

**MICORRIZAS ARBUSCULARES Y ACTIVIDADES ENZIMATICAS EN
LA RIZOSFERA DE *TRACHYPOGON PLUMOSUS* NEES EN TRES SABANAS
DE SUELOS ACIDOS**

**ARBUSCULAR MYCORRHIZA AND ENZYMATIC ACTIVITIES IN
THE RHIZOSPHERE OF *TRACHYPOGON PLUMOSUS* NEES IN THREE
ACID SAVANNA SOILS**

Juan Carlos López-Gutiérrez, Marcia Toro y Danilo López-Hernández.

Laboratorio de Estudios Ambientales, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas 1041-A, apartado 47.058, Venezuela. e-mail: juanlope@strix.ciens.ucv.ve; matoro@strix.ciens.ucv.ve; dlopez@strix.ciens.ucv.ve. Correspondencia a Dra. Marcia Toro.

RESUMEN

El fósforo (P) es uno de los macronutrientes que limita la productividad de las sabanas. La estacionalidad climática a la que están sometidas afecta fuertemente los procesos de nutrición vegetal. En este trabajo estudiamos la presencia de micorrizas arbusculares (MA), el componente microbiano y las actividades enzimáticas de la fosfomonoesterasa ácida (AFA) y la deshidrogenasa (ADH) en la rizósfera de *Trachypogon plumosus* Nees gramínea nativa y dominante de estos ecosistemas. Las determinaciones sobre MA incluyeron el número más probable y el porcentaje de longitud de raíz micorrizada (%LRM). El estudio se realizó durante las estaciones seca y lluviosa en tres parcelas ubicadas en la Estación Experimental La Iguana, Estado Guárico, Venezuela. Las parcelas diferían en el orden taxonómico del suelo y en el contenido de P total. Los resultados indican que los tres órdenes de suelo tienen una fertilidad muy baja. Los valores de potencial infectivo de MA son similares a los registrados en otras sabanas tropicales. Los valores de % LRM resultaron altos, especialmente considerando que *T. plumosus* es una gramínea. La actividad AFA aumentó en la estación lluviosa en todos los casos. Sin embargo, la ADH disminuyó durante la estación lluviosa, sugiriendo que los microorganismos del suelo no intervienen en el aumento de la AFA. La colonización por MA, y los cambios estacionales tanto en la actividad microbiana como en la AFA pudieran ser mecanismos cruciales relevantes para la disponibilidad y toma de P por parte de *T. plumosus* en ecosistemas de sabana.

ABSTRACT

Phosphorus (P) is one of the most limiting macronutrients in savannas. Seasonality strongly affects nutrition processes in such ecosystems. We studied the occurrence of arbuscular mycorrhizae (AM), the microbial component and phosphatase activity in the rhizosphere of native *Trachypogon plumosus* Nees in three acid savanna soils differing in taxonomic order and P content. We quantified P mineralizing activity and AM dynamics in rhizospheric samples of *T. plumosus* during the dry and the rainy seasons at three sites at the Estación Experimental La Iguana, Guárico State, Venezuela. We characterized the soils and enumerated the infective AM propagules using the most probable number method on *Sorghum vulgare* Pers. We determined acid phosphomonoesterase activity (APA) and dehydrogenase activity (DHA) in rhizospheric samples. We also determined AM colonized root length percentage (%CRL) in *T. plumosus*. Our results show that the three soil orders have a very low fertility. AM infective potential shows values similar to those reported for other tropical savannas. Also, AM %CRL was high for a grass species. APA increased in the rainy season in all cases. However, DHA decreased during the rainy season suggesting that soil microorganisms did not mediate the increase in APA. AM colonization, seasonal changes in microbial activity, and in APA seem to be crucial processes for P availability and uptake of *T. plumosus* in savanna ecosystems.

Palabras clave: fosfatasa, sabana, deshidrogenasa, micorriza arbuscular (MA), *Trachypogon*, fosfatos

Keywords: phosphatase, savanna, dehydrogenase, arbuscular mycorrhiza (AM), *Trachypogon*, phosphates

INTRODUCCION

Aproximadamente un tercio del territorio venezolano está dominado por los ecosistemas de sabana. En general, los suelos de sabana son muy meteorizados, de pH ácido, con muy baja fertilidad y escaso contenido nutricional, lo que redundaría en una baja productividad primaria (Jordan 1984). El Fósforo (P) es uno de los macronutrientes más limitantes en las sabanas debido a la alta meteorización de sus suelos (Tiessen y Col., 1984). Estos ecosistemas están sujetos a una marcada estacionalidad lluvia-sequía. Los ecosistemas de sabana venezolanos están dominados por gramíneas, entre las cuales destaca *Trachypogon plumosus* Nees. De hecho, muchas sabanas son conocidas como sabanas de *Trachypogon*. Sin embargo, a pesar de que pueden encontrarse especies arbóreas como *Curatella americana* Linn. *Mauritia flexuosa* Linn. y *Bowdichia virgiloides* H. B. & K. éstas no llegan a formar un dosel continuo, predominando el estrato herbáceo (Sarmiento 1981).

En estudios de fraccionamiento del P realizados en sabanas venezolanas Hernández-Valencia y López-Hernández (1999) encontraron que sólo un 4% del P Total del suelo se encuentra en formas disponibles o como P inorgánico lábil (Pi). Este fraccionamiento también mostró la importancia de los microorganismos en el ciclaje del P ya que 6% del P en el ecosistema estaba presente como P microbiano. Por otra parte, se encontró que 24% del P del suelo se encuentra en formas de P orgánico lábil y moderadamente lábil (Po) las cuales son potencialmente disponibles para las plantas. Aunque el Po no puede ser directamente incorporado por la planta, puede hacerse disponible luego de ser mineralizado a formas inorgánicas (Ascencio 1997). La actividad de la enzima fosfomonoesterasa ácida (AFA) permite la utilización de formas de P no disponibles para las plantas, al hidrolizar el Po a Pi (Clarholm 1993). La mineralización del Po ocurre en la rizósfera cuando las fosfatasa son liberadas por las raíces de las plantas (Helal y Dressler 1989), los microorganismos del suelo (Asmar y Col., 1995) y las lombrices (Satchell y Martin 1984).

Las MA contribuyen al crecimiento y nutrición de las plantas, especialmente a través de la toma

de P (Dighton 1983; Smith y Gianinazzi-Pearson 1988). Este efecto puede deberse a que la raíz micorrizada puede explorar un mayor volumen de suelo, aunque algunos autores sostienen que las hifas del hongo MA podrían tener acceso a fuentes de P que no son accesibles para la planta (Koide 1991; Li y Col., 1991; Jayachandran y Col., 1992). Otros aseveran que el micelio, externo a la raíz, de los hongos formadores MA puede mineralizar el Po (Jayachandran y Col., 1992; Tarafdar y Marschner 1994).

Tanto la AFA (Fox y Comerford 1992; Clarholm 1993) como la colonización por MA (Tarafdar y Marshner 1994; Joner y Jakobsen 1995) son estimuladas por la deficiencia de P. Adicionalmente, los microorganismos rizosféricos y las MA pueden interactuar sinérgicamente contribuyendo en la nutrición fosforada de la planta (Toro y Col., 1996; Singh y Kapoor 1998).

En este trabajo queremos investigar algunos de los mecanismos que operan en la rizósfera de las plantas y afectan el crecimiento de las plantas en sabanas. Por lo tanto, consideramos a los microorganismos y la AFA rizosférica como mecanismos cruciales para la disponibilidad y toma de P. Nuestro interés se centra en los procesos bioquímicos que ocurren en la rizósfera de las especies nativas de suelos deficientes en P. Por ello estudiaremos la actividad microbiana a través de la actividad de la enzima deshidrogenasa (ADH), la mineralización del Po a través de la AFA y la dinámica de las MA en la rizósfera de la especie autóctona *T. plumosus* de tres suelos de sabana que difieren tanto en el orden de suelo como en su contenido de P total.

MATERIALES Y METODOS

Area muestral. Las parcelas de trabajo se ubican en la Estación Experimental La Iguana, cerca de Santa María de Ipire, Estado Guárico, Venezuela (8° 25' N y 65° 25' W). Están constituidas por sabanas donde *Trachypogon plumosus* Nees es la especie gramínea dominante, con individuos dispersos de *Curatella americana* Linn. como componente arbóreo. La precipitación promedio anual es 1200 mm (concentrada en la estación lluviosa entre mayo y septiembre) y la temperatura promedio anual 27.9°C.

Caracterización y muestreo de los suelos.

Se seleccionaron parcelas con suelos de los órdenes Entisol, Ultisol y Vertisol que mostraban marcadas diferencias en la textura. Para la caracterización general del suelo las muestras tomadas durante la estación seca, se secaron al aire y se tamizaron (< 2 mm). Para los restantes análisis biológicos de la rizósfera se colectaron muestras durante las estaciones de sequía y lluvia, entre 1999 y 2000, y se almacenaron en bolsas plásticas selladas a 4°C hasta su procesamiento. El contenido de humedad para el Entisol en sequía fue 0.42% y en lluvia 3.41%. para el Vertisol en sequía fue 9.48% y en lluvia 17.71% y para el Ultisol 3.16% en sequía y 10.46% en lluvia.

Las raíces de *T. plumosus* se secaron en estufa a 60°C y se mantuvieron secas hasta cuantificar las MA. Para la caracterización general del suelo se realizaron las siguientes determinaciones: 1) P total se midió mediante digestión con ácidos perclórico y sulfúrico. Posteriormente el P se determinó colorimétricamente (Olsen y Sommers 1982; Murphy y Riley 1962); 2) P-NaHCO₃ determinado con una extracción 0.5M NaHCO₃ luego de 16 horas de agitación (Bowman y Cole 1978); 3) El pH del suelo se midió con un electrodo de vidrio (con una relación suelo:agua de 1:5) y la textura del suelo según el método de Bouyoucos.

Determinaciones enzimáticas en la rizósfera.

La actividad de la deshidrogenasa (ADH) se determinó colorimétricamente como la degradación del TTC (cloruro de trifenil tetrazolio) a TFF (trifenil formazán) después de incubar la muestra de 1.5 g de suelo fresco durante 24 horas. Los valores se expresaron como µg de TFF liberados por gramo de suelo seco por 24 horas, de acuerdo a Casida y Col. (1964). La AFA se determinó colorimétricamente como la degradación de PNF-P (p-nitrofenol fosfato) a PNF (p-nitrofenol) después de incubar las muestras de 1 g de suelo fresco a pH 4.5 durante 30 minutos. Los valores se expresaron como µg de PNF liberados por gramo de suelo seco por hora, de acuerdo a Tabatabai y Bremner (1969).

Determinaciones de micorrizas arbusculares.

Se cuantificaron los propágulos infectivos de MA por el método del número más probable (NMP) (Sieverding 1991). Se tamizó (<1 cm) el suelo nati-

vo (0-15 cm) tomado de los tres sitios de muestreo durante la estación seca y se esterilizaron durante una hora a vapor fluente por tres días consecutivos. Se realizaron diluciones seriadas (1:10) de suelo no estéril estéril y se colocaron en macetas de 250g, con 5 repeticiones por dilución. Se colocó una semilla de *Sorghum vulgare* Pers. (esterilizada superficialmente con hipoclorito de sodio al 10%) por maceta. A los 40 días se tomaron las raíces y se aplicó la metodología de aclaramiento y tinción con Azul de Tripán, para la observación de las estructuras típicas de MA (Phillips y Hayman 1970). Los datos se expresaron como el número de propágulos de MA presentes en 100 g de suelo; los intervalos de confianza se asignaron de acuerdo a Fisher y Yates (1970).

La raíces de *T. plumosus* colectadas en los períodos de lluvia y sequía se lavaron cuidadosamente y se les aplicó metodología de Phillips y Hayman (1970) para la observación de las MA. La colonización de las raíces se cuantificó en el microscopio a una magnificación de 10X y se expresó como el porcentaje de longitud de raíz micorrizada (%LRM), de acuerdo a Giovanetti y Mosse (1980).

Análisis estadísticos. Los datos se analizaron con una prueba de ANOVA de una vía para observar las diferencias estadísticas entre las medias muestrales. Luego se aplicó el test de Duncan para establecer el orden de las diferencias entre ellas (P=0.05), de modo que las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente.

RESULTADOS Y DISCUSION

Análisis químico y textural de los suelos.

Formas del fósforo. Los suelos son ligeramente ácidos y con muy bajo contenido de P total (Tabla 1). El P-NaHCO₃ considerado como disponible para las plantas (Bowman y Cole 1978) es extremadamente bajo en los tres órdenes de suelo estudiados. Estos resultados apoyan lo encontrado por otros investigadores (Roy y Singh 1995) en ecosistemas estacionales tropicales, en los que el P es uno de los macronutrientes más limitantes.

Algunos autores consideran que el P disponible aumenta a medida que la textura se hace más fina

Tabla 1. Caracterización general y valores del número más probable para tres suelos ácidos de sabana

ORDEN DE SUELO	Entisol	Vertisol	Ultisol
Textura	Arenoso	Franco-arcilloso	Franco-arcillo-arenoso
pH	5.4 a	5.7 b	5.4 a
P-Total ($\mu\text{g g}^{-1}$)	59.8 a	143.5 c	93.0 b
P-NaHCO ₃ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	4.9 b	0.75 a	1.4 ab
Potencial infectivo de propágulos MA/100 g suelo (intervalos de confianza de 95%)	435.4 (100.2 - 456.0)	435.4 (100.2 - 456.0)	189.5 (44.4 - 201.84)

Valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente ($n=3$). Test de Duncan ($P=0.05$).

(López-Hernández y Niño 1993; Zubillaga y Giuffré 1999). Sin embargo, nuestros resultados sugieren exactamente lo contrario, el P-NaHCO₃ es menor a medida que la textura se hace más fina y es extremadamente bajo en el caso del Vertisol. Por lo tanto, la adsorción del P en estos suelos parece ser mayor a medida que el contenido de limo y arcilla incrementan (O'Halloran y Col., 1987).

Actividad enzimática en la rizósfera. La AFA incrementó significativamente durante la estación húmeda en todos los suelos estudiados. Este incremento es notablemente mayor para el Entisol. La AFA no es significativamente diferente en el

Vertisol y el Ultisol en cada estación (Figura 1). Estos resultados sugieren que la mineralización del P, expresada como AFA, incrementa durante la estación lluviosa, cuando la nutrición de las plantas y el lavado de los nutrientes es mayor (Roy y Singh 1995). Por otra parte, se ha registrado mayor mineralización en suelos de textura fina (López-Hernández y Niño 1993), lo cual explicaría la menor AFA en el Entisol, independientemente de la estación.

No es de esperar que las deshidrogenasas de origen microbiano estén libres en el suelo, por lo tanto la ADH expresa la actividad de células vivas

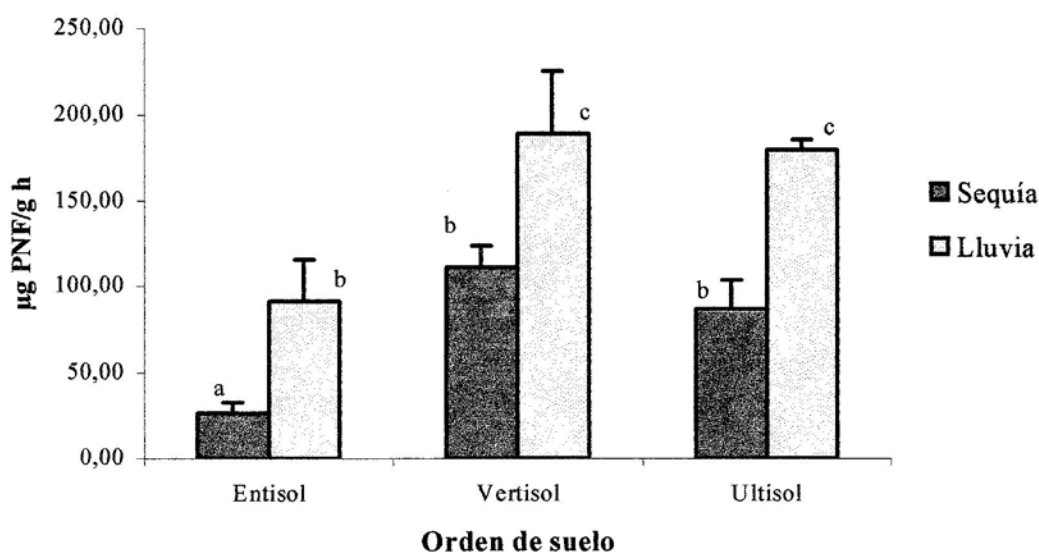


Figura 1. Cambios estacionales en la actividad fosfatásica de la rizósfera de *T. plumosus* en tres suelos ácidos de sabana (Media \pm ES). Test de Duncan ($P=0.05$).

y por ello es utilizada como indicadora de actividad biológica (Frankenberger y Dick 1983). Algunos autores indican que la actividad microbiana es menor a medida que la textura del suelo es más gruesa (O'Halloran y Col., 1987). Por otra parte, la ADH parece ser mayor a medida que la textura se hace más gruesa (Cooper y Warman 1997), lo que contrasta con nuestro resultado de menor ADH para el Entisol (Figura 2). Aunque varios factores del suelo, como la textura, afectan la ADH, esta actividad enzimática puede utilizarse para detectar cambios estacionales en la actividad biológica del suelo (Cooper y Warman 1997). Por esta razón en este trabajo enfocamos nuestro interés en los cambios estacionales de ADH.

La actividad microbiana, expresada como ADH, disminuye significativamente durante la estación lluviosa en todas las parcelas, tal como se ha descrito en ecosistemas tropicales afectados por la estacionalidad (Campo y Col., 1998). La mayor ADH durante la estación seca apoya la idea de que en los ecosistemas estacionales los microorganismos del suelo son más activos en el período seco, precisamente cuando sus depredadores y las plantas tienen menor actividad (Singh y Col., 1989). De hecho, Ingham y Col., (1986) indican cómo en un ecosistema estacional las poblaciones de nemátodos que se alimentan de protozoarios, microartrópodos fungívoros y bacterias disminuyen durante la sequía, en tanto que la población bacteriana incrementa.

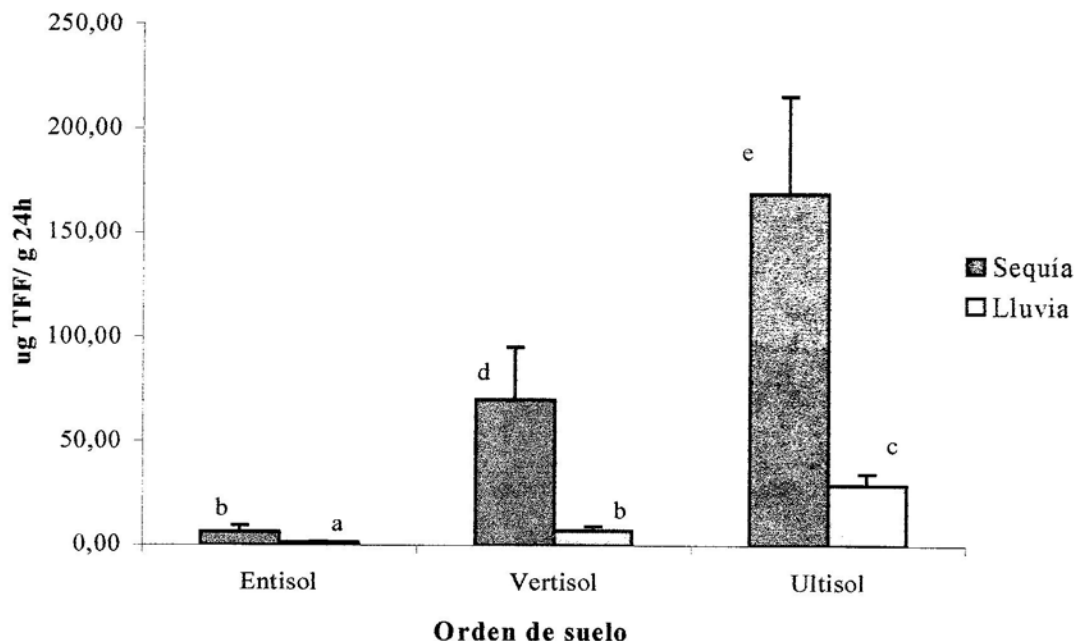


Figura 2. Cambios estacionales en la actividad deshidrogenásica en la rizósfera de *T. plumosus* en tres suelos ácidos de sabana (Media +/- ES). Test de Duncan (P=0.05).

En ecosistemas de sabana, así como en otros ecosistemas tropicales afectados por baja fertilidad y fuerte estacionalidad, los microorganismos del suelo además de estar adaptados a las condiciones de sequía juegan un importante papel en el ciclaje estacional del P, inmovilizándolo durante la estación seca y liberándolo durante la estación lluviosa (Singh y Col., 1991; Hernández-Valencia 1996). La importancia de los microorganismos del suelo en estos estudios se ha evaluado en términos del contenido de nutrientes en la biomasa microbiana. Nuestros resul-

tados confirman estos hallazgos tomando en cuenta la actividad de los microorganismos del suelo (ADH) en vez del contenido nutricional presente en las células vivas de la biomasa microbiana.

Por otro lado, los microorganismos de la rizósfera pueden contribuir a la nutrición del P a través de la síntesis y liberación de fosfatasa cuando el P no está disponible (Speir y Cowling 1991; Clarholm 1993). Sin embargo, el descenso en ADH durante la estación lluviosa sugiere que el incre-

mento en AFA durante ese período no está mediado por los microorganismos rizosféricos, ya que las enzimas fosfatásicas extracelulares pueden haber estado presentes en el suelo o proceder de la planta.

Determinaciones sobre micorrizas. El número de propágulos infectivos (NMP) es alto y no estadísticamente diferente en los tres suelos muestreados (Tabla 1). Las diferencias texturales no afectan este parámetro, en los ecosistemas naturales, tal como sugiere Sieverding (1991). Los valores son mayores que los descritos para sabanas naturales de Colombia, sin embargo es interesante resaltar que en sabanas manejadas en las que se ha cultivado yuca (*Manihot esculenta*) los valores de NMP son hasta 6 veces mayores que en sabanas naturales. Esto indicaría que la selección de los cultivos y el manejo adecuado podría incrementar el potencial infectivo por MA en los suelos de sabana. Una de las razones por la que no conseguimos

diferencias significativas en este parámetro podría ser que el método del NMP tiene amplios intervalos de confianza (Porter 1979) lo que impide la separación de las muestras. 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 del hongo de MA lo que incide en una subestimación del número de propágulos (Jasper y Col., 1993). Un adecuado manejo de los suelos de sabana puede incrementar el potencial de MA presente, incrementando a su vez la eficiencia de la simbiosis MA en la captación del P (Dodd y Col., 1990; Toro y López-Hernández 1998).

Los valores de colonización por MA registrados como %LRM en in *T. plumosus* fueron mayores en el Entisol y el Ultisol durante la estación seca, pero no así en el Vertisol (Figura 3).

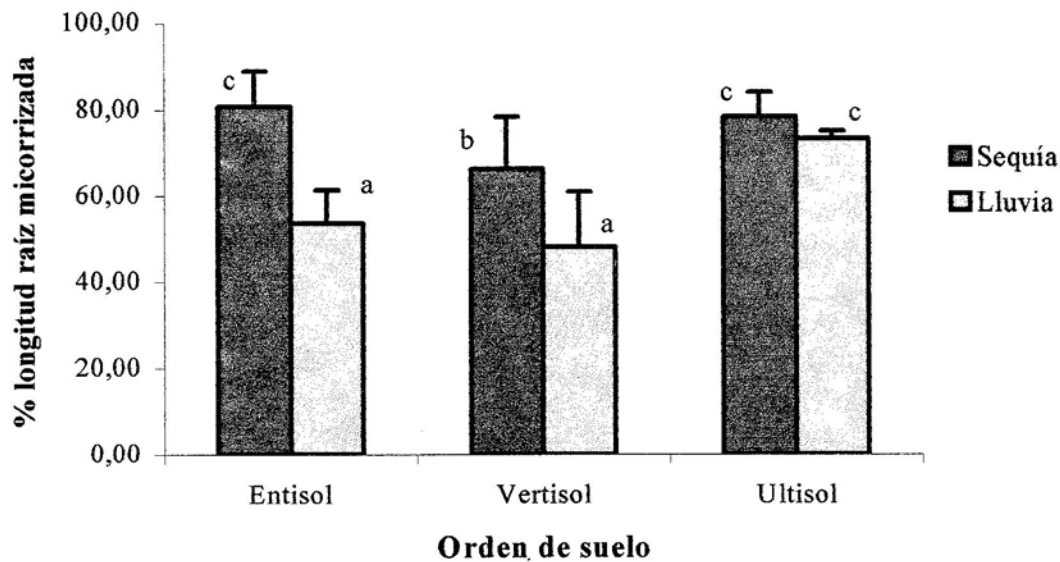


Figura 3. Porcentaje de longitud de raíz micorrizada de *T. plumosus* en tres suelos ácidos de sabana (Media +/- ES). Test de Duncan (P=0.05).

Varios factores ambientales como la estacionalidad, pueden causar diferencias en el %LRM. Tales variaciones dependerían de características intrínsecas a la combinación del hongo MA y la planta (Smith y Read 1997). Por lo tanto, resultaría arriesgado adjudicar sólo a una causa la variación estacional del %LRM.

Dado que las plantas herbáceas con raíces finas, abundantes pelos radicales y rápido crecimiento son menos sensibles a la colonización por MA (St John 1980), podría considerarse que *T. plumosus* mostró altos valores de colonización por MA. Algunos autores (St. John y Col., 1983; St. John y Uhl 1983) en estudios de gramíneas en sa-

banas del Amazonas venezolano observaron que *Panicum pilosum* alcanzó un LRM de 54.7%, en tanto que los valores de *Andropogon bicornis* fueron de 29.8%. Aunque ambas son especies graminoides de ecosistemas de sabana, sus valores de %LRM no son tan elevados como los encontrados por nosotros en *T. plumosus*, lo que sugiere la importancia de la presencia de las MA como mecanismo crucial para la captación de P por parte de esta especie en ecosistemas de sabana.

Estacionalidad y asincronía en actividades enzimáticas y micorrización de *T. plumosus*. Los cambios parámetros bioquímicos descritos parecen estar actuando en asincronía para satisfacer la demanda y disponibilidad de P en la rizósfera de *T. plumosus* en cada estación como se resume en la figura 4.

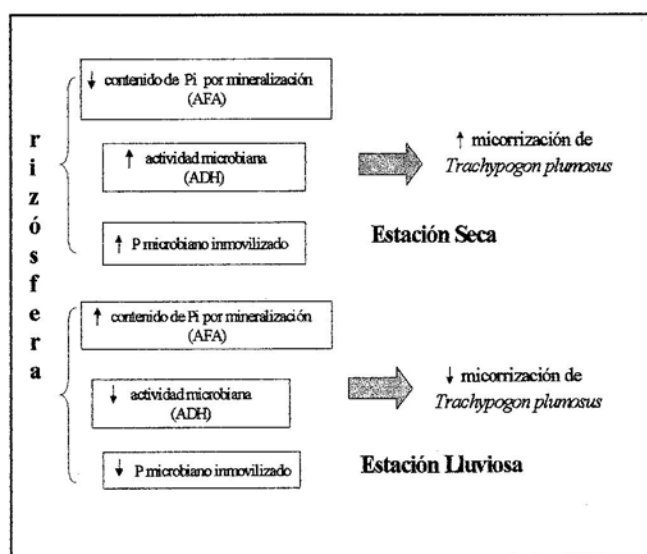


Figura 4. Relación entre la mineralización del P, la actividad microbiana y las micorrizas arbusculares en la rizósfera de *Trachypogon plumosus* afectada por la estacionalidad climática de los ecosistemas tropicales de sabana.

En la estación seca se observa un incremento en la actividad microbiana (expresada como ADH) y consecuentemente la inmovilización de P por parte de los microorganismos es mayor, el Pi por mineralización (expresada como AFA) es menor. La colonización de *T. plumosus* por MA aumenta, entonces, en respuesta a una condición de menor contenido de P del suelo rizosférico.

En la estación lluviosa hay una disminución de la actividad microbiana (expresada como ADH), por lo que hay una menor inmovilización de P por parte de los microorganismos, y el contenido de Pi por mineralización (expresado como AFA) incrementa, proporcionando Pi a la solución del suelo. La colonización de *T. plumosus* por MA disminuye en respuesta a la mayor disponibilidad de P en el suelo rizosférico.

CONCLUSIONES

En los ecosistemas de sabana, así como en otros ecosistemas tropicales afectados por la estacionalidad, la AFA parece ser un importante mecanismo de adaptación para la captación de P. Durante la estación lluviosa la AFA incrementa, pero los microorganismos de la rizósfera no parecen intervenir en la actividad mineralizadora registrada. Los microorganismos rizosféricos parecen contribuir al ciclaje del P mediante la inmovilización y liberación de P durante las estaciones seca y lluviosa respectivamente. Los altos valores de micorrización registrados para *T. plumosus* sugieren que este puede constituir un mecanismo crucial para la toma de P por parte de las especies nativas en suelos deficientes. Un resumen de las actividades registradas propuestas como mecanismos se presenta en el esquema de la figura 4.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la UCV, Proyecto No. 03-31-4109-98.

LITERATURA CITADA

- ASCENCIO, J.
1997. Root secreted acid phosphatase kinetics as a physiological marker for phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr.*, 20 (1): 9-26.
- ASMAR, F., SINGH, T., NIELSEN, G., Y.N.E. NIELSEN
1995. Barley genotypes differ in activity of soluble extracellular phosphatase and depletion of organic phosphorus in the rhizosphere soil. *Plant Soil.*, 172: 117-122.
- BOWMAN, R.A. Y C.V. COLE
1978. An exploratory method for fractionations of organic phosphorus from grassland soils. *Soil Sci.*, 125 (2): 95-101.
- CAMPO, J., V.J. JARAMILLO Y J.M. MAASS
1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, 115(1 y 2): 167-172.
- CASIDA, L.E., D.A. KLEIN Y T. SANTORO
1964. Soil dehydrogenase activity. *Soil Sci.*, 98: 371-376.
- CLARHOLM, M.
1993. Microbial biomass P, labile P, and acid phosphatase activity in the humus layer of a spruce forest, after repeated additions of fertilizers. *Biol. Fertil. Soils.*, 16: 287-292.
- COOPER, J.M. Y P.R. WARMAN
1997. Effects of three fertility amendments on soil dehydrogenase activity, organic C and pH. *Can. J. Soil Sci.*, 77(2): 281-283.
- DIGHTON, J.
1983. Phosphatase production by mycorrhizal fungi. *Plant Soil.*, 71: 455-462.
- DODD, J.C., I. ARIAS, I KOOMEN Y D.S. HAYMAN
1990. The management of populations of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. *Plant Soil.*, 122: 229-240.
- FISHER, R.A. Y F. YATES
1970. *Statistical tables for biological, agricultural and medical research*. 6th edition. Hafner Publ. Comp, Davien, 131 p.
- FOX, T.R. Y N.B. COMERFORD
1992. Rhizosphere phosphatase activity and phosphatase hydrolyzable organic phosphorus in two forested spodosols. *Soil Biol. Biochem.*, 24(6): 579-583.
- FRANKENBERGER JR., W.T. Y W.A. DICK
1983. Relationship between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47: 945-951.
- GIOVANETTI, M. Y B. MOSSE
1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular infection in roots. *New Phytol.*, 84: 489-500.
- HELAL, H. Y A. DRESSLER
1989. Mobilization and turnover of soil phosphorus in the rhizosphere. *Z. Pflanzenernahr. Bondenk.*, 152: 175-180.
- HERNANDEZ-VALENCIA, I.
1996. Dinámica del fósforo en una sabana de *Trachypogon* de los Llanos Altos Centrales. Tesis de Doctorado, Universidad Central de Venezuela. Caracas, 180 pp.
- HERNANDEZ-VALENCIA, I. Y D. LOPEZ-HERNANDEZ
1999. Allocation of phosphorus in a tropical savanna. *Chemosphere*, 39(2): 199-207.
- INGHAM, E.R., J.A. TROFYMOW, R.N. AMES, H.W. HUNT, C.R. MORLEY, J.C. MOORE Y D.C. COLEMAN
1986. Trophic interactions and nitrogen cycling in a semi-arid grassland soil. I Seasonal dynamics of natural populations, their interactions and effects on nitrogen cycling. *J. Appl. Ecol.*, 23: 597-614.
- JASPER, D.A., L.K. ABBOTT Y A.D. ROBSON
1993. The survival of infective hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. *New Phytol.*, 124: 473-479.
- JAYACHANDRAN, K., A.P. SCHWAB Y B.A. HETRICK
1992. Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil. Biol. Biochem.*, 24(9): 897-903
- JONER, E.J. Y I. JAKOBSEN
1995. Growth and extracellular phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influenced by soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 27(9): 1153-1159.
- JORDAN, C.F.
1984. Nutrient regime in the wet tropics: Physical factors. In: Medina E, Mooney HA and 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.
- KOIDE, R.T.
1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol.*, 117: 365-386.
- LI, X.L., E. GEORGE Y H. MARSHNER
1991. Extension of the phosphorus depletion zone en VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant Soil*, 136: 41-48.
- LOPEZ-HERNANDEZ, D. Y M. NIÑO
1993. Phosphorus mineralization during laboratory incubation in soils derived from different textured parent material. *Geoderma*, 56: 527-537.
- MURPHY, J. Y J.P. RILEY
1962. A modified single solution method fo the determination of phosphate in natural waters. *Ana. Chim. Acta*, 26: 31-36.

- O'HALLORAN, I.P., J.W. STEWART, Y R.G. KACHANOSKI
1987. Influence of texture and management practices on the forms and distribution of soil phosphorus. *Can. J. Soil Sci.*, 67: 147-163.
- OLSEN, S.R. Y L.E. SOMMERS
1982. Phosphorus. In: Page AL (eds) *Methods of soil analysis*. Part 2. Chemical and microbiological properties. ASA, Madison. pp 403-430.
- PHILLIPS, J.M. Y D.S. HAYMAN
1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 55 : 158-161.
- PORTER, W.M.
1979. The most probable number method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Austr. J. Soil Res.*, 17: 515-519
- ROY, S. Y J.S. SINGH
1995. Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biol. Biochem.*, 27(1): 33-40.
- SARMIENTO, G.
1981. *The ecology of neotropical savannas*. Harvard University Press. Cambridge, 235 p.
- SATCHELL, J.E. Y K. MARTIN
1984. Phosphatase activity in earthworm faeces. *Soil Biol. Biochem.*, 16(2): 191-194.
- SIEVERDING, E.
1991. *Vesicular-Arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. GTZ, Germany, 371 pp.
- SINGH, J.S., A.S. RAGHUBANSHI, R.S. SINGH Y S.C. SRIVASTAVA
1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, 338: 499-500.
- SINGH, R.S., S.C. SRIVASTAVA, A.S. RAGHUBANSHI, J.S. SINGH Y S.P. SINGH
1991. Microbial C, N, and P in dry tropical savanna: Effects of burning and grazing. *J. Appl. Ecol.*, 28: 869-878.
- SINGH, S. Y K.K. KAPOOR
1998. Effects of inoculations of phosphate-solubilizing microorganisms and an arbuscular mycorrhizal fungus on mungbean grown under natural soil conditions. *Mycorrhiza*, 7: 249-253.
- SMITH, S.E. Y V. GIANINAZZI-PEARSON
1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39: 221-244.
- SMITH, S.E. Y D.J. READ
1997. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. Academic Press, Inc. Cambridge, 605 p.
- SPEIR, T.W. Y J.C. COWLING
1991. Phosphatase activities of pasture plants and soils: Relationship with plant productivity and soil P fertility indices. *Biol. Fert. Soils*, 12:189-194.
- ST. JOHN, T.V.
1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical tress. *New Phytologist*, 84: 483-487.
- ST. JOHN, T.V., D. COLEMAN Y C. REID
1983. Association of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal hyphae with soil organic particles. *Ecology*, 64 (4): 957-959.
- ST. JOHN, T.V. Y C. UHL
1983. Mycorrhizae in the rain forest of San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 34: 233-237.
- TABATABAI, M.A. Y J.A. BRENMER
1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.*, 1: 301-307.
- TARAFDAR, J.C. Y H. MARSHNER
1994. Phosphatase activity in the rhizosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol. Biochem.*, 26(3): 387-395.
- TIESSEN, H., J.B. STEWART Y C.V. COLE
1984. Pathways of phosphorus transformations in soil of different pedogenesis. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 48: 853-858.
- TORO, M., AZCON, R. Y R. HERRERA.
1996. Effects of yield and nutrition of mycorrhizal and nodulated *Pueria phaseoloides* exerted by P-solubilizing rhizobacteria. *Biol. Fert. Soils.*, 21: 23-29.
- TORO, M. Y D. LOPEZ-HERNÁNDEZ
1998. Potentiality of the management of arbuscular mycorrhiza for sustainability of agricultural low input systems in the amazonian savanna-forest ecotone. páginas: 222-227. En: R.J.Carrillo (Compilador) *Memorias del IV Congreso Interamericano sobre el Medio Ambiente*. Vol II: 334 pag. Editorial Equinoccio, Ediciones de la Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- ZUBILLAGA, M.S. Y L. GIUFFRÉ
1999. Soil phosphorus mobilization in different taxonomic orders. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 162: 201-205.