



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Química



EMANENTE DE LA FACULTAD DE QUIMICA

Interacción de los Hongos Endomicorrizicos Nativos  
(V.A.) en Ensayos de Inoculación de Maiz con Glomus  
fasciculatus en Suelos muy Deficientes en Fósforo

T E S I S

Que para obtener el título de:

QUIMICO FARMACEUTICO BIOLOGO

P r e s e n t a :

Juan Ricardo Nava Salazar

1983



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## C O N T E N I D O

	Pág.
INTRODUCCION .....	1
REVISION DE LITERATURA .....	3
I) Fijación de fósforo en el suelo .....	3
II) Características generales y taxonomía de los hongos endomicorrícicos (V.A.) .....	5
a) Arbusculos .....	6
b) Vesículas .....	7
c) Micelio externo .....	8
III) Beneficios de la simbiosis planta-hongo (V.A.) .....	10
IV) Efecto de las micorrizas (V.A.) en la absor- ción de fósforo y en el crecimiento de la planta huésped .....	11
a) Mecanismo de transporte de fósforo.....	11
b) Formas de fósforo en el suelo.....	17
c) Incremento en la absorción de fósforo.....	19
V) Factores que influyen en la eficacia de la simbiosis.....	23
a) Especies y cepas .....	24
b) Infección .....	25
c) Factores edáficos y manejo del suelo.....	26
d) Planta huésped.....	26
VI) Competencia entre cepas nativas y cepas in- troducidas.....	27
VII) Inoculación a gran escala.....	31

	Pág.
a) Técnicas de inoculación .....	31
b) Cultivos fúngicos .....	33
c) Raíces infectadas .....	34
d) Suelo infestado .....	35
MATERIALES Y METODOS .....	38
1) Localización de los suelos estudiados.....	38
2) Determinaciones físicas y químicas en los suelos.....	39
3) Condiciones generales de experimentación.	40
4) Evaluación de la micorrización nativa (Experimento 1).....	42
5) Inoculación de maíz con <u>Glomus fasciculatus</u> (Experimento 2).....	42
6) Persistencia de <u>G. fasciculatus</u> en el segundo ciclo de cultivo (Experimento 3)...	44
7) Preinoculación de maíz con <u>G. fasciculatus</u> (Experimento 4).....	45
8) Análisis estadístico de los resultados....	48
RESULTADOS Y DISCUSION.....	49
CONCLUSIONES.....	90
RESUMEN.....	93
BIBLIOGRAFIA.....	95

## INTRODUCCION

Considerando la importancia que en nuestro país tienen los suelos de origen volcánico, tanto por la extensión que ocupan en nuestro territorio como por el uso forestal y agrícola que tienen, se considera de interés primordial tratar de resolver, entre otros problemas que presentan estos suelos, el de su baja fertilidad y por tanto capacidad agrícola, lo cual se debe fundamentalmente a que la mayoría de estos suelos presentan una fijación de fósforo elevada, lo que se traduce en una disponibilidad muy baja de este elemento para las plantas, y una respuesta baja a la fertilización de tipo químico.

Actualmente el problema del uso de estos suelos no ha tenido una solución práctica y económica, por lo cual se ha tratado de utilizar además de los fertilizantes químicos, un recurso biológico como son las micorrizas vesículo-arbusculares.

El principal beneficio de la simbiosis planta-hongo micorrízico (V.A.), es el incremento de la absorción de fósforo en suelos deficientes en formas asimilables de este elemento.

(Mosse y Hayman, 1980).

La mayoría de las plantas de interés económico son huéspedes potenciales de los hongos endomicorrízicos (vesículo-arbusculares), como por ejemplo, gramíneas (maíz y trigo), leguminosas (soya y frijol), además de muchas plantas tropicales (café y cítricos).

Considerando lo anteriormente expuesto, durante el presente trabajo se proponen los siguientes objetivos:

1) Evaluar el comportamiento de los hongos endomicorrícicos (V.A.) nativos, en simbiosis con el maíz, en suelos con una capacidad de fijación de fósforo muy elevada, tratando de encontrar alguna correlación con las propiedades físicas y químicas de esos suelos.

2) Introducción de Glomus fasciculatus (cepa micorrícica de colección de efectividad conocida) con el propósito de evaluar su interacción con las cepas nativas existentes en los suelos objeto de estudio.

3) Comparar el efecto de algunas técnicas de inoculación, en el porcentaje de infección y respuesta de la planta.

4) Evaluar la persistencia y selectividad de Glomus fasciculatus en suelos en los cuales se practicó la inoculación de maíz en un ciclo de cultivo anterior, estimando su infectividad en otra especie de planta susceptible.

El presente trabajo trata de contribuir al estudio de los hongos endomicorrícicos (V.A.) con la finalidad de que, en lo futuro, se pueda lograr una inoculación de plantas de interés económico a gran escala.

## REVISION DE LITERATURA

## I) Fijación de fósforo en el suelo.

Entre los grupos principales de suelos que en nuestro país pueden presentar problemas de fijación de fósforo, se encuentran los suelos con procesos de laterización, los andosoles y los suelos calcáreos.

La gran actividad volcánica que ha caracterizado a México a través de su historia geológica, ha originado suelos derivados de rocas ígneas y materiales piroclásticos, dentro de una área que cubre, aproximadamente, la cuarta parte de la superficie total del país (Aguilera, 1969).

Por lo anterior se puede considerar a los suelos derivados de material volcánico, como un grupo muy importante de suelos que ocupa en México cuando menos 500,000 Km<sup>2</sup>. En algunos casos estos suelos son comúnmente considerados por los técnicos en la materia, sin importancia económica mediata por lo que, frecuentemente, son relegados en su estudio (Palacios et al., 1983).

Los andosoles corresponden a suelos que se han originado, principalmente, a partir del intemperismo de cenizas volcánicas. La capacidad que tienen estos suelos para fijar el fósforo, está estrechamente relacionada con el pH, aluminio extraíble, minerales haloisísticos y halofano (Gebhardt y Coleman, 1974; Mizota, 1977).

El término "fijación de fósforo" se ha empleado para explicar la conversión de las formas solubles o asimilables de fósforo a otras formas menos solubles y no asimilables. Este proceso se lleva a cabo mediante reacciones con diversos compuestos del suelo, ya sean orgánicos o inorgánicos, ocasionando con ello un decremento en la cantidad de fósforo utilizable por las plantas.

Hay algunas teorías que explican la fijación del fósforo. Bradfield et al., citados por Vega (1979), proponen tres mecanismos para explicar el fenómeno:

- 1.- En suelos con valores de pH bajo, de 2.0 a 5.0, la fijación del fósforo se debe a los óxidos de fierro y aluminio, los cuales a estos valores de pH son solubles, y al contacto con los iones fosfato se precipitan como fosfatos de fierro y aluminio.
- 2.- A valores de pH entre 4.5 y 7.5 la fijación se debe a reacciones de superficie con los minerales arcillosos.
- 3.- Cuando el pH va de 6.0 a 10.0 la fijación de los fosfatos se debe a reacciones de precipitación o adsorción con los cationes divalentes presentes, calcio principalmente.

Según Fassbender (1975) los problemas del fósforo en los suelos tropicales radica en que los fertilizantes fosfatados pasan rápidamente a formas férricas y aluminicas que no son fácilmente aprovechables por las plantas. Los problemas en los suelos calcáreos y alcalinos son de otra índole, pues las altas



concentraciones de Ca y el pH alto inducen la precipitación de fosfatos cálcicos poco solubles. Además, la adsorción de iones fosfato en el complejo calcáreo disminuye también la disponibilidad de fósforo.

Para tratar de resolver el problema de la fijación del fósforo se han usado materiales fosfóricos de baja solubilidad en agua, con el objeto de que el fósforo no sea insolubilizado en el suelo tan rápidamente (Vega, 1979).

Actualmente el problema de la productividad de estos suelos no ha tenido una solución práctica y económica, por lo que se ha considerado utilizar, además de los recursos químicos, un recurso biológico como son los hongos endomicorrícicos, vesículo-arbusculares los cuales, por su capacidad para establecer simbiosis con la mayoría de las plantas de interés económico, podrían aumentar el potencial agrícola de los suelos deficientes en fósforo.

## II) Características generales y taxonomía de los hongos endomicorrícicos (V.A.).

Los hongos endomicorrícicos (V.A.) están clasificados dentro de la clase de los Zygomycetes en el orden de los Mucorales dentro de la familia Endogonaceae (Alexopoulos, 1977).

Gerdeman y Trappe (1974) basados en las características de los hongos consideran cuatro géneros que producen infección

vesículo-arbuscular, estos géneros son los siguientes:

Glomus, Gigaspora, Acaulospora y Sclerocystis. Además Gerde-  
man y Trappe (1975) mencionan tres géneros que son incapaces de  
formar infección vesículo-arbuscular:

Glaziella, Modicella y Endogone, este último solamente ecto-  
trófico.

Los principales rasgos que se distinguen en una infección  
endomicorrícica son los arbusculos y las vesículas.

#### IIa) Arbusculos.

Los arbusculos son estructuras intracelulares que pro-  
vienen de ramas hifales bifurcadas, generalmente es una sola,  
rama hifal, raramente dos o tres ramas. Mosse (1981) conside-  
ra que el tamaño de estas finas estructuras es comparable a la  
mitocondria de la planta huésped. Según este mismo autor, el  
promedio de vida de estas estructuras varía de una a tres se-  
manas, después de este período el arbusculo se colapsa y es  
desintegrado dentro de la célula huésped.

Según Mosse (1981) la formación de arbusculos dentro de  
la célula huésped desencadena las siguientes reacciones:

- 1) Una marcada estimulación de la actividad citoplásmica.
- 2) Formación de nuevos organelos (mitocondrias, retículo endo-  
plásmico, ácido ribonucléico y otros).

- 3) Aumento del tamaño del núcleo (el diámetro puede aumentar dos o tres veces el tamaño normal).
- 4) Se presenta una movilización de los almidones de reserva (los granulos desaparecen de las células invadidas).
- 5) Se incrementa la respiración y la actividad enzimática.

Reacciones similares a las descritas son provocadas también por la invasión de hongos patógenos, pero en el caso de la infección micorrícica, el citoplasma de la célula huésped recupera su funcionalidad después de que el arbúsculo se ha colapsado.

El arbúsculo se forma al segundo o tercer día después de que las raíces de la planta huésped son infectadas, es la estructura más lábil en la infección endomicorrícica V.A., y depende fuertemente del metabolismo del huésped.

La infección intracelular es la fase donde se presenta el contacto más íntimo entre el hongo y el huésped, se cree que los procesos de transferencia entre los dos se realizan en este lugar, no obstante la micorriza puede existir con pocos arbúsculos (Mosse, 1981).

#### IIb) Vesículas.

Las vesículas son estructuras que tienen forma de sacos, generalmente se encuentran en la porción terminal de las hifas. Estas estructuras contienen muchas gotas lipídicas y funcionan principalmente como órganos de reserva.

Las vesículas pueden emerger del tejido de la raíz al suelo, en donde ellas pueden germinar y actuar como propágulos infectivos; estas estructuras se forman después que los arbusculos y generalmente son más numerosas en estados avanzados del desarrollo de la planta. El tamaño de la vesícula, su estructura, contenido y la cantidad dentro de la planta huésped difiere de acuerdo con la especie de hongo que forma la micorriza (Mosse, 1981).

#### IIc) Micelio externo.

El micelio externo es una parte importante en el sistema micorrízico, está constituido por una red estratégica que proporciona una superficie de absorción adicional que facilita a la planta la absorción de fósforo y otros elementos que se encuentran en el suelo, y que podrían no ser accesibles para las raíces no micorrizadas (Mosse, 1981).

El micelio es no septado, consiste principalmente de ramificaciones bifurcadas, al grosor de las hifas varía de 8 a 12 micras, algunas veces alcanzan 20 micras de diámetro, se encuentran en ramilletes muy finos repetidamente ramificados (Mosse, 1981).

Sander y Tinker (1973) han estimado 80 cm de micelio externo/cm de raíz; Bevege et al., (1975) encontraron que el micelio representa 1% del peso total de las raíces en trébol.

(Ambos autores citados por Mosse, 1981). Mosse (1956), estima que el micelio puede llegar a constituir el 5% del peso de las raíces en los manzanos.

Tinker, 1975 (citado por Mosse, 1981), encontró que existe una correlación muy alta entre la cantidad de raíz infectada y la cantidad de micelio externo que se encuentra presente en tal simbiosis.

El desarrollo del micelio externo es afectado por las condiciones del suelo; principalmente por la aireación; en algunos suelos el micelio externo se desarrolla muy poco fuera de la superficie de la raíz (Mosse, 1981).

Hepper y Smith 1976 (citados por Mosse, 1981), encontraron que la germinación de las esporas micorrícicas es muy sensible a los metales pesados, además determinaron que concentraciones altas de aluminio y manganeso en el suelo probablemente afecten al crecimiento micelial.

Las esporas pueden sobrevivir meses y años, con la peculiaridad de que el hongo no se desarrolla si no es en presencia de una raíz viva (Mosse, 1981).

Los hongos micorrícicos vesículo-arbusculares son simbiontes obligados y sólo pueden desarrollarse y multiplicarse en asociación con una planta huésped (Mosse y Hayman, 1980).

El número de esporas en el suelo no es siempre un índice

de la infectividad del suelo o de la infección de raíces, esto se debe a que la formación de esporas depende no sólo de las especies fúngicas, sino también de la interacción hongo-suelo (Mosse y Hayman, 1980).

### III] Beneficios de la simbiosis planta-hongo (V.A.).

El principal beneficio de la simbiosis es el incremento de la absorción de fósforo y de otros iones tales como: potasio, azufre, zinc y estroncio-90; esto ha sido demostrado experimentalmente por Powell, 1975; Gray y Gerdeman, 1973; Gilmore, 1971; Jackson, Miller y Franklin, 1973 (citados por Bowen, 1980).

Según Bowen (1980) se puede esperar también, un incremento en la absorción de otros iones con poca movilidad en el suelo, tales como molibdeno, hierro, cobre, cobalto y algunas veces manganeso.

La absorción de los iones por la raíz depende principalmente de dos factores: 1) la capacidad de absorción de la raíz y 2) la movilidad de los iones en el suelo. La absorción de iones con alta movilidad en el suelo, nitratos y sulfatos entre otros, no depende de la infección micorrícica sino de la capacidad de absorción de las plantas. Los iones con poca movilidad en el suelo tales como: fosfato, zinc, cobre, molibdeno y, en cierto grado, los iones de potasio y amonio, cuyo factor limitante se encuentra durante su movimiento a través de la raíz. En este caso la longitud de la raíz y modificaciones morfológicas,

tales como el desarrollo de pelos radiculares y el crecimiento de los hongos micorrícicos en el suelo, son determinantes en la absorción de los iones (Bowen, 1980).

La mayoría de las plantas de interés económico son huéspedes potenciales de los hongos micorrícicos (V.A.), como por ejemplo gramíneas y leguminosas que agrupan a los cultivos básicos mundialmente más importantes como son: maíz, trigo, frijol, soya, entre otros. Son huéspedes, además, muchas plantas tropicales de las cuales sobresalen por su importancia económica el café y los cítricos. (Mosse y Hayman, 1980).

IV) Efecto de las micorrizas (V.A.) en la absorción de fósforo y en el crecimiento de la planta.

Dos factores indican claramente que el aumento del crecimiento de las plantas se debe a un incremento en la absorción de fósforo: 1) la concentración de fósforo en las plantas micorrizadas es más grande que en las plantas no micorrizadas, y 2) la micorrización y la adición de fertilizantes fosfatados tienen efectos similares sobre el crecimiento de la planta (Mosse, 1981).

De lo anterior se deduce la gran importancia que tiene la simbiosis planta-hongo micorrícico (V.A.) en la absorción del fósforo.

IVa) Mecanismo de transporte de fósforo.

El mecanismo exacto por el cual se transporta el fósfo-

ro del hongo a la planta huésped no es conocido exactamente, Woolhouse (1975) propone 5 pasos hipotéticos:

1) La concentración de ortofosfato en los suelos deficientes es más baja que la concentración de fósforo en el citoplasma del hongo micorrícico, debido a esto, la absorción de fósforo por la hifa micorrícica va en contra del gradiente de concentración. Para que la absorción de fósforo se lleve a cabo, Woolhouse (1975) sugiere la presencia de un mediador activo (una proteína acarreadora) que facilite este proceso.

2) Este paso involucra el movimiento de fósforo del hongo a un espacio aparentemente libre, entre el hongo y la planta huésped. El mismo autor antes mencionado, sugiere en este paso la presencia de un acarreador pasivo de fosfatos, que media la secreción de fósforo por los arbusculos. Además, considera que el fosfato se transporta a lo largo de las hifas en forma de polifosfato. La pirofosfatasa de los arbusculos puede degradar el polifosfato y mantener una alta concentración local de fósforo, la cual es necesaria para que pueda actuar el acarreador pasivo de fósforo en dirección al espacio aparentemente libre. El acarreador pasivo debe ser independiente de cualquier forma de energía, debido a que en el arbusculo hay una fuerte competencia por la energía requerida para el transporte de azúcares, de la planta al hongo, y para la síntesis de glucógeno en el arbusculo. Woolhouse (1975) sugiere que las altas concentraciones de cito-



cinina en la hifa micorrícica sirven para hacer impermeable la membrana citoplasmática del arbúculo a la reabsorción de fosfato, liberándolo de esta manera al espacio aparentemente libre. Por último, sugiere que la fosfatasa de la superficie de las células del huésped modifican la membrana citoplásmica del arbúculo en la región donde actúa el acarreador de fósforo.

3) El fósforo se transporta del espacio aparentemente libre al citoplasma de la célula huésped, proponiéndose que este transporte lo lleva a cabo un mediador activo.

El mismo autor propone que el transporte de fósforo del hongo micorrícico a la planta huésped debe estar acoplado al transporte de carbohidratos de la planta huésped al hongo endomicorrícico de la manera como se expone en el paso siguiente:

4) Hay un sistema de transporte pasivo de los azúcares de la planta, en el espacio aparentemente libre, entre la célula huésped y el arbúculo.

5) Este paso involucra el transporte de los azúcares del espacio aparentemente libre a la célula micorrícica. Sugiriéndose que este paso se lleva a cabo mediante un transportador activo de azúcares. El azúcar para poder entrar a la célula micorrícica necesita ser fosforilado, ya que como se sabe, la fosforilación requiere de un gasto de ATP, es de-

cir, se involucra una pérdida de energía. Además, este mismo autor sugiere que los acarreadores son específicos para el azúcar que es transportado.

Los pasos anteriormente descritos están esquematizados en la figura 1.

Woolhouse (1975) propone una hipótesis sobre la regulación de la infección micorrízica y la formación de arbusculos. Este autor basado en lo encontrado por otros investigadores (Sanders y Tinker, 1973), considera que si las plantas crecen en presencia de concentraciones altas de fósforo asimilable se formarán pocos arbusculos; el proceso de formación de arbusculos lo sintetiza en tres pasos:

- 1) La planta huésped emite una señal indicando que el abastecimiento de fósforo es deficiente.
- 2) El hongo recibe la señal y responde creciendo dentro de las células de la planta formando arbusculos.
- 3) La planta huésped modifica al hongo cambiando la dirección de transporte de fósforo; haciendo que el fósforo pase de fuera al hongo y a través de él a la célula huésped.

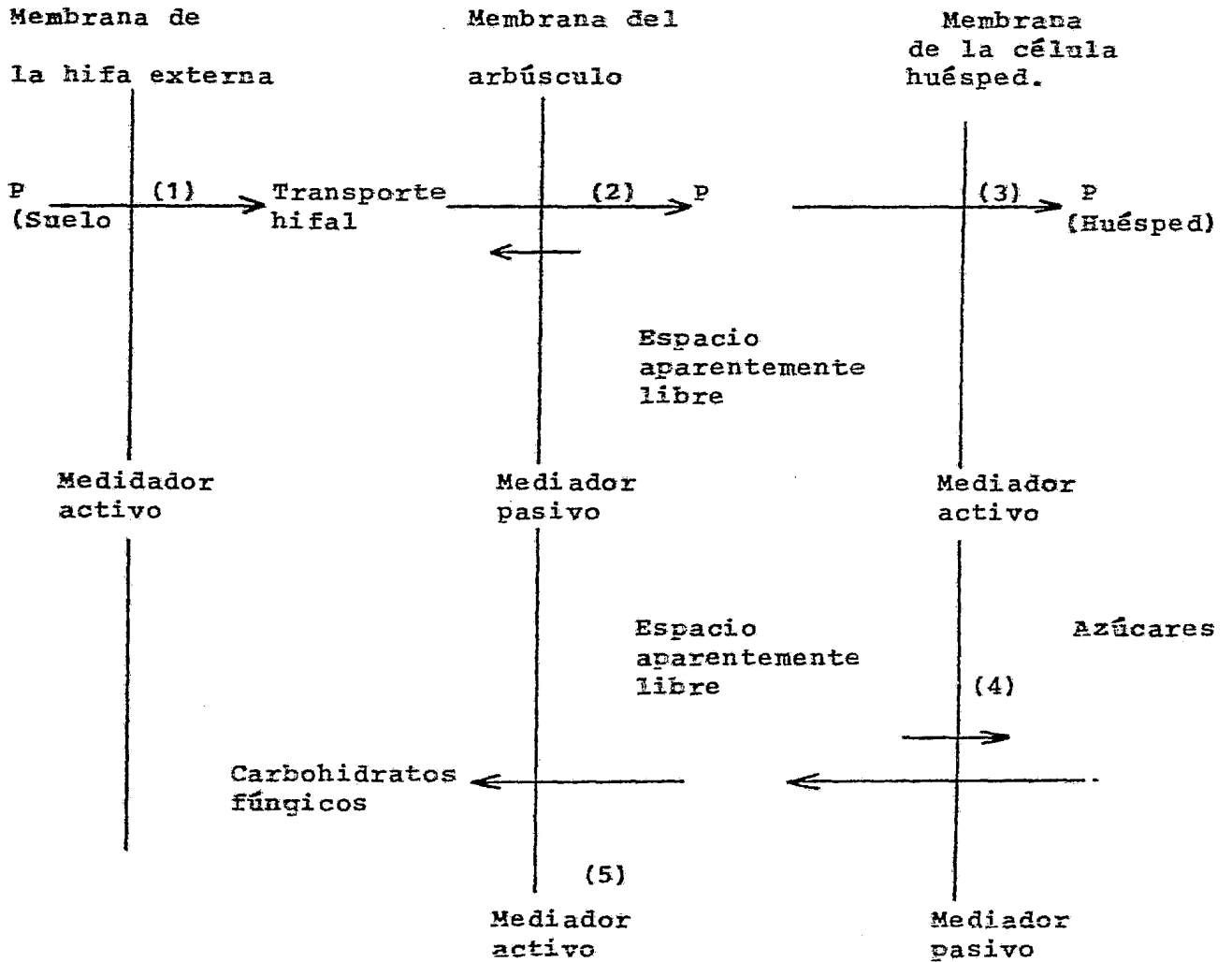


Figura (1) Representación esquemática del transporte de fósforo y carbohidratos en la simbiosis planta-hongo (V.A.)

Woolhouse (1975) sugiere que la hidroxiprolina, rica en glucoproteínas, que se encuentra en la pared de las células de la planta, tiene como función proteger a la célula contra los hongos invasores. Bajo condiciones normales éstas llevan a cabo su función, pero la fosfatasa inducida por la

deficiencia de fosfato destruye este mecanismo y permite la entrada del hongo micorrícico. Según Woolhouse, ésta es la señal que emite la planta para que se inicie la infección micorrícica.

Ratnayake et al., (1978) encontraron que existe una fuerte relación entre la cantidad de azúcares exudados por la raíz y el porcentaje de infección micorrícica.

Estos mismos autores demostraron experimentalmente, que bajo concentraciones altas de fósforo, la raíz no exudaba los metabolitos requeridos para la infección en cantidad suficiente. Bajo condiciones de deficiencia de fósforo se incrementa la permeabilidad de la membrana; esto permite una exudación de metabolitos en cantidades suficientes para iniciar el crecimiento, desarrollo y germinación de las esporas micorrícicas.

Los beneficios que la planta obtiene de la infección micorrícica dependen de los requerimientos de fósforo que tiene la planta, y de la habilidad de ésta para abastecerse de fósforo, además, de las reservas de fósforo en el suelo y de las especies fúngicas. (Mosse y Hayman, 1980).

Mosse y Hayman (1980) consideran que las plantas que tienen raíces grandes con numerosos pelos absorbentes, como los pastos, dependen menos de la infección micorrícica para la absorción de nutrimentos que las plantas que tienen raíz-

ces pequeñas y pelos absorbentes cortos como la cebolla.

Mosse (1981) resume en tres puntos los factores que afectan en forma directa la simbiosis planta-hongo (V.A.):

- 1) Las plantas difieren en su dependencia a la absorción micorrícica.
- 2) Los beneficios que la planta recibe de la infección micorrícica, dependen tanto del grado de deficiencia de fósforo en las plantas, como de las reservas de fósforo asimilable en el suelo.
- 3) El desarrollo micorrícico es afectado por el nivel de nutrientes en la planta.

Debido a que el incremento en la absorción de fósforo es el principal beneficio que la planta obtiene de la infección micorrícica, debemos saber cómo se obtiene este incremento, es decir, saber si las plantas micorrizadas son capaces de poder obtener fósforo de las formas no asimilables para las plantas normales, es decir, no micorrizadas.

#### IVb) Formas de fósforo en el suelo.

El fósforo, nutrimento esencial para la planta, se encuentra en el suelo en forma de fosfato inorgánico que proviene, tanto de la intemperización de la roca parental, como del fósforo orgánico derivado de residuos de plantas,

animales y microorganismos (Mosse, 1973).

Las plantas y los microorganismos obtienen el fósforo de la solución del suelo. Las concentraciones a las que se encuentra en la solución del suelo son bajas, generalmente no más de 1-2 micromoles. Los compuestos orgánicos fosfatados pueden constituir la mitad del fósforo total en el suelo. El 50% restante lo forman compuestos fosfatados de calcio, fierro y aluminio relativamente insolubles (Mosse, 1973).

La solubilidad de los fosfatos inorgánicos depende de la naturaleza de la roca parental de la cual derivan, además de la concentración de fierro, aluminio, calcio y el pH en el suelo. La solubilidad óptima de los compuestos fosfatados es a un pH cercano a 6.5. La baja concentración de fósforo en la solución del suelo se debe, también, a la adsorción de los iones fosfato en las partículas del suelo. Algo de este fosfato está en equilibrio con la solución del suelo y actúa como un reservorio potencial de formas de fosfato solubles. Otras fracciones están enlazadas más firmemente. Únicamente del 20-30% del fertilizante fosfatado es usado por las plantas durante el año de aplicación, el resto es fijado por el suelo (Mosse, 1973).

Según este mismo autor la cantidad de fósforo disponible para la planta depende de:

- 1) La concentración de fósforo presente en la solución del suelo.
- 2) La reserva de fósforo adsorbido que puede estar en equilibrio con la solución del suelo.
- 3) La movilidad de los iones fosfato de la solución del suelo a la superficie de la raíz.

#### IVc) Incremento en la absorción de fósforo.

Según Mosse (1973) la absorción de fósforo por la raíz, en suelos deficientes en fósforo, es más rápida que el reemplazamiento de este elemento en la solución del suelo; esto origina una zona de agotamiento alrededor de la superficie de la raíz. En estos suelos la baja difusión y las zonas de agotamiento formadas, son los factores más importantes que controlan la absorción de fósforo por las plantas.

Este mismo autor propone dos posibles formas de cómo se incrementa la absorción de fósforo en una planta micorrizada: a) por un aumento de la superficie de absorción efectiva de la raíz, debido al desarrollo del micelio externo del hongo que se extiende más allá de las zonas de agotamiento en el suelo, b) por la utilización de formas de fósforo no asimilables por plantas no micorrizadas.

Mosse, Hayman y Arnold (1973) demostraron experimentalmente, que las plantas micorrizadas usan la misma fuente

de fosfato que las plantas no micorrizadas, determinaron que el incremento en la absorción de fósforo se debe a un aumento en el área de exploración de la raíz por el hongo micorrícico, además, en esta zona hay un mejor aprovechamiento del fósforo asimilable.

Barrow, Malajczuc y Shaw (1977) confirmaron lo demostrado por Mosse et al., (1973) además, demostraron experimentalmente que las micorrizas no le dan acceso a la planta al fósforo fijado en el suelo.

El micelio externo forma una red continua que se extiende más allá de la zona de agotamiento, tiene una pared delgada especializada, ramificaciones en forma de rizoides bien adaptados para explorar los microambientes favorables (Mosse, 1973).

Bieleski 1973 (citado por Mosse, 1973) calculó que cuatro hifas, de 2 cm de longitud y 25 micras de diámetro/mm de raíz, incrementan 60x la absorción cuando la difusión es limitada, y 10x cuando la absorción es proporcional a la superficie absorbente.

Hatting, Gray y Gerdeman (citados por Mosse 1973) demostraron que la hifa externa transporta cantidades apreciables de  $P^{32}$ , a una distancia de 27 mm de la raíz en el suelo, en un lapso de tres días.



Si las micorrizas no asimilan fosfatos insolubles del suelo, si pueden incrementar la utilización de fertilizantes fosfatados de baja solubilidad (Mosse, 1973).

Se ha demostrado experimentalmente que las micorrizas aumentan la absorción de fertilizantes fosfatados de baja solubilidad, tales como roca fosfórica, apatita,  $\text{FePO}_4$ ,  $\text{AlPO}_4$ , y fitatos de fierro y calcio, estos experimentos fueron realizados por: Daft y Nicolson, 1966; Murdoch et al., 1967; Hayman y Mosse, 1972b; Ross y Gilliam, 1973; Mosse, Powell y Hayman, 1976; Boutros-Mikhail, 1976; Nyabyenda, 1977 (citados por Mosse, 1981).

Powell y Daniel (1978), encontraron que en las plantas micorrizadas la absorción de fósforo se incrementa cuando se fertiliza con roca fosfórica, en contraste, las plantas no micorrizadas no pueden usar esta fuente de fosfato. Además, encontraron que la roca fosfórica tiene mejores efectos residuales que el superfosfato en la inoculación micorrízica ya que, como se sabe, altas concentraciones de fósforo soluble en el suelo inhiben la infección micorrízica.

Mosse (1973b) demostró que la fertilización con fósforo puede disminuir la infección micorrízica.

Azcón, Marin y Barea (1978) encontraron que la adición de cantidades grandes de fósforo en el suelo produce un efecto tóxico que determina una disminución de nitrógeno en

el tejido de las plantas, ya sea debido a una disminución de la absorción de este elemento o de su utilización por la planta.

Hay una concentración crítica de fósforo, la cual es supraóptima para la micorriza, es decir, deprime la infección y no ayuda al crecimiento de la planta. A esta concentración se puede presentar una depresión en el crecimiento de la planta debido a la infección micorrícica (Azcón, Marín y Barea, 1978).

Menge et al., (1978) encontraron que la concentración de fósforo en el suelo no inhibe la colonización ni la infección micorrícica, si la concentración de fósforo en el sistema radicular es baja. La concentración de fósforo en la planta es la que altera la infección y colonización de las plantas por las micorrizas.

Lo anterior concuerda con lo encontrado por Sanders (1975) quien demostró que el control y el desarrollo de la infección micorrícica, está dado por la concentración de fósforo en la planta huésped.

Sanders (1975) encontró que el fosfato aplicado por aspersión foliar tiene los siguientes efectos:

- 1) Reduce la velocidad de desarrollo y la intensidad de la infección micorrícica.

- 2) Reduce el peso del micelio externo por cm de raíz infectada.
- 3) Deprime el abastecimiento de fósforo al huésped por los hongos micorrícicos, pasando éstos a ser parásitos benignos de la planta.

El mejor aprovechamiento de los compuestos fosfatados de baja solubilidad por las micorrizas, indica que éstas usan fosfatos del suelo no asimilables para las plantas no micorrizadas (Mosse, 1981).

Este mismo autor informa que el incremento en la absorción de fósforo por el sistema micorrícico para la planta está determinada por:

- 1) La especie de la planta, sus requerimientos de fósforo y su habilidad para extraer fósforo del suelo.
  - 2) La concentración de fósforo en el suelo.
  - 3) El grado de infección micorrícica, la cual depende del nivel de nutrimentos en la planta y de la adaptación del hongo al suelo.
  - 4) La eficacia de las especies micorrícicas.
- VI) Factores que influyen en la eficacia de la simbiosis.

Según Mosse (1975) basada en lo reportado por otros

investigadores, resume en tres puntos los factores que determinan la efectividad de las cepas micorrícicas:

- 1) La efectividad de una especie en particular está relacionada, aparentemente, con el suelo.
- 2) La efectividad de una especie está relacionada, más que a la intensidad de la infección, a la mecánica de la misma, es decir, a la extensión y distribución del micelio activo en el suelo, a la proporción de micelio externo e interno, al número de hifas conectora y al número total de raíces infectadas.
- 3) Los microorganismos contaminantes asociados con diferentes capas micorrícicas pueden tener también efectos pequeños pero significativos en el crecimiento de la planta huésped.

Va) Especies y cepas.

Mosse y Hayman (1971) fueron los primeros en demostrar que existe una respuesta diferente a la inoculación micorrícica usando diferentes cepas fúngicas.

Mosse (1975 y 1981) informa que la micorrización vesículo-arbuscular puede ser formada por diferentes esporas. De acuerdo con la clasificación de Gerdeman y Trape (1974) cuatro géneros diferentes de la familia Endogonaceae producen infección micorrícica; estos diferentes grupos fúngicos difieren, probablemente, en sus requerimientos para tener un

crecimiento óptimo y en sus reacciones a las condiciones ambientales. Por lo tanto deben de existir otras interacciones específicas entre las micorrizas y el medio ambiente, las cuales afectan la eficacia simbiótica.

Según Mosse (1981) las cepas nativas no siempre son las mejores en un suelo. Las cepas introducidas pueden aumentar más el crecimiento de la planta, es decir, pueden ser más efectivas que las nativas.

Palacios et al., (1982a y b) encontraron que Glomus fasciculatus, entre otras cepas probadas con Allium cepa en suelos no estériles, resultó la más eficaz y competitiva con respecto a las cepas nativas, obteniéndose incrementos muy significativos en peso seco y fósforo total en follaje.

#### Vb) Infección

La eficacia de los hongos endomicorrícicos puede, aunque no siempre, depender del grado de infección o del desarrollo del micelio en el suelo (Mosse 1972b; Powell, 1976b; Sanders et al., 1977; Graw et al., 1979; citados por Mosse 1981). En algunos casos el 10% de infección puede marcadamente aumentar el crecimiento de la planta. Por otra parte, porcentajes similares de infección producida por dos cepas micorrícicas diferentes, no necesariamente tendrán el mismo efecto sobre el crecimiento (Owusu-Bennhoah y Mosse, 1979; in Mosse, 1981).

Vc) Factores edáficos y manejo del suelo.

La eficacia de la simbiosis micorrícica es afectada por factores del suelo que controlan el desarrollo fúngico, la transportación y liberación de fósforo en la raíz y la patogenicidad latente del hongo para su huésped (Mosse, 1981).

Mosse y Hayman (1980) opinan que la efectividad de los hongos micorrícicos depende del grado de interacción entre el hongo y el suelo, y no siempre está relacionada con los niveles de infección.

Según Mosse (1981) algunas cepas son mejores en suelos neutros o alcalinos, otros funcionan mejor a pH bajos, pudiéndose además, presentar respuestas diferentes a otros factores del suelo. Una misma cepa puede dar respuestas diferentes según el suelo.

Este mismo autor sugiere que las cepas tienen diferentes reacciones a la adición de fertilizantes. Las cepas nativas, adaptadas a suelos deficientes en fósforo, son muy sensibles a los cambios de fertilidad de los suelos.

Vd) Planta huésped.

Azcón y Ocampo (1981) demostraron que las plantas difieren en su respuesta a la inoculación micorrícica según su especie, y que esta respuesta está en función del nivel

de fertilidad de los suelos. También Mosse (1981) sugiere que las cepas micorrícicas tienen cierta preferencia por un huésped en particular.

Macedo y Ferrara (1981) al estimar la micorrización (V.A.) nativa en diferentes leguminosas, encontraron que el porcentaje de infección micorrícica varió con la especie de planta y con la zona del agrosistema estudiado.

Palacios y Vallejo (1981) observaron que la micorrización nativa de 5 variedades de Phaseolus vulgaris, en un mismo suelo, fluctuó considerablemente según la variedad de frijol coincidiendo, en algunos casos, los porcentajes más altos de infección con el mayor contenido de fósforo en el follaje.

#### VI) Competencia entre cepas nativas y cepas introducidas.

Mosse (1975) demostró que cepas no nativas o extrañas a un suelo pueden competir más efectivamente con las nativas, aumentando el crecimiento de la planta. Esto sugiere una posibilidad práctica, es decir, que sería importante realizar la inoculación a gran escala.

La introducción de una cepa micorrícica ajena en un suelo; puede beneficiar el crecimiento de la planta por dos razones: que desarrollen mayor infección que las cepas nativas, o bien a que sean más eficaces que las nativas (Mosse, 1981).

Los factores que pueden interferir durante la introducción de las cepas micorrícicas son: la distribución y abundancia de las cepas nativas, su efectividad en relación a la cepa introducida, y la cantidad de fósforo soluble en el suelo (Abbott y Robson, 1978; Mosse, 1977).

Abbott y Robson (1978) encontraron que las cepas introducidas incrementan el crecimiento de la planta huésped, al asociarse con cepas nativas sin aumentar el porcentaje de infección. La inoculación con cepas introducidas no disminuye el porcentaje de infección de las cepas nativas en etapas tempranas de la infección, esto no significa que no afecte al desarrollo de la micorrización nativa en estados avanzados de la infección.

Los hongos (V.A.) más eficaces producen una mayor infección en las etapas tempranas del crecimiento de la planta, que las cepas menos eficaces. Esto permite considerar que la velocidad de establecimiento de las micorrizas puede influir en la eficacia de las cepas, y que la efectividad de las cepas no se puede explicar únicamente en función del porcentaje de infección micorrícica obtenido en la última etapa del desarrollo de la planta (Abbott y Robson, 1978).

Según Abbott y Robson (1978) la sensibilidad de las cepas a altos niveles de fósforo, depende de la concentración de fósforo en los suelos donde siempre se han desarrollado, es decir, de los suelos de donde provienen.



Cepas que siempre han vivido en suelos con altas concentraciones de fósforo son menos sensibles y más eficaces a estas concentraciones (Abbott y Robson, 1978; Mosse, 1978; Powell y Daniel, 1978).

Mosse (1977) encontró que las cepas introducidas son más tolerantes a la adición de fertilizantes que las cepas nativas, las cuales están adaptadas a suelos poco fértiles; éste puede ser un factor que favorezca la inoculación en el campo con cepas introducidas.

Una ventaja de las cepas introducidas por preinoculación es que éstas ya están establecidas, le ganan la competencia a las cepas nativas por el tiempo que tardarían éstas en infectar la raíz e incrementar el desarrollo de la planta huésped (Mosse, 1977).

En general es difícil alterar la población microbiana de suelos no estériles. Los organismos introducidos pueden morir en unos pocos meses o las poblaciones nativas pueden regresar a su nivel original. No obstante, las micorizas cuando infectan un huésped adecuado parece que se establecen permanentemente (Mosse, 1981).

La elección de una cepa micorrizica buena que incrementa la absorción de fósforo y no interaccione con las cepas nativas, sería de gran importancia en la inoculación a gran escala (Powell y Daniel, 1978).

Mosse (1981) al analizar los resultados obtenidos por varios investigadores, encontró que la absorción de fósforo y el crecimiento de la planta, fueron incrementados por la inóculación con hongos (V.A.) en experimentos en macetas conteniendo suelos no estériles. El incremento fue grande en suelos de baja infectividad, pero también en suelos donde la infección nativa presenta un 70 ó 90% de infección. Las cepas introducidas se establecen bien y parecen ser dominantes en algunos suelos, también pueden coexistir las cepas introducidas con las cepas nativas infectando la misma raíz, en ninguno de los experimentos las cepas introducidas murieron. Es difícil diferenciar morfológicamente la infección de las cepas introducidas con la producida por las cepas nativas, el establecimiento de las cepas introducidas se asume por el incremento en el porcentaje de infección en las plantas inoculadas.

Se han realizado algunos estudios de inoculación micorrízica a nivel de campo experimental obteniéndose resultados muy contrastantes. En algunos suelos los beneficios aportados por la cepa introducida disminuyeron después de la cosecha inicial, continuando la disminución en las siguientes cosechas. En otros suelos los beneficios se incrementaron después de seis cosechas. Es necesario incrementar más las investigaciones en el campo, con el propósito de obtener más información que ayude a perfeccionar la inoculación mico-

rrícica a gran escala (Mosse, 1981).

#### VII) Inoculación a gran escala.

La inoculación con hongos endomicorrícicos (V.A.) tienen un valor potencial para incrementar la productividad agrícola en el campo, sin embargo, se necesitan más estudios que la hagan posible a gran escala en plantas de interés económica (Mosse, 1981).

Este mismo autor separa en dos tipos a las plantas que podrían ser inoculadas: a) las plantas anuales tales como trigo, maíz o soya que son sembradas en áreas grandes, y anuales que se siembran primero en almácigos; y b) plantas perenes como café, cítricos y otros frutales.

Las plantas transplantables presentan menos problemas debido a que pueden ser inoculadas en los almácigos, que ocupan una área relativamente pequeña. Mientras que las plantas que se siembran directamente en áreas muy extensas, pueden ser inoculadas recubriéndolas con esporas micorrícicas (Mosse, 1981).

#### VIIa) Técnicas de inoculación.

Mosse y Hayman (1980) mencionan tres técnicas que han sido usadas en los experimentos de campo:

- 1) Preinoculación de plántulas transplantables. El inóculo se pone en los almácigos donde se siembran las semillas,

después se transplantan las plántulas al campo cuando están infectadas adecuadamente.

- 2) Inoculación en el campo poniendo suelo y/o raíces infectados cerca de la semilla.
- 3) Semillas recubiertas con suelo infestado.

La preinoculación ha sido la técnica más usada debido a que es la mejor forma de establecer la cepa micorrícica seleccionada, en competencia con los microorganismos del suelo. En este caso como la cepa ya está dentro de la raíz tiene ventaja sobre las cepas nativas (Mosse, 1973b; Mosse y Hayman, 1980; Manjunath y Bagyaraj, 1981).

La inoculación con raíces infectadas o suelo infestado también ha dado buenos resultados. Islam (1977) (citado por Mosse y Hayman, 1980) encontró que las plantas preinoculadas y las inoculadas se desarrollaban igual. Owusu-Bennoah y Mosse (1979) (citados por Mosse y Hayman, 1980) al usar 10g de inóculo para infectar las semillas, demostraron que la cepa micorrícica se estableció bien, encontrando esporas de esta cepa a 22 cm del punto de inoculación.

Mosse y Hayman (1980) informan sobre algunos investigadores que han usado semillas con recubrimiento de sólo 1 cm de diámetro en una mezcla de suelo y semilla en relación 40:1 Powell (1979). Utilizando metil celulosa (Kleinschmidt Gerdeman, 1972) o arcilla (Hall 1979). El objetivo

de estos métodos es poner estratégicamente el inóculo cerca de las raíces emergentes de las plántulas, para facilitar la infección con la cepa seleccionada.

El principal obstáculo para lograr una inoculación a gran escala es la producción de inóculo en cantidad suficiente, sin embargo, también deben de resolverse los problemas de almacenamiento y de las técnicas de inoculación. Se conocen tres formas de producción de inóculo: cultivos puros de hongos micorrícicos, raíces infectadas y suelo infestado (Mosse y Hayman, 1980; Mosse, 1981).

#### VIIb) Cultivos fúngicos.

Otra de las principales limitantes radica en el hecho de que no se han podido obtener cultivos axénicos de hongos micorrícicos (V.A.) en medios sintéticos. No obstante que la producción de cantidades grandes de raíces o suelo infestado requiere de más espacio para producirse que el que se requeriría para obtener cultivos fúngicos, estos últimos podrían no ser el mejor inóculo, al considerar que en este tipo de material puede haber una pérdida mayor de viabilidad o de la infectividad durante el almacenamiento (Mosse, y Hayman, 1980; Mosse, 1981).

Mosse y Hayman (1980) informan sobre lo encontrado por Hall (1976) quien demostró que la inoculación de segmentos de raíces infectados causan una estimulación del creci-

miento más rápido que las esporas. Powell (1976) demostró que las hifas germinadas de esporas, tienen un estado de preinfección durante el cual ellas se ramifican sobre la raíz antes de que la infección ocurra; estos autores concluyen que las hifas que provienen de raíces infectadas penetran más directamente. Mosse (1981) concluye de lo anterior, que las investigaciones sobre la producción de inoculante deben estar encaminadas principalmente a producir micelio externo.

#### VIIc) Raíces infectadas.

El principal problema para poder usar raíces infectadas, además de su almacenamiento, es la producción de cantidades grandes de material limpio, libre de contaminantes fúngicos y nemátodos (Mosse, 1981).

Mosse y Thompson (1981) (citados por Mosse, 1981) desarrollaron un medio de cultivo en el cual hicieron crecer raíces de frijol infectadas. Estos autores demostraron que los componentes de la solución nutritiva son importantes y afectan el tipo de infección producido y, posiblemente a, la infectividad del inóculo.

Crush y Pattison (1975) experimentaron con raíces infectadas liofilizadas, encontrando que la liofilización reduce marcadamente la infectividad de las raíces.

Mosse (1981) sugiere que el simple secado al aire da

de las raíces infectadas puede ser la mejor forma de preservarlas, si esto sucede el material puede ser incorporado a semillas recubiertas con un soporte inerte.

#### VIId) Suelo infestado .

Durante mucho tiempo la inoculación de plantas se realizó transfiriendo suelo superficial de sitios infestados al sitio de inoculación. La cantidad de inóculo y el control de enfermedades no fueron suficientes, sin embargo, el método puede ser adaptado para la producción de inóculo micorrízico, preparando suelo infestado bajo condiciones controladas en grandes recipientes. El suelo debe ser esterilizado, sembrado con una planta huésped adecuada e inoculado con material proveniente de cultivos en maceta controlados. El almacenamiento de suelo infestado no es difícil, ya que éste retiene una buena infectividad en un lapso de 3 a 6 meses (Mosse y Hayman, 1980; Mosse, 1981).

Mosse y Hayman (1980) han revisado la cantidad de inóculo requerido para sembrar una hectárea, basándose en los experimentos realizados por Islam (1977); Owusu-Bennoah, y Mosse (1979); quienes demostraron que 10g de inóculo de suelo infestado y raíces en cada orificio de siembra, producen un buen establecimiento del inóculo y un aumento en el crecimiento de la planta. Asumiendo que hay un desarrollo efectivo a 10 cm del punto de inoculación, se requieren 50g de

inóculo por metro lineal. Si se tiene una distancia de 20 cm entre los surcos se necesitarían 2,500 kg/ha. La siembra de granos con una proporción de 200 Kg/ha de semillas recubiertas en relación 1:40, necesitaría de 8000 Kg/ha de suelo infestado. Estas cantidades de inóculo son muy difíciles de producir, almacenar y transportar, lo cual hace muy difícil la inoculación a gran escala de plantas de interés económico.

En años recientes se han realizado nuevos experimentos cuyo objetivo es facilitar la inoculación a gran escala. A este respecto Manjunath y Bagyaraj (1981) demostraron, contrariamente a lo observado por Hall (1976), que las plantas inoculadas con esporas crecen mejor que las inoculadas con segmentos de raíces infectadas, además encontraron que la inoculación con esporas produce un mejor establecimiento micorrízico, sugieren que esto facilitaría la inoculación a gran escala.

Daniels y Menge (1981) encontraron que la cepa micorrízica (Glomus epigaeus) tiene un gran potencial comercial para la producción de inoculantes, esta cepa es capaz de producir un gran número de esporas en cultivos en maceta por períodos largos. De esta manera se pueden producir de  $4.5 \times 10^5$  a  $1.8 \times 10^7$  esporas por mes en macetas de 10 cm de diámetro. G. epigaeus parece no tener una especificidad por la planta huésped, es decir puede infectar a diversas plantas



de interés económico. Las esporas de este hongo micorrízico se pueden almacenar fácilmente en bentonita, lo cual es muy importante debido a que se podría usar el método de recubrimiento de semillas descrito por Hall (1979), para llevar a cabo una inoculación en el campo. En resumen, el potencial comercial de Glomus epigaeus se debe a su alta capacidad de producir esporas, a su eficacia en diferentes plantas huésped y a la facilidad de almacenamiento de sus esporas.

Resulta importante hacer notar, que para poder lograr una inoculación micorrízica a gran escala, es necesario superar los problemas que ofrecen las técnicas de inoculación, el almacenamiento y la producción de inoculantes. No obstante, los beneficios que se pueden obtener de la simbiosis micorrízica, como sería el aumento del potencial agrícola de suelos muy deficientes en fósforo, justifican los esfuerzos que se hagan para poder lograr la inoculación, a gran escala, de plantas de interés económico.

## MATERIALES Y METODOS

## 1) Localización de los suelos estudiados

Suelo	Profundidad (cm)	Localidad
1	0 - 40	- Campo Experimental Barranca de
2	0 - 40	Cupatitzio. I.N.I.F. Uruapan, Mi-
3	0 - 40	choacán. Se muestreó la parte más alta (1), la parte media (2) y la parte más baja (3) de la huerta.
4	0 - 30	- Huerta de aguacate. Kilómetro 8 ca-
5	30 - 100	rretera Uruapan a San Juan Nuevo.
6	0 - 40	- Vivero de la huerta anterior.
7	-----	- Tierra preparada para macetas del vivero.
8	0 - 30	- Ejido El Mirador, Municipio de Uruapan, Michoacán.
9	0 - 30	- Rancho Panquero, Municipio San Juan Nuevo, Michoacán.
10	0 - 100	- Camino Uruapan a San Juan Nuevo, zona no alterada con vegetación natural (pinos), Edo. de Michoacán
11	0 - 100	- Huerta de aguacate en Cuautla, Edo. de Morelos, parte baja.
12	0 - 100	- Parte alta de la misma huerta anterior.
13	0 - 100	- Parte alta de la misma huerta anterior.
14	0 - 30	- Suelo de Acahual Selva, Sto. Domingo, Municipio de Ocotzingo, Chiapas.

## 2) Determinaciones físicas y químicas en los suelos.

Color: mediante las tablas de Munsell con suelo húmedo y seco. (Munsell Soil Chart, 1975).

Textura: Según el método de Bouyoucos. (1963).

Reacción del Suelo (pH): Se determinó en suspensión de suelo, agua destilada y suelo, en relación 1:2.5.

Densidad Aparente: Por el método de la probeta (Blake, 1965).

Densidad Real: por el método del picnómetro.

Capacidad de intercambio catiónico total: Por el método de centrifugación, saturando con  $\text{CaCl}_2$  1N pH 7.0 y titulando con versenato (Jackson, 1964).

Calcio y Magnesio intercambiables: Extrayendo el calcio y magnesio del suelo con una solución de acetato de sodio 1N pH 7.0 por centrifugación y titulando con EDTA (Jackson, 1964).

Potasio intercambiable: Extrayendo el potasio del suelo con una solución de acetato de sodio 1N pH 7.0 por centrifugación y usando el método flameométrico.

Materia orgánica: Por combustión húmeda según el método de Walkley y Black, modificado por Walkley (1947).

Nitrógeno total: Por digestión de Kjeldahl (Association

of Official Agricultural Chemists, 1970).

Fósforo asimilable: Colorimétricamente, según el método de Bray I (Bray y Kurtz, 1945).

Aluminio intercambiable: colorimétricamente por el método del aluminon (Black et al., 1979).

Fierro, cobre y manganeso intercambiables: por absorción atómica (Issac y Kerber, 1972).

Capacidad de fijación de fósforo: Según el método recomendado por Fitts y Waugh (1966).

El presente trabajo consta de cuatro experimentos, los cuales se describen a continuación.

### 3) Condiciones generales de experimentación.

La temperatura promedio a la cual se desarrollaron las plantas fue de 26-27° C (experimentos 1, 2 y 3) y 22-23° C (experimento 4).

La luminosidad promedio fue de 5,920 lux (experimento 4).

Se usaron macetas con dimensiones de 17 por 14 cm (todos los experimentos) y además de 7 por 6 cm (experimento 4).

Las macetas grandes contenían 1,200 gr de suelo y las macetas chicas 50 gr de suelo o arena.

La planta de experimentación fue maíz (Zea mays) variedad Cuapiaxtla (experimentos 1, 2 y 4] y jitomate (Lycopersicon esculentum) variedad Floredade (experimento 3].

Con el propósito de eliminar el mayor número posible de microorganismos patógenos, se lavaron las semillas con hipoclorito de sodio al 7.5% durante 15 minutos. Como una medida para acelerar el proceso de infección, en todos los experimentos se usaron semillas germinadas, para lo cual se colocaron en cajas de Petri estériles con algodón humedecido, y se incubaron a 27° C.

Las macetas grandes se mantuvieron, aproximadamente a 70% de su capacidad de campo con aguas de la llave, en todos los experimentos.

Después de 45 días de crecimiento se procedió a la cosecha de las plantas (experimentos 1, 2 y 4). En el experimento 3 se cosechó a los 120 días. Los parámetros determinados fueron los siguientes:

a) Altura

b) Peso seco

c) porcentaje de infección micorrízica, por el método

de tinción con azul de tripan y la observación de 200 puntos radicales, Giovannetti y Mosse (1980).

d) Determinación de fósforo total en el follaje (Jackson, 1964).

4) Evaluación de la micorrización nativa.

#### Experimento 1

El objetivo de este experimento fue el de estimar cuantitativamente la micorriza (V.A.) nativa de cada uno de los suelos, tratando de encontrar una correlación entre su comportamiento y las características físicas y químicas de los suelos; haciéndose notar que todos los suelos son muy pobres en fósforo asimilable, con una capacidad muy alta para fijar este elemento, y la mayoría de ellos, ligeramente ácidos.

Se estudiaron 13 muestras de diferentes suelos, 4 macetas por muestra y 3 plantas por maceta.

5) Inoculación de maíz con Glomus fasciculatus

#### Experimento 2

En este experimento se probaron dos formas de inoculación micorrícica: 1) la inoculación de semillas con raíces

infectadas y, 2) con suelo infestado. Se escogieron los suelos 8 y 9. La inoculación de las semillas se hizo con la cepa Glomus fasciculatus, lo que serviría también para observar las posibilidades de esta cepa para establecerse, es decir, determinar su comportamiento y su efecto en competencia de la planta huésped, en competencia o simultáneamente con las cepas nativas.

#### Diseño del experimento.

Se probaron cuatro tratamientos con tres repeticiones y tres plantas por maceta. Los tratamientos son los siguientes:

- 1) Testigo negativo, sin ningún tratamiento y sin inocular. (NM).
- 2) Testigo positivo, sin inoculante y fertilizadas con superfosfato simple. (NMP).
- 3) Inoculadas con raíces infectadas. (MR).
- 4) Inoculadas con suelo infestado. (MS).

Al tratamiento fertilizado se le adicionó superfosfato simple, a una concentración que equivale a 160 Kg de fósforo/ha.

La inoculación con raíces se realizó usando 2.7g de

raíces infectadas, con 67% de infección, por maceta; el inóculo se dividió en dos partes iguales, una parte se dispersó a 5 cm del fondo de la maceta y se cubrió con suelo, la otra parte se usó a manera de un "colchón" en contacto con las semillas.

Para la inoculación con suelo se usaron 57 g de suelo infestado por maceta; el inóculo se dividió en dos partes iguales, una parte se aplicó a 5 cm del fondo de la maceta, cubriéndose con suelo, la otra parte se puso en contacto con las semillas.

5) Persistencia de G. fasciculatus en el segundo ciclo de cultivo.

### Experimento 3

Este experimento tuvo como objetivo determinar la persistencia de la cepa introducida, además de observar si el efecto de la inoculación micorrícica persistía aún cuando se utilizara otro tipo de planta. Se usaron las mismas macetas del experimento anterior (exp. N° 2 sobre inoculación del maíz). Las macetas del tratamiento testigo positivo se fertilizaron nuevamente con superfosfato simple a una dosis que equivale a 160 Kg de fósforo/ha. Las macetas restantes se utilizaron tal como quedaron después de la cosecha del maíz. Se sembraron 5 plantas de jitomate por maceta.



7) Preinoculación de maíz con G. fasciculatus.

## Experimento 4

El propósito básico en este experimento fue el de probar otra forma de inoculación micorrícica, consistente fundamentalmente en la preinoculación de plántulas.

Los suelos seleccionados para este experimento fueron: el suelo 9, el cual, presentó un porcentaje alto de micorrización nativa, y el suelo 14 caracterizado por estar libre de cepas micorrícicas nativas.

## Diseño experimental.

Tratamiento para el suelo 9, Rancho Pangüero San Juan Nuevo, Michoacán.

1) Testigo negativo, sin ningún tratamiento y sin inocular. (NM).

2) Testigo positivo, sin inoculante y fertilizadas con superfosfato simple. (NMP).

3) Inoculadas con raíces infectadas. (MR).

4) Inoculadas con suelo infestado. (MS).

Tratamientos para el suelo 14, Ocotzingo, Chiapas.

1) Testigo negativo, sin ningún tratamiento y sin

inocular. (NM).

2) Testigo positivo, sin inoculante y fertilizadas con superfosfato simple. (NMP).

3) Inoculadas con raíces infectadas. (MR).

4) Inoculadas con suelo infestado. (MS).

5) Inoculadas con raíces infectadas y transplantedas a suelo de Acahual y grava en relación 3:1. (MRG).

6) Inoculadas con raíces infectadas con la cepa preadaptada (MRA).

7) Inoculadas con suelo infestado con la cepa preadaptada. (MSA).

Se usaron tres repeticiones por tratamiento con tres plantas por maceta.

El tratamiento 5 se incluyó debido a que el suelo de Acahual resultó ser el de mayor contenido de arcillas, por esta razón se trató de observar si la grava, al mejorar la aireación y disminuir la compactación del suelo, producía condiciones más adecuadas para el establecimiento del hongo. En los tratamientos 6 y 7 se usó una cepa preadaptada; esta cepa se obtuvo infectando maíz con la cepa Glomus fasciculatus en el suelo de Acahual (14). Ya que como se especificó anteriormente, este suelo no tiene cepas micorrízicas nativas.

La infección de las raíces y del suelo usados en los dos últimos tratamientos se debe, por lo tanto, únicamente a la cepa Glomus fasciculatus. Estos tratamientos se incluyeron con el propósito de estimar si la preadaptación de la cepa al suelo por inocular, puede influir en el establecimiento del hongo y en la respuesta de la planta a la infección micorrízica.

La preinoculación se llevó a cabo en macetas chicas incluyendo aquéllas destinadas para los tratamientos testigo. Para la inoculación se utilizaron raíces infectadas con 61% de infección para todos los tratamientos inoculados con raíces, y 71% de infección para los tratamientos 6 y 7 en el suelo de Acahual. El inoculante se aplicó a razón de 1.5 gr por maceta, y se distribuyó en dos capas. Para la preinoculación con suelo se usó el mismo tipo de macetas pequeñas conteniendo suelo infestado.

Las macetas que contenían arena estéril se regaron con solución de Hewitt (Hewitt, 1966) libre de fósforo y nitratos, y las de suelo se mantuvieron, aproximadamente, a 70% de su capacidad de campo con agua destilada. Todas las plantas se mantuvieron 17 días en las macetas chicas; después de este período, las plántulas se transplantan a macetas grandes.

Todas las macetas del suelo 9 se fertilizaron con

una cantidad equivalente a 120 Kg de nitrógeno/ha. Al tratamiento fertilizado con fósforo se le adicionó superfosfato simple en cantidad equivalente a 80 Kg de fósforo/ha.

Todas las macetas del suelo 14 se fertilizaron con una cantidad equivalente a 80 Kg de nitrógeno/ha. Al tratamiento fertilizado con fósforo se le adicionó superfosfato simple en cantidad equivalente a 80 Kg de fósforo/ha.

Para la dosificación de los fertilizantes se tomaron en consideración las cantidades de nitrógeno total y fósforo asimilable estimadas en cada suelo.

### 8) Análisis estadístico de los resultados

a) Se realizaron análisis de varianza para cada una de las variables en los diferentes tratamientos.

b) Se hizo una prueba de comparaciones múltiples de Tukey al 0.05 de probabilidad.

c) Se realizó la prueba de t-student para comparar los dos tipos de suelos en relación a cada una de las variables.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el subprograma de computación SPSS (Social Program Service Sciencel en el Programa Universitario de Cómputo (PUC) de la UNAM.

## RESULTADOS Y DISCUSION

En la tabla 1 se presentan los resultados de los análisis físicos y químicos realizados a los suelos usados en los experimentos ya descritos.

La textura de los suelos es migajón arenosa (suelos del 1 al 10), migajón limosa (suelos 12 y 13) y franca (suelos 11 y 14), predominando la migajón arenosa; esta textura se caracteriza por tener el porcentaje de arenas mayor que el de limos y arcillas, lo que da lugar a un suelo bien aireado y con buen drenaje. Este tipo de textura proporciona condiciones adecuadas para el desarrollo de los hongos endomicorrícicos (V.A.) ya que como se sabe, los hongos requieren de una aireación adecuada para establecerse en el suelo e infectar las raíces de la planta huésped (Mosse, 1981). Los suelos con textura migajón limosa retienen mayor cantidad de agua, por lo que la atmósfera edáfica es menor, creándose condiciones menos favorables para la infección micorrícica.

El color de los suelos tiene tonos que van de café amarillento a café oscuro. Se sabe que el color está dado por el contenido de materia orgánica y el tipo de minerales que se encuentran en el suelo. A medida que aumenta el contenido de materia orgánica en el suelo, se va oscureciendo su color, además los óxidos de hierro fuertemente hidratados

CUADRO 1 RESULTADOS DE LOS ANALISIS FISICOS Y QUIMICOS DE LOS SUELOS ESTUDIADOS EN RELACION AL FOSFORO ASIMILADO POR MAIZ.

Arenas (%)	TEXTURA		clasific.	COLOR		pH	DENSIDAD		Ca	Cationes intercambiables				CIC meq/100 g	MO (%)	Nitrógeno total (%)	Fósforo asimilable ppm	Fijación de Fósforo (%)	Aluminio intercamb. meq/100 g	intercambiables			Fósforo total en follaje (%)
	limo (%)	arcilla (%)		seco	húmedo		real	aparente		Mg	K	Na	Fe ppm							Cu ppm	Mn ppm		
63.0	31.0	6.0	Higajón arenosa	7.5YR5/6	7.5YR4/6	6.9	2.10	0.67	14.05	3.36	2.15	1.54	35.28	1.89	0.06	0.62	98.60	1.14	5.1	0.85	2.7	0.20	
63.0	32.5	4.5	Higajón arenosa	10YR5/4	10YR3/2	6.8	2.45	1.03	4.83	2.73	2.18	1.60	22.89	4.41	0.16	1.06	97.76	1.14	3.2	0.95	1.7	0.25	
63.0	32.0	5.0	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR3/3	6.9	2.36	0.98	7.13	3.83	2.17	1.56	25.84	2.72	0.09	0.82	97.46	1.14	4.5	1.25	2.6	0.30	
49.0	49.4	1.6	Higajón arenosa	10YR4/6	10YR4/4	6.5	2.37	0.98	5.42	3.83	1.80	1.06	27.25	4.38	0.15	0.74	97.00	1.28	2.9	0.85	1.5	0.32	
50.0	48.0	2.0	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR4/4	6.5	2.24	0.89	5.31	3.54	1.69	1.32	28.08	2.86	0.14	0.71	97.20	1.14	2.9	0.80	1.8	0.37	
67.0	28.0	5.0	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR3/4	6.8	2.22	0.85	15.69	3.12	1.71	1.42	40.00	4.53	0.22	0.98	96.52	1.14	6.3	1.10	4.7	0.50	
61.5	32.5	6.0	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR3/4	7.1	2.08	0.88	11.91	3.48	1.75	1.37	37.99	4.76	0.22	0.85	96.13	0.83	4.9	1.10	3.8	0.44	
57.0	35.0	8.0	Higajón arenosa	10YR4/2	10YR3/1	6.6	2.37	1.10	3.06	1.71	1.60	1.57	18.17	3.82	0.15	0.65	96.46	0.83	4.3	0.80	1.5	0.17	
60.0	35.0	5.0	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR3/2	6.5	2.51	1.10	3.89	1.71	1.85	1.42	19.58	3.45	0.20	0.45	95.50	1.14	3.2	0.80	1.0	0.20	
62.5	31.0	6.5	Higajón arenosa	10YR5/6	10YR4/4	6.5	2.27	0.84	4.83	2.18	1.90	1.25	28.55	4.27	0.22	0.25	95.90	0.83	2.7	0.80	1.1	0.21	
50.0	40.0	10.0	Franco	10YR5/6	10YR4/4	6.7	2.52	1.02	9.20	3.71	1.75	1.26	32.92	3.41	0.17	0.65	97.67	1.14	4.4	1.00	2.7	0.32	
25.5	65.0	8.5	Higajón limoso	7.5YR6/4	7.5YR4/2	7.5	2.46	1.32	21.77	4.24	2.22	2.30	42.00	1.82	0.13	0.35	97.11	1.14	0.6	0.50	3.4	0.10	
30.0	63.0	7.0	Higajón limoso	7.5YR6/4	7.5YR4/2	7.5	2.46	1.26	24.89	3.71	2.22	2.37	42.00	2.31	0.17	0.50	97.70	1.14	0.85	0.45	3.8	0.12	
28.0	48.5	23.5	Franco	10YR5/6	10YR5/2	6.9	2.46	1.17	6.43	2.77	1.35	1.50	27.25	4.00	0.24	0.85	97.30	1.14	2.5	0.70	3.6		

le dan el color amarillento al suelo. El tono predominante en los suelos estudiados es el café amarillento, lo cual indica su alto contenido de hierro y explicaría los elevados porcentajes de fijación de fósforo que presentan la mayoría de los suelos estudiados.

La densidad aparente de los suelos va de 0.67 (suelo 1) a 1.32 (suelo 12), con un valor promedio de 0.99, esta densidad se considera como un valor medio para suelos derivados de cenizas volcánicas por lo que la mayoría de los suelos estudiados se consideran Andosoles (suelos del 1 al 10), los cuales se caracterizan por tener densidades aparentes menores de 1.0.

La densidad real varía de 2.08 (suelo 7) a 2.52 (suelo 11) con una media de 2.3. Los valores de densidad aparente son menores que los valores de densidad real, ya que ésta, toma en cuenta las partículas sólidas y el espacio poroso y la densidad real sólo toma en cuenta las partículas sólidas.

El pH de los suelos tiene como valor mínimo 6.5 (suelos 4, 5, 9, 10) y como valor máximo 7.5 (suelos 12 y 13), con un valor promedio de 7.0, van de ligeramente ácidos a ligeramente alcalinos tendiendo al pH neutro. Bajo estas condiciones de pH, la mayoría de los elementos que la planta necesita se encuentran en forma asimilable. El fosfato

dicálcico, que es el más fácilmente aprovechable, existe sólo entre pH 6.0 y 7.8, por debajo de pH 6.0 aumenta la solubilidad del hierro y aluminio, formándose fosfatos de hierro y aluminio insolubles, y por arriba del pH 7.5 se forma el fosfato tricálcico que es insoluble. Al subir el valor del pH aumenta la disponibilidad de algunos elementos, tales como nitrógeno, azufre, molibdeno y fósforo. Mientras que los elementos que disminuye su disponibilidad para las plantas al aumentar el pH, son el hierro, manganeso, cobre, zinc y boro.

La materia orgánica varía de 1.82 (suelo 12) a 4.76% (suelo 7) con un valor promedio de 3.29%, van de medianos a extremadamente ricos en materia orgánica, predominando los suelos ricos.

El contenido de nitrógeno total en los suelos fluctúa de 0.06 (suelo 11) a 0.24% (suelo 14) con un valor medio de 0.15%, estos suelos caen en las categorías de extremadamente pobres a medianamente ricos, predominando los medianos. Como se sabe el nitrógeno es el elemento que limita frecuentemente el desarrollo de los cultivos agrícolas.

El fósforo asimilable en los suelos varía de 0.25 (suelo 10) a 1.06 ppm (suelo 2), con un valor promedio de 0.65 ppm, todos los suelos son extremadamente pobres. Este nutrimento es indispensable para el correcto desarrollo de



Los cultivos principalmente en la época de fructificación, proporciona vigor a las plantas, además de producir la madurez temprana de los cultivos particularmente en los cereales. Es importante hacer notar, que aún cuando la mayoría de los suelos son ligeramente ácidos y, algunos incluso neutros, el contenido de fósforo asimilable en estos suelos es muy bajo; lo que se relaciona a su elevado porcentaje de fijación de fósforo.

El porcentaje de fijación de fósforo en los suelos se estimó entre 95 (suelo 9] y 98% (suelo 1], con un valor medio de 96.5%, estos valores se consideran muy altos, lo cual origina que el contenido de fósforo asimilable en estos suelos sea muy bajo, ocasionando problemas de productividad.

La capacidad de intercambio catiónico total se encuentra en un intervalo de 18.17 (suelo 8) a 42 meq/100 gr de suelo (suelos 12 y 13], con un valor promedio de 30.08 meq/100 gr de suelo, estos valores se consideran de medianos a altos, predominando los valores medianos. Estos valores se deben principalmente a el alto contenido de materia orgánica, ya que la arcilla en estos suelos se encuentra en baja proporción. Algunos autores consideran a la capacidad de intercambio catiónico total como un índice de la fertilidad de los suelos, debido a que los iones requeridos como nutrimento por las plantas están menos expuestos a perderse por lixiviación.

El calcio intercambiable fluctuó de 3.06 (suelo 8) a 24.89 (suelo 13) meq/100 gr de suelo, con un valor medio de 13.97 meq/100 gr de suelo; los suelos van de bajos a altos, predominando los valores medios. Este elemento es muy importante para las plantas, porque favorece la absorción de otras sustancias y su distribución en los tejidos.

Magnesio intercambiable. Este elemento se encuentra dentro del valor de 1.71 (suelos 8 y 9) y 3.83 meq/100 gr de suelo (suelos 3 y 4), con un valor medio de 2.77 meq/100 gr de suelo; estos valores se consideran medios. El magnesio tiene una gran importancia fisiológica en la planta, debido a que es indispensable en la formación de la clorofila.

Sodio intercambiable. Los valores obtenidos varían de 1.06 (suelo 4) a 2.37 meq/100 gr de suelo (suelo 13), con una media de 1.71 meq/100 gr de suelo, estos valores son normales, es decir, corresponden a suelos no sódicos.

El potasio intercambiable se estimó de 1.35 (suelo 14) a 2.20 meq/100 gr de suelo (suelos 12 y 13), con un valor medio de 1.77 meq/100 gr de suelo; valores que se interpretan como altos; la mayoría de los suelos de la República Mexicana no tienen problemas de deficiencia de potasio.

Hierro intercambiable. En estos suelos se encuentra dentro del intervalo de 0.6 (suelo 12) a 6.3 ppm (suelo 6) con un valor promedio de 3.45 ppm, estos valores fluctúan de

de bajos a altos, predominando los valores medio altos. El hierro es un elemento muy importante para la planta debido a que el hierro ayuda a la acción fotosintética de la clorofila, su deficiencia en el suelo origina clorosis en las plantas no obstante su exceso incrementa la fijación de fósforo en el suelo, debido a que se forman compuestos de hierro fosfatados insolubles.

El cobre intercambiable fluctuó de 0.45 (suelo 13) a 1.25 ppm (suelo 3) con una media de 0.85 ppm; estos valores se consideran como medios. Este elemento es importante en la fisiología de las plantas debido a que es un componente enzimático y puede ser necesario para la formación de sustancias que promueven el crecimiento.

Manganeso intercambiable. Este micronutriente se estimó en valores que van de 1.0 (suelo 9) a 4.1 ppm (suelo 6) con un valor promedio de 2.55 ppm, estos valores se consideran bajos. El manganeso es importante en la fisiología de las plantas debido a que interviene en la síntesis de proteínas, es decir, es esencial para el crecimiento general de las plantas.

Aluminio intercambiable. Los valores obtenidos varían de 0.83 (suelos 7 y 8) a 1.28 meq/100 gr de suelo (suelo 4) con un valor promedio de 1.05 meq/100 gr de suelo, valores que se interpretan como bajos. Este elemento puede ser tóxico

para las plantas si se encuentra en altas concentraciones en el suelo, además, las altas concentraciones de aluminio pueden incrementar la fijación de fósforo en el suelo, debido a la formación de compuestos fosforados de baja solubilidad.

### Experimento 1

En el cuadro 2 se enlistan los resultados obtenidos en el experimento 1.

Los resultados obtenidos son muy diferentes, se encuentran suelos donde el maíz presentó un buen crecimiento (suelo 6) y suelos en donde su desarrollo fue escaso, manifestándose deficiencias en fósforo (suelo 12). Los resultados obtenidos en el experimento 1 se esquematizan en las figuras 1 y 2.

La altura de las plantas varió de 82.38 (suelo 6) a 55.37 cm (suelo 12), los resultados obtenidos no se explican fácilmente desde el punto de vista de la fertilidad de los suelos, debido a que como se ve en el cuadro 1, las cantidades de la mayoría de los elementos analizados son similares en la mayoría de los suelos, particularmente en lo que se refiere a fósforo y nitrógeno.

El suelo 6 que presenta las mejores plantas (más altas y con mayor cantidad de fósforo) tiene una C.I.C.T. muy alta, esto también se presenta en los suelos 7 y 11; sin em-

**Cuadro 2.- EVALUACION DE LA MICORRIZACION NATIVA EN MAIZ, EN RELACION A LA ASIMILACION DE FOSFORO.**

Suelo	Altura (cm)	Peso Seco (g)	Infección Micorrizica (%)	Fósforo total en follaje (%)
1	61.44	0.60	61.40	0.20
2	59.84	0.66	46.72	0.25
3	67.71	0.94	44.18	0.30
4	64.38	0.81	56.62	0.32
5	70.00	0.85	27.81	0.37
6	82.38	1.49	45.99	0.50
7	71.74	1.10	43.46	0.44
8	60.29	0.72	41.67	0.17
9	65.63	0.77	55.67	0.20
10	60.68	0.62	52.14	0.21
11	70.96	0.90	50.73	0.32
12	55.37	0.52	50.24	0.10
13	57.26	0.73	51.00	0.12

Estos resultados son el promedio de la medición de 12 plantas por cada suelo.

Estadísticamente significativo  $p = 0.05^*$

Altura

Suelos: 3, 5, 11, 7, 6 vs 1, 2, 4, 8, 9, 10, 12, 13 \*

Peso Seco

Suelos: 6, 7 vs. 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 13 \*

Fósforo total en follaje

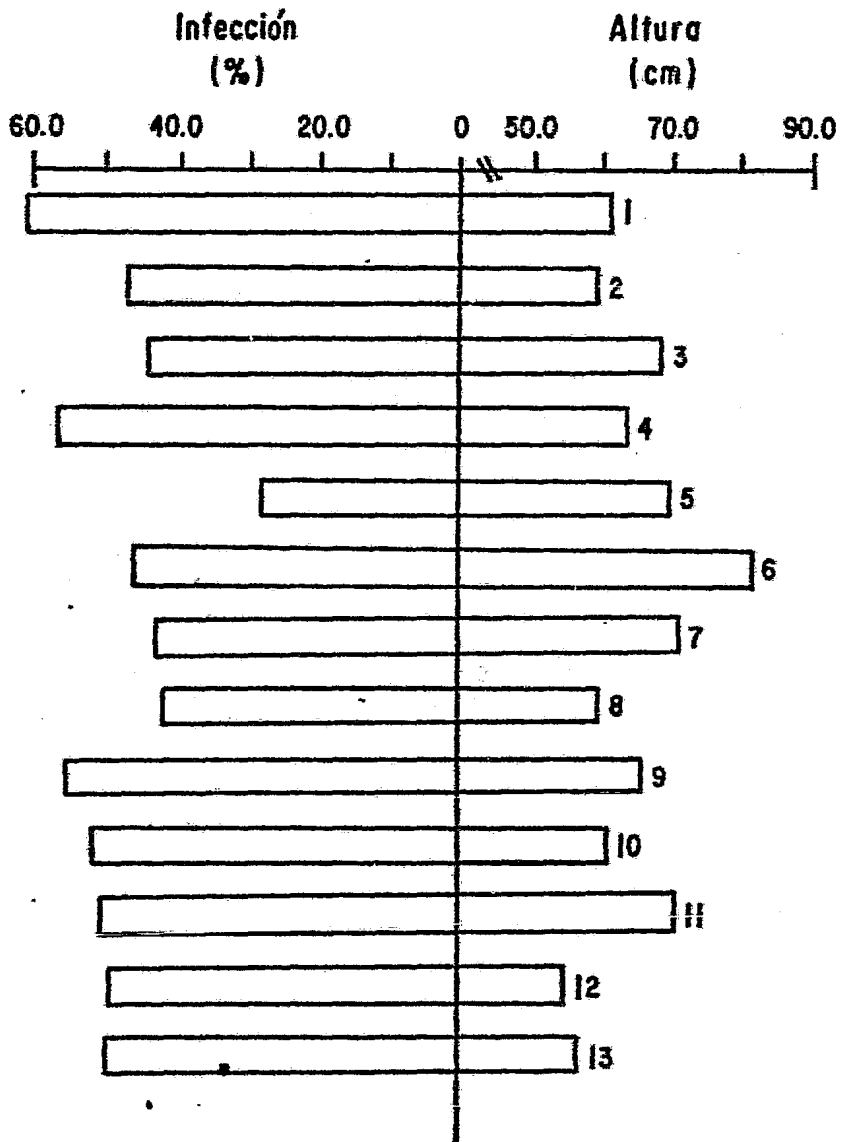
Suelos: 6, 7 vs. 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 13 \*

5 vs. 1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 12, 13\*

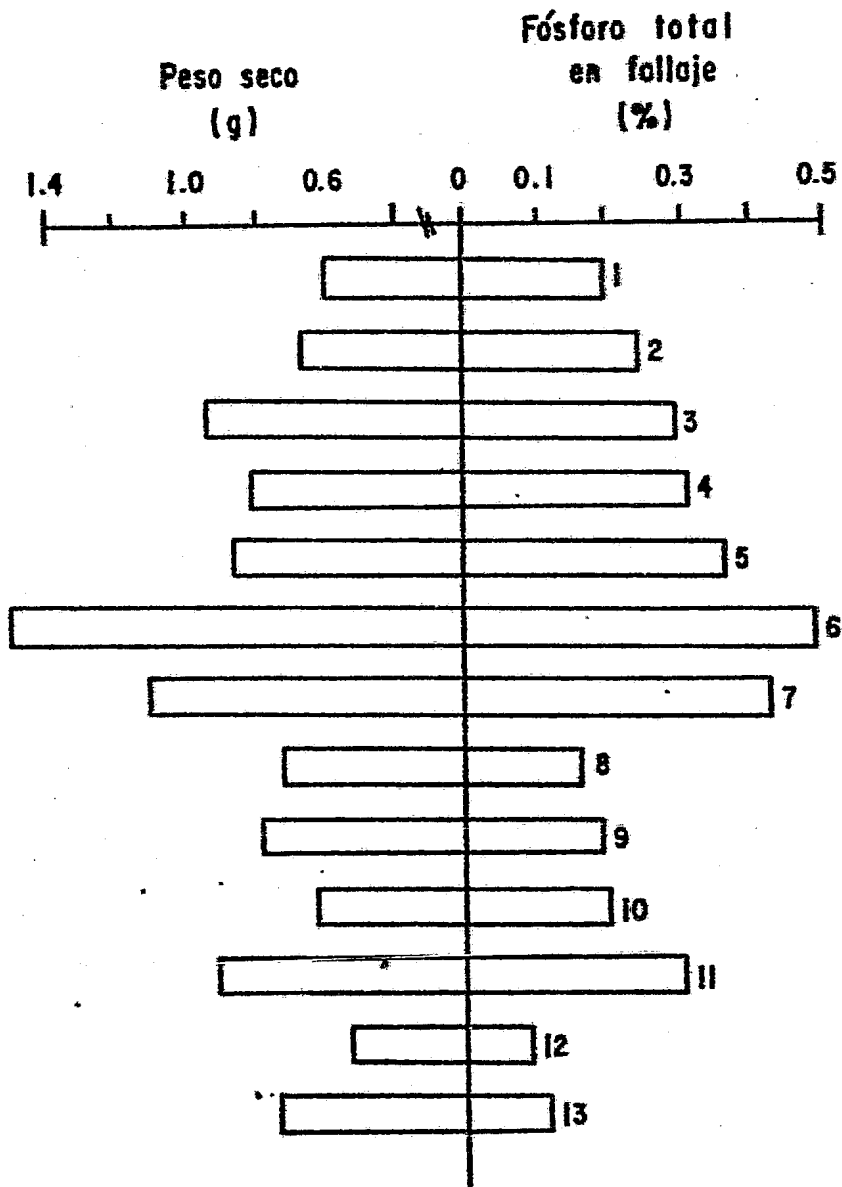
3, 4, 11 vs. 1, 2, 8, 9, 10, 12, 13 \*

2 vs. 1, 8, 9, 10, 12, 13 \*

1, 8, 9, 10, vs. 12, 13 \*



**Fig. 1. Evaluación de la Micorrización nativa en relación a la altura en Maíz (experimento I).**



**Fig. 2. Evaluación de la micorrización nativa en relación al contenido de fósforo en el folloje de Maíz (experimento I).**

bargo, esta correlación no se observó en los suelos 12 y 13 que presentan la C.I.C.T. más alta, no obstante, el desarrollo de las plantas resultó muy bajo. Como se puede observar, no siempre la capacidad de intercambio catiónico total (C.I.C.T.) está relacionada con un buen desarrollo de la planta.

El pH de los suelos es otro factor que influye también en la respuesta de las plantas a la infección micorrízica, (Mosse, 1975). Como se aprecia en el experimento 1 (cuadro 2) las plantas con mejor desarrollo corresponden a los suelos 6, 7, 11 y 3, los cuales tienen un pH cercano a la neutralidad (cuadro 1) estos datos nos indican que bajo estas condiciones las cepas micorrízicas pudieron ser más efectivas; sin embargo, esto no se observó en el suelo 4, cuyo pH es ligeramente ácido; es probable que el mejor desarrollo de las plantas se deba a una mayor efectividad de las cepas micorrízicas nativas de ese suelo, más que al efecto del pH.

No obstante que el contenido de materia orgánica y el nitrógeno total influyen en la fertilidad del suelo, en el experimento 1 se observó claramente que el desarrollo de las plantas no dependió de manera absoluta del contenido de materia orgánica y nitrógeno total en los suelos; ya que en algunos suelos (2, 4 y 9) con valores altos de materia orgánica y nitrógeno total las plantas tuvieron un desarrollo escaso.



Respecto al contenido de fósforo asimilable, todos los suelos resultaron muy bajos en este elemento, sin diferencias significativas entre ellos caracterizándose, además, por tener una capacidad muy alta de fijación de fósforo; razón por la cual la cantidad de fósforo asimilable en estos suelos no aumenta fácilmente. De lo anterior se puede inferir que la cantidad de fósforo asimilable presente en los suelos estudiados, no influyó directamente en la respuesta de las plantas a este nutrimento, ni en la infección micorrízica y efectividad de las cepas nativas.

El porcentaje de infección micorrízica en las raíces de las plantas de este experimento, no está relacionado con el peso seco, altura y contenido de fósforo de las plantas, es decir, un porcentaje de infección alto no siempre corresponde con plantas altas y con una cantidad elevada de fósforo en el follaje; esto se ve claramente en los suelos 1, 2, 4, 8, 10, 12 y 13; se presenta además el caso contrario, un suelo donde siendo la infección micorrízica baja (suelo 5), las plantas tuvieron aquí un buen desarrollo y un mayor contenido de fósforo foliar.

A este respecto Daft y Nicolson (1969) sugieren que algunas cepas micorrízicas son más eficaces que otras, y que la respuesta de las plantas a la infección micorrízica no depende del porcentaje de infección en las raíces sino de la efectividad de la cepa, estos resultados son discutidos

más ampliamente y confirmados por Mosse en 1975 y 1981.

Mosse (1981) afirma que porcentajes de infección similares de endofitas diferentes, no necesariamente tienen el mismo efecto sobre el crecimiento de la planta huésped.

De lo anterior se puede inferir que, muy probablemente, las cepas nativas de los suelos estudiados tienen grados diferentes de efectividad, siendo esto una base para interpretar los resultados obtenidos en cuanto a peso seco, altura y contenido de fósforo en planta.

Se encontraron cepas muy infectivas pero poco eficaces (suelos 1, 4, 10, 12 y 13), cepas poco infectivas pero eficaces (suelo 5) y cepas infectivas y eficaces (suelos 6, 7, 11 y 3), cuadro 2.

De lo anterior se puede considerar que si las cepas nativas de un suelo no son eficaces, sería recomendable introducir una cepa micorrizica eficaz para aumentar el potencial agrícola de ese suelo. Esto ha sido demostrado experimentalmente por Mosse y Hayman (1971), Mosse (1975), Powell y Daniel (1978), Abbott y Robson (1978), Mosse (1978), y Mosse (1981).

El análisis estadístico indica que las plantas más altas se encuentran en los suelos 3, 5, 11, 7 y 6; al altura de estas plantas es diferente significativamente a la altura

de las desarrolladas en los suelos restantes. Las plantas que tienen el mayor peso seco se encuentran en los suelos 6 y 7; el peso seco de las crecidas en los suelos restantes se consideran iguales. En lo relacionado al contenido de fósforo total en follaje, los valores más altos se detectaron en las plantas desarrolladas en los suelos 6 y 7, y los valores bajos corresponderían a las plantas de los suelos 12 y 13. Es pertinente hacer notar que en el contenido de fósforo total en follaje, se encontraron las diferencias más significativas. De lo anterior se puede inferir que el mejor desarrollo y absorción de fósforo se obtuvo en los suelos 6 y 7 debido, posiblemente, a que esos suelos contengan las cepas nativas más efectivas. Por otra parte, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los porcentajes de infección obtenidos en las plantas desarrolladas en los 13 suelos estudiados.

Lo anterior nos permite considerar que si los suelos estudiados son parecidos desde el punto de vista de fertilidad, y los porcentajes de infección resultaron iguales en todos los suelos, se puede considerar que las diferencias significativas en altura, peso seco y contenido de fósforo total en follaje, se deben a que no todas las cepas nativas tienen la misma eficacia.

Considerando lo anteriormente discutido por varios investigadores, en relación a que el pH y el contenido de

fósforo asimilable en los suelos, son algunos de los factores más importantes que influyen en el establecimiento de la simbiosis micorrícica y en su eficacia, se hace notar lo siguiente: 1) que los valores de pH y fósforo asimilable no varían significativamente entre los trece suelos estudiados, y 2) que el calcio, la C.I.C.T., la materia orgánica y, en menor grado el nitrógeno total, hierro y manganeso, son las características que más fluctuaron entre los suelos, sin embargo, no se detectó una correlación entre estas propiedades y la mayor asimilación de fósforo por las plantas. En relación a lo anteriormente discutido se puede inferir que los resultados obtenidos se deben, más que a los factores edáficos antes mencionados, a la eficacia de las cepas presentes en cada suelo.

La eficacia de las cepas de hongos micorrícicos (V.A.) no se podría probar comparando con un tratamiento estéril ya que, no obstante que se conservarían las mismas propiedades físicas y químicas en los suelos, se suspenderían todos los procesos biológicos cíclicos que intervienen en la fertilidad de los mismos y, además, se eliminaría el efecto de la microflora acompañante de los hongos micorrícicos, invalidándose por completo la posibilidad de establecer una comparación con los resultados obtenidos en un suelo estéril o sustrato artificial.

## Experimento 2

En el cuadro 3 se enlistan los resultados de altura, peso seco, contenido de fósforo total en follaje y porcentaje de infección de las plantas. El suelo 8 parece tener cepas poco eficaces, ya que en el experimento anterior se obtuvieron, en este suelo, plantas pequeñas y deficientes en fósforo; por lo contrario, el suelo 9 parece tener cepas eficaces, considerando que las plantas en este suelo alcanzaron mayor altura y valores más altos de fósforo en follaje. Se hace notar que, con excepción del nitrógeno total, estos suelos con los más parecidos entre sí con respecto a sus características físicas y químicas.

En el suelo 8 parece presentarse un efecto negativo de la inoculación con respecto a la altura. En el cuadro 3 se ve que el tratamiento sin inoculación es ligeramente más alto que el tratamiento fertilizado y los tratamientos inoculados. El tratamiento fertilizado con fósforo produjo una disminución en la altura de las plantas. A este respecto Daft y Nicolson en 1969 trabajando con maíz, demostraron que la adición de fósforo inhibe el desarrollo de la micorrización y, por consiguiente, el buen desarrollo de la planta huésped; esto también ha sido demostrado por Mosse (1973b), Powell y Daniel (1978), y Mosse (1981). Se considera por lo tanto que el fósforo, a determinada concentración, inhibe la infección micorrízica, además, no resulta suficien-

**Cuadro 3.- RESPUESTA DEL MAIZ A LA INOCULACION CON Glomus fasciculatus DURANTE LA EVALUACION DE DOS TECNICAS DE INOCULACION.**

Suelo	Altura (cm)	Peso seco (g)	Infección micorrizica (%)	Fósforo total en follaje (%)
8 NM	55.35	0.59	29.13	0.117
8 NMP	47.30	0.44	27.66	0.152
8 MR	51.18	0.45	29.83	0.185
8 MS	53.00	0.56	46.46	0.192
9 NM	53.99	0.65	32.01	0.125
9 NMP	55.87	0.80	31.11	0.140
9 MR	56.16	0.87	38.50	0.170
9 MS	56.52	0.79	59.51	0.170

Estos resultados son el promedio de la medición de 9 plantas por cada tratamiento.

NM = sin inocular; NMP = sin inocular fertilizadas con fósforo; MR = inoculadas con raices; MS = inoculadas con suelo.

No se presentaron diferencias estadísticamente significativas.

te para incrementar el desarrollo de las plantas. No obstante, en este tratamiento a pesar de que las plantas alcanzaron menor altura, tienen un mayor contenido en fósforo foliar, en comparación con las plantas del tratamiento sin inoculación (NM). En este caso, el incremento en la cantidad de fósforo (alrededor del 30%) se puede deber a la adición del fertilizante fosfatado.

El tratamiento inoculado con raíces infectadas con Glomus fasciculatus (MR) presenta también, una ligera disminución en la altura de las plantas y en el peso seco; sin embargo, la cantidad de fósforo en planta fue mucho mayor que en las plantas de los tratamientos testigo (NM) y fertilizado (NMP); el incremento fue del 58% con respecto al primero y de 21% con respecto al tratamiento fertilizado (NMP). En relación al porcentaje de infección no hubo incremento con respecto al tratamiento sin inoculación (NM); sin embargo, se obtuvo un incremento alto en el porcentaje de fósforo, esto se puede deber a que la cepa introducida resultó más infectiva y efectiva, por lo que aportó una mayor cantidad de fósforo a la planta.

En el tratamiento inoculado con suelo infestado con esporas de la cepa Glomus fasciculatus (MS), se observó que la disminución de la altura y peso seco del follaje con respecto al testigo (NM) es menor que la de los otros tratamientos; no obstante, el porcentaje de fósforo en la planta

fue el más elevado de todos los tratamientos, con un incremento de 64%. Con este tratamiento si se observa un incremento en el porcentaje de infección micorrícica, siendo este porcentaje el más alto de todos los tratamientos. El incremento en el porcentaje de infección con respecto al tratamiento testigo, se debe, muy probablemente a la cepa introducida como inoculante; a este respecto Mosse (1975, 1981) asegura que una cepa de colección introducida en presencia de cepas nativas puede ser asumida o detectada por el aumento en el porcentaje de infección, más que por diferenciación morfológica dentro de la raíz con respecto a las cepas nativas. En este tratamiento el mayor porcentaje de infección micorrícica se puede deber a la cantidad de inóculo usado; es decir, la cantidad de raíces usadas en este caso pudo no ser suficiente para obtener una buena respuesta; por el contrario la cantidad de suelo usada como inóculo, posiblemente si fue suficiente, permitiendo una buena infección. Esto nos conduce a considerar que, bajo ciertas circunstancias, para obtener una mejor respuesta de la planta a la infección, se requiere más tiempo y, además, de un mayor volumen de suelo como soporte, lo cual concuerda con lo encontrado por Grada-Yautentzi y Valdés (1979).

Con el suelo 9 se observó una mejor respuesta de las plantas a la infección con la cepa de colección (Glomus fasciculatus); en el tratamiento sin inoculación (NM) se estimó



el menor contenido de fósforo en el follaje; en cuanto a la altura no se observaron diferencias significativas entre tratamientos. El tratamiento fertilizado con fósforo (NMP) presenta un incremento en el peso seco de las plantas y en su contenido de fósforo foliar, con un incremento en la cantidad de fósforo del 12%; esto se debió, probablemente, a la acción conjunta del fertilizante y la micorrización nativa que, en este caso, no se vió inhibida significativamente por el fertilizante fosfatado.

En el tratamiento inoculado con raíces (MR) se observaron incrementos de 34% y de 36% en el peso seco y en el contenido de fósforo en el follaje, respectivamente; comparado con el tratamiento no inoculado (NM). Estos resultados nos indican una respuesta muy clara de las plantas a la inoculación con la cepa introducida (Glomus fasciculatus) la cual evidentemente resultó más efectiva y competitiva que las nativas. Resulta importante hacer notar que mientras en el tratamiento fertilizado, no inoculado (NMP) el fósforo total en el follaje alcanzó un incremento del 12% con respecto al tratamiento sin inocular (NM), en el tratamiento inoculado (MR) el incremento fue de 36%. En este tratamiento, además, se detectó uno de los porcentajes de infección más alto con respecto a la micorrización nativa del tratamiento sin inocular (NM).

En el tratamiento inoculado con suelo infestado (MS),

se observó el porcentaje de infección más alto de todos los tratamientos, no obstante, la cantidad de fósforo en follaje resultó igual que en el tratamiento inoculado (MR), con un incremento del 36% en este elemento, con respecto al tratamiento testigo (NM); igual al obtenido en el tratamiento inoculado con raíces (MR). Por lo anterior se puede considerar que, con respecto a la asimilación de fósforo por las plantas como respuesta a la inoculación, no se observa una diferencia en la técnica de inoculación, ya sea con raíces infectadas o con suelo infestado.

En relación a las ventajas de usar raíces infectadas o suelo infestado con esporas principalmente, y con hifas viables en menor cantidad; Manjunath y Bagyaraj (1981) demostraron que la infección micorrízica se desarrollaba más rápido en presencia de hifas viables de hongos micorrízicos que en presencia de esporas, debido a que éstas primero tienen que germinar para poder infectar a la raíz de la planta huésped. Esto nos da base para interpretar los resultados obtenidos en el tratamiento inoculado con suelo, es decir, la cepa micorrízica en este tratamiento infectó más tardíamente la raíz que en la inoculación con raíces infectadas; sin embargo, es de considerarse que para poder observar un mejor efecto de una u otra técnica de inoculación en el porcentaje de infección, será necesario esperar más tiempo para que la infección se establezca.

Manjunath y Bagyaraj (1981) proponen a la inoculación con esporas como el mejor método para producir infección micorrizica, a pesar de que la infección se establezca más lentamente que con hifas o pedazos de raíz infectado; estos autores consideran que las esporas se establecen mejor en el suelo y que pueden provocar una mejor respuesta de la planta huésped a la infección.

Es importante reflexionar que para la experimentación bajo condiciones de invernadero con plantas anuales como el maíz, sería recomendable el uso de macetas con volúmenes de suelos suficientes, como para permitir que el maíz alcance todo su ciclo de vida; esto nos permitiría observar el comportamiento de la planta micorrizada ante una mayor demanda de fósforo; ya que este elemento es de gran importancia durante la fructificación. Khan (1972) estudiando la inoculación de maíz, encontró que la micorrización incrementaba, en gran medida, el número de granos por elote y el peso de éstos; además de que los efectos de la inoculación micorrizica, la observó mejor después de los 45 días de crecimiento de la planta. Khan (1972) trabajó con suelos no estériles y con micorrizas nativas, a nivel de campo; bajo estas condiciones pudo tener una mejor apreciación de la respuesta de las plantas a la infección micorrizica.

Se hace necesario señalar que, aunque se observan diferencias aritméticas entre los tratamientos de este experimento, al analizar estadísticamente los resultados obtenidos, no se encontraron diferencias significativas entre tratamien-

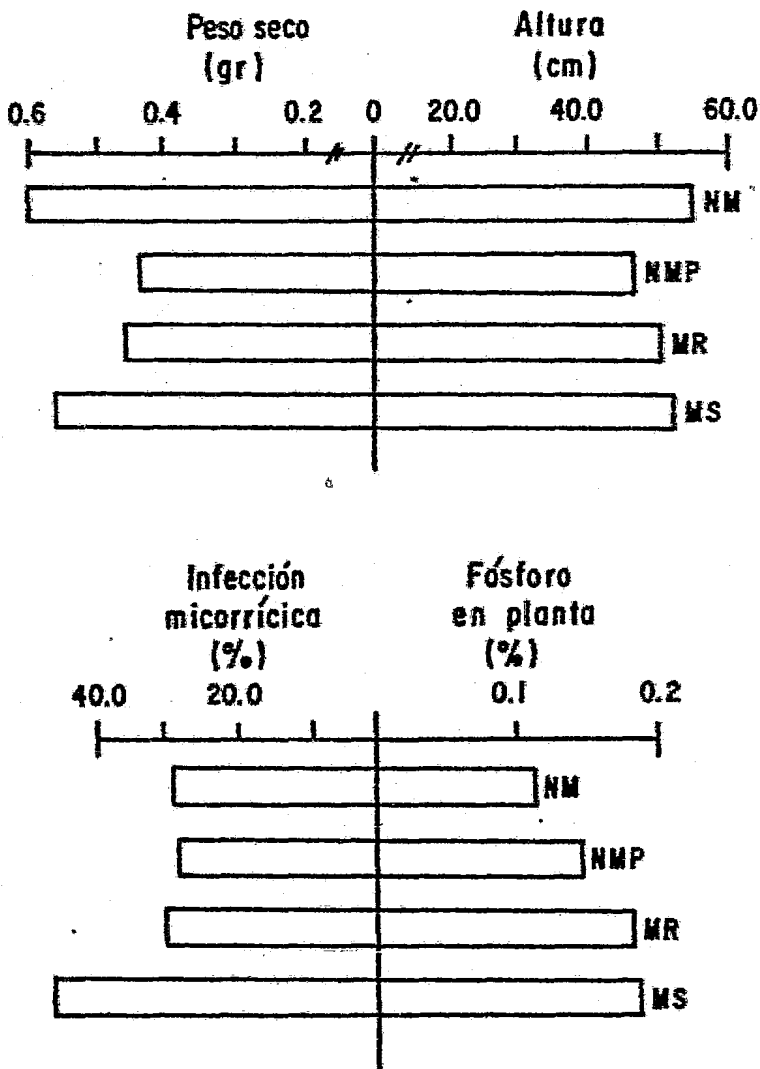
tos. Esto significa que los incrementos observados en: porcentaje de infección y contenido de fósforo total en follaje, principalmente, no son estadísticamente diferentes. Se puede por lo tanto inferir, que no se encontró una respuesta clara a la inoculación micorrícica, lo cual pudo deberse a que la cepa no se adaptó a estos suelos, o bien a que no fue suficientemente competitiva frente a las cepas nativas. El hecho de que aún en el tratamiento fertilizado (NMP) no se observara una respuesta, nos ratifica una fijación del fósforo muy alta.

Los resultados obtenidos en el experimento 2 se esquematizan en las figuras 3 y 4.

### Experimento 3

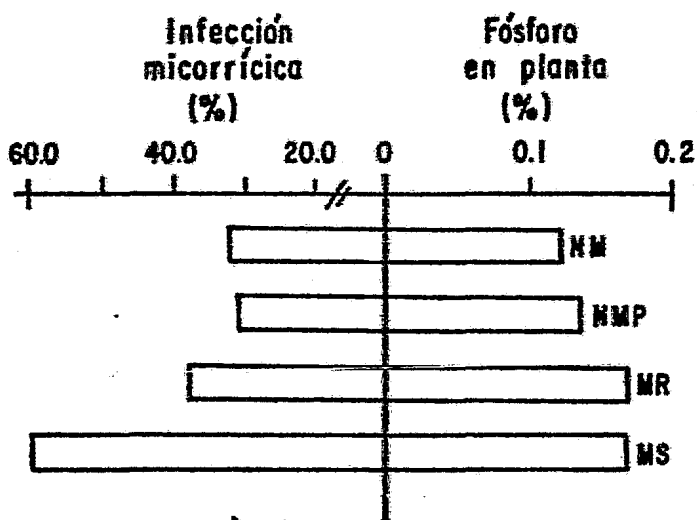
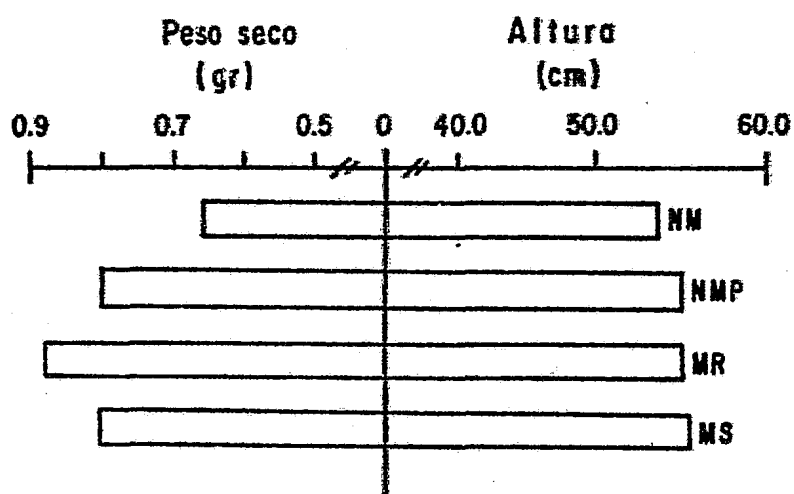
El cuadro 4 y figuras 5 y 6 presentan los resultados de altura, peso seco, contenido de fósforo y porcentaje de infección micorrícica de las plantas correspondientes a este experimento.

En este experimento se usaron el suelo 8 y el suelo 9, los mismos que se usaron en el experimento anterior. Aquí se trató de estimar los efectos residuales de la inoculación micorrícica, es decir, observar la persistencia de la cepa introducida en el suelo, con la finalidad de conocer hasta qué punto resulta necesaria una segunda inocula-



NM= sin inoculación, NMP= sin inoculación fertilizadas con fósforo, MR= inoculadas con raíces infectadas, MS= inoculadas con suelo infestado.

Fig. 3. Respuesta del Maíz a la inoculación con Glomus fasciculatus en el suelo 8, Ejido el Mirador Uruapan, Michoacán (experimento 2).



NM= sin inoculación, NMP= sin inoculación fertilizadas con fósforo, MR= inoculadas con raíces infectadas; MS= inoculadas con suelo infestado.

Fig. 4. Respuesta del Maíz a la inoculación con Glomus fasciculatus, en el suelo 9, Rancho Panguero San Juan Nuevo Michoacán (experimento 2).

ción. Para cumplir con este propósito, se usó el mismo material que en el experimento anterior, las mismas macetas y el mismo suelo en cada tratamiento. En este experimento se substituyó el maíz por jitomate (Lycopersicon esculentum, variedad Floradade) con el propósito de verificar si la cepa es capaz de micorrizar y producir respuestas similares en un huésped diferente; de manera similar a lo que ocurriría en el campo durante la rotación de cultivos.

Las plantas del suelo 8 parecen no haber respondido a la inoculación micorrícica, esto se puede observar al comparar los valores obtenidos en el tratamiento sin inoculación (NM) con los obtenidos en el tratamiento inoculado (MS). Se observa que la altura y el peso seco de las plantas en los dos tratamientos es similar; no obstante, las plantas del tratamiento inoculado con suelo (MS) tienen un valor ligeramente más alto en el contenido de fósforo foliar.

Las plantas del tratamiento fertilizado con fósforo (NMP) fueron las mejores de todos los tratamientos, con un incremento de 70% y 48% en la materia seca y fósforo en follaje respectivamente, en comparación a los otros tratamientos. Sin embargo es necesario tomar en cuenta, que estos resultados se deben a la dosis alta de fósforo de este tratamiento, la cual equivale aproximadamente, a 160 Kg/ha en cada uno de los dos experimentos. En la figura 5 se observa cla-

ramente que en el tratamiento fertilizado (NMP) se estimó el menor porcentaje de infección; coincidiendo, en este caso, con lo demostrado por algunos investigadores acerca de que cantidades elevadas de fertilizantes fosfatados aplicados al suelo inhibe la infección micorrícica; Mosse (1973; 1973b; 1978; 1981).

Los resultados obtenidos en el suelo 9 (cuadro 4 y figura 6) nos indican que en este suelo la persistencia de G. fasciculatus resultó detectable a través de su efecto en plantas de jitomate; no obstante, esta cepa después de haber sido introducida durante la inoculación de maíz (en el experimento anterior realizado en esas mismas macetas) disminuyó notablemente, en su infectividad frente a las cepas nativas. Se apreció además, como ocurrió en el suelo 8, que el porcentaje de infección disminuyó en el tratamiento fertilizado (NMP).

El tratamiento con fertilizante fosfatado (NMP) fue el mejor en este suelo; como se aprecia por los incrementos de 178% y 48% en el peso seco y fósforo en follaje, respectivamente, en relación al testigo (NM).

En este experimento se hicieron mediciones en las plantas a los 52, 87 y 120 días de crecimiento notándose, durante las 8 primeras semanas de crecimiento, un mayor desarrollo de las plantas inoculadas, es decir, se notaron diferencias entre los tratamientos inoculados (MR y MS) y el



Cuadro 4.- EVALUACION DE LA PERSISTENCIA DE Glomus fasciculatus EN SUELOS DE URUAPAN Y SAN JUAN NUEVO, MICHOACAN, UTILIZANDO PLANTAS DE JITOMATE.

Suelo	Altura (cm)	Peso seco (g)	Infección micorrizica (%)	Fósforo total en follaje (%)
8 NM	6.04	0.048	36.68	0.115
8 NMP	15.59	0.383	16.29	0.170
8 MS	7.61	0.082	36.81	0.135
9 NM	11.46	0.138	48.83	0.182
9 NMP	16.45	0.384	34.62	0.270
9 MR	11.40	0.134	48.40	0.185
9 MS	11.32	0.172	51.79	0.170

Estos resultados son el promedio de la medición de 9 plantas por cada tratamiento.

NM = sin inocular; NMP = sin inocular fertilizadas con fósforo;

MR = inoculadas con raíces; MS = inoculadas con suelo.

Estadísticamente significativo  $p = 0.05^*$

Suelos            Altura, peso seco y fósforo en follaje

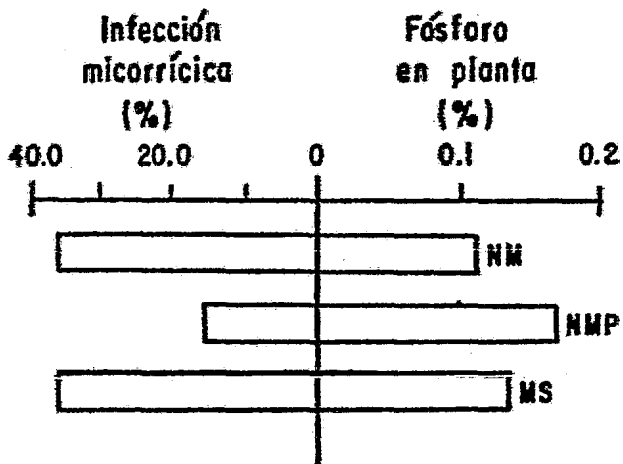
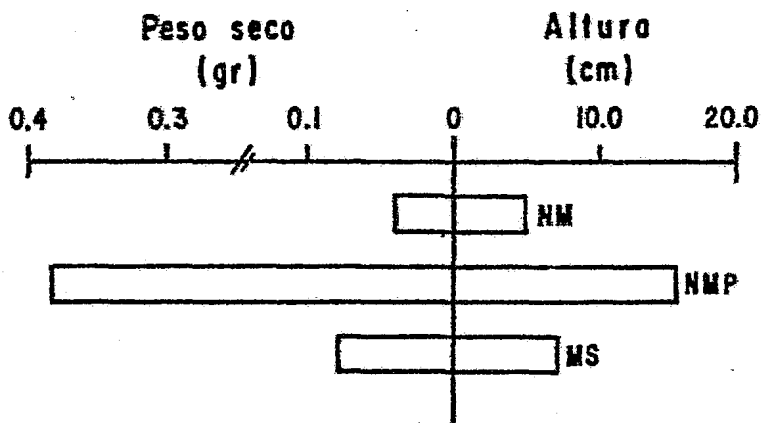
8                NMP vs. NM y MS\*

9                NMP vs. NM, MR y MS\*

Suelos            Porcentaje de infección

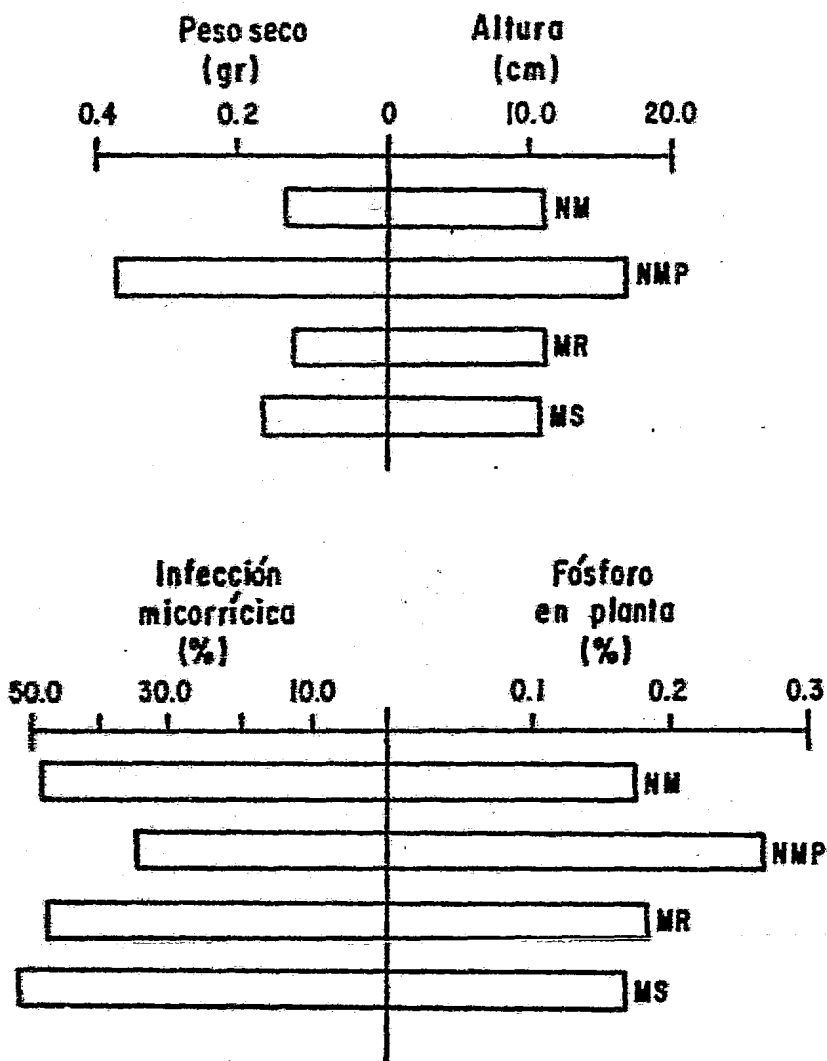
8                NM y MS vs. NMP\*

9                NM, MR y MS vs. NMP\*



NM= sin Inocular, NMP= sin Inocular fertilizadas con fósforo, MS= Inoculadas con suelo infestado.

Fig. 5. Efecto de la infección de Glomus fasciculatus en jitomate, como una forma de evaluar la persistencia de esta cepa en el suelo de Uruapan, Michoacán (experimento 3).



NM= sin inocular, NMP= sin inocular fertilizadas con fósforo, MR= inocularadas con raíces infectadas, MS= inocularadas con suelo infestado.

Fig. 6. Efecto de la infección de *Glomus fasciculatus* en jitomate, como una forma de evaluar la persistencia de esta cepa en el suelo de San Juan Nuevo, Michoacán (experimento 3).

testigo sin inocular (NM); estas diferencias desaparecieron al tiempo de la cosecha. Como anteriormente se explicó, esto pudo deberse a que la cepa introducida disminuyó su capacidad infectiva frente a las nativas, las cuales indudablemente estuvieron mejor adaptadas a ese suelo. A este respecto se tienen los estudios realizados por Mosse (1975); Powell y Daniel (1978); Abbott y Robson (1978); Mosse (1981); quienes han demostrado que las cepas introducidas no siempre se establecen en otro suelo. Por otra parte existe la posibilidad de que la cepa introducida haya sido más efectiva para maíz que para el jitomate; en relación a este aspecto Mosse (1975 y 1981) ha encontrado que las cepas micorrízicas no tienen la misma efectividad en todas las diferentes plantas de cultivo.

El análisis estadístico indica que los tratamientos fertilizados, en ambos suelos, son mejores que los tratamientos inoculados y sin inocular, con respecto a la altura, peso seco y contenido de fósforo total en el follaje. Se apreció, además, que el porcentaje de infección en los tratamientos fertilizados, disminuye significativamente en relación a los demás tratamientos debido, probablemente, a la adición de cantidades elevadas de fósforo; esto concuerda con lo encontrado por Mosse (1973; 1973b; 1978; 1981).

#### Experimento 4

En este experimento se ensayó la preinoculación de plántulas transplantables, como otra forma de inoculación mi-

corrícica [cuadro 5 y figuras 7 y 8].

En el suelo 14 [cuadro 5] se observó una respuesta del maíz, tanto al tratamiento fertilizado (NMP) como a la inoculación con suelo infestado con la cepa adaptada (tratamiento MSA. Con el primer tratamiento se obtuvieron los incrementos más altos en altura y peso seco; sin embargo, el incremento más alto en fósforo en el follaje correspondió a las plantas inoculadas (MSA). No obstante, con ninguno de los tratamientos inoculados se obtuvo una respuesta en altura y peso seco; más aún, se apreció un efecto depresivo en el crecimiento de las plantas de los tratamientos inoculados (MR y MS) del suelo 9, y (MR, MS, MRG y MRA) del suelo 14. Haciéndose notar que este efecto depresivo en ningún caso afectó al contenido de fósforo total en el follaje.

Este efecto depresivo se puede atribuir, entre otras posibles causas, a que las plantas bajo ciertas circunstancias no se encuentran en condiciones de incrementar su fotosíntesis para satisfacer la demanda de energía del hongo micorrícico (Bowen, 1980). Este efecto depresivo del crecimiento de las plantas, temporal y relativamente pequeño, aparece antes de que se presente la respuesta a la inoculación micorrícica. Este efecto, ha sido demostrado, particularmente en maíz, por algunos investigadores (Kahn, 1972).

Efectos depresivos similares se han encontrado en suelos en los cuales el beneficio de la micorrización resulta su-

Cuadro 5.- RESPUESTA DEL MAIZ A LA INOCULACION CON Glomus fasciculatus, UTILIZANDO LA TECNICA DEL TRANSPLANTE DE PLANTULAS PRE-INOCULADAS.

Suelo	Altura (cm)	Peso seco (g)	Infección micorrizica (%)	Fósforo total en follaje (%)
9 NM	55.64	0.594	7.58	0.122
9 NMP	62.23	0.884	10.48	0.125
9 MR	48.83	0.370	19.37	0.115
9 MS	44.72	0.339	18.34	0.115
14 NM	81.42	1.626	0.00	0.145
14 NMP	79.25	2.674	0.00	0.210
14 MR	61.19	0.781	8.77	0.160
14 MS	59.34	0.620	7.41	0.150
14 MRG	59.61	0.869	6.32	0.145
14 MRA	67.27	0.871	18.06	0.145
14 MSA	69.46	1.240	52.04	0.240

Estos resultados son el promedio de la medición de 9 plantas por cada tratamiento.

NM = sin inocular; NMP = sin inocular fertilizadas con fósforo; MR = inculadas con raíces; MS = inculadas con suelo; MRG - inculadas con raíces (las plantas de este tratamiento crecieron en una mezcla suelo-grava 3:1); MRA = inculadas con raíces infectadas por una cepa previamente adaptada al suelo 14; MSA = inculadas con suelo 14 infestado con la cepa de colección adaptada a este suelo.

Estadísticamente significativo  $p = 0.05^*$

Suelo 9      Altura y peso seco  
NMP vs. MR y MS\*

Suelo 14      Altura  
NM vs. MR,MS,MRG,MRA,MSA\*

Peso seco  
NMP vs. NM,MR,MS,MRG,MRA,MSA\*  
NM vs. MP,MS,MRG,MRA\*

Porcentaje de infección  
MSA vs. NM,NMP,MP,MS,MRG,MRA\*

Fósforo en follaje  
MSA vs. NM,MRG,MRA\*

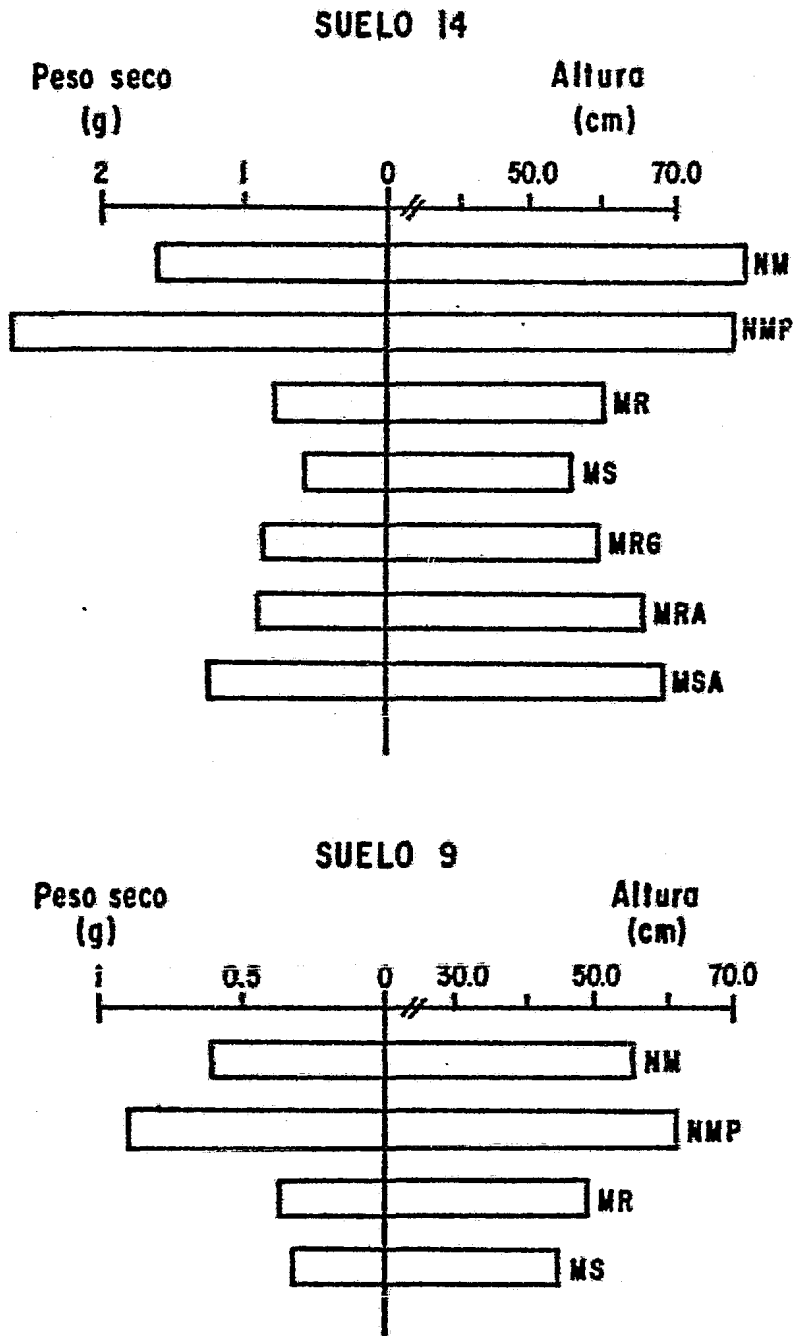


Fig. 7. Efecto de la preinoculación del maíz con *Glomus fasciculatus*, en los suelos 14 y 9, de las localidades de Ocotzingo Chiapas y San Juan Nuevo Michoacán, respectivamente (experimento 4).

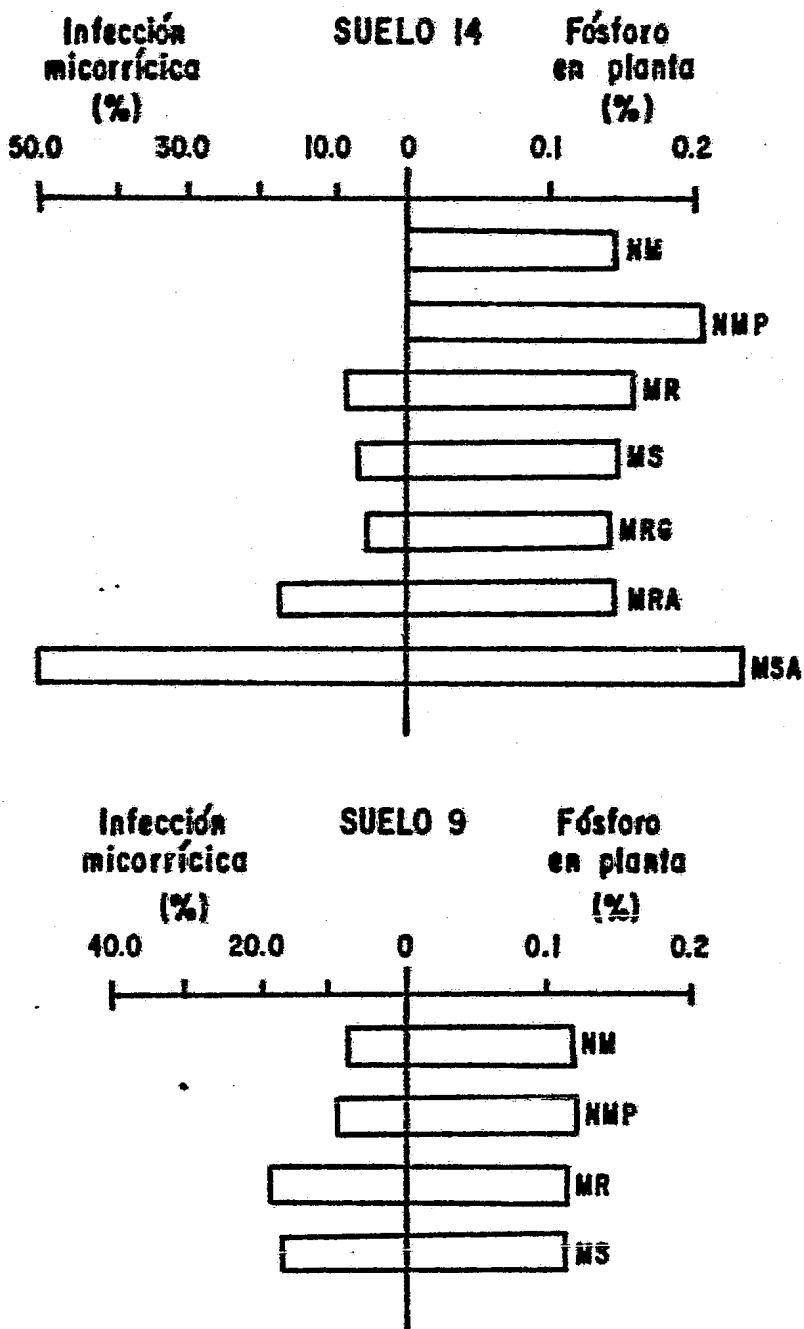


Fig. 8. Efecto de la preinoculación de maíz con *Glomus fasciculatus*, en los suelos 14 y 9, de las localidades de Ocotzingo Chiapas y San Juan Nuevo Michoacán, respectivamente (experimento 4).



perfilno, debido a que aún cuando el nivel de fertilidad del suelo es alto, resulta insuficiente como para inhibir la micorrización presentándose, en este caso, los efectos depresivos del crecimiento de las plantas a causa de las demandas de asimilación del hongo (Bowen, 1980]. Mosse (1973b) encontró un efecto depresivo, mayor del 40%, en cebollas micorrizadas desarrolladas en condiciones superóptimas de fosfato; en este caso la depresión ocurre debido a una intoxicación por fosfato, como consecuencia de un incremento muy alto en la asimilación de este elemento por la micorriza. A este aspecto muy particular de la micorriza (V.A.] se le debe prestar atención especial, debido a que la aplicación de cantidades considerablemente altas de fertilizantes fosfatados al suelo, con el propósito de incrementar la productividad puede ser contraproducente.

Analizando lo anteriormente expuesto, resulta muy probable que el efecto depresivo observado en algunos de los tratamientos, se hayan debido básicamente, en el caso particular del suelo 9 (cuadro 5] a la demanda de energéticos por el hongo, ya que el incremento en el porcentaje de infección en los tratamientos inoculados fue de 141 a 155% mayor que en el tratamiento testigo (NM]; y de 6.32 a 52% mayor en el suelo 14.

Es importante señalar que, considerando lo encontrado por Khan (1972], no fue posible detectar si este efecto depre-

sivo pudo haber sido temporal o haber disminuído con la edad de las plantas, debido a que la cosecha se realizó, aproximadamente, al final del primer tercio del ciclo vegetativo de las plantas.

A través del análisis estadístico se observó que, en el suelo 9, los valores de altura y peso seco de las plantas del tratamiento fertilizado (NMP) fueron más altos que los valores obtenidos en las plantas de los tratamientos inoculados MR y MS. Las plantas con el mayor contenido de fósforo se encuentran en el tratamiento fertilizado (NMP), este valor es significativamente diferente al obtenido en los demás tratamientos. Los porcentajes de infección micorrícica obtenidos se consideran estadísticamente iguales.

En el suelo 14 se observó lo siguiente: 1) con respecto a la altura, el tratamiento sin inocular (NM), resultó estadísticamente diferente a los demás. 2) Analizando este mismo parámetro, se observó que las plantas del tratamiento fertilizado (NMP) alcanzaron la misma altura que las plantas inoculadas con suelo de la cepa adaptada del tratamiento MSA. 3) El valor más alto en peso seco de follaje se encontró en el tratamiento NMP, siguiendo en orden decreciente el valor obtenido en el tratamiento sin inoculante (NM); el cual resultó similar al obtenido en el tratamiento MSA. 4) El contenido de fósforo total en follaje de las plantas de los tratamientos fertilizado (NMP) e inoculado (MSA) resultaron

iguales; no obstante, estos valores resultaron significativamente diferentes a los obtenidos en los otros tratamientos.

5) El porcentaje de infección más alto se encontró en las plantas del tratamiento MSA, haciéndose notar que la fertilización fosfatada y la inoculación con una cepa micorrícica preadaptada, produjo los mismos incrementos en la asimilación de fósforo por las plantas.

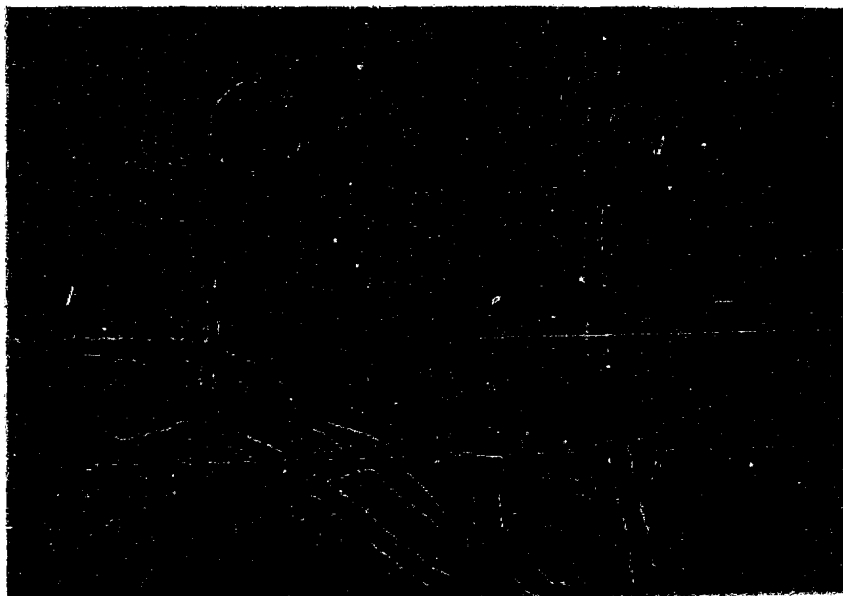


Fig. 9. Micelio externo obtenido de las cepas endomicorrí-  
cicas (V.A.) nativas presentes en el suelo 8. Se  
pueden apreciar las esporas asexuales del hongo (16X).

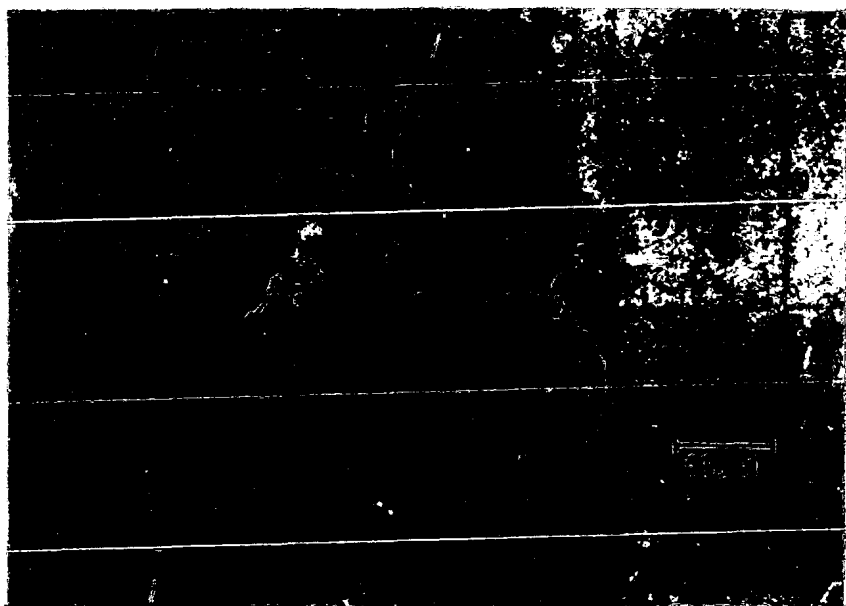


Fig. 10. Infección de maíz con las cepas endomicorrí-  
cicas (V.A.) nativas presentes en el suelo 9. Se obser-  
van vesículas (V) y arbusculos (A) entre el tejido  
radicular (25X).

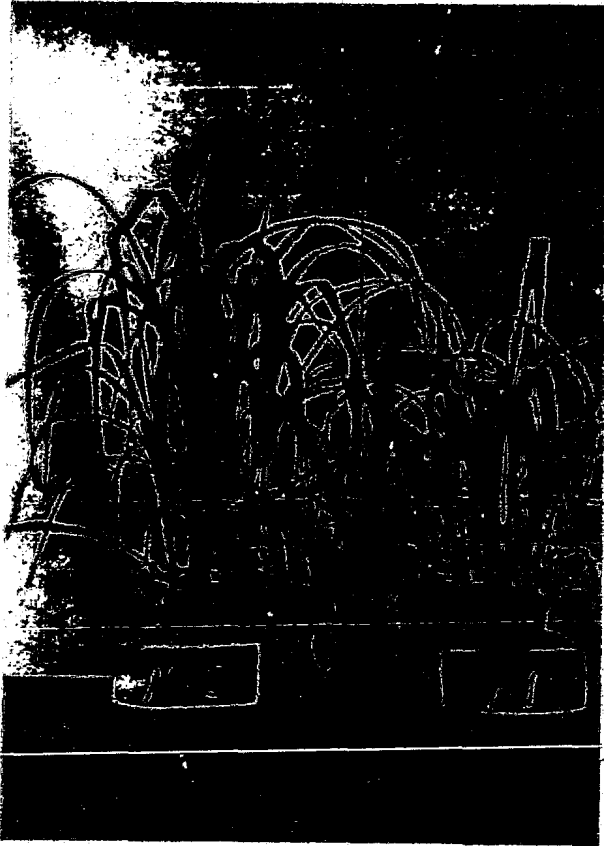


Fig. 11. Maíz preinoculado con Glomus fasciculatus (Experimento 4); se observa una respuesta mayor a la inoculación con la cepa preadaptada (M-2).

## CONCLUSIONES

1.- No se encontró una relación clara entre las propiedades físicas y químicas de los suelos, y la respuesta de las plantas a la infección endomicorrícica (V.A.) nativa. Esto no niega que ciertos factores edáficos puedan influir, por lo que se sugieren estudios más amplios sobre la interacción de las propiedades del suelo con los hongos endomicorrícicos.

2.- Los análisis estadísticos demostraron que las plantas de maíz presentan una respuesta diferente a la infección de las cepas nativas. Este comportamiento diferente resultó significativo en relación a la altura, peso seco y fósforo total en follaje. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de infección. Esto nos permite concluir que, en el grupo de suelos estudiados, se encontró una variación significativa en cuanto a la efectividad de las cepas nativas, y no significativa en relación a la infectividad de las mismas.

3.- En apoyo al punto anterior, podemos concluir que el porcentaje de infección micorrícica no siempre está relacionado con una buena respuesta de la planta; esto significa que porcentajes altos de infección pueden dar una respuesta similar a la obtenida con porcentajes medios de infección.

4.- La alta competitividad de las cepas nativas de la mayoría de los suelos estudiados, enmascaró el efecto de la

inoculación de maíz con Glomus fasciculatus. En algunos casos, se observó un efecto depresivo en las plantas inoculadas en relación a peso seco y altura, pero en ningún caso sobre la cantidad de fósforo asimilado. No se pudo determinar si éste efecto era temporal, es decir, si desaparecería con la edad de la planta, debido a que el experimento sólo cubrió la tercera parte del ciclo vegetativo de las plantas.

5.- De las tres técnicas de inoculación empleadas en este trabajo, podemos considerar que la preinoculación de plántulas transplantables resultó la mejor, no obstante, es necesario realizar más investigaciones al respecto.

6.- Se demostró que el someter las cepas a un proceso de adaptación a las condiciones edáficas con las que se piensa experimentar, puede conducir a un mejor establecimiento de las mismas, consiguiéndose una mayor respuesta de las plantas a la inoculación.

7.- Se concluye que aún cuando Glomus fasciculatus persiste viable en algunos suelos, después de haber sido introducido con plantas infectadas, su capacidad infectiva frente a las cepas nativas resultó notablemente menor; lo que nos indica la necesidad de inocular las plantas en cada ciclo, a fin de evitar el predominio de las cepas nativas.

8.- En uno de los suelos estudiados se encontró que la inoculación de maíz con Glomus fasciculatus, incrementó el

contenido de fósforo en follaje en una escala que va de 36 a 65% con respecto a las plantas no inoculadas. Se demostró, además, que con la inoculación se pueden igualar e incluso superar los efectos de la aplicación de fertilizantes fosfatados en suelos fijadores de fósforo.



## RESUMEN

Los suelos que presentan una elevada fijación de fósforo ocupan una extensión agrícola importantes en nuestro país. El problema fundamental en muchos de estos suelos es su baja productividad, para el cual no existe aún una solución práctica y económica. En relación a este problema, se ha demostrado que las micorrizas aportan beneficios a la planta huésped; siendo el más importante, entre otros, el incremento en la absorción de fósforo. Se considera, también, que la introducción de una cepa micorrícica eficaz puede aumentar el potencial agrícola de los suelos muy deficientes en fósforo.

Se estudiaron 14 muestras de suelos fijadores de fósforo, con el propósito de evaluar la micorrización (V.A.) nativa y su relación con las siguientes propiedades físicas y químicas: textura, color, pH, densidad real y aparente, CICT, Ca, Mg, K, Na, Fe, Cu y Mn intercambiables, materia orgánica, nitrógeno total, fósforo asimilable, fijación de fósforo y aluminio intercambiable. Se experimentó la inoculación de plantas de maíz y jitomate con Glomus fasciculatus, bajo las siguientes técnicas de inoculación: a) el uso de raíces infectadas, b) el suelo infestado y c) la preinoculación de plántulas. Los parámetros usados para evaluar la respuesta de las plantas a la infección fueron peso seco, altura, porcentaje de infección micorrícica y contenido de fósforo en follaje.

Las propiedades físicas y químicas, en los suelos estudiados, no influyeron claramente en la respuesta de las plantas a la infección endomicorrícica nativa.

Los análisis estadísticos nos indican que las cepas micorrícicas nativas tienen grados diferentes de efectividad y que, además, la respuesta de las plantas depende de la eficacia de las cepas micorrícicas y no del porcentaje de infección.

No se pudo apreciar un efecto claro a la inoculación de maíz con Glomus fasciculatus, con respecto a la altura y peso seco, en suelos que tienen cepas micorrícicas nativas; sin embargo, se obtuvieron incrementos del 36 al 64% en el contenido de fósforo en follaje, en comparación las plantas sin inocular. En algunos casos, se observó que la preadaptación de la cepa micorrícica al suelo de estudio es importante para obtener una mejor respuesta de la planta.

En algunos suelos la infectividad de Glomus fasciculatus tiende a disminuir con el tiempo, por lo que se sugiere la inoculación de las plantas en cada ciclo de cultivo, con el propósito de que las cepas nativas no predominen sobre la cepa introducida.

Se demostró que la inoculación de las plantas con cepas endomicorrícicas (V.A.) puede igualar e incluso superar los efectos de la aplicación de fertilizantes fosfatados, en suelos fijadores de fósforo.

## BIBLIOGRAFIA

- Abbott, L. K., and Robson, A. A. 1978. Growth of subterranean clover in relation to the formation of endomycorrhizas by introduced and indigenous fungi in a field soil. *New. Phytol.* 81, 575-585.
- Aguilera, H. N. 1969. Geographic distribution and characteristic of volcanic ash soils in Mexico. Panel Sobre Suelos Derivados de Cenizas Volcánicas de América Latina. Centro de Enseñanza e Investigación, Turrialba, Costa Rica. A.G. 3/12.
- Alexopoulos, C.J. 1977. Introducción a la Micología. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Argentina.
- Association of Official Agricultural Chemist (AOAC). 1970. Official methods of analysis. Washington, D.C. Broad, William and Herwats.
- Azcón, R. Marín, A.D. and Barea, J. M. 1978. Comparative role of phosphate in soil inside the host on the formation and effect of endomycorrhiza. *Plant and Soil.* 49, 561-567.
- Azcón, R. and Ocampo, J. A. 1981. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *New. Phytol.* 87, 667-685.
- Barrow, N.J., Malajczuc, K.M. and Shaw, T.C. 1977. A direct test of the ability of vesicular-arbuscular mycorrhiza to help plants take up fixed soil phosphate. *New. Phytol.* 78, 269-276.

- Black, C. A., Evans, D. D.; White, J.L., Ensminger, L.E. and Clark, F.E. 1979. Methods of soil Analysis. I Physical and Mineralogical Properties, Including statistics of Measurement and Sampling. Agronomy 9, American Society Of Agronomy. Inc. Publisher. Madison Wisconsin, U.S.A.
- Blake, C. A. 1965. Bulk density; in: Methods of Soil Analysis, Part 2, Chemical and Microbiological Properties. Madison Wisc. Am. Soc. Agronomy Inc. Agronomy 9, 771-1575.
- Bouyoucos, G.J. 1963. Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. Soil Sci. 42, 25-30.
- Bowen, G. D. 1980. Mycorrhizal roles in tropical plants and ecosystems. In: P. Midola (Ed.) Tropical Mycorrhizal Research. Oxford Univ. Press. England. 165-190.
- Bray, H. H.; and Kurtz, T. L. 1945. The determination of total organic and available forms of phosphorus in soils. Soil Sci. 59, 439-445.
- Crush, J. R. and Pattison, A.C. 1975. Preliminary results on the production of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculum by freeze drying in F.E. Sanders; B. Mosse; and P.B. Tinker (Ed.) Endomycorrhiza. Academic Press, London. 485-493.
- Daft, M.J. and Nicolson, T.H. 1969. Effect of endogone mycorrhiza on plant growth. II Influence of soluble phosphate on endophyte and host in maize. New. Phytol. 68, 945-952.

- Daft, M.J. and Nicolson, T.H. 1972. Effect of endogone mycorrhiza on plant growth. IV Quantitative relationships between the growth of the host and the development of the endophyte in tomato and maize. *New. Phytol.* 71, 287-295.
- Daniels, B.A. and Menge, J. A. 1981. Evaluation of the commercial potential of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, Glomus epigaeus. *New. Phytol.* 87, 345-354.
- Fassbender, W.H. 1975. Química de Suelos con Enfasis en Suelos de América Latina. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. Ed. IICA. Turrialba, Costa Rica.
- Fitts, J. and Waugh, D. 1966. Soil test interpretation studies laboratory and potted plant. N.C.S.U. Agric. Exp. Sta. Tech.
- Gebhart, H. and Coleman, N.T. 1974. Anion adsorption by allophanic tropical soils; III Phosphate adsorption. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 8, 263-266.
- Gerdeman, J.W. 1961. A species of endogone from corn causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Mycologia* 53, 254-261.
- Gerdeman, J.W. and Trappe, J.M. 1974. The Endogonace in the Pacific Northwest. *Mycologia, Memoir*, 5. 76 p.
- Gerdeman, J.W. and Trappe, J.M. 1975. Taxonomy of the Endogonace. In F.E. Sanders; B. Mosse, and Tinker. (Ed.). *Endomycorrhizas*. Academic Press, London. 35-51.

- Giovanetti, M. and Mosse, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in Roots. *New. Phytol.* 84, 489-500.
- Grada-Yautentzi, R. y Valdés, M. 1979. Desarrollo de Micorriza vesículo-arbuscular en algunos cultivos. *Bol. Soc. Mex. Mic.* 13, 47-53.
- Hall, I.R. 1979. Soil pellets to introduce vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi into soil. *Soil Biol. Biochem.* 11, 85-86.
- Hewitt, E.J. 1966. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. Tech Communication No. 22, 2nd Commonwealth Bureau of Horticulture and Plantation Crop.
- Issac, A.R. and Kerber, J.D. 1972. Atomic absorption and flame photometry; Techniques and uses in soil, plant and water analysis. In L.M. Walsh (Ed.) *Instrumental methods for analysis of soils and plant tissue.* Soil Science Society of America Inc. 17-37.
- Jackson, M.L. 1964. *Análisis Químico de Suelos.* Barcelona, Omega.
- Khan, A.G. 1972. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal association on growth of cereals. I Effects on Mize growth. *New. Phytol.* 71. 613-619.
- Lewis, H.D. 1975. Comparative aspects of the carbon nutrition of mycorrhizas. In F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker (Ed.) *Endomycorrhizas.* Academic Press, London, 119-148.

- Macedo, A.S. y Ferrara, C.R. 1981. Infección de la micorriza vesículo-arbuscular (V.A.I), en diferentes leguminosas de las localidades que forman el Plan Zacapoaxtla-C.P. Puebla, México. XIV Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo; 29 de Nov. al 3 de Dic.; San Luis Potosí, S.L.P.
- Manjunath, A. and Bagyaraj. 1981. Components of V.A. mycorrhizal inoculum and their effects on growth of onion. *New. Phytol.* 87, 355-361.
- Menge, J.A.; Steirle, D.; Bagyaraj; Johnson, L.V.; and Leonard R. 1978. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New. Phytol.* 80. 575-578.
- Menge, J.A.; Johnson, L.V.; and Minassan, V. 1979. Effect of heat treatment and three pesticides upon the growth and reproduction of the mycorrhizal fungus Glomus fasciculatus. *New. Phytol.* 82, 473-480.
- Mizota, C. 1977. Phosphate fixation by and soils different in their clay mineral composition. *Soil Sci. Plant. Nutr.* 23, 311-318.
- Mosse, B. 1956. Studies on the endotrophic mycorrhiza of some fruit plants. Ph.D. thesis. Univ. of London, England.
- Mosse, B. and Hayman, D.S. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. II In unsteriled fields soils. *New. Phytol.* 70, 29-34.

- Macedo, A.S. y Ferrara, C.R. 1981. Infección de la micorriza vesículo-arbuscular (V.A.), en diferentes leguminosas de las localidades que forman el Plan Zacapoaxtla-C.P. Puebla, México. XIV Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo; 29 de Nov. al 3 de Dic.; San Luis Potosí, S.L.P.
- Manjunath, A. and Bagyaraj. 1981. Components of V.A. mycorrhizal inoculum and their effects on growth of onion. *New. Phytol.* 87, 355-361.
- Menge, J.A.; Steirle, D.; Bagyaraj; Johnson, L.V.; and Leonard R. 1978. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New. Phytol.* 80. 575-578.
- Menge, J.A.; Johnson, L.V.; and Minassan, V. 1979. Effect of heat treatment and three pesticides upon the growth and reproduction of the mycorrhizal fungus Glomus fasciculatus. *New. Phytol.* 82, 473-490.
- Mizota, C. 1977. Phosphate fixation by and soils different in their clay mineral composition. *Soil Sci. Plant. Nutr.* 23, 311-318.
- Mosse, B. 1956. Studies on the endotrophic mycorrhiza of some fruit plants. Ph.D. thesis. Univ. of London, England.
- Mosse, B. and Hayman, D.S. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. II In unsterilized fields soils. *New. Phytol.* 70, 29-34.



- Mosse, B.; Hayman, D.S.; and Arnold, D. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V Phosphate uptake by three plant species from P-deficient soils labelled with P<sup>32</sup>. *New. Phytol.* 72, 809-815.
- Mosse, B. 1973. The role of mycorrhiza in phosphorus solubilization. In J.S. Furtado (Ed.), *Global impacts of applied microbiology (GIAM)*. Proc. Fourth. Internat. Conf. Sao Paulo, Brasil 1971. 543-561.
- Mosse, B. 1973b. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV In soil given additional phosphate. *New. Phytol.* 72, 127-136.
- Mosse, B. 1975. Specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In F. E. Sanders, B. Mosse, and P.B. Tinker (Ed.) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London 469-484.
- Mosse, B. 1977. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. X Responses of Stylosantes and Maize to inoculation in unsterile soils. *New. Phytol.* 78, 277-288.
- Mosse, B. and Hayman, D.S. 1980. Mycorrhiza in agricultural plant. In P. Mikola (Ed.) *Tropical Mycorrhizal Research*. Oxford Univ. Press. England. 213-230.
- Mosse, B. 1981. *Vesicular-arbuscular Mycorrhiza Research for Tropical Agriculture*. College of Tropical Agriculture. University of Hawaii. Misc. Publ.

Munsell Soil Chart. 1975. Edition Munsell Color, Co. Maryland, E.U.A.

Ocampo, J.A. and Hayman, D.S. 1981. Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal infections. II Crop rotations and residual effects of non-host plants. New. Phytol. 87. 333-343.

Owusu-Bennoha, E. and Wild, A. 1979. Autoradiography of the depletion zone of phosphate around onion roots in the presence of vesicular-arbuscular mycorrhiza. New. Phytol. 82, 133-140.

Palacios-Mayorga, S. y Vallejo, G. E. 1981. Estimación de la infección endomicorrícica (V.A.) y la nodulación, ambas nativas, en algunas variedades de Phaseolus vulgaris y Phaseolus coccineus en suelos de Jaltenco, Edo. de México. XIV Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. San Luis Potosí, S.L.P.

Palacios-Mayorga, S.; Salinas Chapa, C.; y Shimada Miyasaka, K. 1982. Incremento en el crecimiento y absorción de fósforo en cebolla (Allium cepa) como respuesta a la inoculación con mycorriza (V.A.) en un suelo del Valle de Toluca, Edo. de México. XV Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. CENAPRO, México.

Palacios-Mayorga, S. y Salinas Chapa, C. 1982. Efecto de la inoculación de dos variedades de cebolla (Allium cepa) con hongos endomicorrícicos (V.A.) en suelos muy deficientes en fósforo. Primer Congreso Nacional de Micología. Xalapa, Ver.

- Palacios-Mayorga, S.; Gama, C.J.E.; López, P.J.L.; y Vallejo, G.E. 1983. Estudio Edafológico y Microbiológico en la Región del Volcán Ceboruco, Estado de Nayarit, México. Instituto de Geología (en prensa).
- Powell, C.L. 1976. Development of mycorrhizal infections from Endogone spores and infected root segments. Trans. British. Mycol. Soc. 66, 439-445.
- Powell, C. and Daniel, J. 1978. Mycorrhizal fungi stimulate uptake of soluble and insoluble phosphate fertilizer from a phosphate deficient soils. New. Phytol. 80, 351-358.
- Ratnayake, M.; Leonard, R.J.; and Menge, J.A. 1978. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. New. Phytol. 81. 543-552.
- Sanders, F.E. 1975. The effect of foliar applied phosphate on the mycorrhizal infections of onions roots. In F.E. Sanders, B. Mosse, and P.B.Tinker (Ed.) Endo-mycorrhizas. Academic Press. London. 261-276.
- Sanni, S.O. 1976. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in some Nigerian soils and their effect on the growth of Cowpea (Vigna unguiculata), Tomato (Lycopersicon esculentum) and Maize (Zea Mayz). New. Phytol. 77, 667-671.

- Swaminathan, K. and Verma, B.C. 1978. Responses of three crop species to vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on zinc-deficient Indian soils. *New. Phytol.* 82. 481-487.
- Vega, R.E.J. 1979. Evaluación de fuentes de fertilizantes fosfóricos en suelos con diferentes capacidades de fijación de fósforo. Tesis de Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Walkley, A. 1947. Critical examination for determining organic carbon in soils. *Soil Sci.* 63, 251-264.
- Woolhouse, H.M. 1975. Membrane structure and transport problems considered in relation to phosphorus and carbohydrate movements and the regulation of endotrophic mycorrhizal associations. In F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker (Ed.) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London. 209-239.