

INFLUENCIA DE LOS PERÍODOS DE DESCANSO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE RAÍCES, MICORRIZAS ARBUSCULARES Y PELOS RADICALES EN PÁRAMOS ANDINOS VENEZOLANOS

INFLUENCE OF FALLOW PERIODS ON THE VERTICAL DISTRIBUTION OF ROOTS, ARBUSCULAR MYCORRHIZAE AND ROOT HAIRS IN VENEZUELAN ANDEAN PARAMOS

Miguel Montilla¹, Ricardo Herrera-Peraza² y Maximina Monasterio¹

- 1. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.*
- 2. Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA, Carr. de Varona, Km 3,5, Capdevila, Boyeros, A.P. 8029, Ciudad de La Habana 10800, Cuba. E-mail: ecologia.ies@ama.cu*

RESUMEN

Se analiza la influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de la fitomasa de raíces y raicillas y sobre las tasas de colonización de las micorrizas arbusculares (MA) y las proporciones de raicillas con pelos radicales en dos páramos andinos venezolanos, climática y ecológicamente contrastantes. Los resultados muestran que en el páramo de Gavidia, climática y edáficamente menos tensionado, la fitomasa de raíces y raicillas se acumula en la capa de 0 - 10 cm, mientras que en el páramo de Apure, más tensionado, la distribución vertical de la fitomasa radical es más uniforme, ganando más en profundidad, debido aparentemente, a un mecanismo natural de protección contra el frío y la desecación. La tasa de colonización MA en Gavidia y Apure aumentó a lo largo de la sucesión al mismo tiempo que disminuyó la proporción de raicillas con pelos radicales. Además, en Apure, la tasa de colonización MA (48 a 81 %) fue mayor que en Gavidia (26 a 77 %), mientras que la proporción de raicillas con pelos radicales fue menor en Apure (2 a 31 %) que en Gavidia (3 a 54 %). Por primera vez, a escala mundial, se descubre que el funcionamiento entre los pelos radicales y las micorrizas arbusculares es excluyente durante la sucesión de una formación vegetal.

Palabras clave: períodos de descanso, sucesión, raíces, micorrizas arbusculares, pelos radicales, páramo, Andes, Venezuela

ABSTRACT

The effect of fallow periods on the vertical distribution of root and rootlet phytomass, on arbuscular mycorrhiza (AM) colonization rate and on the proportion of rootlets showing root hairs are analyzed in two climatic and ecologically contrasting Venezuelan Andean paramos. The results show that at Gavidia, a less climate and soil stressed Andean paramo, root and rootlet phytomass accumulate at 0 – 10 cm, while at Apure, a more stressed paramo, the distribution of root and rootlet phytomass is vertically more uniform, what perhaps is due to a natural defense against cold and desiccation. The AM colonization rate at Gavidia and Apure increased along the successional period, whereas in the same sense diminished the proportion of rootlets showing root hairs. In addition, at Apure, the AM colonization rates were higher (48 a 81 %) than in Gavidia (26 a 77 %), while the proportions of rootlets showing root hairs were smaller in Apure (2 a 31 %) than in Gavidia (3 a 54 %). That root hairs and arbuscular mycorrhizae are functionally excluding organs during a plant formation succession is reported by the first time worldwide.

Key words: fallow periods, succession, roots, arbuscular mycorrhizae, root hairs, paramo, Andes, Venezuela

INTRODUCCIÓN

El estudio del sistema radical de las plantas, a pesar de ser crucial para entender el funcionamiento de ecosistemas y agroecosistemas, ha sido tradicionalmente relegado en ecología, debido principalmente a las dificultades metodológicas que implica. Si bien las raicillas son los órganos por excelencia para la captación de agua y nutrientes, muchas plantas han desarrollado simbiosis con microorganismos que les permiten aumentar la eficiencia de captación de algunos nutrientes, reduciendo la inversión en asimilados, lo cual constituye una importante ventaja adaptativa. El estudio del sistema radical está entonces íntimamente vinculado al de las simbiosis que actúan potenciando la función de las raíces. En este sentido, las micorrizas arbusculares (MA) constituyen la simbiosis más importante de la naturaleza pues se encuentran asociadas a las raíces de más del 60 % de las fanerógamas (Trappe 1987). En algunas regiones tropicales el grado de asociación es aún mayor y puede llegar a incluir a más del 90 % de las plantas vasculares presentes en bosques (Ferrer y Herrera 1985) o páramos (Montilla, resultados no publicados).

La micotrofia, grado en que las plantas vasculares dependen de las micorrizas arbusculares, puede ser obligatoria, facultativa o inexistente. También se ha mencionado (Baylis 1972, 1975) que las plantas producen tres tipos de raicillas: magnolioides (gruesas, carnosas y en general sin pelos radicales), intermedias y graminoides (en general finas y con abundantes pelos radicales). En general, se ha aceptado (Baylis 1972, 1975, Siqueira y Franco 1988, Brundrett 2002) que las fanerógamas micótrofas obligatorias presentan raicillas magnolioides o intermedias, que las facultativas presentan raicillas intermedias o graminoides y que las no micótrofas presentan raicillas sólo del tipo graminoides. Esto quiere decir que, en general, a medida que aumenta la abundancia de pelos radicales disminuye la micotrofia, y por tanto, el funcionamiento de ambos órganos (pelos radicales y micorrizas) sería excluyente.

Por otra parte, el estudio de las asociaciones micorrízicas no solo ha demostrado tener gran interés para entender el funcionamiento de los ecosistemas, sino que también tiene un importante potencial agronómico en el diseño de sistemas agrícolas sustentables.

En el presente trabajo nos planteamos profundizar en el estudio de la biomasa radical y de su grado de colonización micorrízica en ecosistemas y agroecosistemas de páramo, con la doble finalidad de entender mejor el funcionamiento de estos ecosistemas y de generar información que pueda ser utilizada en la implementación de una agricultura paramera más sustentable. Estudios previos sobre la fitomasa radical realizados en páramos andinos han demostrado que, al igual que en otros ecosistemas (Fiala y Herrera 1988), la fitomasa de raíces es particularmente abundante en las capas más superficiales del suelo (Barnola y Montilla 1997). Sin embargo, aun no ha sido realizada una investigación más profunda acerca de la distribución vertical de la fitomasa radical y sus componentes en páramos andinos, y tampoco han sido caracterizadas las diferencias existentes en páramos climáticamente contrastantes, lo cual sería interesante para el manejo agrícola sostenible de los mismos. Por otra parte, se han realizado algunos esfuerzos previos para conocer el papel de la simbiosis micorrízica en los páramos andinos y sus sistemas de reemplazo agrícola tanto tradicional (con bajos insumos) como convencional (con altos insumos). En este sentido, Montilla *et al.* (1992) hizo referencia al importante papel de las micorrizas en la recuperación del funcionamiento original del rosetal-arbustal paramero durante los períodos de barbecho a que son sometidas las parcelas agrícolas después del cultivo de papa u otras especies.

El análisis de la sucesión ecológica en el páramo ha despertado el interés de numerosos investigadores, los cuales han buscado entender los procesos y mecanismos implicados en la sucesión vegetal y los cambios concomitantes a nivel del suelo (Ferwerda 1987, Llambí y Sarmiento 1998, Abadín *et al.*, 2002). Sin embargo, ha resultado particularmente difícil identificar variables edáficas que respondan al tiempo sucesional debido por una parte a la lenta respuesta de las variables edáficas en estas escalas de tiempo y por otra parte a la gran heterogeneidad espacial de las parcelas estudiadas (Sarmiento y Bottner 2002).

En el presente trabajo se realiza por primera vez en Venezuela un análisis minucioso de distribución de la fitomasa de raíces y raicillas en páramos andinos, con el fin de conocer la dinámica de este compartimiento a lo largo de la sucesión secundaria. También se estudia la dinámica de los pelos radicales y las micorrizas arbusculares a lo

largo de la sucesión. Como hipótesis de trabajo se planteó que a lo largo de la sucesión, el grado de colonización micorrízica debe aumentar, a medida que la vegetación sucesional comienza a ser dominada por especies características del ecosistema natural, las cuales deben presentar mecanismos más eficientes para la captación de nutrientes que les permitan ser competitivas en este tipo de suelos pobres en nutrientes y de ciclaje lento. Consecuentemente con el aumento de la colonización micorrízica pensamos que debe ocurrir una disminución de la cantidad de pelos radicales, basándonos en las consideraciones sobre exclusión funcional expuestas anteriormente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Las colectas de suelo para el presente trabajo fueron realizadas durante la época seca, a finales de Noviembre de 1991, en dos páramos ecológicamente contrastantes de los Andes venezolanos, el Páramo de Gavidia y el Páramo de Apure.

El Páramo de Gavidia se encuentra al nordeste de la Sierra Nevada de Mérida, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada (8° 40' N y 70° 54' W). La agricultura se dedica principalmente al cultivo de papa en parcelas que posteriormente se dejan en barbecho durante 5 a más de 10 años. El cultivo de papa se realiza utilizando una dosis promedio de fertilizante mineral (NPK) de 1,8 t ha⁻¹ (Sarmiento 1995). El sitio de muestreo se encuentra a 3300 msnm, con una precipitación de 1300 mm distribuida en forma bimodal, con una época seca entre noviembre y marzo. La temperatura media anual es de 8,4 °C. Las colectas fueron realizadas en parcelas con pendientes de 20 a 25 %, sobre las que se desarrollan suelos de tipo insectisol, poco profundos y con pedregosidad elevada. El análisis del suelo del sitio aparece en la Tabla 1. La vegetación natural de la zona es un rosetal-arbustal característico de la formación "Páramo Andino" (Monasterio 1980), con predominio de *Espeletia schultzii* Wedd e *Hypericum laricifolium* Juss. Las parcelas estudiadas fueron las siguientes: P1, P6 y P12, parcelas con 1, 6 y 12 años en sucesión; PN, parcela de páramo natural; PD, parcela de cultivo de papa después de la cosecha y PT, parcela de cultivo de trigo en pleno crecimiento.

El Páramo de Apure se ubica en una zona de

extremo aislamiento geográfico, en la parte más alta de la cuenca del río Nuestra Señora, en la vertiente sudeste de la Sierra Nevada de Mérida. También está incluido en su totalidad dentro del Parque Nacional Sierra Nevada (8° 31' N y 71° 01' W). Los agricultores se dedican principalmente al cultivo de trigo en parcelas que son dejadas en descanso por períodos de hasta 40 años. Una diferencia importante con el Páramo de Gavidia es que no se utilizan fertilizantes minerales. El sitio de estudio se encuentra a 3600 msnm, con una precipitación bimodal entre 900 y 1000 mm. La temperatura media anual es de 6 °C. Al igual que en el páramo de Gavidia, el patrón biestacional de la precipitación presenta una época lluviosa que se extiende desde abril hasta octubre y una época seca de noviembre a marzo. Las colectas fueron realizadas en parcelas de páramo con pendientes muy acentuadas, de 40 a 60 %, en las que se desarrollan suelos de tipo entisoles, poco profundos y de pedregosidad muy elevada (De Robert 1993 a y b). Estas parcelas se encuentran altitudinalmente por encima de la franja dedicada al cultivo del trigo (De Robert 1993 a y b). El análisis del suelo del sitio aparece en la Tabla 1. Al igual que en el Páramo de Gavidia, la vegetación predominante es del tipo rosetal-arbustal con predominio de *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*. Las parcelas estudiadas en este páramo fueron las siguientes: P1, P6 y P12, parcelas con 1, 6 y 12 años en sucesión; PN, parcela de páramo natural; PT1, parcela de trigo en pleno desarrollo en el primer año de cultivo; PT40, parcela de trigo en pleno desarrollo, sometida a cultivo durante 40 años; y PBT, parcela abandonada después de 40 años de cultivo de trigo.

Procedimiento de muestreo

La fitomasa de raíces y raicillas, el porcentaje de raicillas con pelos radicales y la colonización micorrízica arbuscular fueron analizados a partir de la colecta de 5 monolitos de suelo de 10 x 10 cm de superficie, colectados al azar en cada parcela. Al momento del muestreo los monolitos fueron divididos de acuerdo con su profundidad, de 0 a 10 cm y 10 a 20 cm.

Procesamiento de las muestras

Para la caracterización química del suelo se realizaron los siguientes análisis: pH (estimado en mezcla suelo: agua 1:2 v/v), porcentaje de carbono orgánico (CO, Walkey-Black), porcentaje de

DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES, MICORRIZAS Y PELOS RADICALES EN PÁRAMOS

Tabla 1. Características físico-químicas de los suelos en las parcelas de los páramos de Gavidia y Apure. TEX., textura; FA, textura franco-arenosa; F, textura franca; CO, carbono orgánico; Nt, nitrógeno total; C:N, relación carbono:nitrógeno; P, K, Mg, Ca y CIC, fósforo asimilable, potasio, magnesio, calcio y capacidad de intercambio catiónico, respectivamente. Todos los valores, presentados como media y desviación estándar, son promedio de 5 réplicas para cada una de las parcelas. Las muestras de las parcelas P1 y PBT de Apure, no fueron colectadas.

SITIOS Y										
PARCELAS	TEX,	pH	CO (%)	Nt (%)	C : N	P (ppm)	meq/100 g			
							K	Mg	Ca	CIC
GAVIDIA										
P1	Fa	5,03 ± 0,05	9,78 ± 0,28	0,64 ± 0,04	15,43 ± 0,66	25,00 ± 4,08	0,58 ± 0,08	0,57 ± 0,26	1,92 ± 0,52	9,50 ± 0,49
P6	Fa	5,08 ± 0,06	9,39 ± 0,71	0,62 ± 0,06	15,07 ± 0,38	16,33 ± 3,09	0,53 ± 0,06	0,88 ± 0,19	2,55 ± 0,41	11,00 ± 1,90
P12	Fa	5,04 ± 0,06	9,47 ± 0,83	0,69 ± 0,06	13,70 ± 0,45	17,00 ± 2,94	0,50 ± 0,07	0,80 ± 0,24	2,46 ± 0,59	9,29 ± 1,02
PN	Fa	5,22 ± 0,16	9,50 ± 0,74	0,65 ± 0,08	14,57 ± 0,69	3,33 ± 0,47	0,46 ± 0,07	1,35 ± 0,24	2,88 ± 0,32	10,77 ± 2,33
PD	Fa	5,02 ± 0,02	6,53 ± 0,81	0,50 ± 0,05	13,03 ± 0,24	23,33 ± 5,79	0,45 ± 0,03	0,74 ± 0,38	2,31 ± 0,79	8,57 ± 0,38
PT	Fa	5,09 ± 0,06	9,29 ± 0,86	0,59 ± 0,02	15,63 ± 1,24	25,00 ± 9,63	0,48 ± 0,14	0,95 ± 0,31	2,59 ± 0,40	10,17 ± 0,91
APURE										
P6	F	5,02 ± 0,10	5,84 ± 0,95	0,39 ± 0,07	15,20 ± 0,43	6,33 ± 2,36	0,27 ± 0,06	0,62 ± 0,06	1,34 ± 0,28	6,43 ± 0,69
P12	F	5,12 ± 0,22	6,14 ± 0,72	0,38 ± 0,06	16,10 ± 0,58	8,00 ± 2,16	0,38 ± 0,11	0,75 ± 0,30	2,01 ± 0,54	7,04 ± 1,91
PN	F	5,13 ± 0,09	7,70 ± 0,29	0,46 ± 0,04	16,70 ± 0,96	5,33 ± 1,25	0,27 ± 0,04	0,60 ± 0,16	1,62 ± 0,49	6,80 ± 0,22
PT (1)	F	4,94 ± 0,06	7,05 ± 0,52	0,40 ± 0,03	17,50 ± 0,19	7,33 ± 1,25	0,37 ± 0,04	0,53 ± 0,02	1,49 ± 0,08	6,07 ± 1,03
PT (40)	Fa	4,97 ± 0,29	2,82 ± 0,09	0,23 ± 0,01	12,40 ± 0,21	6,33 ± 2,87	0,26 ± 0,06	0,47 ± 0,31	1,22 ± 0,27	6,39 ± 1,85

nitrógeno total (Micro-Kjeldhal), fósforo disponible (Olsen), capacidad de intercambio catiónico (CIC, extracción con acetato de amonio) y bases cambiables (K, Mg y Ca, absorción atómica).

Para separar las raíces del suelo, las muestras fueron lavadas cuidadosamente con agua corriente sobre un tamiz con malla de 0,425 mm. Las raíces fueron separadas y secadas en estufa a 70 °C hasta peso constante. Posteriormente las raicillas fueron separadas del resto de las raíces y pesadas. Fueron consideradas como raicillas (r) las raíces finas terminales no lignificadas y como raíces (R), el resto de raíces lignificadas y más gruesas.

Caracterización de las micorrizas arbusculares (MA)

Para la cualificación de la colonización micorrízica (% CM) y los porcentajes de raicillas con pelos radicales (% PR), las raicillas fueron ablandadas y aclaradas en KOH al 10 %, durante

1 h a 90 °C. A continuación fueron lavadas y acidificadas en HCl 1N para finalmente teñir con Azul de Tripán al 0,05 % en lactoglicerina (Phillips y Hayman 1970). Los porcentajes de colonización micorrízica arbuscular y pelos radicales fueron estimados utilizando el método de interceptos de líneas descrito por Giovannetti y Mosse (1980), utilizando placas plásticas con retículos de 0,5 pulgadas grabados en el fondo y realizando las observaciones en microscopio estereoscópico con aumento de 50 x.

Análisis estadístico

Los resultados fueron procesados estadísticamente mediante ANOVA y en los casos donde se obtuvieron valores significativos para F, las medias fueron comparadas utilizando la prueba de Newman Keuls. Debido a las grandes diferencias de fitomasa radical (raíces, raicillas, raíces totales) entre las capas de 0 a 10 y 10 a 20 cm, los valores obtenidos para ambas capas fueron

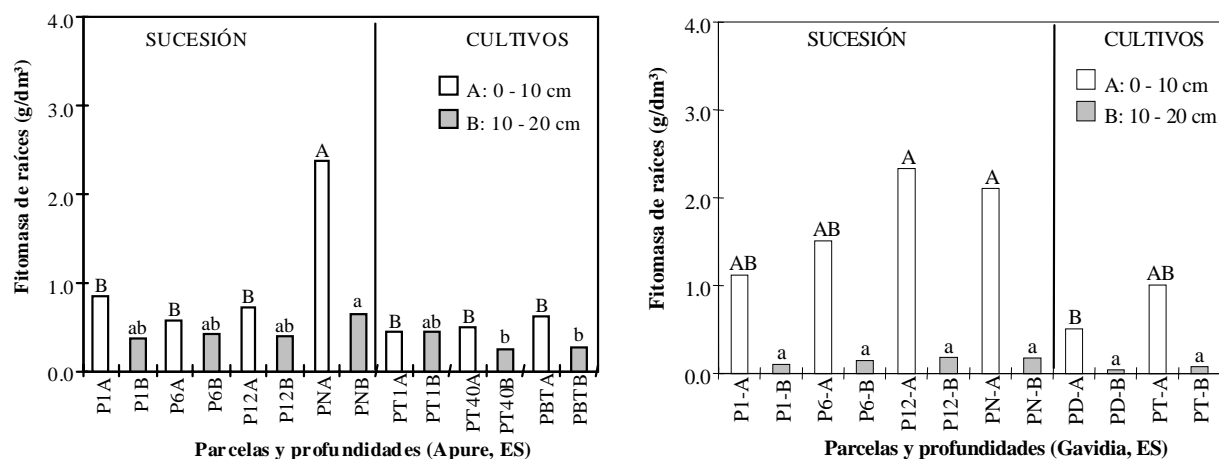


Figura 1. Distribución vertical de las fitomasas de raíces (R) de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca. Los análisis estadísticos se presentan para las profundidades A (letras mayúsculas sobre las barras) y B (letras minúsculas sobre las barras) por separado. En ambos casos, las barras con letras iguales no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

procesados estadísticamente por separado. En los demás casos (% CM y % PR) las medias de todas las capas fueron comparadas al unísono.

RESULTADOS

Características físico-químicas de los suelos estudiados

Con excepción de la textura y las bases cambiables, los suelos de los páramos naturales (PN) de Gavidia y Apure son bastante parecidos (Tabla 1). Sin embargo, al comparar ambos páramos naturales, resalta el hecho de que las bases cambiables en Apure son aproximadamente la mitad para casi todos los elementos, incluyendo los valores de CIC, y esto evidencia que la fertilidad es mucho menor en Apure, lo que con seguridad tiene una gran influencia sobre el funcionamiento del ecosistema. Al comparar el resto de las parcelas en ambos páramos, se observa también que las mayores diferencias están dadas por los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo, que son realmente menores en Apure con respecto a Gavidia. La diferencia también es bastante notoria en cuanto a los menores contenidos de bases cambiables y la capacidad de intercambio catiónico en las parcelas de Apure.

No se observan tendencias sucesionales claras en ninguno de los parámetros edáficos

analizados, con excepción del fósforo y el pH. La concentración de P asimilable en Gavidia presenta valores mayores tanto en la parcela de papa dejada (PD) como en la de trigo (PT), lo que probablemente se deba a la fertilización química. El valor es también mayor en la parcela de un año (P1), sin embargo posteriormente los valores disminuyen hasta alcanzar un mínimo en el páramo natural de Gavidia (PN). En cuanto al pH se observa un aumento sucesional, con los máximos valores, tanto en Gavidia como en Apure, en las parcelas de páramo natural y los valores menores en las parcelas cultivadas.

Distribución vertical de la fitomasa radical

En el Páramo de Gavidia la fitomasa de raíces de 0 a 10 cm no presentó diferencias significativas a lo largo de la sucesión, siendo únicamente significativa la diferencia entre el cultivo de papa recién cosechado y las parcelas tardías de la sucesión (Figura 1). Entre 10 y 20 cm no se encontraron diferencias significativas entre ninguna de las parcelas estudiadas. La fitomasa de raíces fue notablemente mayor de 0 a 10 cm que de 10 a 20 cm en todas las parcelas. Por su parte, las raicillas tienden a aumentar con el tiempo sucesional, pero las diferencias sólo son significativas cuando se comparan la parcela de 1 año con la de páramo natural (Figura 2). Sin

DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES, MICORRIZAS Y PELOS RADICALES EN PÁRAMOS

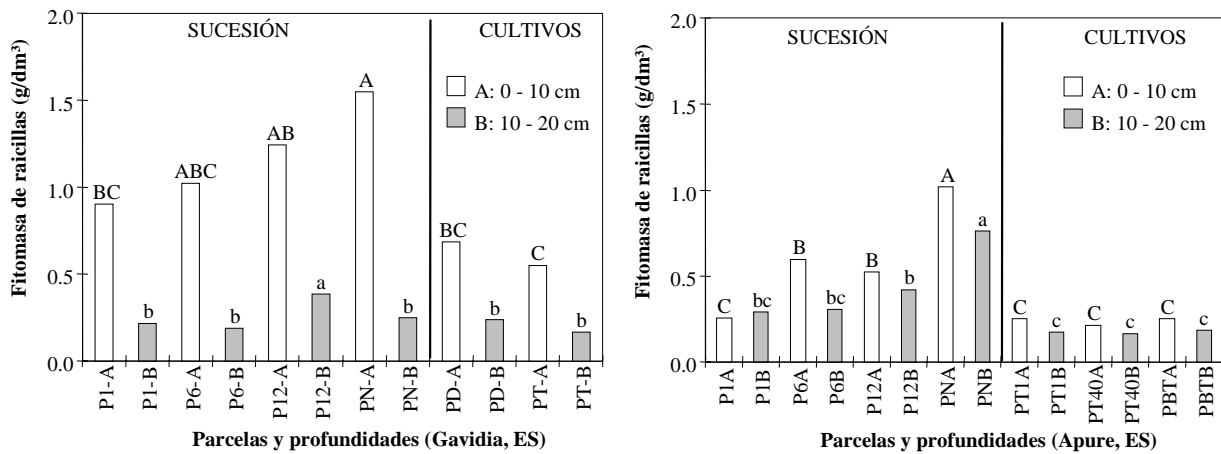


Figura 2. Distribución vertical de las fitomasas de raicillas (r) de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca. Los análisis estadísticos se presentan para las profundidades A (letras mayúsculas sobre las barras) y B (letras minúsculas sobre las barras) por separado. En ambos casos, las barras con letras iguales no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

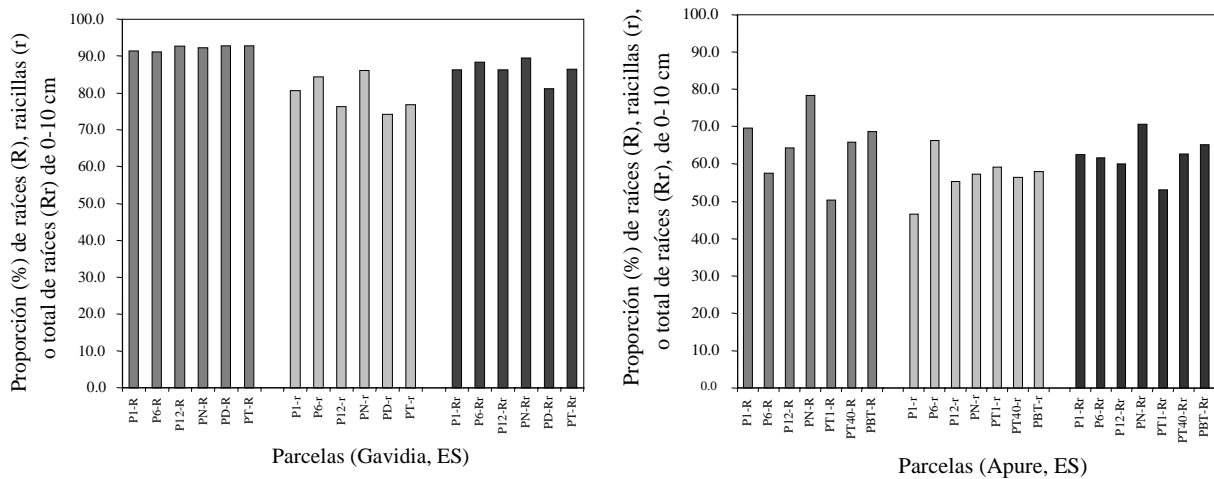


Figura 3. Porcentajes de raíces (R), raicillas (r) o total de raíces (Rr), en la capa de 0 - 10 cm con respecto a los totales correspondientes de R, r o Rr de 0 - 20 cm.

embargo, si es notorio que tanto en la parcela de papa dejada (PD) como en la de trigo (PT), la fitomasa de raicillas de 0 a 10 cm es significativamente menor que la encontrada en el páramo natural. En cuanto a la fitomasa de raicillas de 10 a 20 cm, se observa que sólo el valor de la parcela de 12 años de descanso fue significativamente mayor.

En el caso de Apure, no se observó ninguna tendencia sucesional en la fitomasa de raíces, la cual entre 0 y 10 cm solo fue significativamente mayor en el páramo natural (Figura 1). Un resultado similar se obtuvo para los valores de fitomasa de raíces de 10 a 20 cm, pero en este caso, sólo fueron diferentes significativamente el resultado para PN y los obtenidos para PT40 y PBT. En Apure, la

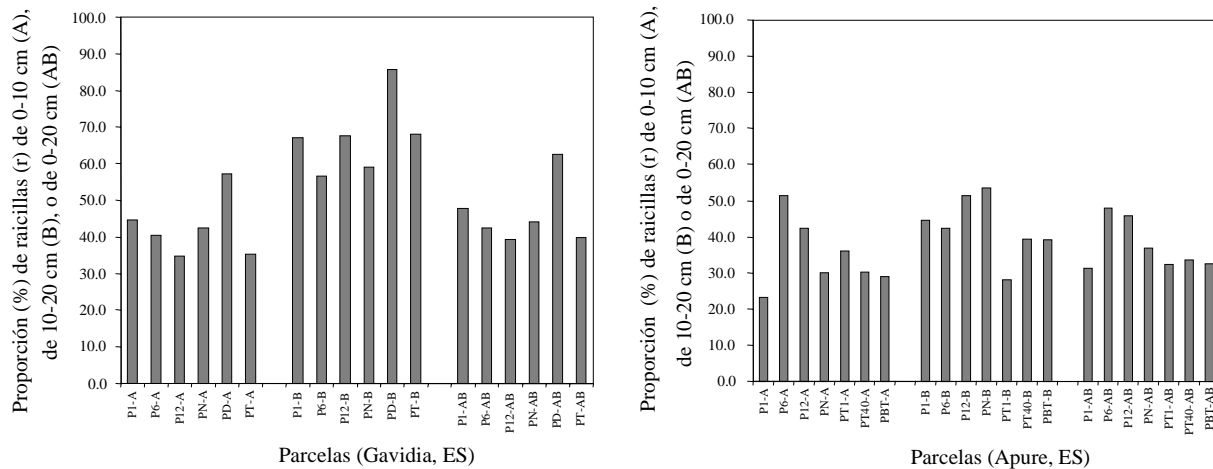


Figura 4. Porcentajes de raicillas (r) con respecto al total de raíces (Rr) en las capas de 0 - 10 cm (A), 10 - 20 cm (B), y en el total de 0 - 20 cm (AB).

diferencia entre la fitomasa de raíces de 0 a 10 cm con respecto a la existente de 10 a 20 cm no fue tan notoria como en Gavidia. Por otra parte, la fitomasa de raicillas si presentó un claro aumento a lo largo de la sucesión en ambas capas (Figura 2). En la parcela de 1 año (P1) y en las parcelas de cultivo (PT1, PT40 y PBT) fue significativamente menor que en las parcelas con 6 años o más de descanso. La fitomasa de raicillas de 10 a 20 cm, tendió a ser mayor en las parcelas en descanso y se obtuvo un valor significativamente mayor en el páramo natural. Los valores de fitomasa de raicillas de 10 a 20 cm en las parcelas cultivadas fueron parecidos y significativamente menores que los obtenidos para las parcelas de barbecho P12 y PN.

La Figura 3 muestra la concentración de raíces (R), raicillas (r) o el total de raíces (Rr) en la capa superficial del suelo (0 a 10 cm) con respecto al perfil estudiado (0 a 20 cm). Se observa que en la capa más superficial del suelo de Gavidia (0 a 10 cm) se concentran más del 90 % de las raíces (R), del 74 al 87 % de las raicillas (r), y en general, del 82 al 90 % de toda la fitomasa radical (Rr) distribuida de 0 - 20 cm.

Sin embargo, al analizar el resultado correspondiente a Apure, se observa que las raíces en general tienden a distribuirse más en profundidad, ya que la fitomasa radical existente en la capa más superficial (0 a 10 cm) representa sólo 50 a 78 % de las raíces (R), 47 a 67 % de las raicillas (r), y 53 a 71 % de la fitomasa total de raíces (Rr).

Un comportamiento similar se observa al analizar las proporciones de raicillas (r) en cada capa (Figura 4). En el caso de Gavidia, la concentración superficial de las raíces (R) es tan grande que en las capas más profundas las raicillas alcanzan una mayor representatividad dentro de la pobre fitomasa total de raíces existentes de 10 a 20 cm. Esto no sucede en el páramo de Apure, donde, en general, las proporciones de raicillas se mantienen casi constantes al aumentar la profundidad.

Micorrizas arbusculares y pelos radicales

En el páramo de Gavidia las tasas de colonización por MA tienden a aumentar a medida que avanza la sucesión del barbecho en el sentido P1-P6-P12-PN (Figura 5). En general, los valores de % CM no fueron diferentes significativamente al comparar las profundidades de 0 a 10 y de 10 a 20 cm. A su vez, los valores de % CM tendieron a aumentar significativamente al aumentar la edad del barbecho, sobre todo, al comparar los barbechos de 1 y 6 años (P1 y P6) y el de 6 años con el páramo natural. Los valores de % CM obtenidos para las parcelas cultivadas, fueron de los más bajos y diferentes significativamente de los obtenidos en el páramo natural.

En el caso de Apure (Figura 5) el aumento de los % CM al aumentar la edad del barbecho, fue menos notorio, pues sólo se observaron diferencias significativas al comparar P1 y PN. En

DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES, MICORRIZAS Y PELOS RADICALES EN PÁRAMOS

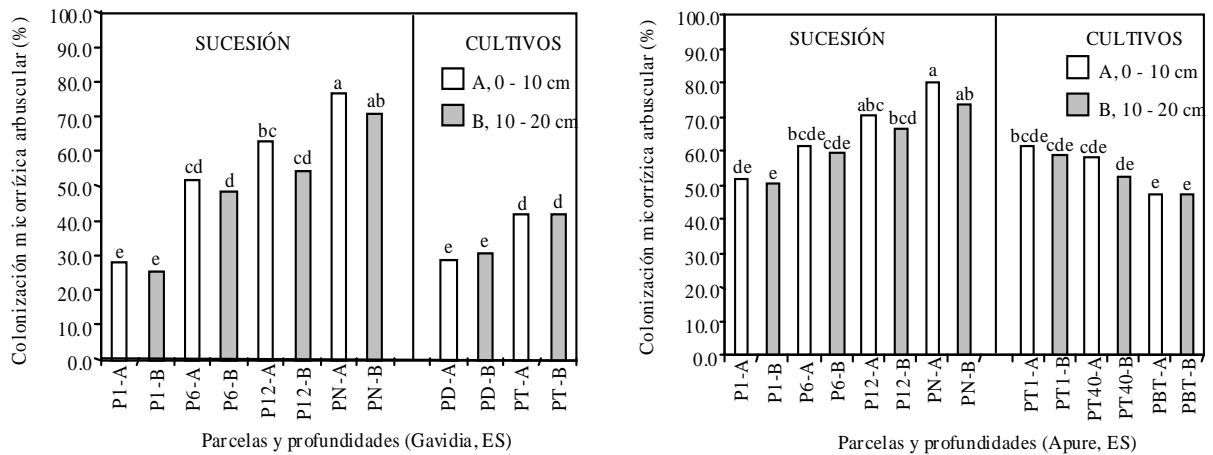


Figura 5. Distribución vertical de las tasas de colonización micorrízica arbuscular de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca. El análisis de significación estadística de las medias se presenta de conjunto para las profundidades A y B. Las barras con letras iguales no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

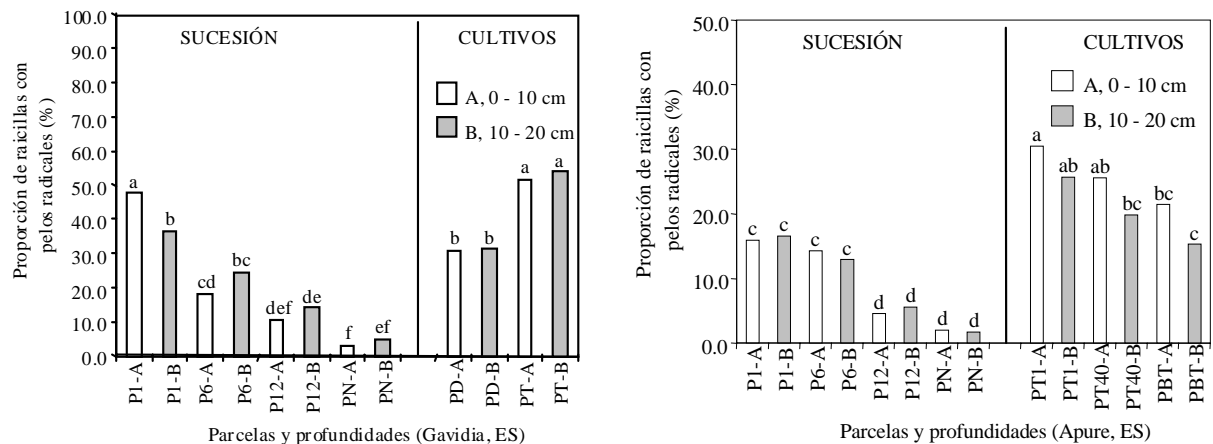


Figura 6. Distribución vertical de las proporciones (%) de raicillas con pelos radicales de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca. El análisis de significación estadística de las medias se presenta de conjunto para las profundidades A y B. Las barras con letras iguales no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

este caso, tampoco se observaron diferencias debidas a los cambios de profundidad.

Al contrario de lo ocurrido con los valores de % CM, en ambos páramos se observó que las proporciones de raicillas con pelos radicales tendieron a disminuir al aumentar la edad del barbecho (Figura 6). En Gavidia, se observó que en P1 la proporción de raicillas con pelos radicales fue significativamente mayor de 0 a 10 cm al ser

comparado con el valor para 10 a 20 cm. En los restantes pares de valores (P6, P12, PN), los %PR tendieron a ser mayores de 10 a 20 cm, pero el aumento fue significativo sólo en el páramo natural (PN). Las proporciones de raicillas con pelos radicales en las parcelas de papa dejada (PD) y trigo (PT) fueron significativamente mayores que las encontradas en las parcelas de 12 años (P12) o páramo natural (PN).

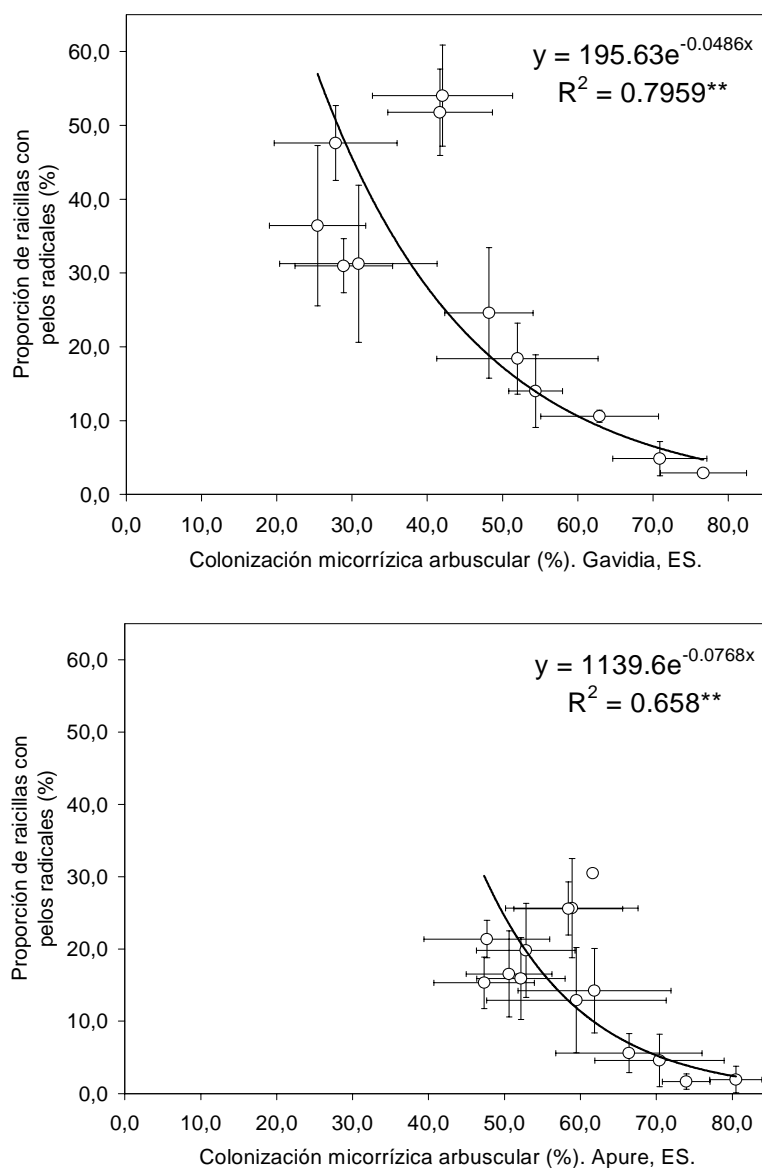


Figura 7. Curvas de regresión resultantes de la comparación de las tasas de colonización micorrízica arbuscular y los porcentajes de raíces con pelos radicales en los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca. Cada punto representa la media de 5 réplicas y las líneas de rangos verticales u horizontales muestran las desviaciones estándar de cada variable.

En Gavidia y Apure, la disminución de los valores de % PR tendió a ser significativa al aumentar la edad del barbecho, sobre todo al comparar P1 y PN (Figura 6). En cuanto a los valores de % PR en Apure, las parcelas de barbecho se dividieron en dos grupos, el primero, integrado por P1 y P6, con valores significativamente mayores, y el segundo, integrado

por P12 y PN, con valores significativamente menores. En este último páramo, las parcelas cultivadas tendieron a mostrar valores superiores de % PR, sobre todo PT1 y PT40-A, donde los resultados fueron significativamente mayores. En Apure, no se observaron diferencias significativas al comparar los valores de %PR de 0 a 10 y de 10 a 20 cm.

Relación entre pelos radicales y micorrizas arbusculares

La Figura 7 muestra las curvas de regresión correspondientes a las relaciones entre las tasas de colonización MA y las proporciones de raicillas con pelos radicales en los páramos de Gavidia y Apure. Para este análisis, fueron utilizadas las medias y desviaciones estándar correspondientes a 12 muestras para Gavidia y 14 para Apure (5 valores réplica para cada muestra).

Como se observa en ambos casos, los coeficientes de regresión (R^2) obtenidos son altos y corresponden a valores de coeficiente de correlación (R) altamente significativos para $p < 0,01$: 0,89 y $n-2 = 10$, en Gavidia; y 0,81 y $n-2 = 12$, en Apure. En ambos casos se demuestra que las tasas de colonización MA disminuyen exponencialmente al aumentar las proporciones de raicillas con pelos radicales.

Es interesante destacar el hecho de que los rangos de variación de los valores de % CM y % PR en Gavidia son mucho más amplios que en Apure. En Gavidia, los valores de % CM varían en general entre 20 y 80 % y los de % PR, entre 0 y 60 %. Por su parte, las variaciones en Apure son, para los valores de % CM, entre 40 y 80 %, y para los valores de % PR, entre 0 y 30 %.

DISCUSIÓN

Efecto de la profundidad y comparación entre sitios

La disminución pronunciada de la biomasa radical con la profundidad observada en el páramo de Gavidia coincide con lo reportado en numerosos ecosistemas herbáceos (Fiala y Herrera 1988) e incluso con lo observado en otras formaciones vegetales que nada tienen que ver con el páramo andino (Herrera *et al.* 1988, Fiala y Herrera 1988). Blaschke (1991) también encontró en arbustales de los Alpes de Bavaria, Alemania, una mayor concentración de la fitomasa radical en los primeros 5 cm de suelo, no obstante, en este caso la proporción de raíces en la superficie fue mucho mayor que la obtenida en Gavidia.

La disminución de la fitomasa de raíces (R) y raicillas (r) no es tan pronunciada en el Páramo de Apure, donde presenta una distribución vertical más homogénea. Los ecosistemas estudiados por Fiala y Herrera (1988) incluyeron pastizales y sabanas, que de Diciembre a Abril están sometidos a una fuerte sequía, pero con temperaturas no

tan bajas como en los Andes venezolanos. Debido a esto, suponemos que la distribución vertical más uniforme de las raíces y raicillas en Apure se debe a la acción combinada de dos tensiones importantes, la falta de agua y las bajas temperaturas.

Tanto en el páramo de Gavidia como en el de Apure la colonización MA tendió, en general, a disminuir un poco al aumentar la profundidad del suelo, aunque esta disminución no fue importante. Este resultado concuerda con los reportados por Herrera *et al.* (1988) para un bosque tropical y con los datos obtenidos por Barnola y Montilla (1997) para un páramo andino venezolano, pues en ambos casos se encontró que las tasas de colonización MA disminuyeron al aumentar la profundidad del suelo. No obstante, es necesario destacar que mientras que en el páramo de Gavidia los porcentajes de colonización variaron de 26 a 77 %, en el de Apure la variación fue de 48 a 81 %, lo que evidencia que las tasas de colonización MA en Apure llegan a ser, en general, mayores que en Gavidia, lo cual se explicaría por la menor fertilidad y la mayor sequía de los suelos en Apure, lo cual favorece la simbiosis.

En ecosistemas de bosques tropicales, Herrera *et al.* (1988) encontraron que las proporciones de raicillas con respecto al total de raíces, varían siempre entre 18 y 33 %, mientras que en sabanas y pastizales tropicales estas proporciones varían entre 60 y 80 %, debido al predominio de sistemas radicales gramínoideos. En Gavidia la proporción de raicillas varió entre 35 y 86 %, con una media de 52 %, mientras que en Apure varió entre 23 y 54 %, con una media de 38 %. En este sentido, los resultados de ambos páramos evidencian que se trata de ecosistemas intermedios (arbustivo-herbáceos) donde también las proporciones de raicillas con respecto a la fitomasa total radical son intermedios al ser comparados con otros ecosistemas de sabanas y pastizales o con ecosistemas forestales.

En cuanto a las proporciones de raicillas con pelos radicales tampoco fueron obtenidas variaciones conspicuas dependientes de la profundidad en ninguno de los sitios estudiados. No obstante, las proporciones obtenidas para el páramo de Apure (2 a 31 %) fueron, en general, bastante menores que las obtenidas para el páramo de Gavidia (3 a 54 %). El hecho de que en las parcelas P6, P12 y PN de Apure aumenta algo la proporción de raicillas con pelos al aumentar la profundidad pudiera estar relacionado con la mayor humedad

existente en las capas inferiores, pues en ellas, después del descanso, ya el sustrato se ha estabilizado, cosa que probablemente no sucede en las parcelas recientemente laboreadas (P1, PD y PT).

Tendencias sucesionales

Las únicas propiedades del suelo que presentaron una tendencia sucesional fueron el fósforo en el Páramo de Gavidia y el pH en ambos sitios, lo cual corrobora lo observado por Llambí y Sarmiento (1998) y Abadín *et al.* (2002) para otras parcelas en el Páramo de Gavidia. La menor concentración de fósforo asimilable en el páramo natural en Gavidia se puede explicar por la fertilización mineral y el proceso de fijación orgánica del dicho elemento a medida que aumenta la edad del barbecho. La disminución del pH en las parcelas cultivadas ha sido interpretada por Abadín *et al.* (2002) por la estimulación de la mineralización de la MOS, el efecto de la fertilización nitrogenada, la alta nitrificación observada en suelos de páramo y la gran dominancia de iones que generan acidez (H^+ y Al^{+3}). La disminución del pH pudiera estar relacionada con la pérdida de la fertilidad ya que la acidez del suelo modula la disponibilidad de nutrientes y la toxicidad de algunos elementos del suelo.

Los cambios sucesionales de la fitomasa radical no fueron muy pronunciados y únicamente en el Páramo de Apure se presentaron valores significativamente mayores en el páramo natural. Esto coincide con lo encontrado en el Páramo de Gavidia por Montilla *et al.* (2002), quienes estudiando cuatro parcelas de diferentes edades sucesionales tampoco observan diferencias significativas en la biomasa subterránea entre 0 y 20 cm, a pesar de que la biomasa aérea aumenta por un factor de 10 durante los primeros 12 años de la sucesión. Estos autores interpretan que la vegetación debe hacerse progresivamente más eficiente en la captación de agua y nutrientes, requiriendo en consecuencia menos raíces por unidad de biomasa total. Esta mayor eficiencia bien podría deberse, al menos parcialmente, a la mayor colonización micorrízica a medida que avanza la sucesión.

Las menores fitomasas de raíces y raicillas encontradas en las parcelas P1, P6 y P12 de Apure (Figuras 1 y 2), que en todos los casos son menos de la mitad de la encontrada en la parcela PN del mismo páramo, quizás tienen su causa en los

procesos sucesionales de recuperación más lenta, debido a las tensiones imperantes, ya que en estos estadios la recuperación del barbecho al parecer no cuenta ni con suficientes individuos ni lo suficientemente robustos, como para garantizar una buena producción radical.

La tendencia sucesional más claramente observada en este trabajo fue el aumento de la colonización micorrízica con la edad del barbecho. Esto indica que las plantas presentan mecanismos más eficientes de captación de nutrientes a medida que avanza la sucesión. Este resultado concuerda con lo reportado por Abadín *et al.* (2002) quienes observan que el ciclaje del N tiende a hacerse cada vez más cerrado a medida que transcurre la sucesión.

Exclusión pelos radicales-micorrizas

Sobre este tema, existen muy pocos trabajos en la literatura mundial, y los resultados obtenidos hasta el momento son contradictorios (Allen 1991). Mientras que algunos trabajos mencionan que al aumentar la dependencia y/o tasas de colonización de las micorrizas, disminuye la abundancia de pelos radicales (Chilvers y Daft 1981), otros han mencionado que ambos órganos pueden o no ser excluyentes (Muthukumar *et al.* 1996). Schweiger *et al.* (1995) realizaron una investigación muy completa sobre el funcionamiento excluyente de ambos órganos en las cinco especies de herbáceas más importantes en un pastizal, concluyendo que efectivamente la dependencia micorrízica arbuscular disminuye a medida que en las herbáceas aumentan las proporciones y longitud de los pelos radicales. En bosques tropicales se ha confirmado que el funcionamiento excluyente de los pelos radicales y las micorrizas puede o no presentarse y que éste es un proceso aparentemente dependiente de los tipos biológicos de plantas – árboles, arbustos, hierbas – incluidos en el análisis (Herrera *et al.* 2002). Estos autores observaron, al analizar 58 especies de árboles, arbustos, lianas, gramíneas y otras herbáceas (incluyendo helechos), que el funcionamiento de ambos órganos es excluyente, si todos los tipos biológicos son procesados al unísono, o si sólo se incluyen en el análisis a las gramíneas y otras herbáceas. Sin embargo, para árboles, arbustos y lianas, analizados por separado, los pelos radicales y las micorrizas arbusculares no parecen ser funcionalmente excluyentes.

En ecosistemas de páramo, Montilla *et al.*

(1992) encontraron que a medida que aumenta la edad del barbecho disminuyen las proporciones de raicillas con pelos radicales, mientras que las tasas de colonización MA aumentan. Este es el único reporte a escala mundial acerca del funcionamiento excluyente de los pelos radicales y micorrizas arbusculares durante la sucesión vegetal. En otro trabajo realizado en el páramo El Banco, Mérida, Venezuela, Barnola y Montilla (1997) encontraron que en formaciones parameras funcionalmente contrastantes las tasas de colonización micorrízica disminuyen en el sentido rosetal-arbustal – pastizal estacional – pastizal húmedo, mientras que en el mismo sentido aumentan las proporciones de raicillas con pelos radicales. Ambos resultados demuestran que, en los páramos andinos venezolanos, el funcionamiento entre los pelos radicales y las MA es excluyente. Tal resultado pudiera estar determinado por la mayor abundancia de plantas micótrofas obligatorias en el rosetal-arbustal, o por las condiciones de anaerobiosis más frecuentes en el pastizal húmedo, o por ambas causas. El ecosistema de rosetal-arbustal cuenta con una importante participación de gramíneas y herbáceas. Suponemos que dadas sus características, los tipos biológicos participantes son los responsables de que el funcionamiento excluyente de los pelos radicales y las micorrizas haya sido tan notorio.

Sobre la base de estos resultados, y teniendo en cuenta las mayores tasas de micorrización (% CM) y las menores proporciones de raicillas con pelos radicales en el páramo de Apure, parece lógico pensar que el rosetal-arbustal de este último sitio pudiera ser más dependiente del funcionamiento micorrízico arbuscular que el existente en el páramo de Gavidia. Tal hipótesis concordaría con la reportada antes acerca de que a medida que disminuye la fertilidad de los suelos se hace más relevante el papel de las micorrizas arbusculares (Sieverding 1991).

Las propias características de los páramos, relativamente más húmedo en Gavidia y más seco en Apure, causan aparentemente una disminución más gradual en el primero, y más abrupta en el segundo, donde, al parecer, la mayor aireación pudiera ser tal vez la causa de las mayores tasas de colonización MA y menores proporciones de raicillas con pelos radicales. Resultados similares a estos han sido reportados por otros autores (Herrera *et al.* 1988).

En cuanto a las causas que justifican

biológicamente la exclusión funcional de ambos órganos, poco se ha escrito en la literatura. Se conoce que, en general, numerosas especies que producen raicillas con muy pocos pelos radicales, pelos muy cortos o ningún pelo, son altamente dependientes de las micorrizas arbusculares (Baylis 1972, 1975).

De acuerdo con nuestra experiencia, la división de las especies vegetales, según su grado de micotrofia, en obligatorias, facultativas y no micotrofas, es simplista. En realidad, existe una tendencia general a que la hipótesis de Baylis (1972, 1975) sea real. Sin embargo, algunas plantas productoras de raicillas magnolioides (carnosas y sin pelos radicales) muestran un crecimiento normal si son cultivadas bajo condiciones nutricionales apropiadas (Gisela Cuenca, IVIC, Caracas, Venezuela, comunicación personal; y observaciones personales). Otras especies, con raicillas gramínoideas, como la caña de azúcar, muestran una alta dependencia micorrízica, a pesar de presentar proporciones altas de pelos radicales en sus raicillas (observaciones personales). E incluso, entre los helechos, que siempre presentan altas proporciones de pelos radicales, que además son muy largos, hemos observado que algunas especies presentan micorrizas arbusculares y otras no (Ferrer y Herrera 1988).

Debido a todo esto, consideramos que aun es muy temprano para aseverar hipótesis generales acerca del funcionamiento excluyente entre los pelos radicales y las micorrizas arbusculares, a pesar de que, en general, puede aceptarse que el caso se presenta, con mayor frecuencia, entre las herbáceas. Aun así, creemos que durante la coevolución entre las raicillas y las micorrizas de las plantas terrestres las presiones de selección hicieron que las últimas tuvieran o no la opción de asociarse simbióticamente a los hongos debido a que la asociación era nutricional e hídricamente más ventajosa desde el punto de vista funcional.

El presente trabajo demuestra, de manera concluyente, que al menos en dos páramos andinos venezolanos el funcionamiento de los pelos radicales y las micorrizas arbusculares es realmente excluyente, y que al aumentar la edad de los períodos de barbecho la vegetación que se implanta tiende a estar compuesta por especies con menores proporciones de pelos radicales en sus raicillas que a la vez presentan mayores tasas de colonización micorrízica arbuscular.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la ayuda brindada a través del proyecto PIPP-C-07-95 gracias a cuyo financiamiento pudieron ser colectadas algunas de las muestras necesarias para el presente trabajo. El segundo autor también agradece a la Fundación Internacional para la Ciencia la ayuda brindada a través del donativo D/251-3. Gracias al Proyecto MOSAndes (CYTED-Proyecto XII.4) fue posible coordinar la redacción conjunta de este trabajo por medio del intercambio de investigadores entre los grupos participantes.

LITERATURA CITADA

- ABADIN, J., S. GONZALEZ-PRIETO, L. SARMIENTO, M. C. VILLAR y T. CARBALLAS. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*. En prensa.
- ALLEN, M.F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, New York.
- BARNOLA, L.G. y M. MONTILLA. 1997. Vertical Distribution of Mycorrhizal Colonization, Root Hairs, and Belowground Biomass in Three Contrasting Sites from the Tropical High Mountains, Mérida, Venezuela. *Arctic and Alpine Research* 29: 206-212.
- BAYLIS, G. T. S. 1972. Fungi, phosphorus, and the evolution of root systems. *Search* 3: 257-258.
- BAYLIS, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. Pp. 373-390, in F.E. Sanders, B. Mosse y P.B. Tinker (eds.): *Endomycorrhizas*. Academic Press, Londres.
- BLASCHKE, H. 1991. Distribution, mycorrhizal infection, and structure of roots of calcicole floral elements at treeline, Bavarian Alps, Germany. *Arctic and Alpine Research* 23: 444-450.
- BRUNDRETT, M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154 (2): 275-304.
- CHILVERS, M.T. y M.F.J. DAFT. 1981. Mycorrhizas of the Liliiflorae. II. Mycorrhiza formation and incidence of root hairs in field grown *Narcissus* L., *Tulipa* L. and *Crocus* L. cultivars. *New Phytologist* 89: 247-261.
- DE ROBERT, P. 1993 a. Prácticas campesinas en el páramo de Apure: Fundamentos ecológicos, económicos y sociales de un sistema de producción andino (Cordillera de Mérida, Venezuela). Tesis de Doctor en Ecología Tropical, Post-grado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- DE ROBERT, P. 1993 b. Prácticas agrícolas campesinas en el Páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Pp. 37-54, in M.A. Rabey (ed.): *El uso de recursos naturales en las montañas: tradición y transformación*, II. Andes Septentrionales, ORCYT, Montevideo, Uruguay.
- FERRER, R.L. y R.A. HERRERA. 1985. Especies micorrízicas cubanas. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 6 (1): 75-82.
- FERRER, R. L. y R. A. HERRERA. 1988. Micotrofia en Sierra del Rosario. Pp. 473-484, in R.A. Herrera, L. Menéndez, M.E. Rodríguez y E.E. García (eds.): *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. Capítulo 22. ROSTLAC, Montevideo, Uruguay.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. University of Amsterdam.
- FIALA, K. y R.A. HERRERA. 1988. Living and Dead Belowground Biomass and its Distribution in Some Savanna Communities in Cuba. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 23 (2): 225-238.
- GIOVANNETTI, M. y B. MOSSE. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500.
- HERRERA, R.A., M.E. RODRÍGUEZ, M.E. y E. FURRAZOLA. 1988. Caracterización y dinámica de la fitomasa de raíces y micorrizas vesículo-arbusculares en la Sierra del Rosario. Pp. 447-472, in R.A. Herrera, L. Menéndez, M.E. Rodríguez y E.E. García (eds.): *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. Capítulo 21. ROSTLAC, Montevideo, Uruguay.
- HERRERA-PERAZA, R.A., E. FURRAZOLA y R.L. FERRER. 2002. Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC Ciencias Biológicas* (en prensa).
- LLAMBI, LD. y L. SARMIENTO. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos* 11(1):1-14.
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. Pp. 93-158, in M. Monasterio (ed.): *Estudios ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONTILLA, M., R.A. HERRERA y M. MONASTERIO. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en Los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2 (1): 59-70.
- MONTILLA, M., M. MONASTERIO y L. SARMIENTO. 2002. Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. *Ecotrópicos* 15 (1): 75-84.
- MUTHUKUMAR, T., K. UDAIYAN y S. MANIAN. 1996. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in tropical

DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES, MICORRIZAS Y PELOS RADICALES EN PÁRAMOS

- sedges of southern India. *Biology and Fertility of Soil* 22 (1): 96-100.
- PHILLIPS, D.J. y D.S. HAYMAN. 1970. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55:158-161.
- SARMIENTO, L. 1995. Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Venezuela. PhD Thesis. Université de Paris-Sud.
- SARMIENTO, L y P. BOTTNER. 2002. Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *Applied Soil Ecology* 19: 79-89.
- SCHWEIGER, P.F., A.D. ROBSON y N.J. BARROW. 1995. Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist* 131: 247-254.
- SIEVERDING, E. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Alemania.
- SIQUEIRA, J.O. y A.A. FRANCO. 1988. Biotecnología do solo. Fundamentos e Perspectivas. MEC – ESAL – FAEPE – ABEAS, Brasilia, DF.
- TRAPPE, J.M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary viewpoint. Pp. 5-25, *in* G.R. Safir (ed.): *Ecophysiology of arbuscular Mycorrhizal Plants*. CRC Press Boca Raton. U. S. A.

Recibido 30 de septiembre de 2002; revisado 27 de noviembre de 2002; aceptado 9 de diciembre de 2002