. humilis*. (Fig. 11)

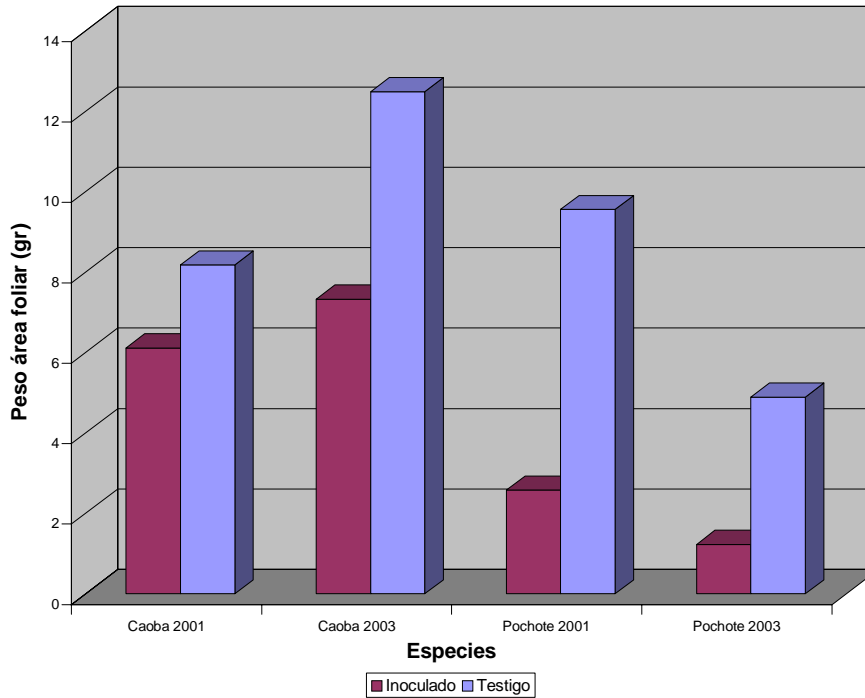


Figura 11. Valores promedios de Biomasa aérea (gr) de la especie *S. humilis* y *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2001 y 2003

5.4.4 Volúmen Radicular (Vol. Radicular)

Al evaluar el volúmen radicular de las plantas al finalizar la fase de invernadero, se observó que las plantas tratadas en el caso de la especie *P. quinata* fue significativamente diferente ($p < 0.02$) con las plantas testigos. En cambio al analizar los resultados de *S. humilis* esta no tubo diferencia significativa con el testigo. Estos resultados se asemejan a los obtenidos en la biomasa de la raíz del primer año de estudio (Cuadro 4). Aunque el valor promedio mayor lo presentó *S. humilis* con 18.80 ml y *P. quinata* con 15.9ml en las especies inoculadas, se debe tomar en cuenta la variación de tiempo en el invernadero (ddg) que en el caso de *S. humilis* fue mayor.

**Cuadro 4.** Valores Promedios de las variables evaluadas en los dos años de estudio de *S. humilis* y *P. quinata* en fase de invernadero. UNAN-León, 2001 y 2003

Especies	Caoba 01		Pochote 01		Caoba 03		Pochote 03	
	Testigo	Inoculado	Testigo	Inoculado	Testigo	Inoculado	Testigo	Inoculado
Altura	20.79 a	23.52 b	15.77 a	29.94 b	24.74 a	28.26 b	11.24 a	25.20 b
Diámetro	6.28 a	7.51 b	5.49 a	8.97 b	6.29 a	6.81 b	3.91 a	5.92 b
No. Hojas	12.25 a	13.40 b	7.05 a	9.28 b	12.44 a	13.22 b	5.94 a	8.84 b
Área foliar total	428.03 a	733.65 b	372.54 a	1102.11 b	298.95 a	557.7 b	67.04 a	403.06 b
Biomasa Raíz	3.16 a	3.78 a	1.74 a	8.20 b	*	*	*	*
Vol. Radicular	*	*	*	*	15.70 a	18.80 a	7.40 a	15.90 b
Biomasa aérea	6.12 a	8.18 a	2.58 a	9.56 b	7.33 a	12.49 b	1.23 a	4.89 b

* No se realizó. Medias en la fila con la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$), según la prueba de Tukey . Biomasa Radicular, Biomasa aerea, Área foliar total y Volumen radicular es la media de cinco repeticiones.

5.5 Número de esporas (NESP) obtenidas en los dos años de estudio en *S. humilis* y *P. quinata*.

En el primer año de estudio al observar el número de esporas presente en el sustrato de las plantas inoculadas de *S. humilis* y *P. quinata* (Cuadro 5) se observó que el mayor valor promedio de las plantas procesadas fue de *P. quinata* con 578.4, este valor de *P. quinata* coinciden con el comportamiento de las plantas en el primer año, es decir que el crecimiento de las parte aéreas y radical esta influenciada por la colonización de las micorrizas. En cambio al analizar los resultados obtenidos en el segundo año de estudio (cuadro 5) podemos observar que al comparar el número de esporas obtenidos en las plantas inoculadas es mayor que en las plantas testigos en *S. humilis* siendo altamente significativo ($P < 0.05$). De igual forma la especie *P. quinata* presentó diferencia significativa con respecto a su testigo, siendo en este caso la especie inoculada que obtuvo menor promedio en el número de esporas en este año. (Fig. 12)

5.6 Porcentaje de Colonización en las Raíces (% Colonización) en los dos años de estudio en *S. humilis* y *P. quinata*.

De igual forma el porcentaje de infestación de las raíces en el primer año fue en *P. quinata* de 83.27% (Foto 8) (Foto 9). Estos resultados reflejan la influencia del inóculo en el crecimiento de las especies de *P. quinata*, lo que se pudo observar en los valores de altura y diámetro, es decir que a medida que aumenta el porcentaje de colonización en las plantas



estas incrementa en estas dos variables. Los resultado confirman lo aseverado por Smith y Read, 1997 que aduce que el grado de colonización del sistema radicular y de la respuesta de la planta a la asociación simbiótica con el hongo varía en diversas combinaciones planta – hongo. Los resultados obtenidos por ambas especies en el segundo año también confirman los resultados obtenidos anteriormente, observándose que existe diferencia significativa en el caso de *P. quinata* y no en *S. humilis* al comparar las plantas inoculadas con sus testigos respectivamente (Cuadro 5). (Fig. 12). Así mismo el comportamiento de las variables altura y diámetro presenta una relación con el porcentaje de colonización de la raíces.

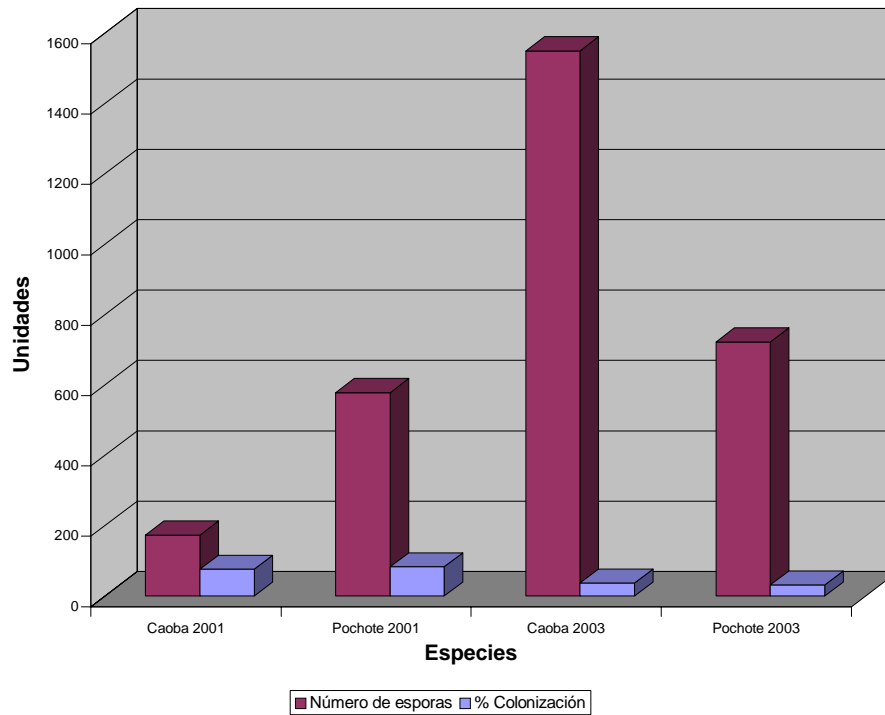


Figura 12. Valores promedios de Número de esporas y porcentaje de Colonización de la especie *S. humilis* y *P. quinata* al finalizar la fase de invernadero. UNAN-León. 2001 y 2003



5.7 Contenido de Nitrógeno (N) y Fósforo (P) en *S. humilis* y *P. quinata*

El contenido tanto de N y P en ambas especies no presentó diferencias significativas en los análisis realizados a las plantas del primer año de estudio al comparar el contenido de las plantas tratadas con el inoculo con las plantas testigo (Cuadro 5). Estos resultados coinciden con lo planteado por Marcel, G. A et al (1998) quien afirma que la cantidad de fósforo y la cantidad de raíz colonizada depende de la relación planta – hongo. Lo que implica que la asimilación de fósforo no puede ser usado como único mecanismo para explicar el efecto de las micorrizas en las plantas. Teniendo en cuenta que unos de los factores que determinan o explican los beneficios de las micorrizas es un incremento en la absorción de nutrientes que son relativamente inmóviles en el suelo como es el fósforo entre otros (Mosse, 1986) y el cual se refleja en un incremento en la producción vegetal (Herrera 1995, Ospina y Martínez 1993, Subba 1993).

Cuadro 5. Valores Promedios de las variables evaluadas al finalizar la fase de invernadero de los dos años de estudio de *S. humilis* y *P. quinata* en fase de invernadero. UNAN-León, 2001 y 2003

Especies	Tratamiento	NESP	% Colonización	Nitrógeno Foliar	Fósforo Foliar
Caoba 01	Testigo	*	*	0.9 a	0.1767 a
	Inoculado	173.4 c	76.49 c	1.2 a	0.09667 a
Pochote 01	Testigo	*	*	1.033 a	0.16 a
	Inoculado	578.4 c	83.272 c	1.067 a	0.1367 a
Caoba 03	Testigo	72.64 a	21.594 a	*	*
	Inoculado	1550.2 a	36.974 b	*	*
Pochote 03	Testigo	153.24 a	5.902 a	*	*
	Inoculado	722.72 b	31.972 b	*	*

* No se realizó. Medias en la fila con la misma letra no difieren significativamente ($p < 0.05$), según la prueba de Tukey. La medias es de cinco repeticiones en el NESP y % Colonización, para N y P es de tres repeticiones.

5.8 Incremento sobre el crecimiento en *S. humilis* y *P. quinata* en los dos años de estudio.

Una vez finalizado la fase de invernadero en cada año de estudio el efecto positivo de los hongos sobre el desarrollo de las plantas de las dos especies se mantuvo en ambos años, presentando la mayoría de las variables experimentales evaluadas con valores significativamente diferentes desde el punto de vista estadístico con respecto a su testigo.



Al comparar los resultados obtenidos en ambos años de evaluación y a pesar de la variación de días de crecimiento en el último año de *S. humilis* y *P. quinata* se observó que los tratamientos con mayor incremento fueron en *P. quinata* en todas las variables evaluadas al finalizar la fase de invernadero (Cuadro 6), teniendo un incremento entre 195.84 % - 31.63 % en el primer año de evaluación y de 501.25 % - 48.82 % en el segundo año. Aunque existe un incremento en las plantas inoculadas de *S. humilis* se puede decir que la simbiosis entre las plantas inoculadas es más efectiva en las especies de *P. quinata*. Uno de los factores que se debe tomar en cuenta es el poder seleccionar cepas altamente efectivas e infectivas (Sylvia y Jarstfer, 1992), en este caso podríamos decir que los hongos empleados son efectivos ya que mejoró el desarrollo de las plantas huéspedes (Stribley, 1990; Marschner y Dell, 1994).

Lo que viene a demostrar que la simbiosis de micorrizas (VA) constituyen una valiosa ayuda para mejorar el crecimiento de distintas plantas forestales así como el balance ecológico de un ecosistema por medio del éxito de la repoblación forestal (Patiño y Quintero 1982).

5.9 Dependencia Micorrízica de *S. humilis* y *P. quinata* en los años de estudio.

Al igual que el comportamiento en el incremento en las variables evaluadas de las dos especies en ambos años de estudio y en correlación con los resultados obtenidos al concluir la fase de invernadero de ambas especies, la dependencia micorrízica se comportó de forma similar, siendo la especie de *P. quinata* quien presenta una mayor dependencia 73.01% en el primer año y de 74.79% en el segundo año (Cuadro 6).

Los resultados obtenidos soportan la hipótesis de Baylis 1972, 1975 quien afirma que la dependencia micorrízica está influenciada por el diámetro y largo de las raíces de las plantas, así mismo también los resultados obtenidos confirman lo planteado por Janos 1987 y Linderman and Hendrix 1982 de que el grado de colonización de la raíz no es un indicador de la dependencia micorrízica.



Cuadro 6. Incremento y Dependencia Micorrízica de *S. humilis* y *P. quinata* con respecto a su testigo al finalizar la fase de invernadero de los dos años de estudio. UNAN-León, 2001 y 2003

Especies	Altura	Diámetro	No. Hojas	Área foliar total	Biomasa Raíz	Vol. Radicular	Biomasa aérea	DM
Caoba 01	13.13	19.59	9.39	71.40	19.62	*	33.66	25.18
Pochote 01	89.85	63.39	31.63	195.84	371.26	*	270.54	73.01
Caoba 03	14.23	8.27	6.27	86.55	*	19.75	70.40	41.31
Pochote 03	124.20	51.41	48.82	501.25	*	114.86	297.56	74.79

* No se realizó



VI Conclusiones

- El inóculo empleado en la especie *Swietenia humilis* promovió el incremento en las variables, altura, diámetro, número de hojas y área foliar total, siendo de beneficio para el empleo en prácticas agroforestales.
- La especie *Pachira quinata* presentó un incremento significativo en todas las variables evaluadas en las plantas inoculadas en comparación con las plantas testigos, lo que viene a hacer una biotecnología a tomar en cuenta en la actualidad.
- La especie de mayor dependencia micorrizica en el estudio fue *Pachira quinata* en los dos años de estudios, demostrando que el hongo micorrizogeno tiene un efecto positivo en el aumento de la biomasa vegetal.
- *Pachira quinata* es la especie que mejor asociación presentó con el inóculo empleado en la fase de invernadero, siendo siempre la especie con un mayor crecimiento vegetal, permitiendo a cortar su tiempo en los invernaderos para su trasplante definitivo y asegurando una buena asociación entre el hongo y la planta.



VII RECOMENDACIONES

- Identificar cuales de los tres generos micorrizicos empleados presenta mayor efecto en *Swietenia humilis* y en *Pachira quinata*.
- Determinar la dosis optima del inóculo en las especies estudiadas.
- Establecer el mejor momento indicado de aplicación del inóculo en las especies durante la fase de invernadero.
- Evaluar el efecto del inóculo en diferentes condiciones ambientales.
- Evaluar el efecto del inóculo asociados con bacterias fijadoras de nitrógeno y fósforo.
- Realizar estudios fisiológicos de la asociación entre el hongo y las especies vegetales



VII BIBLIOGRAFÍA

- ABBOTT, L.K. AND A.D. ROBSON. 1977. The distribution and abundance of vesicular-arbuscular endophyte in some Western Australian Soils. *Aust. Bot.* , 25:- 515-522
- ABBOTT, L.K. AND A.D. ROBSON. 1985. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 99: 245-255.
- ABBOTT, L.K. y ROBSON, A.D. 1981. Infectivity and effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: efecto of inoculum type. *Aust. J. Agric. Res.*, 32: 631-639.
- ABBOTT, L.K. y ROBSON, A.D. 1984. The effect of VA mycorrhizae on plant growth. *En: VA mycorrhiza*. C. Cl. Powell y D.J. Bagyaraj (eds.) CRC Press, Boca Raton, Florida, pp.113-130.
- ABBOTT, L.K. y ROBSON, A.D. 1985. The effect of soil pH on the formation of VA mycorrhizas by two species of *Glomus*. *Aust. J. Soil. Res.*, 23: 253-261.
- ALARCÓN Y R. FERRERA-CERRATO. 2000. Respuesta de dos especies forestales tropicales a la Inoculación micorrízica. *Ecolgía, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular*. pp. 184-193
- ALEGRÍA, H. y LANUZA, B. 1995. Especies para Reforestación en Nicaragua. *Hispanamer*, Managua, Nicaragua.
- AMES, R.N. y SCHNEIDER, R.W. 1979. *Entrophospora*, a new genus in the Endogonaceae. *Mycotaxon*, 8: 347-352.
- ANTUNES, V. y CARDOSQ, E.J.B.N. 1991. Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant Soil*, 131: 11-20.
- ARAUJO, J. DE 1995. Produção e controle de qualidade de mudas florestais. Paraná Brasil Universidade federal do Paraná / Universidade Estadual do Norte Fluminense/ Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná. 451 p.



- AZCON AGUILAR, C. y BAREA, J.M. 1978. Effects of interactions between different culture fractions of “phosphobacteria” and *Rhizobium* on mycorrhizal infection, growth, and nodulation of *Medicago sativa*. *Can. J. Microbiol.*, 24: 520-524.
- AZCON, R. y OCAMPO, J.A. 1981. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *New Phytol.*, 87: 677-685.
- AZCON, R.; BAREA, J.M. y HAYMAN, D.S. 1976. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria. *Soil Biol. Biochem.*, 8: 135-138.
- AZCON, R.; EL-ATRACH, F. y BAREA, J.M. 1988. Influence of mycorrhiza vs. soluble phosphate on growth, nodulation, and N₂ fixation ¹⁵N in alfalfa under different levels of water potential. *Biol. Fertil. Soil.*, 7: 28-31.
- AZCON, R.; GOMEZ-ORTEGA, M. y BAREA, J.M. 1982. Comparative effects of foliar or soil applied nitrate on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in maize. *New Phytol.*, 92: 553-559.
- AZCON, R.; RUBIO, R. y BAREA, J.M. 1991. Selective interactions between different species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains and their effects on growth, N₂-fixation (¹⁵N) and nutrition of *Medicago sativa* L. *New Phytol.*, 117: 339-404.
- AZCON-AGUILAR, O.; DIAZ-RODRIGUEZ, R.M. y BAREA, J.M. 1986a. Effect of free-living fungi on the germination of *G. mosseae* on soil extract. *En: Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Gianinazzi-Pearson, V. y Gianinazzi, S. (eds.) INRA, París, pp. 515-520.
- AZCON-AGUILAR, C.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C. y GIANINAZZI, S. 1986b. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilising bacteria on growth and nutrition of soybean in a neutral-calcareous soil amended with ³²P ⁴⁵Ca tricalcium phosphate. *Plant Soil*, 96: 3-15.
- AZIZ, T. y HABTE, M. 1990. Enhancement of endomycorrhizal activity through nitrogen fertilization in cowpea grown in an oxisol subjected to simulated erosion. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 4:131-139.



- BAGYARAJ, D.J. 1984. Biological interactions with VA mycorrhizal fungi. *En: VA mycorrhiza*. C. L.I. Powell y D.I. Bagyaraj (eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida, pp.131-144.
- BAREA, J.M. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility. *En: Advances in Soil Science*, vol. 15. B.A. Stewart (ed.). New York, pp. 1-40
- BAREA, J.M. y AZCON-AGUILAR, C. 1983. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *En: Advances in Agronomy*. N.C. Brady (ed.). Academic Press. New York, pp. 1-54.
- BAREA, J.M.; AZCON-AGUILAR, C. 1985. Interacción de los hongos formadores de MVA con microorganismos benéficos del suelo, especialmente con *Rhizobium* spp. *In: Ciclo lectivo sobre tema técnicas de investigación en micorriza*. CATIE. FIC. Turrialba, Costa Rica. pp 91-92.
- BAREA, J.M.; AZCON-AGUILAR, C. 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N₂ fixation and N uptake from soil as assessed with a ¹⁵N technique under field conditions. *New Phytologist* 106: 717-725.
- BAREA, J.M.; AZCON-AGUILAR, C.; OCAMPO, J.A. Y AZCON, R. 1991. Morfología, anatomía y citología de las micorrizas vesículo-arbusculares. *En J. Olivares y J.M. Barea (Coord.). Fijación y movilización biológica de nutrientes. Vol. III Fijación de N y Micorriza*. pp. 149-174. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- BAREA, J.M.; SALAMANCA, C.P. y HERRERA, M.A. 1990. The role of VA mycorrhiza at improving N₂-fixation by woody legumes in arid zones. *En: Fast growing trees and nitrogen fixing trees*. D. Werner y P. Müller (eds.). Stuttgart, pp. 303-311
- BARROEAVEÑA, C. Y RAJECHENBERG, H. 1999. Las Micorrizas. Su utilización en viveros forestales. Centro de Investigación y Extension Forestal Andino Patagónico. Folleto No. 15.
- BAYLIS, G.T.S. 1975. The magnoloid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. *En: Endomycorrhizas*. F.E. Sanders; B. Mosse, y P.B. Tinker (eds.). Academic Press. London, pp. 373-389



- BHATTACHARJEE, M.; MUKERJI, K.G.; TEWARI, J.P. y SKOROPED, W.P. 1982. Structure and hyperparasitism of a new species of Gigaspora. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 78:184-188.
- BLAL, B.; MOREL, C.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C. y GIANINAZZI, S. 1990. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on phosphate fertilizer efficiency in two tropical acid soils planted with micropropagated oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Biol. Fertil. Soils.*, 9: 43-48.
- BOLAN, N.S.; ROBSON, A.D.; BAROW, N.J. y AYLMORE, A.G. 1984. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. *Soil Biol. Biochem.*, 16: 299-304.
- BONFANTE, P. AND V. BIANCIOTTO. 1995. Presymbiotic versus symbiotic phase in arbuscular endomycorrhizal fungi: morphology and cytology. pp. 229-247. *In: A. Varma and B. Hock. (eds.). Mycorrhiza structure, function, molecular biology and biotechnology. Springer-Verlag. Berlin.*
- BOYETCHKO, S.M. y TEWARI, J.P. 1990. Root colonization of different hosts by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus dimorphicum*. *Plant Soil.*, 129: 131-136.
- BROWN, M.E. y CARR, G.H. 1980. Effects on plant growth of mixed inocula of VA endophytes and root-microorganisms. *Rothamsted Exp. Stn. Annu. Rep.*, 1: 189-192.
- BRUNDRETT, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-312.
- BRUNDRETT, M.; MELVILLE, L.; PERTESON, L. 1994. Practical methods in micorrhiza research. Canada. Mycologue Publications. 161 p.
- BRUNDRETT, M.S.; Y. PICHE & R.L. PETERSON. 1985. A development study of the early stages in vesicular-arbuscular mycorrhizal formation. *Canad. J. Bot.* 63: 184-194.
- CABALA-ROSAND, P. y WILD, A. 1982. Direct use of low grade phosphate rock from Brazil as fertilizen. II. Effects of mycorrhizal inoculation and nitrogen source. *Plant Soil.*, 65:363-373.
- CASA D., E. 1991. Historia de la agricultura en México. Memoria del Primer Simposio Nacional de Agricultura Sostenible. Colegio de postgrado. Montecillos, México.



- CASTELLANO, M. A.; MOLINA, R. 1989. Mycorrhizae. In Landis, T. D. Tinus, Manual. Vol. 5. The Biological Component: Nursery Pests and Mycorrhizae. Agric. Handbook 674. USDA. Forest Service. Washington. Pp 101-171.
- CLARKE, C. y MOSSE, B. 1981. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XII. Field inoculation responses of barley at two soil P-levels. *New Phytol.*, 87: 695-703.
- COOPER, K.M. 1984. Physiology of VA mycorrhizal associations. *En: VA Mycorrhizae* C.L. Powell y D.J. Bagyaraj (eds.). Boca Raton, CRC Press, Florida, pp. 113-130.
- COOPER, K.M. y GRANDISON, G.S. 1986. Interaction of vesicular -arbuscular mycorrhizal fungi and root-knot nematode on cultivars of tomato and white dover susceptible to *Meloidogyne hapta*. *Ann. Appl. Biol.*, 108: 555-565.
- CUERVO, J. 1997. Efecto de la aplicación de hongos VA y Rizobacterias en el crecimiento de plántulas de dos especies forestales. Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 98 p.
- CUENCA, G.; HERRERA, R. ; MENENSES, E. 1991. Las micorrizas vesiculo arbusculares y el cultivo del cacao en Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 42:153-159.
- CHAKRAVARTY, P.; JACOBS, P.F. Y PETERSON, R.L. 1991. Effect of the fungicides benomyl and oxine benzoate on the mycelial growth of four isolates of E-strain fungi in vitro. *Eur. J. For. Pathol.*, 20: 381-385.
- DAFT, M.J.; HACSKAYLO, E. y NICOLSON, T.H. 1975. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal spoils in Scotland and Pennsylvania. *En: Endomycorrhizas*. F.E. Sanders, B. Mosse y P.B. Tinker (eds.). *Academic Press, New York*, pp. 561-580.
- DANIELS, B.A. y MENGE, J.A. 1980. Hyperparasitization of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology*, 70: 585.
- DAVIS, E.A. y YOIJNG, J.L. 1985. Endomycorrhizal colonization of glasshouse-grown wheat as influenced by fertilizer salts when banded or soil-mixed. *Can. J. Bot.*, 63: 1196-1203.



- DAVIS, R.M. y MENGE, J.A. 1981. Phytophthora parasitica inoculation and intensity of vesicular-arbuscular mycorrhizal in citrus. *New Phytol.*, 87: 705-715.
- DAVIS, R.M.; MENGE, J.A. y ERWIN, D.C. 1979. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on Verticillium wilt of cotton. *Phytopathology*, 69: 453-456.
- DÍAZ, G. 1992. Estudio de micorrizas vesículo-arbusculares en suelos afectados por actividades mineras. Tesis Doctoral. Inéd. Murcia.
- DIEDERICHS, C. 1983. Influence of light on the efficacy of vesicular-arbuscular mycorrhiza in tropical and subtropical plants. III. Influence of day length. *Angew. Botanik.*, 57: 55-67.
- ESTRADA, A. Y R. COATES-ESTRADA 1995. Las selvas tropicales de México: recurso poderoso, pero vulnerable, Serie: La ciencia desde México No. 132. SEP/FCE/CONACYT, México. 191 p.
- FORTIN, J.; CARLISLE, A. 1984. The use of root symbiosis in intensive forestry. Report No. 4. 1984. Biomass Growth and Production and ENFOR, Environment Canada. *Canadian forestry service*. Quebec, Canada. 96 p.
- FURLAN, V. y FORTIN, J.A. 1973. Formation of endomycorrhizas by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three temperature regimes. *Naturaliste Can.*, 100: 467-477.
- GARCIA-ROMERA, I. 1986. Interacción entre dos herbicidas y micorrizas vesículo-arbusculares y su repercusión en el crecimiento del guisante (*Pisum sativum*). Tesina de Licenciatura. Univ. Granada.
- GARDNER, I. 1986. Mycorrhizae of actinorrhizal plants *Mircen Journal*, 2: 147-160.
- GATES, M. 1999. Uso humano de los recursos en Calakmul: Conservación o regeneración de un área perturbada. Pp. 123-137. In: W. J. Folan Higgins, Sánchez-González y J.M. García-Ortega (Coords.). *Naturaleza y Cultura en Calakmul*, Campeche. CIHS, Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, México.
- GEMMA, J.N. Y KOSKE, R. E. 1990. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawai. *Amer. J. Bot.*, 77: 1193-1200.
- GERDEMANN, J.M. AND T. H. NICHOLSON. 1963. Spore of mycorrhizal endogone species extracted from soils by wet sieving and decanting. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46:235-244.



- GERDEMANN, J.W. 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. *En: The development and function of roots.* J.G. Torrey y D.T. Clarkson (eds.). Academic Press. London, pp. 575-591.
- GIANINAZZI.PEARSON, V. y GIANINAZZI, S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant Soil*, 71: 197-209.
- GIANINAZZI.PEARSON, V. y GIANINAZZI, S. 1989. Cellular and genetical aspects of interactions between hosts and fungal symbionts in mycorrhizae. *Genome*, 31: 336-341
- GIANINAZZI-PEARSON, V. y AZCON-AGUILAR, C. 1991. Fisiología de las micorrizas vesículo-arbusculares. *En: Fijación y Movilización Biológica de Nutrientes.* Vol. II. CSIC. *Servicio de publicaciones, Madrid*, pp. 175-202.
- GOPALAKRISHNA, N.N. 1980. Interaction between VA mycorrhiza and phosphate solubilizing fungi and their effects on rizosphere microflora and growth of finger millet. M.S. (Agric.). Thesis, University of Agricultural Sciences. Bangalore, India.
- GRAHAM, J.H. y MENGE, J.A. 1982. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil phosphorus on take-all disease of wheat. *Phytopathology*, 72: 95-98.
- GRAHAM, J.H. y SYVERTSEN, J.P. 1985. Host determinants of mycorrhizal dependency of citrus root stock seedlings. *New Phytol.*, 101: 667-676.
- GRAHAM, J.H.; LEONARD, R.T. y MENGE, J.A. 1981. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.*, 68: 548-552.
- HARLEY, J.L. y SMITH, S.E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London.
- HAYMAN, D.S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.*, 61: 944-963.
- HERRERA, R. 1995. Las micorrizas vesículo-arbusculares como ayuda para la población forestal en Cuba. *In Ciclo lectivo sobre el tema técnicas de investigación en micorriza.* CATIE, FIC. Turrialba, Costa Rica. pp 377-407.
- HETRICK, B.A.D. y WILSON, G.W.T. 1991. Effects of mycorrhizal fungus species and metalaxyl application on microbial suppression of mycorrhizal symbiosis. *Mycologia*, 83: 97-102.



- HETRICK, B.A.D.; KITT, DG. y WILSON, G.T. 1988a. Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season taflgrass prairie plants. *Can. J. Bot.*, 66: 1376-1380.
- HIETRICK, B.A.D.; WILSON, G.T. y TODD, T.C. 1990. Differential responses of C₃ and C₄ grasses to mycorrhizal symbiosis, phosphorus fertilization, and soil microorganisms. *Can. J. Bot.*, 68: 46 1-467.
- HONRUBIA, M.; TORRES. P.; DIAZ, G.; CANO, A.. 1992. Manual para micorrizar plantas en viveros forestales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.. España, Universidad de Murcia. 66 p.
- JACKSON, N.E.; FRANKLIN, R.E. y MILLER, R.H. 1972. Effects of VA mycorrhizae on growth and phosphorus content of three agronomic crops. *Proc. Soil Sci. Amer. J.*, 36:64-67.
- JAKOBSEN, 1992. Cultivos Ecológicos curso a distancia. Cultivo de Hongo– Hidroponia. <http://www.terralia.com/revista14/pagina14.htm>
- JANOS, D. P. 1984. Methods for vesicular-arbuscular mycorrhiza research in the lowland wet tropics. In E. Medina, H.A. Mooney y Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. pp. 173-187. The Hague: Junk.
- JANOS, D. P. 1987. VA. mycorrhizas in humid tropical ecosystems. In *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. *Can. J. Bot.* 66:1376-1380.
- JANOS, D.P. 1983. Tropical rain forest; ecology and management. Ed. S.L. Sutton, T:C Whitware and A.C. Chadwick. Oxford, G.B., Blackwell Scientific Publications. pp 327-345. Systems. In: *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants* (Ed. By G. R Safir). Boca Raton, Florida. pp. 107-134.
- JASPER, D.A.; ROBSON, A.D. y ABBOTT, L.K. 1979. Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.*, 11: 501-505.
- KAUR, S. y SINGH, O.S. 1988. Response of ricebean to single and combined inoculation with Rhizobium and Glomus in a P- deficient sterilized soil. *Plant Soil*, 112: 293-295.
- KELLAM, M.K. y SCHENCK, N.C. 1980. Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root-knot nematode on soybean. *Phytopathology*, 70: 293-297.



- KITT, D.G.; HETRICK, B.A.D. y WILSON, G.W.T. 1988. Relationship of soil fertility to suppression of the growth response of mycorrhizal big bluestem in non-sterile soil. *New Phytol.*, 109: 473-481.
- KOIDE, R.T. y LI, M. 1990. On host regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.*, 114: 59-74.
- KRISHNA, K.R. y BAGYARAJ, D.J. 1983. Interaction between *Glomus fasciculatus* and *Sclerotium rolfsii* in peanut. *Can. J. Bot.* 61: 2349.
- LACKIE, S.M.; GARRIOCK, M.L.; PETERSON, R.L. y BOWLEY, S.R. 1987. Influence of host plant on the morphology of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* (Daniels and Trappe) Berch. *Symbiosis*, 3: 147-158.
- LARCHER, W. 1977. Ecofisiología vegetal. Barcelona, España. 305. P.
- LINDERMAN, R.G. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: their mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78: 336-371.
- LINDERMAN, R.G., AND HENDRIX, J. W. 1982. Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In Method and principles of mycorrhizal research. Edited by N. C. Schenck. *American Phytopathological Society, St. Paul, Mn.* pp. 69-79.
- MALLOCH, D.W.; PIROZYNSKI, K.A. Y RAVEN, P.H. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 77: 2113-2118.
- MANJUNATH, A. y HABTE, M. 1991. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Can. J. Bot.*, 69: 671-676
- MARCEL, G.A.; HEIJDEN, V.D.; BOLLER, THOMAS, WIEMKEN, A. y SANDER, I.A. 1998. Different arbuscular mycorrhizal funga species are potential determinants of plant community structure 79: 2082-2091
- MARSCHNER, H. AND B. DELL. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil.* 159:89-102.
- MCKENNEY, M.C. AND D.L. LINDSEY. 1987. Improved method for quantifying endomycorrhizal fungi spores form soli. *Mycología*, 79: 779-782.



- MECINAS, PHILLIPS, J.M.; Y HAYMAN, D.S. 1970. Improved procedures for clearing rotos ad staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assesment of infection. *Trans. Br, Mycol, Soc.*55:158-161.
- MEDINA, O.A.; SYLVIA, D.M. y KRETSCHMER, A.E.Jr. 1988a. Response of Siratro to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. I. Selection of effective vesicular-arbuscular fungi in amended soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 416-419
- MENGE, J.A. 1982. Utilization of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Can. J. Bot.*, 61: 1015-1024.
- MOSSE, B. 1981. Vesicular-arbuscular mycorrhizal research for tropical agriculture. *Res. Ext. Ser. Hawaii Inst. Trop. Agric. Hum. Resour. Res. Bull.* 194. pp. 1-82
- MOSSE, B. 1986. Mycorrhiza in a sustainable agriculture. *Biol. Agric. Hortc.* 3:191-209.
- MOSSE, B.; HAYMAN, D.S. y ARNOLD, D. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. Phosphate uptake by three plant species from P-deficient soils labelled with ³²p. *New Phytol.*, 72: 809-815.
- MURDOCH, C.L.; JACKOBS, J.A. y GERDEMANN, J.W. 1967. Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. *Plant Soil.*, 27: 329-334.
- NAIDER, I. 1985. Técnicas de viveros forestales. Con referencia especial a Centroamérica. Siguatepeque, Honduras, Escuela Nacional de Ciencias Forestales / Corporación Hondureña de Desarrollo Forestal. 274 p. (Publicación miscelánea. No. 5).
- NEMEC, S. y TUCKER, D. 1983. Effects of herbicides on endomycorrhizal fungi in Florida USA citrus (*Citrus spp.*) soils. *Weed Science*, 31: 427-431.
- NEWMAN, E.I. Y REDDELL, P. 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *The New Phytologist*, 106: 745-751.
- NICOLSON, T. H. 1975. Evolution of vesicular-arbuscular mycorrhizas. En Sander, F. E.; Mosse, B. y Tinker, P.B. (Eds.). *Endomycorrhizas*. pp. 25-34. Academic Press. Londres.
- OCA.MPO, J.A. y BAREA, J.M. 1985. Effect of carbonate herbicides on VA mycorrhizal infection and plant growth. *Plant Soil.*, 85: 375-383.



- OCAMPO, J.A. y HAYMAN, D.S. 1980. Effects of pesticides on mycorrhiza in field-grown barley, maize and potatoes. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 74: 413-416.
- OSPINA, A.; MARTINEZ, F. 1993. La micorriza, un milagro como biofertilizante en cultivos agrícolas y forestales en Colombia. *Agronomía (Col.)* 5 (2-3): 67-76.
- PACOVSKY, R.; FULLER, G. y STAFFORD, A.E. 1986. Nutrient and growth interactions in soybeans colonized with *Glomus fasciculatum* and *Rhizobium japonicum*. *Plant Soil.*, 92:37-45.
- PAIRUNAN, A.K.; ROBSON, A.D. y ABBOTT, L.K. 1980. The effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhizas in increasing growth and phosphorus uptake of subterranean clover from phosphorus sources of different solubilities. *New Phytol.*, 84: 327-338.
- PATIÑO, H.; QUINTERO, H. 1982. Trascendencia ecológica de la selva tropical con referencia especial al neotrópico. Partes I y II. *Coagro*. Nos. 38 y 39.
- PATIÑO, H.; QUINTERO, H. 1989. Micorrizas como componente simbióticos de los sistemas selváticos tropicales. *In* Curso Nacional sobre Micorrizas (1, 1984, Palmira, Col.) Memorias. Palmira, Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias. P 86-87.
- PAULITZ, T.C.; LINDERMAN, R.G. 1991. Mycorrhiza interactions with soil organisms. *In* Handbook of applied Mycology. Vol 1. Soil and Plants. Ed. Dilip K. Arora, Bharat Rai, K.G. Mukerji, Guy R. Knudsen. Marcel Dekker Inc. (New York). Pp 77-129.
- PEDRAZA, J. 1979. Repuesta de plántulas de *Pinus caribea* var *hondurensis* Barr et Golf. A micorrización y fertilización fosfatada en un oxisol de los Llanos Orientales de Colombia. Congreso de la ciencia del suelo (1) y Coloquio de suelos uso y manejo de suelos de la Orinoquia y la Amazonia (4). Villavicencio, Colombia.
- PÉREZ-MORENO J. AND R. FERRERA-CERRATO. 1997. Mycorrhizal interactions with plants soil organisms in sustainable agroecosystems. pp. 91-112. *In*. L. brussaard and R. Ferrera-Cerrato (eds.). Soil ecology in sustainable agriculture. CRC Lewis Publishers. New York.



- PHILLIPS, J. M.; HAYMAN, D. S. 1970. Improved procedures for clearing, rood and staining parasitic and VA mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection Transactions of the British Mycological Society 55, 158-161.
- PLENCHETTE C.; J.A. FORTIN & V. FURLAN. 1983 a. Growth response of several plant species to mycorrhiza in a soil of moderate P fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70: 191-209.
- PLENCHETTE, C.; FURLAN, V. y FORTIN, J.A. 1983 b. Responses of endomycorrhizal plants grown in a calcined montmorillonite clay to different levels of soluble phosphorus. II. Effect on nutrient uptake. *Can. J. Bot.*, 61: 1384-1391.
- PONS, F. y GIANINAZZI-PEARSON, V. 1984. Influence du phosphore du potassium de l'azote et du pH sur le comportement de champignons endomycorrhizogènes á vésicules et arbuscules. *Crypto. Mycol.*, 5: 87-100.
- POPE, P.E. y HOLT, H.A. 1980. Paragnat influences development and efficacy of the mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum*. *Can. J. Bot.*, 59: 518-521.
- POWELL, C.LL. 1975. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VIII. Uptake of P by onion and clover infected with different *Endogone* spore types in ³²p-labelled soil. *New Phytol.*, 75: 563-566.
- RAJAPAKSE, S. y MILLER, J.C. Jr. 1988. Relationship between cowpea root systems and mycorrhizal dependency. *Hortscience*, 23: 568-570.
- RATNAYAKE, M.; LEONARD, R.T. Y MENGE, J.A. 1978. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formación. *New Phytol.* 81:543-552
- REENA, J. y BAGYA.RAJ, D.J. 1990. Response of *Acacia nilotica* and *Caliandra calothyrsus* to different VA mycorrhizal fungi. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 4: 26 1-268.
- RHODES, L. H. Y GERDEMANN, J. W. 1975. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. *New Phytol.* , 75:444-461.
- ROLDAN-FAJARDO, B.E. 1985. Micorrizas VA en cultivos arbóreos: almendro, naranjo y olivo. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.



- SAFIR, G.R. 1986. VA Mycorrhizae; An ecophysiological approach. *En: Ecophysiology of VA mycorrhizal plants* G.R. Safir (ed.). Boca Raton, Florida, CRC Press, pp. 1-3.
- SAINZ, M.J. y ARINES, J. 1987. Efecto de la fertilización fosfatada y de las micorrizas vesículo-arbusculares en la dinámica del P-inorgánico y orgánico en tres suelos ácidos. *Agricultura Mediterránea*, 117: 25-29.
- SALAMANCA, P. 1991. Estudio sobre la simbiosis microbio-planta (micorrizas y *Rhizobium*-leguminosas) en la revegetación de suelos en zonas áridas. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- SAME, B.I.; ROBSON, A.D. y ABBOTT, L.K. 1983. Phosphorus, soluble carbohydrates and endomycorrhizal infection. *Soil Biol. Biochem.*, 15: 593-597.
- SÁNCHEZ, M. 1991. La simbiosis micorriza vesículo-arbuscular (MVA) en soya *Glycine max* (L.) Merrill. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira, Colombia. *Boletín Técnico* 2:53
- SÁNCHEZ, M., V. 1998. Rescate y conservación de árboles forestales tropicales en el Campo Experimental El Palmar. Pp. 67-71. *In: E. Pérez L. (ed.). día del productor agroforestal 1998. Memoria Técnica No. 2, División Forestal. SAGAR/INIFAP, México.*
- SANDERS, F.E.; TINKER, P.B.; BLACK, R.L.B. y PALMERLY, S.M. 1977. The development of endomycorrhizal root systems: I. Spread of infection and growth-promoting effects with four species of vesicular-arbuscular endophyte. *New Phytol.*, 78:257-268.
- SANDERS, J.R. 1990. Seasonal patterns of vesicular-arbuscular mycorrhizal occurrence in grasslands. *Symbiosis*, 9: 315-320.
- SANDERS, Y TINKER, 1973. Cultivos Ecológicos curso a distancia. Cultivo de Hongo-Hidroponia. <http://www.terralia.com/revista14/pagina14.htm>
- SCHENCK, N.C. 1981. Can mycorrhiza control root disease? *Plant Disease* 65: 230-234
- SCHENCK, N.C.; RIDINGS, W.H. y CORNELL, J.A. 1977. Interaction of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and *Phytophthora parasitica* on two *Citrus* root stocks. *En: Abst. 3rd N. Am. Conf. Mycorrhizae Athens Ga.* pp. 9.



- SCHUBERT, A.; CAMMARATA, S. y EYNARD, I. 1988. Growth and root colonization of grapevines inoculated with different mycorrhizal endophytes. *Hortscience*, 23: 302-303.
- SCHWAB, S.M.; LEONARD, R.T. y MENGE, J.A. 1984. Quantitative and qualitative comparison of root exudates of mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species. *Can. J.Bot.*, 62: 1227-1231.
- SECILIA, J. AND D.J. BAGYARAJ, 1992. Selection of efficient vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi for wetland rice (*Oryza sativa* L.). *Biol. Fertil.Soli* 13: 108-111
- SIERVERDING, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Technical cooperation, Federal Republic of Germany. Eschborn. Schriftenreihe der GTZ. No. 224.371 p.
- SIERVERDING, E.; LEIHNER, D.E. 1989 a. Aspecto de la taxonomía y la identificación de hongos formadores de micorrizas vesículo-arbuscular. *In: Investigaciones sobre micorrizas en Colombia*. Palmira, Colombia, Facultad de Ciencias Agronómicas. P 209-223.
- SIERVERDING, E.; LEIHNER, D.E. 1989 b. La micorriza un componente biotecnológico en la producción forestal. *Ciencia y Tecnología (Col.)* 7(1) 9-11.
- SIERVERDING, E.; TORO, T. S. 1988. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. V. Performance of different VAM fungi species with cassava. *J. Agronomy & Crop Science* 16: 322-332.
- SIMPSON, D. y DAFT, M.J. 1990. Interaction between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant Soil.*, 121: 179-186
- SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, A.H.; KIMBROUGH, J.W. y SCHENCK, N.C. 1984. *Stachybotrys chartarum* antagonistic to a zygospores of *Gigaspora margarita* in vitro. *Soil Biol. Biochem.*, 16: 679.
- SMITH, S.E. 1980. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 55-475
- SMITH, S.E. AND D. J. READ. 1997. *Micorrhiza symbiosis*. Academic Press, San Diego.



- SMITH, S.E. y BOWEN, G.D. 1979. Soil temperature, mycorrhizal infection and nodulation of *Medicago trunculata* and *Trifolium subterraneum*. *Soil Biol. Biochem.*, 11: 469-473.
- SMITH, S.E. y GIANINAZZI-PEARSON, V. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39: 221-244.
- SON, C.L.; SMITH, F.A. y SMITH, S.E. 1988. Effect of light intensity on root growth, mycorrhizal infection and phosphate uptake in onion (*Allium cepa* L.). *Plant Soil.*, 111: 183- 186.
- SON, S.L. y SMITH, S.E. 1988. Mycorrhizal growth responses: Interactions between photon irradiance and phosphorus nutrition. *New Phytol.*, 108: 305-314.
- SPARLING, G.P. Y TINKER, P.B. 1975. Mycorrhizas in Peunine grassland. *En Sanders, F.E.T.; B. Mosse y Tinker, P.B. (Eds.) Endomycorrhizas.* pp: 545-560. Academic Press. Londres.
- SPOKES, J.R.; HAYMAN, D.S. y KANDASAMY, D. 1989. The effects of fungicide-coated seeds on the establishment of VA mycorrhizal infection. *Ann. appl. Biol.*, 115: 237-241.
- ST. JOHN, T.V. 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: A reexamination of baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol.*, 84: 483-487.
- STRIBLEY, D. P. 1990. Mycorrhizal association and their significance. pp. 85-101. *In Ravinovich, H.D. and J.I. Brewster (eds.). Onions and allied crops. II. Agronomy, biotic interactions, pathology and crop protection.* CRC Press. Boca Raton, Fla.
- SUBBA, N. 1993. Biofertilizers in agriculture and forestry. New York, International Science Publisher. 242 p.
- SYLVIA, D.M. AND A.G. JARSTFER. 1992. Sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *App. Environ. Microbiol.* 1:229-232.
- SYLVIA, D. M. 1990. Distribution, structure, and function of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *En: Rhizosphere dynamics.* 5.E. Box y L.C. Hammond (eds). USDA, pp. 144-167.
- SYLVIA, D.M. y BURKS, J.N. 1988. Selection of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus for practical inoculation of *Uniola paniculata*. *Mycologia*, 80: 565-568.



- TESTER, M.; SMITH, F.A. y SMITH, S.E. 1986. Effects of photon irradiance on development of VA mycorrhizas in *Trifolium subterraneum* L. En: "Physiological and genetical aspects of mycorrhizae". Proceed. 15t Europ. Symp. Mycorr. V. Gianinazzi-Pearson y S. Gianinazzi (eds.). CNRS-INRA. Dijon, Francia, pp. 239-243.
- THOMPSON, H. s.f. Pueblos indigenas y bosque de Nicaragua. <http://www.puebloindio.org/moskitia/piyrecursionaturales.html>.
- TOMMERUP, J.C. y KIDBY, D.K. 1980. Production of aseptic spores of vesicular-arbuscular endophytes and their viability after chemical and physical stress. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39: 1111-1119.
- TOTH, R.; TOTH, D.; STARKE, D. y SMITH, D.R: 1990. Vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization in *Zea mays* affected by breeding for resistance to fungal pathogens. *Can. J. Bot.*, 68: 1039-1044.
- TRAPPE, J. M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En Safir, G. R. (Ed.). *Ecophyology of VA mycorrhizal plants*. pp. 5-25. CRC Press. Boca Ratón. Florida.
- TYLKA, G.L.; HUSSEY, R.S. y RONCADORI, R.W. 1991. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus, and *Heterodera glycines* on soybean. *J. Nematol.*, 23(1): 122-133.
- VAAST, P; ZASOSKI, R. J. 1991. Effect of nitrogen sources and mycorrhizal inoculation with different species on growth and nutrient composition of young arabica seedlings. *Café, Cacao, Thé* (Francia). 35 (2): 121-128.
- VIERHEILIG, H. 1990. Estudio de factores implicados en la susceptibilidad de plantas a la colonización por endófitos vesículo-arbuscular. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- VILLAFAÑE, V.; MUÑOZ, J.; TORRES, H. 1989. Efecto de hongos micorrizógeno en dos patrones de cítrico limón rugoso, *Citrus* spp y mandarina cleopatra, *Citrus reshni*. *Acta Agronómica*. (Col), 39 (3-4): 159-171.
- WARNOCK, A.J.; FITTER, A.H. y USHER, M.B. 1982. The influence of a spingtail *Folsomia candida* (Insect, Collembola) on the mycorrhizal association of leek



Allium porrum and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.*, 90: 285-292.

- YOUNG, C.C. 1990. Effects of phosphorus-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of tree species in subtropical soils. *Soil Sci Plant Nutr.* 36(2): 225-231.
- YOUNG, C.C.; JUANG, T.C. y GUO, H.Y. 1986. The effect of inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on soybean yield and mineral phosphorus utilization in subtropical-tropical soils. *Plant Soil.*, 95: 245-253.
- ZHENGJIA, H.U. y XIANGDONG, GUI. 1991. Pretransplant inoculation with VA mycorrhizal fungi and Fusarium blight of cotton. *Soil. Biol. Biochem.* 23(2): 201-204.



IX ANEXOS



Foto 1. Invernadero de microbiología de suelo
“ Proyecto Micorrizas – UNAN- León /USAID.
UNAN – León. Nicaragua. 2001



Foto 2. Especies forestales bajo el sistema de inoculación con micorrizas y sus testigos en fase de invernadero.
UNAN – León. Nicaragua. 2001



Foto 3. Efecto de la micorrización sobre el crecimiento de *S. humilis* a los cincuenta y cuatro días después de la siembra. Inoculadas (CM) y Testigo (SM).
UNAN – León. Nicaragua. 2001.



Foto 4. Efecto de la micorrización sobre el crecimiento de *P. quinata* a los cincuenta y cuatro días después de la siembra. Inoculadas (CM) y Testigo (SM).
UNAN – León. Nicaragua. 2001.



Foto 5. Efecto de la inoculación micorrízica sobre el crecimiento de *S. humilis*. Planta Inoculada (CM) y planta Testigo (SM). UNAN- León, Nicaragua. 2001.



Foto 6. Efecto de la inoculación micorrízica sobre el crecimiento de *P. quinata*. Planta Inoculada (CM) y planta Testigo (SM). UNAN- León, Nicaragua. 2001



Foto 7. Efecto de la inoculación micorrízica sobre el crecimiento de *P. quinata*. Planta Inoculada (CM) y planta Testigo (SM). UNAN- León, Nicaragua. 2001

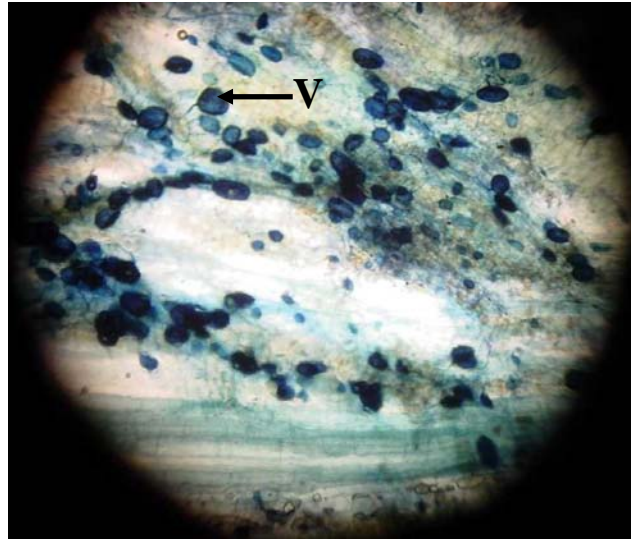


Foto 8. Estructuras de los hongos micorrízico en los tejidos de la planta hospedera *S. humilis* inoculada al momento de la siembra. Presencia de Vesículas (V) en las raíz colonizada. UNAN- León, Nicaragua. 2001

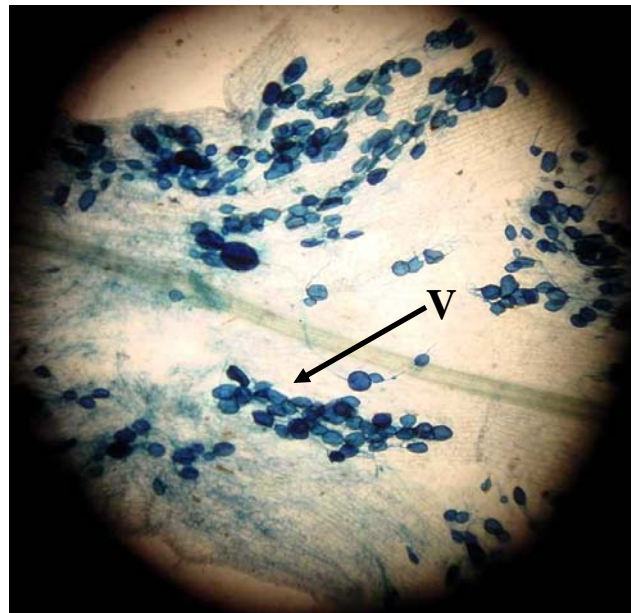


Foto 8. Estructuras de los hongos micorrízico en los tejidos de la planta hospedera *P. quinata* inoculada al momento de la siembra. Presencia de Vesículas (V) en las raíz colonizada. UNAN- León, Nicaragua. 2001



Anexo 1. REFERENCIAS Y CRONOGRAMA DE LAS SEMILLAS UTILIZADAS EN LOS DOS AÑOS DE ESTUDIO DE LAS DOS ESPECIES FORESTALES. UNAN-LEÓN NICARAGUA

NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	PROCEDENCIA	DONANTE DE LAS SEMILLAS	FECHA DE COLECTA DE LAS SEMILLAS
<i>Swietenia humilis</i>	Caoba del Pacífico	Troílo (León)	Proyecto Colecta y Procesamiento de Semillas de Especies Nativas del Pacífico de Nic. UNAN-León.	marzo del 2001
<i>Bombacopsis quinata</i>	Pochote Cedro espinoso	Rivas		marzo del 2001

NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	PROCEDENCIA	COLECTA DE LAS SEMILLAS	FECHA DE COLECTA DE LAS SEMILLAS
<i>Swietenia humilis</i>	Caoba del Pacífico	Pazcentro (León)	Miembros del Proyecto Micorrizas UNAN-León. Nicaragua	enero del 2003
<i>Bombacopsis quinata</i>	Pochote Cedro espinoso	Congo (Viejo – Chinandega)		marzo del 2003