
Micorrizas arbusculares en ecosistemas de sabana

Arbuscular mycorrhiza in savannas ecosystem

Marcia Toro

Laboratorio de Estudios Ambientales, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Apartado 47.058, Caracas 1041-A, Venezuela. Teléfono: 58-212-605 1305.

Fax: 58-212-605 1204. E-mail: mtoro@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

Las sabanas son ecosistemas naturales que predominan en la zona tropical de América y África. Por lo general se encuentran suelos con muy baja fertilidad y de pH ácidos lo que incide en el escaso contenido de P disponible para las plan-

ABSTRACT

Savannas are predominant ecosystems in tropical America and Africa. Savanna soils have, in general, very low fertility with acidic pH which in turns contributes with the low plant available P. These ecosystems represent one third of the venezuelan terri-

tas. En Venezuela ocupan la tercera parte del territorio nacional y constituyen zonas potencialmente utilizables para la agricultura. Presentan especies gramínoideas entre las que predomina *Trachypogon plumosus*, leguminosas y ocasionalmente árboles y arbustos sin formar un dosel continuo. La presencia de suelos muy pobres hace pensar en mecanismos, que puedan favorecer el crecimiento y desarrollo de las plantas, como las micorrizas arbusculares (MA). En este trabajo se estudió la presencia de las MA en algunas localidades de sabanas naturales venezolanas a través de la colonización radical de *T. Plumosus* y otras especies nativas, la evaluación del potencial infectivo de los propágulos de hongos MA y la identificación de las especies nativas. Se discute la importancia de la simbiosis micorrízica arbuscular, sus posibilidades de manejo y algunas vías de manejo sustentable de los agroecosistemas de sabana.

Palabras clave: sabana, micorriza arbuscular, gramíneas, agricultura sustentable, suelos ácidos

tory and constitute important areas for potential agricultural use. Vegetation is dominated by grasses such as *Trachypogon plumosus*, legumes, isolated shrubs and trees that do not form a continuous canopy. The low fertility of soils suggests the presence of mechanisms favoring plant growth such as arbuscular mycorrhiza (AM). In this paper it was studied the presence of AM in natural savanna ecosystems in Venezuela through AM root colonization of *T. plumosus* and other native species. It was evaluated infective potential of AM propagules and started native AM species identification. It was discussed the importance of AM symbiosis and its use in the sustainable management of savanna agroecosystems.

Keywords: savanna, arbuscular mycorrhiza, grass, sustainable agriculture, acid soils.

INTRODUCCIÓN

Las sabanas son ecosistemas naturales y estables que se presentan en climas tropicales, dominados por un nivel relativamente continuo de plantas herbáceas, principalmente gramíneas y ciperáceas, con la presencia irregular de arbustos y árboles de bajo porte (Beard, 1953). La cobertura herbácea muestra una estacionalidad en su desarrollo con un período de menor actividad cuando las condiciones de estrés hídrico son máximas.

En la América tropical, la región de sabanas comprendida entre Venezuela y Colombia ocupa una superficie de aproximadamente 50.0000 km², constituyendo la mayor superficie continua de sabanas al norte del Ecuador.

En Venezuela las sabanas constituyen aproximadamente un tercio de la superficie del territorio nacional. Se encuentran en las regiones naturales del país, y dominan el paisaje de las llanuras aledañas al río Orinoco, que se corresponden con las zonas comúnmente llamadas "llanos". En general los suelos de sabanas están altamente meteorizados, son ácidos con poca fertilidad incidiendo en bajos contenidos nutricionales y productividad primaria (Jordan, 1984). Esto incide en su baja productividad, encontrándose que algunas sabanas del Estado Amazonas poseen una productividad primaria de 2 Ton. ha⁻¹.año⁻¹ (López-Hernández et al., 1997). La fisonomía de la vegetación abarca desde pastizales sin árboles a comunidades de especies leñosas (Medina y Silva, 1990).

El fósforo es uno de los macroelementos más limitantes en las sabanas debido a su alta tasa de mineralización en estos suelos (Tiessen et al., 1984). En estudios detallados sobre el fraccionamiento del fósforo en sabanas venezolanas, Hernández-Valencia y López-Hernández (1999) demostraron que sólo un 4% del fósforo total del suelo se encontraba de forma disponible para las plantas (ó fósforo inorgánico lábil, Pi). Dado que las sabanas constituyen las zonas potencialmente utilizables para la agricultura, las limitantes representadas por la baja fertilidad y pH ácido deben ser superadas mediante un manejo adecuado de los agroecosistemas.

Las sabanas como un sistema oligotrófico

Los ecosistemas tropicales de sabana parecen ser muy estables ubicados en suelos extremadamente pobres en nutrientes, lo que les impide sostener ningún tipo de vegetación leñosa. Antiguamente se sostenía que el escleromorfismo de los árboles y arbustos del "cerrado" brasileño era causado por la insuficiencia de P, S, N, Zn y Mo en el suelo. El análisis de elementos y la baja capacidad de intercambio catiónico registrada permite concluir que dichos suelos son muy pobres en nutrientes, especialmente aquellos en los que se han producido períodos prolongados de lavado y ferralización. Los fuegos recurrentes en las sabanas contribuyen al empobrecimiento de los suelos, ya que ocasionan la pérdida de elementos volátiles durante el fuego y de las cenizas por efecto del viento y ó lavado (Sarmiento, 1984).

Para una mejor comprensión del componente edáfico en los ecosistemas de sabana venezolanos es conveniente conocer el origen de la topografía ó relieve del suelo, ya que influyen fuertemente la regulación del drenaje, el balance hídrico de estos ecosistemas y las características químicas y nutricionales del suelo. Los tipos de relieve que han dado origen a las sabanas en Venezuela según Sarmiento, (1984) son: **1) Sedimentos cuaternarios:** dan lugar a suelos con diferente grado de meteorización, pudiendo llegar a evolucionar en Oxisoles y/o Ultisoles, que sustentan vegetación tipo herbácea y/o a Inceptisoles, que pueden llegar a soportar una vegetación de tipo bosque. **2) Depósitos aluviales del Plioceno y Pleistoceno:** con frecuencia exhiben capas lateríticas ó "arrecifes" que actuarán como formas de resistencia a la erosión y modelarán la evolución del relieve. Estos suelos pueden evolucionar a Ultisoles, Oxisoles y a otros igualmente pobres en nutrientes debido al empobrecimiento previo del material. **3) Macizos de estructura compleja:** que conforman la parte central del Brasil con vegetación tipo "cerrado". En estos predominan los Oxisoles. **4) Materiales no consolidados originados de la erosión de areniscas:** sobre los que se han formado Podzoles que sustentan bosques tropicales muy pobres, como la Caatinga ó sabanas amazónicas (Klinge et al., 1977). **5) Sabanas en el paisaje de colinas:** El suelo sufre de erosión y remoción superficial de manera que las características químicas dependen del sustrato (areniscas y rocas graníticas).

El origen, edad, naturaleza y dinámica de las sabanas tropicales de América, así como los factores ambientales que condicionan a estos ecosistemas, ha sido y continúa siendo tema de controversia, sobre el que los autores no se han puesto de acuerdo. Sin embargo, de acuerdo a la importancia del factor externo que ha influenciado, Sarmiento y Monasterio (1975) indican que existen seis factores que explican la existencia de las sabanas tropicales. **1) Factor climático:** propone que las sabanas son producto de un clima muy particular, definido como clima tropical seco y húmedo ó clima de sabana (según la clasificación de Koeppen, **Aw**). Es característico en este clima las altas y constantes temperaturas a lo largo del año, con la alternancia de una estación muy lluviosa con una prolongada estación prácticamente sin lluvia. Según esta hipótesis las sabanas soportan mucho mejor este ciclo alternante de condiciones hídricas, ya que los bosques lluviosos no podrían tolerar las condiciones de sequía extrema y los bosques secos no podrían competir exitosamente con las gramíneas perennes autóctonas. **2) Factor edáfico:** propone que el drenaje del suelo con el marcado régimen de sequía, la baja capacidad de retención de agua y la alta pobreza nutricional que hacen a estos suelos incapaces de soportar vegetación de tipo boscoso, determinan la formación de las sabanas. **3) Factor fuego:** esta hipótesis sostiene que la frecuencia de fuegos en la sabana impide el establecimiento de formaciones vegetales no resistentes al fuego. La quema actuaría como un factor de selección que permitiría el predominio sólo de especies tolerantes ó resistentes al fuego, tal como se encuentran actualmente en las sabanas de hoy en día. **4) Factor humano:** Considera a las sabanas como ecosistemas relativamente recientes originados por la acción del hombre sobre diferentes tipos de bosques. El hombre, al deforestar mediante la quema ó la tala, obtiene áreas desprotegidas para la agricultura, caza ó ganadería. Una vez que el ecosistema se ha destruido, sus características vitales de regeneración se ven irreversiblemente alteradas, por lo cual la sucesión secundaria se ve dirigida hacia la formación de la sabana. **5) Cambios histórico-geográficos:** propone que las sabanas se han originado por cambios geológicos, geomorfológicos y climáticos que han ocurrido en la zona tropical durante el período cuaternario. **6) Teoría holocénica:** propone que la interacción holística y sucesiva de varios factores

de tipo ambiental y evolutivo, han intervenido en el origen y desarrollo de las sabanas (Sarmiento, 1984).

Sarmiento y Monasterio (1975) consideran tres tipos de sabanas desde el punto de vista ecológico. En cada caso, un factor principal juega un papel diferente dando lugar a características ambientales y a importantes fuerzas selectivas sobre las especies. Los diferentes tipos de sabanas son: **1) Sabanas no estacionales:** son sabanas con poca variación del agua disponible en el suelo. Se encuentran en climas tropicales húmedos, en suelos bien drenados, profundos y con texturas medias a gruesa, con una lámina de agua no cercana a la zona rizosférica a lo largo del año. Se presentan en dos tipos de suelo: con arenas blancas, muy pobres en nutrimentos y secos; con especies arbustivas de bajo porte y alta frecuencia de fuegos. Las sabanas de arenas rojas, han resultado de la acción del fuego sobre bosques escleromorfos. Constituyen en su mayoría el relicto de formaciones en ambientes muy poco favorables para la formación de bosques. **2) Sabanas estacionales:** se presentan en suelos moderadamente bien drenados, con textura media a gruesa, baja disponibilidad de nutrimentos y una profunda lámina de agua. Se piensa que este ecosistema es la respuesta biótica a un clima estacional con largos períodos de sequía. **3) Sabanas hiperestacionales:** poseen un extendido período de saturación de agua. Las especies en este ecosistema pasan de un período de deficiencia de agua a otro período igualmente largo de exceso de agua. Se encuentran en zonas de clima estacional, con suelos de drenaje deficiente, muy pobres en nutrimentos y sujetos a fuegos periódicos. Predominan por lo general las gramíneas, sin especies leñosas salvo ocasionalmente palmas.

La mayoría de los ecosistemas de sabana venezolanos están dominados por gramíneas como *Trachypogon plumosus*, algunas especies de los géneros *Andropogon*, *Paspalum* entre otras, ciperáceas como *Bulbostylis* y gran diversidad de hierbas y frútiles con predominio de leguminosas de los géneros *Cassia*, *Desmodium*, *Eriosema*, *Galactia*, *Indigofera*, *Phaseolus*, *Stylosanthes*, *Tephrosia*, *Zornia*, y *Mimosa*. Las sabanas en donde predomina la gramínea *Trachypogon* son abundantes, por lo cual son conocidas como “**sabanas de *Trachypogon***” (Ramia, 1967). Otras especies arbustivas y de árboles tales como *Curatella americana*, *Mauritia flexuosa* y *Bowdichia virgiloides* también se encuentran, aunque no formando un dosel continuo (Medina y Huber, 1992).

En este trabajo se presentan algunos de los resultados más representativos obtenidos en suelos de sabanas tropicales naturales y manejadas, con la finalidad de ilustrar las potencialidades de manejo agrícola, con énfasis en la utilización de las micorrizas arbusculares (MA). Se contrastan con algunos de los resultados obtenidos en la evaluación de algunas “**sabanas de *Trachypogon***” como planta nativa predominante en las sabanas hiperestacionales (o de marcada estacionalidad) venezolanas y de algunas sabanas manejadas con fines agrícolas.

Micorrizas arbusculares en sabanas tropicales

Los trópicos poseen el mayor potencial para la producción agrícola desde el punto de vista climático, gracias a una temperatura favorable prácticamente a lo largo del año. Sin embargo, y como hemos señalado anteriormente, el crecimiento de las plantas está sujeto a las condiciones hídricas y edáficas muchas veces limitantes. Sieverding (1991) estima que sólo un 9% de los suelos tropicales carece de limitaciones para la producción vegetal, ya que por lo general, las diferentes causas de estrés confluyen de diferente manera afectando la calidad de los suelos. Esto ocurre principalmente en los suelos de Suramérica y Australia (Christie y Moorby, 1975). Medina *et al.*, (1978) observaron que las gramíneas autóctonas de las sabanas suramericanas y australianas mostraban alta eficiencia de utilización del fósforo para la producción de materia seca y gran capacidad de acumular fósforo en el tejido foliar en condiciones de fertilización. Estas características son resaltables dado que ambos tipos de sabanas son conocidas por la limitada disponibilidad de fósforo y acidez de los suelos. Bajo tales condiciones de estrés nutricional (Medina, 1984) se favorecerán mecanismos que contribuyan a mejorar la nutrición fosforada de las plantas, como por ejemplo, las asociaciones con micorrizas arbusculares (MA) y/o la presencia de microorganismos que favorezcan la disponibilidad del fósforo (López-Gutérrez *et al.*, 2001).

Las MA son de gran importancia por su conocido papel en la captación de P como elemento escaso y muy poco móvil en el suelo, al ser el enlace clave entre el suelo y la planta interviniendo en el ciclaje de

nutrimentos y como agente de agregación de los suelos (Jeffries y Barea, 1994; Dodd et al., 1990 a y b). Son formadas por la asociación de hongos del suelo pertenecientes a la familia Glomaceae y las raíces de la mayoría de las plantas (Harley y Smith, 1983). Su principal efecto consiste en aportar una mayor cantidad de fósforo a la planta gracias a la capacidad exploratoria de la red de micelio externo a la raíz, al alcanzar sitios del suelo que una raíz micorrizada no alcanzaría (Figura 1).

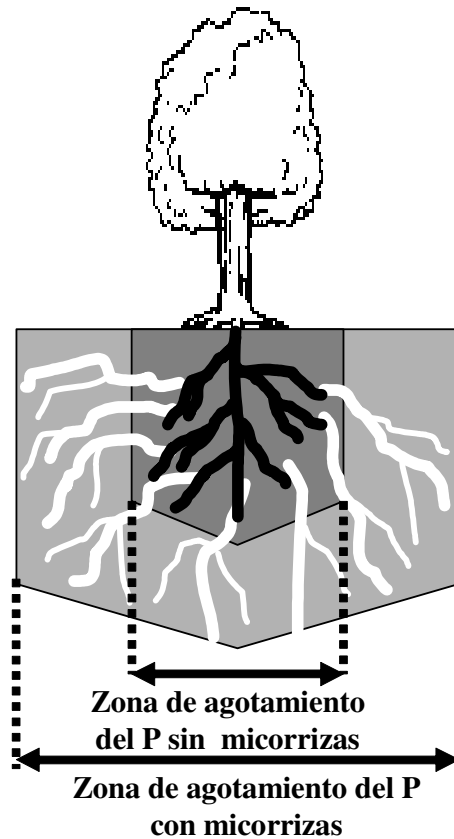


Figura 1. Esquema de una raíz micorrizada indicando su mayor capacidad exploratoria del suelo. La raíz micorrizada posee mayor capacidad exploratoria del suelo y supera la zona de deficiencia nutricional alrededor de la raíz.

Las MA colonizan la mayoría de los cultivos de forraje, granos (leguminosas), pasturas, árboles frutales, forestales y horticultura. Se encuentran en los suelos tropicales, en la mayoría de los ecosistemas terrestres, lo que permite deducir que la vegetación y cultivos nativos pueden ser dependientes de las especies autóctonas de MA. Su efecto sobre leguminosas forrajeras es notable porque la mejora nutricional del fósforo, causada por la micorriza, tiene un efecto importante en la nodulación por el *Rhizobium* (Sánchez y Salinas, 1981; Toro et al., 1996).

Sieverding (1991) estima que la heterogeneidad de los suelos, al afectar el número de las poblaciones de HMA y la efectividad variable de las especies nativas de dichos hongos sobre ciertos cultivos, hace necesario el manejo de dichas poblaciones en los suelos tropicales. Dodd et al. 1990 a y b observaron que el manejo de la simbiosis micorrízica en las sabanas de Colombia ha mejorado el crecimiento y la productividad de especies forrajeras como *Brachyaria dyctioneura* y *Pueraria phaseoloides* y de especies cultivables como la yuca, *Manihot esculenta*.

Se ha establecido que varios géneros y especies de HMA típicas de suelos ácidos tropicales colonizan a muchas de las especies vegetales que se cultivan en éstos, como por ejemplo varias de las especies

nativas y cultivos de interés como *Pueraria phaseoloides*, *Stylosanthes guianensis*, *Brachiaria decumbens*, *Centrosema* sp., *Glycine max*, *Manihot esculenta* y *Psidium* sp, entre otras (Salinas *et al.*, 1985; Sánchez y Salinas, 1983).

Generalizar sobre el predominio de las especies de HMA en suelos tropicales y/o suelos de la zona templada resultaría inapropiado, ya que muchas de las especies son cosmopolitas, encontrándose en diferentes ecosistemas y latitudes. En este sentido, Sieverding (1991), presenta una aproximación en cuanto al predominio de algunas especies de acuerdo al pH del suelo (Cuadro 1). Sus resultados son contrastados con los hallados por Toro *et al.*, 2000 en una sabana cultivada en la región centro-norte de Venezuela, concretamente cerca de la localidad de El Sombrero, Estado Guárico. Resulta interesante la variedad de especies de HMA encontrada para suelos de pH menor de 5,0, indicando su adaptabilidad en los suelos tropicales.

A pesar de que se ha avanzado en la investigación sobre MA en los trópicos, aún la información sobre identificación y presencia de las especies autóctonas es insuficiente. Los estudios en este sentido deben continuarse, con el fin de recopilar información necesaria para el manejo agrícola de los ecosistemas de sabana.

Cuadro 1. Presencia de algunas especies de hongos de micorriza arbuscular a rangos específicos de pH del suelo.

Fuente	pH<5,5	pH>5,5	pH 4-8
Sieverding, 1991	<i>Entrophospora colombiana</i>	<i>Glomus mosseae</i> <i>Gigasora margarita</i>	<i>Acaulospora longula</i> <i>Acaulospora morrowae</i> <i>Acaulospora myriocarpa</i> <i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Glomus aggregatum</i> <i>Glomus versiforme</i> <i>Scutellospora pellucida</i>
	<i>Acaulospora appendicula</i> <i>Glomus fecundisporum</i> <i>Glomus occultum</i> <i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Acaulospora spinosa</i> <i>Acaulospora</i> sp. (con características de <i>A. mellea</i>) <i>Glomus etunicatum</i> <i>Scutellospora</i> sp.		

Potencial infectivo de las MA en sabanas naturales y cultivadas

La necesidad de conocer la magnitud de la presencia de las MA en los distintos ecosistemas centra el interés en la cuantificación de los propágulos de HMA. Sin embargo, el carácter obligado de la simbiosis micorrízica hace que su cuantificación por técnicas microbiológicas convencionales no sea posible. Para obtener información sobre los propágulos de MA generalmente se cuantifican las esporas de HMA, la biomasa de micelio de HMA, % de longitud de raíz micorrizada y el método del número más probable (NMP), presentando cada uno ventajas y desventajas. Seguidamente se presentan datos comparando los valores de NMP de propágulos de MA en sabanas colombianas y venezolanas, naturales y cultivadas.

El número de propágulos infectivos (NMP) obtenido en los suelos de sabana naturales venezolanos es mayor comparativamente a las sabanas naturales de Colombia, siendo muy superior los valores registrados de forma ilustrativa, para una maceta trampa. Las diferencias texturales no afectaron este parámetro, en las sabanas venezolanas, tal como sugiere Sieverding (1991). Sólo en el caso de la sabana cultivada con *Manihot esculenta* (yuca) el potencial infectivo del suelo fue superior, demostrando el notable efecto positivo de utilizar cultivos altamente micótrofos para favorecer las poblaciones de HMA en el suelo (Cuadro 2). En este caso, la sabana cultivada con yuca mostró valores de NMP hasta 6 veces mayores que en sabanas naturales. Esto indicaría que la selección de los cultivos en base a su micotrofia, podría incrementar el potencial infectivo por MA en los suelos de sabana y constituiría una práctica de manejo adecuada para los agroecosistemas. Esta práctica mejoraría la abundancia y presencia de las MA en los suelos.

Cuadro 2. Número de propágulos infectivos de la micorriza arbuscular en macetas trampa y suelos de sabana naturales y cultivados de Colombia y Venezuela.

Suelo	Vegetación	Textura del suelo	Propágulos infectivos MA /100 g suelo seco	Intervalos de confianza (95%)
Carimagua Reserva. Colombia	Sabana natural	arcilloso	410	(232 - 726)
Carimagua Yopare. Colombia	Sabana natural	limoso	171	(98 - 303)
Carimagua Alegría. Colombia	Sabana natural	arenoso	72	(41 - 127)
Carimagua Tabaquera. Colombia	Sabana natural	areno-limoso	36	(16 - 84)
CIAT, Quilichao. Colombia	Cultivada con yuca después de haber sembrado leguminosas	limo-arcilloso	2.506	(1.072 - 5.857)
La Iguana, Guárico. Venezuela	Sabana natural	arenoso	435	(100 - 456)
La Iguana, Guárico. Venezuela	Sabana natural	arcillo-limoso	435	(100 - 456)
La Iguana, Guárico. Venezuela	Sabana natural	areno-arcillo-limoso	190	(44 - 202)
El Sombrero, Guárico. Venezuela	Rotación de maíz y frijol. Fertilización.	franco-limoso	4	-----
Maceta trampa en invernadero	Kudzú tropical	limo-arcilloso	20.972	(8.972 - 49.030)

Tomado de: López-Gutiérrez *et al.*, 2001, Toro *et al.*, 2000 y Sieverding, 1991.

Cabe destacar que posiblemente, una de las razones por la que no se obtienen diferencias significativas del NMP entre algunas localidades podría ser que dicho método posee amplios intervalos de confianza (Porter, 1979), lo que impide la separación de muestras diferentes. Adicionalmente, a pesar de que esta metodología permite aproximarse al número de propágulos del suelo, la mezcla y dilución del suelo requerida para su preparación causa la ruptura de la red de hifas de los HMA lo que incide en una subestimación del número de propágulos (Jasper *et al.*, 1993). Un adecuado manejo de los suelos de sabana a través de una apropiada rotación de cultivos (con cultivares de micotrofia creciente) puede incrementar el potencial de HMA presente, incrementando a su vez la eficiencia de la simbiosis micorrízica en la captación del P para las plantas (Dodd *et al.*, 1990a; Toro y López-Hernández, 1998).

Colonización por MA en especies nativas de ecosistemas de sabanas

Con frecuencia, la dependencia de las plantas a las asociaciones micorrízicas se ha relacionado con las características físicas de las raíces. Así por ejemplo, plantas herbáceas con extensos y finos sistemas radiculares, abundantes pelos radiculares y rápido crecimiento son menos sensibles a la colonización por HMA (Hayman, 1986). En tanto que las leguminosas, con cortos y escasos pelos radiculares muestran una alta dependencia micorrízica. Esto ha sido ampliamente sostenido por Baylis (1975) en su hipótesis sobre la afinidad de las plantas a las MA, en la que establece que las raíces con abundantes ramificaciones y pelos radiculares poseen una menor dependencia a la micorriza que aquellas que con raíces proteoides, en las que las ramificaciones del micelio del HMA fuera de la raíz favorecen altamente es desarrollo de la planta. Seguidamente (Cuadro 3) se observan los datos correspondientes al porcentaje de longitud de raíz micorrizada (%LRC) por MA en especies gramínoideas predominantes en diferentes ecosistemas de sabana venezolanos.

Cuadro 3. Porcentaje de longitud de raíz colonizada (%LRC) por MA en especies gramínoideas predominantes en sabanas venezolanas.

Espece	% LRC por MA	Localidad	Fuente
<i>Schizachirium sanguineum</i>	48	Sabana secundaria. Pardillal, Aragua. Venezuela.	Toro <i>et al.</i> , 2001
<i>Panicum pilosum</i>	55	Sabanas Amazonas venezolano	St. John y Uhl, 1983
<i>Andropogon bicornis</i>	30	Sabanas Amazonas venezolano	St. John y Uhl, 1983
<i>Trachypogum plumosus</i>	55 (medido en época lluviosa)	Entisol. Sabana natural. Guárico. Venezuela.	López-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2001
<i>Trachypogum plumosus</i>	73 (medido en época lluviosa)	Ultisol. Sabana natural. Guárico. Venezuela.	López-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2001
<i>Trachypogum plumosus</i>	48 (medido en época lluviosa)	Vertisol. Sabana natural. Guárico. Venezuela	López-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2001
<i>Trachypogum plumosus</i>	20	Parupa. Venezuela.	Toro, 2001 Datos sin publicar
<i>Trachypogum plumosus</i>	28	Calabozo. Guárico. Venezuela.	Toro, 2001 Datos sin publicar

Con base en lo anterior, podría considerarse que *T. plumosus* y *S. sanguineum*, (esta última gramínea nativa de sabanas con pH cercanos a la neutralidad), mostraron un grado variable de colonización por MA, pero en la mayoría de los casos, este valor puede considerarse como importante. St. John y Uhl (1983), en estudios de gramíneas en sabanas del Amazonas venezolano observaron que *Panicum pilosum* alcanzó un LRC de 55 %, en tanto que los valores de *Andropogon bicornis* fueron de 30 %. Aunque ambas son especies gramínoideas de ecosistemas de sabana, sus valores de %LRC son ligeramente inferiores los encontrados por nosotros en *S. sanguineum* y particularmente en *T. plumosus* en tres órdenes diferentes de suelos en las sabanas del estado Guárico, lo que sugiere la importancia de la presencia de las MA como posible mecanismo de adaptación para esta especie en ecosistemas de sabana deficientes en fósforo (López-Gutiérrez et al., 2003). Dodd et al. (1990a) indican que encontraron una alta dependencia micorrízica en seis especies de gramíneas que incluían a *Brachiaria dictyoneura*; dicha dependencia era considerablemente mayor que la registrada por leguminosas tropicales nativas en suelo estéril.

En otro estudio realizado en la zona central del Estado Guárico se encontró un porcentaje de colonización entre alto e intermedio (30-50%) de todas las especies muestreadas pertenecientes a 11 familias, predominando la familia Labiatae con un mayor número de especies micorrizadas (especie dominante: *Hyptis suaveolens*). Estas mismas sabanas mostraron colonización por HMA en individuos de familias tradicionalmente señaladas como no micótrofas, como las Ciperáceas (Mora et al., 2003). Estos resultados lucen promisorios en relación a la potencialidad de la presencia y manejo de las MA en suelos ácidos de sabanas, no sólo para las especies nativas, sino para los cultivos y agroecosistemas que se establezcan en las sabanas. Actualmente se profundiza en las características físicas y químicas de los suelos en las localidades estudiadas, con la finalidad de estipular las causas determinantes de estos resultados desde el punto de vista edafológico.

Evidencias sobre la factibilidad de manejo de suelos ácidos tropicales con HMA.

Existe una abundante y bien documentada presencia de la simbiosis micorrízica en las sabanas tropicales. En sabanas semiáridas de Kenya, cinco especies de gramíneas mostraron un alto porcentaje de colonización por MA en diferentes suelos incluyendo suelos con inundación estacional (Medina, 1993). Algunos árboles de las sabanas de Tanzania mostraron colonización por HMA en tanto que otras leguminosas arbóreas poseían colonización por ectomicorrizas.

Se ha descrito que muchos de los cultivos de la zona tropical son dependientes de las MA. Uno de los principales cultivos de interés lo constituyen las leguminosas, dada la gran demanda alimenticia y comercial que de ellas existe. Su capacidad de fijar biológicamente el nitrógeno las hace idóneas para el cultivo en suelos con bajo contenido nutricional (principalmente de P y N) como los que aquí se consideran, ya que podría reducirse el gasto en fertilizantes nitrogenados (Sánchez y Salinas, 1983). Es propicio resaltar que en sabanas del estado Guárico las leguminosas (Fabaceae, Cesalpiniaceae y Mimosaceae) mostraron alto porcentaje de colonización por HMA (Mora et al., 2003). Varios autores (Barea y Azcón-Aguilar, 1993; Bethlenfalvay, 1992; Jeffries y Barea, 1994) han señalado que esta familia al ser altamente micótrofa, se ve beneficiada en su condición de doble simbionte ya que el mayor aporte de P que reciben por la simbiosis micorrízica favorece la nodulación y la fijación de nitrógeno. En el Cuadro 4 se muestran los resultados de crecimiento de *Pueraria phaseoloides* en un suelo ácido (pH=4,59), estéril y con bajo contenido de P aprovechable por las plantas, en presencia ó no de roca fosfórica altamente reactiva (conocida como Jordan). La inoculación con MA provocó efectos favorables en los parámetros medidos y adicionalmente, aumentó la eficiencia de la aplicación de 12 mg.Kg⁻¹ de P de roca fosfórica de forma comparable a la aplicación de 60 mg.Kg⁻¹ de P sin inoculación con MA.

Se ha propuesto que ciertas prácticas de manejo agrícola favorecen la diversidad de hongos de MA y la proliferación de los propágulos de estos simbiontes: micelio externo a la raíz y/o las proliferación de esporas. En este sentido, Dodd et al., 1990 a y b realizaron experimentos de campo en sabanas colombianas en los que observaron el efecto de la fertilización fosforada y la inoculación con HMA sobre pasturas y otras especies tropicales. Encontraron que la inoculación con HMA favoreció el crecimiento de las especies ensayadas, además de que la inoculación previa de los cultivos podía favorecer el establecimiento de otras plantas dependiente de las MA. Cultivos diferentes pueden dar lugar a

poblaciones diferentes de HMA en la rizósfera, con lo cual, en condiciones naturales las plantas podrían ser colonizadas por diferentes especies de HMA. Al relacionar este hecho con la dificultad que aún existe para la producción de grandes cantidades de inóculo de HMA aplicable en agricultura, las prácticas agronómicas conservacionistas como una adecuada rotación de cultivos parecen ser una manera viable y sustentable de incrementar el potencial infectivo de los propágulos de MA y la efectividad de la simbiosis (Howeler *et al.*, 1987; Saif, 1987). La labranza mínima y la cero labranza del suelo contribuiría al mantenimiento de la red de micelio de los HMA, lo cual es fundamental para la agregación y estructura del suelo (Bethlenfalvay, 1992; Bethlenfalvay y Schüepp, 1994). Boddington y Dodd (2000 a y b) han obtenido interesantes resultados con el uso de rizocajas, herramientas que permiten simular a menor escala lo que sucedería en las prácticas de campo. Así, ellos determinaron la respuesta diferencial de distintas especies de HMA a los manejos del suelo. Este tipo de estudio resulta prometedor al reproducir, en el invernadero lo que resulta menos fácil de observar a nivel de campo.

Cuadro 4. Efecto de la inoculación con micorrizas arbusculares en un suelo ácido laterítico estéril sobre el crecimiento, absorción de fósforo y fijación de nitrógeno de *Pueraria phaseoloides* en ensayo de invernadero

TRATAMIENTO	Producción materia seca (g/maceta)	Colonización por MA (%)	P en planta (%)	Nódulos/maceta (Nº)	Reducción de acetileno ($\mu\text{mol/maceta/hr}$)
Control (suelo no estéril)	2,4	0	0,18	1	0,1
MA	28,8	76	0,27	230	55,0
MA + 12 mg.kg ⁻¹ P (roca fosfórica)	31,0	67	0,28	241	69,1
MA + 60 mg.kg ⁻¹ P (roca fosfórica)	37,8	74	0,31	354	123,4
12 mg.kg ⁻¹ P (roca fosfórica)	3,9	11	0,25	11	1,6
60 mg.kg ⁻¹ P (roca fosfórica)	24,6	0	0,25	96	24,8

(Sánchez y Salinas, 1983).

Sanginga *et al.*, (1999) estudiaron el efecto que la rotación de cultivos tenía sobre la colonización por MA en el cultivo de maíz, particularmente el efecto que la inoculación con *Rhizobium* del cultivo anterior (soya), podía tener sobre la micorrización del maíz en sistemas de sabana. Se observó que el maíz tenía una mayor colonización por MA cuando el cultivo previo era soya inoculada con *Rhizobium* en relación a la soya y/o maíz no inoculados como cultivo previo. La soya inoculada favoreció la presencia de una mayor diversidad de HMA. Por otra parte, Mc Gonigle *et al.*, (1999) observaron que la soya y el maíz eran susceptibles a la colonización por MA por efecto de la labranza. Para el maíz, se estimulaba la toma de fósforo cuando se aplicaba mínima labranza y había aplicación previa de siembra de soya como cultivo de rotación. Sus estudios sugieren que se la colonización por MA de los cultivos con la eficiente toma de fósforo podría combinarse con adecuadas prácticas de labranza.

Prácticas de manejo sugeridas para ecosistemas de sabana

Para el manejo de suelos ácidos e infértiles como los predominantes en los ecosistemas sabanas de América tropical, se recomienda seguir los siguientes lineamientos de Sánchez y Salinas (1981 y 1983) y algunos otros autores:

1. Evaluar detalladamente la fertilidad del suelo para realizar recomendaciones de aplicación de una fertilización balanceada, para optimizar el uso de los fertilizantes, particularmente las dosis de fósforo.
2. Aplicar fuentes de fósforo menos costosas, como las rocas fosfóricas tanto en forma pura como en combinación con otras fuentes solubles, en consideración con el tipo de cultivo: anual ó perenne.
3. Estudiar la factibilidad de añadir cal para favorecer la liberación del P no disponible.
4. Seleccionar especies y variedades de plantas (genéticamente mejoradas) que puedan crecer bien en condiciones limitantes de fósforo aprovechable del suelo.
5. Explorar las posibilidades prácticas de la utilización de las MA para aumentar la absorción de fósforo por la planta, particularmente en cultivos como las leguminosas de gran micotrofia y alto consumo en el trópico.
6. Seleccionar especies de HMA adaptados a las condiciones de acidez de los suelos, para ser utilizados en la preinoculación de las plantas que vayan a implantarse en los sistemas de cultivo.
7. Propiciar la aplicación de prácticas conservacionistas tales como la rotación de cultivos de micotrofia creciente, labranza mínima (favorece la formación de los agregados del suelo y minimiza la ruptura del micelio externo de MA) y la aplicación de abonos verdes entre otras, que permitirán el manejo sustentable de los agroecosistemas tropicales (Bethlenfalvay, 1992; Bethlenfalvay y Schüepp, 1994; Toro y López-Hernández, 1998).

CONCLUSIONES

La variedad de HMA registradas en las sabanas venezolanas corrobora la adaptación de un importante número de especies de estos hongos a los suelos ácidos tropicales. Se deben profundizar entre otros, los estudios relativos a la efectividad de estas especies sobre diferentes cultivos con miras a optimizar la aplicación de HMA como biofertilizantes.

La importancia de las MA en ecosistemas de sabana venezolanos queda de manifiesto en los valores de potencial infectivo los propágulos de HMA y en la micotrofia de las especies autóctonas. Es notable que las gramíneas, a pesar de ser consideradas como especies poco susceptibles a la micorrización, alcanzan en varios casos importantes niveles de colonización por MA. Aparentemente, la presencia de raíces finas y muy ramificadas no compensaría el bajo contenido nutricional de estos suelos, por lo que sería imprescindible la presencia de la simbiosis MA en estas especies.

Dado que las MA han demostrado ser ubicuas en los agroecosistemas de sabana estudiados, su presencia podría incrementarse mediante su manejo conservacionista y sustentable. Se debe procurar profundizar más en este tipo de estudios con miras a la aplicación de las MA como herramienta biotecnológica para la agricultura.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la UCV, Proyecto No. 03-31-4109-2000.

LITERATURA CITADA

- Barea J. y Azcón-Aguilar C.** 1993. Mycorrhiza and crops. *Adv. Plant Pathol.* 9, 167-189.
- Baylis G.** 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. En: Endomycorrhizas. Sanders F.E., Mosse B. y Tinker P.B. (Eds.) Academic Press, New York. 373-389.
- Beard J.** 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs.* 23, 149-215
- Bethlenfalvay G.** 1992. Mycorrhizae and crop productivity. En: Bethlenfalvay G.J. y Linderman R.G. (Eds.) Mycorrhizae in sustainable agriculture. ASA Special publication, Madison, 1-28.
- Bethlenfalvay G. y Schüepp H.** 1994. Arbuscular mycorrhizas and agroecosystem stability. En: Gianinazzi S. y Schüepp H. (Eds.) Sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland. pp 117-131.
- Boddington C. y Dodd J.** 2000a The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil.* 218, 137-144.
- Boddington C. y Dodd J.** 2000b The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant and Soil.* 218, 145-157.
- Dodd J., Arias I., Koomen I., y Hayman, D.** 1990a. The management of populations of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. I. The effect of pre-cropping and inoculation with VAM-fungi on plant growth and nutrition in the field. *Plant and Soil.* 122, 229-240.
- Dodd J., Arias I., Koomen I., y Hayman, D.** 1990b. The management of populations of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. II. The effect of pre-crops on the spore populations of native and introduced VAM-fungi. *Plant and Soil.* 122, 241-247.
- Harley, J.L. y Smith, S.E.** (1983) Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, 560 pp.
- Hayman D.** 1982. Practical aspects of vesicular-arbuscular mycorrhiza. En: Advances in Agricultural Microbiology. Subba Rao N.S. Ed. Oxford and IBH publishing Co. 325-373.
- Hernández-Valencia I. y López-Hernández D.** 1999. Allocation of phosphorus in a tropical savanna. *Chemosphere.* 39, 199-207
- Howelwer R., Sieverding E. y Saif S.** 1987. Practical aspects of mycorrhizal technology in some tropical crops and pastures. *Plant and Soil.* 100, 249-283.
- Janos D.** 1980. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61, 151-162 .
- Jasper D., Abbott L. y Robson A.** 1993. The survival of infective hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. *New Phytologist.* 124, 473-479.
- Jeffries P. y Barea, J.** 1994. Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhizas in the sustainability of plant-soil systems. En: Gianinazzi S. y Schüepp H. Eds. Sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland. 101-115.
- Jordan C.** 1984. Nutrient regime in the wet tropics: Physical factors. En: Medina E., Mooney H.A. y Vasquez-Yanes C. Eds. Physiological Ecology of plants of the wet tropics, Tasks for Vegetation Science 12. Dr W Junk. The Hague. pp 3-12.
- Klinge H., Medina E. y Herrera R.** 1977. Studies on the ecology of the Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. *Acta Científica Venezolana.* 28, 270-276.
- López-Hernández D., García-Guadilla M., Torres F., Chacón P. y Paoletti M.** 1997. Identification, characterization and preliminar evaluation of venezuelan Amazonian production systems in Puerto Ayacucho savanna-forest ecotone. *Interciencia* 22: 307-314.
- López-Gutiérrez, J.C., Toro, M. y López-Hernández, D.** 2004. Arbuscular mycorrhiza and enzymatic activities in the rhizosphere of *Trachypogon plumosus* in three acid savanna soils. *Agric. Ecosys. Environ.* 103: 405-411.
- McGonigle, T., Miller, M. y Young, D** (1999) Mycorrhizae, crop growth, and crop phosphorus nutrition in maize-soybean rotations given various tillage treatments. *Plant Soil* 210:33-42

- Medina E.** 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina E., Mooney H. y Vásquez Yánes C. Eds. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 139-154.
- Medina, E.** (1993) Mineral nutrition: tropical savannas. *Progress in Botany*. 54: 237-253.
- Medina E., Mendoza A. y Montes R.** 1978. Nutrient balance and organic matter production in the *Trachypogon* savannas of Venezuela. *Tropical Agriculture* (Trinidad) 55, 243-253.
- Medina, E. y Silva, J.** (1990) Savannas of northern South América: a steady state regulated by water-fire interacciones on a background of low nutrient availability. *Journal of Biografy* 17: 403-413.
- Medina, E. y Huber, O.** 1992. The role of biodiversity in the function of savanna ecosystems. In: Solbrig, O.T. (ed.). *biodiversity and global change*. Internacional Union of Biological Science, Monograph 8, pp. 139-158.
- Mora, E., Chavez, I y Toro, M.** (2003) Incidencia de micorrizas arbusculares en una sabana natural de la Estación Experimental de La Iguana, estado Guárico. V Congreso Venezolano de Ecología, Isla de Margarita, Venezuela.
- Porter W.** 1979. The most probable number method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Australian Journal of Soil Research*. 17, 515-519
- Ramía M.** 1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XXVII (112), 264-288
- Saif R.** 1987. Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae. I Growth, mineral uptake and mycorrhizal dependency. *Plant and Soil*. 97, 25-35.
- Salinas, J., Sanz, J. y Sieverding, E.** (1985) Inportance of VA mycorrhizae for phsophorus supply ti pasture plants in tropical Oxisols. *Plant and Soil* 84, 347-360.
- Sánchez P. y Salinas J.** 1981. Low-input technology for managing oxisols and ultisols in tropical America. *Adv. Agr.* 34, 279-406.
- Sánchez P. y Salinas J.** 1983. Suelos ácidos. Estrategias para su manejo con bajos insumos en América tropical. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá. 93 p.
- Sanginga, N., Carsky, R.J. y Dashiell, K.** (1999) Arbuscular mycorrhizal fungi respond to rhizobial inoculation and cropping systems in farmers' field in the Guinea savanna. *Biol. Fert. Soil*. 30: 179-186.
- Sarmiento G.** 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, 235 p.
- Sarmiento G. y Monasterio M.** 1975. A critical consideration of the environmental condicions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. En: Medina E. y Golley F.B. Eds. *Tropical Ecological Systems*. New York, Springer Verlag. 223-250.
- Sieverding E.** 1991. Vesicular-abuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. GTZ, Germany. 371 p.
- St. John T. y Uhl C.** 1983. Mycorrhizae in the rain forest at San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 34, 233-237
- Tiessen H., Stewart J., Cole C.** 1984. Pathways of phosphorus transformations in soil of different pedogenesis. *Soil Science Society of American Journal*. 48, 853-858.
- Toro, M., Azcón, R. y Herrera, R.** (1996). Effects on yield and nutrition of mycorrhizal and nodulated *Pueraria phaseoloides* exerted by P-solubilizing rhizobateria. *Biol. Fert. Soils* 21/1-2, 23-29.
- Toro M. y López-Hernández D.** 1998. Potentiality of the management of arbuscular mycorrhiza for sustainability of agricultural low input systems in the amazonian savanna-forest ecotone. En: R.J.Carrillo Ed. *Memorias del IV Congreso Interamericano sobre el Medio Ambiente*. Vol II. Editorial Equinoccio, Ediciones de la Universidad Simón Bolívar, Caracas. 222-227.
- Toro M.; Alba A., Casanova E. y Salas A.** 2000. Estudio de la microflora solubilizadora de fosfatos y de las micorrizas arbusculares en una sabana de El Sombrero, Estado Guárico. *Acta Biológica Venezuéllica*. 20, 29-36.
- Toro M., Blones J. y Hernández-Valencia I.** 2001. Dinámica del fósforo y actividad biológica en las micorrizósferas de dos ecosistemas adyacentes con vegetación y suelos contrastantes. *Acta Biológica Venezuéllica* 21 (2), 21-2