

MICORRIZAS ARBUSCULARES COMO BIOFERTILIZANTES PARA EL MANEJO DE SISTEMAS AGRÍCOLAS

ARBUSCULAR MYCORRHIZAE BIOFERTILIZERS FOR AGRICULTURAL SYSTEMS MANAGEMENT

Marcia Toro

Laboratorio de Estudios Ambientales, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Caracas 1041-A, Apartado 47.058, Venezuela. Teléfono: 58-212-605 1399
E-mails: marcia.toro@ciens.ucv.ve y mtoro30@yahoo.es

RESUMEN

Las micorrizas son asociaciones simbióticas que se establecen entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas. Pueden ser Ectotróficas y Endotróficas, de acuerdo a la ubicación del hongo fuera o dentro de la raíz, respectivamente. Entre las Endotróficas, las más extendidas en la naturaleza son las de tipo Arbuscular. Su efecto es ampliamente conocido, favorecen la nutrición y desarrollo de la planta a través de la captación de elementos poco móviles del suelo, principalmente el fósforo. Son consideradas como Biofertilizantes y su aplicación en sistemas agrícolas, prácticas de reforestación y restauración de suelos marginales o contaminados es promisoría. En este trabajo nos centramos en el efecto que tienen los manejos agrícolas tradicionales sobre la micorriza arbuscular y revisamos cómo los manejos conservacionistas tienen un efecto positivo en la proliferación de los propágulos formadores de las micorrizas, así como su consecuencia en la estructura del suelo y microorganismos fitopatógenos. Toda práctica agrícola que afecte la negativamente a las micorrizas, perturbará a la comunidad microbiana de la rizósfera; particularmente a los microorganismos que se desarrollan asociados a la raíz micorrizada o micorrizósfera. Se discute la conveniencia de los manejos agrícolas en los sistemas venezolanos desarrollados en las sabanas de suelos ácidos de los llanos centrales.

ABSTRACT

Mycorrhizae are symbiotic associations established between some soil fungi and plant roots. According to the location of the fungus, mycorrhizae are classified as Ectotrophic (fungal structures out of the root) and Endotrophic (fungi inside the root), respectively. The most widespread type of Endotrophic mycorrhizae among nature are Arbuscular mycorrhizae. Its effect is widely known: promotes plant growth and nutrition through the uptake of slow mobile elements of the soil, especially phosphorus. Mycorrhizae are considered as Biofertilizers and their application in agriculture, reforestation and restoration practices of marginal or contaminated soils is promising. In this paper we focus on the impact of traditional agriculture management on arbuscular mycorrhiza structures and richness, and review how conservationist managements have a positive effect on the proliferation of mycorrhizae propagules, as well as its impact on the soil structure and plant pathogenic microorganisms. Any agricultural practice that adversely affects mycorrhizae will influence disrupting the microbial community of the rhizosphere, particularly those microorganisms that develop in the mycorrhized root or mycorrhizosphere. The effectiveness of the symbiosis on plant nutrition decreases. We discuss the suitability of agricultural management of savannas located in central Venezuela.

Palabras clave: Micorriza arbuscular, sabana, manejo agroecológico, suelos, microorganismos.

Keywords: Arbuscular mycorrhiza, savanna, agroecological management, soils, microorganisms, Glomeromycota.

INTRODUCCIÓN

La calidad del suelo es un indicador integral de los sistemas agrícolas sustentables (Amora, 1998). Uno de los componentes fundamentales de la

calidad del suelo es la biota, particularmente el componente microbiano. Entre los grupos más importantes de microorganismos del suelo se encuentran los hongos, constituidos por diversos grupos que difieren en estructura y función.

Algunos de estos hongos se asocian con las raíces de las plantas conformando las micorrizas, asociaciones simbióticas mutualísticas entre ciertos hongos y las raíces de las plantas. Las micorrizas pueden ser Ectotróficas (las estructuras del hongo se encuentran externas a la raíz) y Endotróficas (el hongo se establece dentro de la raíz); en este último grupo se encuentran las micorrizas arbusculares (Barea y col., 1996), en las que centraremos nuestra atención en este trabajo (Cuadro 1). Esta es una simbiosis establecida desde tiempos remotos entre hongos del orden Glomales (Morton y Bentivenga, 1994) y las raíces de las plantas; un 80% de las plantas terrestres poseen dicha asociación (Smith y Read, 1997). Más recientemente se ha descrito que los hongos que forman la simbiosis micorrízica arbuscular pertenecen al Phylum Glomeromycota (Schussler y col., 2001), y se desarrollan dentro y fuera de la raíz. Estos hongos son simbiosiontes obligados y requieren de una fuente de carbono proveniente del hospedero para completar su ciclo de vida; la estructura resultante en la raíz se conoce como micorriza arbuscular (MA), presente con frecuencia en los ecosistemas terrestres (Figura 1). Sólo algunas familias (10%) han perdido la capacidad de formar esta simbiosis, como las Chenopodiaceae y Brassicaceae, entre otras (Smith y Read, 1997), por lo que se reconoce su presencia ampliamente extendida en la naturaleza.

Es conocido que las MA ejercen un efecto beneficioso sobre el desarrollo y crecimiento de las plantas, gracias a que el hongo desarrolla una extensa red de micelio al exterior de la raíz, con la cual capta nutrientes que por su lenta movilidad en la solución del suelo se agotan en la zona circundante a la raíz (Smith y Read, 1997). Así, una planta micorrizada posee un mecanismo de absorción de nutrientes poco móviles, como el fósforo, zinc y cobre, que no está presente en las plantas no micorrizadas. El efecto fundamental de la micorriza es mejorar la nutrición de las plantas a través del suministro de macronutrientes como el fósforo. Una planta micorrizada posee un mayor desarrollo y mejor contenido nutricional que una planta no micorrizada; por esta razón, algunos autores consideran a esta asociación simbiótica como un biofertilizante, y se reconoce su utilidad en sistemas agrícolas, recuperación de suelos

contaminados y/o perturbados, entre otras aplicaciones (Barea y Jeffries, 1995).

Una micorriza arbuscular se forma por la capacidad que poseen las esporas de los hongos Glomeromycota, su micelio y las raicillas micorrizadas presentes en el suelo, de colonizar las raíces de las plantas (Figura 1). Estos son conocidos como propágulos infectivos de la micorriza arbuscular (Brundrett y col., 1996). Su presencia y abundancia puede variar según el tipo de suelo y la manipulación que este haya recibido. Una vez establecido el contacto hongo-raíz, se desarrolla la simbiosis, con estructura y funcionalidad específicas que facilitaran a la planta la nutrición y desarrollo anteriormente descritos.

Las micorrizas arbusculares constituyen un componente fundamental de los sistemas agrícolas productivos modernos. Sin embargo, pueden ser afectadas por las prácticas que emplea la agricultura actual, como el uso de biocidas, la mecanización y la fertilización química. En un escenario en el que los costos de los insumos para la agricultura incrementan y los fitopatógenos se hacen cada vez más resistentes a los biocidas, las MA constituyen una alternativa biológica, amigable al ambiente, que surge como una opción para el manejo agrícola sustentable. En este trabajo revisaremos los aspectos más relevantes de las MA y su aplicabilidad en los sistemas agrícolas.

Conversión de los sistemas naturales a sistemas agrícolas y su efecto sobre la micorriza arbuscular y la calidad del suelo

Un primer aspecto a comprender en el funcionamiento de la simbiosis micorrízica es el efecto que tienen sobre ellas las prácticas agrícolas. La conversión de los ecosistemas naturales, sean bosques o sabanas, a sistemas agrícolas trae como consecuencia la variación en la composición de especies vegetales y microbianas del suelo, del contenido nutricional, cantidad de materia orgánica y condición general del suelo (Munyanziza y col., 1997). Por lo general, hay una sustitución de las especies vegetales nativas por una única especie representada por el cultivo de interés agrícola. Esto constituye una perturbación drástica al ecosistema, que afecta la composición y

abundancia de las especies de los hongos Glomeromycota. Así por ejemplo, Jasper y col., (1987), observaron un descenso en la composición de especies y número de esporas de Glomeromycota, después de la perturbación causada por pérdida de la vegetación en algunos lugares de Australia. Mason y col., (1992), observaron un efecto similar en las poblaciones de Glomeromycota, luego de retirar la vegetación para establecer plantaciones de plátano. Toro y col., (2008), también notaron una disminución del número de esporas en sistemas agrícolas del estado Guárico, Venezuela, al aplicar manejos agrícolas que involucraban fertilización química.

Con frecuencia hay un lapso de tiempo de duración variable entre la deforestación y el establecimiento del nuevo cultivo, por lo que hay un período seco con pérdida de humedad que afecta a la biota del suelo. Para la eliminación de la vegetación se utiliza maquinaria que causa la compactación y perturbación de la biota del suelo; en ocasiones se aplican quemas que provocan altas temperaturas y su calentamiento, lo que tiene un efecto perjudicial sobre los diferentes propágulos infectivos de la micorriza. Algunos autores (Goss y De Varennes, 2002; Miller y Mac Gonigle, 1992; Jasper 1989) han observado la disminución de la capacidad de absorción del fósforo y de la producción de biomasa de los cultivos a consecuencia de una perturbación similar.

La agricultura tradicional, con la siembra y retiro constante de los cultivos trae como consecuencia la erosión y agotamiento nutricional del suelo. Ello, junto con el uso de fertilizantes, biocidas y la compactación del suelo por la maquinaria, afecta negativamente las poblaciones de los Glomeromycota (Kuyper y col., 2004). Bajo este escenario encontramos sistemas en cuyos suelos debe mejorarse el inóculo nativo de estos hongos, procurando un manejo diferente y adecuado: rotación de cultivos, manteniendo los suelos cubiertos con abonos verdes, sembrar cultivos afines a la micorriza (micótrofos) y fertilizar con dosis bajas de fertilizantes inorgánicos. Estos manejos benefician el incremento de la biodiversidad de los Glomeromycota (Sieverding y Leihner, 1984), ya que al variar las plantas hospederas, los hongos

disponen de diversos hospederos con afinidades diferentes a los Glomeromycota, lo que favorece la proliferación de las distintas especies de estos hongos formadores de la micorriza arbuscular.

En un sistema natural, solo ciertas plantas con estrategias muy particulares (alta tasa reproductiva, poco micótrofas) pueden colonizar suelos perturbados, modificando paulatinamente las condiciones edáficas hasta favorecer el establecimiento y repoblación de los hongos Glomeromycota. En la fase inicial de los sistemas agrícolas, es necesario inocular las plantas con estos hongos, para que puedan establecerse en estas nuevas condiciones del suelo (Johnson y Pflieger, 1992). La inoculación permitirá asegurar que la planta se establezca en un suelo desprovisto de estos organismos; su repoblación con los Glomeromycota y restablecimiento de los contenidos nutricionales del suelo, constituyen una estrategia de manejo diseñada para tal efecto.

Manejo de las micorrizas arbusculares en la agricultura sostenible

Los sistemas agrícolas sustentables operan con procesos biológicos para alcanzar niveles aceptables de producción y calidad de alimentos, con un mínimo de efectos adversos al ambiente (Altieri, 2002). Estos aplican la rotación de cultivos para la conservación y suministro de nutrientes, así como para el control de malezas y enfermedades (Harrier y Watson, 2003). Ello difiere de los sistemas agrícolas con manejos intensivos que por lo general aplican de forma intensiva las fertilizaciones químicas y pesticidas. Existen varias formas de manejo sustentable, referidas en la literatura como Manejo Integrado de Cultivos, Agricultura Orgánica y/o Manejo Conservacionista (Harrier y Watson, 2003). A pesar de que los términos posean algunas diferencias, se reconoce que las condiciones del suelo que prevalecen en los sistemas sustentables son más favorables a las MA que bajo la agricultura convencional.

En la agricultura sustentable la simbiosis planta-hongo micorrízico juega un papel clave, ayudando a la planta no sólo a sobrevivir, sino también a ser productiva bajo condiciones adversas

(Mosse, 1986). Se ha observado que el micelio de una micorriza puede extenderse hacia el exterior de la raíz varios centímetros (>9 cm) por lo que se forman puentes de unión entre la zona de obtención de nutrientes alrededor de la raíz y la superficie de intercambio iónico del suelo, donde pueden absorberse elementos poco móviles. Así, la planta se beneficia debido a que es capaz de explotar un mayor volumen de suelo en su vecindad (Figura 2). El micelio micorrízico en un suelo no perturbado se encuentra ampliamente extendido y por lo tanto provee el conducto para la absorción de iones que son lentamente intercambiados y tienen una baja solubilidad, lo que conforma la base de los sistemas sustentables (Barea y Jeffries, 1995). La red de hifas es esencial para el mantenimiento de la producción sostenida de plantas tanto en un ecosistema natural como en situaciones agrícolas de bajos insumos, donde los nutrientes están limitados, como los ecosistemas de sabana (López-Gutiérrez y col., 2004). Asimismo, varios autores reconocen la importancia de las comunidades microbianas que viven asociadas al micelio y rizósfera de la micorriza arbuscular, dada la múltiple funcionalidad que poseen (Andrade y col., 1997; Uroz y col., 2007). Los manejos agrícolas tradicionales como el uso de maquinaria pesada y arado afectan negativamente la red de micelio de la MA, pues causan su ruptura, reduciendo su viabilidad y funcionalidad (Munyanziza y col., 1997). Ello también alterará la funcionalidad y abundancia de la comunidad microbiana asociada.

Estudios en un pastizal tropical muestran que la cantidad de micelio de MA en el suelo presentó una correlación negativa con respecto a la fertilidad del suelo, pero una relación positiva con respecto al contenido de nutrientes en la planta (Mc Maughton y Oesterheld, 1990). Barea y col., (1996), observaron que plantas micorrizadas que se encontraban en sitios de baja fertilidad mantuvieron un contenido mineral similar o sólo ligeramente por debajo del encontrado en sitios con alta fertilidad y baja abundancia micorrízica, lo que apoya los hallazgos anteriormente descritos. Estos resultados sugieren que la asociación micorrízica actúa para estabilizar el flujo de nutrientes en el ecosistema a través de gradientes edáficos y que compensa funcionalmente la amplia

variación de la fertilidad del suelo, ya que el estatus nutricional de la planta no fue afectado por las diferencias de la condición nutricional del suelo.

Impacto del manejo agrícola y cultivos aplicados

Hoy en día se proponen manejos que permitan favorecer la presencia y funcionamiento de las MA en los sistemas agrícolas. Seguidamente se discutirán algunos de estos aspectos.

Rotación de cultivos

La rotación de cultivos permite el crecimiento de plantas en una secuencia definida. Constituye una herramienta importante para el manejo de los nutrientes, a través de la alternancia de leguminosas y/o cultivos demandantes de elementos del suelo y el manejo de las malezas y enfermedades. El cultivo precedente afecta el crecimiento del cultivo subsiguiente (Altieri y Nicholls, 2000); varios autores han observado que el tipo de cultivo y la rotación afectan a las comunidades de los hongos Glomeromycota (Johnson y col., 1991 y Johnson y Pflieger, 1992). El cultivo continuo de una misma planta tiende a seleccionar especies de estos hongos que son ineficientes en la simbiosis, lo que lleva a la disminución de la productividad de los monocultivos (Harrier y Watson, 2003).

Al incluir cultivos poco afines a la MA o no micótrofos en la rotación, se registró disminución en la productividad, toma de P y colonización por MA en las plantas (Arihawa y Karasawa, 2000). La inclusión de períodos de barbecho (o descanso de siembra) tiene un efecto similar a la inclusión de un cultivo no micótrofo en el crecimiento y colonización por MA en los cultivos subsiguientes (Ocampo y col., 1980), lo que sugiere la pérdida de viabilidad de las hifas del hongo en ausencia de plantas hospederas y la importancia de las hifas extraradicales como fuente de inóculo de la MA en el suelo. Harinikumar y Bagyaraj (1988) observaron que el barbecho reducía el número de propágulos de la MA en un 40% en comparación con la presencia de plantas micótrofas; la duración del barbecho también influenciaba la calidad de la simbiosis en el cultivo subsiguiente (Harrier y

Watson, 2003). Una merma importante en el inóculo nativo después de un largo período de barbecho puede resultar en una carencia de los elementos P y Zn en las plantas, conocida como el síndrome del barbecho. El barbecho, al igual que el monocultivo, selecciona los hongos MA menos beneficiosos o simbióticos, lo que trae como consecuencia la pérdida de la efectividad de la simbiosis a largo plazo (Bethlenfalvay y Linderman, 1992).

Estos resultados indican que la selección de las plantas a cultivar y la duración de los períodos de barbecho o descanso, deben ser considerados como parte del manejo agronómico integral de los sistemas agrícolas, si se quiere mantener y /o utilizar los beneficios de la simbiosis micorrízica arbuscular. Por lo general, las gramíneas y leguminosas poseen buena micotrofia y favorecen la proliferación de los propágulos de MA, en tanto que las plantas no micótrofas desfavorecen su multiplicación (Sieverding y Leihner, 1984). En los sistemas tropicales es común la rotación de maíz con leguminosas, condición que favorece la proliferación de los hongos Glomeromycota; en tanto que el monocultivo de alguno de los dos cultivos por separado desfavorece este parámetro (Harinikumar y Bagyaraj, 1988). Sanginga y col., (1999) observaron un incremento de la micorrización de la soya si el cultivo previo había sido el maíz, cultivo muy micótrofo. Bagayoko y col., (2000) observaron una mayor colonización por MA en cereales si el cultivo predecesor era de la familia de las leguminosas; lo contrario se observó en el monocultivo de ambas especies.

A pesar de que los hongos Glomeromycota no son específicos, la siembra de diferentes plantas hospederas estimula la presencia de distintas especies de estos hongos, por lo que a través de la selección y manejo de los cultivos pueden modificarse las poblaciones micorrízicas en el suelo (Hart y col., 2001). Las prácticas de agroforestería también favorecieron la proliferación de los propágulos infectivos de la MA en suelos de Indonesia (Boddington y Dodd, 2000). La mezcla de plantas, particularmente cultivos de interés comestible y árboles, tal como se practica en la agroforestería, puede causar una distribución más equilibrada de la micorriza en la zona radical,

lo que incrementa el volumen de suelo del que los nutrientes pueden ser eficientemente tomados. Cardoso y Kuyper (2006) proponen la agroforestería junto con la inoculación con micorrizas de los cultivos, como una práctica apropiada para el uso de la tierra. Para ello, también se sugiere que los productores produzcan in situ sus propios inóculos a fin de evitar gastos por traslados y compra del inóculo.

Efecto de la labranza

Estudios realizados en sistemas agrícolas indican que la labranza afecta negativamente las poblaciones de los hongos Glomeromycota (Mac Gonigle y Miller, 2000). Estos autores observaron que la reducción de la labranza con prácticas menos agresivas, como la siembra directa (emplea utensilios que causan menos compactación del suelo), incrementaron las poblaciones de las micorrizas en comparación con prácticas de mayor impacto en el suelo. Asimismo, al sembrar el cultivo de cobertura *Vicia villosa* como abono verde, después de haberse cosechado plantas de trigo en un sistema en el que no se aplicó labranza, se observó una mayor micorrización de la cobertura, atribuida a que se mantuvo sin perturbación la red de hifas extraradicales de la micorriza en dicha parcela en comparación con la que recibió labranza. Hoy en día se sugieren otros manejos como la siembra directa, siembra con cincel y maquinaria cuyo diseño posee menor impacto sobre la estructura del suelo, para la conservación de la entidad de la simbiosis micorrízica (Altieri y Nicholls, 2000).

Enmiendas orgánicas y abonos verdes

La fertilidad natural de los suelos no solamente depende de sus minerales, sino también del contenido materia orgánica presente. La incorporación de materia orgánica, por abonos verdes o compostaje es otra práctica agronómica comúnmente utilizada para alcanzar el desarrollo sustentable (Altieri, 1992). La materia orgánica influencia el crecimiento de las plantas a través de su efecto sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos (Stevenson, 1982). Los manejos agrícolas convencionales generalmente alteran la estructura, el pH, la conductividad

eléctrica, la temperatura y la capacidad de retención de agua del suelo. Añadir materia orgánica incide en la estructura del suelo, mejorando así la aireación, retención y movimiento del agua. Esta se estabiliza haciéndose más resistente a la biodegradación por asociación con muchos tipos de minerales y metales formando agregados, que son los que confieren estructura al suelo e inciden en el transporte de agua, aire, nutrientes y un adecuado desarrollo biológico (Kassim y col., 1981).

Una de las prácticas agrícolas más antiguas consiste en utilizar "abonos verdes" para mejorar el suelo. Cuando después de una leguminosa como alfalfa o trébol, se siembra una planta no leguminosa, por lo general la cosecha es mayor, debido a un incremento en la provisión de nitrógeno que suministran las leguminosas al suelo. El uso de abonos verdes es una práctica que favorece la protección del suelo contra la erosión y la reducción de pérdidas de nutrientes por lixiviación (Amora, 1998). Utilizar las leguminosas permite incluir otro tipo de manejo que utiliza a los biofertilizantes, como el *Rhizobium*, dado que esta es una bacteria que se asocia específicamente a la familia Leguminosae. Las leguminosas también se asocian con la micorriza arbuscular, por lo que en su caso se habla de la simbiosis tripartita (Barea y col., 1996). Autores como Nwoko y Sanginga, (1999), Sanginga y col. (1999) y Houngnandan, y col. (2000) indican con sus resultados que la inoculación con *Rhizobium* y *Bradyrhizobium*, junto con micorrizas arbusculares, favorece el desarrollo y crecimiento de leguminosas en sistemas agrícolas. En los suelos tropicales la aplicación de materia orgánica como abonos verdes o desechos agrícolas estimulan la proliferación de los hongos Glomeromycota, lo que permite superar la carencia de suficientes hongos MA en el suelo. El bajo contenido de materia orgánica en los suelos tropicales favorece la respuesta observada por las enmiendas añadidas (Harinikumar y Bagyaraj, 1989).

Fertilización

Con frecuencia el Fósforo es el elemento limitante en los suelos tropicales para la

producción agrícola, sin embargo, Krishna y Bagyaraj (1982), observaron que una fuerte fertilización fosforada ($198 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) reduce la población de los hongos Glomeromycota. También indican que los fosfatos de lenta liberación como la roca fosfórica tienen en menor efecto sobre este parámetro. Toro y col., (1998) observaron un adecuado funcionamiento de la simbiosis micorrízica en presencia de la roca fosfórica Riecito, corroborando el efecto de las fuentes fosforadas de lenta liberación recomendadas para los suelos tropicales.

En relación a la aplicación de nitrógeno, algunos autores han observado que altas dosis de N ($188 \text{ kg N. ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones de MA (Hayman, 1975), asimismo, las fuentes nitrogenadas en forma de nitrato parecen afectar de forma más acusada a los propágulos micorrízicos que las fuentes de amonio (Menge, 1984; Sreenivasa y Bagyaraj, 1989).

Pesticidas

La mayoría de los pesticidas inhibe la colonización y desarrollo de las micorrizas en las plantas (Ocampo y Hayman, 1980). La generalidad de los pesticidas que se consiguen comercialmente afectan la simbiosis; sin embargo otros no la afectan. Así por ejemplo, los biocidas metil bromuro y cloropicrin, afectan a los hongos Glomeromycota. Sin embargo, algunos autores indican que con el tiempo el suelo puede recolonizarse con estos hongos (Sieverding, 1991). Los fungicidas sistémicos como Tiobendazole, Benomilo y Triadimefon afectan negativamente a la micorriza; el Captan, que no es sistémico y los herbicidas Paraquat y Simazina no tienen efectos adversos sobre la simbiosis (Nemec, 1980). Algunos nematocidas como 1,2-dibromo-3-chloropropane (DBCP) estimulan la colonización de las raíces por la micorriza (Menge y col., 1979) y muchos de estos productos no tienen consecuencias adversas sobre la misma, lo cual puede deberse a un efecto inhibitorio sobre la microflora perjudicial en la rizósfera y la estimulación de la exudación radical que favorece a la micorriza (Menge, 1982). Una alternativa al manejo de plagas ó malezas en los sistemas

agrícolas la constituye el uso de organismos que permitan el control biológico de los patógenos, lo que llevaría a un menor uso de químicos y biocidas (Harrier y Watson, 2003). Esta es una condición de manejo que, junto con la aplicación de la micorriza arbuscular como biofertilizante, debe procurarse en los sistemas agrícolas sustentables (Altieri y Nicholls, 2000).

LA MICORRIZA ARBUSCULAR Y LA CALIDAD BIOLÓGICA DEL SUELO

Las micorrizas tienen el potencial de reducir el daño causado a la planta por los hongos patógenos del suelo, nematodos y bacterias. Varios autores indican que la inoculación con micorrizas reduce el ataque de hongos patógenos (Cardoso y Kuyper, 2006). La inoculación con *Glomus mosseae* protegió a *Arachis hypogaea* L. de la infección causada por el hongo patógeno *Rhizoctonia solani*, además de favorecer la producción de biomasa, muy probablemente por el efecto nutricional favorecedor causado por la micorriza (Abdalla y Abdel-Fattah, 2000). Abdel-Fattah y Shabanam (2002) observan que se establece una competencia por los sitios de infección en la raíz de *Vigna unguiculata*, entre *Glomus clarum* y *Rhizoctonia solanii*, con lo cual, la presencia de la micorriza favoreció el desarrollo de la planta y su nutrición.

Un importante agente patógeno de los cultivos son los nematodos. Estos pueden ejercer efectos devastadores sobre la productividad de los cultivos, por lo que deben controlarse para obtener una adecuada productividad agrícola (Jaizme-Vega y col., 1997). La colonización de las plantas con MA puede disminuir la severidad del ataque patogénico de los nematodos (Pinochet y col., 1997). Aunque la interacción de la micorriza arbuscular y los nematodos es variable, se requiere investigar a profundidad esta interacción en un rango amplio de plantas hospederas para determinar si existe un patrón definido (Borowicz, 2001).

La interacción entre la MA y los nematodos se ha estudiado en plantaciones de banana (Jaizme-Vega y col., 1997). Estos autores establecieron que la inoculación de plantas de banana con el hongo

Glomus mosseae mejoraba el desarrollo de la planta y reducía la reproducción de *Meloidogyne incognita*, causante de la pudrición en las raíces. Pinochet y col., (1997), también observaron un efecto favorable de la micorriza sobre la infección por el nemátodo *M. javanica* en banano. La inoculación temprana de plántulas de café (4 meses) con la micorriza disminuyó el ataque del nemátodo *Pratylenchus coffeae* (Vaast y col., 1998).

Experimentos realizados con dos especies de nematodos (*Pratylenchus coffeae* y *Radopholus similis* Cobb) y leguminosas indicaron que si las plantas eran inoculadas antes del ataque de nematodos con la micorriza, la composición de especies de los nematodos se veía afectada negativamente (Villenave y col., 2003). Se relacionó este resultado con efecto micorrizosférico (Johanson y col., 2004), es decir, con la presencia de grupos microbianos en la rizósfera de plantas micorrizadas capaces de ejercer control sobre los nematodos.

La mayoría de los trabajos consultados indican que la preinoculación de las plantas con hongos Glomeromycota disminuye la severidad de los ataques de patógenos que atacan la raíz. Esta es una práctica promisoriosa a ser aplicada en los cultivos, tanto en aquellos que posean fase de vivero como el café, cacao y otros, que puedan ser preinoculados antes de ser llevados a campo, como al sembrarlos directamente en el campo (Kuyper y col., 2004; Bending y col., 2006).

La micorizósfera: zona de actividad microbiana de interés para la agricultura

En 1904, Hiltner introdujo el término *rizósfera* para describir la zona del suelo afectada por el desarrollo de las raíces, que favorecen la proliferación de microorganismos (Hartmann y col., 2008). Las actividades metabólicas de tales poblaciones estimuladas, tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo, en la rizósfera son de vital importancia para el desarrollo de las plantas (Barea y col., 1996). El incremento de la actividad microbiana en la rizósfera, ejercido por el suministro de compuestos orgánicos que aportan los exudados radicales y otros materiales como

residuos vegetales o microbianos, recibe el nombre de *efecto rizosférico* (Amora, 1998).

En las regiones del suelo próximas a las raíces (rizósfera), se produce un incremento notable del número y actividad de las especies microbianas e incluso, un desarrollo selectivo motivado por la diferente concentración y composición de las excreciones (Urbano y Moro, 1992). Las raíces micorrizadas poseen una fisiología diferente a la raíz no micorrizada, con un patrón de exudación que favorece la presencia de grupos microbianos de particular interés por los productos y actividades que desarrollan; esta zona es conocida como la micorrizósfera (Bethlenfalvay y Linderman, 1992; Uroz y col., 2007).

En el suelo, los microorganismos desarrollan una amplia gama de acciones que repercuten en el desarrollo y nutrición de las plantas. Sin embargo, el nivel y actividad de las poblaciones microbianas del suelo es muy bajo, salvo en microhabitats donde haya una cantidad suficiente de fuente de carbono metabolizable. Cuando se introducen plantas en el sistema, la condición de los microorganismos cambia drásticamente, ya que las plantas son las principales suministradoras de sustratos energéticos que estos aprovechan cuando se encuentran en la zona próxima a la raíz y proliferan en ella (Kennedy y Smith, 1995). Si la planta está micorrizada, la proliferación de grupos funcionales con efectos importantes sobre las plantas en la micorrizósfera es punto de interés en muchas de las investigaciones científicas hoy en día (Andrade y col., 1997).

Las acciones que desarrollan los microorganismos en la rizósfera y micorrizósfera que resultan beneficiosas en los sistemas suelo-planta, pueden concretarse en las siguientes: a) Estimulación de la germinación de las semillas y del enraizamiento, mediante la producción fitoestimuladora de hormonas, vitaminas y otras sustancias; b) Incremento en el suministro y/o disponibilidad de nutrientes, efecto que se deriva del protagonismo de los microorganismos en los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes (solubilizadores de fósforo, fijadores de nitrógeno simbióticos y de vida libre); c) Mejora en la estructura del suelo, consecuencia de la

contribución microbiana en la formación de agregados estables y d) Protección de la planta frente a las presiones ambientales bióticas y abióticas, debido a fenómenos de antagonismo entre microorganismos (agentes de control biológico de patógenos) o incremento de la resistencia/tolerancia a la salinidad, sequía, etc. (Amora, 1998).

De lo anterior resulta evidente que mantener y favorecer la red de hifas de la MA en los sistemas agrícolas, favorecerá la presencia de comunidades microbianas cuyas funciones son importantes en el ciclaje de nutrientes y el bienestar de las plantas. Consideremos que la interacción de la micorriza arbuscular con los microorganismos rizosféricos es esencial para su óptimo funcionamiento (Toro y col., 1998).

Micorrizas arbusculares y la estructura del suelo

Las hifas de los hongos Glomeromycota están involucradas en la formación de agregados estables del suelo, un proceso que es crucial para su conservación. Este efecto es crítico en el desarrollo de ecosistemas sustentables, especialmente en suelos erosionados. El micelio del hongo conforma una estructura en forma de red que envuelve a las partículas del suelo. Después, las raíces y las hifas proveen las condiciones necesarias para formar microagregados por medio de mecanismos fisicoquímicos. Finalmente, estos se unen en macroagregados gracias a la capacidad de las hifas de MA de formar una especie de malla, y se estabilizan debido a una cementación mediada biológicamente (Tisdall y Oades, 1980; Oades, 1984; Jastrow y Miller, 1991). La actividad del micelio de los hongos Glomeromycota en este proceso es de gran importancia en los sistemas sustentables (Barea y Jeffries, 1995).

Las prácticas convencionales de los sistemas agrícolas son perjudiciales para los hongos micorrízicos, ya que pueden disminuir la diversidad biológica y por ende la riqueza de especies presentes en el banco de esporas de Glomeromycota en el suelo (Toro y col., 2008). Por lo general, la alteración de la capa superior del perfil de suelo es degradada o erosionada y la

mayoría de los propágulos de MA se afectan negativamente, como se describió anteriormente. Las Micorrizas Arbusculares pueden tener un efecto positivo en la recuperación de los suelos, por lo que son ampliamente recomendadas para el establecimiento de plantas en suelos perturbados (Hall, 1988; Jasper y col., 1989).

Sistemas agrícolas venezolanos

En Venezuela, cerca del 70% de las tierras cultivables poseen limitaciones por acidez y baja fertilidad natural (López-Hernández, 1997). Casanova (1996) ha estimado que aproximadamente 60 millones de hectáreas del país poseen problemas de acidez, con el fósforo como principal elemento limitante. La caracterización de suelos ácidos ha puesto de manifiesto las variaciones en propiedades como la textura, grado de acidez, contenidos de Mg, Ca y Al en el complejo de intercambio las cuales limitan la generación de prácticas agronómicas que tiendan a mejorar la potencialidad para uso agrícola y pecuario.

Los sistemas de producción que se desarrollan en los suelos venezolanos frecuentemente muestran baja productividad, encontrándose valores que oscilan entre 20-40 Kg/ha/año en las sabanas estacionales de *Trachypogon*. En los llanos centrales de Venezuela predominan suelos tipo Alfisol, Inceptisol y Ultisol. Los bajos índices de productividad indicados se asocian a la dominancia de suelos de texturas franco-arenosas, pH ácidos, bajos contenidos de materia orgánica, calcio, fósforo, azufre y potasio en las sabanas estacionales. Estas también muestran deficiencias de micronutrientes (cobre y zinc) y toxicidades de hierro, aluminio y manganeso. Las características descritas inducen a una vegetación natural de escaso potencial para la producción animal, debido a la baja productividad y bajo valor nutritivo que poseen, al presentar deficiencias de proteína, energía y minerales, especialmente durante los meses del período seco (Torres, 1996). Algunas de las especies predominantes en estas sabanas son *Trachypogon*, *Axonopus*, *Andropogon*, *Paspalum* y *Mesosetum*, entre otras.

Todos estos factores y los efectos negativos de un manejo inadecuado de los recursos hacen necesario establecer estrategias a través de diferentes alternativas de manejo en suelos ácidos a fin de frenar el deterioro acelerado del ambiente, enmendar las áreas afectadas y evitar el deterioro de las zonas no afectadas para así lograr a mediano plazo la formación de un perfil cultural donde sea posible hacer agricultura y ganadería sostenible.

Autores como Toro y col., (2008) observaron que el manejo conservacionista favoreció la proliferación de los propágulos de la micorriza; asimismo, estos se veían afectados negativamente cuando se aplicaba fertilización química.

En sistemas de manejo conservacionista desarrollados en el Estado Guárico, Toro y col., (2009) observaron una respuesta promisoriosa del cultivo de maíz al ser inoculado con inoculantes en base a la MA nativa y una dosis reducida de fertilizantes fosforados como la roca fosfórica; las plantas inoculadas mostraron superación del síndrome de barbecho (mejor contenido nutricional de los elementos poco móviles, fósforo, cobre y zinc) en relación a las no inoculadas. Según estos resultados los autores sugieren continuar la investigación sobre la inoculación con MA en los sistemas agrícolas establecidos en las sabanas venezolanas; aspectos relativos a la biología y calidad física del suelo están siendo evaluados de manera integral en estos agroecosistemas junto con la utilización de los Biofertilizantes, en la conformación de un manejo agrícola alternativo y sustentable.

Conclusiones

Según Bethlenfalvay y Schüepp (1994), se vislumbra en los agroecosistemas una cadena de interrelaciones causa-efecto como beneficio final de los microorganismos del suelo. Estos mejoran el crecimiento, la nutrición, la salud y la resistencia a las presiones del medio; la planta así fortalecida, es una fuente de energía más abundante para el suelo, que favorece el desarrollo de la microbiota, la cual estimula a su vez, la formación de agregados, con la consiguiente mejora de la estructura y calidad del suelo; ello favorece el desarrollo de las plantas, lo que cierra la cadena de interacciones.

Para que haya beneficio de las asociaciones micorrízicas nativas debe hacerse énfasis en todas las prácticas agrícolas que favorezcan la presencia y actividad de los microorganismos del suelo, incluyendo a las micorrizas. Habría que analizar a profundidad el funcionamiento de los agroecosistemas en el país en pro de conseguir un manejo adecuado y autosustentado. La finalidad de ello es desarrollar agroecosistemas con una mínima dependencia de agroquímicos y suministros externos, en los que las interacciones y la sinergia entre los componentes biológicos provean los mecanismos necesarios para garantizar la fertilidad del suelo y la productividad de los

cultivos.

Las investigaciones deben orientarse hacia la aplicación de manejos conservacionistas como los descritos en este trabajo, que permitan la creación de un nuevo perfil cultural y económico facilitado por el uso de los biofertilizantes como la micorriza arbuscular. Estas investigaciones generarán los insumos biológicos nativos de nuestros suelos, hongos *Glomeromycota* y microorganismos con actividad biofertilizante, que permitirán la formulación de los biofertilizantes requeridos según las condiciones edáficas de los suelos en Venezuela.

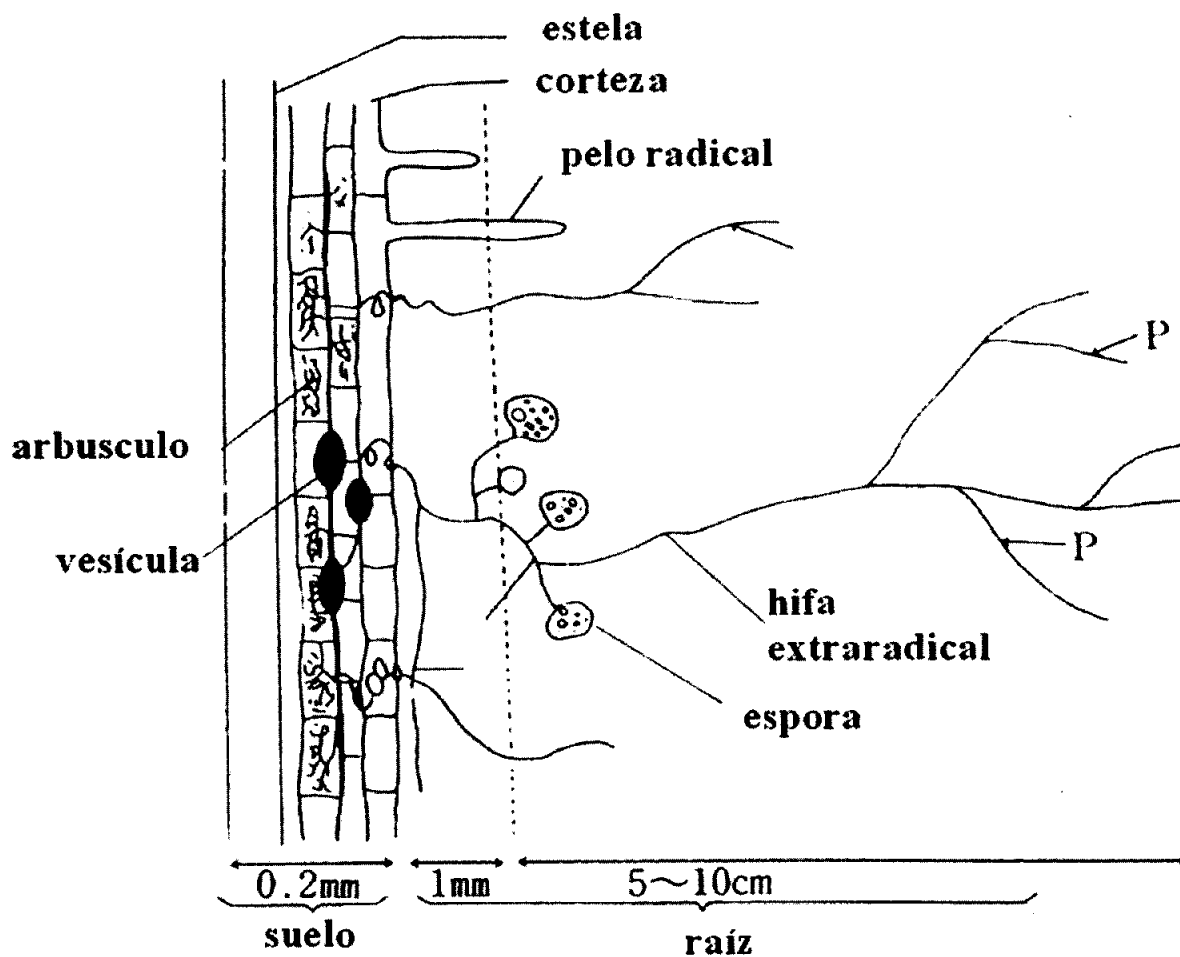
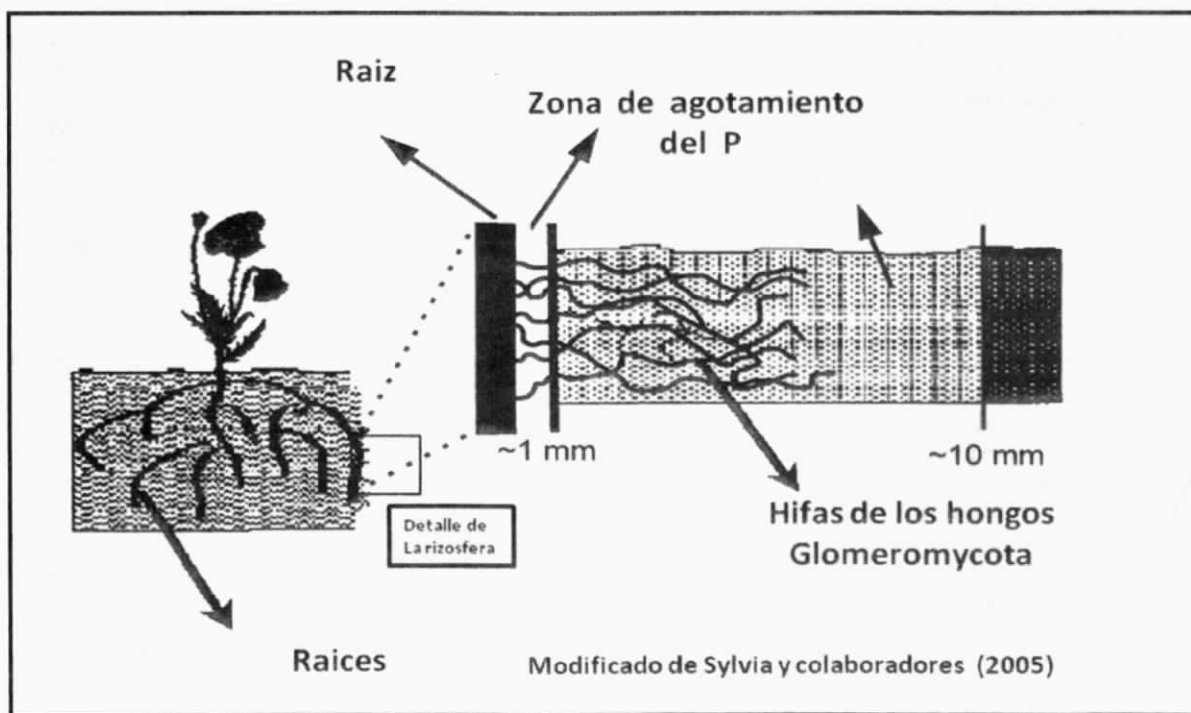


Figura 1. Esquema de hongos *Glomeromycota* colonizando a una raíz y la extensión de sus hifas hacia el suelo circundante, formando la micorriza arbuscular.

Cuadro 1. Tipos de micorriza, localización y tipo del hongo simbiote que las forman.

Ubicación del hongo simbiote	Tipo de Micorriza	Hongos que la forman
Ectomicorrizas		Principalmente Basydiomicetes y Ascomycetes
Endomicorrizas	Arbusculares	Glomeromycota
	Ericaceas	Ascomycetes (Género <i>Hymenoscyphus</i>)
	Orquidaceas	Basydiomicetes (Generos <i>Armillaria</i> , <i>Rhizoctonia</i> , otros)
Ectendomicorrizas	con características intermedias entre endo y ectomicorrizas	Basydiomicetes y Ascomycetes

Tomado de: Sylvia y col., (2005).

**Figura 2.** Zona de deficiencia de elementos poco móviles, como el P, en la rizósfera. Se indica cómo las hifas de los hongos Glomeromycota sobrepasan la zona de agotamiento haciendo efectiva a la raíz micorrizada en la nutrición de la planta.

LITERATURA CITADA

- Abdalla, M.E. and G.M. Abdel-Fattah. 2000. Influence of the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the development of peanut pod rot disease in Egypt. *Mycorrhiza* 10: 2935.
- Abdel-Fattah, G.M. and Y.M. Shabanam. 2002. Efficacy of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* in protection of cowpea plants against root rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *J. Plant Dis. Prot.* 109: 207215.
- Altieri, M. A. 1992. Biodiversidad, Agroecología y Manejo de Plagas. Valparaíso, Chile. Celta Ediciones. 150 pp.
- Altieri, M. A. 2002. Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93: 124.
- Altieri, M. y C. I. Nicholls. 2000. Agroecología. Teoría y Práctica para una Agricultura Sustentable. México, PNUMA 43 pp.
- Amora, E. 1998. Los Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular como una Herramienta Biotecnológica en La Agricultura Sustentable. Tesis Doctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México. D.F. 200 pp.
- Andrade, G., K.L. Mihara, R.G. Linderman and G.J. Bethlenfalvay. 1997. Bacteria from Rhizosphere and Hyphosphere Soils of Different Arbuscular-Mycorrhizal Fungi. *Plant Soil* 192: 71-79.
- Arihawa, J. and T. Karasawa. 2000. Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46: 4351.
- Bagayoko, M., A. Buerkert, G. Lung, A. Bationo and V. Romheld 2000. Cereal/legume rotation effects on cereal growth in Sudano-Sahelian West Africa: soil mineral nitrogen, mycorrhizae and nematodes. *Plant Soil* 218: 103116.
- Barea, J.M. and P. Jeffries. 1995. Arbuscular Mycorrhizas in Sustainable Soil-Plant Systems. En: *Mycorrhiza. Structure, function, molecular biology and biotechnology.* (Varma, A & Hock, B. Eds.), Springer-Verlag. Berlin. 521-561 pp.
- Barea, J.M., C. Azcón-Aguilar and R. Azcón. 1996. Interactions Between Mycorrhizal Fungi and Rhizosphere Microorganism within the Context of Sustainable Soil-Plant Systems. En: *Multitrophic interaction in terrestrial system.* (A.C. Gange and W.K. Brown, Eds.) Blackwell Science. 78-93 pp.
- Bending, G., T. Aspray and J. Whipps. 2006. Significance of microbial interactions in the mycorrhizosphere. *Ad. Appl. Microbiol.* 60: 97-132.
- Bethlenfalvay, G. J., and R. G. Linderman. 1992. Mycorrhizae in Sustainable Agriculture. ASA Special Publication, Madison, WI. 123 pp.
- Bethlenfalvay, G.J. and H. Schüepp. 1994. Arbuscular Mycorrhizas and Agrosystem Stability. En: *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems.* (S. Gianinazzi and H. Schüepp, Eds.). Basel Switzerland. ALS. Birkhäuser Verlag, 117-131 pp.
- Boddington, C.L. and J.C. Dodd. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant Soil* 218: 137144.
- Borowicz, V.A. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plantpathogens relations? *Ecology* 82: 30573068.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove, and N. Malajczuk, 1996. Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. 235 pp.
- Cardoso, I. and T. Kuyper. 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agricul. Ecosys. Environ.* 116: 7284.
- Casanova, E. 1996. Introducción a la Ciencia del Suelo. Tercera edición. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. 379 pp.
- Goss, M.J. and A. De Varennes. 2002. Soil disturbance reduces the efficacy of mycorrhizal associations for early soybean growth and N₂ fixation. *Soil Biol. Biochem.* 34: 11671173.
- Hall, I.R. 1988. Potential for Exploiting Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas in Agriculture. En: *Advances in biotechnological processes.* *Biotech. Agricul.* Vol. 9. (A. Mizarahi, Ed.). 141-174 pp.
- Harinikumar, K.M. and D.J. Bagyaraj. 1988. Effect of crop rotation on native VA mycorrhizal propagules in soil. *Plant Soil* 110: 77-80.
- Harinikumar, K.M. and D.J. Bagyaraj. 1989. Effect of cropping sequence, fertilizers and farmyard manure on VA mycorrhizal fungi. *Biol. Fert. Soils* 7: 173-175.
- Harrier, L. A. and C. A. Watson. 2003. The role of arbuscular Mycorrhizal fungi in sustainable cropping systems. *Adv. Agron.* XX: 185 225.
- Hart, M.M., R.J. Reader and J.N. Klironomos. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* 93: 11861194.
- Hartmann, A., M. Rothballer, and M. Schmid. 2008. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant Soil* 312:714
- Hayman, D.S. 1975. The occurrence of mycorrhiza in crops as affected by soil fertility. En: *Endomycorrhizas.* (F.E. Sanders, B. Mosse and P.B. Tinker, Editors), London, Academic Press, 409-509 pp.
- He, X.H., C. Critchley and C. Bledsoe. 2003. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Crit. Rev. Plant Sci.* 22: 531567.
- Houngnandan, P., N. Sanginga, P. Woome, B. Vanlauwe and Van O. Cleemput. 2000. Response of *Mucuna pruriens* to symbiotic nitrogen fixation by rhizobia following inoculation in farmers' fields in the derived savanna of Benin. *Biol. Fert. Soils* 30, 558565.
- Jasper, D.A., A.D. Robson and L.K. Abbott. 1987. The effect of surface mining on the infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Aust. J. Bot.* 35: 641-652.

- Jasper, D.A., L.K. Abbott, and A.D. Robson. 1989. The loss of VA mycorrhizal infectivity during bauxite mining may limit the growth of *Acacia pulchella*. *R. Br. Aust. J. Bot.* 7: 33-42.
- Jastrow, J.D. and R.M. Miller. 1991. Methods for Assessing the Effects of Biota on Soil Structure. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35: 279-303.
- Jaizme-Vega, M.C., P. Tenoury, J. Pinochet and M. Jaumot. 1997. Interactions between the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and *Glomus mosseae* in banana. *Plant Soil* 196: 2735.
- Johansson, J., L. Paul and R. Finlay. 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol. Ecol.* 48: 113.
- Johnson, N. C., F. L. Pflieger, R. K. Crookston, S. R. Simmmons and P. J. Copeland. 1991. Vesiculararbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytol.* 117: 657663.
- Johnson, N. C. and F. L. Pflieger. 1992. Vesiculararbuscular mycorrhizae and cultural stresses. En: *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. (G. J. Bethlenfalvay and R. G. Lindermann, Eds.), ASA Special Publication No. 54. Madison, WI. 71100 pp.
- Kassim, G., J.P. Martin and K. Haider. 1981. Incorporation of a Wide Variety of Organic Substrate Carbone into Soil Biomass as Estimated by the Fumigation Procedure. En: *Comprehensive Biotechnology*. Vol. 4. (C.W. Robinson, Ed.) Pergamon Press, Oxford. 109-152 pp.
- Kennedy, A.C. and K.L. Smith. 1995. Soil Microbial Diversity and Sustainability of Agricultural Soils. *Plant Soil* 170: 75-86.
- Krishna, K.R. and D.J. Bagyaraj. 1982. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza and soluble phosphate on *Abelmoscus esculentus* (L.) Moench. *Plant Soil* 64: 209-213.
- Kuyper, T.W., I.M. Cardoso, N.A. Onguene, J. Murniati and M. Van Noordwijk. 2004. Managing mycorrhiza in tropical multispecies agroecosystems. En: *Below-Ground Interactions in Tropical Agroecosystems* (M. Van Noordwijk, G. Cadish and C.K. Ong, Eds.), CABI, Wallingford, 243261 pp.
- López-Gutiérrez J. C., M. Toro and D. López-Hernández. 2004. Seasonality of organic phosphorus mineralization in the rhizosphere of the native savanna grass, *Trachypogon plumosus*. *Soil Biol. and Biochem.* 36(11):1675-1684.
- Mc Maughton, S.J. and M. Oosterheld. 1990. Extramatrical Mycorrhizal Abundance and Grass Nutrition in a Tropical Grazing Ecosystems, The Serengeti National Park, Tanzania. *Oikos* 59: 92-96.
- Mason, P.A., M.O. Musoko and F.T. Last. 1992. Short-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Cameroon. En: *Mycorrhizas in Ecosystems* (D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter and I.J. Alexander Eds.), CAB International, UK, 261-267 pp.
- McGonigle, T. P. and M. H. Miller. 2000. The inconsistent effect of soil disturbance on colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi: a test of the inoculum density hypothesis. *Appl. Soil Ecol.* 14: 147153.
- Menge, J.A. 1982. Effect of soil fumigants and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. *Phytopathol.* 72:1125-1132.
- Menge, J.A. 1984. Inoculum production. En: *VA Mycorrhiza* (C.L. Powell and D.J. Bagyaraj, Eds.), CRC Press Inc., Boca Raton, FL, 188-189 pp.
- Menge, J.A., E.L.V. Johson and V. Minassian, 1979. Effect of heat treatment and three pesticides upon the growth and reproduction of the mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.* 82: 473-480.
- Miller, M.H. and T.P. McGonigle. 1992. Soil disturbance and the effectiveness of arbuscular mycorrhizas in an agricultural ecosystem. En: *Mycorrhizas in Ecosystems* (D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter and I.J. Alexander, Eds.), CAB International, UK, 156-163 pp.
- Morton, J. and S.P. Betivenga. 1994. Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining 175 taxonomic and non-taxonomic group. *Plant Soil* 159: 47-59.
- Mosse, B. 1986. Mycorrhiza in a sustainable agriculture. *Biol. Agric. Hort.* 3: 191209.
- Munyanziza, E., H.K. Kehri, and D.J. Bagyaraj. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees. *Appl. Soil Ecol.* 6: 77-85
- Nemec, S. 1980. Effects of 11 fungicides on endomycorrhizal development in sour orange. *Can. J. Bot.* 58: 522-526.
- Nwoko, H. and N. Sanginga. 1999. Dependency of promiscuous soybean and herbaceous legumes on arbuscular mycorrhizal fungi and their response to bradyrhizobial inoculation in low P soils. *Appl. Soil Ecol.* 13: 251258.
- Oades, J.M. 1984. Soil Organic Matter and Structural Stability: Mechanism and Implications for Management. *Plant Soil* 76: 319-337.
- Ocampo, J.A. and D.S. Hayman. 1980. Effects of pesticides on mycorrhiza in field grown barley, maize and potatoes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 74: 413-416.
- Ocampo, J. A., J. Martin and D. S. Hayman. 1980. Influence on plant interactions on vesiculararbuscular mycorrhizal infections. I. Host and non-host plants grown together. *New Phytol.* 84: 2735.
- Pinochet, J., C. Fernandez, M.C. Jaizme and P. Tenoury. 1997. Micropropagated banana infected with *Meloidogyne javanica* responds to *Glomus intraradices* and phosphorus. *Hort. Scie.* 32: 101103.
- Sanginga, N., R.J. Carsky and K. Dashiell. 1999. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to rhizobial inoculation and cropping systems in farmers' fields in the Guinea savanna. *Biol. Fertil. Soils* 30: 179186.
- Sanginga, N., O. Lyasse and B.B. Singh. 2000. Phosphorus use efficiency and nitrogen balance of cowpea breeding lines in a low P soil of the derived savanna zone in West Africa. *Plant Soil* 220: 119128.
- Schussler, A., D. Schwarzott and C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 14131421.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. *Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Esehboru, Germany, 273 pp.*
- Sieverding, E. and D.E. Leihner. 1984. Influence of crop

- rotation and intercropping of cassava with legumes on VA mycorrhizal symbiosis of cassava. *Plant Soil* 80: 143-146.
- Smith, S.E. y D.J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd Ed. Academic Press, Inc. Cambridge, 605 pp.
- Sreenivasa, M.N. and D.J. Bagyaraj. 1989. Use of pesticides for mass production of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculum. *Plant Soil* 119: 127-132.
- Stevenson, F.J. 1982. *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*. John Wiley & Sons. New York. 443. pp.
- Sylvia D. M., J. J. Fuhrmann, P.G. Hartel, and D. A. Zuberer. 2005. *Principles and applications of Soil Microbiology*. Prentice Hall. New York. 672 pp.
- Tisdall, J.M. and J.M. Oades. 1980. The Effect of Crop Rotation on Aggregation in a Red-Brown Herat. *Aust. J. Soil. Res.* 18: 423-433.
- Toro, M., R. Azcon, and J. M. Barea. 1998. The use of isotopic dilution techniques to evaluate the interactive effects of *Rhizobium* genotype, mycorrhizal fungi, phosphate solubilizing rhizobacteria and rock phosphate on nitrogen and phosphorus acquisition by *Medicago sativa*. *New Phytol.* 138: 265273.
- Toro, M., I. Bazó y M. López. 2008. Micorrizas arbusculares y bacterias promotoras de crecimiento vegetal, biofertilizantes nativos de sistemas agrícolas bajo manejo conservacionista. *Agron. Trop.* 58(3): 78-83.
- Toro, M., R.M. Hernández, Z. Lozano, L.F. Madrid, C. Bravo, A. Ojeda, J. Morales y J. Salazar. 2009. Aplicación de Biofertilizantes en base a la micorriza arbuscular nativa y productividad del maíz en un ensayo agroecológico en sabanas bien drenadas. Memorias del XVIII Congreso Venezolano de Ciencias del Suelo, Santa Bárbara del Zulia, Venezuela. CD.
- Torres, G. 1996. Manejo de Las Sabanas Venezolanas: Problemática y Perspectivas. San Fernando de Apure, Ven. FONAIAP. Estación Experimental Apure. 44. pp.
- Urbano, P. y R. Moro. 1992. *Sistemas Agrícolas con Rotaciones y Alternativas de Cultivos*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 133 pp.
- Uroz, S., C. Calvaruso, M. P. Turpault, J. C. Pierrat, C. Mustin, and P. Frey-Klett. 2007. Effect of the Mycorrhizosphere on the Genotypic and Metabolic Diversity of the bacterial Communities Involved in Mineral Weathering in a Forest Soil. *Appl. Environ Microbiol.* 73 (9): 30193027.
- Vaast, P., E.P. Caswell-Chen and R.J. Zasoski. 1998. Influences of a rootlesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, and two arbuscular mycorrhizal fungi, *Acaulospora mellea* and *Glomus clarum* on coffee (*Coffea arabica* L.). *Biol. Fertil. Soils* 26 : 130135.
- Villenave, C., K. Leye, J.-L. Chotte and R. Duponnois. 2003. Nematofauna associated with exotic and native leguminous plant species in West Africa: effect of *Glomus intraradices* arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Biol. Fertil. Soils* 38: 161169.