

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
C I E L A T

ACTIVIDAD MICORRIZICA Y DIVERSIDAD DE
GLOMALES EN PARCELAS DE DIFERENTES
ESTADIOS SUCESIONALES EN EL PARAMO DE
GAVIDIA, VENEZUELA.

Trabajo Especial de Grado para optar
al Título de Licenciada en Biología

SONIA TERESA MORALES AGUILLON

Mérida, Noviembre de 1995

INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER SONIA MORALES

En Mérida a los 16 días del mes de noviembre de mil novecientos noventa y cinco, a las 2:30 p.m. se reunieron los profesores: Mario Fariñas, Maximina Monasterio de la Facultad de Ciencias, y Miriam Moreno de la Facultad de Farmacia, quienes forman el Jurado nombrado por el Departamento de Biología y aprobado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el trabajo Especial de Grado que sobre el tema: **Actividad Micorrizica y Diversidad de Glomales en Parcelas de diferentes estadios sucesionales en el Páramo de Gavidia, Venezuela**, presentó la Bachiller

SONIA TERESA MORALES AGUILLON

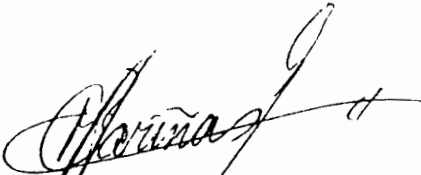
para optar al título de:

LICENCIADA EN BIOLOGIA


en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **SONIA TERESA MORALES A.**

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a consideración.

Finalmente el Jurado lo declaró **APROBADO**, con una calificación de Diecinueve (19) puntos y recomendada para su publicación.


Dr. Mario Fariñas
(Tutor)


Dra. Maximina Monasterio
(Jurado)


Dra. Miriam Moreno
(Jurado)

El presente trabajo ha sido realizado en el Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales CIELAT, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, bajo la dirección del Profesor MIGUEL MONTILLA.

El mismo forma parte del proyecto: SUCESION, REGENERACION Y ESTABILIDAD DE ECOSISTEMAS Y AGROECOSISTEMAS DE PARAMO - PROGRAMA DE MONTAÑAS TROPICALES DE MAB - UNESCO, coordinado por la Dra. MAXIMINA MONASTERIO.

AGRADECIMIENTOS

Al Prof. MIGUEL MONTILLA, aunque ausente, por dirigirme durante la realización de este trabajo.

Al Dr. MARIO FARINAS, por su interés y ayuda como Tutor lo cual permitió la culminación del mismo.

A la Dra. MAXIMINA MONASTERIO, por su gran preocupación y apoyo.

A la Dra. MIRIAM MORENO, por su ayuda y dedicación.

Al Dr. RICARDO HERRERA, por su estímulo, enseñanza, sugerencias y correcciones realizadas.

Al Lic. EDUARDO FURRAZOLA, quien me enseñó las técnicas utilizadas en este trabajo.

Al Lic. ANGEL PATRICIO YANEZ, por su valiosa colaboración brindada.

A mis compañeros de estudio, por sus estímulos.

A NANCY, YANNINE, HELY SAUL RANGEL, DAVID DUGARTE, YHONI MARQUEZ y ZULAY, por su amable colaboración.

A mi FAMILIA, por apoyarme y confiar en mí.

Al CDCHT, por el financiamiento aportado (C-616-93-CC-F).

Al Sr. RAMON HERNANDEZ, por su generosidad en Gavidia.

A Todos, Gracias.

RESUMEN

Con el propósito de evaluar algunas implicaciones ecológicas de las micorrizas arbusculares durante la sucesión vegetal de agroecosistemas con manejos tradicionales en el Páramo de Gavidia, se realizó un estudio comparativo sobre la presencia y la actividad de Glomales en la fase de sucesión - regeneración de estos agroecosistemas.

Para tal fin se seleccionaron tres parcelas con 1, 5 y 12 años de descanso, después de haber finalizado un ciclo de cultivo de papa, y una parcela de rosetal - arbustal. En cada parcela se evaluó estacionalmente la capacidad de colonización micorrízica arbuscular del suelo mediante la cuantificación de los propágulos totales y se estimó por separado todos los componentes de la simbiosis (número total de esporas, micomasa de micelio extramátrico y micomasa e intensidad de endófito) y se relacionó el funcionamiento de la simbiosis con algunas propiedades del suelo. Además se estimó las poblaciones de Glomales presentes en cada parcela, mediante la cuantificación de los diferentes tipos de esporas.

Los resultados nos indican que a pesar de que todas las parcelas presentan propágulos micorrízicos en el suelo, el comportamiento de la simbiosis no es igual dentro de las mismas. Esto probablemente se debe a la presencia de especies diferentes de Glomales durante la sucesión vegetal.

En las parcelas de etapas serales iniciales, la presencia de abundantes hifas en el suelo puede estar relacionada con cierta actividad saprofítica. Este comportamiento representa una etapa de transición donde la simbiosis deja de ser mutualista eficiente para comportarse como saprófita probablemente por efecto de competencia entre especies de Glomales; por el contrario, en las parcelas ya recuperadas el comportamiento representa una etapa de optimización donde la simbiosis se comporta de una manera mutualista eficiente y las especies de hongos allí dominantes deben ser especies muy eficientes para optimizar los nutrientes del suelo.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
INTRODUCCION	1
AREA DE ESTUDIO	16
1. El Páramo de Gavidia	16
2. Descripción del sistema agrícola tradicional del Páramo de Gavidia	17
3. Descripción de las etapas serales de la sucesión vegetal	17
METODOLOGIA	19
1. Selección del área de muestreo	19
2. Metodología de campo	19
3. Metodología de Laboratorio	20
3.1. Cuantificación de los propágulos totales por el Ensayo del Número Más Probable	20
3.2 Humedad del Suelo	22
3.3 Análisis físico - químico del suelo	23
3.4 Cuantificación de los componentes micorrízicos y de algunas variables asociadas con éstos	23
3.5 Caracterización de la comunidad de Glomales	30

3.6 Relación entre variables	32
4. Análisis estadísticos	32
RESULTADOS	33
1. Análisis Físico - Químico del suelo	33
1.1. Composición textural	33
1.2. Humedad del Suelo	34
1.3. Densidad aparente	34
1.4. pH y capacidad de intercambio catiónico	35
1.5. Fósforo soluble, Carbono orgánico, Nitrógeno total y la relación C/N	36
1.6. Potasio, magnesio, sodio y calcio	38
1.7. Ordenamiento de las variables edáficas y las unidades de muestreo	39
2. Variables Asociadas a la Micorrización	41
2.1. Fitomasa de raicillas	41
2.2. Porcentaje de pelos radicales	42
2.3. Materia Orgánica del suelo o humus bruto	43
3. Ensayo del Número Más Probable	43
4. Componentes micorrízicos	43
4.1. Micomasa de micelio extramático	43
4.2. Número total de esporas	45
4.3. Micomasa de endófito	45
4.4. Porcentaje de colonización	46
4.5. Porcentaje de densidad visual	46

4.6. Ocupación Fúngica	47
5. Relación entre variables	48
5.1. Micomasa de micelio externo por micomasa de endófito	48
5.2. Micomasa de micelio externo por fitomasa de raicillas	49
5.3. Número total de esporas por micomasa de micelio externo	50
6. Ordenamiento de la actividad micorrízica y las unidades de muestreo	50
7. Diversidad de Glomales en las parcelas estudiadas	52
7.1. Distribución cuantitativa del número de esporas de las especies de Glomales	52
7.2. Distribución cualitativa de las especies abundantes de Glomales	59
7.3. Diversidad	60
7.4. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de las propiedades del suelo	62
7.5. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de la actividad micorrízica	64
DISCUSION	68
1. Suelos	68
2. Colonización micorrízica del suelo basada en la densidad de propágulos totales	69

3. Caracterización de la actividad micorrízica del suelo mediante el análisis de los componentes de la simbiosis	72
4. Actividad micorrízica, especies vegetales, propiedades del suelo y sucesión vegetal	80
5. Diversidad de Glomales	83
CONCLUSIONES	86
BIBLIOGRAFIA	90

INTRODUCCION

En el páramo andino, ecosistema que en Venezuela ocupa el piso altitudinal entre los 3000 a los 4800 m aproximadamente (Monasterio 1980), algunas comunidades humanas aún utilizan sistemas tradicionales de uso de la tierra.

Un caso particular de este tipo de agricultura es la que se practica en el Páramo de Gavidia (Mérida, Venezuela), donde las condiciones climáticas sumadas a las condiciones socioeconómicas de esta región, hacen que el uso de la tierra haya sido restringido a la producción de papa, implementando un sistema agrícola tradicional con rotación de parcelas en ciclos sucesionales (Sarmiento *et al.* 1990).

En general, los sistemas agrícolas tradicionales que involucran la sucesión vegetal para recuperar la fertilidad del suelo, han permitido cierto grado de equilibrio entre el ambiente y las poblaciones humanas que en él se desarrollan. Sin embargo, debido a factores demográficos y socioeconómicos, los páramos son considerados como sistemas poco productivos y ameritan transformaciones, para lo cual se requiere del conocimiento de todos los procesos involucrados en la restauración de la fertilidad del suelo para no afectar la estabilidad de estos agroecosistemas (Aweto 1981).

Según Barea & Jeffries (1994), las perturbaciones en los ecosistemas, ya sean de tipo natural o de tipo antropogénico, inducen cambios biológicos, físicos y químicos del suelo que conducen a una serie de procesos que conllevan a la degradación de los mismos. Por tal motivo, la protección y el mantenimiento de los ecosistemas naturales así como la regeneración de los ecosistemas degradados requieren del conocimiento de los procesos biológicos implicados en el funcionamiento de los mismos, para poder implementar un manejo adecuado de estos ecosistemas a la vez que se garantiza una producción sostenible.

Estos estudios en parte involucran todos los procesos implicados en el ciclado de nutrientes, y en especial, el papel que desempeñan los microorganismos del suelo, entre los cuales los hongos formadores de micorrizas son considerados de gran importancia (Barea & Jeffries 1994).

De acuerdo con Allen (1991), el término "micorriza" fue introducido por Frank en (1885) para denominar a la asociación simbiótica de tipo mutualista entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas superiores.

En principio, Frank (1887, 1891, citado por Allen 1991) clasificó las micorrizas en dos grandes grupos basándose en la morfología de la simbiosis: "Ectomicorrizas" y

"Endomicorrizas"; el primer grupo se caracteriza por presentar un manto de hifas alrededor de la raíz, las cuales no penetran el interior de las células de la corteza; mientras que, el segundo grupo se caracteriza porque el hongo coloniza el interior de dichas células.

Posteriormente, las micorrizas más importantes de acuerdo con su distribución en la flora mundial, fueron agrupadas en tres tipos: las ectomicorrizas, las endomicorrizas y un grupo intermedio las ectendomicorrizas que a la vez forman manto y sus hifas colonizan el interior de las células de la corteza. Además existen también otros tipos de micorrizas muy particulares y restringidas a las familias de las orquídeas, las ericáceas u otras (Marks 1991, Allen 1991).

Dentro del grupo de las endomicorrizas existen ciertas modalidades generadas por el tipo de hongo y por las plantas hospederas. El tipo más importante de endomicorrizas, del que se tratará en el presente trabajo, es el denominado "Micorrizas Arbusculares" (MA).

Las micorrizas arbusculares se caracterizan por presentar un componente intrarradical, denominado endófito y formado por hifas, arbusculos y a veces vesículas que son las estructuras de intercambio de nutrientes y almacenamiento respectivamente. El otro componente es extrarradical y está formado por hifas

que se ramifican en el suelo y dan origen al micelio externo y por esporas que son estructuras reproductoras (Bonfante - Fasolo 1984).

Las MA están ampliamente distribuidas en todo el reino vegetal y cerca del 80 % de las especies vegetales vasculares forman asociaciones simbióticas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), los cuales pertenecen al orden Glomales. Hasta el momento, sólo seis géneros agrupados en tres familias se han descrito como formadores de MA (Walker 1992) (Tabla 1).

La simbiosis implica un intercambio bidireccional de nutrientes en donde la planta suministra substratos energéticos al hongo y éste por medio de su red de hifas, capta los nutrientes del suelo, especialmente fósforo, y los trasloca a la planta hospedera (Gianinazzi - Pearson & Gianinazzi 1983).

El estudio de las micorrizas arbusculares reviste gran interés no sólo por los beneficios conferidos al hospedero, sino por las implicaciones que tienen dentro de los ecosistemas.

Desde el punto de vista fisiológico, en los hospederos se han considerado una serie de beneficios relacionados con el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas; entre éstos tenemos: incremento en la nutrición mineral de las plantas,

incremento en el crecimiento vegetal, mejoramiento de las relaciones hídricas, aumento de las tasas fotosintéticas, resistencia a la salinidad, resistencia a patógenos y cambios en las relaciones hormonales (Gianinazzi-Pearson & Azcón-Aguilar, 1991).

El mayor beneficio es el incremento en la nutrición mineral de las plantas, el cual viene dado por la capacidad que tiene el hongo de captar los nutrientes del suelo; y los elementos que se incrementan sustancialmente en las plantas gracias a la acción simbiótica de las micorrizas son: el fósforo, el nitrógeno y algunos iones como Zn, Cu, K, Fe y Ca (Tinker 1975, Gianinazzi - Pearson & Gianinazzi 1983, Cooper 1984, Abbott & Robson 1984, Valdés 1989).

El incremento de algunos nutrientes en las plantas micorrizadas, va acompañado de un drenaje de fotosintatos por parte del hongo, lo cual representa un gasto energético para la planta debido a que el hongo es un simbiote heterótrofo, pero a su vez, la simbiosis induce a la planta a desarrollar adaptaciones para provocar la llamada compensación fotosintética que se manifiesta a través del aumento tanto del área foliar específica como de la tasa fotosintética (Barea 1990) para el caso donde la simbiosis es eficiente.

A pesar de que se ha propuesto un efecto hormonal, la

explicación más aceptada para la incorporación de fósforo y otros nutrientes a las plantas, por efecto de las micorrizas, en principio viene dada por un proceso netamente físico, ya que el hongo aumenta la superficie de captación y explota un mayor volumen de suelo que las raíces por sí solas no pueden alcanzar (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi 1983). Este aspecto está dado por la capacidad que tiene el hongo de formar abundantes hifas en el suelo y se ha cuantificado hasta aproximadamente 1 m de hifas por cada cm de raíz colonizada las cuales se extienden en el suelo hasta 7 u 8 cm de la superficie de la raicilla (Barea 1991).

Generalmente, en la rizósfera se crea una zona de deficiencia en nutrientes debido a que la tasa de captación por las raíces es mayor comparada con el ritmo de difusión de los iones en la solución del suelo; es por ello que las micorrizas se hacen indispensables porque logran atravesar esa zona de deficiencia en nutrientes (Gianinazzi - Pearson & Gianinazzi 1983, Cooper 1984, Abbott & Robson 1984).

Ecofisiológicamente, las micorrizas son consideradas como mecanismos evolutivos que permiten optimizar el uso de los nutrientes del suelo. Dado que el fósforo disponible representa una pequeña porción del fósforo total, se ha sugerido un posible sinergismo entre los hongos micorrízicos arbusculares y algunos microorganismos del suelo como bacterias

solubilizadoras de fosfato, en el cual, el fósforo liberado al suelo es captado por las hifas del hongo y traslocado por éste hacia la planta hospedera (Barea *et al.* 1975, Cooper 1984).

Además del papel primordial en la captación de fósforo del suelo, existen evidencias de que las micorrizas están involucradas en la captación y el metabolismo del nitrógeno. Se ha observado que las micorrizas son capaces de incrementar la nutrición nitrogenada de las plantas mediante dos vías, una directa al incrementar la captación de amonio y nitratos a través de sus hifas; y la otra indirecta al interactuar con microorganismos del suelo y estimular tanto la presencia como la actividad de fijadores libres de nitrógeno en el suelo como *Azotobacter* o por incrementar la nodulación o la habilidad para fijar nitrógeno por simbiosis como *Rhizobium* (Cooper 1984, Bagyaraj 1984).

Actualmente, se realizan esfuerzos para conocer la importancia de las micorrizas a nivel de ecosistema. A este nivel las micorrizas constituyen un componente esencial porque están implicadas en el ciclo de los nutrientes (Allen 1991); pueden captar directamente los nutrientes de la solución del suelo, almacenarlos en sus estructuras fúngicas e incorporarlos a las plantas hospederas; evitando de esta forma que se pierdan por lavado; además, transfieren nutrientes y agua planta a planta a través de redes de hifas (Christensen 1989,

Whittingham & Read 1982, Mosse 1981) e indirectamente interactúan con microorganismos del suelo para hacer más eficiente el uso de los nutrientes (Bagyaraj 1984, Cooper 1984).

Para los bosques lluviosos tropicales se planteó la hipótesis de un ciclado directo de nutrientes que minimiza la pérdida de nutrientes por lavado; estos planteamientos son válidos para el caso de las ectomicorrizas en las cuales sí se ha llegado a proponer un ciclado directo de los nutrientes desde la hojarasca hasta la planta debido a la capacidad celulolítica y saprofítica que presentan los hongos ectomicorrizógenos para descomponer la materia orgánica ; pero para las MA la capacidad celulolítica es un aspecto todavía poco conocido porque aun no hay evidencias de que los hongos MA descompongan la materia orgánica (Janos 1983, Moyerson 1993). No se descarta, sin embargo, la posibilidad de que algunos HMA pueden ser al menos saprofíticos, o sea consumidores de fuentes de carbono no fotosintético (Herrera *et al.* 1995)

La presencia de MA y su micelio externo en los bosques tropicales lluviosos de la Amazonía así como también el patrón de colonización que presentan los HMA al producir enzimas capaces de hidrolizar la pared celular de las raíces, indujo a plantear que los HMA probablemente descomponen la materia orgánica (Moyerson 1993).

Como se señaló anteriormente, Herrera *et al.* (1995) proponen que ciertas especies de Glomales probablemente presentan capacidad saprofítica, la cual se manifiesta por el consumo de metabolitos liberados durante el proceso de descomposición de la materia orgánica por otros microorganismos del suelo. Este proceso implica que la eficiencia de Glomales en permitir un ciclo cerrado de los nutrientes, viene dada por el flujo directo de nutrientes desde el suelo hasta las raíces, por su relación de sinergismo con los demás microorganismos del suelo como fijadores de nitrógeno y solubilizadores de fósforo y por su capacidad saprofítica al explotar fuentes alternativas de carbono (Janos 1983, Cooper 1984, Bagyaraj 1984, Herrera *et al.* 1995).

Dentro del ecosistema, las MA también están implicadas en procesos ecológicos como la formación de las comunidades vegetales, la competencia y la sucesión vegetal. Para comprender mejor el proceso de distribución de las especies vegetales y el establecimiento de comunidades vegetales durante la sucesión vegetal, se han tratado de visualizar las implicaciones de las micorrizas dentro de estos procesos ecológicos (Allen 1991).

Desde comienzos del siglo 20 se conoce que en general las plantas no micótrofas son reemplazadas por plantas micótrofas

durante la sucesión vegetal (Allen 1991) además, algunos estudios realizados en ecosistemas semi áridos en Estados Unidos han demostrado que el disturbio ocasionado al suelo, elimina los propágulos activos de hongos micorrizógenos y los potenciales de colonización MA de estos suelos son bajos comparados con ecosistemas no perturbados. En estos últimos dominan especies altamente micótrofas; (Reeves *et al.* 1979, Moorman & Reeves 1979, Miller 1979). Esto indujo a plantear las posibles implicaciones que los Glomales tendrían en la regeneración de ecosistemas perturbados y fue Janos (1980) quien estableció el grado de dependencia de las especies vegetales de las micorrizas y postuló la importancia de las micorrizas en la sucesión vegetal al proponer que en ecosistemas tropicales las especies pioneras no serán micótrofas mientras que las especies de etapas serales intermedias tienden a ser micótrofas facultativas y las especies de etapas serales avanzadas serán micótrofas obligadas.

Esta hipótesis, de sustitución de especies vegetales de acuerdo al grado de dependencia de las micorrizas, fue comprobada experimentalmente, en un ensayo en microparcelas, al demostrar que la inoculación con Glomales favoreció las habilidades competitivas de las especies vegetales estudiadas y fue reformulada posteriormente tomando en cuenta la dependencia de las especies vegetales y la eficiencia de las distintas

especies de hongos (Janos 1985, 1988, citado por Herrera *et al.* 1995).

Anteriormente, se había planteado que los hongos MA no son específicos y que no afectan la formación de la simbiosis sino su efectividad, por el hecho de que cualquier especie puede colonizar a cualquier planta susceptible (Azcón - Aguilar *et al.* 1984). La ausencia de especificidad estricta y los diferentes beneficios aportados por diferentes especies de Glomales ha hecho pensar que el comportamiento de la simbiosis es diferente y se habla de especificidad o compatibilidad de la simbiosis dada por el tipo de hongo, por el tipo de hospedero y por ciertas características del suelo como pH, macro y micronutrientes (Azcón - Aguilar *et al.* 1984).

Allen & Allen (1984) sugirieron que las micorrizas influyen en la sucesión vegetal al regular la competencia entre plantas de diferentes estadios sucesionales; posteriormente, Allen & Allen (1988) demostraron experimentalmente que la inoculación con Glomales disminuye la cobertura de pioneras no micótrofes a la vez que incrementa la habilidad competitiva de micótrofes obligadas y Herrera *et al.* (1995) en un estudio realizado en la Sierra del Rosario en Cuba discuten la posibilidad de manipular las micorrizas VA para la reforestación en países tropicales.

Estos últimos autores demostraron que para las especies forestales no se cumplen estrictamente los postulados anteriores. Ellos comprobaron que la dependencia micorrízica tiene mucho que ver con el tamaño de las semillas de la especie vegetal y también probablemente con la tasa fotosintética de ésta. Al estudiar la influencia de la inoculación sobre 24 especies forestales Herrera *et al.* (1995 y 1995 a) demostraron que al avanzar las estrategias sucesionales desde Pioneras hasta Austeras, y aún particularmente, al aumentar en el mismo orden las reservas cotiledonales, disminuye la dependencia micorrízica, al menos por los estadios de plántulas.

Para el caso del Páramo Andino, en un estudio realizado en la fase de sucesión - regeneración de agroecosistemas tradicionales en el Páramo de Gavidia, Montilla *et al.* (1992) encontraron que con el avance de la sucesión hay un incremento en la micotrofia en términos de porcentaje de colonización, densidad de ocupación fúngica y micelio externo con un aumento gradual de raicillas sin pelos radicales. Estos mismos autores observaron que en las primeras etapas de la sucesión vegetal domina en términos de cobertura específica *Rumex acetosella*, la cual es una especie no micótrofa, y es sustituida por especies altamente micótrofas en las etapas más avanzadas de la sucesión vegetal: *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*. En este sentido los resultados coincidieron más con los postulados de Janos (1980) y Allen & Allen (1988)

Desde el punto de vista agrícola, las micorrizas han sido consideradas como biofertilizantes porque incrementan la productividad de los cultivos. En los suelos tropicales, la deficiencia en nutrientes o la no disponibilidad de los mismos debido a su alta capacidad de fijación como el caso del fósforo, implica que las plantas dependen de las micorrizas para su nutrición y crecimiento (Sieverding 1989). Por lo tanto, el uso de Glomales a este nivel, se considera como una estrategia alternativa para una agricultura más racional y sostenible, al incrementar el acceso de los nutrientes limitados y agua hacia las plantas; aunque la biotecnología para la producción de inóculos y su aplicación a gran escala en el campo todavía se encuentra limitada (Menge 1982, Jeffries 1987, Gianinazzi *et al.* 1989).

A pesar de los estudios realizados, no está clara la problemática sobre el funcionamiento de las micorrizas en los ecosistemas. Por tal motivo, es indispensable evaluar la capacidad que tiene el suelo de iniciar la colonización micorrízica en las plantas susceptibles, (Plenchette *et al.* 1989), como etapa inicial para planificar estrategias de mantenimiento, incremento o reemplazo de las poblaciones de hongos con especies de hongos más eficientes y poder proponer formas de manejos que garanticen la capacidad productiva del suelo (Gianinazzi *et al.* 1989) y aceleren el proceso de revegetación (Barea 1988).

Es necesario recalcar que la capacidad de colonización del suelo viene dada por la presencia de propágulos activos de todos los componentes de la simbiosis como esporas y esporocarpos, micelio externo y raíces colonizadas (Mosse 1973, Henkel *et al.* 1989).

El objetivo general del presente trabajo es evaluar algunas implicaciones ecológicas de las micorrizas arbusculares (MA) durante la fase de sucesión - regeneración de agroecosistemas con manejos tradicionales en el Páramo de Gavidia, para lo cual se proponen los siguientes objetivos específicos.

- Determinar la capacidad de colonización MA del suelo mediante la estimación de los propágulos activos totales por el método del número más probable, en parcelas que se encuentran en diferentes estadios sucesionales.

- Caracterizar dicha actividad mediante el análisis de los componentes de la simbiosis presentes en el suelo: número total de esporas, micomasa de micelio extramátrico y micomasa, porcentaje y densidad de endófito.

- Determinar la variación estacional y sucesional de la riqueza de especies de Glomales en estas parcelas mediante la cuantificación de los diferentes tipos de esporas.

- Determinar la variación estacional (época seca - época húmeda) de los componentes de la simbiosis y de la capacidad de colonización MA del suelo.

- Conocer las relaciones de la actividad MA con algunas propiedades físico - químicas del mismo.

AREA DE ESTUDIO

1. El Páramo de Gavidia:

La cuenca de la quebrada Gavidia se encuentra situada en Los Andes Venezolanos, formando parte del Parque Nacional Sierra Nevada, en los distritos Rangel y Pedraza de los estados Mérida y Barinas respectivamente; se localiza entre los 8° 35' y 8° 45' de latitud norte y entre los 70° 52' y 70° 57' de longitud oeste (Contreras y Terán 1981).

Se caracteriza por presentar fuertes pendientes y amplios valles glaciares cuyas alturas van desde los 2800 a 4200 msnm. Las rocas que constituyen la cuenca pertenecen al Precámbrico Superior, afloran comúnmente en el área y en algunos sitios se encuentran cubiertas por materiales del cuaternario (Contreras y Terán 1981).

De acuerdo a las isoyetas de estos autores, la precipitación media es de 1050 mm; concentrada en los meses de Abril a Octubre y disminuye en los meses de Noviembre a Marzo mientras que la temperatura promedio anual estimada es de 11° a los 3200 m y 6° a los 4200 m.

La vegetación natural de esta región corresponde a la denominada por Monasterio (1980) como asociación vegetal

rosetal - arbustal paramero, en la que dominan especies como *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*, esta vegetación alterna con parcelas en sucesión vegetal temprana con *Rumex acetosella* como especie dominante.

2. Descripción del sistema agrícola tradicional del Páramo de Gavidia:

Sarmiento *et al.* (1990) analizando el sistema agrícola tradicional del Páramo de Gavidia, que se extiende entre los 2800 - 3600 m, encontraron que cada ciclo de cultivo consta de dos fases complementarias: una fase de cultivo y una fase de descanso del suelo.

La fase de cultivo se inicia cuando el suelo ha regenerado la vegetación natural y con ello su fertilidad para cultivar papa o papa y cereales durante uno a tres años consecutivos y luego abandonar las parcelas y comenzar así la fase de descanso con una duración de siete a más de veinte años. Durante el período de descanso ocurre una sucesión vegetal, se regenera la vegetación natural y el suelo se recupera para comenzar otro ciclo de cultivo.

3. Descripción de las etapas serales de la sucesión vegetal:

Los cambios de la vegetación, en términos de cobertura específica, durante la fase de sucesión regeneración del sistema agrícola tradicional del Páramo de Gavidia fueron analizados por Montilla *et al.* (1992).

Según estos autores en la etapa inicial de la sucesión vegetal (1 año de descanso) domina *Rumex acetosella* (Poligonaceae) que alcanza el 47 % de cobertura específica, seguida por *Agrostis jhanii* y *Poa annua* (Poaceae) y por *Lachemilla fulvescens* y *L. hirta* (Rosaceae).

En la etapa intermedia (6 años de descanso) sigue dominando *Rumex acetosella* con una cobertura específica del 20 % y comienza a aumentar la importancia relativa de otras especies como *Trisetum irazuense* (Poaceae) y *Senecio formosus* (Asteraceae) y en la etapa avanzada de la sucesión vegetal (más de 12 años en descanso) dominan las especies típicas del rosetal - arbustal paramero: *Espeletia schultzii* (Asteraceae) e *Hypericum laricifolium* (Hypericaceae).

1. Selección del área de muestreo:

El área de muestreo comprende cuatro parcelas ubicadas en la ladera de la margen izquierda de la quebrada Gavidia, tres de las cuales se encuentran en sucesión y la otra es una parcela con vegetación natural rosetal - arbustal. Las parcelas sucesionales presentan uno, cinco y doce años de descanso después de finalizar un ciclo de cultivo de papa con manejo tradicional campesino.

La parcela con un año de descanso tiene aspecto similar a la parcela con cinco años de descanso, en ambas domina *Rumex acetosella*; mientras que la parcela con doce años de descanso, al igual que la parcela natural (rosetal - arbustal), presenta la vegetación nativa del área, pues en ambas dominan *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*. (Monasterio 1980, Montilla et al. 1992).

2. Metodología de campo:

2.1. Durante el año 1992:

Se realizaron dos muestreos, uno en la época seca (Marzo) y el otro en la época húmeda (Julio). En cada época, se tomaron 10 muestras de suelo de aproximadamente 1 Kg,

localizadas al azar dentro de cada parcela (80 muestras en total). Estas muestras se usaron, a nivel de laboratorio, para estimar sus potenciales micorrizógenos mediante el ensayo del número más probable (Porter 1979).

2.2. Durante el año 1993:

Se colectaron un total de 24 muestras de suelo, doce en la época seca (Marzo) y doce en la época húmeda (Julio). Para cada parcela y época se tomaron tres muestras a una profundidad de 0 a 10 cm. Cada muestra consistió en un monolito de suelo de 1 dm³ (10 cm de ancho x 10 cm de largo x 10 cm de profundidad). Para cada muestra se determinaron las variables micorrízicas y otras variables relacionadas. También se contaron las esporas de HMA por especie o tipo para conocer las comunidades de Glomales. Además, se colectaron tres muestras de suelo por parcela y por época, en recipientes metálicos, para determinar el contenido de humedad del suelo y tres muestras por parcela en la época seca, (aproximadamente 1 Kg de suelo cada una), para el análisis físico - químico del mismo.

3. Metodología de laboratorio:

3.1. Cuantificación de los propágulos totales (Ensayo del Número Más Probable, MPN):

Para determinar todos los propágulos presentes en el

suelo, capaces de generar colonización micorrízica en las plantas hospederas, se usó la metodología del MPN (número más probable) (Porter 1979). Se procedió de la manera siguiente:

Las 10 muestras de suelo de cada sitio o época por separado, fueron homogeneizadas y se prepararon diluciones décuples consecutivas desde 10^0 (suelo no estéril) hasta 10^{-6} (niveles de dilución) mezclando parte del suelo de la muestra compuesta con suelo proveniente de la misma muestra compuesta pero tamizado por 2 mm y esterilizado en un autoclave por un período de una hora diaria a 1 Kgf.cm^{-2} durante tres días consecutivos. De cada dilución se tomaron 50 g y se colocaron como inóculo en recipientes que contenían 200 g de suelo estéril, luego fueron cubiertos con 50 g de suelo estéril. Se sembraron 5 plántulas de *Brachiaria decumbens*, especie escogida por presentar porcentajes de colonización altos (Saif 1987), pregerminadas en cajas petri a partir de semillas esterilizadas previamente en hipoclorito de sodio al 5 % durante 30 minutos, realizándose 5 réplicas por cada nivel de dilución y 5 controles con suelo estéril (40 recipientes/parcela/época).

Después de 8 semanas las raíces se extrajeron y se tiñeron por el método de Phillip & Hayman (1970); se observaron al estereoscopio y se determinó presencia o ausencia de colonización en las raíces. Según Fisher & Yates (1963), el número de propágulos infectivos (λ) presentes en la cantidad

de suelo sin diluir usada como inóculo se calcula a través de la expresión:

$$\text{Log } \lambda = (x \text{ Log } a) - K$$

donde x es el promedio de recipientes que presentan colonización y equivale al número total de recipientes con colonización (X) entre la cantidad de réplicas (n) que se realizan por cada nivel de dilución (siete niveles de dilución), en este caso $n=5$, K es el valor tabulado y (a) es el factor de dilución; en este caso $a=10$.

Los resultados se expresan como el número de propágulos presentes en 100 g de suelo.

3.2. Determinación de la Humedad del Suelo (HS):

Las muestras de suelo fueron pesadas directamente en los recipientes (obteniéndose el valor del peso fresco) y colocadas en la estufa hasta que registraron peso constante, una vez secas se pesaron nuevamente (obteniéndose el valor del peso seco). También fue pesado el recipiente y el contenido de humedad se determinó mediante la siguiente relación:

$$\% \text{ HS} = \frac{(\text{Peso fresco} - \text{Peso seco})}{(\text{Peso fresco} - \text{Peso recipiente})} \times 100$$

3.3. Análisis físico - químico del suelo:

Las muestras se enviaron al laboratorio de suelos del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP) en la Facultad de Geografía de la Universidad de Los Andes para determinar: composición textural, pH, capacidad de intercambio catiónico, contenido de nitrógeno total, contenido de fósforo soluble, contenido de carbono, relación carbono - nitrógeno y contenidos de calcio, sodio, magnesio y potasio.

Además se determinó la densidad aparente aproximada del suelo en cada monolito compactando el suelo tamizado por 2 mm en un cilindro graduado de 250 ml y determinando su peso (Herrera *et al.* 1995). Se realizaron tres réplicas para cada muestra.

3.4. Cuantificación de los componentes micorrízicos y de algunas variables asociadas con éstos:

Para la extracción de esporas y separación de los componentes micorrízicos se utilizó el método reportado por Herrera *et al.* (1995), el cual permite eliminar toda la arcilla, limo y humus (partículas menores de 43 μ) de las 24 muestras a analizar. Los pasos seguidos fueron:

a. Inmersión de 100 g de suelo/muestra en solución de peróxido de hidrógeno, durante una hora.

b. Tamizado de la muestra a través de mallas de 125 μ y de

43 μ . Lavado de la muestra con abundante agua cuidando que no se desborde de los tamices.

c. Batido del tamizado mayor de 125 μ en una licuadora doméstica a 6500 r.p.m. durante 30 segundos, y tamizado nuevamente por los dos tipos de mallas y lavado con abundante agua.

d. Batido del tamizado mayor de 43 μ en la licuadora durante 60 segundos a 1000 r.p.m., y tamizado nuevamente a través de la malla de 43 μ y lavado con abundante agua.

e. Filtrado al vacío de cada tamizado en embudo Busnner con papel filtro.

f. Secado al aire de las muestras hasta conseguir su peso constante.

En ambos tamizados se extrajeron las esporas y la materia orgánica del suelo, luego la fracción mayor se pasó por un tamiz de 500 μ produciendo finalmente tres fracciones de la muestra de suelo que se lavó originalmente, en las que se estimaron las demás variables.

3.4.1. Extracción y conteo del Número Total de Esporas (NTE):

a. Después de secos y una vez pesados ambos tamizados, se tomaron del mayor (125 μ) el 10 % por peso y del menor (43 μ) el 5 % por peso, se humedecen y se centrifugan a 2500 r.p.m. en un gradiente de sacarosa 2 Molar durante 5'.

b. Antes de centrifugar el tamizado mayor de 125 μ , éste fue pasado a través de un tamiz de 500 μ para eliminar las raicillas y fragmentos grandes que impiden la recuperación del material presente en la interfase. Este tamizado mayor de 500 μ se revisó bajo el estereoscópico (50 X) para confirmar la presencia o ausencia de esporocarpos y esporas grandes.

c. Una vez centrifugadas las muestras se extrajo la interfase y se eliminó la sacarosa bajo un chorro de agua y se colocó la muestra en una placa Doncaster para observar y cuantificar las esporas bajo el estereoscópico (50 X). En algunas ocasiones fue necesario el montaje de esporas en portaobjetos para observarlas al microscopio (600 y 1000 X) para su determinación.

El número total de esporas presentes en cada alícuota fue extrapolado al peso del tamizado y la suma de los valores de ambos tamizados dio la cantidad de esporas presentes en cien gramos de suelo seco al aire libre. Estos valores se expresaron finalmente en esporas.dm⁻³ de suelo (NTE= esporas.dm⁻³).

3.4.2. Estimación de Fitomasa de Raicillas (FR):

Del tamizado mayor de 500 μ se tomó una alícuota aproximada de 0.6 g, se pesó y se extrajeron las raicillas presentes, estas fueron pesadas y se estimó su porcentaje en la

alícuota para luego extrapolarlo al tamizado. Los resultados se expresaron en g de raicillas por dm^3 de suelo.

3.4.3. Cuantificación de Micelio Externo (ME):

De los dos tamizados más finos se tomaron dos alícuotas de 0.03 - 0.04 g por cada tamizado y se colocaron en cubreobjetos con unas gotas de glicerina tratando de esparcir la muestra en el área ocupada por el cubreobjeto de 22 x 22 mm. Bajo el microscopio compuesto (600 X), se contaron las intersecciones con fragmentos de hifas de micelio externo a lo largo de cuatro líneas imaginarias (dos horizontales y dos verticales a ambos lados del centro del cubreobjeto). Cada línea se revisó en longitud y profundidad.

Según éste método la media de esas intersecciones para las cuatro líneas multiplicada por el factor 0.000745 permitió estimar el peso en mg del micelio externo presente en cada alícuota. El promedio de estos pesos de ME, extrapolado para cada tamizado, y sumado al de los otros tamizados (incluyendo la fracción mayor de 500 μ , la cual se describe más adelante) permitió conocer el peso del micelio externo en la muestra de 100 g de suelo. Estos valores se expresaron por dm^3 de suelo.

El micelio externo de la fracción mayor de 500 μ fue estimado junto con la muestra que se tiñó para cuantificar el endófito como se especifica en 3.4.4.

La muestra se colocó en una placa con retículo de 0.5 " y las intersecciones de hifas se contaron en 7 de las líneas del retículo (de longitud conocida), y el valor fue extrapolado a la longitud total de todas las líneas del retículo. Cada una de las intersecciones equivale a 1 cm de hifa. La longitud de hifa de cada alícuota en mm fue finalmente transformada a mg de ME según el método citado por Herrera *et al.* (1995), en el cual 42146.26 mm de hifas = 1 mg de ME. El peso de ME de la alícuota fue extrapolado al peso de toda la fracción mayor de 500 μ . Como se señaló anteriormente, este valor fue sumado a los procedentes de las otras dos fracciones.

3.4.4. Porcentajes de Densidad Visual (DV), Micomasa de Endófito (ED) y Ocupación fúngica (OF):

Del tamizado mayor de 500 μ , se tomó una alícuota, se pesó y se procesó por el método de tinción con Azul de Tripiano de Phillips & Hayman (1970). Luego, se colocó la muestra en una placa con retículo de 0.5 " y se contaron las intersecciones de las raicillas con las líneas de la placa, asignándole una categoría visual a cada intersección: -M (sin colonización MA) y M1, M2, M3, M4 y M5 (con colonización MA).

El total de intersecciones para cada categoría fue multiplicado por 0, 1.0, 2.5, 15.5, 35.5 y 47.5 %, respectivamente. Los porcentajes de densidad visual fueron obtenidos al dividir la sumatoria de los productos de todas las

categorías entre el total de todas las intersecciones observadas, multiplicando finalmente este valor por 100.

Los valores de % DV equivalen a una estimación visual de la proporción volumétrica relativamente real que ocupa el endófito en la raicilla y se usaron para calcular la micomasa de endófito y la ocupación fúngica.

La micomasa de endófito definida como la biomasa fúngica en el interior de las raíces, se calculó a través de la siguiente fórmula:

$$ED = \% DV (FR / 100)$$

dónde ED = micomasa de endófito y FR = fitomasa de raicillas. Los valores de ED se expresaron en mg de micomasa por decímetro cúbico de suelo. Por otra parte, la ocupación fúngica (OF), definida como la biomasa fúngica por fitomasa de raicillas colonizadas, se determinó por la siguiente expresión:

$$OF = [ED / (\% CM.FR)] \times 100$$

donde OF = ocupación fúngica y CM = colonización micorrízica. Los valores de OF se expresaron como biomasa fúngica por fitomasa de raicillas colonizadas.

3.4.5. Porcentaje de Colonización Micorrízica (CM):

En la misma muestra teñida del tamizado mayor de 500 μ , para 3.4.4, se contaron las intersecciones entre las raicillas y las líneas de la placa con retículo (método de las intersecciones) (Giovannetti & Mosse 1980) y se determinó la presencia o ausencia de colonización en cada intersección; contando más de 100 intersecciones. Luego, el porcentaje de raicillas colonizadas se determinó por la siguiente expresión:

$$\% \text{ CM} = \frac{\text{Número de segmentos colonizados}}{\text{Número total de segmentos}} \times 100$$

3.4.6. Materia Orgánica del Suelo (MOS) o Humus Bruto del Suelo:

En este caso se utilizaron las dos fracciones o tamizados de 43 a 125 μ y > 125 μ sin separar la fracción mayor de 500 μ . En cada tamizado se tomó una alícuota, se extrajeron las raicillas (en el tamizado mayor), se pesó 1 g aproximado de suelo y se colocó en horno muffle a 550° durante una hora; luego, fueron pesadas nuevamente y por diferencias de peso se estimó la cantidad de humus bruto que hay en cada alícuota, se extrapoló al peso del tamizado. La suma de los valores correspondientes a los dos tamizados permitió conocer el humus

bruto en 100 g de suelo. Los resultados se expresaron como humus bruto en g.dm³ de suelo.

3.4.7. Porcentaje de Pelos Radicales (PR):

En la misma muestra teñida de 3.4.4, al contar las intersecciones entre las raicillas y las líneas de la placa, se determinó también la presencia o ausencia de pelos radicales en esas raicillas, tratando de contar más de 100 segmentos de raicillas. Luego, el porcentaje de raicillas con pelos radicales se determinó por la siguiente expresión:

$$\% \text{ PR} = \frac{\text{Número de segmentos con pelos radicales}}{\text{Número total de segmentos}} \times 100$$

3.5. Caracterización de la comunidad de Glomales:

Mediante el conteo de esporas en placas de Doncaster bajo el estereoscópico a 50 X y a veces también mediante su extracción y montaje en láminas portaobjeto con PVL (Polivinil Lactoglicerina), se clasificaron las esporas por géneros (Tabla 1) y por especies o tipos de acuerdo a las claves taxonómicas disponibles para Glomales, tomando en cuenta sus características: tipo de unión hifal, grupos de paredes, contenido lipídico intacto y ornamentaciones (Walker 1992). Los resultados se expresaron como número de esporas por especie

o tipo para cada unidad de muestreo o dm^3 de suelo.

Tabla 1. CLASIFICACION TAXONOMICA DEL ORDEN GLOMALES
(Walker 1992).

ORDEN: *Glomales*

SUBORDEN: *Glomineae*

FAMILIA: *Glomaceae*

GENEROS: *Glomus*
Sclerocystis

FAMILIA: *Acaulosporaceae*

GENEROS: *Acaulospora*
Entrophospora

FAMILIA: *Gigasporaceae*

GENEROS: *Gigaspora*
Scutellospora

Para cada parcela se determinó tanto la riqueza como la abundancia y la frecuencia de cada especie y se calculó el número de especies dominantes, el número de especies muy dominantes, el índice de diversidad de Simpson y el índice de equitabilidad de Hill usando Log natural, como lo sugieren Furrázola *et al.* (1995).

3.6. Relación entre variables:

Para determinar algunas relaciones entre variables estudiadas se determinaron los coeficientes ME/ED, ME/FR y NTE/ME.

4. Análisis Estadísticos:

Para determinar cambios sucesionales y estacionales de las variables se calcularon ANOVAS de una y dos vías: Las variables estimadas en las cuatro parcelas y durante las dos épocas de muestreo se compararon mediante un análisis de varianza de dos vías mientras que las variables edáficas que se estimaron sólo en la época seca, se compararon mediante un análisis de varianza de una vía. Posteriormente, en los casos con diferencias significativas, se aplicó el test LSD (Sokal & Rohlf 1979). Se realizaron transformaciones de tipo Log X para las variables NTE, ME, OF, ME/FR y NTE/ME, Log (X+1) para ED, Da, CO, Nt, FR, MDS y ME/ED y Arcosen $\sqrt{X}/100$ para las variables % A, % L, % a, % HS, % PR, % CM y % DV.

Además se realizó un análisis multivariante (Análisis de Componentes Principales) (Gauch 1982) para interpretar la variabilidad del funcionamiento sucesional y estacional de las Micorrizas Arbusculares.

RESULTADOS

1. Análisis Físico - Químico del suelo

1.1. Composición textural:

En la Tabla 2 se observan los porcentajes promedios (n=3) de arena, arcilla y limo para las parcelas estudiadas.

Todas las parcelas presentaron suelos con altos porcentajes de arena (% a) (entre 54 - 67.47 %) en relación a los de limo y arcilla. Se detectaron diferencias significativas para el % a ($F= 14.250$, $P= 0.0014$, $gl= 3/8$) entre parcelas. A través del LSD, se evidenció que el % a fue mayor en la parcela de rosetal - arbustal y que difirió significativamente del de todas las demás parcelas; además, el % a de la parcela de 5 años en descanso difirió del de la de 12.

Tabla 2. COMPOSICION TEXTURAL DEL SUELO: PORCENTAJES DE ARCILLA (% A), LIMO (% L) Y ARENA (% a) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS EN SUCESSION Y PARA LA DE ROSETAL-ARBUSTAL EN LA EPOCA SECA (Marzo de 1993).

Parcelas	(%) A	(%) L	(%) a
P1	8.80	36.67c	54.53ab
P5	8.33	37.67c	54.00a
P12	8.67	31.47b	59.87b
Pr-a	6.67	25.87a	67.47c

Los porcentajes de limo (% L) se encontraron entre 25.87 - 37.67, sus valores más altos se localizaron en las parcelas de 1 y 5 años. Se detectaron diferencias significativas para % L ($F= 18.042$, $P= 0.006$, $gl= 3/8$) entre parcelas. A través del LSD, se evidenció que el % L de las parcelas de 1 y 5 años (las dominadas por *Rumex acetosella*) difirió significativamente del de las parcelas recuperadas, la de 12 años de descanso y la de rosetal - arbustal, los cuales a su vez difirieron entre sí.

Los porcentajes de arcilla no alcanzaron el 9.0 % en ninguna de las parcelas. No se detectaron diferencias significativas ($\alpha= 0.05$) del contenido de este elemento (% A) entre ningún par de parcelas.

1.2. Humedad del Suelo (% HS):

Los valores promedios ($n=3$) del % HS en las parcelas estudiadas se presentan en la Tabla 3, oscilaron entre 16.78 - 21.72 % para la época seca y 33.91 - 42.67 % para la época húmeda. No se detectaron diferencias significativas entre ningún par de parcelas ($\alpha=0.05$) y sólo se observaron diferencias significativas ($F_{p.o.c.a.} = 99.291$, $P= 0.0000$, $gl= 1/19$) entre la época seca y la húmeda.

1.3. Densidad aparente (Da):

Los valores promedio ($n=3$) de la Da del suelo se presentan

en la Tabla 3, oscilaron entre 0.80 y 0.98. No se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre ningún par de parcelas ni entre épocas.

Tabla 3. HUMEDAD Y DENSIDAD APARENTE DEL SUELO EN LAS PARCELAS DE 1, 5 y 12 AÑOS DE SUCESION Y DE ROSETAL-ARBUSTAL PARA LAS DOS EPOCAS MUESTREADAS (S=seca y H=húmeda).

Parcelas	% Humedad del Suelo		Da (g/ml)	
	S(a)	H(b)	H	S
P1	18.79	35.96	0.89	0.98
P5	20.41	33.91	0.80	0.95
P12	21.72	40.30	0.84	0.90
Pr-a	16.78	42.67	0.88	0.81

1.4. pH y Capacidad de Intercambio Catiónico (pH, CIC):

La Tabla 4 presenta los valores promedios ($n=3$) para las variables pH y cic de las parcelas estudiadas.

El valor más bajo de pH se registró para la parcela de un año de descanso y el valor más alto para la parcela de rosetal - arbustal. Se detectaron diferencias significativas para pH ($F= 9.228$, $P= 0.0056$, $gl= 3/8$) entre parcelas; a través de LSD se observó que la parcela de rosetal - arbustal difirió de las demás parcelas y la de 1 año en descanso difirió de la de 5.

Tabla 4. pH DEL SUELO Y CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO (cic) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS EN SUCESION Y PARA EL ROSETAL-ARBUSTAL EN LA EPOCA SECA (Marzo de 1993).

Parcelas	pH	cic
P1	4.85a	12.15
P5	5.23b	11.57
P12	5.02ab	13.03
Pr-a	5.62c	14.70

Los valores de cic reflejaron similitud entre parcelas y entre épocas sin registrarse diferencias significativas en estos dos factores ($\alpha=0.05$).

1.5. Fósforo soluble, carbono orgánico, nitrógeno total y relación carbono / nitrógeno (P, CO, Nt, C/N):

La Tabla 5 muestra los valores promedios (n=3) de estas cuatro variables en las parcelas estudiadas.

Los valores de carbono orgánico oscilaron entre 7.54 - 10.23 %, sin registrarse diferencias significativas para ningún par de parcelas comparado ($\alpha=0.05$).

Los valores para fósforo soluble estuvieron entre 5.00 hasta 57.67 ppm para la parcela de rosetal - arbustal y para la parcela de un año en recuperación, respectivamente. Se

registraron diferencias significativas ($F= 57.153$, $P< .0001$, $gl= 3/8$) entre parcelas; a través del test LSD tales diferencias fueron localizadas entre todos los pares de parcelas analizados.

Tabla 5. CARBONO ORGANICO (% CO), NITROGENO TOTAL (% Nt), FOSFORO SOLUBLE (ppm P) Y LA RELACION CARBONO-NITROGENO (C/N) EN LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS EN SUCESSION Y EN EL ROSETAL-ARBUSTAL PARA LA EPOCA SECA (Marzo de 1993).

Parcelas	(%) CO	(%) Nt	(ppm) P	C/N
P1	10.23	0.67b	57.67d	15.97
P5	8.22	0.56a	46.67c	14.53
P12	7.54	0.68b	22.67b	11.07
Pr-a	7.81	0.70b	5.00a	11.20

La variable nitrógeno total alcanzó valores entre 0.56 a 0.70 %, mostrando su menor valor en la parcela de 5 años en descanso (0.56 %). Se registraron diferencias significativas ($F= 6.191$, $P= 0.0176$, $gl= 3/8$) entre parcelas y, a través del test LSD, se detectó que la parcela de 5 años era diferente de las demás.

Para la relación C/N no se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre parcelas y se registraron valores promedios entre 11.07 a 15.97.

1.6. Potasio, Magnesio, Sodio y Calcio (K, Mg, Na, Ca):

Los valores promedios (n=3) para estas cuatro variables se presentan en la Tabla 6.

El contenido de potasio no reflejó diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre parcelas y los valores oscilaron entre 0.48 a 0.61 ppm.

Tabla 6. CONTENIDO DE POTASIO (K), MAGNESIO (Mg), SODIO (Na) Y CALCIO (Ca) EN PARTES POR MILLON (ppm) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESIÓN Y PARA LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LA EPOCA SECA (Marzo de 1993)

Parcelas	K (ppm)	Mg (ppm)	Na (ppm)	Ca (ppm)
P1	0.48	0.59a	0.11a	2.44a
P5	0.53	0.84b	0.13ab	2.69b
P12	0.61	1.08c	0.14b	2.70b
Pr-a	0.50	1.34d	0.18c	2.73b

Los valores promedios de contenido de magnesio oscilaron entre 0.59 ppm para la parcela de un año de descanso hasta 1.34 ppm para la parcela de rosetal - arbustal. Se registraron diferencias significativas ($F= 28.744$, $P= 0.0001$, $gl= 3/8$) entre parcelas; a través del test LSD, se evidenció que el contenido de Mg fue diferente entre todos y cada uno de los pares de parcelas analizados.

Los valores promedios ($n=3$) de contenido de sodio oscilaron entre 0.11 ppm para la parcela de un año en descanso hasta 0.18 ppm para la parcela de rosetal - arbustal. Se registraron diferencias significativas ($F= 24.972$, $P= 0.0002$, $gl= 3/8$) entre parcelas; a través del test LSD se evidenció que el contenido de sodio de la parcela de rosetal - arbustal fue diferente del de las otras parcelas y que el contenido de la parcela de un año de descanso difirió del de la de 12 años.

Los valores promedios del contenido de calcio oscilaron entre 2.44 ppm para la parcela de 1 año hasta 2.73 para la de rosetal - arbustal; registrándose diferencias significativas ($F= 8.023$, $P= 0.0085$, $gl= 3/8$) entre parcelas y a través del test LSD se evidenció que el contenido de Ca de la parcela de 1 año difirió significativamente del de las demás parcelas.

1.7. Ordenamiento de las variables edáficas y las unidades de muestreo:

La Figura 1 muestra el diagrama de ordenamiento producto del Análisis de Componentes Principales para las variables edáficas y las unidades de muestreo durante la época seca; el primer componente ($F1$) explica el 54.4 % de la variación total y el segundo explica el 16.72 %. Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono $P1$, $P5$ y $P12$ corresponden a parcelas con uno cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde al rosetal - arbustal.

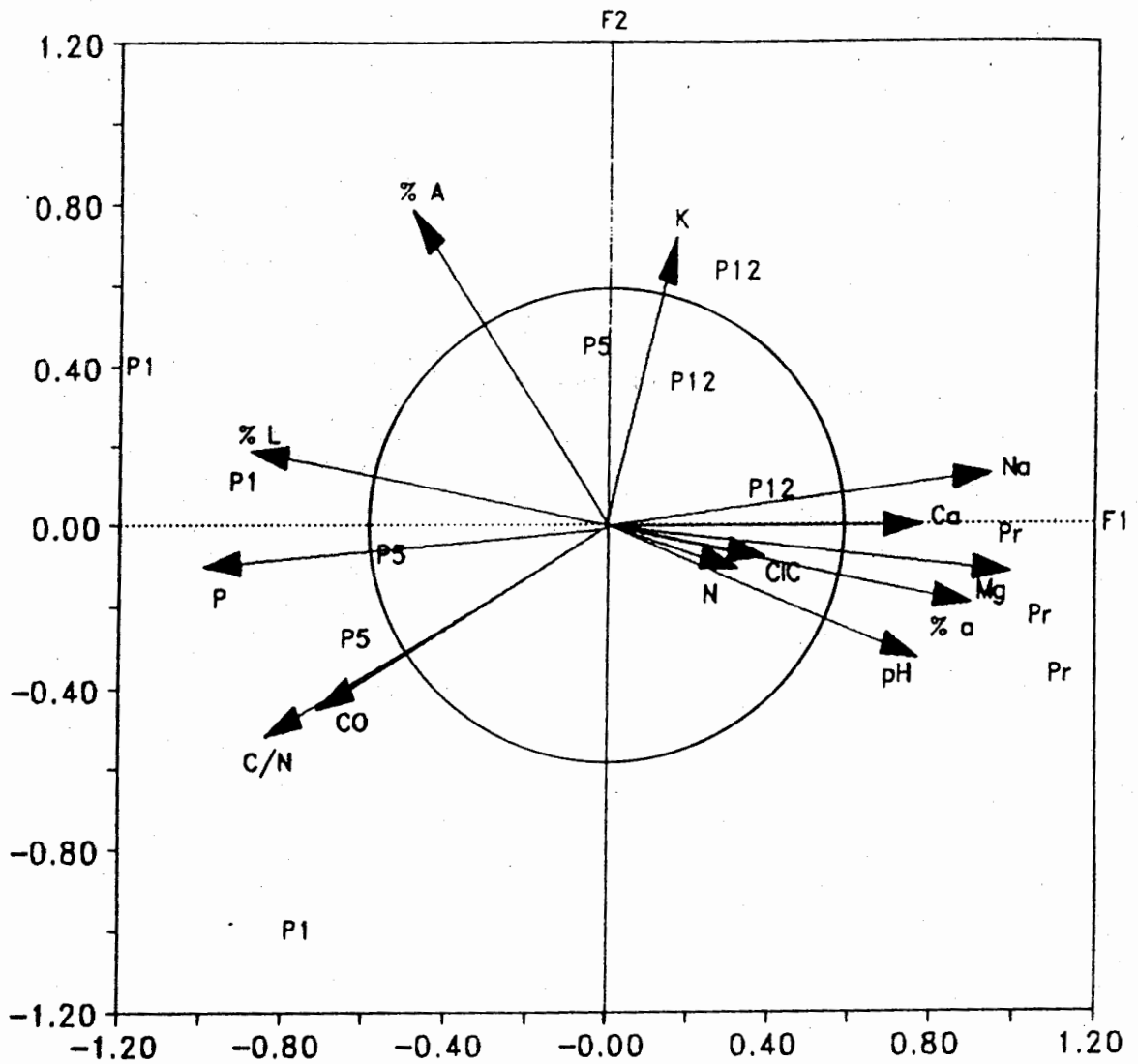


Fig. 1 Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las variables edáficas y las unidades de muestreo durante la época seca. El primer eje explica el 54.41 % de la variación total y el segundo el 16.72 % (total 71.13 %). Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5, y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde a la parcela de rosetal - arbustal.

Se observó la correlación positiva de las variables Na, Ca, % a, Mg y pH entre sí y con el primer eje, y a su vez se correlacionaron negativamente con las variables % L, P, C/N y CO mientras que las variables K y % A se correlacionaron positivamente entre sí y con el segundo eje.

Estos resultados sugieren la existencia de un gradiente de drenaje y un gradiente químico asociado a un gradiente sucesional en el primer eje del ordenamiento, mientras que el segundo eje del ordenamiento nos proporciona la heterogeneidad de las muestras dentro de cada parcela.

Hacia el lado derecho del diagrama, se ordenan las muestras provenientes de la parcela de rosetal - arbustal, las cuales tienden a ser más homogéneas en cuanto a los contenidos de arcilla y potasio, y hacia el lado izquierdo quedan las muestras que corresponden a la parcela que está iniciando la sucesión vegetal; la cual es más heterogénea en estos componentes.

2. Variables asociadas a la micorrización

2.1. Fitomasa de Raicillas (FR):

Los valores promedios para la variable fitomasa de raicillas cuantificada en las parcelas estudiadas se presentan en la Tabla 7. Estos valores oscilaron entre 0.68 a 3.12

gramos de raicillas por decímetro cúbico de suelo para la época seca y entre 0.89 a 2.17 g.dm⁻³ de suelo para la época húmeda. No se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) de la fitomasa de raicillas entre parcelas ni entre épocas.

Tabla 7. PORCENTAJE DE PELOS RADICALES (PR), FITOMASA DE RAICILLAS (FR) Y MATERIA ORGANICA DEL SUELO (MOS) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESION Y PARA LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS MUESTREADAS (S=Seca y H=Húmeda).

Parcelas	Epoca	PR (%)	FR (g.dm ⁻³)	MOS (g.dm ⁻³)
P1	S	30.00b	1.44	48.03
	H	25.33b	0.89	49.95
P5	S	16.00ab	0.68	50.29
	H	21.33ab	2.17	51.30
P12	S	14.00a	2.16	39.01
	H	16.00a	1.84	56.61
Pr-a	S	18.00a	3.12	42.26
	H	5.33a	1.89	95.44

2.2. Porcentaje de pelos radicales (PR):

Los valores promedios para la variable pelos radicales que representa la proporción de raicillas con pelos radicales, se presentan en la Tabla 7. Estos valores oscilaron entre 25.33 - 30.00 % para la parcela que está iniciando la sucesión vegetal y entre 5.33 - 18 % para la parcela de rosetal - arbustal. No se detectó variación significativa entre épocas y sólo se detectó diferencias significativas entre parcelas ($F= 5.923$, $P=0.0050$, $gl= 3/19$). A través del test LSD se evidenció que la

parcela de 1 año en descanso difirió de la parcela de 12 años en descanso y de la parcela de rosetal - arbustal.

2.3. Materia orgánica del suelo o humus bruto (MOS):

Los valores promedios para la fracción de materia orgánica del suelo, comprendida entre 0.043 - 2.000 mm, oscilaron entre 39.01 - 95.44 g.dm⁻³ de suelo (Tabla 7). Estos valores no presentaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre ningún par de parcelas analizadas ni entre épocas.

3. Ensayo del Número Más Probable (MPN)

Según este ensayo todas las parcelas presentaron alta densidad de propágulos ya que para todas las parcelas, las cinco réplicas de cada uno de los siete niveles de dilución resultaron con colonización y no fue posible cuantificar la cantidad de propágulos debido, a que no se logró agotar las estructuras fúngicas, que actuaron como fuente de inóculo en el suelo, en las últimas diluciones.

4. Componentes Micorrízicos

4.1. Micomasa de Micelio Extramático (ME):

Los valores promedios (n=3) para este componente de la simbiosis que representa la biomasa de hifas que se desarrollan

en el suelo se presentan en la Tabla 8. Estos valores fueron mayores en las parcelas de etapas serales iniciales, encontrándose valores promedios desde 45.50 hasta 78.99 mg.dm^{-3} para la parcela de 1 año en descanso y 61.51 y 64.83 mg.dm^{-3} para la parcela de 5 años. La parcela de 12 años de descanso y la de rosetal - arbustal mostraron valores promedios entre 19.14 y 39.22 mg.dm^{-3} .

Para esta variable no se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre las épocas y sólo se detectaron diferencias significativas entre las parcelas ($F=4.016$, $P=0.0227$, $gl=3/19$). A través del test LSD, se encontró que las parcelas de 1 y 5 años de sucesión diferían de las parcelas de 12 años de sucesión y la de rosetal - arbustal.

Tabla 8. COMPONENTES MICORRIZICOS: NUMERO TOTAL DE ESPORAS (NTE), MICOMASA DE MICELIO EXTRAMATRICO (ME) Y MICOMASA DE ENDOFITO (ED) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESION VEGETAL Y PARA LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS MUESTREADAS (S=Seca y H=Húmeda).

Parcelas	Epoca	NTE (No. dm^{-3})	ME (mg.dm^{-3})	ED (mg.dm^{-3})
P1	S	3289b	78.99b	14.19a
	H	1400b	45.50b	13.30a
P5	S	920a	64.83b	14.74a
	H	1021a	61.51b	7.28a
P12	S	4881c	39.22a	136.57b
	H	7090c	22.90a	174.05b
Pr-a	S	7018c	36.81a	198.92b
	H	9399c	19.14a	170.56b

4.2. Número Total de Esporas (NTE):

Los valores promedios para el número total de esporas se presentan en la Tabla 8. Se estimaron valores entre 920 y 9399 esporas.dm⁻³ de suelo; presentándose los mayores valores en las parcelas de etapas avanzadas de la sucesión vegetal.

Esta variable no presentó diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre épocas, presentándose entre parcelas ($F=20.970$, $P < .0001$, $gl=3/19$). A través del test LSD se observó que las parcelas de 1 y 5 años en descanso difirieron entre sí y en relación a las parcelas recuperadas.

4.3. Micomasa de Endófito (ED):

La Tabla 8 presenta los valores promedios correspondientes a la variable biomasa fúngica en el interior de las raíces, expresada como mg de endófito en cada monolito de suelo. Los valores promedios estimados oscilaron entre 7.28 y 14.74 mg de micomasa por decímetro cúbico de suelo para las parcelas jóvenes y entre 136 a 198 mg.dm⁻³ de suelo para las parcelas recuperadas. No se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre épocas, pero sí entre parcelas ($F=12.345$, $P=0.0001$, $gl=3/19$). A través del test LSD, se observó que las parcelas recuperadas difirieron de las parcelas de 1 y 5 años en descanso en el contenido de ED.

4.4. Porcentaje de Colonización (CM):

Esta variable representa la proporción de raicillas que presentan colonización sin tomar en cuenta la intensidad de la misma. Los valores promedios ($n=3$) para esta variable se presentan en la Tabla 9, oscilando entre 18.71 y 28.73 % para las parcelas en etapas iniciales de la sucesión vegetal y 59.50 a 73.39 % para las parcelas recuperadas.

No se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre épocas; mientras que entre parcelas sí ($F=22.500$, $P < .0001$, $gl=3/19$). A través del test LSD se mostró que las parcelas de 1 y 5 años de descanso difirieron de las parcelas recuperadas.

4.5. Porcentaje de densidad Visual (DV):

Esta variable representa una estimación visual de la proporción volumétrica mas o menos real que ocupa el endófito en la raicilla. Los valores promedios ($n=3$) se presentan en la Tabla 9, oscilaron entre 0.66 y 1.28 % para las parcelas con 1 y 5 años de descanso y 5.63 a 7.87 % para las parcelas recuperadas.

No se detectaron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre épocas pero sí entre parcelas ($F=14.228$, $P < .0001$, $gl=3/19$). Utilizando el test LSD, se observó que las parcelas de 1 y 5 años de descanso fueron diferentes de las demás.

4.6. Ocupación Fúngica (OF):

La ocupación fúngica estima la cantidad de biomasa fúngica por fitomasa de raicillas colonizadas. Los valores promedios para esta variable se presentan en la Tabla 9. En las parcelas recuperadas se registraron los valores mayores de ocupación fúngica los cuales oscilaron entre 90.35 y 127.20 mg de endófito por cada g de raicillas colonizadas; mientras que en las parcelas que se encuentran en etapas iniciales de la sucesión se registraron valores entre 26.49 y 40.62 mg de endófito por cada g de raicillas colonizadas.

Tabla 9. PORCENTAJE DE COLONIZACION (CM), PORCENTAJE DE DENSIDAD VISUAL (DV) Y OCUPACION FUNGICA (OF) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE DESCANSO Y LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS MUESTREADAS (S=Seca y H=Húmeda).

Parcelas	Epoca	CM (%)	DV (%)	OF (mg.g ⁻¹)
P1	S	18.71a	0.70a	36.71a
	H	28.73a	1.28a	40.62a
P5	S	19.74a	1.17a	32.13a
	H	23.02a	0.66a	26.49a
P12	S	63.69b	5.63b	90.35b
	H	59.50b	7.16b	119.48b
Pr-a	S	62.18b	7.87b	127.20b
	H	73.39b	7.25b	95.44b

No se detectaron diferencias significativas entre épocas pero sí entre parcelas ($F=7.622$, $P=0.0015$, $gl=3/19$). A través del Test LSD, las parcelas en etapas iniciales (Parcelas de 1 y

5 años en descanso) mostraron ser diferentes de las parcelas recuperadas (Parcelas de 12 años en descanso y parcela de rosetal - arbustal).

5. Relaciones entre Variables

5.1. Micomasa de micelio externo por micomasa de endófito (ME/ED):

Los valores promedios ($n=3$) para esta relación se presentan en la Tabla 10. Existe cierta desproporcionalidad en esta relación para las parcelas de 1 y 5 años en sucesión dada por la abundante micomasa de micelio extramático acompañada de un componente endófito relativamente bajo en comparación con las otras dos parcelas y los valores están entre 9.14 a 251.30 mg de micelio externo por cada mg de endófito; mientras que la parcela de 12 años en descanso y la de rosetal - arbustal presentaron valores menores que 1; entre 0.20 a 0.56 mg de micelio externo por cada mg de endófito.

No se detectó diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre épocas para esta relación y las diferencias se presentaron entre parcelas ($F=8.767$, $P=0.0007$, $gl=3/19$). El Test LSD evidenció que las parcelas recuperadas (12 años y rosetal - arbustal) son diferentes de las parcelas de 1 y 5 años de sucesión.

5.2. Micomasa de micelio externo por fitomasa de raicillas (ME/FR):

La Tabla 10 muestra los valores promedios (n=3) correspondientes a esta variable y se registraron valores entre 13.15 y 20.64 mg de micelio externo por cada g de raicillas para las parcelas recuperadas y entre 60.33 y 149.83 mg de micelio externo por cada g de raicillas para las parcelas que están iniciando la sucesión.

Sólo se detectaron diferencias significativas entre parcelas (F=6.512, P=0.0032, gl=3/19) y el test LSD permitió evidenciar que las parcelas recuperadas, las cuales presentaron los valores mas bajos para esta variable, difirieron significativamente de las parcelas que están iniciando la recuperación.

Tabla 10. RELACION ENTRE MICELIO EXTERNO / ENDOFITO (ME/ED), MICELIO EXTERNO / RAICILLAS (ME/FR) Y NUMERO TOTAL DE ESPORAS / MICELIO EXTERNO (NTE/ME) PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESION VEGETAL Y LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS MUESTREADAS (S=Seca y H=Húmeda).

Parcelas	Epoca	ME/ED (1:1)	ME/FR (mg.g ⁻¹)	NTE/ME (No.mg ⁻¹)
P1	S	21.65b	60.33b	59a
	H	17.40b	134.02b	32a
P5	S	251.30b	149.83b	22a
	H	9.14b	74.88b	18a
P12	S	0.56a	20.64a	156b
	H	0.25a	13.15a	386b
Pr-a	S	0.20a	13.39a	257b
	H	0.34a	15.19a	543b

5.3. Número total de esporas por micomasa de micelio externo (NTE/ME):

Los valores promedios ($n=3$) se presentan en la Tabla 10. Se registraron valores promedios para esta variable entre 18 y 59 esporas por cada mg de micelio externo para las parcelas que están iniciando la sucesión y para las parcelas recuperadas se registraron valores promedios entre 156 y 543 esporas por cada mg de micelio externo.

Sólo se observó diferencias significativas entre las parcelas ($F=19.034$, $P < .0001$, $gl=3/19$) y el test LSD evidenció que las parcelas que están iniciando la sucesión difirieron significativamente de las parcelas recuperadas las cuales presentaron los mayores valores para esta relación y los mismos están dados, en su mayor parte, por el abundante número de esporas que presentan estas parcelas.

6. Ordenamiento de la actividad micorrízica y las unidades de muestreo

La Fig. 2 muestra el diagrama de ordenamiento producto del Análisis de Componentes Principales para las variables micorrízicas y las unidades de muestreos durante las dos épocas muestreadas. El primer componente explica el 57.06 % de la variación total y el segundo el 12.72 %. Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de

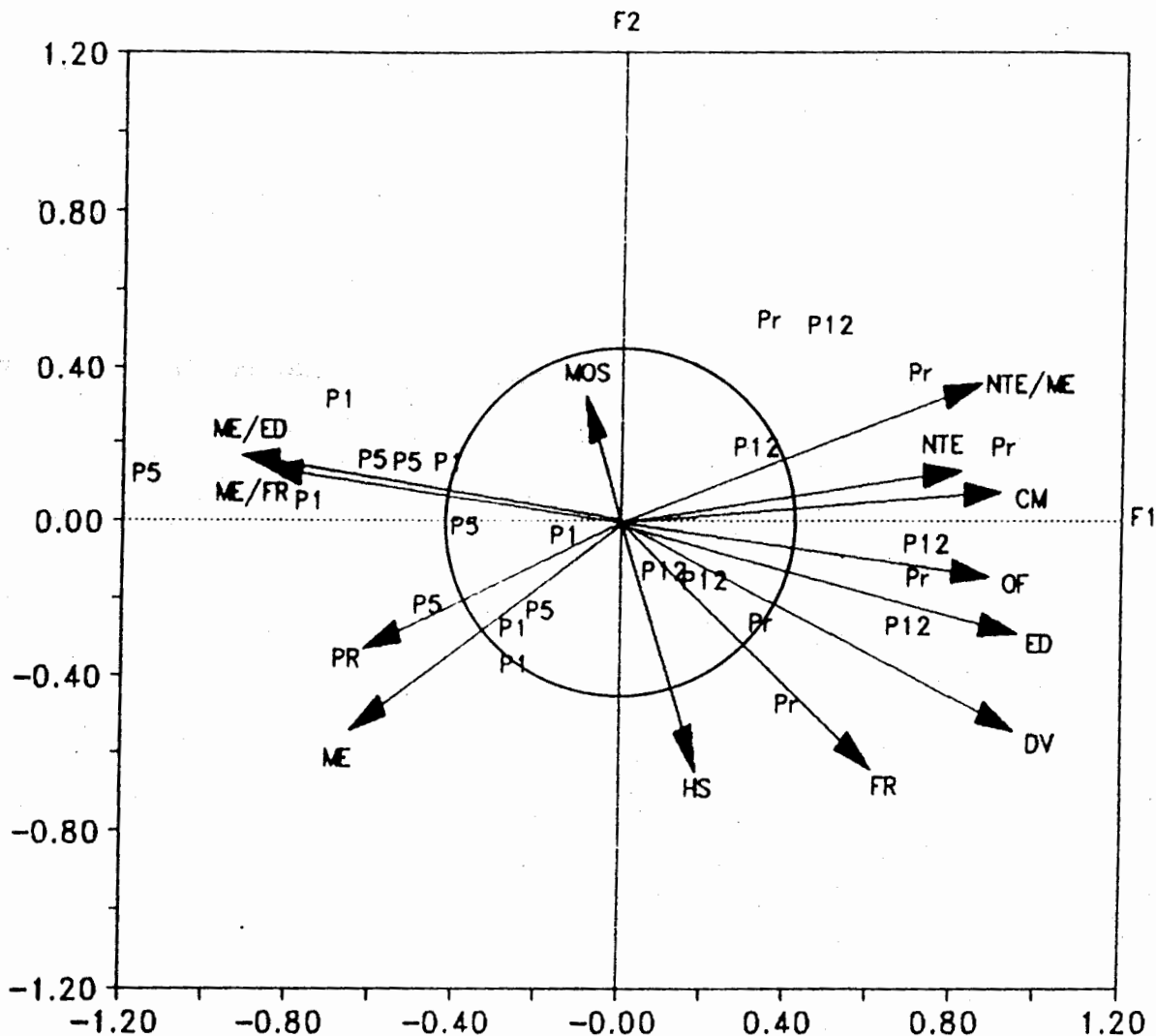


Fig. 2. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de la actividad micorrízica y las unidades de muestreo agrupando los datos de las dos épocas. El primer eje explica el 57.06 % de la variación total y el segundo el 12.72 % (total 69.78). Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5, y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde a la parcela de rosetal - arbustal.

abandono P1, P5 y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde al rosetal - arbustal.

En el primer componente se correlacionaron las variables NTE/ME, NTE, CM, OF, ED y DV, las cuales están implicadas en la producción de esporas y de micomasa en el interior de las raíces. Estas variables se correlacionan entre sí y con el eje y a su vez, están correlacionadas negativamente con las variables ME/ED, ME/FR, PR y ME; estas últimas están implicadas en la captación de nutrientes (micomasa de micelio en el suelo y pelos radicales). Por el contrario, la variable humedad del suelo no presenta relación con el primer eje.

Además, el primer componente muestra una separación de las muestras; en donde las muestras que corresponden a las parcelas recuperadas (parcelas de doce años y de rosetal - arbustal) se agrupan hacia el lado derecho del ordenamiento y las muestras de las parcelas en recuperación (parcelas de 1 y 5 años de sucesión) se agrupan hacia el lado izquierdo del plano.

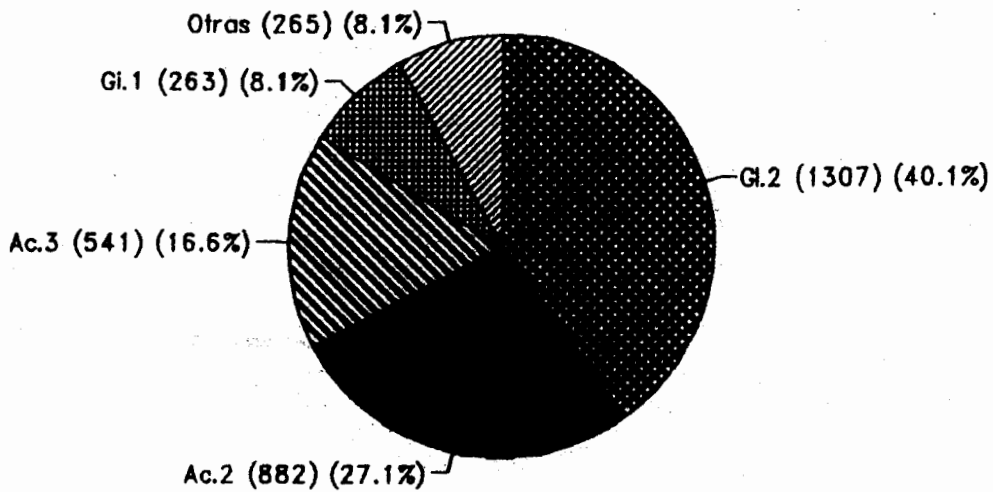
7. Diversidad de Glomales en las parcelas estudiadas

7.1. Distribución cuantitativa del número de esporas de las especies de Glomales:

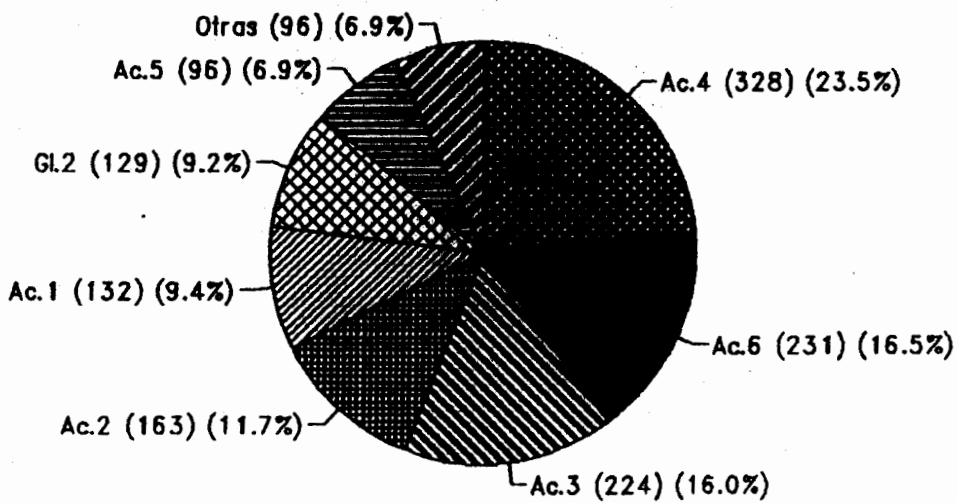
Una comparación de la abundancia y la frecuencia del

número de esporas de las diferentes especies de Glomales se presenta en las figs. 3, 4, 5 y 6. Se observa el promedio ($n=3$) del número de esporas. dm^{-3} de suelo y la frecuencia de esporas de las especies de Glomales en las parcelas de 1, 5 y 12 años de sucesión vegetal y en la de rosetal - arbustal. La abundancia de las especies se caracterizó de la siguiente manera: con número de esporas $\geq 20\%$ son consideradas como especies muy abundantes, $< 20\%$ y $\geq 5\%$ son consideradas como especies abundantes y $< 5\%$ son consideradas como especies marginales o escasas (Furrázola et al. 1995).

El número total de esporas (Tabla 8) incrementó significativamente con el avance de la sucesión ($F=20.970$, $P<.001$, $gl=3/19$) lo cual se debió a un incremento de las esporas del Género *Glomus*, no obstante el número de esporas del Género *Acaulospora* mantiene densidades similares. En las parcelas dominadas por *Rumex acetosella* son las especies de *Acaulospora* las que presentaron mayor número de esporas mientras que en las parcelas dominadas por *Espeletia shultzii* e *Hypericum laricifolium*, son las especies de *Glomus* las que presentaron las densidades de esporas mayores, y no se detectó un patrón estacional (época seca - época húmeda) en la distribución del número total de esporas ($\alpha=0.05$). Se realizó ANOVA de dos VIAS para determinar variación estacional y sucesional en el número de esporas de las especies presentes para lo cual los datos se transformaron a Log (X+1).

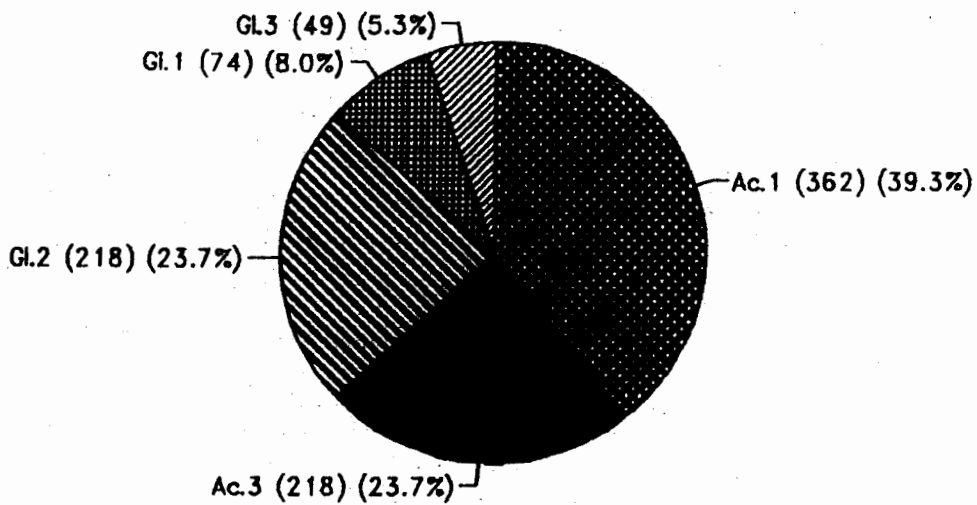


Epoca Seca

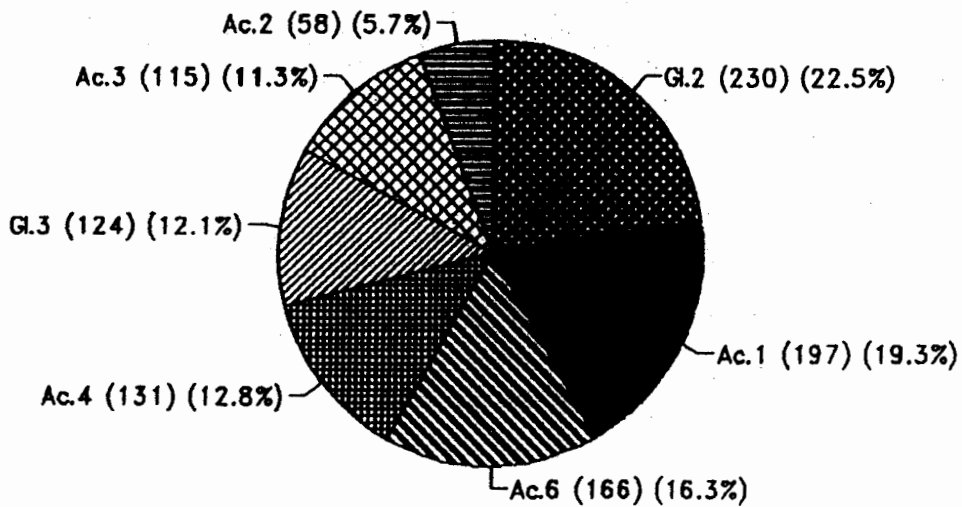


Epoca Húmeda

Fig. 3. Número de esporas. dm^{-3} de suelo por especie para la parcela de un año en sucesión vegetal durante las dos épocas muestreadas. Las especies se designan como: Gl.2= *Glomus* sp. 2, Ac.1, Ac.2, Ac.3, Ac.4, Ac.5 y Ac.6= *Acaulospora* sps., Gl.1= *Gigaspora* sp. 1 y Otras= especies con porcentajes menores que cinco. n=3.



Epoca Seca



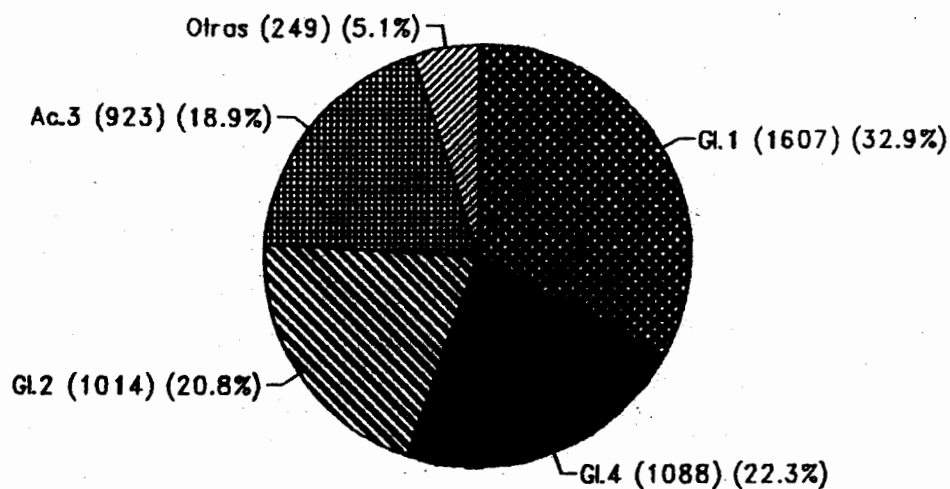
Epoca Húmeda

Fig. 4. Número de esporas. dm^{-3} de suelo por especie para la parcela de cinco años en sucesión vegetal durante las dos épocas muestreadas. Las especies se designan como: Gl.2 y Gl.3= *Glomus* sps., Ac.1, Ac.2, Ac.3, Ac.4, y Ac.6= *Acaulospora* sps., Gl.1= *Gigaspora* sp. y Otras= especies con porcentajes menores que cinco. n=3.

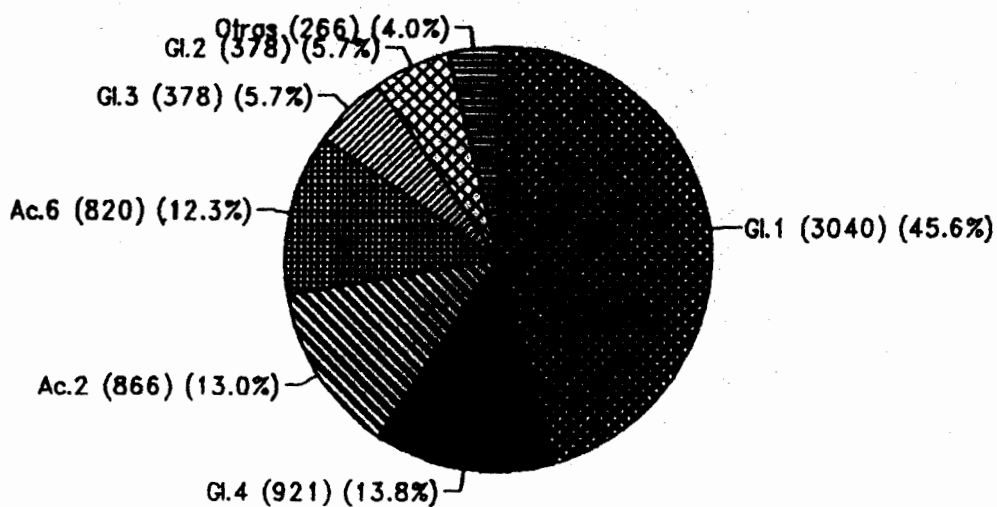
La Fig. 3 muestra la abundancia y la frecuencia del número de esporas para las especies de Glomales cuantificadas en la parcela de un año en sucesión vegetal durante las dos épocas muestreadas. En esta parcela, en la época seca se encontraron 4 especies abundantes: *Glomus* sp. 2, *Acaulospora* sp. 2, *Acaulospora* sp. 3 y *Gigaspora* sp. 1 y durante la húmeda 7 (*Acaulospora* 4, *Acaulospora* 6, *Acaulospora* 3, *Acaulospora* 2, *Acaulospora* 1, *Glomus* 2, *Acaulospora* 5).

La Fig. 4 muestra la abundancia y la frecuencia del número de esporas para las especies de Glomales cuantificadas en la parcela de cinco años de sucesión durante las dos épocas muestreadas. En la época seca se presentaron 5 especies (*Acaulospora* 1, *Acaulospora* 3, *Glomus* 2, *Gigaspora* 1 y *Glomus* 3) y en la húmeda 7 (*Glomus* 2, *Acaulospora* 1, *Acaulospora* 6, *Acaulospora* 4, *Glomus* 3, *Acaulospora* 3 y *Acaulospora* 2). Se observó que las especies *Acaulospora* 1, *Acaulospora* 3, *Glomus* 2 y *Glomus* 3, presentes en ambas épocas, conservaron la abundancia del número de esporas en las mismas.

La Fig. 5 muestra la abundancia y la frecuencia de esporas para las especies de Glomales cuantificadas en la parcela de doce años en sucesión. En esta parcela las poblaciones de Glomales se encontraron representadas en la época seca por cuatro especies abundantes (*Glomus* 1, *Glomus* 4, *Glomus* 2 y *Acaulospora* 3) y en la húmeda por seis (*Glomus* 1, *Glomus* 4, *Acaulospora* 2, *Acaulospora* 6, *Glomus* 3 y *Glomus* 2).

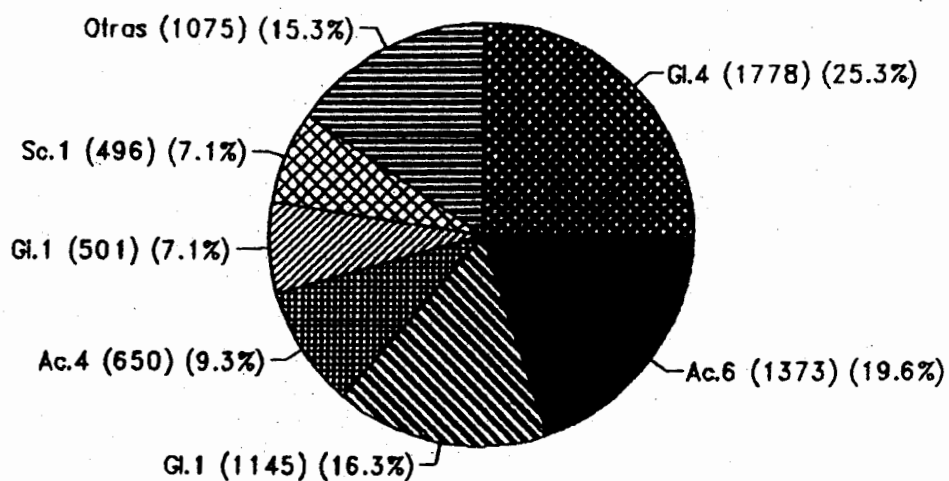


Epoca Seca

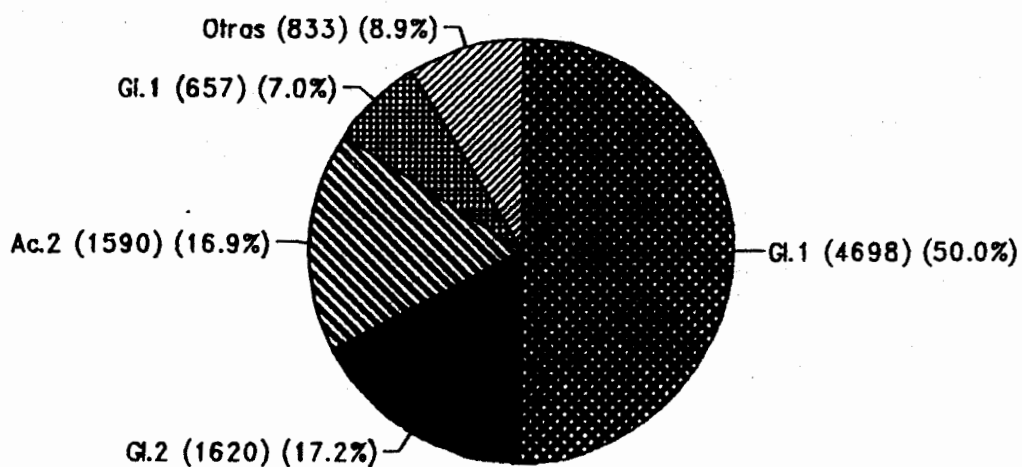


Epoca Húmeda

Fig. 5. Número de esporas.dm⁻³ de suelo por especie para la parcela de doce años en sucesión vegetal durante las dos épocas muestreadas. Las especies se designan como: Gl.1, Gl.2, Gl.3 y Gl.4= *Glomus sps.*, Ac.2, Ac.3 y Ac.6= *Acaulospora sps.* y Otras= especies con porcentajes menores que cinco. n=3.



Epoca Seca



Epoca Húmeda

Fig. 6. Número de esporas.dm⁻³ de suelo por especie en la parcela de rosetal-arbustal durante las dos épocas muestreadas. Las especies de designan como: Gl.1, Gl.2 y Gl.4= *Glomus* sps., Ac.2, Ac.4 y Ac.6= *Acaulospora* sps., Gl.1= *Gigaspora* sp., Sc.1= *Scutellospora* sp. 1 y Otras= especies con porcentajes menores que cinco. n=3.

La Fig. 6 muestra la abundancia y la frecuencia de las esporas de las especies de Glomales cuantificadas para la parcela de rosetal - arbustal. En esta parcela durante la época seca se presentaron seis especies abundantes (*Glomus* 4, *Acaulospora* 6, *Glomus* 1, *Acaulospora* 4, *Gigaspora* 1 y *Scutellospora* 1) y cuatro en la húmeda (*Glomus* 1, *Glomus* 2, *Acaulospora* 2 y *Gigaspora* 1).

Entre las parcelas no hay diferencias significativas ($\alpha=0.05$) con relación a la densidad de esporas de cada especie mientras que entre épocas sólo la densidad de esporas de la especie *Acaulospora* 2 presentó diferencias significativas ($F=3.600$, $P=0.058$, $gl=1/19$).

7.2. Distribución cualitativa de las especies abundantes (densidad de esporas $\geq 5\%$) de Glomales:

En las parcelas en etapas sucesionales el número de especies abundantes incrementó en la época húmeda mientras que en el rosetal - arbustal disminuyó (tabla 12).

Con relación a las especies comunes (tabla 11), la parcela de 1 y 5 años de sucesión (ambas dominadas por *Rumex acetosella*) en la época seca presentaron en común tres de las especies abundantes (*Acaulospora* 3, *Glomus* 2 y *Gigaspora* 1) y en la húmeda seis (*Glomus* 2, *Acaulospora* 1, *Acaulospora* 6, *Acaulospora* 4, *Acaulospora* 3 y *Acaulospora* 2).

El número de especies abundantes comunes entre la parcela de doce años y la de rosetal - arbustal durante la época seca fue de dos especies (*Glomus* 1 y *Glomus* 4) y en la húmeda ascendió a tres (*Acaulospora* 2, *Glomus* 1 y *Glomus* 2).

Tabla 11. PRESENCIA / AUSENCIA DE ESPORAS DE LAS ESPECIES MAS ABUNDANTES DE GLOMALES EN LAS PARCELAS DE 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESION Y EN LA DE ROSETAL-ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS DE MUESTREO (S=seca y H=Húmeda).

Especies	Parcela 1 a.		Parcela 5 a.		Parcela 12 a.		Parcela r-a	
	S	H	S	H	S	H	S	H
<i>Acaulospora</i> 1		*	**	*				
<i>Acaulospora</i> 2	**	*		*		*		*
<i>Acaulospora</i> 3	*	*	**	*	*			
<i>Acaulospora</i> 4		**		*			*	
<i>Acaulospora</i> 5		*						
<i>Acaulospora</i> 6		*		*		*	*	
<i>Glomus</i> 1					**	**	*	**
<i>Glomus</i> 2	**	*	**	**	**	*		*
<i>Glomus</i> 3			*	*		*		
<i>Glomus</i> 4					**	*	**	
<i>Scutellospora</i> 1							*	
<i>Gigaspora</i> 1	*		*				*	*

* especie abundante (promedio de esporas $\geq 5\%$ hasta 20% del total).

** especie muy abundante (promedio de esporas $> 20\%$ del total).

7.3. Diversidad:

Se contaron esporas de 12 especies pertenecientes a las tres familias del orden Glomales y con los valores promedios de las tres réplicas se realizaron los cálculos de diversidad. La Tabla 12 presenta los valores para el número total de especies,

las especies abundantes, las especies muy abundantes, el índice de diversidad de Simpson y el índice de equitabilidad de Hill.

Tabla 12. DATOS SOBRE DIVERSIDAD DE GLOMALES PARA LAS PARCELAS CON 1, 5 Y 12 AÑOS DE SUCESION VEGETAL Y PARA LA DE ROSETAL - ARBUSTAL DURANTE LAS DOS EPOCAS DE MUESTREO (S=seca y H=húmeda).

Parcelas	Epocas	N0	N1	N2	Hill	Simpson
P1	S	9	4.83	3.77	0.72	0.27
	H	9	7.65	6.84	0.88	0.15
P5	S	5	4.09	1.12	0.04	0.89
	H	7	6.53	6.19	0.94	0.16
P12	S	8	4.78	4.21	0.85	0.24
	H	10	5.52	4.08	0.90	0.25
Pr-a	S	11	8.02	6.53	0.79	0.15
	H	8	4.32	3.17	0.65	0.32

N0= número total de especies; N1= número aparente de especies abundantes; N2= número aparente de especies muy abundantes; Simpson= Índice de Diversidad General de Simpson; y, Hill= Índice de Equitabilidad de Hill. Los cálculos se realizaron para cada parcela y para cada época de acuerdo a las fórmulas utilizadas por Furrzola *et al.* (1994).

El índice de diversidad de Simpson osciló entre 0.15 y 0.89 y los valores más bajos se observaron en las parcelas de 1 y 5 años de sucesión vegetal en la época húmeda y en las parcelas de 12 años y de rosetal - arbustal en la época seca, contrariamente los valores de mayor concentración se observaron en las parcelas de 1 y 5 años en la época seca y en las otras dos parcelas en la época húmeda. El mayor valor se observó en la parcela de cinco años en sucesión la cual, presenta la máxima concentración de esporas en pocas especies.

El índice de equitabilidad de Hill osciló entre 0.04 y 0.90. A excepción de la parcela de 5 años durante la época seca, la cual presentó el valor mas bajo de equitabilidad, este índice presentó cierta homogeneidad en las parcelas, presentando valores cercanos a uno que representan la máxima equitabilidad en la cual el número de especies abundantes y muy abundantes se aproximan al número total de especies.

7.4. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de las propiedades del suelo:

La Fig. 7 muestra el diagrama de ordenamiento producto del Análisis de Componentes Principales para las especies y las variables edáficas durante la época seca. El primer componente explica el 35.26 % de la variación total y el segundo el 18.19 %. Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5 y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde al rosetal - arbustal.

Se puede observar que *Acaulospora* sp. 3 y *Glomus* sp. 2 están correlacionadas con las variables limo y fósforo soluble en las parcelas que están en sucesión mientras que *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 6, *Glomus* sp. 1, *Scutellospora* sp. 1, *Gigaspora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 4 están correlacionadas con las variables % arena, sodio y magnesio en la parcela de rosetal - arbustal.

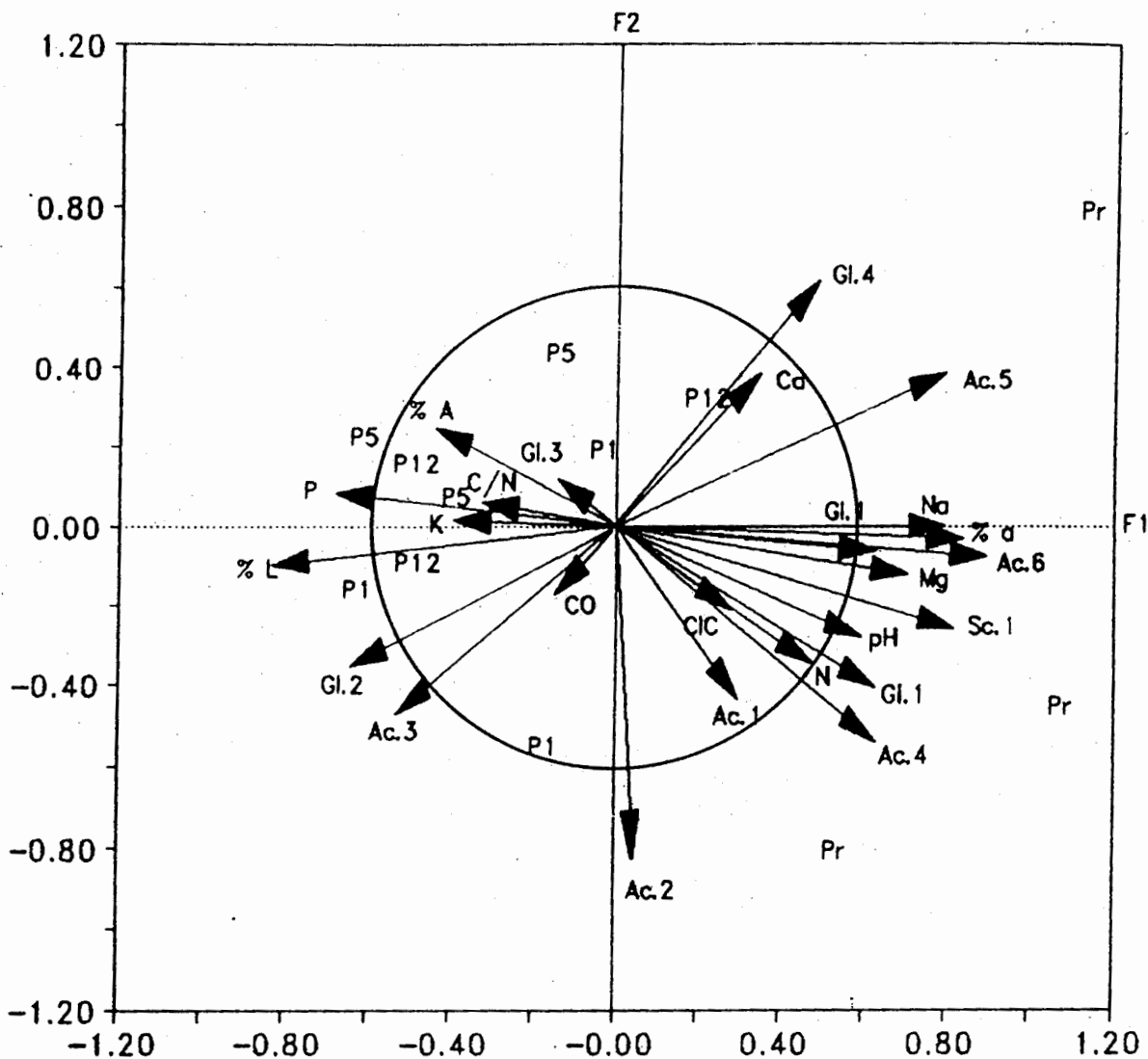


Fig. 7. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de las propiedades del suelo durante la época seca. El primer eje explica el 35.26 % de la variación total y el segundo el 18.19 % (total 53.45 %). Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5, y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde a la parcela de rosetal - arbustal.

7.5. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de la actividad micorrizica:

La Fig 8 muestra el diagrama de ordenamiento producto del Análisis de Componentes Principales para las especies de Glomales y las variables micorrizicas durante la época seca. El primer componente explica el 35.26 % de la variación total y el segundo el 18.19 %. Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5 y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde al rosetal - arbustal.

Se observa que *Glomus* sp. 2 y *Acaulospora* sp. 3 son muy abundantes en las parcelas en recuperación y están asociadas a sitios en los cuales la micomasa de micelio externo por fitomasa de raicillas y por micomasa de endófito es bastante significativa, lo contrario sucede en la parcela con vegetación natural (rosetal - arbustal) en la cual son abundantes las especies *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 6, *Glomus* sp. 1, *Scutellospora* sp. 1, *Gigaspora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 4; las cuales están relacionadas con la producción de esporas, la colonización y el endófito.

La Fig. 9 muestra el diagrama de ordenamiento de las especies de Glomales y las variables micorrizógenas para la época húmeda. El primer componente explica el 27.92 % de la variación total y el segundo el 23.66 %.

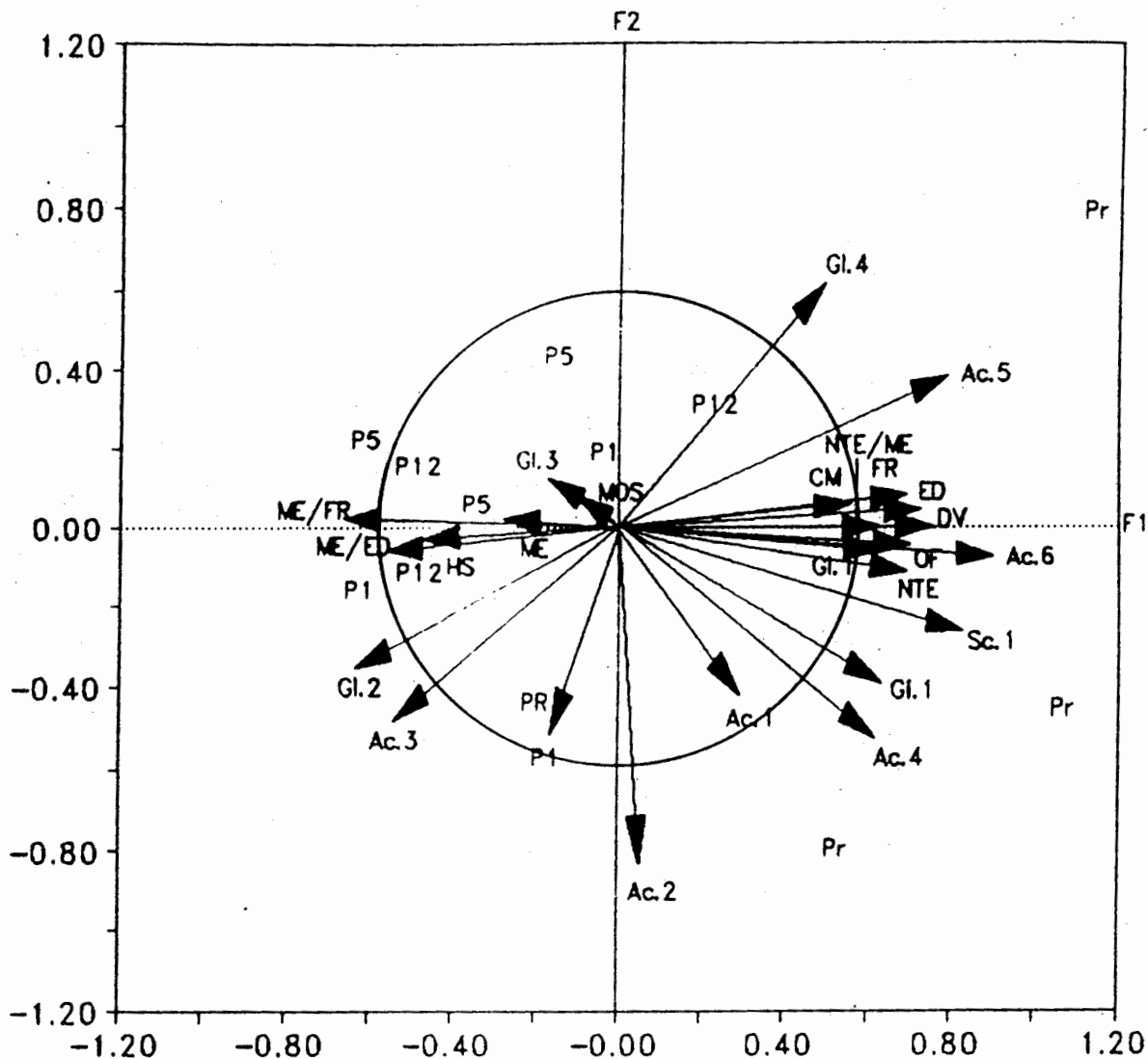


Fig. 8. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de la actividad micorrizica durante la época seca. El primer eje explica el 35.26 % de la variación total y el segundo el 18.19 % (total 53.45 %). Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5, y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde a la parcela de rosetal - arbustal.

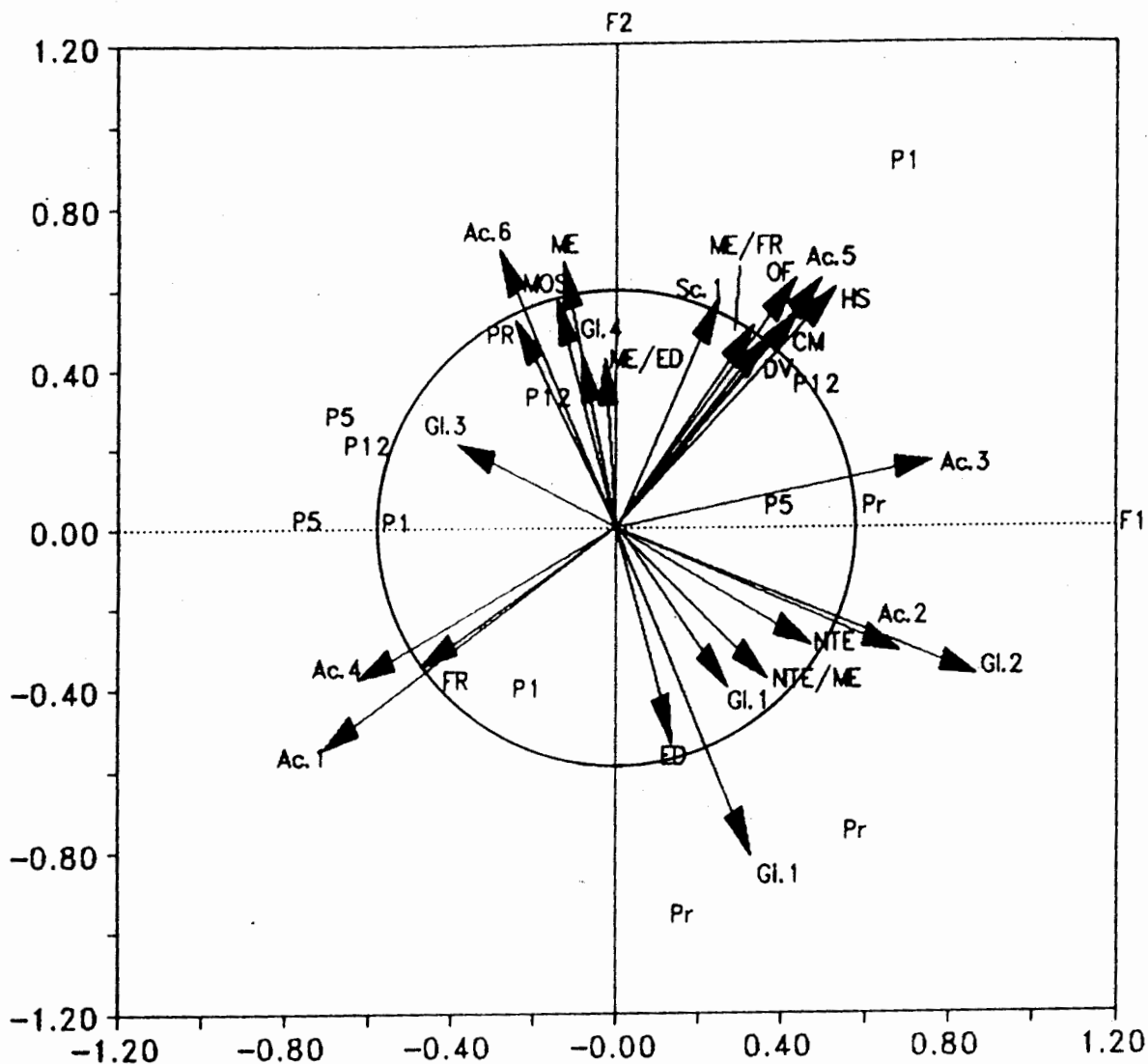


Fig. 9. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las especies de Glomales en función de la actividad micorrízica durante la época húmeda. El primer eje explica el 27.92 % de la variación total y el segundo el 23.66 % (total 51.58). Las muestras de las parcelas siguen una secuencia que de acuerdo a los años de abandono P1, P5, y P12 corresponden a parcelas con uno, cinco y doce años en sucesión vegetal y Pr corresponde a la parcela de rosetal - arbustal.

Se observa claramente que *Acaulospora* sp. 6 está correlacionada positivamente con la micomasa fúngica externa mientras que *Scutellospora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 5 se correlacionan positivamente con la micomasa fúngica interna. Para las demás especies no se observa una tendencia definida en cuanto a su asociación con la actividad micorrízica ya que los resultados no son significativos.

DISCUSION

1. Suelos

La tendencia mostrada en cuanto a la composición física, química y textural del suelo (Tablas 2, 3, 4 y 5) sugieren que las condiciones edáficas de las parcelas estudiadas son típicas de los suelos de páramo. Los suelos son franco - arenosos con pH de fuerte a moderadamente ácido, muy alto contenido de carbono orgánico y nitrógeno total, con optima a alta relación C/N, moderada capacidad de intercambio catiónico, bajos contenidos de calcio y sodio, de bajos a medianos contenidos de magnesio, medianos contenidos de potasio y valores de fósforo soluble de muy altos a bajo (Fariñas 1975).

Se evidenció un cambio, en las propiedades del suelo, que acompañó a la sucesión vegetal (Fig. 1). Los valores de Na, Mg, Ca, % a y pH se ven incrementados en la sucesión mientras que los valores de fósforo soluble, carbono orgánico y limo disminuyen en la misma. No existen evidencias de las variaciones en cuanto a textura ya que los valores están dados en porcentajes; además, no existen evidencias en cuanto a las condiciones iniciales de las parcelas estudiadas y la parcela de vegetación nativa presenta similares características edáficas a las encontradas por Barnola (1992) para el rosetal - arbustal en el Páramo El Banco.

2. Colonización micorrízica del suelo basada en la densidad de propágulos totales

Para determinar la actividad micorrízica de un suelo, es necesario evaluar todos los componentes de la simbiosis (Herrera *et al.* 1995), lo cual permite evaluar todas las posibles fuentes de inóculos presentes en el mismo. Se sabe que el micelio externo por sí solo no representa una estimación de la actividad micorrízica, en primer lugar, porque es difícil establecer si está activo o si pertenece a los hongos en cuestión (Schubert *et al.* 1987, Sylvia 1988) y en segundo lugar porque puede estar creciendo en el suelo de una manera saprófita al usar fuentes alternas de carbono como producto de la descomposición por otros microorganismos (Herrera *et al.* 1995).

Por su parte, el conteo de esporas por sí solo tampoco representa una medida de la actividad micorrízica ya que es difícil establecer su viabilidad y además, algunas especies no esporulan mientras que otras lo hacen en el interior de las raicillas o existe la dificultad de extraerlas del suelo cuando se trata de esporas que son muy pequeñas; por estas razones el conteo de esporas debe emplearse como una medida cualitativa para indicar la presencia de especies, en vez de usarlo como una medida cuantitativa de la actividad micorrízica (Hayman & Stovold 1979, An *et al.* 1990).

Por tales motivos es necesario tomar en cuenta todos los componentes de la simbiosis para determinar la actividad micorrízica de un suelo y a su vez cuantificar la micorrización al observar la expresión de los propágulos presentes en el mismo, usando técnicas como el MPN pero con más niveles de dilución, que permitan agotar los propágulos presentes.

En este estudio, la alta densidad de propágulos encontrada en todas las parcelas estudiadas, usando esta técnica, puede explicarse por la gran cantidad de micelio externo y por la presencia de esporas en las parcelas dominadas por *Rumex acetosella* ya que, en las parcelas dominadas por *Espeletia schultzi* e *Hypericum laricifolium* se puede explicar por la gran cantidad de esporas y la alta densidad de endófito presente, como lo demuestra, el análisis por separado de todos los componentes de la simbiosis.

Estos resultados contradicen a Janos, ya que no sustentan sus postulados quien hipotetizó que con el avance de la sucesión se incrementaba el potencial de colonización micorrízico arbuscular del suelo.

Además, difieren de lo encontrado para ecosistemas semi áridos, en los cuales el disturbio ocasionado al suelo elimina los propágulos de los hongos micorrizógenos (Michelsen & Rosendahl 1989, Reeves *et al.* 1979, Moorman & Reeves 1979, Miller 1979), probablemente debido a la gran cantidad de

materia orgánica que presentan estos suelos del páramo y debido a la capacidad de estos hongos de explotar fuentes alternas de carbono.

Además la densidad de propágulos resultó ser elevada comparada con la de otros autores. Con esta técnica se han cuantificado entre 28 y 589 propágulos por decímetro cúbico de suelo en el bosque siempreverde seco y en parcelas en sucesión en la Sierra del Rosario en Cuba, correspondiendo los valores mayores a las parcelas en sucesión y los autores explican esta tendencia por el hecho de que la simbiosis debe estar comportandose como propagativa para permitir la sustitución de especies vegetales (Herrera *et al.* 1995).

También Powell (1980) usando la técnica encontró 19.4 propágulos por gramo de suelo para pasturas maduras y 0.2 propágulos por gramo de suelo para suelos erosionados en Nueva Zelanda. En Somalia, en una región semi árida, Michelsen & Rosendahl (1989) encontraron mayor número de propágulos en sitios con mayor cobertura vegetal y menor número de propágulos en suelos degradados por las prácticas agrícolas.

Es necesario señalar que los resultados de esta técnica se ven afectados por las condiciones bajo las cuales se desarrolla el experimento y por el tipo de hospedero usado en el ensayo. Wilson & Trinick (1982) señalan que los resultados se ven afectados por la viabilidad de los propágulos. Es necesario

tomar en cuenta que el ensayo del MPN está proporcionando condiciones, para los hongos presentes, que no son las encontradas en el campo las cuales, pueden inducir germinación al eliminar latencia de esporas. Además, no todas las esporas de las diferentes especies de Glomales presentan las mismas habilidades de colonización a pesar de que sus tasas de germinación pueden ser similares (Daniels *et al.* 1981).

El método no parece ser aplicable a este tipo de ecosistemas en los cuales la densidad de propágulos en el suelo es alta. En este caso la presencia o ausencia de propágulos micorrízicos no parece ser un indicativo de la degradación del suelo.

Nuestros resultados indican que el disturbio ocasionado por las prácticas agrícolas no eliminan los propágulos del suelo, sino que probablemente elimina los propágulos de aquellas especies de Glomales que son eficientes para las especies vegetales de etapas serales tardías; por lo tanto es la presencia de determinadas especies de Glomales, compatibles con la vegetación y con las condiciones edáficas, lo que va a permitir que se establezcan las especies vegetales micótrofas de las etapas serales tardías.

3. Caracterización de la actividad micorrízica del suelo mediante el análisis de los componentes de la simbiosis

3.1. Componente Extraradical (Esporas y Micelio externo):

El número total de esporas cuantificado para este estudio, está por debajo del rango señalado por Herrera *et al.* (1995) para ecosistemas de bosque siempre verde, quienes estimaron entre 10 000 a 50 000 esporas por decímetro cúbico de suelo aproximadamente. Además en este estudio no se evidenció un patrón estacional (época seca - época húmeda) en la producción de esporas aunque Hayman (1970) observó un incremento en el número de esporas en el verano después del período de máximo crecimiento de la raíz y encontró entre 2 a 120 esporas por cincuenta gramos de suelo en parcelas de trigo en Gran Bretaña.

Sutton & Barrow (1972) encontraron entre 20 a 92 esporas por gramo de suelo en parcelas cultivadas en Canadá. Estos autores sugieren que la variación estacional en el número de esporas puede estar relacionada con la fisiología del hospedero, incrementando con la madurez de las plantas, y con las condiciones climáticas o puede deberse a factores como germinación espontánea y muerte cuando las condiciones no son favorables.

De las doce especies de Glomales cuantificadas, sólo el número de esporas de la especie *Acaulospora* sp. 2 mostró diferencias significativas entre épocas, presentando la mayor densidad de esporas en la época húmeda. Por el contrario, las

demás especies no presentaron variaciones significativas, aunque en algunas parcelas varias especies fueron muy abundantes (Figs. 3, 4, 5 y 6).

Estos resultados evidencian gran variabilidad en el número de esporas de las especies en cada unidad de muestreo (monolito) y probablemente nos indica que:

- El proceso de esporulación responde a algún patrón aun desconocido pero que indudablemente corresponde a un tipo de disposición agregada como resultado de la presencia de gradientes ambientales o presencia de hospederos que de alguna forma van a garantizar el proceso reproductivo.

- El muestreo no fue suficiente para detectar tal situación o probablemente este resultado responde a que las épocas de muestreo no corresponden con las épocas de esporulación.

- Algunos factores como la presencia de depredadores, latencia y tiempo de vida media de las esporas no se tomaron en cuenta.

- Algunas especies probablemente no esporulan o que lo hacen en proporciones muy bajas mientras que otras especies, producen abundantes esporas solas o en esporocarpos y otras, producen esporas muy pequeñas que son difíciles de extraer del suelo.

- No se conoce acerca de la equivalencia entre la capacidad de colonización de una espora sola y de un

esporocarpo.

- Existen especies que probablemente propagan la colonización a través de estructuras que no son las esporas.

- Es difícil establecer la viabilidad de las esporas y algunas esporas pueden tener un tiempo de vida corto pero a su vez pueden permanecer mucho tiempo en el suelo sin ser depredadas y sin descomponerse.

Es necesario señalar que el estudio de las poblaciones de Glomales, requiere del conocimiento de la biología de los hongos para poder establecer comparaciones acerca del funcionamiento de las especie presentes en un determinado ecosistema.

Con relación al otro componente extrarradical, las hifas que se desarrollan en el suelo, los resultados (Tabla 8) parecen indicar que en las parcelas jóvenes el mismo es más abundante y debido a la ausencia o la baja presencia de especies vegetales hospederas, capaces de sustentar la colonización, y debido al abundante carbono orgánico que presentan todas las parcelas, parece indicar que este micelio externo utiliza fuentes alternas de carbono para su crecimiento.

3.2. Componente Intrarradical:

La densidad visual del componente endófito (Tabla 9)

podría indicar que en las parcelas recuperadas, las cuales presentan los mayores porcentajes de raíces con colonización, la superficie de intercambio y almacenamiento de nutrientes en el interior de las raíces es mayor; es decir, que a pesar de presentar la mayor cantidad de raíces con colonización cada una de éstas se encuentra en su mayor parte colonizada.

Los resultados indican que en las parcelas jóvenes en las cuales domina *Rumex acetosella* la simbiosis no presenta un comportamiento propagativo vía micorrización, el cual sí se evidencia en las parcelas recuperadas donde se observaron los mayores porcentajes de colonización.

La tendencia en el incremento del componente endófito en las parcelas recuperadas parece indicar que es la superficie de intercambio y de almacenamiento de nutrientes en el interior de las raíces, lo que va a permitir que la simbiosis sea eficiente para las plantas desde el punto de vista energético. Esta tendencia está dada por las características genéticas de las plantas.

No se encontró diferencias estacionales en el componente endófito y en el porcentaje de colonización micorrízica a pesar de que hay evidencias de que la misma incrementa durante la época seca. Para el Páramo El Banco, Barnola (1992) encontró un incremento de la colonización durante la época seca y asume tal situación al hecho de que en esta época la difusión de los

nutrientes en la solución del suelo es menor.

La relación de los dos componentes de la simbiosis, la fracción de hifas que se desarrollan en el suelo y las estructuras fúngicas que se desarrollan en el interior de las raíces (ME/ED) (Fig 10), sugiere que la simbiosis es más eficiente para las plantas en las parcelas recuperadas (de 12 años en descanso y de rosetal - arbustal).

Sanders *et al.* (1977) encontraron que la formación de hifas en el suelo probablemente está relacionada con el grado de colonización de las raíces debido al suministro energético proporcionado por éstas; esto sugiere una relación proporcional entre ambos componentes pero Graham *et al.* (1982) encontraron una situación diferente en la cual la formación de colonización no induce un crecimiento micelial y sugieren que la formación de las hifas en el suelo probablemente está controlada por algunos factores distintos de los que controlan la colonización como podrían ser algunos factores edáficos.

En este estudio se encontró una perspectiva diferente. La abundante micomasa de micelio externo así como también la escasa micomasa de endófito en las parcelas con *Rumex acetosella*, la cual es una especie no micótrofa, generó desproporcionalidad en la relación y estaría reforzando la hipótesis de Herrera *et al.* (1995) en la cual algunas especies de Glomales probablemente tienen la capacidad de explotar

fuentes alternas de carbono diferente al carbono fotosintético.

Esta situación puede estar ocurriendo en las mencionadas parcelas, de lo contrario, los hongos presentes estarían ocasionando un gasto energético para las especies vegetales micótrofas que ahí se encuentran.

En las parcelas con *Espeletia* e *Hypericum* la relación tiende a ser mas proporcional y es de esperar que en estas parcelas la simbiosis sea eficiente, desde un punto de vista energético para las especies vegetales presentes, ya que la superficie de intercambio de nutrientes y de almacenamiento de nutrientes dentro de las raíces es mayor con relación a la superficie de captación. De esta forma el gasto energético de la planta para mantener el hongo es compensado por los beneficios conferidos por el hongo, pero es necesario recalcar que la desproporcionalidad de la relación entre el micelio extramátrico y el componente endófito, dada por la abundante superficie de captación de nutrientes, es eficiente desde el punto de vista energético si se está explotando fuentes alternas de carbono al mismo tiempo que se incorporan nutrientes a las plantas hospederas, lo cual puede evidenciarse por la presencia o ausencia de especies vegetales micótrofas con gran actividad fotosintética.

La relación entre ME/FR presenta grandes diferencias entre las parcelas las cuales, están dadas por la gran cantidad de

micelio externo sobre todo en las parcelas que están iniciando la sucesión; y puede atribuirse, a la escases de especies hospederas capaces de sustentar la presencia de especies de Glomales con grandes habilidades de colonización lo cual induce que algunas especies de Glomales productoras de micelio externo se establezcan y dominen el sistema. Esta producción de abundante micelio externo puede representar un mecanismo adaptativo de algunas especies de hongos debido a la ausencia de especies vegetales hospederas y que de hecho le permitirían explotar fuentes alternas de carbono diferente al carbono fotosintético.

La relación de los dos componentes extrarradicales (NTE/ME) evidencian que en las parcelas que están iniciando la sucesión el componente extramátrico está representado, en su mayor parte, por el micelio externo, el cual es poco reproductivo probablemente debido a la ausencia de carbono fotosintético que puede ser necesario para la esporulación mientras que en las parcelas recuperadas esta variable está representada en su mayor parte por el número de esporas presentes y pareciera que el micelio externo presenta un potencial reproductivo mayor en relación al micelio externo en las otras parcelas.

Con relación a la producción de esporas, cada especie mostró una dinámica diferente probablemente basada en la disponibilidad de carbono fotosintético.

4. Actividad micorrízica, especies vegetales, propiedades del suelo y sucesión vegetal

Es necesario recalcar que la fitomasa de raicillas es similar en todas las parcelas no siendo así la fitomasa subterránea total la cual, a pesar de no haberla cuantificado, es mayor en las parcelas recuperadas (Parcela con 12 años en descanso y Parcela de rosetal - arbustal) mientras que en las parcelas en etapas iniciales de la sucesión vegetal (de 1 y 5 años en descanso) la fitomasa subterránea está integrada en su mayor parte por raicillas que comprende la fracción menor de 2 mm.

Dado que la proporción de pelos radicales se ve disminuida en las parcelas recuperadas mientras que las parcelas con pocos años de descanso presentan una mayor cantidad de los mismos, indica que la dependencia de la vegetación de los pelos radicales es mayor en las parcelas jóvenes y se explica por la necesidad de hacer eficiente la captación de los nutrientes para poder invadir y competir como ocurre con *Rumex acetosella*.

De acuerdo a la clasificación ancestral de Baylis (1975), en las parcelas recuperadas se presentan raíces del tipo Magnolioides con escasos pelos radicales; mientras que en las parcelas en recuperación las raíces corresponden al tipo Graminoides con abundantes raicillas con pelos radicales.

Un sistema radical con abundantes raicillas y pelos radicales es eficiente en la captación de los nutrientes del suelo mientras que los sistemas radicales cuya proporción entre raíces gruesas y raíces finas es desproporcional, y a su vez presentan escasos pelos radicales, requieren de mecanismos eficientes para captar los nutrientes del suelo.

La presencia de pelos radicales representa una estrategia mas económica para las plantas para hacer más eficiente la captación de los nutrientes; por el contrario las micorrizas les confieren un valor adaptativo a las especies vegetales micótrofas cuyos sistemas radicales son del tipo magnolioides. Es necesario aclarar que la presencia de pelos radicales, en las parcelas que están iniciando la sucesión vegetal, representa un mecanismo alternativo a la simbiosis pero que probablemente es menos costoso, desde el punto de vista energético, para las especies vegetales presentes.

El diagrama de ordenamiento de las variables del suelo demuestra que las parcelas de etapas serales iniciales presentan suelos limosos ricos en fósforo soluble y carbono orgánico y las parcelas más recuperadas presentan suelos arenosos, menos ácidos y ricos en sodio, calcio y magnesio. Además, todas las parcelas del estudio a pesar de estar ubicadas en el mismo sitio, presentan gran diferencias en cuanto a las propiedades del suelo probablemente debido a procesos de erosión y deposición de materiales como resultado

de su posición topográfica, tipo de vegetación y del tipo de uso que presentan.

El diagrama de ordenamiento de las variables micorrizógenas evidencia la presencia de un gradiente sucesional dado por el tipo de actividad micorrízica que se presenta en las parcelas. Las parcelas de etapas serales iniciales, dominadas por *Rumex acetosella* que es una especie no micótrofa, están caracterizadas por la presencia de micelio externo y pelos radicales; lo cual no significa que sean mecanismos relacionados el uno del otro sino por el contrario pareciera que la dependencia de la vegetación dominante, de los pelos radicales, representa un mecanismo para hacer más eficiente la captación de los nutrientes a un costo energético reducido ya que no forma micorrizas; además, debido a la ausencia o escases de especies hospederas eficientes en suministrar carbono fotosintético a los hongos, se supone que el micelio externo en estas parcelas está explotando fuentes alternas de carbono o no está proporcionando beneficios a las especies hospederas.

El caso contrario sucede en las parcelas recuperadas, en las cuales dominan especies altamente micótrofas, donde la simbiosis presenta altas tasas reproductivas respaldada por la gran superficie de intercambio bidireccional de nutrientes como lo es el componente endófito. Pareciera que en estas parcelas la simbiosis actúa de una manera eficiente desde un punto de

vista energético ya que la energía utilizada por el hongo para la producción de esporas se ve recompensada por el suministro de nutrientes a la planta.

En general pareciera que el contenido bajo de fósforo soluble en el suelo no es un factor limitante para el desarrollo de la vegetación y es importante destacar que la dependencia de la vegetación de las micorrizas juega un papel importante en la distribución de las especies vegetales y en los procesos de sucesión vegetal.

5. Diversidad de Glomales

Los resultados del ordenamiento de las especies en función de las variables edáficas (Fig. 7) demuestran que *Acaulospora* sp. 3 y *Glomus* sp. 2 son muy abundantes en los sitios limosos y con abundante fósforo soluble que corresponden a las parcelas que están en sucesión mientras que *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 6, *Glomus* sp. 1, *Scutellospora* sp. 1, *Gigaspora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 4 son mas abundantes en los sitios con pH mayor, arenosos y ricos en sodio y magnesio los cuales corresponden a la parcela de rosetal - arbustal.

Es necesario recalcar que el fósforo soluble juega un papel inhibitorio en el proceso de colonización (Sanders 1975) y en este estudio sólo dos especies son muy abundantes en los sitios con abundante fósforo soluble mientras que a los sitios

con menor cantidad de fósforo están asociadas mayor número de especies.

Los resultados de la distribución cualitativa de las especies dominantes (Tabla 11) evidencian que en las parcelas recuperadas son las especies de *Glomus* las más dominantes mientras que las especies del género *Acaulospora* son de menor importancia contrariamente a lo que sucede en las parcelas que están iniciando la sucesión, donde las especies del género *Acaulospora* son el grupo de mayor importancia.

Los resultados del ordenamiento de las especies en función de la actividad micorrízica, sugieren que para la época seca (Fig. 8) las especies *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 6, *Glomus* sp. 1, *Scutellospora* sp. 1, *Gigaspora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 4 son eficientes para la colonización y para la producción de esporas y para no proporcionar un gasto energético a sus especies hospederas guardan cierta proporcionalidad en la producción de micelio externo con relación a la biomasa de intercambio de nutrientes. Debido a que en estos sitios dominan especies micótrofas con altas tasas fotosintéticas es de esperar que estas especies sean simbioses estrictos que requieren del carbono fotosintético para completar su ciclo de vida. Mientras que las especies de *Glomales* asociadas a suelos ricos en fósforo soluble y en parcelas con escaso carbono fotosintético, pueden estar explotando fuentes alternas de carbono para compensar los

gastos ocasionados por el mantenimiento del componente extraradical como sucede con *Glomus* sp. 2 y *Acaulospora* sp. 3.

Para la época húmeda (Fig. 9) se evidencia claramente que la especie *Acaulospora* sp. 6 está asociada a la micomasa de micelio externo, lo cual indica que esta especie probablemente es simbiote estricta y requiere del carbono fotosintético de las plantas hospederas sin proporcionar beneficios algunos, ya que los beneficios aportados durante la época seca en la incorporación de nutrientes a las plantas son recompensados por la energía proporcionada por la planta para producir esporas y asegurar la propagación de la simbiosis ya que las esporas son la forma de propágulos resistentes. Además, produce micelio externo en la época más favorable para la planta hospedera. Por el contrario, las especies *Scutellospora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 5 están asociadas con el componente endófito en ambas épocas lo cual sugiere que son especies simbiotes estrictos muy eficientes para las plantas hospederas y sus requerimientos energéticos para producir esporas y micelio externo son mínimos y se ven compensados por la continua incorporación de nutrientes a las plantas hospederas.

CONCLUSIONES

1. El ensayo del número más probable no permitió detectar diferencias en la capacidad propagativa de la colonización del suelo, de las parcelas estudiadas, debido a que todos los suelos presentan alta densidad de propágulos.

2. En las parcelas con *Rumex acetosella* la actividad micorrízica está generando un gran componente hifal extrarradical el cual actúa como la principal fuente de inóculo mientras que en las parcelas con *Espeletia* e *Hypericum* la actividad micorrízica está generando esporas y raíces colonizadas como fuentes principales de inóculo.

3. Las parcelas de etapas serales iniciales exhiben los valores más bajos en el porcentaje de colonización y en la densidad e intensidad de endófito que las parcelas recuperadas, indicando que la simbiosis presenta un funcionamiento diferente en ambos grupos de parcelas y parece ser más eficiente en las parcelas recuperadas debido a la mayor superficie de intercambio bidireccional de nutrientes.

4. No es la presencia de propágulos de hongos micorrizógenos lo que determina la presencia de especies vegetales, sino el funcionamiento de la simbiosis dada por la compatibilidad entre el hongo y la planta y las propiedades del suelo, lo cual genera variación en la respuesta simbiótica.

5. Es la eficiencia de la simbiosis, dada por la compatibilidad hongo-planta, en incorporar nutrientes a las plantas a un costo energético reducido lo que permitirá que las especies vegetales de etapas serales avanzadas altamente micótrofas puedan competir con especies pioneras no micótrofas y puedan dominar el sistema.

6. La actividad micorrízica de las poblaciones de Glomales presentes en cada parcela presenta distintos patrones de respuesta. Pareciera que en las parcelas jóvenes, la presencia de abundantes hifas en el suelo sugiere la presencia de cierta actividad saprofítica. Este comportamiento representa una etapa de transición donde la simbiosis deja de ser mutualista eficiente para comportarse como saprófita probablemente por efecto de competencia entre especies de Glomales; por el contrario, en las parcelas ya recuperadas el comportamiento representa una etapa de optimización donde la simbiosis se comporta de una manera mutualista eficiente y las especies de hongos allí dominantes deben ser especies muy eficientes para optimizar los nutrientes del suelo.

7. En las parcelas dominadas por *Rumex acetosella*, las especies de Glomales presentes pueden estar explotando fuentes alternas de carbono diferente al carbono fotosintético y pareciera que el saprofítismo funciona como mecanismo adaptativo de Glomales.

8. El disturbio, en el cual se elimina el flujo de carbohidratos, hace posible que las especies de Glomales con habilidades saprofiticas dominen el sistema debido a que las especies pioneras colonizan rápido y sus requerimientos nutricionales son reducidos. Además, son especies no micótrofes, no sustentan la colonización y preparan el suelo para que especies vegetales micótrofes facultativas se establezcan y puedan sustentar las especies de Glomales de gran efectividad y de las cuales dependen las especies vegetales de las etapas serales tardías. Estas últimas son especies micótrofes obligadas, con escasos pelos radicales y requieren de la condición de estar micorrizadas para lograr un crecimiento óptimo.

9. Las especies de Glomales cuya densidad de esporas fue más abundante, se encuentra estructurada por representantes del Género *Acaulospora* durante las etapas iniciales de la sucesión vegetal y del Género *Glomus* durante las etapas finales.

10. De acuerdo a su funcionamiento, las especies de Glomales estudiadas, pueden agruparse en especies con habilidades saprofiticas, especies simbiotes estrictos no eficientes y simbiotes estrictos muy eficientes para las plantas hospederas.

11. No hay una tendencia definida en cuanto a la producción de esporas ya que cada especie presenta distintos patrones de

respuesta a la esporulación.

12. El análisis de los componentes micorrízicos permitió, dentro de un contexto general, evaluar el funcionamiento de la simbiosis en las parcelas estudiadas.

BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT, L. & A. ROBSON. 1984. The effect of VA mycorrhizae on plant growth. In: POWELL, C. & J. BAGYARAJ (Eds.). VA Mycorrhizae, 114-126. CRC Press Inc., Florida. USA.
- ALLEN, E. & M. ALLEN. 1984. Competition between plants of different succesional stages: mycorrhizae as regulators. *Can. J. Bot.* 62: 2625-2629.
- ALLEN, E. & M. ALLEN. 1988. Facilitation of succesion by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *Amer. J. Bot.* 75: 257-266.
- ALLEN, M.F. 1991. The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press. USA.
- AN, Z., J. HENDRIX, D. HERSHMAN & G. HERSON. 1990. Evaluation of the Most Probable Number (MPN) and wet - sieveing methods for determing soil - borne populations of endogonaceae mycorrhizal fungi. *Mycologia.* 82:576-581.
- AWETTO, A.O. 1981. Secondary succesion and soil fertility restoration in South-Western Nigeria: I. Succesion. *J. Ecol.* 69:601-607.
- AZCON-AGUILAR, C., J.M. BAREA & B. ROLDAN-FAJARDO. 1984. Avances recientes en el estudio de las micorrizas VA: II. Factores que afectan su formación y función y aplicaciones prácticas en agricultura. *Annal. Edafol. Agrobiol.* 43: 934-958.
- BAGYARAJ, D. 1984. Biological interactions with VA mycorrhizal fungi. In: POWELL, C. & J. BAGYARAJ (Eds.). VA Mycorrhizae, 132-153. CRC Press Inc., Florida. USA.
- BAREA, J.M. 1988. Las micorrizas y sus aplicaciones en Ecología Vegetal. Actas del II Congreso Mundial Vasco de Biología Ambiental, Tomo I: 57-70.

- BAREA, J.M. 1990. Micorrizas Vesículo - Arbusculares. *Microbiologia*: 271-278.
- BAREA, J.M. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae as modifiers of soil fertility. *Advances in Soil Science* 15: 1-40.
- BAREA, J.M., R. AZCON & D. HAYMAN. 1975. Possible synergistic interactions between endogone and phosphate - solubilizing bacteria in low phosphate soil. In: SANDERS, F., B. MOSSE & P. TINKER (Eds.). *Endomycorrizas*, 409-417. Academic Press. London.
- BARNOLA, L.G. 1992. Ecología de la micorrización en tres ambientes contrastantes y sometidos a pastoreo en el piso andino superior, Mérida - Venezuela. Tesis de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela.
- BAYLIS, G. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: SANDERS, F., B. MOSSE & P. TINKER (Eds.). *Endomycorrizas*, 373-389. Academic Press. London.
- BONFANTE-FASOLO, P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In: POWELL, C. & J. BAGYARAJ (Eds.). *VA Mycorrhizae*, 6-34. CRC Press Inc., Florida. USA.
- CHRISTENSEN, M. 1989. A view of fungal ecology. *Mycologia* 81: 1-19.
- CONTRERAS, N. & E. TERAN. 1981. Clasificación de tierras con propósitos múltiples en el área de Gavidia. Parque Nacional Sierra Nevada. Estados Mérida y Barinas. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- COOPER, K.M. 1984. Physiology of VA mycorrhizal associations. In: POWELL, C. & J. BAGYARAJ (Eds.). *VA Mycorrhizae*, 156-186. CRC Press Inc., Florida. USA.
- DANIELS, B.A., P.M. MCCOOL & J.A. MENGE. 1981. Comparative inoculum potential of spores of six vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 89: 385-391

- FARINAS, M. 1975. **Análisis de la vegetación del Páramo, ordenamiento y correlación con factores edáficos - climáticos.** Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- FISHER, R. & F. YATES. 1963. **Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research.** Oliver and Boyd. Edinburgh.
- FURRAZOLA, E., R.A. HERRERA, L. GONZALEZ-S., R.L. FERRER & L. HERNANDEZ. 1995. **Biodiversidad del Orden Glomales (Hongos Micorrizógenos) en un Bosque Tropical** (Manuscrito). Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba. La Habana. Cuba. En: MONASTERIO, M. (Ed.). **Biodiversidad en Iberoamérica: Ecosistemas, evolución y procesos sociales.** Programa Iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo (CYTED), subprograma XII Diversidad Biológica. Mérida, Venezuela. (en preparación, Octubre 1993).
- GAUCH, H.G. 1982. **Multivariate analysis in community ecology.** H.G. Gauch. Cambridge:
- GIANINAZZI-PEARSON, V. & S. GIANINAZZI. 1983. **The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots.** *Plant soil* 71: 197-209.
- GIANINAZZI, S., A. TROUVELOT & V. GIANINAZZI-PEARSON. 1989. **Conceptual approaches for the rational use of VA endomycorrhizae in agriculture: possibilities and limitations.** *Agric. Ecosys. Environm.* 29: 153-161.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. & C. AZCON-AGUILAR. 1991. **Fisiología de las micorrizas vesículo - arbusculares.** En: BAREA, J.M. y J. OLIVARES (Eds.). **Fijación y movilización biológica de nutrientes. II. Fijación de N y micorrizas.** C.S.I.C. Madrid.
- GIOVANNETTE, M. & B. MOSSE. 1980. **An evaluation of techniques for measuring vesicular - arbuscular mycorrhizal infection in roots.** *New. Phytol.* 84: 498 - 500.
- GRAHAM, J.H., R.G. LINDERMAN & J.A. MENGE. 1982. **Development of external hiphae by diferent isolates of mycorrhizal *Glomus* spp. in relation to root colonization and growth of Troyer**

- citrange. *New Phytol.* 91: 183 - 189.
- HAYMAN, D.S. 1970. Endogone spore numbers in soil and vesicular - arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 54:53-63.
- HAYMAN, D.S. & G.E. STOVOLD. 1979. Spore populations and infectivity of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in New South Wales. *Aust. J. Bot.* 27:227-233.
- HENKEL, T. W. Smith & M. CHRISTENSEN. 1989. Infectivity and efectivity of indigenous vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi from contiguous soils in South Western Wyoming, USA. *New Phytol.* 112:205-214.
- HERRERA, R.A., D. ULLOA, O. VALDEZ - LAFONT, A. PRIEGO & A. VALDEZ. 1995 a. *Biotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity.* Nature & Resourcer 35 (4), Unesco y Parthenor Publishing Group. (En imprenta).
- HERRERA, R.A., E. FURRAZOLA, A. VALDES, Y. TORRES, R.L. FERRER & F. FERNANDEZ. 1995. *Estrategias de funcionamiento de las micorrizas VA en un bosque tropical* (Manuscrito). Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba. La Habana. Cuba. En: MONASTERIO, M. (Ed.). *Biodiversidad en Iberoamérica: Ecosistemas, evolución y procesos sociales.* Programa Iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo (CYTED), subprograma XII Diversidad Biológica. Mérida, Venezuela. (en preparación, Octubre 1993).
- JANOS D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succesion. *Biotropica.* Suple. 12: 56-64.
- JANOS, D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: SUTTON, S.L. et al. (Eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, 327-345. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- JEFFRIES, P. 1987. Use of mycorrhizae in agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology* 5: 319-357.

- JEFFRIES, P. & J. M. BAREA. 1994. Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhizas in the sustainability of plant-soil systems. *In: GIANINAZZI, S. & H. SCHÜEPP (Eds.). Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems: 101-115.* Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland.
- MARKS, G.C. 1991. Casual morphology and evolution of mycorrhizas. *Agric. Ecosys. Environm.* 35: 89-104.
- MENGE, J.A. 1982. Utilization of vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi in agriculture. *Can. J. Bot.* 61: 1015-1023.
- MICHELSEN, A. & S. ROSENDSHL. 1989. Propagule density of V.A. mycorrhizal fungi in semi - arid bushland in Somalia. *Annal. Edafol. Envirom.* 29: 295-301.
- MILLER, M.R. 1979. Some occurrences of vesicular - arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the red desert. *Can. J. Bot.* 57:619-623.
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. *In: MONASTERIO, M. (Ed.). Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos, 93-159.* Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONTILLA, M., R. HERRERA & M. MONASTERIO. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta* 2: 59-70.
- MOORMAN, T. & F. REEVES. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi - arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *Amer. J. Bot.* 66: 14-18.
- MOSSE, B. 1973. Advances in the study of vesicular - arbuscular micorrhizal. *Anual. Rev. Phytopathology.* 11: 171-196.
- MOSSE, B. 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. *In: ALEXANDER, M. (Ed.). Advances in Microbial Ecology, 137-210.* Plenum Press, New York, London.

- MOYERSON, B. 1993. Ectomycorrizas y mycorrizas vesículo - arbusculares en Caatinga Amazónica del Sur de Venezuela. *Scientia Guianae*. 3.
- PHILLIPS, J.M. & D.S. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing root and staining parasitic and vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Bryt. Mycol. Soc.* 55: 158 - 160.
- PLENCHETTE, C., R. PERRIN & P. DURER. 1989. The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to endomycorrizas. *Can. J. Bot.* 67: 112-115.
- PORTER, W.M. 1979. The "Most Probable Number" method for enumerating - infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Aust. J. Soil Res.* 17: 515-519.
- POWELL, C. 1980. Mycorrhizal infectivity of eroded soils. *Soil Biol. Biochem.* 12: 247-250.
- REEVES, F., D. Wagner, T. Moorman & J. KIEL. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed Vs. natural environments. *Amer. J. Bot.* 66: 6-13.
- SAIF, S.R. 1987. Growth responses of tropical forage plant species to vesicular - arbuscular mycorrhizae. *Plant and Soil.* 97: 25-35.
- SANDERS, F.E. 1975. The effect of foliar applied phosphate on mycorrhizal infections of onion root. In: SANDERS, F., B. MOSSE & P. TINKER (Eds.). *Endomycorrizas*, 261-277. Academic Press. London.
- SANDERS, F.E., P.B. TINKER, R.L. BLACK & S.M. PALMERLEY. 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.
- SARMIENTO, L., M. MONASTERIO & M. MONTILLA. 1990. Succession, regeneration and stability in high andean ecosystems and

agroecosystems: the rest - follow strategy in the "Páramo de Gavidia", Mérida-Venezuela. *Geographica Bernensia, African Studies. Series A8*: 151-157.

SIEVERDING, E. 1989. Ecology of VAM fungi in tropical agrosystem. *Agric. Ecosys. Envirom.* 29: 369-390.

SOKAL, R. & F. ROHLF. 1979. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Miguel Lahoz León (tr.) Ediciones Blume. Madrid. 832.

SUTTON, J. & G.L. BARROW. 1972. Population dynamics of *Endogone* spores in soil. *Can. J. Bot.* 50: 1909-1914.

TINKER, P.B. 1975. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: SANDERS, F., B. MOSSE & P. TINKER (Eds.). *Endomycorrizas*, 353-371. Academic Press. London.

VALDES, M. 1989. Aspectos Ecofisiológicos de las Micorrizas. *Bol. Soc. Bot. México* 49: 19-30.

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

WHITTINGHAM, J. & D.J. READ. 1982. Vesicular - arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems: III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytol.* 90: 277-284.

WILSON, J.M. & M.J. TRINICK. 1982. Factors affecting the estimation of numbers of infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi by the most probable number method. *Aust. J. Soil Res.* 21: 73-81.