

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

Wendy Sangabriel-Conde¹, Dora Trejo-Aguilar¹, Alejandra Soto-Estrada²
Ronald Ferrera-Cerrato³, Liliana Lara-Capistrán¹

¹ Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Veracruzana s/n. Lomas del Estadio, Xalapa 91090 Veracruz, México, ² Colegio de Postgraduados Campus Veracruz. Programa en Agroecosistemas Tropicales. Apdo. Postal 421 Veracruz 91700, Veracruz, México, ³ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Área de Microbiología. Carretera México-Texcoco km 36.6, Montecillo 56230, Estado de México, México

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

Abstract. An experiment was conducted in Isla town, at the southern region of the State of Veracruz, Mexico. The arbuscular mycorrhizal fungi potential was evaluated using soil of three papaya plantations (Maradol type), with different agricultural management systems classified as: high technology (AT), median technology (MT) and low technology (BT), and a control plot (PT) with *Cynodon dactylon* L. (Fam. Poaceae) grass. Two soil samples were collected, one in autumn and the other in winter. Corn seeds were sown in pots, with five different dilutions (10^0 to 10^{-4}) of sterilized soil and sand. The mycorrhizal colonization and the infective potential were evaluated after six weeks with the most probable number (MPN) method. There were not significative differences at the interaction level of technology and sampling season. The highest mycorrhizal colonization percentage in the field was registered in PT, which showed a larger infective potential on both seasons of sampling, with a higher number of propagules/g soil for autumn ($1122.5 \pm 433.1-2842$) and winter ($431.3 \pm 170.3-1092.22$). The AT plot showed a low (colonization potential $10.9 \pm 4.3-27.6$). The results showed that the soil use and management influence the number of infective propagules.

Key words: Infectivity, mycorrhizal colonization, propagules.

Resumen. El trabajo se realizó en el municipio de Isla localizado en la zona sur del Estado de Veracruz, México. Se evaluó el potencial infectivo de hongos micorrízico-arbusculares (HMA) utilizando suelo de tres huertas de papayo (tipo Maradol) bajo diferentes manejos de producción, clasificadas como: alta tecnología (AT), mediana tecnología (MT) y baja tecnología (BT), además de una parcela testigo (PT) con pasto *Cynodon dactylon* L. (Fam. Poaceae). En cada parcela se realizaron dos muestreos de suelo y raíces, uno en otoño y otro en invierno. Se sembraron semillas de maíz en 5 diluciones diferentes de suelo-arena estéril (10^0 hasta 10^{-4}). La colonización micorrízica y el potencial infectivo de los HMA se evaluaron después de seis semanas utilizando el método del número más probable (NMP). No se encontraron diferencias significativas en la interacción nivel de tecnología y época de muestreo. El más alto porcentaje de colonización micorrízica en campo se registró en la parcela PT, cuyo suelo también presentó el mayor potencial infectivo para ambas épocas de muestreo con un elevado número de propágulos/100 g suelo: otoño ($1122.5 \pm 433.1-2842$) e invierno ($431.3 \pm 170.3-1092.22$). La parcela AT presentó un potencial de colonización bajo ($10.9 \pm 4.3-27.6$). Los resultados evidencian que el uso y manejo del suelo influye sobre el número de propágulos infectivos.

Palabras clave: Infectividad, colonización micorrízica, propágulos.

Received 8 July 2009; accepted 12 May 2010.

Recibido 8 de julio 2009; aceptado 12 de mayo 2010.

Autor para correspondencia: Dora Trejo Aguilar
doratrejo59@hotmail.com

Introducción

La micorriza arbuscular es una asociación formada por aproximadamente 160 especies de hongos del Phylum Glomeromycota (Schübler *et al.*, 2001) y las raíces de aproximadamente el 95% de las especies vegetales (Trappe, 1987). En cultivos agrícolas, los hongos micorrízico-arbusculares (HMA) aportan beneficios a la planta en la nutrición (Schachtman *et al.*, 1998), la tolerancia al ataque de patógenos (Espinoza *et al.*, 2004; Graham, 2001) y a condiciones abióticas adversas como sequía (Augé, 2001; Kaya *et al.*, 2003), y salinidad (Al-Karaki, 2000).

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

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

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

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

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

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

Materiales y métodos

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

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

Clasificación de parcelas	Tipo de manejo		Control de maleza	Dosis de aplicación	Labranza
	Insumos	Fungicidas/Bactericidas** (dosis)			
Alta Tecnología (AT)	Fertilización (Kg/ha/año)	Insecticidas/Acaricidas** (dosis)			
		Etofenprox 1000 g/ha ⁻¹	Sulfato de estreptomicina y Oxitetraciclina 350 g/100 L de agua/ha ⁻¹		
		Hexinox 20 g/100 L agua	Sulfato de gentamicina 600 ppm/ha ⁻¹		
		Spironacilán 2.96 mg/ha ⁻¹	Fosetil -al 20 kg/ha ⁻¹		
		Acetate 20 mL/100 L agua/ha ⁻¹	Aoxycortolín 500 ppm/ha ⁻¹		
		Prinacarb 150-200 g/ha ⁻¹	Beromyl 1165 ppm/ha ⁻¹		
		Imidacloprid 500-700 mL/ha ⁻¹	Tiofanto-metil 3 kg/ha ⁻¹		
		Clofianidol 75 kg/ha ⁻¹	Oxalicloruro de cobre 25 kg/ha ⁻¹		
		Thioloxyrid 20 mL/100 L agua/ha ⁻¹	Carbendazim 25kg /1000 L/ha ⁻¹	Oxígeno (Gifraso)	15 y 30 L/ha ⁻¹
		Bermetrina 100.0 200 mg/kg	Kasugamicina 100 mL/ha ⁻¹		Convencional***
		Azafte 300 g/200 L/ha ⁻¹	Mancozeb L 350 g/100 L agua/ha ⁻¹		
		Cipconerina 60 mL/ha ⁻¹	Propamocarb-HCl 15 mL/10 L de agua		
		Fenproyimate 75-125 mL/100 L agua/ha ⁻¹	Metahulyl-m y mancozeb 3 g/L agua/ha ⁻¹		
Mediana Tecnología (MT)		Clotefozine 500 g/L agua/ha ⁻¹	Clohidrato de oxitetraciclina 20 a 100 mg/L		
		Clofentazina 500 g/L agua/ha ⁻¹	Sulfato de estreptomicina 350 g/100 L agua/ha ⁻¹		
		Cipconerina 60 mL/ha ⁻¹	Fosetil -al 500 ppm/ha ⁻¹		
		Imidacloprid 600 mL/ha ⁻¹	Aoxycortolín 25 g/ha ⁻¹		
		Metomil 2 L/ha ⁻¹	Beromyl 125 kg/ha ⁻¹		
		Molantón 150 mL/ha ⁻¹	Mancozeb 350 g/100 L agua/ha ⁻¹	Químico (Gifraso Brimoro)	15 y 30 L/ha ⁻¹
		Acetate 20 mL/100 L agua/ha ⁻¹	Thiobendazol 65 mg/kg/día		Convencional***
		Benzoil hid 5 L/ha ⁻¹	Sulfato de estreptomicina 350 g/100 L agua/ha ⁻¹		
		Imidacloprid 600 mL/ha ⁻¹	Oxitetraciclina 60 mg/L		
		Molantón 150 mL/ha ⁻¹	Fosetil -al 500 ppm		
		Benzoil hid 5 L/ha ⁻¹	Beromyl 20 000-30 000 kg/ha ⁻¹	Mammal (chapeo)	Reducida****
		Abamectina (avermectina) 60 mg/kg/día	Mancozeb 300 - 400 g/100 L		
	Parcela (PT)*				

* Pasto estrella (*Cynodon dactylon* L.)

** Nombre común de los plaguicidas

*** La labranza convencional que consistió en dos subuollos cruzados, tres pasos de rastra pesada cruzada y un barbecho.

**** La labranza reducida que consistió en realizar un chapeo, dos barbechos y un pase de rastra

- No se realiza ningún manejo ni aplicación de insumos dentro de la parcela

Muestreo de suelo

Se colectaron muestras de suelo en un área de 2 ha, la parcela fue dividida en seis cuadrantes de 100 m² cada uno (10x10 m). Mediante el método en zig-zag (Sieverding, 1991), se tomaron 10 submuestras de suelo rizosférico con una barrena de 3 cm de diámetro, a una profundidad de 25 cm y a 10 cm de distancia de la base del tallo de las plantas de papayo. Las submuestras se mezclaron para formar una muestra compuesta de aproximadamente un 1 kg, haciendo un total de seis muestras compuestas por parcela, y 24 por muestreo (Sieverding, 1991). En cada parcela se realizaron dos muestreos; uno en otoño (octubre de 2006) y otro en invierno (febrero de 2007). El análisis físico y químico de las muestras de suelo fue realizado por el Laboratorio de Fertilidad del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, utilizando una muestra compuesta por cada parcela.

Colonización micorrícica en raíces

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

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

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

Evaluación del potencial infectivo de HMA

El potencial infectivo de las muestras de suelo se evaluó con plantas de maíz (*Zea mays* L.) en invernadero, y siguiendo la metodología del número más probable (NMP). El método consistió en hacer diluciones seriadas de suelo más arena en una proporción 1:9 respectivamente, teniendo diluciones desde 10⁰ (asignada al suelo sin diluir) hasta 10⁻⁴. El experimento constó de 5 repeticiones por dilución, por parcela evaluada. Se sembró una planta de maíz por cada repetición. Después de seis semanas de establecido el experimento, se colectó todo el sistema radical, y siguiendo la metodología propuesta por Bagyaraj y Stürmer (2008), se evaluó el potencial de colonización de los HMA.

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

Resultados y discusión

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

Tabla 2. Porcentaje de colonización micorrícica en raíces de plantas de papayo establecidas en las parcelas de estudio (\pm desviación estándar). Los datos presentados son el promedio de las 6 muestras de cada parcela

Parcelas	% colonización de HMA en campo	
	Otoño	Invierno
AT	12.62 (± 6.70) ^a	8.04 (± 3.37) ^a
MT	16.68 (± 11.90) ^a	10.15 (± 7.02) ^a
BT	20.10 (± 12.05) ^a	10.68 (± 5.48) ^a
PT	39.85 (± 5.14) ^b	24.45 (± 5.47) ^b

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

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

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

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

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

Las características físico-químicas de las muestras

de suelo fueron similares entre parcelas en la mayoría de los parámetros analizados, siendo los valores de fósforo los que presentaron una marcada diferencia en parcelas cultivadas respecto del pastizal, este último presentó la menor cantidad de fósforo disponible con un valor de 7.0 ppm en ambas épocas de muestreo (otoño e invierno), valor considerado como bajo de acuerdo con las concentraciones establecidas para suelos fértiles (FAO, 2006). En las parcelas cultivadas los niveles de fósforo fueron elevados, BT (55 ppm en ambas épocas de muestreo), MT (57 ppm en otoño y 56 ppm en invierno), siendo la parcela AT la que mostró el nivel más alto (104 y 103 ppm para otoño e invierno respectivamente) debido a la elevada aplicación de fertilizante fosfatado en esta parcela (400 kg/ha/año).

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

resultados de colonización en campo no mostraron diferencias significativas entre parcelas cultivadas, pero sí entre éstas y la parcela testigo. El principal factor causante de este resultado pudo ser la fertilización, debido a que en las parcelas de papayo, las cantidades de fósforo registradas superan las 50 ppm, situación que afecta la capacidad de los HMA para establecer la simbiosis, ya que en condiciones de campo bastan niveles de 34 ppm de fósforo para reducir o impedir la colonización de plantas por HMA (Baum y Makeschin, 2000; Covacevich *et al.*, 2005; Kahiluoto *et al.*, 2001).

En todas las parcelas, el mayor porcentaje de colonización micorrícica se registró en la época de otoño. Se sabe que cuando las plantas florecen los niveles de colonización micorrícica se incrementan (Velasco-Velasco *et al.*, 2003). En el caso de las plantas de papayo, éstas se encontraban en la etapa de floración, y requerían un mayor suministro de agua y nutrimentos para la formación de frutos, causa que pudo originar el incremento del porcentaje de colonización como respuesta del hongo a dicho requerimiento. En la parcela PT, la variación de colonización entre épocas de muestreo, pudo deberse a que en plantas gramíneas no existe un patrón definido de colonización por HMA, sino que ésta varía de acuerdo con las diferentes estaciones del año (Busso *et al.*, 2001).

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

infectividad de los propágulos de HMA (hifas internas en la raíz y externas en la interfase raíz-suelo) y de reducir el porcentaje de colonización de manera significativa (Kjöllér y Rosendahl, 2000; Sukarno *et al.*, 1996).

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

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

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

de las plantas que pudieran crecer en dichas parcelas.

Conclusiones

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

Literatura citada

- Al-Karaki, G.N., 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10: 51-54.
- Alarcón, A., F.T.J. Davies, J.N. Egilla, T.C. Fox, A.A. Estrada-Luna, R. Ferrera-Cerrato, 2002. Short term effects of *Glomus claroideum* and *Azospirillum brasilense* on growth and root acid phosphatase activity of *Carica papaya* L. under phosphorus stress. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 44: 31-37.
- Álvarez-Solis, J.D., M.J. Anzueto-Martínez, 2004. Actividad microbiana del suelo bajo diferentes sistemas de producción de maíz en los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 38: 13-22.
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Bagyaraj, J.D., S.L. Stürmer, 2008. Methodology to assess activity and taxonomic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). In: Moreira, F.M., E.J. Huising, D.E. Bignell (eds.), *A Handbook of Tropical Soil Biology: Sampling and Characterization of Below-ground Biodiversity*. James & James, Earthscan, London, pp. 240.
- Barea, J.M., P. Jeffries, 1995. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. In: Varma, A., B. Hoek (eds.), *Mycorrhiza*, structure, function, molecular biology and biotechnology. Wiley, New York, pp. 521-550.
- Baum, C., F. Makeschin, 2000. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163: 491-497.
- Bellgard, S.E., 1993. The topsoil as the major store of propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in southeast Australian sandstone soils. *Mycorrhiza* 3: 19-24.
- Bethlenfalvai, G.J., 1992. Mycorrhizae in the agricultural plant-soil system *Symbiosis* 14: 413-425.
- Bolletta, A.I., 2006. Micorrización en gramíneas perennes expuestas a distintos regímenes hídricos del suelo, Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- Brundrett, M., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-313.
- Busso, C.A., D.D. Briske, V. Olalde-Portugal, 2001. Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a grazed semi-arid savanna. *Oikos* 93: 332-342.
- Clapperton, M.J., D.M. Reid, 1992. A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density. *New Phytologist* 120: 227-234.
- Covacevich, F., H.R. Sainz-Rozas, P. Barbieri, H.E. Echeverría, 2005. Formas de colocación de fósforo sobre el crecimiento y la micorrización espontánea del cultivo de trigo. *Ciencia del Suelo* 23: 39-45.
- Espinosa, V.D., M.D. González, P.J. Plascencia, E.R. García, 2004. Reducción de la incidencia de *Phytophthora capsici* Leo en el sistema radical de plántulas de Chile pre-micorrizadas con *Glomus intraradices*. *Terra Latinoamericana* 22: 317-326.
- FAO, 2006. Conservation agriculture homepage (<http://www.fao.org/ag/ca/>).
- Gálvez, L., D.D. Douds, L.E. Drinkwater, P. Wagoner, 2001. Effect of tillage and farming system upon VAM fungus populations and mycorrhizas an nutrient uptake of maize. *Plant and Soil* 228: 299-308.
- Giovanetti, M., B. Mosse, 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-499.
- Graham, J.H., 2001. What do root pathogens see in mycorrhizas?. *New Phytologist* 149: 357-359.
- Huat, O.K., K. Awang, A. Hashim, M.N. Muhamad, 2002. Effects of fertilizers and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the growth and photosynthesis of *Azadirachta excelsa* (Jack) Jacobs seedlings. *Forest Ecology and Management* 158: 51-58.
- Jackson, R.B., M.M. Caldwell, 1996. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology* 84: 891-903.
- Jaen, C.D., R. Ferrera-Cerrato, 1989. Vesicular arbuscular endomycorrhiza and its effect in two papaya cultivars (*Carica papaya* L. Cera and cv. Solo) 2nd European Symposium on mycorrhizae. pp. 50, Prague.
- Jaizme-Vega, M.C., R. Azcón, 1995. Responses of some tropical and subtropical cultures to endomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5: 213-217.
- Janos, D.P., 1996. Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In: Frankland, J.C., N. Magan, G.M. Gadd (eds.), *Fungi and environmental change*. Cambridge University, Cambridge, pp. 129-162.
- Kahiluoto, H., E. Ketoja, M. Vestberg, I. Saarela, 2001. Promotion of AM utilization through reduced P fertilization. II. Field studies. *Plant and Soil* 231: 65-79.
- Kaya, C., D. Higgins, H. Kimak, I. Tas, 2003. Mycorrhizal colonization improves fruit yield and water use efficiency in watermelon (*Citrullus lanatus*) grown under well-watered and water-stressed conditions. *Plant and Soil* 253: 287-292.

- Kjoller, R.S. Rosendahl, 2000. Effects of fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi: Differential responses in alkaline phosphatase activity of external and internal hyphae. *Biology and Fertility of Soils* 31:361-365.
- McGonigle, D. G. Evans, M. H. Miller, 1990. Effect of Degree of Soil Disturbance on mycorrhizal Colonization and Phosphorus Absorption by Maize in Growth Chamber and Field Experiments. *New Phytologist* 116: 629-636.
- Mamatha, G., D.J. Bagyaraj, S. Jaganath, 2002. Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhiza helper bacterium. *Mycorrhiza* 12: 313-316.
- Mohandas, S., 1992. Effect of VAM inoculation on plant growth, nutrient level and root phosphatase activity in papaya (*Carica papaya* cv. Coorg honey dew). *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 31: 263-267.
- Phillips, J.M., D.S. Hayman, 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-160.
- Schachtman, D.P., R.J. Reid, S.M. Ayling, 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116: 447-453.
- Schalamuk, S., M. Cabello, 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia* 102:261-268.
- SchüBler, A., D. Schwarzott, C. Walker, 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421.
- Sieverding, E., 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. *Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany.*
- Silva, L.F., J.O. Siqueira, 1991. Crescimento e teores de nutrientes de mudas de abacateiro, mangueira e mamoeiro sob influencia de diferentes espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 15:283-288.
- Sukarno, N., F.A. Smith, S.E. Smith, S.E. Scott, 1996. The effect of fungicides on vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. II. The effects on area of interface and efficiency of P uptake and transfer to plant. *New Phytologist* 132:583-592.
- Trappe, J.M., 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Safir, G.R. (ed.), *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC Press, Boca Raton, pp. 5-25.
- Velasco-Velasco, J., R. Ferrera-Cerrato, J.J. Almaraz-Suárez, 2003. Vermicomposta, micorriza arbuscular y *Azospirillum brasilense* en tomate de cáscara. *Terra* 19: 241-248.
- Weber, O.B., S.M.C. Amorim, 1994. Adubação fosfática e inoculação de fungos micorrízicos vesicular arbusculares em mamoeiros. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 18: 187-191.
- Yano, K., Yamauchi, A., Iijima, M., Kono, Y., 1998. Arbuscular mycorrhizal formation in undisturbed soil counteracts compacted soil stress for pigeon pea. *Applied Soil Ecology* 10: 95-102.