

Potencial de colonización de hongos micorrízico-arbusculares en suelos cultivados con papayo bajo diferentes manejos de producción

Merdy Songubriel-Conde¹, Dora Trejo-Aguilar¹, Alejandra Soto-Estrada²,
Ronald Ferrera-Cerrato³, Liliama Lara-Capistrán⁴

¹ Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Veracruzana S/A, Campus del Estado, Xalapa 91090 Veracruz, México; ² Colegio de Postgraduados Campus Veracruz, Programa en Agroecosistemas Tropicales, Apdo. Postal 421 Veracruz 91700 Veracruz, México; ³ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Aveo de Microbiología, Carrtera México-Texcoco km 38.6, Montecillo 56200 Estado de México, México

Colonization potential of arbuscular mycorrhizal fungi in soil cultivated with papaya under different production management

Abstract. An experiment was conducted in Isla town, at the southern region of the State of Veracruz, Mexico. The arbuscular mycorrhizal fungi potential was evaluated using soil of three papaya plantations (Maradol type), with different agricultural management systems classified as high technology (AT), median technology (MT) and low technology (BT), and a control plot (PT) with *Cynodon dactylon* L. (Fam. Poaceae) grass. Two soil samples were collected, one in autumn and the other in winter. Corn seeds were sown in pots, with five different dilutions (10^6 to 10^3) of sterilized soil and sand. The mycorrhizal colonization and the infective potential were evaluated after six weeks with the most probable number (MPN) method. There were not significant differences at the interaction level of technology and sampling season. The highest mycorrhizal colonization percentage in the field was registered in PT, which showed a larger infective potential on both seasons of sampling, with a higher number of propagules/g soil for autumn (1122.5 ± 43.3 ; 1.2842) and winter (431.3 ± 170.3 ; 1.092 ; 22). The AT plot showed a low colonization potential (10.9 ± 4.3 ; 27.6). The results showed that the soil use and management influence the number of infective propagules.

Key words: Infectivity, mycorrhizal colonization, propagules

Resumen. El trabajo se realizó en el municipio de Isla localizado en la zona sur del Estado de Veracruz, México. Se evaluó el potencial infectivo de hongos micorrízico-arbusculares (HMA) utilizando suelo de tres huertas de papayo (tipo Maradol) bajo diferentes manejos de producción, clasificadas como alta tecnología (AT), mediana tecnología (MT) y baja tecnología (BT), además de una parcela testigo (PT) con pasto *Cynodon dactylon* L. (Fam. Poaceae). En cada parcela se realizaron dos muestreos de suelo (verano, uno en otoño y otro en invierno). Se sembraron semillas de maíz en 5 diluciones diferentes de suelo-arena estéril (10^6 hasta 10^3). La colonización micorrízica y el potencial infectivo de los HMA se evaluaron después de seis semanas utilizando el método del número más probable (NMP). No se encontraron diferencias significativas en la interacción nivel de tecnología y época de muestreo. El más alto porcentaje de colonización micorrízica en campo se registró en la parcela PT, cuyo suelo también presentó el mayor potencial infectivo para ambas épocas de muestreo con un elevado número de propagulos/100 g suelo: otoño (1122.5 ± 43.3 ; 1.2842) e invierno (431.3 ± 170.3 ; 1.09222). La parcela AT presentó un potencial de colonización bajo (10.9 ± 4.3 ; 27.6). Los resultados evidencian que el uso y manejo del suelo influye sobre el número de propagulos infectivos.

Palabras clave: infectividad, colonización micorrízica, propagulos

Received 6 July 2009, accepted 12 May 2010
Recibido 6 de julio 2009, aceptado 12 de mayo 2010

Autor para correspondencia: Dora Trejo-Aguilar
dortrejo35@gmail.com

Introducción

La micorriza arbuscular es una asociación formada por aproximadamente 160 especies de hongos del Phylum Glomeromycota (Schubler *et al.*, 2001) y las raíces de aproximadamente el 95% de las especies vegetales (Trappe, 1987). En cultivos agrícolas, los hongos micorrízico-arbusculares (HMA) aportan beneficios a la planta en la nutrición (Schachman *et al.*, 1988), la tolerancia al ataque de patógenos (Espinoza *et al.*, 2004; Graham, 2001) y a condiciones abióticas adversas como sequía (Augé, 2001; Kaya *et al.*, 2003), y salinidad (Al-Karaki, 2000).

En estudios agroecológicos, además de la identificación de especies de HMA, es importante determinar el número de propagulos infectivos en el suelo, esta información nos permite saber la capacidad de los HMA para desarrollar simbiosis con la planta, y el tiempo que tarda en establecerse la colonización (Janos, 1996).

Los propagulos de HMA generalmente se encuentran concentrados en los primeros centímetros de profundidad del suelo (Bellgard, 1993), pueden sobrevivir bajo diferentes condiciones ambientales, y colonizar la raíz a través de varios tipos de propagulos como son esporas latentes, hifas en fragmentos vivos de raíz, hifas en raíces muertas, y la red de micelio (Schahamuk y Cabello, 2010), sin embargo, se sabe que la infectividad de dichos propagulos y la efectividad micorrízica puede ser afectada por diferentes factores bióticos y abióticos (Barnard, 1991).

Dentro de los factores abióticos que afectan negativamente la asociación micorrízica se encuentran las prácticas intensivas de manejo agrícola (Behlentalvay, 1992), consistentes en el uso excesivo de fertilizantes y agroquímicos que inhiben el establecimiento de la simbiosis y la efectividad de los HMA en la planta (Baum y Makechin, 2000; Kjoller y Rosendahl, 2000). Adicionalmente, la excesiva mecanización agrícola y la ausencia de cobertura

vegetal favorecen la erosión del suelo y, en consecuencia, reducen el número de propagulos, la biodiversidad y la funcionalidad de dichos simbiontes (Barea y Jeffries, 1995).

Algunos estudios reportan los beneficios que estos simbiontes proporcionan a los cultivos tropicales, los cuales se reflejan en un rápido crecimiento y maduración de plantas (Alarcón *et al.*, 2002), y en una reducción en el tiempo de trasplante (Mohanadas, 1992; Silva y Siquiera, 1991; Weber y Amorim, 1994).

No obstante la importancia de los HMA en el desarrollo de los cultivos, existen pocos estudios que reflejen el potencial de colonización en cultivos tropicales como el papayo (Alarcón *et al.*, 2002; Jarzme-Vega y Azcón, 1995) y bajo condiciones de campo (Iaen y Ferrera-Cerrato, 1989; Mamatha *et al.*, 2002). El objetivo de este trabajo fue evaluar el potencial infectivo de HMA en suelos cultivados con papayo bajo diferentes sistemas de manejo de producción.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en el municipio de Isla localizada en la zona sur del Estado de Veracruz, México. Se realizaron visitas de campo y entrevistas semiestructuradas a los productores de papaya con el fin de recopilar información sobre las condiciones del manejo en la producción. Con los datos resultantes de las entrevistas, se seleccionaron tres parcelas, considerando el nivel de insumos (fertilizantes y plaguicidas) y tipo de labranza utilizados en la producción (Tabla 1.). Las parcelas de estudio se clasificaron como de alta tecnología (AT) con coordenadas 17° 58' LN, 95° 33' LW; mediana tecnología (MT) con coordenadas 17° 52' LN, 95° 39' LW y baja tecnología (BT) con coordenadas 17° 57' LN, 95° 36' LW. Adicionalmente, se seleccionó una parcela testigo (PT) poblada por pasto estrella (*Cynodon dactylon* L.), y sin ningún tipo de manejo, con coordenadas 17° 56' LN, 95° 35' LW.

Tabla 1. Características de manejo de las parcelas de papaya tipo Maradol en el Municipio de Isla, Ver.

Clasificación de parcelas	Tipo de manejo		Control de malezas	Dosis de aplicación	Labranza	
	Fertilización (Kg/ha/año)	Insumos Fungicidas/ Bactericidas** (dosis)				
Alta Tecnología (AT)	N (350) P (400) K (807) Ca (590) Za (4.47) B (7.82)	Insecticidas/ Acaricidas ** (dosis)	Fungicidas/ Bactericidas** (dosis)	Químico (Glifosato)	15 y 30 L/ha ¹	Convencional ***
		Etofenprox 1000 kg/ha ¹	Sulfato de estreptomicina y Oxitetraciclina 350 g/100 L de agua/ha ¹			
		Hexihezox 20 g/100 L agua	Sulfato de gentamicina 600 ppm/ha ¹			
		Spiromesifen 2.96 mg/ha ¹	Fosetil -al 20 kg/ha ¹			
		Acofate 20 mL/100 L agua/ha ¹	Azoxystrobin 500 ppm/ha ¹			
		Pirimicarb 150-200 g/ha ¹	Benomyl 165 ppm/ha ¹			
		Imidacloprid 500-700 mL/ha ¹	Tiofanato-metil 3 kg/ha ¹			
		Clothiazimidol 75 kg/ha ¹	Oxicloruro de cobre 25 kg/ha ¹			
		Thiacloprid 20 mL/100 L agua/ha ¹	Carbendazim 250 g/1000 L/ha			
		Bernectina 100 a 200 ug/kg	Kanugamicina 100 mL/ha ¹			
		Azufre 300 gr/200 L/ha ¹	Mancozeb L 350 g/100 L agua/ha ¹			
		Cipermetrina 60 mL/ha ¹	Propamocarb-HCl 15 mL/10 L de agua			
		Fenproxiimate 75-125 mL/100 L agua/ha ¹	Metalaxyl-m y mancozeb 3 g/L agua/ha ¹			
		Clofentezolo 500 g/L agua/ha ¹	Clorhidrato de oxitetraciclina 20 a 100 mg/L			
		Clofentezolo 500 g/L agua/ha ¹	Sulfato de estreptomicina 350 g/100 L agua/ha ¹			
Cipermetrina 60 mL/ha ¹	Fosetil -al 500 ppm/ha ¹					
Imidacloprid 600 mL/ha ¹	Azoxystrobin 2.5g/ha ¹					
Mediana Tecnología (MT)	N (250) P (140) K (160)	Metemilo 2 L/ha ¹	Benorayl 25 kg/ha ¹	Químico (Glifosato triposio)	15 y 30 L/ha ¹	Convencional ***
Malatión 150 mL/ha ¹	Mancozeb 350 g/100 L agua/ha ¹					
Acofate 20 mL/100 L agua/ha ¹	Thiabendazol 65 mg/kg/día					
Baja Tecnología (BT)	N (200)	Benazolin etil 5 L/ha ¹	Sulfato de estreptomicina 350 g/100 L agua/ha ¹	Manual (chapeo)		Reducida****
		Imidacloprid 600 mL/ha ¹	Oxitetraciclina 60 mg/L			
		Malatión 150 mL/ha ¹	Fosetil -al 500 ppm			
		Benazolin etil 5 L/ha ¹	Benomyl 20.00-30.00 kg/ha ¹			
Pastizal (PT)*		Ahamectina (avermectina) 60 mg/kg/día	Mancozeb 300 - 400 g/100 L			

* Pasto estrella (*Cynodon dactylon* L.)
 ** Nombre común de los plaguicidas
 *** La labranza convencional que consistió en dos subsuelos cruzados, tres pasos de rastra pesada cruzada y un barbecho.
 **** La labranza reducida que consistió realizar un chapeo, dos barbechos y un pase de rastra
 - No se realiza ningún manejo ni aplicación de insumos dentro de la parcela

Muestreo de suelo

Se colectaron muestras de suelo en un área de 2 ha, la parcela fue dividida en seis cuadrantes de 100 m² cada uno (10 x 10 m).

Mediante el método en zig-zag (Stevending, 1991), se tomaron 10 submuestras de suelo rizosférico con una barrena de 3 cm de diámetro, a una profundidad de 25 cm y a 10 cm de distancia de la base del tallo de las plantas de papayo. Las submuestras se mezclaron para formar una muestra compuesta de aproximadamente un 1 kg, haciendo un total de seis muestras compuestas por parcela, y 24 por muestreo (Stevending, 1991). En cada parcela se realizaron dos muestreos, uno en otoño (octubre de 2006) y otro en invierno (febrero de 2007). El análisis físico y químico de las muestras de suelo fue realizado por el Laboratorio de Fertilidad del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, utilizando una muestra compuesta por cada parcela.

Colonización micorrízica en raíces

Se colectaron raíces de plántas de papayo en cada parcela a una profundidad entre 0-25 cm, las plántas seleccionadas fueron las coincidentes con el punto donde se realizó la colecta de suelo. En cada cuadrante se tomaron seis muestras de raíces secundarias, caracterizadas por ser muy delgadas, teniendo un total de 24 muestras por parcela. Las raíces extraídas se fijaron con FAA (formaldehído: ácido acético: etanol 10:5:85), y posteriormente se aclararon y tñieron (Phillips y Hayman, 1970).

La colonización micorrízica se cuantificó con base en la presencia de las estructuras fúngicas dentro de la raíz (hifas, arbuscúlos y vesículas) (Giovannetti y Mosse, 1980), la técnica consistió en colocar al azar las raíces tenidas dentro de cajas de Petri provistas de una cuadrícula en la parte inferior, con una distancia entre líneas de 1 cm. Bajo el microscopio estereoscópico se contaron solamente las raíces interceptadas con las líneas verticales y horizontales de la cuadrícula. Una raíz se consideró colonizada cuando al menos una de las estructuras fúngicas antes mencionadas se observó

justo en la intersección de dicha raíz con una línea horizontal o vertical. El porcentaje de raíces colonizadas se obtuvo mediante la proporción número de raíces interceptadas en la cuadrícula multiplicado por 100.

Evaluación del potencial infectivo de HMA

El potencial infectivo de las muestras de suelo se evaluó con plantas de maíz (*Zea mays* L.) en invernadero, y siguiendo la metodología del número más probable (NMP). El método consistió en hacer diluciones seriadas de suelo más arena en una proporción 1:9 respectivamente, teniendo diluciones desde 10⁰ (asignada al suelo sin diluir) hasta 10⁻⁷. El experimento consistió de 5 repeticiones por dilución, por parcela evaluada. Se sembró una planta de maíz por cada repetición. Después de seis semanas de establecido el experimento, se colectó todo el sistema radical, y siguiendo la metodología propuesta por Bagyaraj y Stümer (2008), se evaluó el potencial de colonización de los HMA.

Los datos fueron analizados estadísticamente con el programa STATISTICA versión 6.0 a través de un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de comparaciones múltiples (Fisher LSD), con una significancia del 5%.

Resultados y discusión

Se encontró colonización micorrízica en todas las muestras de raíces colectadas. En el porcentaje de colonización de raíces en campo de HMA nativos, se obtuvieron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) en relación al nivel tecnológico utilizado en las parcelas y a la época de muestreo, no así para la interacción de estos dos factores (Tabla 2). Las parcelas AT, MT y BT fueron estadísticamente iguales entre sí, pero diferentes en relación al sitio de pastizal (PT), mismo que presentó el mayor porcentaje de colonización en ambas épocas de muestreo (Tabla 2). Este resultado puede atribuirse

Tabla 2. Porcentaje de colonización micorrízica en raíces de plántas de papayo establecidas en las parcelas de estudio (± desviación estándar). Los datos presentados son el promedio de las 6 muestras de cada parcela

Parcelas	% colonización de HMA en campo	
	Otño	Invierno
AT	12.67 (±6.70) ^a	8.04 (±3.37) ^a
MT	16.68 (±11.90) ^a	10.15 (±7.02) ^a
BT	20.10 (±12.05) ^a	10.68 (±5.48) ^a
PT	39.85 (±5.14) ^b	24.45 (±5.47) ^b

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas según la prueba de comparaciones múltiples (Fisher LSD) $\alpha=0.05$.

Tabla 3. Número más Probable (NMP) de propagulos de HMA presentes en los suelos de las parcelas de estudio

Parcelas	NMP/100g suelo (95% intervalo de confianza*)	
	Otño	Invierno
AT	10.9(4.3-27.6)	10.9(4.3-27.6)
MT	67.6(26.7-171.2)	18.4(7.2-46.6)
BT	184.1(72.6-466.1)	112.4(44.4-284.8)
PT	1122.5(433.1-2842)	431.3(170.3-1092.22)

* Determinado mediante las tablas de Fisher y Yates (1963).

a diferentes factores, entre ellos al tipo de planta, ya que la parcela PT estaba poblada por pasto estrella (*Cynodon dactylon* L.) especie gramínea de elevada habilidad competitiva (Jackson y Caldwell, 1996), que se caracteriza por ser altamente micotrófica y tener un sistema radical que facilita la colonización y propagación de los HMA (Bollea, 2006), pues de manera similar, algunos estudios han reportado mayor colonización micorrízica en suelos de pastizal respecto de tratamientos con cultivos agrícolas bajo diferentes sistemas de producción (Álvarez-Solis y Arzueto-Martínez, 2004). Por otra parte los valores más altos de colonización en la parcela PT pueden estar determinados por la poca influencia del hombre en ese sitio, como ha sido probado en diversos trabajos a menor perturbación del ecosistema mayor colonización (McGonigle *et al.*, 1990; Yano *et al.*, 1998).

Se sabe que la colonización micorrízica puede estar influenciada por el tipo de prácticas de manejo agrícola utilizadas en la producción (Clapperton y Reid, 1992). Los

resultados de colonización en campo no mostraron diferencias significativas entre parcelas cultivadas, pero sí entre éstas y la parcela testigo. El principal factor causante de este resultado pudo ser la fertilización, debido a que en las parcelas de papayo, las cantidades de fósforo registradas superan las 50 ppm, situación que afecta la capacidad de los HMA para establecer la simbiosis, ya que en condiciones de campo bastan niveles de 34 ppm de fósforo para reducir o impedir la colonización de plantas por HMA (Baum y Mageschin, 2000; Coveyevich *et al.*, 2005; Kahluto *et al.*, 2003). En el caso de las plantas de papayo, éstas se encontraban en la etapa de floración, y requerían un mayor suministro de agua y nutrientes para la formación de frutos, causa que pudo originar el incremento del porcentaje de colonización como respuesta del hongo a dicho requerimiento. En la parcela PT, la variación de colonización entre épocas de muestreo, pudo deberse a que en plantas gramíneas no existe un patrón definido de colonización por HMA, sino que ésta varía de acuerdo con las diferentes estaciones del año (Busso *et al.*, 2001).

Los resultados para el NMP se presentan en la Tabla 3. El suelo colectado en la parcela AT registró el menor número de propágulos infectivos de HMA, seguido de las parcelas MT y BT, siendo contrastante la gran cantidad de propágulos que se encontraron en la parcela PT. Este resultado puede deberse a la combinación de diversos factores, uno de ellos, la aplicación de plaguicidas en las parcelas cultivadas, pues se sabe que dichos productos pueden afectar el NMP de propágulos infectivos (Barca y Jeffries, 1995; Sukarno *et al.*, 1996), tal es el caso de los fungicidas benomyl, mancozeb y fosetil-al, que son aplicados en las parcelas de papayo, y que tienen el efecto de inhibir la infectividad de los propágulos de HMA (hifas internas en la raíz y externas en la interfase raíz-suelo) y de reducir el porcentaje de colonización de manera significativa (Kjoller y Rosentahl, 2000; Sukarno *et al.*, 1996).

Otro factor causante del bajo número de propágulos infectivos las parcelas cultivadas pudo ser la fertilización (Huat *et al.*, 2002). Resultados que indican la reducción del número de propágulos de HMA por efecto de la fertilización fueron reportados por Clapperton y Reid, (1992) quienes examinaron la relación entre la densidad de inóculo de HMA y el crecimiento de *Phleum pratense* L. y *Agropyron trachycalamum* en 5 diluciones diferentes de suelo con y sin aplicación de fertilizante, encontrando que la aplicación de fertilizante redujo el número de propágulos y la capacidad de los HMA para iniciar la colonización en raíces de *Phleum pratense* en todas las diluciones de suelo. No obstante a que en este estudio no se realizaron mediciones para evaluar dicho efecto, es notorio que en las parcelas cultivadas el número de propágulos de HMA disminuye conforme se incrementa el nivel de tecnificación (Tabla 3), en este estudio en particular, mayor tecnificación implica mayor aplicación de fertilizantes.

En la parcela PT, el elevado número de propágulos pudo ser resultado del tipo de planta que crece en la parcela, en este caso, una gramínea de elevada respuesta a la micorrización (Boileta, 2006), y otro factor pudo ser la intervención en el manejo del suelo, situación que favorece un mejor establecimiento de los HMA (Gálvez *et al.*, 2001). Si bien en esta parcela el número de propágulos fue elevado en ambas épocas de muestreo, en otoño el valor fue particularmente elevado (1122.5), resultado coincidente con lo reportado por Gálvez *et al.* (2001) quienes encontraron un mayor potencial infectivo de HMA en dicha época.

No obstante que en todas las parcelas se encontraron propágulos infectivos, es importante señalar que en las parcelas cultivadas las cantidades de propágulos encontradas no serían suficientes para garantizar su función en beneficio

de las plantas que pudieran crecer en dichas parcelas.

Conclusiones

Se encontró un mayor porcentaje de colonización micorrizica en campo en la parcela de pastizal. En las parcelas cultivadas se presentó un marcado descenso en el número de propágulos infectivos conforme se intensificó el manejo de producción. Si bien en esta investigación no se realizaron mediciones para registrar el efecto de la aplicación de fertilizantes y agroquímicos sobre la micorrización, los resultados obtenidos evidencian que las prácticas agrícolas provocan una disminución en la infectividad de los HMA. Una reducción en el uso de fertilizantes y plaguicidas podría ser propuesta en combinación con la inoculación con HMA, con el fin de reducir el deterioro ecológico del suelo, al mismo tiempo que se reducirían los costos de producción. Trabajos en campo tendientes a encontrar los niveles apropiados de fertilizantes y plaguicidas en los que la simbiosis micorrizica pueda desarrollarse efectivamente deben ser realizados posteriormente.

Literatura citada

Al Karaki, G.N., 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10: 51-54.

Alarcón, A., F.J. Davies, J.N. Egilla, T.C. Fox, A.A. Estrada-Luna, R. Ferrera-Cereno, 2002. Short term effects of *Glomer glomeratum* and *Asophyllum brasilense* on growth and root: soil phosphorus activity of *Cenchrus papposus* L. under phosphorus stress. *Revista Latinoamericana de Micología* 44: 1-17.

Alvarez-Solis, J.D., M.J. Alvarez-Morales 2004. Arboleda arbustiana del suelo bajo diferentes sistemas de producción de maíz en los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 38: 13-22.

Augé, R.M., 2001. *Vegetal rhizosphere, arbuscular and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis*. Mycorrhiza 11: 3-42.

Bagnary, J.D., S.L. Stinner, 2008. Methodology to assess activity and taxonomic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). In: *Morera, F.M., Ed., Huang, D.E., Bignell (eds.), A Handbook of Tropical Soil Biology: Sampling and Characterization of Below-ground Biodiversity*, James & James, East Sussex, London, pp. 340-349.

Barca, J.M., P. Jeffries, 1995. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. In: Yama, A., B. Hook (eds.), *Mycorrhiza, structure, function, molecular biology and biotechnology*. Wiley, New York, pp. 521-550.

Baum, C., F. Mageschin, 2000. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163: 491-497.

Belgard, S.E., 1993. The topsoil as the major store of propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in southern Australian sandstone soils. *Mycorrhiza* 3: 19-24.

Benlhamray, C.J., 1992. Mycorrhizae in the agricultural plant-soil system. *Symbiosis* 14: 41-42.

Bolita, A.I., 2006. Micorrización en gramíneas perennes expuestas a distintos regímenes hídricos del suelo. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Brandner, M., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-313.

Busso, C.A., D.D. Drake, V. Oñate-Porras, 2001. Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a grazed semi-arid savanna. *Oikos* 93: 332-342.

Clapperton, M.J., D.M. Reid, 1992. A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density. *New Phytologist* 126: 227-234.

Coveyevich, F., H.R. Salas-Kozas, P. Barbieri, H.E. Echeverría, 2005. Formas de colonización de fósforo sobre el crecimiento y la micorrización epífita del cultivo de trigo. *Ciencia del Suelo* 23: 39-45.

Espinosa, V.D., M.D. González, P.I. Pilsnerová, E.R. García, 2004. Reducción de la incidencia de *Phytophthora cactum* Leo en el sistema radicular de plántulas de cítricos pre-colonizadas con *Glomus intraradices*. *Tercer Latinoamericano* 22: 317-320.

FAO, 2006. *Conservación agrícola homopéida* (http://www.fao.org/ag/cad). Gálvez, L., D.D. Drake, F. Wagner, 2001. Effect of tillage and farming system upon VAM fungus populations and mycorrhizas in nutrient uptake of maize. *Plant and Soil* 228: 299-308.

Giovannetti, M., B. Mosse, 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-499.

Graham, J.H., 2001. What do root pathogens see in mycorrhizas? *New Phytologist* 149: 357-319.

Hual, O.K., K. Awang, A. Hashim, M.N. Muhammad, 2002. Effects of fertilizers and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the growth and photosynthesis of *Aspidirachia cecidica* (Jack) Jacobs seedlings. *Forest Ecology and Management* 158: 51-58.

Jackson, R. B., M.M. Caldwell, 1996. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology* 84: 991-903.

Jain, C.D., R. Ferrera-Cereno, 1989. Vesicular arbuscular endomycorrhiza and its effect in two poplar cultivars (*Cenchrus papposus* L. Cera and cv. S040) 2nd European Symposium on mycorrhizas, pp. 50-59. Prague.

Jarosz, V.K., M.C., R. Azcón, 1995. Responses of some tropical and subtropical cultures to endomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5: 215-217.

Janos, D.P., 1996. Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of degraded lands in the humid tropics. In: Frankland, J.C., N. Magan, G.M. Gadd (eds.), *Fungi and environmental change*. Cambridge University, Cambridge, pp. 129-162.

Kahluto, H., E. Kojou, M. Vesberg, 1. Sauerla, 2001. Promotion of AM unification through reduced P fertilization. II. Field studies. *Plant and Soil* 231: 65-79.

Kaya, C., D. Higgs, H. Kirnak, 1. Tas, 2003. Mycorrhizal colonization improves fruit yield and water use efficiency in vatermelon (*Citrullus lanatus*) grown under well-watered and water-stressed conditions. *Plant and Soil* 253: 287-292.

- Kjoller, R. S., Rosenbluh, 2000. Effects of fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi: Differential responses in alkaline phosphatase activity of external and internal hyphae. *Biology and Fertility of Soils* 31: 361-365.
- McGonigle, D. G., Evans, M. H., Miller, 1990. Effect of Degree of Soil Disturbance on mycorrhizal Colonization and Phosphorus Absorption by Maize in Growth Chamber and Field Experiments. *New Phytologist* 116: 629-636.
- Manalath, G., D.J. Bagyaraj, S. Jagannath, 2002. Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhizal helper bacterium. *Mycorrhiza* 12: 313-316.
- Mohandas, S., 1992. Effect of VAM inoculation on plant growth, nutrient level and root phosphatase activity in papaya (*Carica papaya* cv. Coorg honey dew). *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 31: 263-267.
- Phillips, J.M., D.S. Hayman, 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-160.
- Schachtman, D.P., R.J. Reid, S.M. Ayling, 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116: 447-453.
- Schallanck, S., M. Cabello, 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia* 102: 261-268.
- Schubler, A., D. Schwarzott, C. Walker, 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 139-147.
- Sivcedillo, E., 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizum Management in Tropical Agroecosystems. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany.
- Silva, L. F., J.O. Siqueira, 1991. Crescimento e losses de nutrientes de mudas de abacateiro, mangaueira e mamoeiro sob influência de diferentes espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 15: 283-288.
- Silkman, N., F.A. Smith, S.E. Smith, S.E. Scott, 1996. The effect of fungicides on vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. II. The effects on area of interface and efficiency of P uptake and transfer to plant. *New Phytologist* 132: 583-592.
- Trappe, J.M., 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Saito, G.R. (ed.), *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC Press, Boca Raton, pp. 5-25.
- Velasco-Vargas, J., R. Fuentes-Cerrato, J.J. Alvarez-Solís, 2003. *Yemasas, micorrizas arbusculares y *Aspergillus brasiliensis* en tomate de cáscara*. Tesis 19-241-248.
- Weber, O.B., S.M.C. Amorim, 1994. Adhesão fúngica e inoculação de fungos micorrízicos vesicular arbusculares em mamoeiros. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 18: 187-191.
- Yano, K., Yamachi, A., Iijima, M., Kono, Y., 1998. Arbuscular mycorrhizal formation in undisturbed soil counteracts compacted soil stress for pigeon pea. *Applied Soil Ecology* 10: 95-102.