



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
CUAUTITLAN



"RESPUESTA DEL CHILE INOCULADO CON DOS ESPECIES DE
ENDOMICORRIZAS VESICULO-ARBUSCULARES AL ATAQUE
DE *Fusarium oxysporum* Sch. Y *Rhizoctonia solani* Kuhn.
DURANTE EL TRASPLANTE, BAJO CONDICIONES
DE INVERNADERO"

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS MANCOMUNADA
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
INGENIERO AGRICOLA
P R E S E N T A N :
IGNACIO ORTUÑO PINEDA
MARIA DEL ROCIO PALOMINO SUASTE
GERARDO PEDRAZA ECHEVARRIA

ASESORES: M.C. YAZMIN CUERVO USAN
ING OTILIO ACEVEDO SANDOVAL

CUAUTITLAN IZCALLI, MEXICO

1992



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

INDICE

I.	RESUMEN.....	1
II.	INTRODUCCION.....	2
III.	REVISION DE LITERATURA.....	4
	1.- GENERALIDADES DEL CHILE.....	5
	1.1.- Importancia Económica.....	6
	1.2.- Ubicación Taxonómica y Descripción.....	7
	1.3.- Requerimientos Ecológicos.....	8
	1.4.- Plagas y enfermedades.....	9
	2.- ECOLOGIA DE LA RIZOSFERA.....	11
	2.1.- Concepto de rizosfera.....	11
	2.2.- Características de la rizosfera.....	11
	2.3.- Efecto rizosférico.....	13
	2.4.- Interacciones rizosféricas.....	15
	2.4.1.- Concepto de simbiosis.....	15
	2.4.2.- Interacciones microorganismos- plantas.....	16
	2.4.3.- Interacciones microorganismos- microorganismos.....	17
	3.- GENERALIDADES DE <i>Fusarium oxysporum</i> Sch.....	19
	3.1.- Importancia económica.....	19
	3.2.- Ubicación taxonómica y descripción.....	19
	3.3.- Patogénesis.....	21
	4.- GENERALIDADES DE <i>Rhizoctonia solani</i> Kunt.....	23
	4.1.- Importancia económica.....	23
	4.2.- Ubicación taxonómica y descripción.....	24
	4.3.- Patogénesis.....	26
	5.- INTERACCION ENTRE <i>F. oxysporum</i> y <i>R. solani</i>	28
	6.- GENERALIDADES DE LAS MICORRIZAS.....	30
	6.1.- Ectomicorrizas.....	33
	6.2.- Ectendomicorrizas.....	34
	6.3.- Micorrizas Ericáceas.....	35
	6.3.1.- Micorrizas Ericoides.....	36
	6.3.2.- Micorrizas Arbutoides.....	37

	6.3.1. Micorrizas Monotropoides.....	37
	6.4. Micorrizas Orquideales.....	37
	6.5.- Micorrizas Vesículo-Arbusculares.....	38
	6.5.1.- Importancia y Uso en la Agricultura..	38
	6.5.2.- Ubicación taxonómica y descripción...	41
	6.5.3.- Morfología.....	46
	6.5.3.1.- Fase Extramatricial.....	46
	6.5.3.2.- Fase Intraradical.....	47
	6.5.4.- Proceso de infección.....	50
	6.5.5.- Fisiología.....	53
	6.5.6.- Ecología.....	54
	6.5.7.- Interacciones con otros Microorga-	
	nismos.....	57
	6.5.7.1.- Organismos benéficos.....	58
	6.5.7.2.- Organismos patógenos.....	60
	6.5.7.2.1.- Mecanismos de supresión de	
	patógenos.....	66
	6.5.7.3.- Interacciones MVA-Chile.....	70
IV.-	MATERIALES Y METODOS.....	73
	1.- Preparación del inóculo micorrízico.....	73
	2.- Preparación del inóculo patogénico.....	73
	3.- Infestación del suelo.....	74
	4.- Siembra.....	74
	5.- Transplante.....	75
	6.- Evaluaciones.....	76
V.-	ANÁLISIS DE RESULTADOS.....	78
	1.- Altura de planta.....	78
	2.- Porcentaje de sobrevivencia.....	82
	3.- Severidad de la enfermedad.....	83
	4.- Peso fresco del vástago.....	85
	5.- Peso seco del vástago.....	86
	6.- Peso fresco de raíz.....	87
	7.- Porcentaje de infección micorrízica.....	88
	8.- Porcentaje de infección patogénica.....	90
	9.- Índice de eficiencia micorrízica.....	91

10.-	Curva de infección micorrizica.....	92
11.-	Correlaciones.....	93
VI.-	DISCUSION.....	94
VII.-	CONCLUSIONES.....	98
VIII.-	BIBLIOGRAFIA.....	99
IX.-	ANEXOS.	
	1.- Análisis de suelo.	
	2.- Análisis de varianza.	
	3.- Prueba de comparación de medias más honesta de Tukey.	
	4.- Correlaciones.	

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1.-	Contenido mineral y vitamínico del chile.....	4
"	2.- Interacciones simbióticas.....	15
"	3.- Mecanismos MVA de supresión de patógenos.....	68
"	4.- Medias del análisis combinado de los 16 tratamientos para cada parámetro estudiado y prueba de la diferencia más honesta de Tukey.....	79

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1.-	Esquema de la rizósfera.....	12
"	2.- Efecto rizosférico.....	14
"	3.- Procesos de los organismos rizosféricos.....	18
"	4.- <i>Fusarium oxysporum</i> Sch.....	21
"	5.- <i>Rhizoctonia solani</i> Kunt.....	25
"	6.- Tipos de micorrizas.....	32
"	7.- Cambios morfológicos en raíces micorrizadas....	33
"	8.- Esporas representativas de los hongos MVA.....	45
"	9.- Estructura de los hongos MVA.....	50
"	10.- Procesos de infección de los hongos MVA.....	52

"	11. Altura de planta.	82
"	12. Porcentaje de sobrevivencia.....	83
"	13.- Severidad de la enfermedad.....	84
"	14.- Peso fresco del vástago.....	85
"	15.- Peso seco del vástago.....	86
"	16.- Peso fresco de raíz.....	87
"	17.- Porcentaje de infección micorrizica.....	89
"	18.- Porcentaje de infección patogénica.....	90
"	19.- Índice de eficiencia micorrizica.....	91
"	20.- Curva de infección micorrizica.....	92
"	21.- Porcentaje de incremento respecto al patógeno.....	95

I.- RESUMEN.

Se evaluó la respuesta de plántulas de chile Tampiqueño 74 micorrizadas con *Glomus fasciculatum* y *G. mosseae* en relación a la resistencia a la virulencia de *F. oxysporum* y/o *R. solani*, bajo condiciones de invernadero. Las plántulas fueron inoculadas con los hongos micorrizicos en el momento de la siembra y con los hongos patógenos durante el trasplante. El trasplante se efectuó a los 35 días en macetas de 1.5 l de capacidad depositando 3 plántulas por maceta. El diseño experimental fué un factorial 4 x 4 con arreglo en bloques al azar, dando como resultado 16 tratamientos con 4 repeticiones obteniéndose 64 unidades experimentales. Por otro lado, se establecieron 12 macetas con 3 plántulas cada una bajo las mismas condiciones, a fin de realizar muestreos semanales para el seguimiento del desarrollo de la simbiosis en cada uno de los hongos micorrizicos. Los parámetros evaluados fueron altura de planta, peso fresco de vástago y de raíces, peso seco de vástago, porcentaje de infección micorrizica, incidencia y severidad de la enfermedad, índice de eficiencia micorrizica y el porcentaje de infección patogénica. Los resultados indicaron que dentro de los hongos micorrizicos *G. mosseae* fue más efectivo que *G. fasciculatum* y en los hongos patógenos *F. oxysporum* fué más agresivo que *R. solani* bajo las condiciones estudiadas. *G. mosseae* y *G. fasciculatum* solos o en combinación disminuyeron el ataque de *F. oxysporum* y *R. solani* en forma aislada o conjunta.

II.- INTRODUCCION.

La importancia de los microorganismos en ambientes naturales deriva de su ubicuidad, diversidad, y sobre todo de su gran espectro de actividades. En la mayoría de los casos, tales actividades repercuten en los seres superiores que comparten un determinado habitat. Concretamente, el suelo, medio natural para el crecimiento de las plantas es, a su vez, habitat de un gran número de microorganismos (Bacterias, Hongos, Protozoarios, etc.) que desarrollan una amplia gama de acciones de considerable repercusión en productividad agrícola (Barea y Azcon-Aguilar, 1982).

Las raíces de las plantas soportan el desarrollo de un complejo de microorganismos que, en conjunto, pueden tener un profundo efecto en el crecimiento y supervivencia de la planta, en los que destacan los Hongos y Nemátodos patógenos del suelo que son causantes de pérdidas económicas considerables. Esto ha provocado que el hombre busque métodos de control eficientes dirigidos a disminuir estas pérdidas. Dentro de estos, se han desarrollado más los físicos y químicos, que si bien son generalmente efectivos, son extremadamente costosos (cerca de 30 millones de dólares la creación de cada nuevo pesticida) y han ocasionado una serie de problemas secundarios (compactación del suelo, resistencia genética, contaminación, etc.).

Otro de los métodos que ha sido menos desarrollado, pero no menos promisorio, es el control biológico, que involucra el uso de uno o más procesos biológicos para disminuir la densidad del inóculo del patógeno o reducir las actividades que producen la enfermedad.

Varios hongos antagonísticos tienen potencial para llegar a ser agentes de biocontrol bajo condiciones agrícolas comunes, entre los cuales se encuentran las micorrizas que han recibido considerable atención en los últimos años, ya que

como señala Schenck (1981) ofrecen una alternativa, al producir cambios fisiológicos y morfológicos en la planta, lo que ayuda a este propósito.

Las micorrizas (literalmente hongo-raíz) son hongos que establecen asociaciones simbióticas mutuamente benéficas con las raíces, en donde el hongo recibe de la planta carbohidratos y otras sustancias, y la planta del hongo incrementos en la absorción de nutrientes y agua, además de que le ayudan a resistir estrés de tipo físico-químico y patológico.

En la actualidad se tienen establecidos clásicamente 5 tipos de micorrizas: Ectomicorrizas, Ectendomicorrizas, Ericales, Orquideales y Vesículo-Arbusculares; estas últimas son las que se encuentran más comunmente en un vasto rango de plantas y son las más estudiadas.

El presente trabajo tiene como objetivos evaluar la respuesta del chile inoculado con dos cepas de hongos Endomicorrizicos Vesículo-Arbusculares (*Glomus fasciculatum* y *G. mosseae*) al ataque de *Fusarium oxysporum* Sch. y *Rhizoctonia solani* Kunt, durante el trasplante bajo condiciones de invernadero, así como establecer la existencia de un antagonismo y/o sinergismo entre organismos patógenos y/o micorrizicos y la evaluación en forma secuencial del porcentaje de infección micorrizica de los dos simbioses.

III.- REVISION DE LITERATURA.

1.- GENERALIDADES DEL CHILE.

En México el chile (*Capsicum* spp.) se cultiva y usa como alimento y condimento en la dieta diaria de la población desde la época precolombina. El maíz, el frijol, las calabazas y el chile fueron la base de la alimentación de las diferentes culturas que poblaron Mesoamérica. Esta región es considerada como uno de los principales centros de domesticación del género *Capsicum*, en particular de la especie *annuum*, que es la más importante (Laborde, 1983; Guantos, 1984). Sin embargo, después de la conquista fué llevado a Europa, en donde fué aceptado y su uso se extendió a diferentes partes del mundo, principalmente a los continentes Africano y Asiático; esta circunstancia motivó que varios botánicos de siglos pasados creyeran que el chile era originario de estas regiones, concretamente en La India (García, 1983).

En la actualidad este cultivo cumple una función socioeconómica importante para el país. Por ser un cultivo hortícola intensivo, requiere de muchos cuidados en todas las etapas de su desarrollo; se utilizan un promedio de 120 a 150 jornales por ha. en las labores de cultivo, principalmente en las cosechas (Laborde, 1983; Murillo, 1985). Se siembra como monocultivo en un 90% y el restante 10% se siembra como cultivo intercalado, preferentemente con maíz y frijol, y en menos proporción con naranja, piña, plátano y papaya (Laborde, 1983). El consumo per cápita del pueblo mexicano se estima en 50-70 grs/día, ingiriéndose en diversas formas: en verde, deshidratado, encurtido, en salsas, etc. (García, 1983).

El chile es rico en vitamina C y caroteno y en menor grado en vitaminas del complejo B (cuadro I); entre más maduro sea el fruto, más contenido vitamínico tiene, siempre y cuando no esté demasiado maduro; el color del chile está

determinado por varias sustancias, entre las que destacan la capsantina, que tiene una coloración de rojo oscuro, la cual se pronuncia más al diluirla en grasas. El sabor picante está determinado por el alcaloide llamado capsicina, el que está concentrado en la placenta, luego en la pulpa y semillas y por último en la cáscara (Murillo, 1985).

CUADRO 1.- Contenido mineral y vitamínico del chile (100 g de porción comestible).

	Ca	P	Fe	Na	K	Vit. A +	Tia mina	Ribo flav	Nia cin	Acid Ascór
Inmaduro										
Verde crudo	9	22	0.7	13	219	420	0.08	0.08	0.5	125
Cocinado	9	16	0.5	9	149	420	0.06	0.07	0.5	96
Maduro rojo										
Crudo	13	30	0.6	-	-	4450	0.08	0.08	0.5	204

+UI, todos los demás valores están en mg.

FUENTE: Nonnecke, (1969).

En México existe una gran variación genética del chile, tanto en lo que se refiere a la forma, tamaño y color del fruto, como a las características de la planta y a su poder de aclimatación al medio, por lo que la producción se encuentra bastante diseminada y las zonas productoras se distinguen de acuerdo al tipo de chile que producen; por ejemplo, el chile de los tipos ancho, mulato y pasilla se siembra en el Bajío, Aguascalientes, Zacatecas y Jalisco; el tipo serrano en Nayarit, Veracruz, San Luis Potosí, Coahuila y Nuevo León; el tipo jalapeño en Veracruz, Oaxaca y Chihuahua; dulces de exportación en Sinaloa y Baja California; mirasol en Aguascalientes, Nayarit y Zacatecas; y por último, los habaneros en Yucatán (Guantos, 1984; Laborde, 1983; García, 1983).

1.1.-Importancia económica.

A nivel nacional es una de las hortalizas más importantes; se consumen alrededor de 100 clases distintas de fruto, es la hortaliza que frecuentemente es más consumida diariamente y ocupa el primer lugar en cuanto a superficie sembrada, superando a la papa y al tomate, que son junto con el chile las hortalizas más populares; ocupa el tercer lugar en volumen de producción entre las hortalizas, después del tomate y la papa; con respecto al valor de la producción ocupa el noveno lugar a nivel general (cultivos anuales y perennes), superado por: maíz, sorgo, trigo, caña de azúcar, alfalfa, tomate, algodón y frijol (Murillo, 1985).

El área sembrada con los chiles de mayor uso en el país fluctúa de 80 mil a 90 mil has; esta área da una producción estimada de más de 500 mil toneladas de frutos frescos y 30 mil toneladas de frutos secos; el valor de la producción es de 4,179 millones de pesos (Laborde, 1983; Murillo, 1985).

Es de hacer notar que los chiles más importantes a nivel nacional, son los anchos, serranos, mirasol y jalapeños, los cuales cubren el 75 % del área total del país. El 80 % del área sembrada es explotada bajo riego y el 20% restante es de temporal y humedad residual, principalmente en las regiones productoras de Veracruz y Oaxaca.

Es importante mencionar que tanto la superficie sembrada como la producción, se han elevado constantemente a través de los años. En el primer cuarto del presente siglo la mayor área sembrada y consecuentemente la de mayor volumen de producción era de chile seco (ancho, pasilla, etc.), con más del 60 % del área total; en la actualidad esta proporción se ha invertido y el 60 % del área nacional se dedica a chile verde (serrano, jalapeño, etc.) (Laborde, 1983).

Los chiles de exportación representan el 10 % del área total cultivada anualmente (alrededor de 9,000 has.). El 80 % del volumen exportado lo constituye el chile dulce tipo bell

y el resto son chiles picantes tales como: anaheim, caribe, fresno, cobanello, caloro, pimiento rojo, serrano, jalapeño y otros. Más del 95% del total de las exportaciones se realizan durante el periodo comprendido de diciembre a abril, época en que las producciones en Estados Unidos y Canadá son bajas y los chiles mexicanos pueden competir con ventaja. Estados Unidos absorbe alrededor del 85% del total de las ofertas mexicanas y el resto Canadá (Anónimo, 1986).

Los principales estados productores de chile para exportación son: Sinaloa, que aporta el 85.6 % de la producción, le siguen Sonora con el 7.0 %, Tamaulipas con el 3.4 %, Nayarit con el 2.1 % y el resto corresponde a Jalisco (0.6 %), Veracruz (0.5 %), Baja California (0.4%) y Guanajuato (0.4 %) (Anónimo, 1986).

1.2.-Ubicación taxonómica y descripción botánica.

El chile pertenece a la familia Solanaceae y al género *Capsicum*. Su clasificación taxonómica es la siguiente:

División:	Embryophita siphonogama
Subdivisión:	Angiospermae
Clase:	Dicotyledoneae
Subclase:	Metachlamydeae
Orden:	Tubiflorae
Suborden:	Solanineae
Familia:	Solanaceae
Género:	<i>Capsicum</i>
Especie:	spp

(García, 1983).

Existen alrededor de 30 especies, aunque de ellas las que tienen importancia alimenticia son: *Capsicum annuum* L.; *C. frutescens* L.; *C. pubescens* R.; *C. pendulum* W. y *C. sinense* J. aunque no hay una clara diferenciación. (Murillo, 1985).

La especie más importante es *C. annuum*, de la cual se distinguen siete tipos principales: *C. annuum* var. *condides* (chile de Chiapas), *C. annuum* var. *acuminatum* (chile serrano), *C. annuum* var. *longum* (chile pasilla), *C. annuum* var. *grossum* (chile ancho), *C. annuum* var. *cerasiforme* (chile mirasol), *C. annuum* var. *abbreviatum* (chile morita) y *C. annuum* var. *frutescens* (chile habanero) (García, 1983).

Los chiles son plantas herbáceas o arbustivas de tronco leñoso y ramificación dicotómica, provistas de hojas solitarias o geminadas, alternas, lisas y brillantes; con limbo entero o sinuado; las flores pueden ser solitarias o compuestas y axilares o formando cimas, con pedúnculo de tamaño variable; el cáliz es ciliiforme o campanulado, persistente, con 5 sépalos; la corola es rotada, tiene forma de copa, de color blanco o violáceo; los estambres en número de 5 a 6 son rectos, con filamentos muy cortos; las anteras azules, moradas o amarillas tienen lóculos paralelos y dehiscencia longitudinal; con ovario, esférico o cónico; el fruto es una baya inflada poco jugosa, oblonga, conoidal o subglobosa, por lo común con 2 celdas incompletas pero hasta 5, cuando madura adquiere sucesivamente diferente coloración: amarilla, anaranjada, roja y café rojiza; las semillas son subreniformes, muy comprimidas, con testa reticulada rugosa (García, 1983; León, 1968).

1.3.- Requerimientos ecológicos.

Esta hortaliza se siembra comercialmente desde el nivel del mar, en las costas del Golfo y del Pacífico, hasta los 2 500 m de altura en las regiones templadas de la Mesa Central (Guantos, 1984).

Para la germinación requiere temperaturas superiores a 15.3 °C, con un rango óptimo entre 18-35 °C (Murillo, 1985). Para su mejor crecimiento requiere de temperaturas medias

óptimas de 21-29.5 °C con una mínima de 18 °C y una máxima de 35 °C (Nonnecke, 1989). El crecimiento de la planta se detiene por debajo de los 10 °C y las heladas matan a la planta (Maistre, 1969). En las fases de floración y fructificación la temperatura óptima es de 21-32 °C en temperaturas diurnas, y de 16 °C en nocturnas (Murillo, 1985). La intensidad del color del fruto es también un factor de respuesta a la temperatura, ya que el mejor color de fruto se obtiene entre 18-24 °C y deja de ser formado a 13 °C (Nonnecke, 1989).

El chile es una planta exigente en cuanto a luminosidad durante todo el ciclo y principalmente en la floración (Serrano, 1978).

La precipitación requerida por el chile puede variar desde 700 mm hasta 1 200 mm (Quintanilla, 1973). Se desarrolla en suelos bien drenados de textura media, ricos en fósforo y nitrógeno con un rango de pH de 6-7.5 (Sarli, 1980)

1.4.- Plagas y enfermedades.

A nivel nacional el barrenillo o picudo del chile (*Anthonomus eugenii* Cano), es la plaga más generalizada. Es una larva de color blanco cremoso con cabeza café; cuando adulto es un picudo que deposita los huevecillos en las flores y las larvas nacen dentro de la flor o de los frutos (Laborde, 1983; Murillo, 1985).

El pulgón verde (*Myzus persicae* Sulzer), es también una plaga importante a nivel nacional. La ninfa y el adulto succionan los jugos de las partes tiernas de la planta, arrugando las hojas por la mielecilla que segregan. Además del daño que causa como insecto chupador, es uno de los transmisores primarios de las enfermedades virosas (Laborde, 1983). Otras plagas menos importantes en el cultivo del chile son: los trips (*Trips tabaci* Lind) y el minador de la hoja (*Liriomyza munda* Frick) (Vilmorin, 1977); la mosquita blanca

(*Trialeurodes vaporariorum*) y la diabrotica (*Diabrotica baltata*) (Murillo, 1985).

Respecto a las enfermedades, la marchitez del chile causada por el hongo *Phytophthora capsici* L. constituye a nivel nacional uno de los principales problemas que afectan la productividad del cultivo. Se estima que reduce los rendimientos en 20-30 % afectando, en mayor o menor medida a todas las regiones productoras del país (Favela, 1986). El daño principal se localiza en el cuello de la raíz o base del tallo; presenta una mancha de color oscuro y de apariencia seca que rodea al tallo y causa un marchitamiento repentino y muerte de la planta (Rosas, 1982). La infección ocurre después de los 70 días de edad de la planta, siendo difícil observar daños antes de este período; el hongo sobrevive en residuos de cosechas y puede transmitirse por semilla (SARH-INIA, 1984).

Otra de las enfermedades importantes del chile es el ahogamiento o Damping-off, causada por el grupo de hongos *Pythium*, *Fusarium*, *Rhizoctonia* y *Phytophthora*. Cuando esta enfermedad ataca antes de la nacencia, la semilla alcanza a emitir un tallo que muere rápidamente; si se presenta después de la nacencia en las hojas de las plántulas se observa una debilidad que se va acrecentando hasta marchitar completamente la planta, y en el cuello del tallo a nivel del suelo se observa un estrangulamiento bien marcado. Esta enfermedad pasa rápidamente a las plantas sanas y se forman áreas de plantas muertas (SARH-INIA, 1982).

Otras enfermedades que atacan al cultivo son: mancha de la hoja y del tallo (*Cercospora capsici* Heald & Wolf) (Chup y Sherf, 1970); mancha bacteriana (*Xanthomonas vecicatoria*) (Murillo, 1985); pudrición de la punta del fruto (*Colletotrichum capsici* Sydow) (SARH-INIA, 1984); y las enfermedades virales provocadas por el virus del jaspeado del tabaco (VJT), virus del mosaico del pepino (VMP) y el virus del mosaico del tabaco (VMT) (Anónimo, 1971).

2.- ECOLOGIA DE LA RIZOSFERA.

2.1.- Concepto de rizosfera.

El microbiólogo agrícola de origen alemán Lorenz Hiltner, utiliza por primera vez en 1904 el término "rizósfera", refiriéndose a aquella porción del suelo inmediata a las raíces directamente influida por sustancias que provienen de estas en la solución del suelo, favoreciendo el crecimiento microbiano (Barea y Azcon-Aguilar, 1982b; García, 1987; Curl y Truelove, 1986).

El principal factor biológico de la rizósfera o zona de influencia radicular es el mayor número y actividad de microorganismos del suelo en esta región que en el suelo libre de raíces. Entre estas dos zonas hay una área de transición en la cual la influencia radicular disminuye con la distancia, generalmente de 1 o 2 mm (Katznelson, citado por Bruehl, 1987).

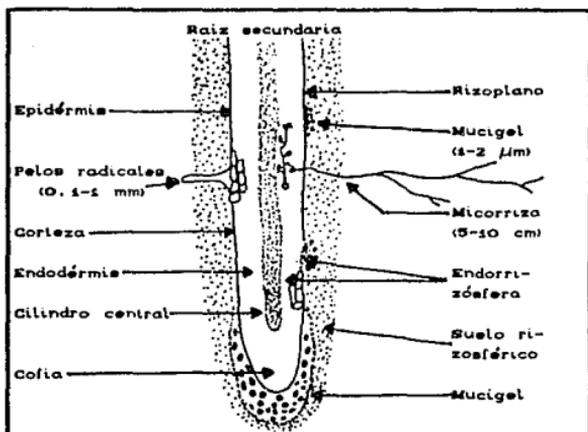
Las actividades metabólicas de tales poblaciones microbianas estimuladas desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo en la rizósfera, son de vital importancia para el desarrollo de las plantas.

2.2.- Características de la rizósfera.

De acuerdo a varios autores (Darbyshire y Greaves, 1972; Mosse, 1975; Dommergues, 1978; y Balandreau y Knowles, 1978), la rizósfera se puede subdividir en las siguientes zonas: a) rizósfera externa o suelo rizosférico, que comprende la región del suelo que rodea a la raíz en íntimo contacto con ella y que contiene poblaciones estimuladas de microorganismos; b) rizoplano, constituido por la superficie de la raíz y los microorganismos que viven en ella (Fig. 1); y c) endorizósfera, formada por la invasión y colonización del tejido cortical de la raíz por los microorganismos del

suelo (Barea y Azcon-Aguilar, 1982a).

Fig. 1.- Esquema de la Rizósfera.



FUENTE: Barea y Azcon-Aguilar, (1982a).

La zona de transición entre el suelo y las raicillas en crecimiento comprende a: 1) la superficie de las células epidérmicas incluyendo los pelos absorbentes (rizoplano) y el mucigel; 2) los exudados radiculares y las células desprendidas; 3) las poblaciones microbianas características del rizoplano y la rizósfera; 4) las partículas del suelo adheridas a la porción viscosa del mucigel y las impregnadas con los exudados radiculares (García, 1987).

La interfase suelo-raíz, se da no sólo en el ápice y en las zonas de diferenciación y absorción radical, sino también en las zonas más viejas, donde otros compuestos orgánicos contribuyen a modificar el entorno radical; en otras palabras, la maduración de los tejidos a lo largo del eje vertical, permite a su vez la formación de nichos diferentes que van del ápice hacia el nacimiento de la raíz, donde

medran distintas poblaciones de microorganismos, con requerimientos nutricionales diversos (García, 1987).

El rizoplaso soporta relativamente una alta actividad biológica y refleja más sensitivamente que la rizósfera el efecto de la raíz en la microflora y microfauna del suelo (Bruehl, 1987).

La microflora forma el grupo más numeroso y se caracteriza no sólo por su abundancia sino también por el número de especies. Está constituida por bacterias, hongos y algas microscópicas. La fauna dependiente de las poblaciones rizosféricas o de la planta misma, está constituida fundamentalmente por protozoarios y nemátodos (microfauna) y por ácaros y colémbolos (Bruehl, 1987; Linderman, 1988).

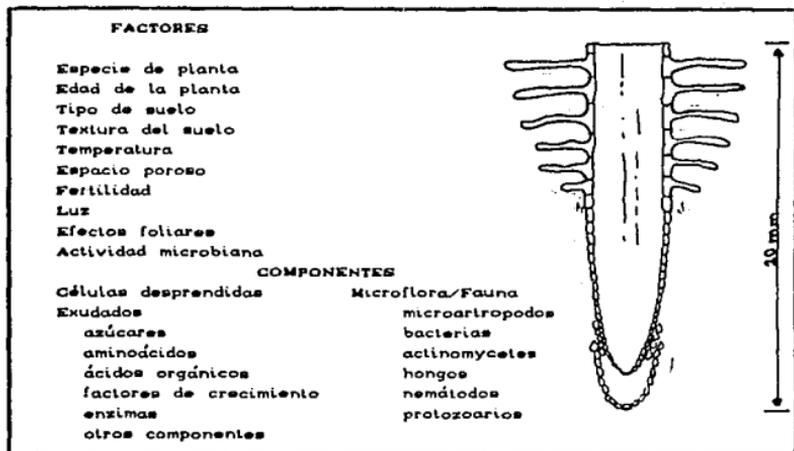
2.3.- Efecto rizosférico.

La estimulación de los microorganismos en la rizósfera se conoce con el nombre "efecto rizosférico" (Fig. 2) y se cuantifica en términos de la relación R/S, es decir, la relación existente entre el número de microorganismos que viven en el suelo rizosférico (R) y los que viven en el suelo libre de raíces correspondientes (S). El efecto rizosférico refuerza en proporción la actividad vegetativa de las plantas, ya que comienza a manifestarse justo después de la germinación, alcanza el máximo durante la floración y fructificación y declina con la senescencia y la madurez (Barea y Azcon-Aguilar, 1982a; Bruehl, 1987).

El efecto rizosférico es un proceso dinámico iniciado por la exudación radicular y otras liberaciones de nutrientes orgánicos, lo que es influido por factores del hospedero, como especie, edad y estado de desarrollo; factores del suelo, como fertilidad, nivel de humedad y propiedades físicas; factores medioambientales, como luz y temperatura; prácticas de cultivo, incluidas las aplicaciones al follaje de químicos e interacciones microbianas del suelo (Linderman,

1988).

Fig. No. 2. Efecto Rizosférico.



FUENTE: (Lynch, 1990).

La liberación de compuestos por las raíces es un fenómeno que comprende la difusión a lo largo de un gradiente de potencial electroquímico llamado exudación, o por secreción, proceso metabólico que implica gasto de energía. Los exudados son compuestos de bajo peso molecular que salen de todas las células en los espacios intercelulares via las uniones celulares o directamente a través de las paredes de las células epidérmicas al suelo; las secreciones son componentes de bajo peso molecular y también mucilagos de alto peso molecular. Existen también otro tipo de componentes orgánicos liberados por las raíces, que son producidos de las células muertas (García, 1987; Rovira *et al.*, 1979).

La composición de estos componentes orgánicos es variada, e incluye: azúcares, aminoácidos, péptidos, enzimas, vitaminas, ácidos nucleicos, celulosa, lignina, mucilagos,

hormonas, lisatos, gases, flavonas, sustancias del tipo de las saponinas, glucósidos, ácido cianhídrico y una multitud de otros componentes (Giddens y Todd, 1984; Espinosa, 1978; Foster, 1986).

Los sitios de mayor exudación son la zona de crecimiento radicular (1 a 3 cm del ápice) y los extremos de las raíces laterales y pelos radiculares (Barea y Azcon-Aguilar, 1982).

2.4.- Interacciones rizosféricas.

2.4.1.- Concepto de simbiosis.

En 1879 Anton de Bary introdujo el concepto simbiosis (literalmente "viviendo juntos") para significar la vida común de parásito y hospedero. En el curso del tiempo el significado de simbiosis y el de parásito cambiaron. Simbiosis fué usada más y más especialmente por los biólogos, para asociaciones mutuamente benéficas entre organismos disímiles (Harley y Smith, 1983).

En la actualidad la terminología más aceptada para definir todas las interacciones simbióticas es la propuesta por Odum (1959), en la que se basa el esquema que se recoge en el cuadro No. 2, modificado por Ocampo *et al.*, (1977).

Cuadro No. 2.- Interacciones simbióticas.

		A	B
Positivas	Comensalismo	+	0
	Protocooperación	+	+
	Mutualismo	+	+
	Neutralismo	0	0
Negativas	Competición	-	-
	Amensalismo	-	0
	Depredación	-	+
	Parasitismo	-	+

+ La población se beneficia
 - La población se perjudica
 0 Ausencia de efecto

2.4.2.- Interacciones microorganismos-plantas.

El ambiente radicular es complejo debido a la naturaleza de los componentes liberados por las plantas y al resultado de los efectos físico-químicos producidos en la interfase raíz-suelo. Los cambios bioquímicos pueden ser ocasionados por los microorganismos en la proximidad inmediata o residiendo dentro de los tejidos de las plantas; los más conocidos de la interacción microbio-raíz se dan en: 1) complejos raíz patógeno, cuando los microorganismos invaden las raíces de las plantas; 2) efecto en la disponibilidad de nutrientes; 3) micorrizas; 4) nitrificación; 5) desnitrificación; 6) reducción de sulfatos; 7) fijación de N_2 ; y 8) efectos inhibitorios y estimulatorios (Giddens y Todd, 1984).

En general, para que los microorganismos puedan asociarse íntimamente con las raíces, tienen en primer lugar que escapar de los mecanismos de defensa de la planta y, en segundo lugar, encontrar unas condiciones nutritivas y ambientales adecuadas (Barea y Azcon-Aguilar, 1982a).

Todas las interacciones entre plantas y organismos rizosféricos son gobernadas por las propiedades del habitat tales como la presencia del crecimiento vegetal, la estructura del suelo, la presión parcial de oxígeno, contenido de agua, temperatura y nutrientes minerales (Trollidner, 1979).

Existen interacciones indirectas cuando las poblaciones microbianas producen sustancias biológicamente activas las cuales afectan el crecimiento de las plantas. Estas pueden ser positivas cuando promueven el crecimiento vegetal, y negativas cuando el parasitismo por bacterias u hongos causan enfermedad (Bazin *et al.*, 1990).

Actualmente se ha establecido que las plantas pueden absorber por sus raíces numerosas sustancias orgánicas de origen microbiano: fitohormonas, aminoácidos, vitaminas,

antibióticos, derivados fenólicos, enzimas y proteínas (Espinosa, 1978).

2.4.3.- Interacciones microorganismos-microorganismos.

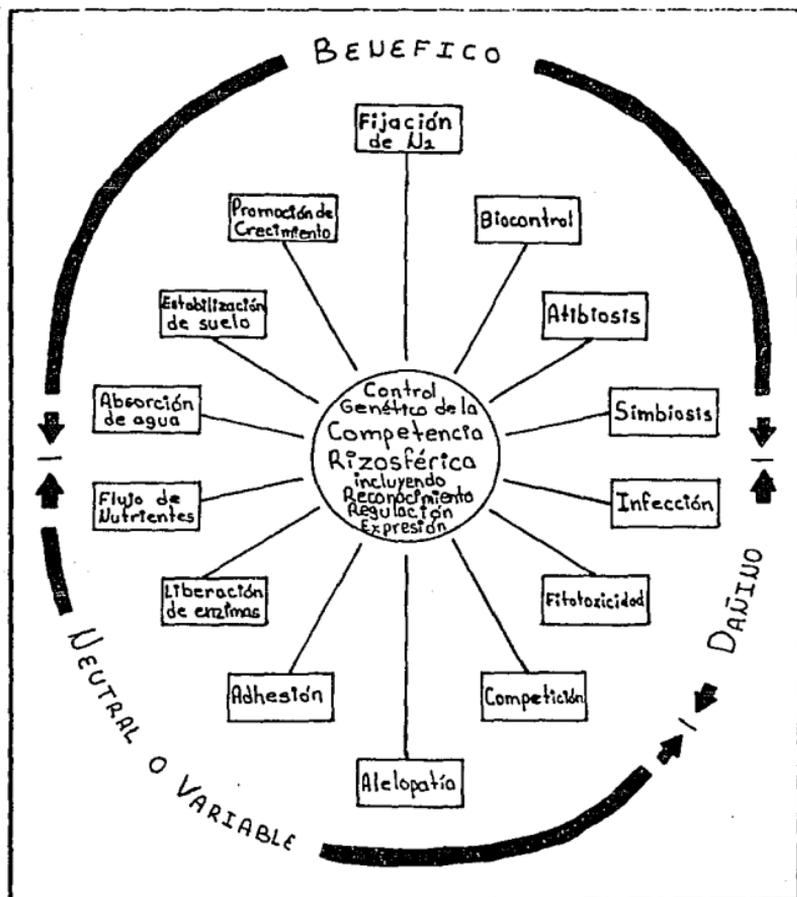
Las interacciones entre microorganismos del suelo son extremadamente complejas y los conocimientos actuales sobre el tema no permiten enunciar los grandes principios que rigen el equilibrio biológico del suelo (Fig. 3). En la rizósfera los fenómenos de sinergismo y antagonismo entre poblaciones microbianas son particularmente intensos y juegan un papel importante en el equilibrio entre los microorganismos saprofiticos y patogénicos (Barea y Azcon-Aguilar, 1982a).

Las asociaciones sinérgicas en la rizósfera son de importancia para la planta, si los microorganismos asociados son susceptibles de favorecer directa o indirectamente su crecimiento. Por otra parte, se puede dar el caso de que las asociaciones sinérgicas puedan unir a los microorganismos patógenos y acrecentar su virulencia frente al huésped (Espinosa, 1978).

El antagonismo entre los microorganismos puede intervenir en dos formas: a) competencia, debido a que en la rizosfera las fuentes nutricionales y energéticas son limitadas, y b) antibiosis, que es la densidad absoluta de los microorganismos sintetizantes de antibióticos y es frecuentemente más elevada en la rizósfera que en el suelo no rizosférico.

Parece ser que el más importante tipo de interacción microbio-microbio en la rizosfera es el antagonismo, aunque esto puede simplemente reflejar el hecho de que, en general, tal actividad es más fácil de detectar e investigar que los otros tipos mayores de interacción, como el mutualismo y la competición (Bazin *et al.*, 1970).

Fig. 3.- Procesos de los organismos rizosféricos.



FUENTE: Lynch (1990).

3.- GENERALIDADES DE *Fusarium oxysporum* Sch.

3.1.- Importancia económica.

Las especies de *Fusarium* están ampliamente distribuidas en el suelo y en sustratos orgánicos y han sido aisladas de hielo en el Ártico y de arena del Sahara. Estas abundan en suelos cultivados en regiones templadas y tropicales y están entre los hongos más frecuentemente aislados por los patólogos vegetales. Estos hongos están involucrados en enfermedades de animales y hombres, y en las mayores pudriciones de almacenaje en donde a menudo producen toxinas contaminantes del alimento humano y animal, y pueden sobrevivir en un amplio rango de sustratos (Booth, 1971).

Fusarium oxysporum Sch.; probablemente causa más daños económicos a los cultivos agrícolas que algún otro patógeno vegetal, además de ser una de las especies más viables y variables (Correll, 1991); es probablemente una de las más importantes enfermedades de marchitez vascular, causadas por sus formas especiales. Este hongo ataca un diverso grupo de plantas incluyendo cultivos como el tomate, col, lino, plátano, chícharo, camote, lenteja, tabaco, melón, sandía, algodón y chile; cultivos ornamentales tales como: clavel, crisantemo, tulipán, narciso, aster, gladiolo y árboles como la mimosa, palma datilera y palma de aceite (Nelson, 1981).

3.2.- Ubicación taxonómica y descripción.

El género *Fusarium* fué originalmente definido por Link y validado por Fries en 1821. Comprende un grupo cosmopolita y de amplia difusión mundial (Holiday, 1980).

Taxonómicamente el hongo se ubica según Ainsworth et al., (1973) dentro de:

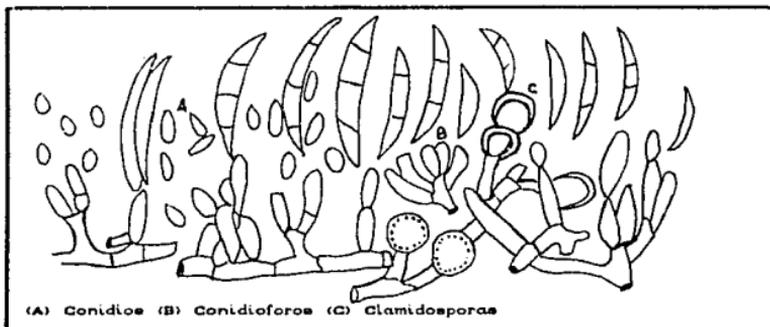
División:	Eumycota
Subdivisión:	Deuteromycotina
Clase:	Deuteromicetes
Orden:	Moniliales
Familia:	Tuberculariaceae
Género:	<i>Fusarium</i>
Especie:	<i>oxysporum</i>

Fusarium oxysporum fué erigido por Schlecht (1824) y enmendado por Snyder & Hansen (1940) (Holiday, 1980). Como se conoce ahora, fué incluido en la sección Elegans por Wollenweber y Reinking (1935) y en la subsección Oxysporum (Nelson, 1981). Comprende 69 formas especiales y 36 razas, de acuerdo a Armstrong y Armstrong (1968) (citado por Kommdhal y Windels, 1979) y 76 formas especiales de acuerdo a Booth (1971).

El delicado micelio es blanco o durazno, pero usualmente con un tinte púrpura, poco denso o abundante después de agregarse, llega a ser liso y algunas veces arrugado en cultivos viejos. Produce tres tipos de esporas asexuales: macroconidios, microconidios y clamidosporas (Fig. 3). Los macroconidios son producidos más a menudo en conidióforos ramificados en esporodoquios, y también individualmente en el micelio aéreo, son de pared delgada, hialinos, fusiliformes, a veces pedicelados, ovales o de forma arriñonada, generalmente de 3-7 septos y miden entre 3-5 μ . Los microconidios nacen lateralmente en la hifa o de conidióforos cortos raramente ramificados, son generalmente abundantes, variables, cilíndricos oval-elipsoidales, rectos a curvados, de 5-12 x 2.2-3.5 μ . Los macroconidios y microconidios pueden servir para la difusión del hongo dentro de la planta como también fuera. Las clamidosporas son de pared gruesa, lisa y rugosa, terminales e intercaladas, generalmente solitarias pero ocasionalmente formadas en pares o cadenas; son formadas en cultivos y en tejidos muertos de plantas

hospederas en los estados finales de desarrollo de la enfermedad; sobreviven en desechos vegetales en el suelo por mucho tiempo en la ausencia de una adecuada planta hospedera (Nelson, 1981; Booth, 1971; Mendoza y Pinto, 1985).

Fig.No.4.- *Fusarium oxysporum* Sch.



FUENTE: (Booth, 1971)

3.3.- Patogénesis.

Aunque la virulencia ha sido una característica extremadamente usada para diferenciar las cepas de *F. oxysporum*, hay algunos problemas inherentes asociados con la caracterización de las cepas basadas solamente en la patogénesis (Nelson, 1981). Las formas especiales varían en especificidad de hospederos y algunas llegan a ser más específicas que otras. En general, una forma especial causa enfermedad en un cultivo particular, pero puede ser patógeno secundario en otros.

Nelson (1981) describe el ciclo de vida de la siguiente forma:

1.- Infección: Las clamidosporas son estimuladas con la germinación de plantas hospederas o no hospederas, o con el contacto de residuos frescos de plantas no colonizadas. La penetración a la planta hospedera puede ocurrir a través de

heridas o directamente. En ciertas plantas parece ser necesaria la herida antes de que la infección tenga lugar, y otras especies son capaces de penetrar el tejido directamente.

2.- Colonización: Una vez que ha penetrado alguna forma de *Fusarium* en un hospedero adecuado, el hongo se mueve al tejido vascular; cuando las raíces jóvenes son el sitio de infección el hongo se mueve inter- o intracelularmente y desarrolla elementos en los vasos xilemáticos y los invade antes de que estos maduren. Cuando una herida es el principal medio de ingreso, el hongo entra por los vasos xilemáticos vía la herida. El patógeno se extiende dentro de la planta por medio del crecimiento micelial o los conidios. Cuando el desarrollo de la enfermedad progresa, el hongo puede invadir los tejidos adyacentes al xilema.

3.- Supervivencia: En estados avanzados de la enfermedad, el hongo crece fuera del sistema vascular y en el parénquima adyacente, produciendo conidios y clamidosporas. En condiciones ambientales adecuadas, los esporodocios forman un gran número de macro- y microconidios. Los macroconidios producidos de esta forma frecuentemente se convierten en clamidosporas en un tiempo corto, regresando estas al suelo cuando la planta muere y así persisten en residuos de las plantas. El ciclo de vida es repetido cuando las clamidosporas germinan y crecen saprofiticamente o por la invasión de una adecuada planta hospedera. Este patógeno puede también sobrevivir en ausencia de hospederos susceptibles por la invasión y colonización de otras plantas que muestran pocos, si es que algunos síntomas de la enfermedad.

La rotación normal de cultivos no es una medida práctica de control, ya que algunas de las formas patógenicas pueden existir (en muy bajo número) casi indefinidamente en su ambiente del suelo, en ausencia de hospederos propensos a la enfermedad; la resistencia es generalmente la mejor forma de control (Holiday, 1980).

4.- GENERALIDADES DE *Rhizoctonia solani* Kuhn.

4.1.- Importancia Económica.

Este hongo representa la unidad y diversidad en los hongos; puede ser un patógeno de plantas, un parásito, un simbiote o un saprófito. Debido a su heterogeneidad de cepas, causa probablemente más tipos diferentes de enfermedades en una amplia variedad de plantas, en una gran parte del mundo y bajo más condiciones diversas que algún otro patógeno de plantas. En especial, tiene una combinación de habilidad saprofítica competitiva con un potencial patogénico letal y casi un ilimitado rango de hospederos que hacen a *R. solani* como uno de los patógenos de mayor importancia económica (Menzies, 1970; Baker, 1970).

Se ha estimado que *R. solani* ataca a más de 200 especies de plantas comprendidas en 66 familias, viviendo como parásito o saprófito; entre otros hospedantes de importancia socioeconómica tenemos: algodón, frijol, fresa, papa, chícharo, berenjena, clavel, cebolla, haba, lechuga, tabaco, esparrago, soya, tomate y chile (Mendoza y Pinto, 1985; Zarka 1965 citado por Gonzáles, 1987). Algunas investigaciones reportan reducción en la producción con pérdidas del 45 al 68 % cuando la infección ocurre durante el periodo de germinación. Otros autores agregan que son comunes las pérdidas del 5 al 15 %, pudiendo ser considerablemente altas en condiciones muy favorables para el patógeno y bajas en áreas secas con suelos muy ligeros (Parmeter y Whitney, 1970)

Es mejor conocido como la principal causa de Damping-off de plántulas, causa también pudrición de semillas, roya de plántulas, pudrición radicular, pudrición de la corona, infecciones del tallo, pudrición de brotes, royas al follaje, pudrición de frutos en la planta y en el almacenaje (Menzies, 1970; Kommerdahl y Windels, 1979; Baker, 1970; y Mendoza y Pinto, 1985).

Este hongo puede también formar micorrizas en raíces de vainilla, lo cual puede ser benéfico, pero también causarle severos daños radiculares (Kommendahl y Windels, 1979).

Por otro lado, este hongo ha sido usado en muchos estudios fungales, tales como: mecanismos de antibiosis y otras interacciones microbianas en el suelo; comportamiento nuclear y multinuclear de hongos; anastomosis hifal y heterocariosis; ultraestructura celular de hongos, particularmente la estructura del poro septal; la química enzimática del parasitismo y de la patogénesis; y las bases bioquímicas de la resistencia hospedera (Menzies, 1970).

4.2.-Ubicación taxonómica y descripción.

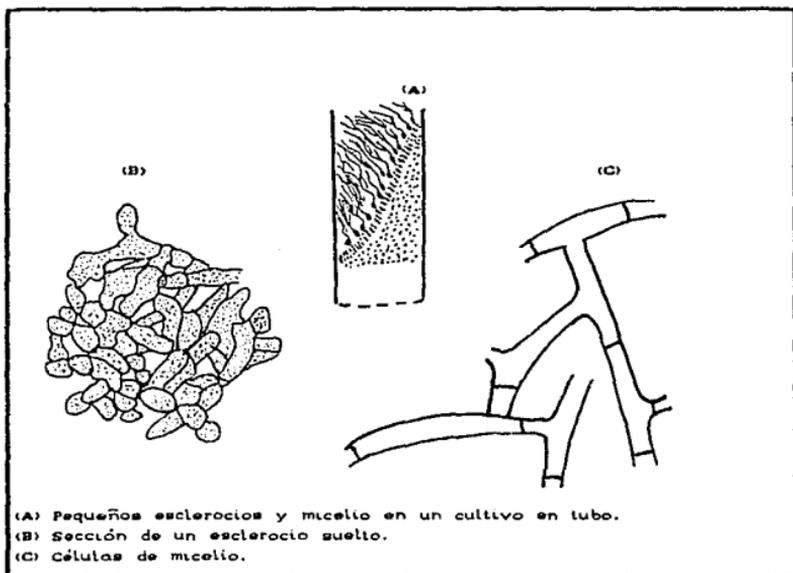
En 1858, Julius Kuhn observó un hongo en una enfermedad de tubérculos de papa y lo llamó *Rhizoctonia solani*. Debido a su amplia variación en morfología, patogenicidad y fisiología, la taxonomía y nomenclatura de *R. solani* han sido fuente de confusión y controversia por muchos años. Así entonces, *R. solani* Kuhn es aceptado como el nombre válido de el estado imperfecto y *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk como el estado perfecto (Menzies, 1970). Taxonómicamente pertenece según Ainsworth et al., (1973) a:

División:	Eumycota.
Subdivisión:	Deuteromycotina..
Clase:	Deuteromicetes.
Grupo-Familia:	Mycelia sterilia.
Género:	<i>Rhizoctonia</i> .
Especie:	<i>solani</i>

En general, muchos autores han reconocido a *R. solani* caracterizado por: 1) micelio de color pálido a café oscuro, de crecimiento rápido y relativamente de gran diámetro con ramificaciones próximas al septo distal de células hifales, a

menudo en ángulos rectos en las hifas viejas (Fig. 4); 2) constricción de hifas ramificadas en el punto de origen; 3) formación de un septo en la ramificación próxima al punto de origen; 4) producción de células monolioides llamadas clamidosporas, en cadenas o agregados llamados esporodoquios; 5) producción de esclerocios de textura casi uniforme y variados en tamaño y forma pequeña, de corteza delgada, a menudo menores de 1 mm de diámetro; 6) posesión de un basidiomiceto en el estado perfecto; 7) posesión de un prominente aparato de poro septal; y 8) posesión de células multinucleadas en el activo crecimiento hifal (Parmetery Witney, 1970).

Fig. No.5.- *Rhizoctonia solani*.



(A) Pequeños esclerocios y micelio en un cultivo en tubo.
 (B) Sección de un esclerocio suelto.
 (C) Células de micelio.

FUENTE: (Barnett y Hunter, 1972).

4.3.- Patogénesis.

La patogenicidad y tipos de enfermedades causadas por *R. solani* son clasificadas desde un punto de vista taxonómico, teniendo tres características significantes: 1) las cepas pueden causar varios tipos de enfermedades; 2) las cepas tienen un rango de avirulentas a agresivamente virulentas; y 3) el rango de hospederos puede variar de limitado a extremadamente amplio (Parmeter y Whitney, 1970).

La forma de penetración de *R. solani* puede ser de forma mecánica o por medio de enzimas o toxinas (cutinolíticas, pectinasas y celulasas). Después de la penetración inicial los mecanismos patogénicos en *R. solani* son variados. El grado de ramificaciones inter- e intracelulares varía con la cepa y el hospedero, pero generalmente la invasión intercelular precede a la invasión intracelular. Aparentemente, *R. solani* es capaz de producir enzimas degradadoras de la pared celular y maceradoras de tejidos, como también metabolitos fitotóxicos. Las plantas con infecciones corticales generalmente se recuperan, pero aquellas donde la invasión vascular aparece mueren. (Kommendahl y Windels, 1979).

Baker (1970), menciona dos tipos de enfermedades producidas en varios cultivos por *R. solani* arregladas de acuerdo a la secuencia de desarrollo del hospedero, de semilla a trasplante. Estas son las siguientes:

1) Pudrición de semillas: *R. solani* invade la semilla cuando todavía está en el fruto, pudriéndola o nada más infectándola. El proceso de pudrición es reanudado después que la semilla es plantada y antes de la germinación. La semilla puede también ser invadida por el crecimiento del hongo del suelo infestado en el cual es plantada; entre mayor cantidad de inóculo en el suelo, más rápidamente ocurre.

2) Damping-off de plántulas.

a) Fase de Preemergencia: Es una extensión de la pudrición de la semilla y el decaimiento de la plántula, solo

ocurre enseguida de la germinación. Las semillas plantadas en suelos fríos, calientes, húmedos o salinos, retardan la germinación y podrían incrementar el damping-off si las condiciones son favorables al hongo. Las plantas con germinación hipogeal pueden permanecer en una zona de alto riesgo de infección en un mayor tiempo que aquellas con germinación epigeal.

b) Fase de Postemergencia: Los síntomas pueden presentarse en cualquier momento después de la emergencia a través de la superficie del suelo, hasta que la plántula pase el más susceptible estado juvenil. La susceptibilidad de las plántulas declina con la madurez y lignificación de tejidos. Este aumento en la resistencia puede ser debido a la conversión de pectina a pectatos de calcio, suministrando resistencia a los tejidos a la poligalacturonasa del hongo. El damping-off se refiere al decaimiento del tallo cerca del nivel del suelo, causando su caída dado que aún no ha engrosado y los tejidos no lo soportan.

Durbin (citado por Baker, 1970), demostró que algunas razas de *R. solani* causan damping-off en preemergencia, pero casi no en postemergencia en plántulas de chile, algunas post- pero no en preemergencia, y otras causan ambas.

Es una equivocación considerar el damping-off, de *R. solani*, como una enfermedad restringida a las plántulas juveniles. Esta idea ha conducido a suprimir el damping-off en el semillero con inhibidores químicos adicionados al suelo o a las semillas. Ya que los trasplantes son el más eficiente medio de infestación de los suelos de campo, la supresión bajo condiciones relativamente controladas del semillero, puede ser un mero aplazamiento de pérdidas en el ambiente incontrolable del campo, cuando las pérdidas de inversión son mayores; algunos cultivos de trasplante (col, chile, tabaco, etc.) pueden tener serias pérdidas por *R. solani* en la forma adulta debido a está circunstancia (Baker, 1970).

5.- INTERACCION ENTRE *F. oxysporum* Y *R. solani*.

Los hongos tienen un complicado nivel de relaciones con otros microorganismos del suelo, en su habilidad para sobrevivir y crecer adecuadamente bajo un amplio rango de condiciones, a pesar de la gran variedad de antagonistas involucrados (Baker, 1970).

Los procesos y mecanismos asociados con una enfermedad, dependen de la interacción de muchos factores en el medio ambiente físico y biológico. Las explicaciones de los mecanismos de acción entre los patógenos son en gran parte especulativas, ya que poco se ha investigado acerca de los fenómenos fisiológicos que gobiernan tales interacciones (De la I. de Bauer, 1984). Powell (1971), señala tres mecanismos teóricos envueltos en una predisposición:

- 1) el patógeno primario puede hacer al tejido del hospedante más susceptible al patógeno secundario;
- 2) el patógeno primario puede enlazar la actividad del patógeno secundario;
- y 3) el patógeno secundario puede también enlazar la actividad del patógeno primario.

Se ha demostrado que existen interacciones entre patógenos vegetales del suelo que influyen en la incidencia y severidad de enfermedades en el crecimiento de las plantas. Así, tenemos que Datnoff y Sinclair (1988), encontraron que existe una interacción aditiva entre *F. oxysporum* y *R. solani* en la pudrición radicular de soya. French y Kennedy (1963), aislaron ambos hongos de plantas de soya del mismo campo y sugirieron que *F. oxysporum* fué un invasor secundario o co-invasor con *R. solani*. Por otro lado, Alconero y Santiago (1969), reportan que *R. solani* predispone a las raíces de vainilla a la infección por *F. oxysporum*, siendo *R. solani* el patógeno más agresivo, ya que invadió tejidos antes de *F. oxysporum*. Mendoza y Pinto (1985), señalan que *R. solani* asociado con *Fusarium* y *Pythium* ocasionan la secadera o estrangulamiento de las plántulas. Norton (1960), encontró

que el Damping-off en post-emergencia de semillas de algodón, fué debido a los hongos *F. oxysporum*, *P. debaryanum* y *R. solani*. Barnes (1979), menciona como agentes causales del Damping-off a las especies de *Pythium*, *Rhizoctonia* y *Fusarium* como los principales, aunque especies de *Alternaria*, *Botrytis*, *Rhizopus*, *Phytophthora*, *Sclerotinia* y muchos otros géneros son también agentes. También en Damping-off, Gomez-Nava y Sánchez (1976), reportan mayor incidencia de *F. oxysporum* y *R. solani* en *Dioscorea composita* al intentarse su cultivo en viveros.

Por el contrario, Garibaldi (1988), reporta un antagonismo entre *F. oxysporum* y *R. solani* en *Iris*, al estudiar el efecto de varios sustratos en la severidad de la marchitez y pudrición causadas por estos hongos, respectivamente. A su vez, Rush y Winter (1990), no encontraron aparentemente ningún efecto entre estos dos hongos, al estudiar la pudrición de la corona en remolacha azucarera.

6.- GENERALIDADES DE LAS MICORRIZAS.

Existen ciertos hongos que establecen relaciones simbióticas con las raíces llamadas "Micorrizas" (literalmente hongo-raíz) término definido por Frank en 1885 (Maronçk et al 1985). La infección micorrizica es definida como una asociación de hongos y hospederos en la cual la desintegración destructiva del hospedero no ocurre y en la que hay una condición prevalectante y usual de la planta hospedera en habitats naturales (Harley citado por Cooke, 1979).

La simbiosis micorrizica esta ampliamente distribuida en el reino vegetal, prevalectando en las plantas superiores, excepto en las familias Cruciferaceae y Quenopodiaceae (Jean Contreras y Ferrera-Cerrato, 1989).

De acuerdo a dicha simbiosis se ha demostrado que ayudan a las plantas a adquirir nutrientes minerales del suelo, especialmente elementos inmóviles como el P, Zn y Cu, pero también iones más móviles como: S, Ca, K, Fe, Mg, Mn, Cl, Br y N. En suelos donde tales elementos pueden ser deficientes o poco asimilables, las micorrizas aumentan la eficiencia de la absorción mineral, resultando un aumento en el crecimiento de la planta; también han demostrado aumentar la absorción de agua y/o, de otro modo, alterar la fisiología de las plantas para reducir la respuesta de estrés a la sequia del suelo y del transplante, así como de altos niveles de sal, toxicidad asociada con desechos de minas o tierras rellenadas, metales pesados o toxicidad debida a desbalance de elementos menores como el Mn; en algunos casos reducen la respuesta a la enfermedad causada por patógenos debido a algunos cambios morfológicos y fisiológicos en la planta, algunas micorrizas pueden producir metabolitos que alteran la habilidad para producir raíces en los esquejes o para alterar la regeneración. Es conocido también que mejoran la textura del

suelo y su estabilidad (Linderman, 1988; Roncadori y Hussey 1982; Shenck, 1981). Además, las micorrizas desarrollan una red de filamentos entorno de las raíces, red que amplía considerablemente la superficie de contacto entre las raíces y las soluciones o partículas del suelo (Le Tacon, 1985).

Cinco grandes grupos de micorrizas han tenido uso general en base a la morfología y anatomía, pero también a la taxonomía de la planta hospedera o del hongo. Estos grupos generalmente aceptados son: las Ectomicorrizas, las Ectendomicorrizas, las Micorrizas Ericales, las Micorrizas Orquideales y las Micorrizas Vesículo-Arbusculares. (Fig. 6). Estos grupos no son categorías definitivas pero proveen un¹ útil medio para examinar su estructura y función (Reid, 1990)

En las Ectotróficas no hay penetración radicular de las células hospederas por el hongo, aunque un contacto cerrado entre hongo y raíz es mantenido por las células fungales de la red de Hartig, la cual penetra entre las células de la corteza radicular. En las Endotróficas, la hifa fungal penetr. las células corticales, radicales y un contacto cerrado entre hifa y plasmalema de la célula radicular es establecido (Fig. 7) (Smith, 1980).

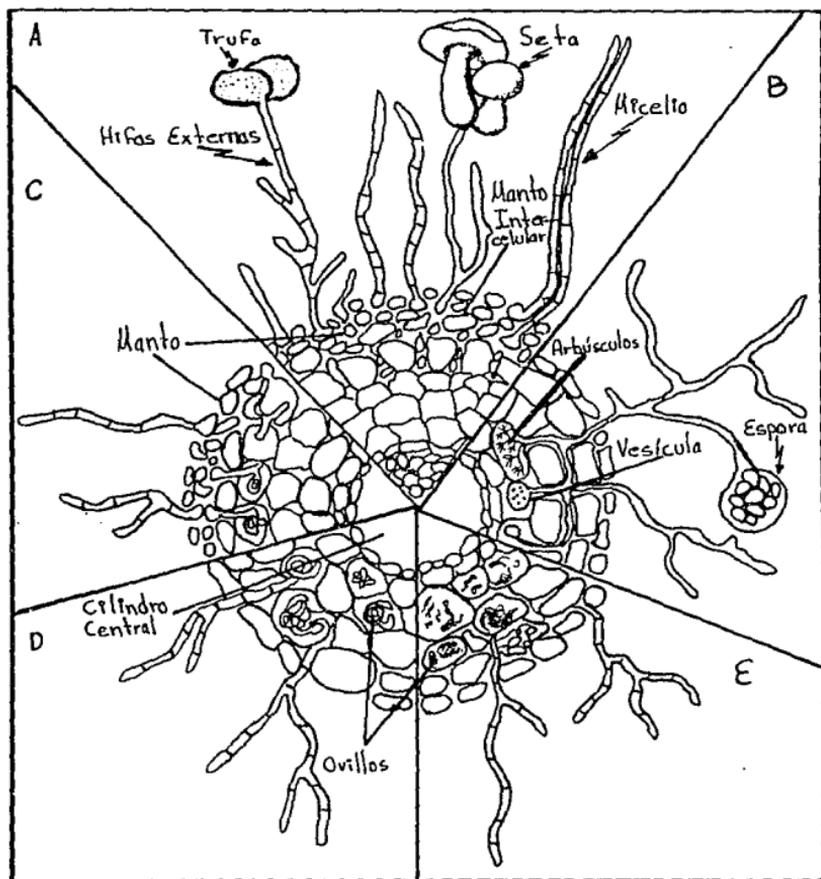
Las especies fungales concernidas con las micorrizas pertenecen a todas las grandes divisiones taxonómicas. Casi ocho géneros y más de cien especies de Endogonaceas entre los Zigomicetes son micorrizas. Al menos veinte géneros comprendiendo cien especies varias de Ascomycetes principalmente Pezizales; pero también Heliales y Elaphomycetales, forman ectomicorrizas con árboles Gimnospermas y Angiospermas; al menos una especie de Heliales (Hymenoscyphus) forma micorriza con las Ericaceas. De los Basidiomycetes, cinco mil o más especies de muchos géneros de Hymenomycetes y Gasteromycetes estan

¹ Anteriormente sólo se reconocían dos tipos de micorrizas: las Ectotróficas y las Endotróficas; en este último eran agrupadas las micorrizas Vesículo-Arbusculares, las Ericales y las Orquideales.

Fig. 6.- Tipos de Micorrizas.

A: Ectomicorriza.
B: Vesículo-Arbuscular.
C: Arbutoide.

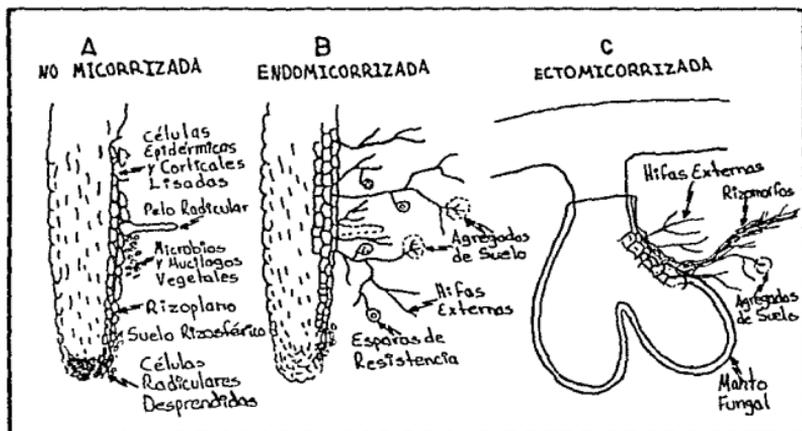
D: Ericoide.
E: Orquideal.



FUENTE: (Le Tacon, 1985).

involucrados en ecto- y endomicorriza de Angiospermas y Gimnospermas. De los hongos imperfectos, muchos hongos reproductivamente estériles, los cuales a menudo son Basidiomycetes o Ascomycetes, se han encontrado formando ectomicorrizas (Harley, 1989).

Fig. 7.- Cambios morfológicos en raíces micorrizadas.



FUENTE: (CARLINO Y BROWN, 1982).

6.1.- Ectomicorrizas.

Las ectomicorrizas (del Griego ecto: del exterior) son algunas veces referidas como micorrizas "envolventes", dada la característica distintiva de la presencia de una envoltura o manto de micelio fúngico que cubre las raíces de absorción (Reid, 1990). Este tipo de micorrizas son más comunes alrededor de los árboles forestales y ornamentales en las familias: Pinaceae, Salicaceae, Betulaceae, Fagaceae, Tiliaceae, Myrtaceae, Juglandaceae, Rosaceae, y Leguminosae, entre otras (Maronck et al., 1985; Linderman, 1988). Las ectomicorrizas han evolucionado donde las plantas se han

adaptado a suelos con un estatus bajo de nutrientes o donde la competición interespecífica en la raíz es alta (Wilcox, 1983).

Las raíces ectomicorrizadas se caracterizan por una vaina fungal o manto, el cual encierra la raíz en un tejido micelial, y por la red de Hartig, que es un plexo de hifa fungal entre las células epidérmicas y corticales; la red de Hartig es usualmente una pequeña penetración hifal dentro de las células del hospedero de micorrizas jóvenes (Harley y Smith, 1983 ; Marks y Foster, 1973).

Desde la íntima asociación de la red de Hartig con la pared celular primaria se facilita la transferencia de sustancias entre la asociación. La red de Hartig se ha considerado la característica más distintiva de una verdadera ectomicorriza (Wilcox, 1983).

El grado en el cual las hifas o hilos miceliales se extienden fuera del manto (dentro del suelo) es una característica importante que varía considerablemente. La presencia del hilo micelial y de un extensivo sistema extramatricial es ventajoso en la absorción de nutrientes en términos de área superficial y explotación del suelo. El hilo micelial parece estar situado a larga distancia y transportar fosfato, agua y otras sustancias (Reid, 1990).

Las raíces micorrizadas son generalmente reconocidas por ser cortas de apariencia hinchada y colores distintivos blancas, negras, anaranjadas, amarillas o verde olivo. Se caracterizan también por modelos específicos ramificados, anillados de monopodiales a multiramificados (ramiformes) o coraloides (Maronck et al., 1985).

6.2. - Ectendomicorrizas.

El término usado para este tipo particular de asociación micorrizica presenta alguna confusión en la literatura y es usada en referencia a un grupo particular de micorrizas que

son formadas sólo con géneros de la familia Pinaceae. El término "Ectendomicorrizas" fué usado originalmente por Melin en 1923, para raíces con una infección combinada intra- e intercelularmente (Wilcox, 1983).

Estas micorrizas forman una red de Hartig en la corteza de la raíz pero desarrollan o no un pequeño manto, hifas intracelulares de gran diámetro y excesiva ramificación a través de la corteza de las raíces cortas y largas (Reid, 1990; Wilcox, 1983).

El término ectendomicorriza podría ser usado, sin embargo, como un nombre puramente descriptivo para esas formas que exhiben algunas de las características estructurales de Ecto- y Endomicorrizas y esto implica una significado no funcional (Harley y Smith, 1983).

Este tipo de Micorrizas parece estar limitado a semilleros forestales y son formadas por un grupo de hongos llamados raza-E. Estos hongos son probablemente el estado imperfecto de Ascomycetes; ellos pueden causar ectendomicorrizas en algunas especies de árboles y ectomicorrizas en otras. Muy a menudo las ectendomicorrizas formadas en plántulas de semillero son sustituidas por ectomicorriza (Reid, 1990).

6.3.- Micorrizas Ericaceas.

Este grupo particular de micorrizas es definido como aquellas micorrizas que ocurren sólo en el orden Ericales pero cuyas características pueden tener similitud a las ectomicorrizas y a las Vesículo-Arbusculares. Las micorrizas Ericaceas son además clasificadas en tres tipos, los cuales están relacionados generalmente al tipo de sistema radicular del hospedero: 1) Ericoide; 2) Arbutoide y 3) Monotropoide. (Reid, 1990). El tipo "Ericoide" generalmente se asocia con los sistemas radiculares difusos sin pelos radiculares y con raíces de diámetro muy pequeño (1-3 capas de células

corticales). Muchos géneros en la familia Ericaceae forman este tipo de micorriza (Harley y Smith, 1983). Los tipos "Arbutoide" y "Monotropoide" están asociados con los sistemas radiculares gruesos y de tal modo ocurren sólo en familias específicas de los Ericales (Read, 1983).

6.3.1.- Micorrizas Ericoides.

Las micorrizas Ericoides son endomicorrizas en el sentido general, ya que el simbiote fúngal penetra la pared de la célula cortical e invagina el plasmalema (como todos los tipos endomicorrízicos). El hongo ramifica dentro de cada célula para formar un rollo o un nudo de filamentos hifales ocupando arriba del 80 % del volumen del interior de las células (Reid, 1990; Englander, 1982). Estas micorrizas no forman una envoltura, aunque algunas veces se puede observar un poco de tejido hifal alrededor de la raíz (Campbell y Macdonald, 1989).

La vida funcional de la asociación en las células epidérmicas puede ser de vida corta, existiendo sólo unas semanas, debido a que la célula hospedera muere cuando la asociación se desintegra, de tal modo que restringe su vida funcional al período posterior al colapso de las células infectadas (Reid, 1990).

Se ha demostrado concluyentemente que el hongo endófito formador de micorriza ericoide es el ascomycete *Pezizella ericae* Read. y se asocia con especies de los géneros *Erica*, *Calluna*, *Viccinium*, *Rhododendron* y muchos más (Read, 1983; Harley, 1989).

6.3.2.- Micorrizas Arbutoides.

Este tipo de micorrizas han sido reportadas en algunos géneros de la familia Ericaceae, incluyendo *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Gaultheria*, *Leucothoe* y *Vaccinium*

(Englander, 1982). Se caracterizan por una envoltura fungal rodeando las raíces infectadas por penetración intracelular y, en algunos casos, desarrollando una red intracelular de hifas. También el dimorfismo radicular puede ocurrir con raíces infectadas que permanecen cortas (Smith, 1980; Englander, 1982). Otra característica que las distingue de las micorrizas ericáceas es la presencia de un septo doliporo en la hifa interna (Reid, 1970). Algunos géneros de hongos determinados como simbioses arbutoides pertenecen a los Basidiomycetes en los géneros *Amanita*, *Cortinarius* y *Boletus* (Read, 1983).

6.3.3.- Micorrizas Monotropoides.

Este término es aplicado específicamente a aquellas micorrizas que son observadas en las plantas aclorófilas de la familia Monotropaceae (Reid, 1970). Estas micorrizas son muy similares a las ectomicorrizas y forman un manto y una red de Hartig. Las raíces son encerradas en un manto fungal de varias capas de hifas gruesas, que están conectadas con la red de Hartig que envuelve las capas más exteriores de las células hospedadoras. En adición, el hongo forma una clavija fungal llamada haustorio que penetra dentro de las células epidérmicas (Harley y Smith, 1983).

6.4.- Micorrizas Orquideales.

Este tipo de micorrizas han sido propuestas como una de las más complejas interacciones simbióticas, en la cual se alcanza un balance dinámico entre patogénesis de los tejidos hospedadores y la disolución del hongo (Englander, 1982). La asociación fungal es del tipo endomicorrízico, cuando el hongo penetra la pared celular e invagina el plasmalema y forma cadenas hifales dentro de la célula. Una vez que la planta es invadida, la extensión del hongo puede ocurrir de

célula a célula internamente. La hifa interna eventualmente se colapsa o es digerida por la célula hospedera (Harley y Smith, 1983). Un número de géneros de basidiomycetes están involucrados, aunque muchos reportes han situado al simbiote en el género *Rhizoctonia* (Reid, 1990). Los estados perfectos de algunos de estos hongos han sido establecidos en los géneros *Ceratobasidium*, *Sebacina* y *Tulasnella* (Englander, 1982).

6.5.- Micorrizas Vesículo-Arbúsculares.

El amplio término endomicorrizas, paralelo al término ectomicorrizas, fué sustituido por el nombre Micorrizas Vesículo-Arbúsculares (MVA) con un sentido más restrictivo. El término se refiere a la presencia de estructuras intracelulares (vesículas y arbúsculos) que se forman en la raíz durante varias fases de desarrollo. Este grupo de micorrizas es el que más comúnmente se encuentra en un vasto rango de plantas herbáceas y arbóreas. Aunque las MVA fueron reconocidas y descritas a fines del siglo XIX, y su amplia distribución dentro de las plantas fué conocida a principios del siglo XX, poca importancia se le dió a esta "curiosidad" hasta mediados de los años 50's (Reid, 1990).

6.5.1. Importancia y Uso en la Agricultura.

Probablemente 300 000 de las 350 000 especies de plantas vasculares terrestres forman MVA, pero sólo se conocen aproximadamente 120 especies de hongos VA (Kendrick y Berch, citados por Berch, 1987). Esta disparidad entre especies hospederas y huéspedes asombra, ya que por otro lado, se conocen 5 000 especies de hongos que forman ectomicorrizas con sólo 2 000 especies de plantas hospederas (Berch, 1987).

Hay buena evidencia de registros fósiles de que los órganos subterráneos de muchas de las primeras plantas de la

tierra estuvieron asociados con hongos que formaban MVA. Algunas de las infecciones fungales presentes son muy similares a las especies actuales, en particular a *Glomus fasciculatum*. Estas similitudes son notables y podría parecer que estos hongos han permanecido relativamente de apariencia constante, sobre un período de 375 millones de años, mientras que sus hospederos han cambiado considerablemente. Lo anteriormente citado indica que ningún otro grupo de hongos es más prevalente en la tierra (Daft et al., 1985).

Además de la amplia distribución de las MVA en todo el reino vegetal, la asociación es geográficamente ubicua y ocurre en plantas que crecen en regiones árticas, templadas y tropicales. Los hongos MVA se encuentran en un amplio rango ecológico, desde ambientes acuáticos hasta desérticos (Powell y Bajyaraj, 1984). Por contraste, estos hongos son raros en las regiones templadas del norte donde se desarrollan pinos que son estrictamente ectomicorrizados, en las tierras calientes ácidas donde predomina en las plantas la micorriza ericoide y en suelos pantanosos (Hayman, 1982).

El uso comercial de los hongos MVA puede ser una alternativa para los altos costos de energía y fertilizantes en la agricultura, ya que son capaces de incrementar los rendimientos de los cultivos, pues están presentes naturalmente en muchos suelos y su habilidad fertilizadora es fácilmente utilizada por varias plantas (Maronck et al., 1985). Los usos comerciales de los hongos MVA se restringen a situaciones donde las poblaciones naturales de estos hongos han sido destruidas o dañadas, como en las áreas tratadas químicamente, invernaderos y áreas perturbadas (Waterer y Coltman, 1989). La producción comercial de inóculo MVA consiste de un medio de crecimiento planta-hospedero y raíces del hospedero asociadas con hifas y esporas de hongos MVA (Maronck et al., 1985).

Uno de los usos de las MVA a gran escala es su establecimiento en plántulas de cultivos que sean

trasplantados al campo. Aún no se han ideado métodos efectivos para la inoculación directa de los hongos en el campo y sólo muy pocos de los que están establecidos han probado ser efectivos (Menge et al., 1978).

Teóricamente, el nivel más eficiente de fertilización de una planta es aquel que provee concentraciones de elementos minerales en el tejido donde será usado justo sobre la "concentración crítica" necesaria para un óptimo crecimiento. Parece que muchas plantas sin micorrizas son incapaces de absorber adecuados niveles de P, Zn y Cu y quizá otros nutrientes de suelos normalmente fértiles. Las concentraciones de plantas no micorrizadas frecuentemente caen por abajo de la concentración crítica. Cuando esta situación ocurre, las micorrizas son capaces de mejorar la absorción de fertilizantes significativamente e incrementar las concentraciones elementales cerca de la concentración crítica sin la adición de fertilizantes (Menge, 1983).

Las MVA han demostrado también mejorar la reforestación de áreas con desechos de carbón, de minas desnudas, de áreas devastadas, de orillas de caminos y de muchas otras áreas perturbadas (Reeves et al., 1979). En estos sitios las poblaciones de hongos MVA son reducidas o están ausentes (Menge, 1983).

Por otro lado se sabe que aplicaciones de algunos fungicidas en el suelo pueden reducir o retrasar las infecciones micorrízicas, pero raramente eliminarlas; algunos de estos químicos son: Maneb, PCNB, Benomyl, Cloranimformetán, Tridemorf, Triforine, Tiabendazol, Tiofanate y Triadimefón (Jalali y Domsch, 1975; O'Bannon y Nemeč, 1978). La fumigación con Cloropicrina, Formaldehído, Bromuro de Metilo, Vapam o Vorlex eliminan la infección totalmente (O'Bannon y Nemeč, 1978).

Para plantas de semilleros que crecen en suelos fumigados, la inoculación con MVA es imperativa por las siguientes razones: 1) las plantas crecen mejor (previenen la

atrofia seguida de la fumigación); 2) disminuyen la necesidad de fertilización, específicamente P, Zn y Cu; 3) es menor el potencial de estrés de agua y además reducen el daño por trasplante; 4) las plantas sobreviven mejor especialmente si son trasplantadas en suelos fumigados, en suelos pobremente fertilizados o suelos perturbados; 5) las plantas pueden ser inoculadas con las micorrizas más efectivas; y 6) las plantas pueden ser más tolerantes y resistentes a algunas enfermedades (Menge, 1983).

La selección de cepas eficientes de estos hongos es el punto más importante para su uso en la agricultura. Para su selección se deben tomar en cuenta todos los factores que contribuyan a la eficiencia del simbiote, tales como la alta densidad de inóculo, su colocación, la confiable germinación de la espora, el rápido crecimiento a través del suelo, su habilidad competitiva, sus mecanismos de sobrevivencia y su capacidad efectiva de infección. Otros factores incluyen la extensión a través de la raíz, la cantidad de hifa externa, su efectividad de absorción y transferencia de P y la cantidad de C usado del hospedero (Menge, 1983).

6.5.2.- Ubicación Taxonómica y Descripción Botánica.

Hasta hace poco tiempo los hongos MVA eran ubicados en el orden Endogonales (Zygomycotina) y dentro de una sola familia la Endogonaceae (Sanders et al., 1975). Dentro de esta familia se han ubicado varios géneros, *Endogone*, *Glaziella*, *Complexipes*, *Modicella*, *Sclerocystis*, *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* (Trappe y Schenck, 1982; Gerdemann y Trappe, 1974). El género *Endogone* contiene especies saprófitas y otras que forman ectomicorrizas (Berch, 1987). *Glaziella* (Gibson et al., 1986) y *Complexipes* (Danielson, 1982) fueron transferidos a los Ascomycotina. *Modicella* fué transferido a la Mortierellaceae (Trappe y Schenck, 1982). Pirozynski y Dalpé (citados por Almeida y

Schenck, 1970) describieron en 1987 una nueva familia, la Glomaceae Pirizynski & Dalpé, conteniendo dos géneros: *Glomus* y *Sclerocystis*. Morton y Benny (1970) enmendaron la familia Glomaceae y erigieron un nuevo orden Glomales y dos nuevas familias Acaulosporaceae y Gigasporaceae. Su actual clasificación taxonómica según Morton y Benny (1970) es:

División:	Eumycota		
Subdivisión:	Zygomycotina		
Clase:	Zygomycetes		
Orden:	Glomales		
Suborden:	Glominae		Gigasporinae
Familia:	Glomaceae	Acaulosporaceae	Gigasporaceae
Género:	<i>Glomus</i>	<i>Acaulospora</i>	<i>Gigaspora</i>
	<i>Sclerocystis</i>	<i>Entrophospora</i>	<i>Scutelospora</i>
Especie:	spp.	spp.	spp.

Las seis especies aceptadas en la actualidad son reconocidas según varios autores (Trappe y Schenck, 1982; Trappe, 1982; Hall, 1984; Berch, 1987; González, 1988) como se describe a continuación:

A) *Glomus*: Es el género más frecuentemente encontrado y se caracteriza por esporas unicelulares (clamidosporas) grandes (50 - 800 μm de diámetro), formadas en esporocarpos (aglomeraciones no organizadas de esporas) hipogeos o epigeos, en extremos hifales en ramos o saliendo solas en el suelo o en la corteza de las raíces. Excepto en una especie (*Glomus multicaule*) hay usualmente una hifa de sostén, recta, recurvada, acampanada o en forma de embudo. El color de las esporas varía de hialinas, amarillas, cafés, naranjas o negras. Aunque generalmente las esporas son de forma regular (globosas a ovadas), (Fig.8) ocasionalmente son de forma muy irregular. Las paredes de la espora pueden tener de una hasta muchas capas. La germinación es vía las hifas sustentoras viejas o más raramente a través de la pared de la espora. El contenido de las esporas maduras es de glóbulos de lípidos,

productos de reserva de los hongos, sintetizados a partir de azúcares simples que obtienen de las plantas.

B) *Sclerocystis*: Las clamidosporas son formadas similarmente como en *Glofus*, pero se forman invariablemente en esporocarpos apretados que nacen en una sola capa alrededor de un plexo hifal y están ordenadas radialmente. En algunas especies presentan un peridio o manto de hifas que rodea al esporocarpo. Los esporocarpos pueden nacer solos en el suelo o fundirse en costras con desechos orgánicos en la superficie del suelo. El tamaño de las esporas varía de 50-350 μm . (Fig. 8)

C) *Acaulospora*: a diferencia de las dos especies anteriores e igual que las restantes, *Acaulospora* forma azigosporas (en lugar de clamidosporas), solas y ectocarpicamente en el suelo. La espóra se forma de una hifa terminal o espóra madre y ahora denominada sáculo esporífero, conteniendo material citoplasmático que proveerá los nutrientes necesarios para su formación. Este sáculo se va colapsando conforme la espóra madura y aparentemente el citoplasma de éste es transferido a la espóra en desarrollo y pierde totalmente su unión a éste, hasta quedar libre de él. Como resultado de la unión a la hifa de sostén, en algunas esporas maduras queda una cicatriz en la superficie y en otras una especie de talluelo. La pared de todas las especies de *Acaulospora* está formada por una serie compleja de capas, un grupo externo grueso y pigmentado, y un grupo interno hialino y más delgado. Las paredes de algunas esporas presentan ornamentaciones muy complicadas (reticulada, espinosa, con pliegues cerebriiformes). El tamaño de la espóra varía de 50-150 μm . (Fig. 8). Su germinación es via comportamientos periféricos.

D) *Entrophospora*: Como en *Acaulospora* la producción de las esporas de resistencia es precedida por la formación de una vesícula terminal, pero a diferencia de esta, la espóra se forma dentro de la hifa de origen justo abajo de la

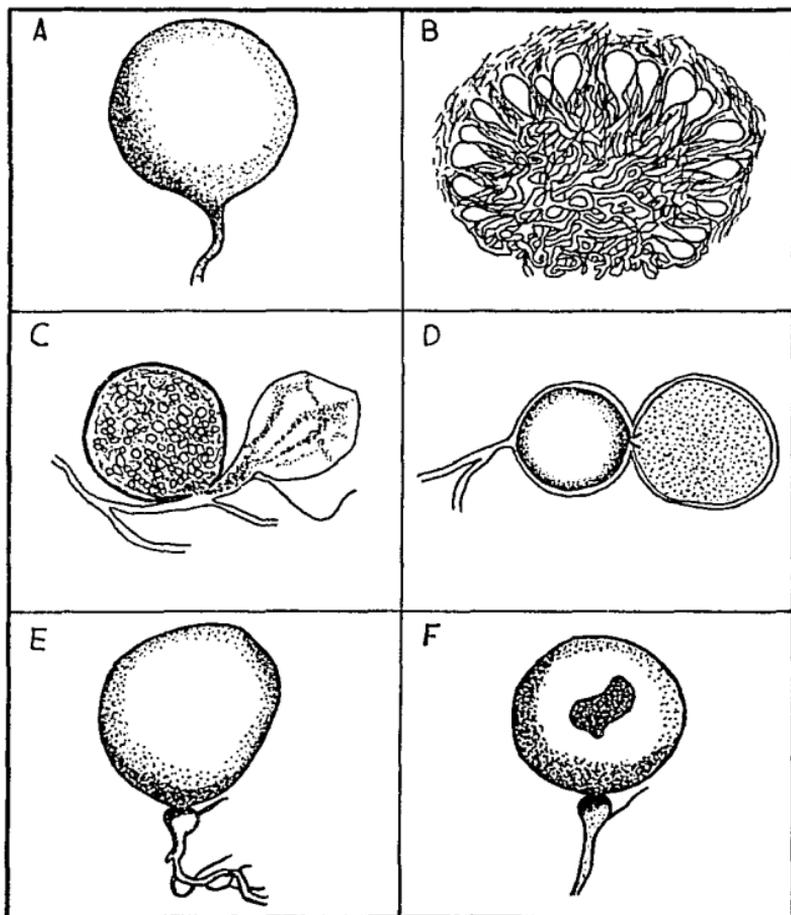
vesícula o sáculo esporífero y no lateralmente. A medida que la azigospora aumenta, el tallo se expande para producir un segundo abultamiento en el término de la hifa inflada, resultando una célula en forma de cacahuete con la espora en la base y una parte abultada. En muchas esporas la pared de la hifa madre permanece intacta apareciendo como una gruesa capa exterior descolorida y la espora madura presenta dos cicatrices, más o menos aparentes, que corresponden a los sitios de unión con la hifa suspensora, en lugar de la cicatriz única en *Acaulospora*. Su tamaño varía de 50-150 μm .

F) *Gigaspora*: Las esporas son formadas invariablemente ectocarpicamente de una hifa sustentora bulbosa, unidas verticalmente o lateralmente, con septos a distancias regulares por abajo de la espora y, además, pueden presentar prolongaciones laterales de función desconocida. La pared de la espora tiene invariablemente como mínimo 2 capas, pero puede tener hasta 20, siendo las exteriores ornamentadas. Las micorrizas que forman las diferentes especies de *Gigaspora* no pueden llamarse vesículo-arbusculares, ya que no forman vesículas en las raíces, pero no difieren en los otros caracteres de la micorriza arbuscular, y presentan estructuras fuera de la raíz de función aún no conocida llamadas células auxiliares, que pueden presentarse en pares en una sola hifa o formar racimos, variando de ornamentación según la especie, siendo de forma equinulada o finamente papilada. El tamaño de la espora varía de 250-450 μm . (Fig. 8)

G) *Scutellospora*: Al igual que en *Gigaspora*, no forma vesículas y sus células auxiliares son de tipo nudoso y con papilas más burdas. Presenta un escudo (de ahí su nombre) no siempre visible. Las diferencias en la composición de las paredes fué la causa para ser separada del género *Gigaspora* por Walker (1986) (citado por González, 1988). El tamaño de las esporas varía de 150-400 μm . (Fig. 8)

Fig. 8.- Esporas representativas de los hongos MVA.

- A) *Glomus mosseae*.
B) *Sclerocystis coremioides*.
C) *Acaulospora leavis*.
D) *Entrophosphora infrequens*.
E) *Gigaspora calospora*.
F) *Scutellospora fulgida*.



FUENTE: (Trappe, 1962; Hall, 1967; González, 1988)

6.5.3.- Morfología.

Durante su complejo ciclo de vida en contacto con la raíz, el hongo simbiote da origen a diferentes estructuras: hifas extramatricales, hifas intracelulares, abultamientos globales u oval terminales llamados vesículas, estructuras intracelulares con una forma semejante a pequeños árboles, llamados arbúsculos y amontonamientos irregulares (cuando las finas ramificaciones de los arbúsculos no son muy visibles) llamados "esporangiolos" (Fig. 9) (Bonfante-Fasolo, 1984; Hayman, 1983)

Las infecciones micorrízicas ocurren solamente en la epidermis y en el parénquima cortical de las raíces que presentan una estructura primaria; la infección no penetra la endodermis y no está presente en el cilindro vascular central ni en las regiones meristemáticas. La infección se desarrolla en los siguientes estados: 1) una fase extramatricial, con hifas extramatricales y vesículas y esporas externas esparcidas en el suelo circundante; y 2) una fase intraradical, con hifas intracelulares no ramificadas, hifas intercelulares, hifas intracelulares ramificadas (arbúsculos) y vesículas (Bonfante-Fasolo, 1984).

6.5.3.1.- Fase Extramatricial.

El micelio extramatricial es continuo con el intraradical, formando así una unidad de infección. Su morfología varía considerablemente y la hifa puede ser considerada como de pared gruesa o delgada (Kinden y Brown, 1975). El micelio externo tiene dos grandes funciones: 1) Proveer una mayor área superficial por medio de la cual extrae del suelo recursos para transportarlos al hospedero, tales como HPO_4 , NH_4 , Ca y S, K, Zn y H_2O desde más de 7 cm. de distancia a través de una forma de crecimiento hifal en las raíces, llamada red hifal absorbiva, que consiste de una

serie de ramificaciones dicotómicas que se desarrollan en una red en forma de abanico y 2) Proveer estructuras capaces de colonizar nuevos tejidos radiculares. Estas estructuras incluyen a las clamidosporas (azigosporas) formadas en la extremidad de hifas indiferenciadas, hifas "corredoras", hifas de pared gruesa que se expanden rápidamente a través del suelo o a lo largo de las raíces, y fragmentos radiculares muertos conteniendo vesículas. Las hifas corredoras se mueven a lo largo de la raíz de origen para producir múltiples infecciones secundarias o crecen varios centímetros fuera de la raíz dentro de la matriz del suelo para infectar otras raíces. Pueden también dar origen a la formación de puentes hifales entre dos raíces adyacentes de la misma planta, de dos plantas individuales de la misma especie y en plantas individuales de diferentes especies (Friese y Allen, 1971).

Las esporas son globosas o abovadas, semejantes a vesículas y están regularmente asociadas al micelio extramatricial. Siempre nacen terminalmente próximas o en ramificaciones laterales cortas (Brown y King, 1982).

Las vesículas externas varían de 20-150 μm en diámetro y son de pared gruesa con un denso contenido citoplasmático rico en glóbulos lipídicos; con el tiempo llegan a estar vacuoladas (Harley y Smith, 1983).

La organización ultraestructural de la fase extramatricial indica que poseen un citoplasma con núcleo, mitocondria y un retículo endoplasmico rico en ribosomas (Bonfante-Fasolo, 1984).

6.5.3.2.- Fase Intrarradical.

Las capas corticales radiculares exteriores son colonizadas por hifas intracelulares, que se caracterizan por un arreglo lineal o enlazado sin ningún signo de ramificación (Carling y Brown, 1982). La hifa infectante de los hongos MVA puede formar cadenas intracelulares en la primera célula

que es infectada, con cadenas similares formadas subsecuentemente en células colindantes (Cox y Sanders, 1974). A través de la colonización intracelular, el plasmalema hospedero y las paredes fungales están siempre separadas por una capa fibrilar osmiofílica de material matricial la cual es continua con la pared del hospedero y es similar morfológicamente (Bonfante-Fasolo, 1984).

Las hifas intercelulares producidas por cadenas o por la penetración directa de ramificaciones hifales se encuentran en las capas intermedias del parénquima cortical y su diámetro varía de 2-6 μm . Estas hifas dilatan los espacios intercelulares y recorren el parénquima a considerables distancias (arriba de varios mm) (Bonfante-Fasolo, 1984).

Las vesículas son cuerpos globosos que se producen dentro de las células infectadas causadas por un abultamiento hifal, inter o intracelulares, terminales o intercaladas, de diferentes tamaños (de 30-50 μm hasta 80-100 μm). A menudo de pared gruesa trilaminada comparable a las clamidosporas o irregularmente formadas, de pared delgada y de porte pequeño. El protoplasma de las vesículas en los estados jóvenes del desarrollo es moderadamente denso, multinucleado y contiene muchas pequeñas gotas de lípidos como también partículas de glucógeno. El protoplasma llega a ser más denso, y los órganos llegan a ser más difíciles de definir ultraestructuralmente ya que la acumulación de lípidos se incrementa durante la maduración. Las vesículas intercelulares y las paredes del hospedero están en contacto directo mientras que las vesículas (principalmente ricas en lípidos) y el hecho de que sus números se incrementan frecuentemente en raíces viejas o muertas, sugiere que son principalmente órganos de resistencia (Kinden y Brown, 1975; Holley y Peterson, 1979; Brown y King, 1982; Bonfante-Fasolo, 1984).

En las capas interiores del parenquima cortical, las hifas intercelulares penetran las células corticales dando lugar a un complejo sistema hifal ramificado, semejante a pequeños "arbustos" llamados arbusculos. Estos son considerados como las estructuras principales involucradas en la transferencia bidireccional de nutrientes entre el simbionte fungal y la planta hospedera. El desarrollo arbuscular es iniciado por la penetración de la pared de la célula hospedera por una ramificación lateral producida de una hifa adyacente inter- o intracelular. Esta penetración de la hifa, se convierte en el tronco del arbusculo, creciendo dentro de la célula del hospedero en un modelo dicotómico repetido. El tronco del arbusculo es igual a la hifa original en tamaño (3-4 μm) y en ultraestructura, y en las pequeñas ramificaciones bifurcadas varían de 1 μm hasta 0.3-0.5 μm de diámetro. Cuando se desarrollan completamente, los arbusculos abarcan una gran porción de lumen de la célula hospedera. Las hifas arbusculares contienen numerosos núcleos, mitocondrias, partículas de glucógeno, glóbulos lipídicos, abundantes cuerpos polivacuolares y gránulos densos en el interior de pequeñas vacuolas. El período sobre el cual los arbusculos permanecen estructural y, probablemente funcionalmente intactos es bastante corto, en un rango de 4-5 días de acuerdo a Cox y Tinker (1976), y hasta 15 días según Bevege y Bowen, (1975). La fase de senescencia de la infección esta representada por cuerpos redondos llamados "esporangiolos" donde las pequeñas ramificaciones arbusculares muestran contenido citoplasmático desorganizado, pérdida de integridad membranal, organelos no discernibles y finalmente aparecen como una masa amorfa (Carling y Brown, 1982; Brown y King, 1982; Cox y Tinker, 1976; Bevege y Bowen, 1975; Bonfante-Fasolo, 1984).

en un sentido de proporción característica, ampliándose en forma radial y ocupando una región esférica de extensión amplia comparada con el diámetro de la espora, con la finalidad de realizar una unidad de infección, la cual consiste en un punto de entrada derivado de una hifa externa y asociado a un micelio interno (Hepper, 1985).

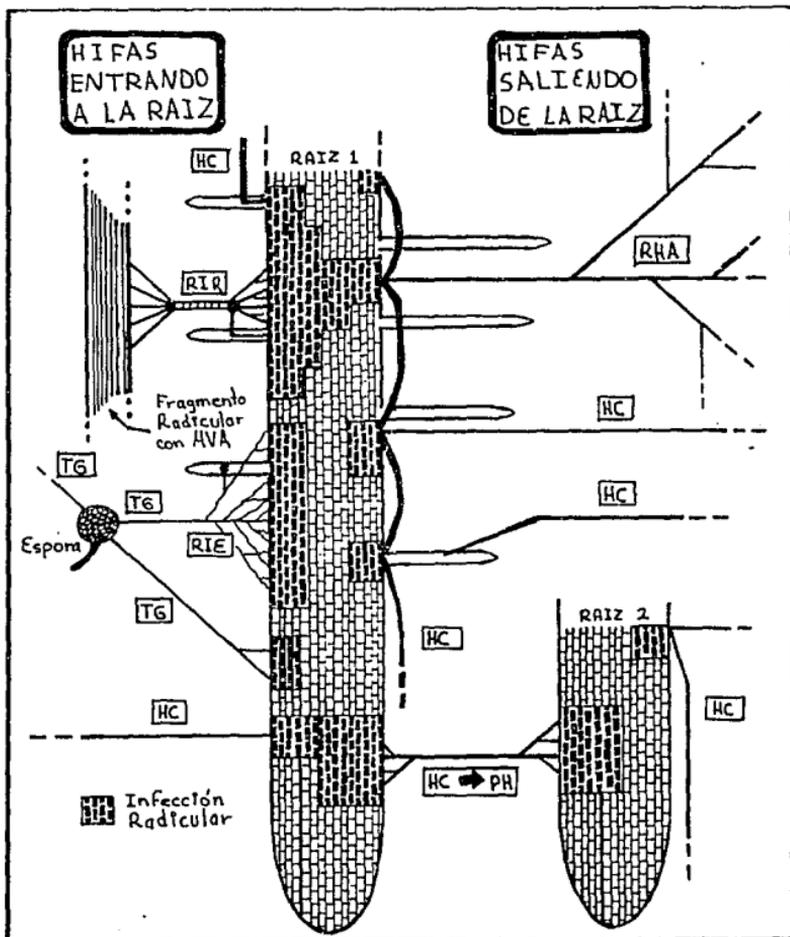
En un sistema radicular extendiéndose en un volumen de suelo, la proporción observada de la aparición de unidades de infección primaria, podría depender de: la densidad de propágulos viables y su porcentaje de germinación; la proporción de crecimiento radicular; la proporción de crecimiento radial de la hifa a través del suelo; y en la probabilidad de infección después de que una hifa encuentre una superficie radicular (Sanders y Sheinkh, 1985).

El inicio de la infección de la micorriza V-A se da por el contacto de la hifa del hongo con la célula cortical de la planta (Fig. 10) y la formación de un apresorio (Harley y Smith, 1983). Una vez formado el apresorio se sucede la penetración de la hifa sobre la epidermis de la raíz a través de los espacios vacíos entre las células, de aquí la hifa penetra dentro del citoplasma de una célula cortical y empieza a dicotomizarse (Mosse, 1973a).

Generalmente la infección se realiza en raíces jóvenes y la penetración ocurre normalmente en el área de diferenciación y elongación o en las raíces secundarias y terciarias, pero no en raíces pigmentadas o con crecimiento secundario. El hongo es confinado a la epidermis y corteza de la raíz y no invade la endodermis, estele o meristemo primario, porque la pared de la endodermis contiene una lámina de suberina que evita la penetración del hongo dentro del estele (Abbott y Robson, 1982; Bonfante-Fasolo, 1983; Holley y Peterson, 1979).

Fig. 10.- Proceso de infección de los hongos MVA.

HC) Hifa corredora. RHA) Red hifal de absorción.
 PH) Puente hifal. RIE) Red de infección de la espora.
 TG) Tubo germinal. RIR) Red de infec. fragm. radicular.



FUENTE: (Friesse y Allen, 1991).

6.5.5.- Fisiología.

Los hongos V-A rápidamente convierten los fotosintatos transferidos del hospedero en compuestos de carbón específicos del hongo, los cuales no pueden ser fácilmente usados por la planta, por lo cual, la mayor parte parece ser como lípidos o glucógenos. Esta rápida conversión de compuestos de carbono tiene el efecto de mantenimiento del gradiente de concentración de los fotosintatos del hospedero al hongo, de modo que el movimiento neto continua en la dirección del heterotrofo. Los caminos en los cuales los compuestos de carbón son transportados a otras partes del micelio del hongo desarrollado en el suelo alrededor de las raíces micorrizadas aún no está claro, pero una posibilidad es el flujo protoplásmático (que puede ser bidireccional en las hifas de los hongos V-A) que podría transportar partículas de glucógeno o glóbulos lípidicos bajo el gradiente de concentración de carbohidratos hacia las hifas externas (Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi, 1983; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988).

Las vacuolas de los hongos V-A contienen cuerpos metacromáticos que parecen ser gránulos de polifosfatos, los cuales abarcan cerca del 40% del fósforo total presente en los componentes del hongo (Cox et al., 1975). Los polifosfatos se acumulan rápidamente en la hifa externa y después también aparecen en el micelio interno de las raíces colonizadas, acumulándose después en las vacuolas (Miller et al., 1986). La traslocación del fosfato dentro de la hifa es manejada por procesos metabólicos activos, donde el mecanismo de transporte es un flujo de masa con carga y descarga de polifosfatos dentro de las vacuolas (Cox y Tinker, 1976).

La eficiencia en la fijación del N_2 depende de la nutrición del P ya que es el principal constituyente del adenosin-trifosfato (ATP) que es un elemento esencial de fuente de energía requerido para la fijación biológica del N_2

(Miller et al., 1986).

La formación de los hongos V-A puede aumentar los niveles de citoquinina en la planta hospedera y cambiar el nivel del ácido abscísico y sustancias semejantes a la gibberalina. La extensión alterada de producción de hormona en las plantas micorrizadas es debido a un estatus mejorado de nutrientes. Se ha comprobado que el hongo V-A sintetiza fitohormonas, pero aún no se determina si estas pueden pasar dentro de la planta y si afectan su desarrollo y fisiología o si están involucradas en el proceso de infección (Barea y Azcon-Aguilar, 1982c).

6.5.6.- Ecología.

Son varios los factores que insiden en el desarrollo, actividad y sobrevivencia de los hongos endomicorrizicos, en donde el factor medioambiental es determinante, así como los cambios de fertilidad del suelo debidos a correcciones con fertilizantes minerales o abonos orgánicos, los cuales afectan marcadamente la actividad de la población micorrizica del suelo en términos de la cantidad de raíz colonizada y el número de esporas producidas (Hayman, 1981).

La colonización provocada por la endomicorriza tiende a ser más prevaecente en suelos de moderada a baja fertilidad, ya que en suelos con alta fertilidad (NPK) producen poca intensidad de colonización micorrizica (Safir y Duniway, 1982). Cuando la alimentación de la planta es rica en nitrógeno y fósforo, su rendimiento es muy elevado y la totalidad de los glúcidos fotosintetizados es empleada por la planta para producir compuestos proteicos y fosforados; de esta forma, la cantidad de glúcidos en las raíces disminuye y los hongos micorrizicos no pueden alimentarse de estos compuestos carbonados y desaparecen (Lambert et al., 1980).

Los efectos de pH del suelo en la respuesta de la planta a las micorrizas son muy complejos y altamente influenciados

por muchas características fisico-químicas de el suelo (Safir y Duniway, 1982). Los hongos MVA difieren en su preferencia por ciertos rangos de pH y el mecanismo de esto es desconocido, pero se sabe que la solubilidad de diversos compuestos de fósforo y su adsorción por los componentes de el suelo, son alterados por cambios en el pH dependiendo de el tipo del suelo (Graw, 1979). El pH también afecta la solubilidad de otros elementos como el Fe, Mn, Cu, Zn y Al (Abbott y Robson, 1985).

La exudación radicular, especialmente los azúcares, es considerada un factor importante de afección del desarrollo micorrízico. La falta de infección micorrízica en las plantas hospederas ha sido asociada con la escasez de azúcares en los exudados radiculares de estas plantas y no con algunos efectos detrimentales en los hongos. Esto sugiere que la exudación radicular es un factor crítico en el control de la formación micorrízica. Así los factores que afectan el nivel de exudación radicular (intensidad de luz, temperatura del suelo, estado de desarrollo de la planta, etc.) pueden consecuentemente afectar la infección por las MVA (Azcón y Ocampo, 1984).

El estatus de agua del suelo probablemente tiene muchos efectos directos e indirectos en la infección micorrízica y en la promoción del crecimiento. Altos potenciales de agua del suelo reducen el crecimiento y la infección por micorrizas (Reid y Bowen, 1979). Una humedad excesiva afecta probablemente al hongo o a la planta indirectamente vía anaerobiosis. Hay también evidencia que sugiere que suelos con bajo potencial de agua podrían disminuir o inhibir la germinación de esporas de los hongos micorrízicos con la subsecuente colonización deficiente de las raíces (St. John y Coleman, 1983; Bethlenfalvay et al., 1982; Reid y Bowen, 1979; Nelsen y Safir, 1982). El estado del agua en la planta puede también afectar la colonización del hongo por alteraciones en la corteza de la raíz la cual inhibe la

penetración de la hifa (por ejemplo suberización) o por cambios en la producción de estímulos en la raíz (Reid, 1974).

La temperatura del suelo afecta la actividad fisiológica de la MVA y cada especie responde diferente a los cambios de temperatura (Moawad, 1979). Esto queda ilustrado por las observaciones de Schenck et al., (1975) (citados por Jaen, 1986), quienes demostraron que la temperatura afecta de distinto modo la germinación de las esporas de diferentes hongos MVA.

En suelos cultivados los hongos MVA son afectados por varias prácticas agrícolas y hortícolas, particularmente la adición de fertilizantes, la aplicación de pesticidas y por la rotación de cultivos (Hayman, 1982).

Los hongos micorrízicos consumen fotosintatos del hospedero y las condiciones que sean óptimas para la fotosíntesis y la traslocación de carbohidratos a las raíces estimularán la infección micorrízica. Así entonces, aquellas intensidades de luz que favorecen el máximo crecimiento de la planta, aquellos factores que favorecen la fotosíntesis, como las moderadas a altas humedades atmosféricas y los altos niveles de CO₂, favorecerán la infección micorrízica (Safir y Duniway, 1982).

Otros factores ambientales importantes en su efecto en la infección micorrízica son el tipo de vegetación, la temperatura, la precipitación (St. John y Coleman, 1983), la estacionalidad, la altitud y la perturbación (Jha et al., 1992).

Con respecto a la planta, Hayman (1982) indica que entre las especies vegetales que tengan una raíz gruesa y pocos pelos radiculares, con frecuencia responden muy bien a la inoculación con micorriza V-A, como en cítricos, pero en plantas con raíces finas es común que no se tengan estas respuestas, como por ejemplo en Rye grass (*Lolium sp.*).

Finalmente, la microflora del suelo también afecta el

funcionamiento del sistema MVA, por acción en la traslocación de nutrientes del micelio externo. Algunos microorganismos del suelo pueden suprimir este micelio directamente o competir con el por los nutrientes del suelo. Otros, por contraste, pueden actuar sinérgicamente con los hongos MVA y combinar sus efectos en el crecimiento de las plantas (Bagyaraj, 1984). Los factores responsables de estos efectos son aún desconocidos, aunque algunas sustancias orgánicas usualmente presentes en la rizosfera de las plantas, tales como aminoácidos, hormonas vegetales y vitaminas, aumentan el desarrollo de las MVA en ausencia de alguna planta hospedera (Azcon-Aguilar y Barea, 1985).

6.5.7.- Interacciones con otros microorganismos.

Los cambios fisiológicos que acompañan al desarrollo de la micorriza son indudablemente extensivos, los cuales no han sido caracterizados. Los cambios que podrían tener el mayor impacto en los microorganismos en el suelo circundante sería la permeabilidad de las membranas, que al estar alteradas podrían afectar la cantidad y calidad de exudaciones y secreciones radicales, así como los cambios en la composición de los tejidos del hospedero. Estos cambios, unidos con el impacto químico y físico de la hifa del hongo simbiote en el suelo circundante, resulta en un muy diferente potencial en la rizosfera, tan diferente que Rambelli (1973), sugirió el término "Micorrizosfera", el cual es usado para describir cómo es influenciado el suelo circundante por la micorriza (Linderman, 1988; Barea y Azcon-Aguilar, 1982a; Linderman y Paulitz, 1990). Los hongos micorrizicos pueden interactuar directamente con otros organismos en el suelo, o influir en esos organismos indirectamente por sus efectos en la fisiología radicular de la planta hospedera (Linderman y Paulitz, 1990).

Las raíces microbianas reportadas en la micorrizosfera

pueden involucrar una variedad de bacterias y hongos con capacidades funcionales específicas que pueden influir el crecimiento de las plantas. Esto puede incluir microbios como anaerobios estrictos o facultativos, productores de quitinasa extracelular, solubilizadores de fosfato, productores de antibióticos, productores de hormonas, supresores de patógenos, promotores de crecimiento de las plantas, exopatógenos, supresores de micorriza, etc. Sin embargo, la información es limitada para muchos de estos grupos de organismos (Linderman, 1988). Como ciertas interacciones microbianas en la micorrizosfera son particularmente interesantes por sus consecuencias en el crecimiento y nutrición de la planta, merecen una consideración separada y son las siguientes:

6.5.7.1.- Organismos benéficos.

A) Rhizobium. Las raíces de las plantas leguminosas que crecen en muchos suelos son simultáneamente simbióticas con *Rhizobium* formadores de nódulos y con MVA. El crecimiento de las leguminosas es generalmente aumentado cuando ambos simbiontes están presentes que cuando alguno está sólo. Los efectos podrían ser justamente aditivos, por ejemplo la fijación de nitrógeno por los nódulos de *Rhizobium* y la absorción de fósforo y otros nutrientes aumentada por las micorrizas (Linderman y Paulitz, 1990). Se ha demostrado repetidamente que las leguminosas requieren altos niveles de fosfato para su crecimiento y efectiva nodulación. Es también conocido que la fijación de nitrógeno tiene un alto requerimiento de fosfato y que al parecer ayuda a otros procesos involucrados en la nodulación y en la fijación de nitrógeno. Tales factores pueden incluir el suministro de fotosintatos elementos traza y hormonas vegetales. Estos parámetros pueden estar sujetos a la influencia de la micorriza como en la absorción de Cu y Zn y por la producción

de hormonas vegetales directamente por las MVA (o indirectamente por bacterias en la rizósfera estimulada por las micorrizas) (Bagyaraj, 1984; Barea y Azcon-Aguilar, 1982a; Daft y Gardner, 1985).

B) Actinomyces: Estos organismos son endófitos fijadores de nitrógeno del género *Frankia*, que forman nódulos en las raíces de ciertos arbustos y árboles no leguminosos (Barea y Azcon-Aguilar, 1982a). El actinomicete es hospedado en nódulos cuando el nitrógeno atmosférico es fijado y hecho disponible para la planta hospedera; el hongo micorrízico puede también ser encontrado dentro de los nódulos (Bagyaraj, 1984). Muchas características de los procesos de infección y fijación del nitrógeno son algo similares a la simbiosis rhizobium-micorriza-hospedero (Linderman y Paulitz, 1990)

C) Bacterias fijadoras de N₂ de vida libre. Aunque las bacterias simbióticas fijan la mayoría del N biológicamente fijado en el suelo, algunas bacterias diazotróficas de vida libre, tales como *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Derxia* y *Azospirillum* pueden contribuir con cantidades significantes (Subba Rao et al., 1985 citados por Linderman y Paulitz, 1990). La cerrada asociación espacial entre hongos micorrízicos y bacterias diazotróficas de vida libre sugiere que el intercambio de nutrientes y otros metabolitos puede tener lugar fácilmente, tales como carbono y fósforo del hongo a la bacteria y nitrógeno y otros metabolitos de la bacteria a el hongo y a la planta. Los estudios conducidos hasta ahora revelan una definitiva interacción sinérgica entre estas bacterias y los hongos MVA en la rizosfera, con un aumento consecuencial en el crecimiento vegetal. Algunas veces el efecto benéfico en el crecimiento vegetal de estos organismos se atribuye a la producción de hormonas más bien que a la fijación de nitrógeno (Bagyaraj, 1984; Linderman y Paulitz, 1990).

D) Organismos solubilizadores de fosfato. Un gran número de microorganismos del suelo pueden liberar iones fosfato de

formas de P no disponibles para las plantas; a estos organismos se les ha llamado "bacterias solubilizadoras de fosfato" o "fosfobacterias" (Bagyaraj, 1984). Se ha demostrado que los hongos micorrizicos y estas bacterias favorecen recíprocamente su establecimiento en la rizosfera (Barea et al., 1975; Dolorenzina et al., 1979). *Pseudomonas* sp. y *Agrobacterium* sp. producen hormonas de crecimiento (auxinas, giberelinas, citoquininas) que incrementan el crecimiento de las plantas, además de solubilizar fosfatos (Barea et al., 1975). Algunos estudios revelan que los hongos MVA no solubilizan formas de P no disponibles pero pueden aumentar su absorción por una mejor exploración del suelo; así, las bacterias suministran P soluble y las micorrizas aumentan su absorción (Raj et al., 1981).

6.5.7.2.- Organismos Patógenos.

Los hongos MVA tienen un potencial como agentes biológicos de control de las enfermedades del suelo, provocadas por los dos principales grupos de patógenos del suelo: nematodos y hongos (Caron, 1989; Smith, 1988; Zak, 1964). El resultado de las confrontaciones de MVA-patógenos vegetales puede variar considerablemente dependiendo del simbiote fúngico, planta hospedera, patógeno involucrado y las condiciones medioambientales (Roncadori y Hussey, 1982; Schenck, 1982). Así mismo, todos los componentes que tienen un impacto en el suelo, tales como nivel nutricional, pH, temperatura, contenido de agua, microflora, etc, pueden actuar de diferente sentido en el patógeno, hospedero y la micorriza misma (Caron, 1989; Graham, 1988).

Una interacción puede ser neutral si la micorriza no afecta el desarrollo de la enfermedad o la simbiosis u otras actividades de los dos organismos; si la micorriza compensa los daños del patógeno o su reproducción, la interacción es considerada como positiva; sin embargo, la endofita podría

aumentar el desarrollo de la enfermedad o la reproducción del patógeno, o el patógeno suprimir el desarrollo micorrízico, la interacción es considerada negativa (Roncadori y Hussey, 1982).

Cook (1974) (citado por Hussey y Roncadori, 1982), definió algunos términos que pueden ser usados para caracterizar las relaciones patógeno-hospedero: resistencia (baja reproducción del patógeno) y susceptibilidad (alta reproducción del patógeno) caracterizan la eficiencia del hospedero, mientras que tolerancia (poca supresión del crecimiento o rendimiento) e intolerancia (alta supresión del crecimiento o rendimiento) delimitan la susceptibilidad del hospedero.

Ya que las micorrizas VA están establecidas en las raíces de las plantas hospederas, la mayoría de los estudios de las interacciones micorrizas-incidencia de la enfermedad han sido concentrados en enfermedades causadas por patógenos del suelo, aunque también hay algunos en enfermedades causadas en las partes aéreas de la planta (Dehne, 1982).

Hay un gran número de estudios referentes a interacciones entre las micorrizas y patógenos vegetales con resultados diversos. A continuación se presenta a algunos de ellos según el patógeno involucrado:

a) Bacterias: Weaver y Wehunt (1975), no encontraron ningún efecto entre el porcentaje de raíces micorrizadas de plántulas de chícharo y su susceptibilidad al chancro bacteriano causado por *Pseudomonas syringae*. Halos y Zorilla (1979) (citados por Hayward, 1991), encontraron en las Filipinas que las MVA incrementaron el crecimiento y rendimiento de tomates y redujeron la infección por *Pseudomonas solanacearum*.

b) Virus: Schönbeck y Schinzer (1972) (citado por Schenck y Kellan, 1978), inocularon plantas de tabaco con VMT (virus del mosaico del tabaco) y obtuvieron más lesiones en plantas de tomate micorrizadas con *Gloaus macrocarpus* var. *geosporus*

atacadas con VMT y VXP (virus X de la papa) que las no micorrizadas. Ellos mismos encontraron incremento en el daño del VMA (virus del mosaico del arabis) en los cultivos de petunia y fresa, que en las mismas plantas no micorrizadas. Por último, en 1978 Schönbeck y Spengler (citados por Dehne, 1982) encontraron una mayor reproducción del VMT en tomate.

c) Nemátodos: La primera interacción estudiada entre un nemátodo (*Heterodera solanacearum*) y un hongo MVA (*Gigaspora gigantea*) reportó que la presencia del hongo micorrizico incrementó la susceptibilidad del tabaco al nemátodo (Fox y Spasoff, 1972). Atilano et al., (1976) encontraron que en plantas de vid micorrizadas fueron atacadas más duramente por *Meloidogyne arenaria*. Schenck et al., (1975) encontró una reducción en el daño de *M. incognita* en soya pero hubo un aumento en su reproducción. De igual forma, Roncadori y Hussey (1977), encontraron en plantas micorrizadas de algodón una disminución en el daño de *M. incognita*, pero un aumento en su reproducción. Sikora y Schönbeck (1975) (citados por Dehne, 1982), reportaron una disminución en la reproducción de los nemátodos *M. hapla* en zanahoria y *M. incognita* en tabaco, tomate y avena; en este último también hubo una disminución del daño del nemátodo. Kellam y Schenck (1980) estudiaron a *M. incognita* en plantas micorrizadas de soya en donde hubo una disminución en el daño e infección del nemátodo. O'Bannon y Nemeč (1979) reportaron una disminución en el daño de *Radopholus similis* en cítricos micorrizados. Sitaramaiah y Sikora (1982) realizaron estudios con el nemátodo *Rotylenchulus reniformis* en frijol, pepino, algodón y tomate, en los cuales encontraron una disminución en el daño y en la infección.

d) Hongos: Aunque los hongos MVA han sido ampliamente encontrados en asociación con raíces enfermas, el primero en reportar un estudio específicamente de la interacción de un hongo patógeno de vegetales y una especie de hongo MVA fué

Safir (1968) (citado por Schenck y Kellam, 1978). A su vez, Ross, (1972) fué el primero en reportar el incremento de la severidad de la enfermedad provocada por *Phytophthora megasperma* en plantas de soya inoculadas con el hongo MVA *Gloium macrocarpum* var. *geosporum*, donde cerca del 90% de las plantas micorrizadas mostraron síntomas de decoloración interna del tallo y menos del 20% de las plantas no micorrizadas desarrollaron estos síntomas. Davis et al; (1978) estudiaron tres diferentes especies de *Phytophthora*: *P. cinnamomi*, *P. megasperma*, *P. parasitica*, en cultivos micorrizados de aguacate, alfalfa y cítricos, respectivamente, encontrando en los tres casos un aumento en la infección y daño del patógeno. Así mismo, Davis et al., (1979), notaron que la incidencia de *Verticillium dahliae* fué mayor en plantas de algodón infectadas con *Gloium fasciculatum* que las no micorrizadas. Davis y Menge (1980) investigando la interacción de *Phytophthora parasitica* con *Gloium fasciculatum* en cítricos encontraron que las plantas micorrizadas fueron más susceptibles al ataque del patógeno. Mc Graw y Schenck (1981) estudiando dos especies de micorrizas en el cultivo del tomate, encontraron que estas plantas presentaron mayor daño al ataque de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*. Schenck (1981) trabajando con *Gloium etunicatus* y *Gloium mosseae* en plantas de tomate reportó que la micorriza puede aumentar el desarrollo de la marchitez del tomate causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

Existe un estudio que demuestra que un hongo micorrizico *Gloium macrocarpum* puede ser causante de la enfermedad conocida como la atrofia del tabaco, donde se encontró que los vástagos y raíces de plántulas de tabaco inoculadas con esporas solas de *Gloium macrocarpum* fueron atrofiadas, el grado fué relacionado a el número de estructuras de colonización (arbusculos, vesículas, hifas externas o esporas) (Modjo y Hendrix, 1986).

Otras investigaciones realizadas han encontrado que la presencia del hongo micorrizico no afecta el daño del patógeno, así tenemos que Chou y Schmitthenner en 1974, encontraron que *Phytium ultimum* no se vió afectado en su ataque a plantas micorrizadas de soya. Zambolin y Schenck en 1981, reportaron que en plantas micorrizadas de soya no se encontraron diferencias a las no micorrizadas, al ataque de *Fusarium solani* y *Rhizoctonia solani*. En un estudio de Bááth y Hayman en 1983 los resultados indicaron que la infección micorrizica de tomate no afectó la severidad de la marchitez por *Verticillium*. Zambolim y Schenck (1983) trabajando con *Macrospora phaseolina*, *Rhizoctonia solani* y *Fusarium solani* en plantas micorrizadas de soya con *Gloves mosseae*, reportaron que la presencia de la MVA no afectó la insidencia de infección de soya con los patógenos. Ramirez (1974) (citado por Bagyaraj, 1984) reportó que en plantas micorrizadas de papaya en el ataque de *Phytophthora megasperma* no se determinó ningún efecto que alterara al patógeno.

Aún con lo anteriormente citado, la gran mayoría de los estudios realizados para evaluar la interacción de la endomicorriza con los hongos patógenos, indican que las micorrizas limitan la infección y el daño de estos. Ames y Linderman (1978) estudiaron varios niveles de fertilización y dos niveles de inoculo de 4 hongos MVA y su interacción a *Fusarium oxysporum* en el lirio, encontrando una reducción de los daños de *F. oxysporum* en los niveles bajos de fertilizante. Por su parte Graham y Menge (1982) investigando la influencia del fósforo del suelo y el hongo *Gloves fasciculatum* en la enfermedad del trigo causada por *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, encontraron una similitud en la influencia de ambos factores, que condujeron a una disminución de la salida neta de exudados radiculares y una reducción en la actividad del patógeno. Krishna y Bagyaraj (1989) reportaron una disminución por *Gloves*

fasciculatum en la severidad de la enfermedad de cacahuate producida por *Sclerotium rolfsii*. También estudiando a *Glomus fasciculatum*, Kaya et al., (1984), encontraron una disminución en la población de *Pythium ultimum* en la pudrición radicular de nochebuena. Caron et al., realizaron 5 experimentos sobre la interacción entre *Glomus intraradices* y *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* en tomate. En el primero de ellos evaluaron 5 sustratos y la interacción de ambos hongos, encontrando una reducción de la necrosis radicular causada por el hongo patógeno y una disminución de su población, con diferente intensidad dependiendo del sustrato usado (Caron et al., 1985a). En el segundo trabajo, determinando el efecto del orden de inoculación de los dos hongos, observaron una reducción de la necrosis radicular, mortalidad de la planta y el número de propágulos de *Fusarium* en el sustrato usado bajo todas las condiciones de inoculación examinadas (Caron et al. 1985b). En el siguiente evaluaron la relación de las concentraciones de fósforo y la interacción de los dos hongos, encontrando como resultado una significativa reducción en la población de *Fusarium* y la necrosis radicular en todas las concentraciones de fósforo (Caron et al., 1986a). A fin de determinar si la disminución causada por *Glomus intraradices* en la pudrición radicular y en la población de *Fusarium* variaba con la secuencia de inoculación de los dos hongos, ellos mismos inocularon las plantas de tomate con *Glomus* simultáneamente, 4 semanas antes y 4 semanas después de la inoculación con *Fusarium* y encontraron reducciones en la pudrición radicular y en su población en todos los tratamientos (Caron et al., 1986b). Finalmente estudiaron la interacción durante un periodo de 12 semanas encontrando que la colonización radicular de *Glomus* no fué afectada por la presencia de *Fusarium* y si los propágulos de *Fusarium* en las plantas inoculadas con *Glomus* (Caron et al., 1986c). De igual forma estudiando a *Fusarium oxysporum* Wacker et al., (1990) encontraron que plantas de espárrago inoculadas con *Glomus*

fasciculatum creciendo en suelos altos en fósforo, tuvieron baja significancia en los rangos de enfermedad en comparación con las no inoculadas, además de las disminuciones de la población del patógeno. Zhengjia y Xiangdong (1970) evaluaron la interacción de *G. mosseae* y *G. intraradices* con *F. vasinfectum* y encontraron una disminución en la severidad de la enfermedad en plantas de algodón micorrizadas, que en las no micorrizadas. A su vez, Palacios, et al., (1972) evaluaron la resistencia a patógenos y sobrevivencia de plántulas de jitomate micorrizadas con *Glomus fasciculatum* a la incidencia de la "secadera" producida por *Pythium debaryanum* y encontraron que la enfermedad apareció en el 2.4 % de las plantas micorrizadas y en el 64 % de las no micorrizadas, además de incrementos de 149, 106, 182, 219 % en el peso fresco, peso seco, vol. de raíz y en el total de plántulas cosechadas, respectivamente

Con respecto a las enfermedades causadas por hongos en las partes aéreas de las plantas (Schönbeck y Dehne, citados por Bagyaraj, 1984) reportaron que la severidad de la enfermedad de *Helminthosporium sativum* y *Erysiphe graminis* en cebada, de *Colletotrichum lindemuthianum* y *Uromyces phaseoli* en frijol, *Erysiphe cichoracearum* en pepino y de *Botrytis cinerea* en lechuga, fueron incrementadas en las plantas micorrizadas comparadas con las plantas no micorrizadas. A su vez, Feldemann et al., examinando el efecto de *G. etunicatum* en la enfermedad foliar llamada roya sudamericana, causada por *Microcyclus ulei* en el árbol del caucho, demostraron inequívocamente un aumento de la resistencia de la planta junto con la reducción de la producción de esporas del patógeno.

6.5.7.2.1.- Mecanismos de supresión de patógenos.

Cualquier colonización de plantas vivientes por microbios altera la actividad e integridad de los tejidos

intactos de las plantas y conduce a patrones de reacción estructurales, bioquímicos y fisiológicos de las plantas hospederas. Para existir en una planta hospedera, un patógeno debe poseer medios para invadir un hospedero, para evitar o contraatacar las respuestas de defensa y para obtener todos los factores necesarios para su crecimiento y reproducción. Estos atributos no son exclusivos de los patógenos, si no, aún más, son inevitablemente necesarios para el éxito de los simbiontes mutualísticos (Lieberei y Feldemann, 1989).

Se han propuesto varias hipótesis para explicar los efectos de los hongos MVA en los patógenos del suelo que generalmente consideran ciertas alteraciones bioquímicas, fisiológicas y morfológicas en las plantas hospederas inducidas por la infección micorrizica (Cuadro 3) (Schönbeck, 1978), pero no todas han sido demostradas claramente. Uno de los cambios morfológicos causados por las micorrizas en la planta hospedera, es el engrosamiento de las paredes celulares a través de la lignificación por el acumulamiento de polisacáridos insolubles y la producción de lignina y de esta forma limita el establecimiento del patógeno (Bagyaraj, 1984). Dehne y Schönbeck (1978) (citados por Caron, 1982), estudiando la tolerancia de tomate a la marchitez provocada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* en plantas micorrizadas, encontraron una mejora en la tolerancia con un incremento en la síntesis de lignina y su incrustación en el cilindro medio. Este fenómeno fue el resultado de la síntesis de fenol incrementada de las plantas por medio de un incremento en los fenilpropanos, que son precursores de la lignina y que conducen a una fuerte síntesis de lignina. Por otro lado mejoran el crecimiento radicular, expanden la capacidad adsorbsiva de nutrientes y agua e imparten más resistencia mecánica por la producción de un vigoroso sistema vascular (Smith, 1988). Estos procesos compensatorios pueden explicar el aumento en la tolerancia a patógenos dado que muchas plantas micorrizadas pueden

compensar las pérdidas de masa o función radiculares causadas por los patógenos (Caron 1989).

En relación al estatus nutricional, Hayman (1986) menciona que las MVA pueden aumentar la tolerancia del hospedero a patógenos por el aumento en la absorción de nutrientes esenciales (Ca, Cu, Mn, S, Zn) además de P, que podrían estar deficientes en una planta no micorrizada. La absorción de P específicamente, aumenta el contenido de fosfolípidos, que disminuyen la permeabilidad en la membrana radicular y conducen a una menor exudación, lo que afecta cualitativa y cuantitativamente las poblaciones microbianas de la rizosfera o rizoplasma y sus densidades de población (Baker y Cook, 1982). Los cambios en los patrones de exudación afectan la germinación de las esporas fungales y la penetración radicular, alteran la atracción quimiotáctica de los nemátodos a las raíces y afectan la eclosión en aquellas especies de nemátodos que requieren estímulos para eclosionar (Smith, 1988).

Cuadro 3.- Mecanismos MVA de supresión de patógenos.

MECANISMOS	AUTOR
- LIGNIFICACION.	Bagyaraj, 1984.
- MEJORAMIENTO DEL CRECIMIENTO Y FUNCION RADICULARES.	Smith, 1988.
- AUMENTO DEL ESTATUS NUTRICIONAL.	Hayman, 1982.
- ALTERACION DE LA EXUDACION RADICULAR.	Baker y Cook, 1982.
- PRODUCCION DE FITOALEXINAS.	Morandi et al, 1984.
- SINTESIS DE QUITINASA.	Spanu et al, 1989.
- PRODUCCION DE AMINOACIDOS.	Schonbeck, 1979
- PRODUCCION DE AZUCARES REDUCIDOS.	Krishna y Bagyaraj, 1989.
- COMPETICION POR SITIO DE INFECCION.	Davis y Menge 1980.

Las plantas poseen sustancias antimicrobiales formadas principalmente por metabolitos secundarios uno de los cuales son las fitoalexinas; Morandi et al., (1984), fueron los primeros en presentar un reporte de la producción de fitoalexinas en plantas micorrizadas, indicando un aumento en la acumulación del gliceolin I, daidzein y coumestrol, 3 fitoalexinas altamente antifungales, en plantas de soya.

Las plantas pueden poseer proteínas antimicrobiales como las lecitinas, hidrolasas y quitinasas; estas últimas probablemente afectan enzimáticamente la quitina recientemente formada de los extremos hifales de los hongos y alteran el balance entre síntesis e hidrólisis requerido para su crecimiento (Schlumbaum, et al., 1986). Spanu, et al., (1989) midieron la actividad de la quitinasa en raíces micorrizadas de poro durante el desarrollo de la simbiosis con *Glomus versiforme*, encontrando que las raíces respondieron con una reacción típica de estrés contra los patógenos, en este caso, un incremento de la actividad de la quitinasa.

Algunos estudios demuestran que las raíces micorrizadas contienen altos niveles de aminoácidos, como lo demostraron Dehne y Schönbeck (1978) (citados por Schönbeck, 1978) al encontrar concentraciones de arginina seis veces mayores en raíces micorrizadas comparadas con las no micorrizadas. Además, ellos encontraron que la arginina y extractos radiculares de plantas micorrizadas redujeron la producción de clamidosporas de *Thielaviopsis basicola*. El bloqueo en el ciclo de la ornitina por la arginasa del hongo micorrízico, se propuso como la causa de los niveles de arginina. Por otro lado, (Suresh, 1980) observó un incremento de los aminoácidos fenilalanina y serina en raíces micorrizadas con *G. fasciculatum*, los cuales son inhibidores de los nemátodos de la corona radicular.

Las grandes cantidades de azúcares reducidos encontradas en raíces de cebolla pueden explicar una menor incidencia de

la enfermedad pudrición radicular rosa (Safir, 1968 citado por Bagyaraj, 1984). Krishna y Bagyaraj (1983), revelaron una alta concentración de ortho-dihidroxifenoles en plantas micorrizadas y su adición en una concentración equivalente a la encontrada en las raíces micorrizadas inhibieron el crecimiento de *S. rolfisii* in vitro.

Por último, dado que los hongos MVA, los hongos patógenos del suelo y los nemátodos parásitos de plantas ocupan tejidos radiculares semejantes, la competición directa por espacio o sitio de infección ha sido postulada como un mecanismo de inhibición de patógenos por los hongos MVA (Davis y Menge, 1980; Hussey y Roncadori, 1982).

Esta diversidad de interacciones entre MVA y microorganismos patogénicos de plantas demuestra que cada combinación patógeno-hongo micorrízico-planta, es única y las generalizaciones respecto a tales interacciones son difíciles de hacer (Bagyaraj, 1984).

6.5.7.- Interacciones Chile-MVA.

Dentro de los estudios en relación a la interacción chile-micorriza tenemos que, Bagyaraj y Sreeramulu (1982), encontraron que las plantas micorrizadas de Chile responden bien a la inoculación micorrízica bajo condiciones de campo, incrementando significativamente el crecimiento, la nutrición de P y Zn, la floración, el rendimiento, el contenido de ácido ascórbico del fruto y el peso seco de la planta.

Håås y Krikun (1985), estudiaron varias cantidades de inóculos de 7 aislamientos del hongo *Gloves macrocarpus* en plantas de Chile "campana", encontrando una gran variación entre los aislamientos y establecieron un nivel mínimo de 1 propágulo/ml⁻¹ y un nivel óptimo de 10-15 propágulos/ml⁻¹ para la infestación en semilleros de las plantas de Chile.

Hass et al., (1986), investigaron los efectos de la disponibilidad de nutrientes en plantas micorrizadas de Chile

"campana" y encontraron que el mayor desarrollo de plántulas acompañada con una buena colonización del hongo se encontró cuando se les adicionó a estas 18 mM de N, 1.2 mM de P y 7 mM de K, además de un incremento en el peso de hasta un 188% en las plantas micorrizadas comparadas con las plantas no micorrizadas.

Krikun et al., (1987), reportaron que las plantas de Chile inoculadas con *Glomus macrocarpus* mostraron poco desarrollo, no encontrando diferencias significativas en el crecimiento de la planta, pero los rendimientos del fruto fueron marcadamente superiores.

Hass et al., (1987), inocularon plantas de Chile con *G. macrocarpus* en suelos deficientes en fósforo, para comparar los efectos de la fertirrigación de P y las micorrizas en la enfermedad "colapso del Chile" que es controlada con la fumigación con bromuro de metilo, que a su vez reduce la población de MVA, encontrando la máxima producción de Chile en las plantas micorrizadas fertirrigadas con 1.3 mM de P /lt.

Sri Hari et al (1988), evaluaron la respuesta del Chile a la inoculación temprana con hongos micorrizicos en diferentes niveles de P y encontraron una respuesta similar en plantas micorrizadas y en plantas fertilizadas con 50 y un 75% del nivel de P recomendado, concluyendo que el 75% de P puede ser prescindido con la inoculación con micorrizas representando un considerable ahorro económico en los costos.

Waterer y Coltman (1989), observaron la respuesta de Chile "campana" inoculado con *G. aggregatum* y encontraron que las plantas micorrizadas incrementaron la absorción de P, el peso seco, la producción de frutos y redujeron el tiempo de antesis, en suelos deficientes en P. Estos mismos autores estudiaron la respuesta del Chile micorrizado con *Glomus aggregatum* al tiempo de inoculación (antes y durante el trasplante) a la absorción del P y al estrés del agua, encontrando que las plantas inoculadas antes del trasplante fueron mejores; la concentración de P en los tejidos de las

plantas micorrizadas fué más alto después del trasplante y que las plantas con la micorriza son más tolerantes al shock del trasplante que las no micorrizadas.

Afek et al., (1989), encontraron al estudiar la respuesta de colonización del chile, cebolla y algodón en relación a la posición del inóculo y la edad de la raíz, que las raíces viejas tienen poca respuesta a la colonización en comparación con las raíces jóvenes; el máximo de colonización MVA fué alcanzado cuando el inóculo fué aplicado 3 cm. abajo de las semillas en la plantación.

Krikun et al., (1990), investigaron el efecto del bromuro de metilo y la fertilización de P en el crecimiento de apio, cebolla, chile y melón en un suelo deficiente en fósforo en su dependencia a las micorrizas nativas; los rendimientos y el contenido de P de los tejidos fueron significativamente menores para apio, cebolla y chile a diferencia del melón que fueron mayores.

Afek et al., (1990), evaluaron la duración del tiempo requerido por la colonización MVA, el efecto de la edad radicular y la posición del inóculo con respecto al sistema radicular en los cultivos de algodón, cebolla y chile, encontrando que en el chile, la colonización con *Glomus deserticola*, *G. mosseae* y *G. intraradices* comenzó entre los tres y seis días después de la inoculación, y después de 21 días alcanzó 60, 13 y 10% respectivamente.

Por otro lado, respecto a la interacción patógeno-micorrizas-chile, Afek et al., (1990), estudiaron la longitud radicular y la colonización micorrizica por *Glomus intraradices* en los cultivos de algodón, cebolla y chile en suelos fumigados y no fumigados, y su interacción con *Pythium ultimum* y encontraron que el patógeno redujo significativamente la longitud radicular y la colonización MVA de los tres cultivos.

IV.- MATERIALES Y METODOS.

El presente trabajo se realizó en la Facultad de Estudios Superiores "Cuautitlán", en Cuautitlán Izcalli, Edo. de México, localizada a los ° de Latitud N y ° de Longitud W. El desarrollo del cultivo se efectuó dentro de un invernadero de cristal y la fase experimental dentro del Laboratorio de Micología, realizándose las siguientes etapas:

1.- Preparación del inóculo micorrízico.

El inóculo micorrízico inicial provino de dos muestras de 20 grs. de suelo con raíces de pasto Rhodex (*Chloris gayana* Kunt), infectadas con los hongos micorrízicos *Glomus fasciculatum* (Thaxter sensu Gerd.) Gerd. & Trappe y *Glomus mosseae* (Nic. & Gerd.) Gerd. & Trappe con un 36 % de infección, respectivamente, proporcionados por el Laboratorio de Microbiología de Suelos del Instituto de Geología de la UNAM, inoculando a su vez Pasto Rhodex para incrementar la cantidad de inóculo desde agosto del '91 hasta marzo del '92. El suelo en el cual se desarrolló el pasto fué pobre en fósforo y de características tepetatosas (Anexo 1).

2.- Preparación del inóculo patogénico.

Las cepas de los hongos *Fusarium oxysporum* Sch. y *Rhizoctonia solani* Kunt, se obtuvieron del material biológico del Laboratorio de Fitopatología de la FES-C, los cuales fueron propagados inicialmente en medio de Martin y P.D.A. respectivamente, decidiendo utilizar este último en los dos hongos por sus mejores resultados. Durante un periodo que comprendió del mes de diciembre del '91 a marzo del '92, alternándose con cámaras húmedas con hojas, plántulas y semillas de chile para aumentar la agresividad de la cepa.

3.- Infestación del suelo.

El suelo utilizado proviene del Municipio de Coyotepec, Edo de México, con las siguientes características: pH 7.7, P 10 ppm, K 1.56 meq/100 g, Ca 39.2 meq/100 g, Mg 12.8 meq/100 g, CIC 42.28 meq/100g, con clasificación textural franca y 35.8 % de arena, 39.5 % de limo y 24.7 % de arcilla (Anexo 1). El suelo se desinfectó con Bromuro de Metilo, 15 días antes de la infestación con los patógenos para su maduración.

Se utilizaron 10 cajas de Petri de cada hongo con un crecimiento micelial de 21 días a temperatura ambiente. El crecimiento fungal se extrajo de las cajas de Petri y se colocó en un vaso de licuadora conteniendo un litro de agua destilada, licuándose por 3 min. y aforándose a 2.4 lts. para formar una suspensión homogenizada, aplicándose 100 ml. de suspensión a cada maceta del tratamiento correspondiente y aplicando 100 ml de agua destilada para el caso de las testigos.

4.- Siembra.

Se utilizaron semillas de chile *Capsicum annuum* L. del tipo serrano var. Tampiqueño 74, sembrándose en semilleros plásticos divididos en cuatro tratamientos:

1.-Testigo, usando como sustrato sólo una mezcla de Agrolita-Vermiculita en proporción 1:1 (volumen/volumen).

2.-*Glomus fasciculatum*, utilizándose como sustrato una mezcla de suelo con raíces micorrizadas y esporas de éste hongo y Agrolita-Vermiculita en proporción 2:1:1 (v/v).

3.-*Glomus mosseae*, empleándose lo mismo que la anterior, pero con diferente hongo micorrizico.

4.-*Glomus fasciculatum* + *Glomus mosseae*, ocupándose como sustrato una mezcla de suelo + raíces + esporas de ambos hongos y Agrolita-Vermiculita en proporción 1:1:1:1 (v/v).

5.- Trasplante.

El trasplante se efectuó a los 35 días, en macetas de 1.5 lts. de capacidad conteniendo el suelo correspondiente a cada tratamiento (infestado y no infestado), colocando 3 plántulas por cada maceta, dentro de un invernadero de cristal. El diseño experimental fué un factorial 4 x 4 con arreglo en bloques al azar, dando como resultado 16 tratamientos con 4 repeticiones obteniéndose 64 unidades experimentales. Los tratamientos se distribuyeron de la siguiente manera:

1.- NM	5.- M1	9.- M2	13.- M1+M2
2.- NM+F	6.- M1+F	10.- M2+F	14.- M1+M2+F
3.- NM+R	7.- M1+R	11.- M2+R	15.- M1+M2+R
4.- NM+R+F	8.- M1+R+F	12.- M2+R+F	16.- M1+M2+R+F

NM= Planta no micorrizada.

M1= Planta micorrizada con *Glomus fasciculatum*.

M2= Planta micorrizada con *Glomus mosseae*.

F = *Fusarium oxysporum*.

R = *Rhizoctonia solani*.

Al momento del trasplante las raíces de las plántulas se sumergieron en 50 ml de una suspensión homogeneizada de estructuras de uno u otro hongo, provenientes del crecimiento fungoso de 5 cajas de Petri licuado en agua destilada por 3 min. y aforadas a 300 ml en cada caso; en el caso de los testigos se sumergieron en 300 ml de agua destilada.

Por otro lado, se establecieron 12 macetas con tres plántulas cada una bajo las mismas condiciones de los testigos micorrizados, con la finalidad de realizar muestreos

para determinar semanalmente el porcentaje de infección micorrizica para el seguimiento del desarrollo de la simbiosis en cada uno de los hongos micorrizicos.

6.- Evaluaciones.

Las evaluaciones para observar el desarrollo de la infección micorrizica se realizaron a partir de la germinación hasta la evaluación final; las raíces fueron conservadas en solución FAA para su posterior tinsión.

Los parámetros evaluados son algunos de los que mencionan Linderman y Hendrix (1982), altura de planta, peso fresco del vástago y de raíces, peso seco del vástago, porcentaje de infección micorrizica, además la incidencia y severidad de la enfermedad según Datnoff y Sinclair (1988), el índice de eficiencia micorrizica (Planchette et al., 1983) y el porcentaje de infección radicular de los patógenos según Datnoff y Sinclair (1988).

La tinsión de las raíces se realizó según Phillipps y Hayman (1970) y Kormanik y Mc Graw (1982), determinándose el % de infección micorrizica por medio de la técnica del número más probable (Schenck, 1982). La severidad de la enfermedad se determinó dentro de una escala del 1 al 7, donde:

- 1 = Sin síntomas.
- 2 = Leve decoloración de la corona o varias pequeñas lesiones en la raíz principal o en las raíces secundarias.
- 3 = Decoloración moderada con numerosas pequeñas lesiones en la corona o raíz principal o destrucción parcial de las raíces secundarias destruidas.
- 4 = Unión de lesiones para formar grandes lesiones o algunas raíces secundarias destruidas.
- 5 = Grandes lesiones unidas y extendidas dentro de la corteza del hipocotilo principal o ambas y algunas raíces secundarias destruidas.

6 = Hipocotilo, corona o punta de las raíces secundarias destruidas.

7 = Muerte de la planta.

La incidencia de la enfermedad se calcula como la proporción de plantas muertas del número total de plantas. El Índice de eficiencia micorrizica se calcula con la siguiente fórmula:

$$IEM = \frac{(P.S. \text{ pta. micorrizada}) - (P.S. \text{ no micorrizada})}{\text{Peso seco de planta micorrizada}} \times 100$$

tomándose como planta no micorrizada al testigo general.

El porcentaje de infección radicular por los patógenos se realizó tomando la primera sección de 5 cm de la punta de la raíz en secciones de 1 cm, desinfectándose superficialmente en una solución de NaOCl al 0.05 % por 3 min y lavadas con agua de la llave. Se colocaron 5 piezas de raíz por cada caja de Petri conteniendo por lo menos 1 colonia de uno u otro hongo por caja, según fuera el caso, dividido por el número total de piezas de raíz y multiplicado por 100; esto es:

$$\% \text{ de infecc. radic. patógeno} = \frac{\text{Pzas. de raíz infect.}}{\text{Total de pzas. de raíz}} \times 100$$

Si una pieza de raíz contuvo más de 1 colonia de uno u otro hongo se consideró como pieza de raíz infectada.

El análisis estadístico se realizó por medio de una computadora, ocupando el programa MS STATT creado por el CIMMyT, donde se obtuvieron: análisis de varianza, coeficiente de variación, comparación de medias de Tukey y correlaciones (Anexos 2, 3 y 4).

V.- ANÁLISIS DE RESULTADOS.

Los datos originales obtenidos de los parámetros evaluados son reportados en el Anexo 2, los análisis de varianza en el Anexo 3 y las comparaciones de medias de Tukey en el Anexo 4. Las medias de los análisis combinados de los 16 tratamientos por cada parámetro estudiado y prueba de la diferencia significativa más honesta de Tukey, nivel de significancia y coeficiente de variación, se presentan en el Cuadro 4.

1.- Altura de Planta.

En los tratamientos de las plantas no micorrizadas se encontró que el mejor promedio fué el del testigo, siendo diferente estadísticamente a los demás tratamientos con *F. oxysporum*, lo que significa que este patógeno fué más agresivo que *R. solani* y la mezcla de ambos (Fig. 11).

En cuanto a los tratamientos con *G. fasciculatum*, la mezcla de los patógenos presentó el mayor crecimiento estadísticamente y el más bajo el tratamiento con la micorriza sola.

Respecto a los tratamientos con *G. mosseae* y la mezcla de las dos micorrizas, se comportaron similarmente no encontrándose diferencia estadística en los tratamientos restantes.

Para el caso de los testigos, se encontró que los tratamientos de las plantas no micorrizadas, micorrizadas con *G. mosseae* y con la mezcla de las micorrizas fueron estadísticamente iguales entre sí, pero diferentes al tratamiento de las plantas micorrizadas con *G. fasciculatum*, mostrando que las plantas micorrizadas con este hongo crecieron menos en comparación con el otro hongo.

En relación a las plantas inoculadas con *F. oxysporum* se

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Cuadro 4.- Medias del análisis combinado de los 16 tratamientos para cada parámetro estudiado y prueba de la diferencia significativa más honesta de Tukey.

TRAT. /VAR.	ALTURA	N DE SOBREV.	SEVERIDAD
NM 1	4.29 BC	100.00 A	1.00 F
NM+F 2	2.50 F	24.75 D	6.25 A
NM+R 3	2.82 F	74.50 C	4.25 B
NM+RF 4	4.04 CDE	91.50 B	2.00 C
M1 5	3.65 E	100.00 A	1.00 F
M1+F 6	4.11 CD	100.00 A	2.00 C
M1+R 7	3.83 DE	100.00 A	2.00 C
M1+RF 8	5.24 A	100.00 A	1.25 EF
M2 9	4.32 BC	100.00 A	1.00 F
M2+F 10	4.17 CD	100.00 A	1.25 EF
M2+R 11	4.27 BC	100.00 A	1.25 EF
M2+RF 12	5.10 A	100.00 A	2.00 C
M1M2 13	4.17 CD	100.00 A	1.00 F
M1M2+F 14	4.05 CDE	100.00 A	1.25 EF
M1M2+R 15	4.25 BCD	100.00 A	1.50 DE
M1M2+RF 16	4.65 B	100.00 A	1.75 CD
SIGNIFICAN CIA	* *	* *	* *
C. V.	16.40 %	7.76 %	32.75

NM= Planta no micorrizada
M1= Micorriza 1 "*G. fasciculatum*"
M2= Micorriza 2 "*G. mosseae*"
CV= Coeficiente de variación

F= "*F. oxysporum*"
R= "*R. solani*"
**= significancia al
0.05 %.

Cuadro 4.- Continuación.

TRAT. /VAR.		PESO FCO. VAS.		P. SECO VAS. +		PESO FCO. R.	
NM	1	0.57	FG	0.08		0.44	CDE
NM+F	2	0.22	H	0.04	P	0.11	G
NM+R	3	0.52	G	0.06		0.39	E
NM+RF	4	0.57	FG	0.07		0.23	F
M1	5	0.65	DEF	0.10		0.52	C
M1+F	6	0.57	FG	0.08		0.40	DE
M1+R	7	0.60	EFG	0.09		0.52	C
M1+RF	8	0.71	CDE	0.11		0.49	CD
M2	9	0.65	DEF	0.10		0.74	A
M2+F	10	0.54	FG	0.09		0.74	A
M2+R	11	0.92	A	0.12		0.74	A
M2+RF	12	0.79	BC	0.10		0.47	CDE
M1M2	13	0.65	DEF	0.09		0.74	A
M1M2+F	14	0.75	BCD	0.08		0.77	A
M1M2+R	15	0.85	AB	0.08		0.65	B
M1M2+RF	16	0.65	DEF	0.082		0.47	CDE
SIGNIFICAN CIA		* *				* *	
C. V.		29.33 %		21.36 %		25.48 %	

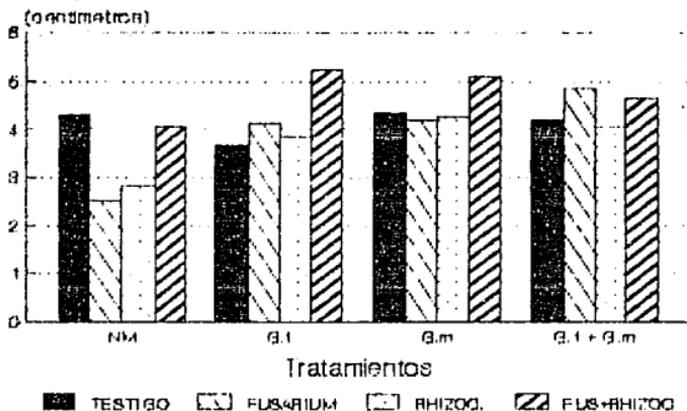
Notación como en el cuadro anterior.

Cuadro 4.- Continuación.

TRAT. /VAR.	% DE INF. MIC.		% DE INF. PATO.		I. E. M.	
NM 1	0.00	J	0.00	G	0.00	H
NM+F 2	0.00	J	95.49	A	0.00	H
NM+R 3	0.00	J	72.48	B	0.00	H
NM+RF 4	0.00	J	19.75	C	0.00	H
M1 5	48.74	B	0.00	G	17.17	CDE
M1+F 6	14.38	H	13.51	D	7.10	FGH
M1+R 7	14.68	H	6.69	F	13.18	DEF
M1+RF 8	15.72	G	11.64	E	25.85	AB
M2 9	60.48	A	0.00	G	22.80	BC
M2+F 10	10.47	I	6.65	F	14.26	DEF
M2+R 11	39.57	D	6.56	F	32.95	A
M2+RF 12	40.81	C	13.35	D	19.60	BCD
M1M2 13	61.35	A	0.00	G	10.19	EFG
M1M2+F 14	24.08	E	6.56	F	2.56	GH
M1M2+R 15	20.64	F	6.69	F	7.33	FGH
M1M2+RF 16	24.49	E	6.50	F	12.19	DEF
SIGNIFICAN CIA 0.05%	* *		* *		* *	
c. v.	5.81 %		15.30 %		124.69 %	

Notación como en el cuadro anterior.

Fig. No. 11
ALTURA DE PLANTA



Julio 1982

observó una marcada diferencia entre los tratamientos micorrizados con el no micorrizado, siendo estadísticamente superiores los primeros a este último.

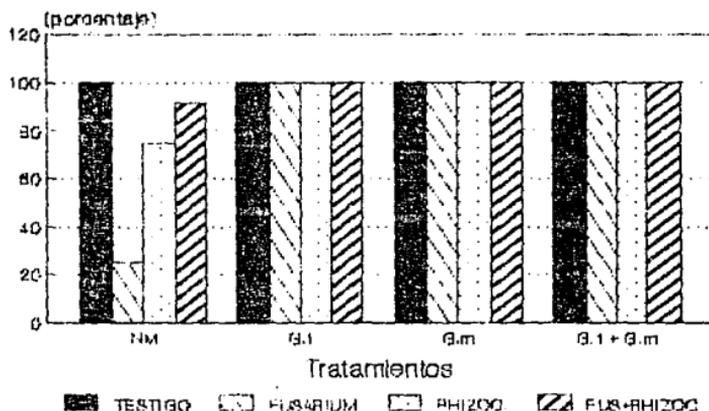
Así mismo, los tratamientos con *R. solani* y los de la mezcla de patógenos mostraron una diferencia significativa entre las plantas micorrizadas y las no micorrizadas, con una diferencia mínima entre las micorrizadas.

2.- Porcentaje de sobrevivencia.

Con respecto a este porcentaje, todos los tratamientos tuvieron el 100 % de sobrevivencia, excepto los tratamientos no micorrizados inoculados con los patógenos, siendo *F. oxysporum* el que presentó menor número de plantas vivas con

un 24.75 %, siguiéndole *R. solani* con un 74.5 % y la interacción de los patógenos con un 91.5 % (Fig. 12).

Figura No. 12
% DE SOBREVIVENCIA



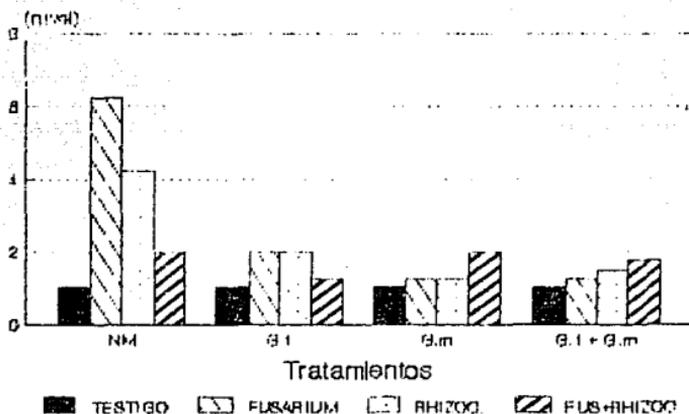
Julio 1992

3.- Severidad de la enfermedad.

Para los datos de severidad se encontró que dentro de los tratamientos no micorrizados se observaron diferencias significativas entre ellos, resultando más dañadas las inoculadas con *F. oxysporum*, siguiéndole las de *R. solani* y la mezcla de patógenos, respectivamente, lo que afirma que *F. oxysporum* fué el patógeno más agresivo (Fig. 13).

A su vez, las plantas micorrizadas con *G. fasciculatum* mostraron que los tratamientos con *F. oxysporum* y con *R. solani* fueron estadísticamente iguales y superiores en severidad a las de la mezcla de patógenos, las cuales fueron estadísticamente similares al testigo.

Figura No. 13
SEVERIDAD



Julio 1982

En cuanto a los tratamientos con *G. mosseae*, se encontró que estadísticamente son iguales los casos de *F. oxysporum*, *R. solani* y el testigo, obteniéndose el mayor nivel de severidad en la mezcla de patógenos.

Por otro lado, en las combinaciones de micorrizas no se encontró diferencia estadística entre los tratamientos de *R. solani*, de la mezcla de patógenos y de *F. oxysporum*, pero sí entre los de la mezcla patogénica, de *F. oxysporum* y del testigo.

De manera general, en este parámetro las plantas no micorrizadas y las micorrizadas con *G. fasciculatum* tuvieron un mayor nivel de severidad con *F. oxysporum*, mientras que las de *G. mosseae* y la mezcla de ambas micorrizas presentaron mayor severidad con la mezcla de patógenos.

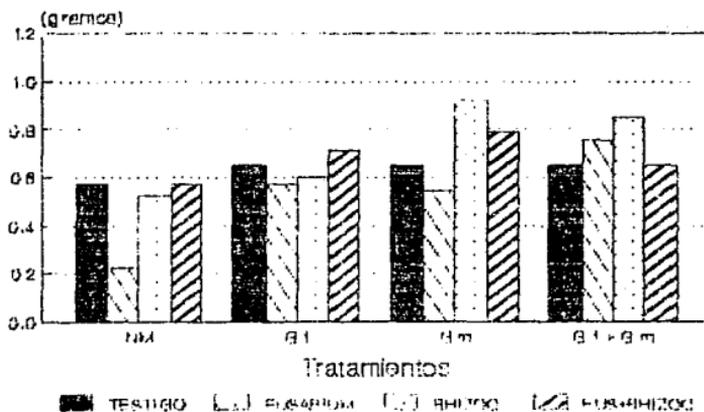
4.- Peso fresco del vástago.

En cuanto a este parámetro, dentro de los tratamientos no micorrizados resultaron ser estadísticamente iguales las plantas testigo con las plantas de la mezcla de patógenos, siendo superiores a las de *R. solani* y *F. oxysporum*, correspondiéndole a estas últimas el menor peso (Fig. 14).

En las plantas con *G. fasciculatum* el comportamiento fue similar al de las anteriores, no así en las plantas con *G. mosseae* donde las inoculadas con *R. solani* fueron mayores estadísticamente que en sus demás tratamientos, siendo las de menor peso las plantas con *F. oxysporum*.

Para el caso de la mezcla de micorrizas, se observó un mayor peso fresco entre los tratamientos con *F. oxysporum* y *R. solani* que en el testigo y la mezcla, teniendo una diferencia estadística muy reducida.

Figura No. 14 PESO FRESCO VASTAGO

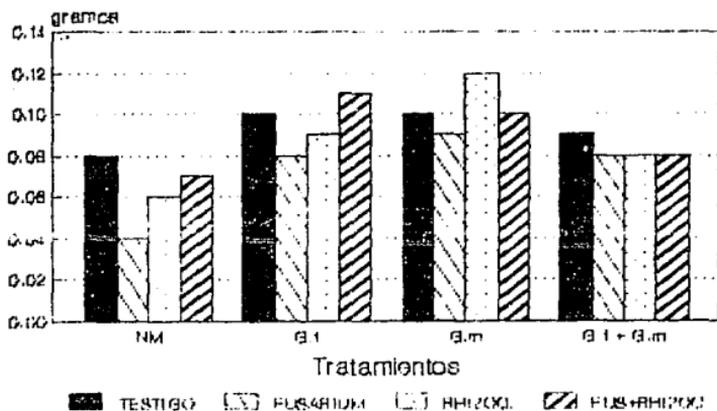


Para este parámetro, los testigos resultaron ser estadísticamente iguales, pero no para los patógenos en donde se encontró que las plantas con *R. solani* en *G. mosseae* y en la mezcla de patógenos fueron las de mayor peso fresco, mientras que las de menor peso fueron las no micorrizadas inoculadas con *F. oxysporum*.

5.- Peso seco del vástago.

Dentro de este parámetro no se encontró diferencia estadística significativa entre ningún tratamiento, a excepción de las plantas no micorrizadas inoculadas con *F. oxysporum*, que fueron marcadamente inferiores a todos los demás tratamientos (Fig. 15).

Figura No. 15 PESO SECO VASTAGO



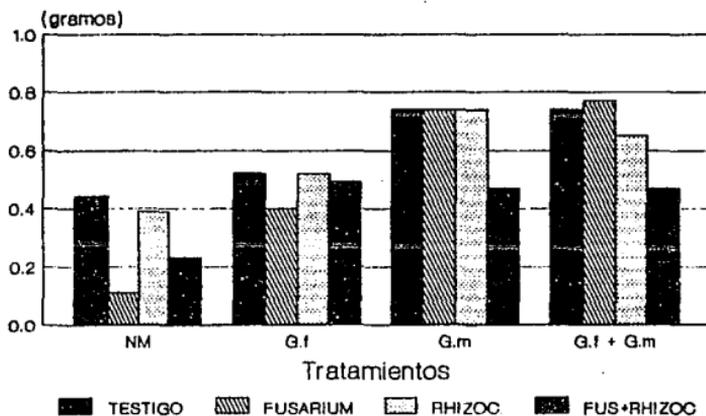
Julio 1997

6.- Peso fresco de raíz.

En lo que respecta a este parámetro, para los tratamientos no micorrizados se observó que las plantas testigo y las inoculadas con *R. solani* se comportaron estadísticamente igual, a diferencia de los dos tratamientos restantes, donde correspondió a las de *F. oxysporum* el menor valor (Fig. 16).

Similarmente se encontró en los tratamientos con *G. fasciculatum* que el menor valor correspondió al tratamiento con *F. oxysporum*, sin encontrarse diferencia estadística entre los demás tratamientos.

Figura No. 16 PESO FRESCO RAIZ



Julio 1992

A su vez, en los tratamientos con *G. mosseae* y la mezcla de micorrizas los tratamientos con menor valor fueron aquellos que se inocularon con la mezcla de patógenos, sin encontrarse diferencia estadística para los demás tratamientos en *G. mosseae* y si para los de *R. solani* y *F. oxysporum* en la mezcla de micorrizas, correspondiendo al primero el menor valor.

En relación a las plantas inoculadas con patógenos se encontró, en forma general, que las plantas no micorrizadas mostraron los menores valores siendo marcadamente inferiores estadísticamente a cada caso correspondiente en las plantas micorrizadas. Por otro lado, en las plantas micorrizadas inoculadas con *F. oxysporum* y con *R. solani* se encontró que las plantas con *G. fasciculatum* se vieron más afectadas por estos patógenos que en el caso de los otros dos tratamientos micorrizados, los cuales fueron estadísticamente iguales. A su vez, no se encontró diferencia estadística con la mezcla de patógenos en todas las plantas micorrizadas.

Para el caso de las plantas testigo, los valores más altos de peso fresco de raíz se obtuvieron con un valor similar en *G. mosseae* y en la mezcla micorrizica, siendo diferentes estadísticamente a las plantas no micorrizadas y a las de *G. fasciculatum*, las que fueron iguales estadísticamente.

7.- Porcentaje de infección micorrizica.

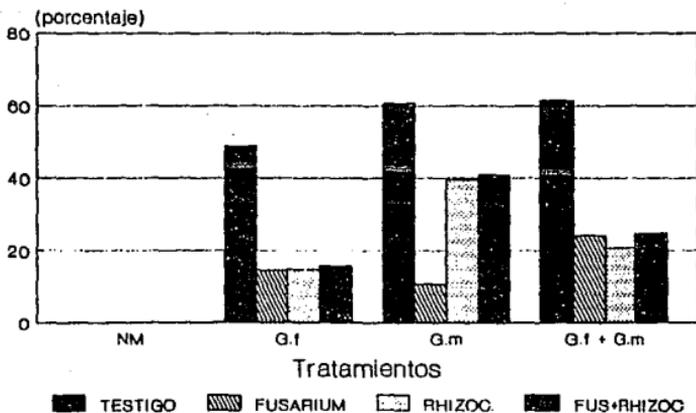
En este caso, las plantas no micorrizadas no tuvieron infección micorrizica siendo sus valores iguales a cero (Fig. 17). En los tratamientos con *G. fasciculatum* el testigo fué marcadamente superior a los tratamientos con patógenos, en los cuales la mezcla de patógenos fué diferente estadísticamente a las plantas con patógenos solos. Esto mismo sucedió con los otros dos tratamientos micorrizados, donde los testigos fueron marcadamente superiores a los demás

tratamientos, en donde *F. oxysporum* afectó más a las plantas con *G. mosseae* siendo marcadamente diferentes estadísticamente a las plantas con *R. solani* y con la mezcla de patógenos. En el caso de la mezcla de micorrizas, el menor valor fué para *R. solani* siendo diferente estadísticamente a *F. oxysporum* y a la mezcla de patógenos, los cuales fueron iguales.

Respecto a las plantas testigo, no se encontró diferencia estadística en las plantas con *G. mosseae* y la mezcla de micorrizas, siendo diferentes a las de *G. fasciculatum*.

En los tratamientos con *F. oxysporum* el % de infección se redujo más en *G. mosseae* y menos en la mezcla micorrizica. Para *R. solani* y la mezcla patogénica se redujo más en *G. fasciculatum* y fué muy superior a éste en *G. mosseae*.

Figura No. 17
% DE INFECC. MICO.



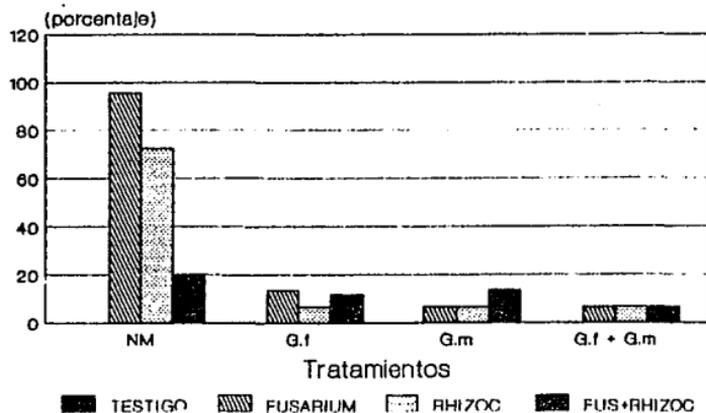
B.- Porcentaje de infección patogénica.

En relación a este parámetro, se encontró que todas las plantas testigo no presentaron infección. Respecto a los tratamientos de las plantas no micorrizadas, se encontraron diferencias estadísticas entre todos los tratamientos, correspondiendo a *F. oxysporum* el mayor % de infección con un valor del 95 %, siguiéndole *R. solani* con cerca del 72 % y la mezcla patogénica con un 20% (Fig. 18).

A su vez, las plantas con *G. fasciculatum* presentaron poca diferencia estadística, siendo superior el ataque de *F. oxysporum*. De igual forma, en *G. mosseae* no se encontró mucha diferencia, sólo que en este caso, la mezcla de patógenos presentó el mayor valor.

Para los tratamientos de la mezcla de micorrizas no se encontró diferencia estadística.

Figura No. 18 % DE INFECC. PATOGENO



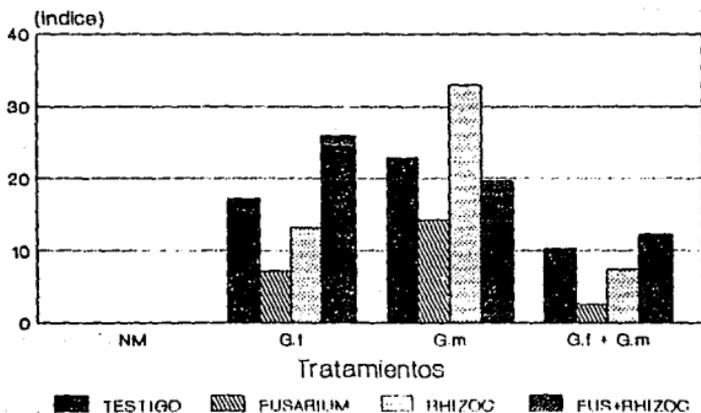
En forma general, los tratamientos con patógenos fueron marcadamente superiores en las plantas no micorrizadas que sus tratamientos correspondientes en las plantas micorrizadas, a excepción de la mezcla de patógenos, que presentó una pequeña diferencia estadística.

9.- Índice de eficiencia micorrizica.

En este parámetro las plantas testigos no son consideradas. Dentro de las plantas con *G. fasciculatum* se encontró que la mezcla de patógenos fué marcadamente superior en comparación con los demás tratamientos, siendo el índice más bajo en *F. oxysporum* (Fig. 19).

A su vez en *G. mosseae*, *R. solani* obtuvo el índice más alto, seguida por la mezcla de patógenos, el testigo y *F. oxysporum*.

Figura No. 19 IND. EFIC. MICO.



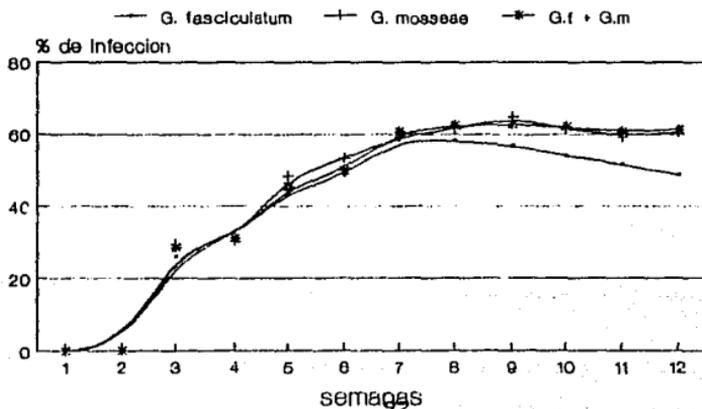
Por otro lado, en la mezcla de micorrizas existió una pequeña diferencia estadística entre los tratamientos, pero también en este caso *F. oxysporum* presentó el menor índice.

En forma general, se encontró que *G. mosseae* tuvo mayor índice que *G. fasciculatum* y la mezcla de ambos. El patógeno que disminuyó más el índice fué *F. oxysporum* en *G. fasciculatum*, la mezcla de micorrizas y en *G. mosseae*, existiendo diferencia estadística entre el primero y el último.

10.- Curva de infección micorrizica.

El desarrollo de la curva mostró un incremento progresivo y similar de *G. mosseae*, *G. fasciculatum* y la mezcla de ambos hasta la séptima semana, alcanzando un valor cercano al 60% en los tres casos; posteriormente *G. fasciculatum* mostró un decremento llegando hasta un valor cercano al 50% en la doceava semana (Fig. 20).

Figura No. 20
CURVA DE % DE INFECC. MICO.



Respecto a *G. mosseae* y la mezcla de ambas micorrizas continuaron su aumento hasta llegar a su valor máximo cerca del 85% en la novena semana, a partir de la cual el comportamiento se estabilizó llegando otra vez cerca del 60% en la doceava semana.

11.- Correlaciones.

Los datos de correlación indican para el caso del índice de eficiencia micorrizica, una respuesta inversamente proporcional en relación a los parámetros de severidad y porcentaje de infección patógena ($r = -0.78$, $r = -0.512$, respectivamente), mientras que el peso fresco de raíz presentó una proporción directa ($r = 0.971$) (Anexo 4).

VI.- DISCUSION.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo nos demuestran la complejidad que existe entre los diversos factores que inciden en las partes que integran la rizósfera (Figs. 21 y 22). Dentro de estos factores son de vital importancia las interacciones entre las combinaciones simbiote-patógeno-hospedero, debido a su complejidad y a la variación de cada combinación.

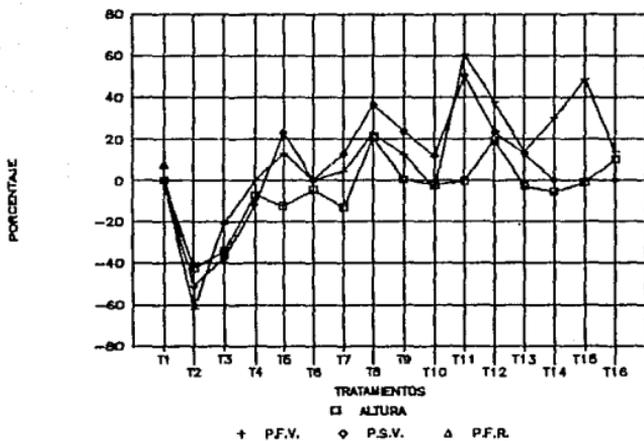
Las diferencias encontradas entre cada combinación de estos organismos demuestra que cada una de estas es única, provocando con esto que sea difícil dar una generalización a tales interacciones (Zhengjia y Xiangdong, 1991).

Los hongos MVA muestran, según algunos autores, cierta especificidad con algunos cultivos, semejante a la especificidad de las leguminosas con especies de *Rhizobium*, lo que incide en la infectividad y eficiencia de estos.

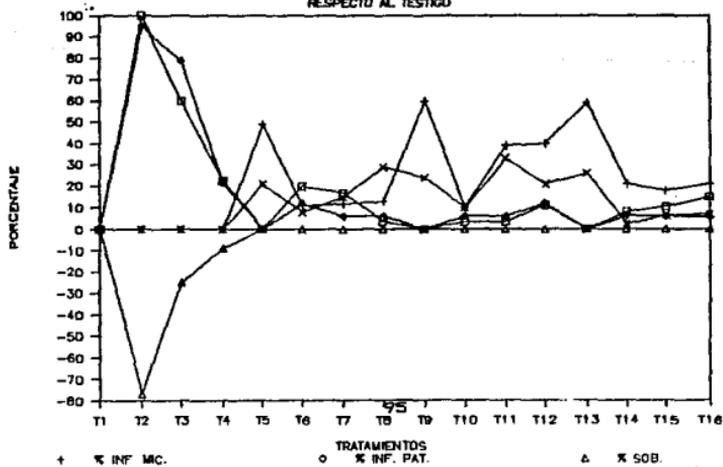
En este estudio *G. mosseae* presentó una mayor infectividad y eficiencia en el cultivo del chile, en comparación con *G. fasciculatum*, lo que puede deberse a que este hongo sea más específico a este cultivo, aunque es importante tener presente que las diferencias en la calidad del inóculo de los diferentes hongos MVA en estudios comparativos, puede ser responsable de las diferencias en la efectividad de las especies o aislamientos (Afek, et al., 1990). La calidad del inóculo depende principalmente de la planta de la cual se obtuvo, de la edad de la planta, del manejo que se le da, del almacenaje y de condiciones edáficas y climáticas donde haya sido desarrollado el hongo.

Por otro lado, es importante hacer notar que la efectividad de los hongos MVA para combatir a los patógenos del suelo depende, en gran manera, de la virulencia del patógeno. Patógenos altamente virulentos, tienden a disminuir la influencia positiva de la simbiosis micorrízica (Miller,

**% DE INCREMENTO
RESPECTO AL TESTIGO**



**% DE INCREMENTO
RESPECTO AL TESTIGO**



et al., 1986)

En este caso, *F. oxysporum* mostró mayor agresividad en las plántulas de Chile que *R. solani*, lo cual demuestra un comportamiento diferente a lo reportado por French y Kennedy en soja (1963) y Alconero y Santiago en vainilla (1969), los cuales indican que *R. solani* es más agresivo que *F. oxysporum*.

Estos mismos autores estudiando la interacción de estos dos hongos patógenos, encontraron que *R. solani* invadió los tejidos primero que *F. oxysporum*, siendo este último un invasor secundario o coinvasor.

Por su parte, Datnoff y Sinclair (1988) reportaron una interacción aditiva entre *F. oxysporum* y *R. solani* en el cultivo de soja, situación que no sucede en este estudio, en donde la interacción de dichos hongos muestra un antagonismo en su efecto en el cultivo del Chile, semejante al encontrado por Garibaldi (1988) en iris.

En este estudio, al interactuar los hongos MVA y los hongos patógenos se encontró que los primeros brindaron una cierta protección al cultivo del Chile al ataque de los patógenos, ya que no se encontró ninguna planta muerta o significativamente dañada en los tratamientos micorrizados. Esto puede explicarse con una hipótesis sustentada por varios autores (Ross, 1980; Tommerup, 1983; Afek, et al., 1990), que señalan que la reducción de la colonización radical de los patógenos se explica por que los hongos MVA compiten con ellos por nichos específicos, especialmente durante las primeras etapas críticas del crecimiento de las plantas y, que a su vez, muchos patógenos como *Phytophthora*, *Fusarium*, *Rhizoctonia* y *Pythium* reducen también la colonización micorrizica debido a este fenómeno.

En cuanto al comportamiento de la infección radical de los hongos micorrizicos estudiados a lo largo de las doce semanas que duró el experimento, se observó un mayor crecimiento de *G. mosseae* y la mezcla de micorrizas que el

presentado por *G. fasciculatus*, lo que reafirma que este último hongo fué menos eficiente, y que la causa del comportamiento similar de *G. mosseae* y la mezcla de micorrizas, sea debido a que sólo actuó *G. mosseae*.

Este estudio demuestra la necesidad de investigar no sólo los mecanismos por los cuales los hongos MVA pueden reducir la incidencia de las enfermedades radiculares y el desarrollo de los patógenos, sino también la realización de la transición de investigaciones básicas a investigaciones aplicadas con la finalidad de desarrollar la tecnología necesaria para su aplicación práctica en cultivos hortícolas.

VII.- CONCLUSIONES.

----El hongo micorrizico *G. mosseae* fué más efectivo que *G. fasciculatum* en el cultivo del chile bajo las condiciones estudiadas.

----*F. oxysporum* fué más agresivo que *R. solani* en el cultivo del chile por su mayor virulencia.

----*G. mosseae* y *G. fasciculatum* solos o en combinación disminuyeron el ataque de *F. oxysporum* y *R. solani* en forma aislada o conjunta.

----Los hongos patógenos disminuyeron en menor proporción el porcentaje de infección micorrizica pero no el efecto de las micorrizas en la planta.

----La interacción entre *F. oxysporum* y *R. solani* se presentó de un manera antagónica.

VIII.- BIBLIOGRAFIA.

- ABBOTT, L.K. Y ROBSON, A.D. (1982). "The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation". *Aust. J. Agric. Res.* 33(2): 389-408.
- ABBOTT, L.K. Y ROBSON, A.D. (1985). "The effect of soil pH on the formation of VA mycorrhizas by two species of *Glomus*". *Aust. J. Soil Res.* 23: 253-261.
- AFEK, U. MENGE, J.A. Y JOHNSON, L.V. (1990). "The effect of *Pythium ultimum* and metalaxyl treatments on root length and mycorrhizal colonization of cotton, onion and pepper". *Plant Dis.* 74:117-120.
- AFEK, U. RINALDELLI, E., MENGE, J.A. Y JOHNSON, E.L. (1989). "The effect of root age and position of mycorrhizal inoculum on colonization of cotton, onion and pepper". *Phytopathology*. 79: 1138 (Abstract).
- AFEK, U. RINALDELLI, E., MENGE, J.A., JOHNSON, E.L. Y POND, E. (1990). "Mycorrhizal species, root age, and position of mycorrhizal inoculum influence colonization of cotton, onion, and pepper seedlings". *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115(6): 938-942.
- AINSWORTH, G.C., SPARROW, K.F. Y SUSSMAN, A.S. (1973) "The Fungi: An Advanced Treatise." Vol. IVA. Academic Press. New York.
- ALCONERO, R. Y SANTIAGO, G.S. (1969). "Mycorrhizal infections of mature portions of vanilla roots by *Rhizoctonia solani* as a predisposing factor to infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*." *Phytopathology*. 59: 1521-1524.
- ALMEIDA, R.T. Y SCHENCK, N.C. (1990). "A Revision of the Genus *Pterocarpus* (Glomaceae, Glomales)". *Mycologia*. 82(6): 703-714.
- AMES, R.N. Y LINDERMAN, R.G. (1978). "The growth of Easter Lily (*Lilium longiflorum*) as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, *Fusarium oxysporum*, and fertility level": *Can. J. Bot.* 56: 2773-2780.
- ANONIMO. (1971). "Chile Disease Control". New Mexico St. Univ. Cooperative Exten. Ser. Circular 436. Las Cruces, New Mexico.
- ANONIMO. (1986). "Chiles de exportación" Informe especial. *Agrosintesis*. 17(8): 35.
- ATILANO, R.A., RICH, J.R., FERRIS, H. Y MENGE, J.A. (1976). "Effect of *Meloidogyne arenaria* on endomycorrhizal grape (*Vitis vinifera*) rootings". *J. Nematology*. 8: 278. (Abstr.).

- AZCON, R. Y OCAMPO, J.A. (1984). "Effect of root exudation on VA mycorrhizal infection at early stages of plant growth". *Plant and Soil*. 82: 133-138.
- AZCON-AGUILAR, C. Y BAREA, J.M. (1985). "Effect of Soil Microorganisms on Formation of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas". *Trans. Br. Mycol. Soc.* 84(3): 536-537.
- BAATH, E. Y HAYMAN, D.S. (1983). "Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XIV. Interactions with Verticillium wilt on tomato plants". *New Phytol.* 95: 419-426.
- BAGYARAJ, D.J. (1984). "Biological Interactions with VA Mycorrhizal Fungi". En: VA Mycorrhiza (Powell, C.L. y Bagyaraj, D.J., Eds.). CRC Press. Florida. pp 131-147.
- BAGYARAJ, D.J. Y SREERAMULU, K.R. (1982). "Preinoculation with VA mycorrhiza improves growth and yield of chilli transplanted in the field and saves phosphatic fertilizer". *Plant and Soil*. 69: 375-381.
- BAKER, K.F. (1970). "Types of *Rhizoctonia* diseases and their occurrence". En: *Rhizoctonia oolani*, Biology and Pathology (Parmeter, J.R., Ed.). Univ. Calif. Press. Berkeley. pp 125-133.
- BAKER, K.F. Y COOK, R.J. (1982). "Biological Control of Plant Pathogens". American Phytopathological Society. St. Paul, MN.
- BAREA, J.M. Y AZCON-AGUILAR, C. (1982a). "Interactions between mycorrhizal fungi and soil microorganisms". En: Les Mycorrhizes: Biologie et utilisation (Les Colloques de l'INRA, No. 13). Dijon, France. pp 181-193.
- BAREA, J.M. Y AZCON-AGUILAR, C. (1982b). "La Rizosfera: Interacciones microbio-planta". *An. Edaf. Agrobiol.* XLI(7-8): 1517-1532.
- BAREA, J.M. Y AZCON-AGUILAR, C. (1982c). "Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*". *Appl. Environ. Microbiol.* 43: 810-813.
- BAREA, J.M., AZCON, R. Y HAYMAN, D. (1975). "Possible synergistic interactions between Endogone and phosphate-solubilizing bacteria in low-phosphate soil". En: Endomycorrhizas (Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B., Eds.). Academic Press. London. pp 409-417.
- BARNES, E.H. (1979). "Atlas and Manual of Plant Pathology". Plenum Press. New York.
- BARNETT, H.L. Y HUNTER, B.B. (1972). "Illustrated Genera of Imperfect Fungi". Burgess Publishing Company. Minneapolis. MI

- BAZIN, M.J., MARKHAM, P., SCOTT, E.M., Y LYNCH, J.M. (1998). "Population Dynamics and Rhizosphere Interactions". En: *The Rhizosphere* (Lynch, J.M., Ed.). Wiley Interscience. pp 99-128
- BERCH, M.S. (1987). "Taxonomía de los hongos micorrizicos Vesículo-Arbusculares-Agrícolas". *Rev. Mex. Fitopatología*. 5: 137-149.
- BETHLENFALVAY, G.J., ULRICH, J.M. Y BROWN, M.S. (1982). "Plant response to mycorrhizal fungi: Host, endophyte, and soil effects". *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49: 1164-1168.
- BEVEGE, D.T. Y BOWEN, G.D. (1975). "Endogone strain y host plant differences in development of vesicular-arbuscular mycorrhizas". En: *Endomycorrhizas* (Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B., Eds.). Academic Press. London. pp 77-86.
- BONFANTE-FASOLO, P. (1984). "Anatomy y Morphology of VA Mycorrhizae". En: *VA Mycorrhiza* (Powell, C.L. y Bagyaraj, D.J., Eds.). CRC Press. Florida. pp 6-33.
- BOOTH, C. (1971). "The Genus *Fusarium*". Commonwealth Mycological Institute. England.
- BROWN, M.F. Y KING, E.J. (1982). "Morphology and histology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. A. Anatomy and cytology". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 15-21.
- BRUEHL, G.W. (1987). "Soilborne Plant Pathogens". Macmillan Publishing Company. New York.
- CAMPBELL, R. Y MACDONALD, R.M. (1989). "Microbial Inoculation of Crops Plants". Special Publications of the Society for General Microbiology. Vol. 25. IRL Press. Oxford.
- CARLING, D.E. Y BROWN, M.F. (1982). "Anatomy and Physiology of Vesicular and Nonmycorrhizal Roots". *Phytopathology*. 72(8): 110B-1114.
- CARON, M. (1989). "Potential use of mycorrhizae in control of soil-borne diseases". *Can. J. Plant Pathology*. 11: 177-179.
- CARON, M., FORTIN, J.A. Y RICHARD, C. (1985a). "Influence of substrate on the interaction of *Glomus intraradices* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* on tomatoes". *Plant and Soil*. 87: 233-239.
- CARON, M., FORTIN, J.A. Y RICHARD, C. (1985b). "Effect of inoculation timing on the interaction between *Glomus intraradices* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in tomatoes". *Phytopathology*. 75(11): 1364. (Abstract).

- CARON, M., FORTIN, J.A. Y RICHARD, C. (1986a). "Effect of phosphorus concentration and *Glomus intraradices* on Fusarium crown an root rot of tomatoes". *Phytopathology*. 76(9): 942-946.
- CARON, M., FORTIN, J.A. Y RICHARD, C. (1986b). "Effect of inoculation sequence on the interaction between *Glomus intraradices* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lyopersici* in tomatoes". *Can. J. Plant Pathology*. 8: 12-16.
- CARON, M., FORTIN, J.A. Y RICHARD, C. (1986c). "Effect of *Glomus intraradices* on infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lyopersici* in tomatoes over a 12-week period". *Can. J. Bot.* 64:552-556.
- CHOU, L.G. Y SCHMITTHENNER, A.F. (1974). "Effect of *Rhizobium japonicum* and *Endogone mooseae* on soybean root rot caused by *Pythium ultimum* and *Phytophthora megaosperma* var. *sojae*". *Plant Dis. Rep.* 58: 221-225.
- CORRELL, J.C. (1991). "The Relationship Between Formae Speciales, Races, and Vegetative Compatibility Groups in *Fusarium oxysporum*". *Phytopathology*. 81(9): 1061-1064.
- COX, G. Y SANDERS, F.E. (1974). "Ultrastructure of the host fungus: interface in vesicular-arbuscular mycorrhizal". *New Phytol.* 73: 901-912.
- COX, G., SANDERS, F.E., TINKER, P.B. Y WILD, J.A. (1975). "Ultrastructural evidence relating to host endophyte transfer in a vesicular-arbuscular mycorrhiza". En: *Endomycorrhizas* (Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B., Eds.). Academic Press. London. pp 297-312.
- COX, G. Y TINKER, P.B. (1976). "Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. The arbuscule and phosphorus transfer: A quantitative ultrastructural study". *New Phytol.* 77: 371-378.
- CURI, A. Y TRUELOVE, B. (1986). "The Rhizosphere". *Advanced Series in Agricultural Sciences*. 15. Springer-Verlag. Berlin.
- CHUPP, C.H. Y SHERF, A.F. (1970). "Vegetable Diseases and their Control". John Wiley & Sons. New York.
- DAFT, M.J., CLELLAND, D.M. Y GARDNER, I.C. (1985). "Symbiosis with endomycorrhizas and nitrogen-fixing organisms". *Proc. Royal Soc. Edinburgh*. 85B: 283-298.
- DAFT, M.J. Y OKUSANYA, B.O. (1973). "Effect of *Endogone Mycorrhiza* on Plant Growth. V. Influence of infection on the multiplication of viruses in tomato, petunia y strawberry". *New Phytol.* 72: 975-983.

- DANIELSON, R.M. (1982). "Taxonomic affinities and criteria for identification of the common ectomycorrhizal symbiont of pines". *Canad. J. Bot.* 60: 7-18.
- DATNOFF, L.E. Y SINCLAIR, J.B. (1988). "The Interaction of *Fusarium oxysporum* and *Rhizoctonia solani* in Causing Root Rot of Soybeans". *Phytopathology*. 78(6): 771-777.
- DAVIS, R.M. (1980). "Influence of *Glomus fasciculatum* on *Thielaviopsis basicola* root rot of citrus". *Plan Dis.* 64: 839-840.
- DAVIS, R.M. Y MENGE, J.A. (1980). "Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Phytophthora* root rot of citrus". *Phytopathology*. 70: 447-452.
- DAVIS, R.M., MENGE, J.A. Y ERWIN, D. (1979). "Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Verticillium* wilt of cotton". *Phytopathology*. 69: 435-456.
- DAVIS, R.M., MENGE, J.A. Y ZENTMYER, G.A. (1978). "Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Phytophthora* root rot of three crop plants". *Phytopathology*. 68: 1614-1617.
- DE LA I. DE BAUER, M.L. (1984). "Fitopatología". Primera Edición. Centro de Fitopatología. C.P. Chapingo, México.
- DELORENZINA, C., BAREA, J.M. Y OLIVARES, J. (1979). "Fertilización biológica (micorriza + *Rhizobium* + fosfobacterias) de *Trifolium pratense* en diferentes condiciones de cultivo". *Rev. Lat-amer. Microbiol.* 21: 129-134.
- DEHNE, H.W. (1982). "Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens". *Phytopathology*. 72(8): 1115-1119.
- ENGLANDER, L. (1982). "Taxonomy of the Fungi Forming Endomycorrhizae. B. Endomycorrhizae by Septate Fungi". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 11-13.
- ESPINOSA, A.D. (1978). "Estudio microbiológico de la rizosfera de algunas gramíneas silvestres del Estado de Veracruz". Tesis UNAM (QFB). México.
- FAVELA, L.M. (1986). "Incorporación de resistencia genética a Chile jalapeño para el control de *Phytophthora capsici* L., herencia de la resistencia del hospedante y de la patogenicidad del parásito". Tesis CP (MC). Montecillos, México.

- FELDEMANN, F., JUNQUEIRA, T.V. Y LIEBEREI, R. (1989). "Utilization of VAM as a factor in integrated plant protection". *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 131-135.
- FOSTER, R.C. (1986). "The Ultrastructure of the Rhizoplane and Rhizosphere". *Ann. Rev. Phytopathol.* 24: 211-234.
- FOX, J.A. Y SPASOFF, L. (1972). "Interaction of *Xeterodera solaracearum* and *Endogone gigantea* on tobacco". *J. Nematology*. 4: 224-225. (Abstract).
- FRENCH, E.R. Y KENNEDY, B.W. (1963). "The role of *Fusarium* in the root rot complex of soybean in Minnesota". *Plant Dis. Rep.* 46: 672-676.
- FRIESE, C.F. Y ALLEN, M.F. (1991). "The spread of V-A mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture". *Mycologia*. 83(4): 409-418.
- GARCIA, C.M.T. (1987). "Ecología de las raíces". *Rev. Mex. Fitopatología*. 5: 128-136.
- GARCIA, C.R. (1983). "Tipos y variedades de chile en Aguascalientes". SARH. INIA. México.
- GARIBALDI, A. (1988). "Research on substrates suppressive to *Fusarium oxysporum* and *Rhizoctonia solani*". *Acta Horticulturae*. 221: 271-277.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. Y GIANINAZZI, S. (1983). "The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots". *Plant and Soil*. 71: 197-209.
- GERDEMANN, J.W. Y TRAPPE, J.M. (1974). "Endogonaceae in the Pacific Northwest". *Mycologia Mex.* 5: 1-76.
- GIBSON, J.L., KIMBROUGH, J.W. Y BENNY, G.L. (1986). "Ultrastructural observations on Endogonaceae (Zygomycetes). II. Glaziellales ord. nov. and Glaziellaceae fam. nov. New taxa based upon light and electron microscopic observations of *Glaziella arvanitica*". *Mycologia*. 78: 941-954.
- GIDDENS, J. Y TODD, R.L. (1984). "Rhizosphere Microorganisms. - Overview". En: *Microbial-Plant Interactions* (Todd, R.L. y Giddens, J.E., Eds.). ASA. Special Publication No. 47.
- GOMEZ-NAVA, M. Y SANCHEZ, I. (1976). "Actividad Patogénica de Especies de *Fusarium* y *Rhizoctonia* en Plántulas de *Dioscorea composita* Hemsl.". SAG. INIF. México.
- GONZALES, M.S. (1987). "Interacción de *Globodera rostochiensis* (Woll), *Rhizoctonia solani* Kuhn y *Fusarium oxysporum* Schl., en la variedad de papa "Alpha" bajo condiciones de invernadero" Tesis UACH (MC). Chapingo, México.

- GONZALEZ, C.M.C. (1988). "Principios de taxonomía de la endomicorriza VA". Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx.
- GRAHAM, J.H. (1988). "Interactions of Mycorrhizal Fungi with Soilborne Plant Pathogens and Other Organisms: An Introduction". *Phytopathology*. 78(3): 365-366.
- GRAHAM, J.H. Y MENGE, J.A. (1982). "Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil phosphorus on take-all disease of wheat". *Phytopathology*. 72(1): 95-98.
- GRAW, D. (1979). "The influence of soil pH on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhiza". *New Phytol.* 82: 687-695.
- GUANTOS, T.G. (1984). "Incidencia de enfermedades en 34 líneas y una variedad de chile ancho en la localidad de Marín, Nuevo León". Tesis UACH (Ing. Agrónomo). Chapingo, México.
- HARLEY, J.L. (1989). "The significance of mycorrhiza". *Mycol. Res.* 92(2): 129-139.
- HARLEY, J.L. Y SMITH, S.E. (1983). "Mycorrhizal Symbiosis". Academic Press. London.
- HAAS, J.H. Y KRIKUN, J. (1985). "Efficacy of endomycorrhizal-fungus isolates and inoculum quantities requerid for growth response". *New Phytol.* 100: 613-621.
- HAAS, J.H., BAR-TAL, A., BARYOSEF, B. Y KRIKUN, J. (1986). "Nutrient availability affects on vesicular-arbuscular mycorrhizal bell pepper (*Capsicum annuum*) seedlings and .transplants". *Ann. appl. Biol.* 109: 171-179.
- HAAS, J.H., BAR-JOSEF, B., KRIKUN, J., BARAK, R., MARKOVITZ, T. Y KRAMER, S. (1987). "Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungus Infestation and Phosphorus Fertigation to Overcome Pepper Stunting After Methyl Bromide Fumigation". *Agronomy J.* 79: 905-910.
- HALL, I.R. (1984). "Taxonomy of VA Mycorrhizal Fungi". En: VA Mycorrhiza (Powell, C.L. y Bagyaraj, D.J., Eds.). CRC Press. Florida. pp 57-94.
- HALL, I.R. (1987). "Taxonomy and Identification of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi". *Angew. Botanik.* 61: 145-152.
- HAYMAN, D.S. (1982). "Influence of Soils and Fertility and Survival of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi". *Phytopathology*. 72(8): 1119-1125.
- HAYMAN, D.S. (1983). "The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis". *Can. J. Bot.* 61: 944-963.

- HEPPER, C.M. (1985). "Influence of age of roots on the pattern of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in leek and clover". *New Phytol.* 101: 685-693.
- HOLLIDAY, P. (1980). "Fungus Diseases of Tropical Crops". Cambridge University Press. Cambridge.
- HOLLEY, J.E. Y PETERSON, R.L. (1979). "Development of a vesicular-arbuscular mycorrhizal in bean roots". *Can. J. Bot.* 57: 1960-1978.
- HUSSEY, R.S. Y RONCADORI, R.W. (1982). "Vesicular-arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth". *Plant Disease.* 66(1): 9-14.
- JAEN, C.D. (1986). "Ecología y aplicación de los hongos endomicorrizicos V-A en la producción agrícola". Colegio de Post-Graduados. Montecillos, México.
- JAEN, W.B. Y FERRERA, C.R. (1989). "Manual de métodos para la investigación y aplicación de los hongos endomicorrizicos en laboratorio y campo". Curso Precongreso. Sociedad Mexicana de Fitopatología. Colegio de Postgraduados. México.
- JALALI, B.L. Y DOMSCH, K.H. (1975). "Effect of systemic fungitoxicants on of the development of endotrophic mycorrhiza". En: *Endomycorrhizas* (Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B., Eds.). Academic Press. New York. pp 619-626.
- JHA, D.K. SHARMA, G.D. Y MISHRA, R.R. (1992). "Ecology of soil microflora and mycorrhizal symbionts in degraded forests at two altitudes". *Biol Fertil. Soils.* 12: 272-278.
- KAYA, J.W. PFLEGER, F.L. Y STEWART, E.L. (1984). "Interaction of *Glomus fasciculatum* and *Pythium ultimum* on greenhouse-grown poisetia". *Can. J. Bot.* 62: 1575-1579.
- KELLAM, M.K. Y SCHENCK, N.C. (1980). "Interaction between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root-knot nematode on soybean". *Phytopathology.* 70: 293-296.
- KINDEN, D.A. Y BROWN, M.F. (1975). "Electron microscopy of vesicular-arbuscular mycorrhizae of yellow poplar". *Can. J. Microbiol.* 21: 989-1939.
- KOMMENDAHL, T. Y WINDELS, C.E. (1971). "Fungi: Pathogen or Host Dominance in Disease". En: *Ecology of Root Pathogens* (Krupa, S.V. y Domergues, Y.R., Eds.). Elsevier Scientific Publishing. New York. pp 21-49.
- KORMANIK, P.P. Y MCGRAW, A.C. (1982). "Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizal in plant roots". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C, Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 37-45.

- KRIKUN, J., HAAS, J.H., DODD, J. Y KINSBURKY, R. (1990). "Mycorrhizal dependence of four crops in a P-sorbing soil". *Plan and Soil*. 122(2): 213-217.
- KRIKUN, J., HAAS, J.H. Y BAR-YOSEF, B. (1987). "Use of VA mycorrhizal-fungus inoculum in soils in arid and semi-arid climates: a field study with bell pepper and transplants". *Angewandte Botanik*. 61(1-2): 97-105. (Abstract). *Rev. Plant Phytopathology*. 66(10):438. (1987).
- KRISHNA, K.R. Y BAGYARAJ, D.J. (1983). "Interaction between *Glomus fasciculatum* and *Pterotium rolfsii* in peanut". *Can. J. Bot.* 61(9): 2347-2351.
- LABORDE, J.A. (1983). "Presente y pasado del chile en México". SARH-INIA. México.
- LAMBERT, D.H., COLE, H. Y BAKER, D.E. (1980). "Adaptation of Vesicular-Arbuscular mycorrhizae to Edaphic Factors". *New Phytol.* 85: 513-520.
- LE TACON, F. (1985). "Las Micorrizas, una Cooperación Entre Plantas y Hongos". *Mundo Científico*. 5(49): 776-784.
- LEON, J. (1968). "Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales". Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. San José, Costa Rica.
- LIEBEREL, R. Y FELDMANN, F. (1989). "Physiological changes in roots colonized by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi - Reactions in mutualistic and parasitic interactions". *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 251-255.
- LINDERMAN, R.O. (1988). "Mycorrhizal interactions with rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect". *Phytopathology*. 78(3): 366-371.
- LINDERMAN, R.O. Y HENDRIX, J.W. (1982). "Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. A. Host variables". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 69-76.
- LINDERMAN, R.O. Y PAULITZ, J.C. (1990). "Mycorrhizal - Rhizobacterial Interactions". En: *Biological Control of Soil-Borne Plant Pathogens* (Hornby, D., Wallingford, U. y Oxon, U.K., Eds.). CAB International. pp 261-283.
- LYNCH, J.M. (1990) "The Rhizosphere". Wiley-Interscience Publication.
- MAISTRE, J.M. (1969). "Las Plantas de Especies". Ed. Blume. Barcelona.

- MARKS, G.C. Y FOSTER, R.C. (1973). "Structure, Morphogenesis, and Ultrastructure of Ectomycorrhizae". En: *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology* (Marks, G.C. y Kozlowski, T.T., Eds.). Academic Press. London.
- MARONCK, D.M., HENDRIX, J.W. Y KIERNAN, J. (1985). "Mycorrhizal Fungi and Their Importance in Horticultural Crop Production". *Horticultural Reviews*. 3:172-213.
- MC. GRAW, A.C. Y SCHENC, N.C. (1981). "Effects of two species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the development of Fusarium wilt of tomato". *Phytopathology*. 71: 894.
- MENDOZA, Z.C. Y PINTO, B.C. (1985). "Principios de Fitopatología y Enfermedades Causadas por Hongos". UACH. Chapingo, México.
- MENGE, J.A. (1983). "Utilization of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Agriculture". *Can. J. Bot.* 61: 1015-1024.
- MENGE, J.A., LABANAUSKAS, C.K., JOHNSON, E.L. Y PLATT, R.G. (1978). "Partial substitution of mycorrhizal fungi for phosphorus fertilization in greenhouse culture of citrus". *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 42: 926-930.
- MENZIES, J.D. (1970). "The First Century of *Rhizoglyphis solani*". En: *Rhizoglyphis solani*, Biology and Pathology (Parmeter, J.R., Ed.). Univ. Calif. Press. Berkeley. pp 3-5.
- MILLER, J.C., RAJAPASKE, S. Y GARBER, R.K. (1986). "Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in Vegetable Crops". *Hortscience*. 21(4): 974-984.
- MOAWAD, M. (1979). "Ecophysiology of VA mycorrhiza in the tropics". En: *The Soil-Root Interface* (Harley, J.L. y Russell, R.S., Eds.). Academic Press. London, pp 197-209.
- MODJO, H.S. Y HENDRIX, J.H. (1986). "The Mycorrhizal Fungus *Glomus macrocarpum* as a Cause of Tobacco Stunt Disease". *Phytopathology*. 76(7): 688-691.
- MORANDI, D., BAILEY, J.A. Y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1984). "Isoflavonoid accumulation in soybean roots infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi". *Phys. Plant Pathology*. 24: 357-364.
- MOSSE, B. (1973). "Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza". *Ann. Rev. of Phytopathology*. 11: 171-196.
- MURILLO, B.J. (1985). "Chile, Ají o Pimiento: *Ecapsicum annuum* y otras especies". FES-C. UNAM. Cuautitlán Izcalli, México.

- NELSEN, C.E. Y SAFIR, G.R. (1982). "Improved drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition". *Planta*, 154: 137-142.
- NELSON, P.E. (1981). "Life Cycle and Epidemiology of *Fusarium oxysporum*". En: *Fungal Wilt Diseases of Plants* (Mace, M.E., Bell, A.A. y Beckman, C.H., Eds.). Academic Press, New York.
- NICOLSON, T.H. (1967). "Vesicular-Arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis". *Sci. Prog., Oxf.* 55: 561-581.
- NONNECKE, L.I. (1989). "Vegetable Production". Avi Book. New York. pp 241.
- NORTON, D.C. (1960). "Effect of combinations of pathogenic organisms at different temperatures on the cotton seedling disease". *Texas Agr. Expt. Sta. Misc. Publ.* 412.
- O'BANNON, J.H. Y NEMEC, S. (1978). "Influence of Soil Pesticides on Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in a Citrus Soil". *Nematologica*, 8: 56-61.
- O'BANNON, J.H. Y NEMEC, S. (1979). "The response of citrus limon seedlings to a symbiont, *Glomus etunicatus*, and a pathogen, *Rhizoctonia solani*". *J. Nematology*, 11: 270-275.
- OCAMPO, J.A., BAREA, J.M. Y MONTOYA, E. (1977). "Estudio de los factores ecológicos que afectan a las poblaciones microbianas en la rizosfera". *Anal. Edaf. Agrobiol.* 36: 1281-1297.
- PALACIOS, M.S., PLEGO, E.C. Y SHIMADA, M.K. (1992). "Respuesta del jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) variedad Floradade, a la inoculación con el hongo endomicorrizico *Glomus fasciculatum* durante su desarrollo en almácigo". *Memorias del XXIII Congreso Nacional de Microbiología. Asociación Mexicana de Microbiología. Acapulco, Guerrero. México. En Prensa.*
- PARMETER, J.R. Y WHITNEY, H.S. (1970). "Taxonomy and Nomenclature of the Imperfect State". En: *Rhizoctonia solani, Biology and Pathology*. (Parmeter, J.R., Ed.). Univ. Calif. Press. Berkeley. pp 7-14.
- PHILLIPS, J.M. Y HAYMAN, D.S. (1970). "Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection". *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55(1): 158-161.
- PLENCHETTE, C., FORTIN, J.A. Y FURLAN, V. (1983). "Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility". *Plant and Soil*, 70: 199-209.

- POWELL, N.T. (1971). "Interactions between nematodes and fungi in disease complexes". *Ann. Rev. Phytopathology*. 9: 253-274.
- POWELL, C.L. Y BAGYARAJ, D.J. (1984). "VA Mycorrhizae". CRC Press. Florida.
- QUINTANILLA, C.V. (1973). "Efecto de densidad de siembra en la producción de chile serrano (*Capsicum annuum* L.), en la región de General Escobedo, Nvo. León". Tesis UANL (Ing. Agrónomo). Monterrey, Nvo. León.
- RAJ, J., BAGYARAJ, D.J. Y MANJUNATH, A. (1981). "Influence of soil inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphate-dissolving bacterium on plant growth P -uptake". *Soil Biol. Biochem.* 13: 105-109.
- READ, D.J. (1983). "The biology of mycorrhiza in the Ericales" *Can. J. Bot.* 61: 985-1004.
- REEVES, F.B., WAGNER, D., MOORMAN, T. Y KIEL, J. (1979). "The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environment". *Am. J. Bot.* 66: 6-13.
- REID, C.P. (1984). "Mycorrhizae: a root-soil interface in plant nutrition". En: *Microbial-Plant Interactions*. Soil Society of America. Madison, WI. pp 29-50.
- REID, C.P. (1990) "Mycorrhizas". En: *The Rhizosphere* (Lynch, J.M., Ed.). Wiley-Interscience Publication. pp 281-315.
- REID, C.P. Y BOWEN, G.D. (1979). "Effects of soil moisture on VA mycorrhizae formation and root development in *Medicago*". En: *The Soil-Root Interface* (Harley, J.L. y Russel, R.S., Eds.). Academic Press. London. pp 211-219.
- RONCADORI, R.W. Y HUSSEY, R.S. (1977). "Interaction of the endomycorrhizal fungus *Glomora margarita* and root-knot nematode on cotton". *Phytopathology*. 67: 1507-1511.
- RONCADORI, R.W. Y HUSSEY, R.S. (1982). "Mycorrhizal in Interactions with other Microorganisms. A. Endomycorrhizae". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 37-45.
- ROSAS, R.M. (1982). "Ensayo de modificadores orgánicos, formas de N y resistencia contra la marchitez del chile en Tecama, Puebla, y comprobación de *Rhizoglyphis solani* Kuhn como otro agente etiológico". Tesis UACH (Ing. Agrónomo). Chapingo, México.

- ROSS, J.P. (1972). "Influence of *Endogone* mycorrhiza on Phytophthora rot of soybean". *Phytopathology*. 64: 896-897.
- ROSS, J.P. Y DANIELS, B.A. (1982). "Production of Endomycorrhizal Inoculum. B. Hyperparasitism of Endomycorrhizal Fungi". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 55-58.
- ROVIRA, A.D., FOSTER, R.C. Y MARTIN, J.K. (1979). "Note on Terminology: Origin, Nature and Nomenclature of the Organic Materials in the Rhizosphere". En: *The Soil-Root Interface* (Harley, J.L. y Russell, R.S., Eds.). Academic Press. pp 1-4.
- RUSH, C.M. Y WINTER, S.R. (1978). "Influence of Previous Crops on *Rhizoctonia* Root and Crown Rot of Sugar Beet". *Plant Disease*. 74(6): 421-425.
- SAFIR, G.R. Y DUNWAY, J.M. (1982). "Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 69-76.
- SANDERS, F. E., MOSSE, B. Y TINKER, P. B. (1975). "Endomycorrhizas". Academic Press. London.
- SANDERS, F.E. Y SHEINKH, S. (1985). "The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems". *Plant and Soil*. 71(1-3): 223-246.
- SARH-INA. (1982). "Manual de producción de chile jalapeño en los estados de Veracruz y Oaxaca". Veracruz, México.
- SARH-INA. (1984). "Guía para cultivar chile serrano en las Huastecas". Tampico, México.
- SARLI, E.A. (1980). "Tratado de Horticultura". Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- SCHENCK, N.C. (1981). "Can Mycorrhizae Control Root Disease?". *Plant Disease*. 65: 230-234.
- SCHENCK, N.C. (1981). "Effects of Two Species of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi on the Development of Fusarium Wilt of Tomato". *Phytopathology*. 71(8): 894 (Abstract).
- SCHENCK, N.C. (1982). "Methods and Principles of Mycorrhizal Research". American Phytopathological Society. St. Paul.

- SCHENCK, N.C. Y KELLAM, M.K. (1978). "The influence of vesicular arbuscular mycorrhizae on disease development". Florida Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin. 798.
- SCHLUMBAUM, A., MAUCH, F., VOGELI, U. Y BOLLER, T. (1986). "Plant chitinases are potent inhibitors of fungal growth". *Nature*. 324(27): 365-367.
- SCHOENBECK, F. (1978). "Endomycorrhiza in relation to plant diseases". En: Soil-Borne Plant Pathogens (Schippers, B. y Gams, W., Eds.). Int. Symp. Soil-Borne Plant Pathogens, 4. Munich. Academic Press. New York.
- SERRANO, C.Z. (1978). "Tomate, pimiento y berenjena en invernadero". Publicaciones de Extensión Agraria. Madrid.
- SMITH, G.S. (1988). "The role of Phosphorus Nutrition in Interactions of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi with Soilborne Nematodes and Fungi". *Phytopathology*. 78(3): 371-374.
- SMITH, S.E. (1988). "Mycorrhizas of Autotrophic Higher Plants". *Biol. Rev.* 55: 475-710.
- SMITH, S.E. Y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1988). "Physiology interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39: 221-244.
- SPANU, P. BONFANTE-FASOLO, P. Y BOLLER, T. (1989). "Chitinase activity and VA-mycorrhiza development". *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 409-413.
- SRI HARI BABU, R., LOKESHWAR, D., RAO, N.S. Y BHASKAR RAO, B.R. (1988). "The response of chilli (*Capsicum annuum* L.) plants to early inoculation with mycorrhizal fungi at different levels of phosphorus". *J. Hort. Sci.* 63(2): 315-320.
- ST. JOHN, T.V. Y COLEMAN, D.C. (1983). "The role of mycorrhizae in plant ecology". *Can. J. Bot.* 61: 1005-1014.
- TRAPPE, J.M. (1982). "Synoptic Keys to the Genera and Species of Zygomycetous Mycorrhizal Fungi". *Phytopathology*. 72(8): 1102-1108.
- TRAPPE, J.M. Y SCHENCK, N.C. (1982). "Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. A. Vesicular-Arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonales)". En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research* (Schenck, N.C., Ed.). American Phytopathological Society. St. Paul. pp 1-9.

- TROLLDENIER, G. (1979). "Effects of mineral nutrition of plants and soil oxygen on rhizosphere organisms". In: Soil-Borne Plant Pathogens (Schippers, B. y Gams, W., Eds.). Academic Press. pp 234-245.
- WACKER, T.L., SAFIR, G.R. Y STEPHENS, C.T. (1990). "Effect of *Glomus fasciculatum* on the growth of asparagus and the incidence of Fusarium root rot". *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115(4): 550-554.
- WATERER, D. Y COLTMAN, R. (1989). "Mycorrhizal Infection Level of Bell Pepper Transplants Influences Subsequent Responses to Soil Solution Phosphorus". *Journal of Plant Nutrition.* 12(3): 327-340.
- WATERER, D. Y COLTMAN, R. (1989). "Response of Mycorrhizal Bell Pepper to Inoculation Timing, Phosphorus, and Water Stress". *HortScience.* 24(4): 688-690.
- WEAVER, D.J. Y WEHUNT, E.J. (1975). "Effect of soil pH on susceptibility of peach to *Pseudomonas syringae*". *Phytopathology.* 65: 984-989.
- WILCOX, H.E. (1983). "Fungal parasitism of woody plant roots from mycorrhizal relationship to plant disease". *Ann. Rev. Phytopathology.* 21: 221-242.
- ZAK, B. (1964). "Role of mycorrhizae in root disease" *Ann. Rev. Phytopathology.* 2:377-392.
- ZAMBOLIM, L. Y SCHENCK, N.C. (1981). "Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhiza and root infecting fungi on soybean". *Phytopathology.* 71(2): 267. (Abstract).
- ZAMBOLIM, L. Y SCHENCK, N.C. (1983). "Reduction of the effects of pathogenic root-infecting fungi on soybean by the mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*". *Phytopathology.* 73(10): 1402-1405.
- ZHENGJIA, H. Y XIANGDONG, G. (1991). "Pretransplant inoculation with VA mycorrhizal fungi and Fusarium blight of cotton". *Soil Biol. Biochem.* 23(2): 201-203.

A N E X O 1

	(1) pH	(2) MO	(3) P	(4) K	(5) Ca	(6) Mg	(7) CIC
No. CONTROL		%	ppm	meq/100g	meq/100g	meq/100g	meq/100g
S-2296	7.7	*	10	1.56	39.2	12.8	42.28

	Arena	Limo	Arcilla	(8)
No. CONTROL	%	%	%	CLASIFICACION TEXTURAL
S-2296	35.8	39.5	24.7	Franco

M E T O D O L O G I A

- 1.- Potenciométrico, relación suelo-agua 1:2
 - 2.- Walkley and Black
 - 3.- Bray-1
 - 4.- Extractado en acetato de amonio 1N pH 7.0 (relación 1:20) por centrifugación y determinado por espectrofotometría de emisión de flama.
 - 5,6.- Extractados en acetato de amonio 1N pH 7.0 (relación 1:20) por centrifugación y determinados por volumetría de EDTA.
 - 7.- Acetato de amonio 1N pH 7.0 por centrifugación
 - 8.- Hidrómetro de Bouyoucos
- * No detectado por el método empleado.

A N E X O 2

Archivo: B:\TESIS
 Título: MICORRIZAS EN CHILE
 Casos en lista: 64

Viernes, Julio 24, 1992

Caso	BLOQ	TRAT	H	%SUB	SEV	FF7
1	1	1	4.00	100	1	0.50
2	1	2	3.30	33	1	0.12
3	1	3	2.50	60	4	2.60
4	1	4	3.45	65	3	2.25
5	1	5	4.35	100	1	0.12
6	1	6	4.20	100	1	0.12
7	1	7	3.75	100	2	0.75
8	1	8	4.15	100	1	0.40
9	1	9	4.50	100	1	1.10
10	1	10	4.70	100	1	0.55
11	1	11	3.80	100	1	1.50
12	1	12	4.90	100	2	2.30
13	1	13	4.00	100	1	0.10
14	1	14	4.30	100	1	1.20
15	1	15	4.70	100	3	2.00
18	1	16	4.00	100	2	0.50
17	2	1	4.40	100	1	2.10
18	2	2	3.30	33	2	0.55
19	2	3	2.63	100	4	0.50
20	2	4	4.10	100	3	0.50
21	2	5	3.60	100	1	2.60
22	2	6	3.70	100	1	2.75
23	2	7	4.05	100	1	0.50
24	2	8	6.15	100	2	2.90
25	2	9	4.20	100	1	0.50
26	2	10	4.50	100	1	2.40
27	2	11	4.80	100	2	1.20
28	2	12	4.40	100	2	0.75
29	2	13	4.40	100	1	0.70
30	2	14	4.40	100	1	3.62
31	2	15	4.30	100	1	0.50
32	2	16	4.30	100	2	0.70
33	3	1	4.55	100	1	2.50
34	3	2	0.00	0	7	0.00
35	3	3	3.20	65	5	0.50
36	3	4	3.90	100	1	0.50
37	3	5	3.65	100	1	0.60
38	3	6	3.63	100	3	0.50
39	3	7	3.95	100	2	0.42
40	3	8	6.20	100	1	0.15
41	3	9	3.70	100	1	0.50
42	3	10	3.60	100	2	0.40
43	3	11	4.40	100	1	2.15
44	3	12	5.00	100	2	0.30
45	3	13	4.10	100	1	2.12
46	3	14	3.40	100	1	0.15
47	3	15	4.10	100	1	0.50
48	3	16	4.80	100	1	1.00
49	4	1	4.20	100	1	0.50
50	4	2	3.40	33	4	1.10
51	4	3	2.95	60	4	0.40
52	4	4	2.70	100	1	0.10
53	4	5	3.00	100	1	3.70
54	4	6	4.90	100	2	0.00
55	4	7	3.55	100	1	0.50
56	4	8	4.40	100	1	0.10

Archivo: B:NTESIS
Título: MICORRIZAS EN CHILE

Viernes, Julio 24 1992

Casos en lista: 64

Variables en lista: 11

Caso	BLOQ	TRAT	H	MSOB	SEV	PF1
57	4	9	4.80	100	1	0.00
58	4	10	5.90	100	1	0.00
59	4	11	4.10	100	1	0.00
60	4	12	6.10	100	2	0.00
61	4	13	4.20	100	1	0.00
62	4	14	4.10	100	1	0.00
63	4	15	3.90	100	1	0.00
64	4	16	5.50	100	2	0.00

Archivo: E:\TESTES
 Titulo: NICORRIZAS EN CHILE
 Casos en lista: 64

Viernes, Julio 24 1992

Caso	PSV	PFR	%IN	%P	EM
1	0.0815	0.30	0.00	0.00	0.00
2	0.0547	0.19	0.00	96.31	0.00
3	0.0792	0.40	0.00	71.30	0.00
4	0.0437	0.10	0.00	19.00	0.00
5	0.0923	0.55	45.88	0.00	15.49
6	0.0856	0.45	16.15	12.00	8.97
7	0.1063	0.80	14.35	6.20	26.62
8	0.0943	0.35	12.89	9.40	17.25
9	0.1315	0.60	62.35	0.00	40.88
10	0.1117	1.00	9.87	6.79	30.17
11	0.1059	0.80	39.90	7.10	26.34
12	0.1032	0.45	40.58	13.60	24.41
13	0.0823	0.70	62.10	0.00	5.22
14	0.0863	0.70	23.90	6.50	9.01
15	0.0784	0.70	21.10	7.00	0.51
16	0.0567	0.30	24.80	6.90	-27.30
17	0.0838	0.62	0.00	0.00	0.00
18	0.0547	0.19	0.00	96.31	0.00
19	0.0792	0.40	0.00	71.30	0.00
20	0.0653	0.15	0.00	23.00	0.00
21	0.0884	0.65	52.74	0.00	11.76
22	0.0886	0.35	13.18	14.25	3.22
23	0.0752	0.30	15.95	5.90	-3.58
24	0.1198	0.35	19.42	6.50	34.94
25	0.1038	0.80	61.28	0.00	22.715
26	0.0839	0.80	10.23	6.30	7.03
27	0.1573	0.80	39.40	8.30	50.41
28	0.1035	0.55	39.98	13.10	21.52
29	0.1003	0.75	60.92	0.00	32.23
30	0.0692	0.70	24.20	6.44	-11.28
31	0.0800	0.90	19.94	6.58	2.50
32	0.0923	0.50	24.20	7.10	15.49
33	0.0623	0.40	0.00	0.00	0.00
34	0.0800	0.80	0.00	93.33	0.00
35	0.0593	0.45	0.00	73.33	0.00
36	0.0998	0.38	0.00	20.00	0.00
37	0.0780	0.50	46.52	0.00	0.00
38	0.0780	0.40	14.15	13.50	0.00
39	0.0859	0.40	14.12	5.93	9.19
40	0.1165	0.65	13.82	5.99	27.00
41	0.0823	0.75	58.40	0.00	5.22
42	0.0669	0.45	11.95	6.70	-14.23
43	0.1090	0.65	37.70	6.50	26.04
44	0.1155	0.39	41.95	13.30	31.42
45	0.0713	0.80	61.30	0.00	0.58
46	0.0785	0.80	24.13	6.01	0.00
47	0.0925	0.40	21.73	6.90	15.67
48	0.1169	0.60	24.55	6.60	33.7
49	0.0844	0.45	0.00	0.00	0.00
50	0.0602	0.05	0.00	96.00	0.00
51	0.0398	0.30	0.00	74.00	0.00
52	0.0883	0.30	0.00	17.00	0.00
53	0.1332	0.40	49.82	0.00	41.44
54	0.0922	0.40	14.02	13.40	10.30
55	0.0939	0.60	14.30	6.75	16.92
56	0.1017	0.50	16.76	25.66	23.00

Archivo: B:\TESIS
Titulo: MICORRIZAS EN CHILE
Casos en lista: 64

Viernes, Julio 24 1992

Caso	PSV	PFR	%IM	%IP	IEH
57	0.1815	0.60	59.90	0.00	23.15
58	0.0973	0.70	9.83	6.80	19.83
59	0.1063	0.70	41.30	6.34	26.62
60	0.0757	0.50	40.80	13.41	-1.24
61	0.0900	0.70	61.10	0.00	13.33
62	0.0720	0.90	24.09	6.68	-7.69
63	0.0873	0.60	19.80	6.28	10.65
64	0.0738	0.50	24.43	5.40	-5.39

Nombre de la variable y descripción

1: BLOQ	BLOQUES DEL 1 A 4
2: TRAT	TRATAMIENTOS DEL 1 AL 16
3: H	ALTURA EN cm.
4: %SQB	PORCENTAJE DE SOBREVIVENCIA
5: SEV	SEVERIDAD
6: PFV	PESO FRESCO VASTAGO
7: PSV	PESO SECO VASTAGO
8: PFR	PESO FRESCO RAIZ
9: %IM	% DE INFECCION MICORRIZICA
10: %IP	% DE INFECCION PATOGENICA
11: IEH	INDICE DE EFICIENCIA MICORRIZICA

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: NICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 1 a 64
 Sin seleccion

Analisis de varianza de dos sentidos sobre variable 1
 BLOQ BLOQUES DEL 1 A 4
 con valores de 1 a 4

TRAT TRATAMIENTOS DEL 1 AL 16
 con valores de 1 a 16

Variable 3
 H ALTURA EN cm.

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	50.43			
Variable 1	3	1.19	0.395	0.88	
Variable 2	15	28.96	1.931	4.28	.000
Error	45	20.28	0.451		
No aditividad	1	1.72	1.716	4.07	.049
Residual	44	18.57	0.422		

Gran promedio = 4.093 Gran Suma = 281.960 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion = 16.48%

Promedios para variable 3 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	4.046	4.203	3.892	4.232

Promedio para variable 3 por cada valor de 2

VAR	2	3	4	5	6	7	8	
MEAN	4.290	2.500	2.820	4.045	3.655	4.100	4.000	
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	5.245	4.325	4.175	4.275	5.100	4.175	4.050	4.050

VAR	2	15	16
MEAN	4.250	4.650	

Variable 4
%SOB PORCENTAJE DE SOBREVIVENCIA

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Frob
Total	63	25107.11			
Variable 1	3	195.55	65.182	1.25	.304
Variable 2	15	22556.36	1503.757	28.73	.000
Error	45	2355.20	52.338		
No aditividad	1	481.54	481.540	9.04	.004
Residual	44	1953.66	44.401		

Gran promedio = 93.172 Gran Suma= 5063.000 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion= 7.76%

Promedios para variable 4 por cada valor de 1

VAR 1	1	2	3	4
Promedio	91.563	95.813	91.625	93.688

Promedio para variable 4 por cada valor de 2

VAR 2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	100.000	24.750	74.500	91.500	100.000	100.000	100.000
VAR 2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	100.000	100.000	100.000	100.000	100.000	100.000	100.000
VAR 2	15	16					
MEAN	100.000	100.000					

Variable 5
SEV SEVERIDAD

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	136.61			
Variable 1	3	0.42	0.141	0.35	
Variable 2	15	118.36	7.891	19.92	.000
Error	45	17.83	0.396		
No aditividad	1	1.20	1.197	3.17	.082
Residual	44	16.63	0.378		

Gran promedio = 1.922 Gran Suma = 123.000 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion = 32.75%

Promedios para variable 5 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	2.000	1.875	2.000	1.813

Promedio para variable 5 por cada valor de 2

VAR	2	3	4	5	6	7		
MEAN	1.000	6.250	4.250	2.000	1.000	2.000		
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	1.250	1.000	1.250	1.250	2.000	1.000	1.250	
VAR	2	15	16					
MEAN	1.500	1.750						

Variable 6
 PFV PESO FRESCO VASTAGO

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	3.21			
Variable 1	3	0.12	0.041	1.17	.351
Variable 2	15	1.58	0.105	2.83	.003
Error	45	1.59	0.035		
No aditividad	1	0.06	0.059	1.66	.203
Residual	44	1.53	0.035		

Gran promedio = 0.648 Gran Suma = 48.970 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion = 29.33%

Promedios para variable 6 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	0.656	0.626	0.579	0.699

Promedio para variable 6 por cada valor de 2

VAR	2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	0.575	0.225	0.525	0.575	0.650	0.575	0.625	0.625
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	0.712	0.650	0.537	0.922	0.787	0.650	0.650	0.650
VAR	2	15	16					
MEAN	0.850	0.647						

Variable 7
 P5V PESU SECO VASTAGO

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N C I A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob.
Total	63	0.04			
Variable 1	3	0.00	0.000	2.50	
Variable 2	15	0.02	0.001	3.99	.000
Error	45	0.02	0.000		
No aditividad	1	0.00	0.000	0.11	
Residual	44	0.02	0.000		

Gran promedio = 0.086 Gran Suma= 5.528 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion= 21.36%

Promedios para variable 7 por cada valor de 1

VAR 1	1	2	3	4
Promedio	0.087	0.090	0.082	0.086

Promedio para variable 7 por cada valor de 2

VAR 2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	0.076	0.042	0.064	0.071	0.098	0.084	0.090
VAR 2	3	9	10	11	12	13	14
MEAN	0.108	0.105	0.090	0.120	0.099	0.098	0.076
VAR 2	15	16					
MEAN	0.085	0.085					

Variable 8
PFR PESU FRESCO RAIZ

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	3.10			
Variable 1	3	0.02	0.007	0.41	
Variable 2	15	2.27	0.151	8.38	.000
Error	45	0.81	0.018		
No aditividad	1	0.02	0.024	1.35	.252
Residual	44	0.79	0.018		

Gran promedio = 0.527 Gran Suma = 33.720 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion = 25.48%

Promedios para variable 8 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	0.537	0.551	0.501	0.519

Promedio para variable 8 por cada valor de 2

VAR	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	0.442	0.107	0.387	0.232	0.525	0.400	0.521
VAR	2	3	4	5	6	7	8
MEAN	0.407	0.737	0.737	0.737	0.472	0.757	0.757
VAR	2	15	16				
MEAN	0.650	0.475					

Variable 9
 % DE INFECCION MICORRIZICA

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medics	valor-F	Prob
Total	63	26508.33			
Variable 1	3	4.07	1.358	2.13	
Variable 2	15	26420.59	1761.373	947.35	.000
Error	45	83.67	1.859		
No aditividad	1	3.00	3.001	1.64	.207
Residual	44	80.67	1.833		

Gran promedio = 23.464 Gran Suma= 1501.680 NO. OBS.= 64

Coeficiente de Variacion= 5.81%

Promedios para variable 9 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	23.362	23.839	23.145	23.509

Promedio para variable 9 por cada valor de 2

VAR	2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	0.000	0.000	0.000	0.000	40.740	14.355	14.000	
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	15.722	60.477	10.470	39.575	40.807	61.155	24.080	
VAR	2	15	16					
MEAN	20.642	24.495						

Variable 10
%IP N DE INFECCION PATOGENICA

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	44711.48			
Variable 1	3	12.71	4.235	0.66	
Variable 2	15	44488.81	2968.534	458.18	.000
Error	45	290.77	6.461		
No aditividad	1	0.72	0.719	0.11	
Residual	44	290.05	6.592		

Gran promedio = 16.617 Gran Suma= 1063.480 NO. OBS.= 64

Coefficiente de Variacion= 15.30%

Promedios para variable 10 por cada valor de 1

VAR 1	1	2	3	4
Promedio	16.499	16.442	16.168	17.357

Promedio para variable 10 por cada valor de 2

VAR 2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN	0.000	95.497	72.482	19.750	0.000	13.514	6.695
VAR 2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN	11.637	0.000	6.647	6.560	13.352	0.000	6.557
VAR 2	15	16					
MEAN	6.690	6.580					

Variable 11
IEM INDICE DE EFICIENCIA MICORRIZICA

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	14257.45			
Variable 1	3	102.15	34.048	0.21	
Variable 2	15	6718.98	447.932	2.71	.004
Error	45	7436.32	165.251		
No aditividad	1	192.83	192.833	1.17	.285
Residual	44	7243.48	164.625		

Gran promedio = 10.309 Gran Suma= 650.800 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion= 124.69%

Promedios para variable 11 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	11.119	11.024	8.123	10.671

Promedio para variable 11 por cada valor de 2

VAR	2	1	2	3	4	5	6	7
MEAN		8.000	8.000	8.000	8.000	17.172	7.097	12.290
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN		25.855	22.800	10.700	32.952	18.862	8.050	1.161
VAR	2	15	16					
MEAN		7.332	4.020					

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso hum. 1 a 64
 Sin seleccion

Analisis de varianza de dos sentidos sobre variable 1
 BLOQ BLOQUES DEL 1 A 4
 con valores de 1 a 4 y sobre variable 2
 TRAT TRATAMIENTOS DEL 1 AL 16
 con valores de 1 a 16

Variable 11
 IEM INDICE DE EFICIENCIA MICORRIZICA

T A B L A D E A N A L I S I S D E V A R I A N Z A

	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	valor-F	Prob
Total	63	11227.10			
Variable 1	3	95.50	31.833	0.29	
Variable 2	15	6199.68	413.312	3.77	.000
Error	45	4931.92	109.598		
No aditividad	1	40.66	40.664	0.37	.54
Residual	44	4891.26	111.165		

Gran promedio = 11.575 Gran Suma = 740.700 NO. OBS. = 64

Coefficiente de Variacion = 90.45%

Promedios para variable 11 por cada valor de 1

VAR	1	2	3	4
Promedio	12.825	11.953	9.549	11.972

Promedio para variable 11 por cada valor de 2

VAR	2	1	2	3	4	5	6	
MEAN		0.000	0.000	0.000	0.000	17.172	7.097	13.185
VAR	2	8	9	10	11	12	13	14
MEAN		25.855	22.800	14.257	32.952	19.597	10.195	2.500
VAR	2	15	16					
MEAN		7.332	12.190					

A N E X O 3

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 81 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = .451
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey

$s_{\bar{x}} = 2.394567E-02$ a $\alpha = .05$

x
 Variable Dependiente # 3

Orden original		Orden arreglado	
Prom 1*	4.29 BC	Prom 8*	5.24 A
Prom 2*	2.58 F	Prom 12*	5.19 A
Prom 3*	2.82 F	Prom 15*	4.65 B
Prom 4*	4.84 CDE	Prom 9*	4.32 BC
Prom 5*	3.65 E	Prom 1*	4.29 BC
Prom 6*	4.11 CD	Prom 11*	4.27 BC
Prom 7*	3.83 DE	Prom 15*	4.25 BCD
Prom 8*	5.24 A	Prom 10*	4.17 CD
Prom 9*	4.32 BC	Prom 13*	4.17 CD
Prom 10*	4.17 CD	Prom 6*	4.11 CD
Prom 11*	4.27 BC	Prom 14*	4.05 CDE
Prom 12*	5.18 A	Prom 4*	4.84 CDE
Prom 13*	4.17 CD	Prom 7*	3.83 DE
Prom 14*	4.85 CDE	Prom 5*	3.65 E
Prom 15*	4.25 BCD	Prom 3*	2.82 F
Prom 16*	4.65 B	Prom 2*	2.58 F

ARCHIVO DE DATOS TESIS
Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:

Del caso num. 81 a 96

Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = 52.338

Grados de Libertad del Error = 45

Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey

$s_{\bar{x}} = .9043126$ a alta = .05

x

Variable Dependiente # 4

Orden original	Orden arreglado
Prom 1* 100.00 A	Prom 1* 100.00 A
Prom 2* 24.75 D	Prom 10* 100.00 A
Prom 3* 74.50 C	Prom 11* 100.00 A
Prom 4* 91.50 B	Prom 12* 100.00 A
Prom 5* 100.00 A	Prom 5* 100.00 A
Prom 6* 100.00 A	Prom 6* 100.00 A
Prom 7* 100.00 A	Prom 7* 100.00 A
Prom 8* 100.00 A	Prom 8* 100.00 A
Prom 9* 100.00 A	Prom 9* 100.00 A
Prom 10* 100.00 A	Prom 14* 100.00 A
Prom 11* 100.00 A	Prom 15* 100.00 A
Prom 12* 100.00 A	Prom 16* 100.00 A
Prom 13* 100.00 A	Prom 13* 100.00 A
Prom 14* 100.00 A	Prom 4* 91.50 B
Prom 15* 100.00 A	Prom 3* 74.50 C
Prom 16* 100.00 A	Prom 2* 24.75 D

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 01 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = .396
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 44

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\alpha} = 7.866067E-02$ a alfa = .05

x
 Variable Dependiente # 5

Orden original			Orden arreglado		
Prom 1*	1.00	F	Prom 2*	5.25	A
Prom 2*	6.25	A	Prom 3*	4.25	B
Prom 3*	4.25	B	Prom 7*	2.00	C
Prom 4*	2.00	C	Prom 4*	2.00	C
Prom 5*	1.00	F	Prom 6*	2.00	C
Prom 6*	2.00	C	Prom 12*	2.00	C
Prom 7*	2.00	C	Prom 16*	1.75	CD
Prom 8*	1.25	EF	Prom 15*	1.50	DE
Prom 9*	1.00	F	Prom 11*	1.25	EF
Prom 10*	1.25	EF	Prom 18*	1.25	EF
Prom 11*	1.25	EF	Prom 14*	1.25	EF
Prom 12*	2.00	C	Prom 8*	1.25	EF
Prom 13*	1.00	F	Prom 1*	1.00	F
Prom 14*	1.25	EF	Prom 5*	1.00	F
Prom 15*	1.50	DE	Prom 9*	1.00	F
Prom 16*	1.75	CD	Prom 13*	1.00	F

ARCHIVO DE DATOS TESIS
Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:

Del caso num. 81 a 96

Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = .235

Grados de Libertad del Error = 45

Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey

$s_{\bar{x}} = 2.338536E-02$ a alfa = .05

X

Variable Dependiente # 6

Orden original		
Prom 1*	0.57	FG
Prom 2*	0.22	H
Prom 3*	0.52	G
Prom 4*	0.57	FG
Prom 5*	0.65	DEF
Prom 6*	0.57	FG
Prom 7*	0.68	EFG
Prom 8*	0.71	CDE
Prom 9*	0.65	DEF
Prom 10*	0.54	FG
Prom 11*	0.92	A
Prom 12*	0.79	BC
Prom 13*	0.65	DEF
Prom 14*	0.75	BCD
Prom 15*	0.65	AB
Prom 16*	0.65	DEF

Orden arreglado	
Prom 11*	0.92 A
Prom 15*	0.65 AB
Prom 12*	0.79 BC
Prom 14*	0.75 BCD
Prom 8*	0.71 CDE
Prom 9*	0.65 DEF
Prom 5*	0.65 DEF
Prom 13*	0.65 DEF
Prom 16*	0.65 DEF
Prom 7*	0.68 EFG
Prom 6*	0.57 FG
Prom 4*	0.57 FG
Prom 1*	0.57 FG
Prom 10*	0.54 FG
Prom 3*	0.52 G
Prom 2*	0.22 H

ARCHIVO DE DATOS TESIS
Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
Del caso num. 81 a 96
Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = 0
Grados de Libertad del Error = 45
Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\bar{x}} = 0$ a alfa = .05

x
Variable Dependiente # 7

Orden original		Orden arreglado	
Prom 1*	0.08	Prom 11*	0.12
Prom 2*	0.04	Prom 8*	0.11
Prom 3*	0.06	Prom 9*	0.10
Prom 4*	0.07	Prom 12*	0.10
Prom 5*	0.10	Prom 5*	0.10
Prom 6*	0.08	Prom 7*	0.09
Prom 7*	0.09	Prom 10*	0.09
Prom 8*	0.11	Prom 13*	0.09
Prom 9*	0.10	Prom 16*	0.08
Prom 10*	0.09	Prom 15*	0.08
Prom 11*	0.12	Prom 6*	0.08
Prom 12*	0.10	Prom 1*	0.08
Prom 13*	0.09	Prom 14*	0.08
Prom 14*	0.08	Prom 4*	0.07
Prom 15*	0.08	Prom 3*	0.06
Prom 16*	0.08	Prom 2*	0.04

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 01 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = .018
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\alpha} = 1.677051E-02$ a alfa = .05

*
 Variable Dependiente = B

Orden original			Orden arreglado		
Prom 1*	0.44	CDE	Prom 14*	0.77	A
Prom 2*	0.11	G	Prom 9*	0.74	A
Prom 3*	0.39	E	Prom 11*	0.74	A
Prom 4*	0.23	F	Prom 18*	0.74	A
Prom 5*	0.52	C	Prom 13*	0.74	A
Prom 6*	0.48	DE	Prom 15*	0.65	B
Prom 7*	0.52	C	Prom 5*	0.51	C
Prom 8*	0.49	C	Prom 7*	0.52	C
Prom 9*	0.74	A	Prom 8*	0.49	C
Prom 10*	0.74	A	Prom 16*	0.47	CD
Prom 11*	0.74	A	Prom 12*	0.47	CDE
Prom 12*	0.47	CDE	Prom 1*	0.44	CDE
Prom 13*	0.74	A	Prom 6*	0.48	DE
Prom 14*	0.77	A	Prom 3*	0.39	E
Prom 15*	0.05	B	Prom 4*	0.23	F
Prom 16*	0.47	CD	Prom 2*	0.11	G

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 81 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = 1.859
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\alpha} = .1704314$ a $\alpha = .05$
 x
 Variable Dependiente = 9

Orden original			Orden arreglado		
Prom 1*	0.00	J	Prom 13*	61.35	A
Prom 2*	0.00	J	Prom 3*	60.40	A
Prom 3*	0.00	J	Prom 5*	48.74	B
Prom 4*	0.00	J	Prom 12*	48.81	C
Prom 5*	48.74	B	Prom 11*	35.57	D
Prom 6*	14.38	H	Prom 16*	24.49	E
Prom 7*	14.68	H	Prom 14*	24.85	E
Prom 8*	15.72	G	Prom 15*	28.64	F
Prom 9*	60.40	A	Prom 9*	15.72	G
Prom 10*	10.47	I	Prom 7*	14.68	H
Prom 11*	39.57	D	Prom 6*	14.38	H
Prom 12*	48.81	C	Prom 10*	10.47	I
Prom 13*	61.35	A	Prom 1*	0.00	J
Prom 14*	24.85	E	Prom 2*	0.00	J
Prom 15*	28.64	F	Prom 3*	0.00	J
Prom 16*	24.49	E	Prom 4*	0.00	J

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 81 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = 6.461
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 64

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\alpha} = .3177312$ a $\alpha = .05$

x
 Variable Dependiente # 10

Orden original		Orden arreglado	
Prom 1*	8.88 G	Prom 2*	95.49 A
Prom 2*	95.49 A	Prom 3*	72.48 B
Prom 3*	72.48 B	Prom 4*	19.75 C
Prom 4*	19.75 C	Prom 6*	13.51 D
Prom 5*	8.88 G	Prom 12*	13.35 D
Prom 6*	13.51 D	Prom 8*	11.64 E
Prom 7*	6.69 F	Prom 7*	6.69 F
Prom 8*	11.64 E	Prom 15*	6.69 F
Prom 9*	8.88 G	Prom 18*	6.65 F
Prom 10*	6.65 F	Prom 11*	6.56 F
Prom 11*	6.56 F	Prom 14*	6.56 F
Prom 12*	13.35 D	Prom 16*	6.56 F
Prom 13*	8.88 G	Prom 1*	8.88 G
Prom 14*	6.56 F	Prom 5*	8.88 G
Prom 15*	6.69 F	Prom 9*	8.88 G
Prom 16*	6.56 F	Prom 13*	8.88 G

ARCHIVO DE DATOS TESIS
 Titulo: NICORRIZAS EN CHILE

Funcion:
 Del caso num. 81 a 96
 Sin seleccion

Cuadrado Medio del Error = 165.251
 Grados de Libertad del Error = 45
 Numero de observaciones utilizadas para calcular un promedio = 6-

Prueba de la diferencia significativa mas honesta de Tukey
 $s_{\alpha} = 1.606875$ a alfa = .05

x
 Variable Dependiente # 11

Orden original			Orden arreglado		
Prom 1*	0.00	H	Prom 11*	32.95	A
Prom 2*	0.00	H	Prom 8*	25.85	AB
Prom 3*	0.00	H	Prom 9*	22.80	BC
Prom 4*	0.00	H	Prom 12*	19.60	BCD
Prom 5*	17.17	CDE	Prom 5*	17.17	CDE
Prom 6*	7.10	FGH	Prom 10*	14.26	DEF
Prom 7*	13.10	DEF	Prom 7*	13.10	DEF
Prom 8*	25.85	AB	Prom 16*	12.19	DEF
Prom 9*	22.80	BC	Prom 13*	10.19	EFG
Prom 10*	14.26	DEF	Prom 15*	7.33	FGH
Prom 11*	32.95	A	Prom 6*	7.10	FGH
Prom 12*	19.60	BCD	Prom 14*	2.56	GH
Prom 13*	19.19	EFG	Prom 1*	0.00	H
Prom 14*	2.56	GH	Prom 2*	0.00	H
Prom 15*	7.33	FGH	Prom 3*	0.00	H
Prom 16*	12.19	DEF	Prom 4*	0.00	H

ANEXO 4

ARCHIVO DE DATOS TITULO 515
 Titulo: MICORRIZAS EN CHILE

Funcion:

Del caso num. 81 a 95

Sin seleccion

H ALTURA EN cm.
 %SOB PORCENTAJE DE SOBREVIVENCIA
 SEV SEVERIDAD
 PFV PESO FRESCO VASTAGO
 PSV PESO SECO VASTAGO
 PFH PESO FRESCO RAIZ
 %IP % DE INFECCION PATOGENICA
 IEM INDICE DE EFICIENCIA MICORRIZICA
 %IM % DE INFECCION MICORRIZICA

	Minimo	Maximo	Suma	Promedio	Suma de cuadrados no corregidos
3	2.50	5.24	65.49	4.093	275.20
4	24.75	100.00	1490.75	93.172	144535.06
5	1.00	6.25	30.75	1.922	63.69
6	0.22	0.92	10.24	0.640	6.33
7	0.04	0.12	1.38	0.086	0.11
8	0.11	0.77	8.43	0.527	5.01
10	0.00	95.49	265.07	16.617	15519.93
11	0.00	32.95	185.20	11.575	3593.40
9	0.00	61.35	375.42	23.464	15413.91

16 casos leidos

0 casos perdidos descartado

Matriz de Correlaciones

	3	4	5	6	7	8	10	11	9
3	1.000								
4	0.756	1.000							
5	-0.748	-0.944	1.000						
6	0.676	0.756	-0.712	1.000					
7	0.725	0.747	-0.755	0.771	1.000				
8	0.417	0.665	-0.721	0.669	0.641	1.000			
10	-0.755	-0.934	0.979	-0.696	-0.734	-0.681	1.000		
11	0.564	0.428	-0.463	0.585	0.912	0.498	-0.452	1.000	
9	0.353	0.428	-0.549	0.490	0.621	0.632	-0.516	0.613	1.000