

MICORRIZAS ARBUSCULARES EN ULTISOLES DE LA AMAZONÍA PERUANA

ARBUSCULAR MYCORRHIZAL IN ULTISOLS IN THE PERUVIAN AMAZONIA

Pedro O. Ruiz¹ y Charles B. Davey²

RESUMEN

Se evaluaron los niveles de colonización micorrízica y la morfología de los hongos que forman micorrizas arbusculares (MA) en especies de plantas en las siguientes opciones de manejo de suelos: 1) barbecho de bosque secundario de 15 años, 2) barbecho de bosque secundario de 5 años, 3) sistema de producción en multiestrato, 4) plantación de *Bactris gasipaes*, pijuayo, 5) sistemas de cultivos continuos con bajos insumos y 6) sistema de cultivos continuos con altos insumos. Se encontraron altos niveles de colonización en la mayoría de árboles (> 70%). Algunos árboles con pelos radiculares largos tuvieron niveles más bajos de colonización micorrízica que en aquellos sin estas estructuras radiculares. En algunos árboles, la colonización micorrízica aumentaba con el incremento de arcilla en el suelo. Los cultivos anuales tuvieron niveles de colonización micorrízica más bajos que la mayoría de árboles. Las estructuras morfológicas de los hongos MA observadas en las raíces de las especies evaluadas fueron altamente variables. Se podrían establecer asociaciones preferenciales de hongos MA/plantas hospederas, mediante la detección en la raíces de las plantas de algunas estructuras morfológicas inherentes a una especie de hongo MA en particular. Las especies de hongos MA pueden ser afectadas por el manejo del suelo. Especies de *Glomus* parecen tolerar rangos más amplios de acidez del suelo que especies de *Acaulospora*, las que están más restringidas a suelos ácidos. Especies de *Gigaspora* y *Scutellospora* fueron las menos predominantes en los suelos estudiados.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, hongos, manejo de suelos.

ABSTRACT

Levels of arbuscular mycorrhizal colonization and the morphology of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi were evaluated in plant species in the following soil management options: 1) a 16-year-old secondary forest fallow, 2) a 5-year-old secondary forest fallow, 3) a multistrata tree-crop production system, 4) a peach palm (*Bactris gasipaes*) plantation, 5) a low-input continuous cropping system, and 6) a high-input continuous cropping system. High levels of mycorrhizal colonization (> 70%) were found in most trees. Some trees with long root hairs had lower mycorrhizal colonization levels than trees lacking these root structures. In some trees, mycorrhizal colonization increases with increasing clay contents in soil. Annual crops had lower mycorrhizal colonization levels than most trees. Morphological structures of AM fungi observed in roots of plant species evaluated were highly variable. Preferential AM fungi / host plant associations might be established by detecting in plant root some mycorrhizal fungi morphological structures inherent to a particular fungal genus. Species of AM fungi seem to be affected by soil management. *Glomus* sp. Appears to tolerate wider ranges of soil acidity than *Acaulospora* sp. Which is more restricted to acid soils. *Gigaspora* sp. And *Scutellospora* sp. Were the less predominant genera of AM fungi in the soil management system studied.

Key words: arbuscular mycorrhizal, fung, soil management.

1. INTRODUCCIÓN

En los bosques amazónicos, así como en la mayoría de áreas en los trópicos bajos húmedos, las raíces de las plantas están asociadas con hongos que forman micorrizas arbusculares (MA), especialmente las especies arbóreas (Janos 1980; St. John 1980a 1980b; Ruiz *et al.* 1989. Su prevalencia sugiere que las micorrizas pueden ser

1 Consultor. AndeStudio S.A. Manejo de suelos, revegetación, micorrizas. Correo electrónico: interandes@terra.com.pe

2 Professor Emeritus. Soil Science and Forestry Departments. North Carolina State University. Raleigh, N.C., U.S.A.

de gran importancia para el crecimiento de las plantas en suelos deficientes en fósforo, tal como los ultisoles de la Amazonía (Salinas & Sánchez 1976).

Un número de plantas, sin embargo, dependen más de las micorrizas para obtener fósforo que otras, y esto ha sido relacionado ya sea al metabolismo de fosfatos o a la estructura de la raíz (Baylis 1975; St. John 1980c; Fitter 1989).

Por otro lado, los porcentajes de colonización en las raíces, no indican con seguridad la dependencia de las micorrizas (Janos 1987) y la extensión de la dependencia a las micorrizas no establece la magnitud del beneficio a la planta o la efectividad de la asociación (López & Siquiera 1980). En algunos casos, las mismas especies de hongos MA pueden ser efectivas y una sola especie hospedera y patogénica en otra (Crush 1976).

Los suelos característicamente contienen más de una especie de hongo MA y aunque muchas de éstas parecen ser cosmopolitas, algunas pueden ser estrictamente tropicales, por ejemplo, *Acaulospora tuberculata* y *A. foveata* (Janos & Trappe 1982; Nicolson & Schenck 1979).

Mientras la infección preferencial no está detectada comúnmente en condiciones de laboratorio o invernadero, usando un número de organismos experimentales, puede ocurrir en condiciones naturales, cuando la planta queda expuesta a una mayor diversidad de poblaciones microbianas en su ambiente natural.

Se desconoce la importancia de la especificidad durante la colonización (capacidad de colonización) o durante el crecimiento de la planta (efectividad) en la habilidad competitiva de la planta y en la estructura de la comunidad florística. Los métodos utilizados para evaluar las micorrizas no hacen distinciones entre hongos en las raíces colonizadas.

La morfología de los hongos MA, sin embargo, puede cambiar en las raíces de diferentes hospederos y aún en raíces de diferentes edades en una misma planta (Abbott & Robson 1999^a). Algunas características edáficas como la provisión de fósforo, pueden llevar a alteraciones en la morfología de los hongos MA en las raíces (Mosse 1973). La identificación de los hongos MA al nivel de especie requiere de microscopios de alta resolución y probablemente de procedimientos sofisticados como electroforesis, y técnicas serológicas y moleculares, las que no están disponibles en la mayoría de laboratorios en los trópicos.

Algunas características morfológicas de los hongos MA, como esporas con sus hifas de subtensión, vesícula, arbusculos, células auxiliares, desarrollo de hifas tipo Paris y Arum (Smith & Smith 1997), etc., reconocibles bajo un microscopio de baja resolución, permiten su identificación, por lo menos a nivel de género.

Adicionalmente, las prácticas agrícolas modifican las propiedades físicas, químicas y biológicas, las que pueden alterar la habilidad de los hongos MA para colonizar raíces (Abbott & Robson 1991a). Prácticas agrícolas como el encalado y las aplicaciones de fosfato y el cambio de especies de plantas pueden alterar asimismo, la dominancia de especies de hongos MA (Abbott & Robson 1991b).

La concurrencia de micorrizas en los diferentes ecosistemas ha sido objeto de numerosas investigaciones que han demostrado su importancia en muchos lugares.

Sin embargo, existe la necesidad de más investigación basada en observaciones de campo en cuanto a las relaciones de las especies de hongos MA y la composición florística en los trópicos húmedos. Este tipo de estudio puede parecer de poco uso práctico, pero inevitablemente será de gran beneficio para la investigación forestal, agroforestal, recuperación de suelos, etc. y además nos ayudará a entender el funcionamiento de las micorrizas arbusculares en los ecosistemas de bosque húmedo tropical.

Los objetivos principales del presente estudio fueron: evaluar al grado de infección micorrícica arbuscular, determinan las diferencias en la morfología de los hongos MA en las raíces de especies de plantas e identificar las especies de hongos MA en ultisoles bajo diferentes prácticas de manejo en la cuenca amazónica del Perú.

2. MATERIAL Y MÉTODO

El estudio fue conducido en la Estación Experimental de Yurimaguas, ubicada en la cuenca amazónica del Perú (76° 05' W, 05° 45' S a 180 msnm). El área tiene un promedio anual de lluvia de 2200 mm y una temperatura promedio anual de 26°C.

El área utilizada está localizada en un *paleudult* típico, fino-limoso, silíceo, isohipertémico, con pendientes que van de 0-5%. La vegetación corresponde a un barbecho de bosque secundario de 10 años. El experimento consistió de seis opciones de manejo como tratamientos con tres repeticiones distribuidas en un diseño de bloques completamente randomizados, con parcelas de 1875 m² (75 x 25 m). Los tratamientos fueron dispuestos en bloques de acuerdo a la textura del suelo. Los bloques 1 y 3 con una textura en la capa superficial de suelo arenosa-franca (7 y 8% de arcilla, respectivamente), y el bloque 2 con una textura franco-arenosa (17% de arcilla). El suelo tiene un valor de pH de 4.6, 10 ppm de fósforo (extracto Olsen modificado), 1.8 cmol_c L⁻¹ de acidez intercambiable, 0.81 de calcio, 0.16 de magnesio y 0.10 de potasio, y una saturación de aluminio de 36% (ver la tabla 1 para el análisis realizado en 1991).

Tratamientos: barbecho de bosque testigo. Estas parcelas fueron cercadas y permanecen sin ser intervenidas.

Se realizó el muestreo de raíces para la evaluación de infección micorrícica siguiendo la metodología del Tropical Soil Biology and Fertility-TSBF (1992) para la caracterización del sitio. Muestras de raíces fueron colectadas a los 10 cm superficiales del suelo durante agosto de 1991 (estación seca) para evaluar la infección micorrícica. En los bosques secundarios de 6 a 15 años, se evaluaron solamente las especies arbóreas, colectándose las raíces de cinco posiciones, cada una de 30 cm del árbol, las que fueron agrupadas en una sola masa. Para los componentes arbóreos en el sistema en multiestrato y en la plantación de pijuayo, la colección de raíces fue similar que en los bosques; las leguminosas de cobertura fueron también colectadas en cinco posiciones en cada parcela y luego agrupadas en una sola. La colección de raíces en los tratamientos de altos y bajos insumos se realizó en cinco posiciones dentro de cada parcela y luego agrupadas en una. En la estación lluviosa (diciembre de 1992), el muestro de raíces en los dos tratamientos de bosque secundario se hizo solamente en las especies presentes en las tres repeticiones. Para los otros tratamientos, la colección de raíces fue similar que en la estación seca.

Tabla 1. Características químicas de los suelos (0–15 cm profundidad) bajo diferentes sistemas de manejo en Yurimaguas, Perú.

Tratamiento	Acidez	P	Acidez intercamb.	Ca	Mg	K	CIC	Sat. Al
	pH	Mg/L	cmol (+)/L				%	
Bosques sec. 5 años	4.8	7.0	0.36	0.9	0.23	0.11	1.63	21.5
Cult. cont. altos insumos	5.8	27.4	0.07	1.7	0.65	0.16	2.66	1.8
Cult. cont bajos insumos	4.8	12.0	0.60	0.7	0.14	0.09	1.59	32.4
Multiestrato	4.6	5.0	0.53	0.7	0.14	0.07	1.41	29.9
Plantación pijuayo	4.5	5.0	0.33	0.7	0.11	0.10	1.27	20.9
Bosques sec. 16 años	4.6	6.4	1.13	0.7	0.19	0.11	2.17	47.0

Las raíces fueron clareadas en KOH caliente al 10% y teñidas con azul de tripano en una solución de glicerina, ácido láctico y agua (Phillips & Hayman 1970; Shafer, comunicación personal). Este método fue modificado, eliminando el uso de fenol y de ácido clorhídrico y utilizando un autoclave durante seis minutos para el proceso de clareamiento y teñido. Estas modificaciones ahorran tiempo y adicionalmente son seguras, ya que el fenol y el HCl son compuestos altamente tóxicos. La infección micorrícica se midió mediante el método de intersecciones propuesto por Giovanetti & Mosse (1980).

Las características morfológicas de los hongos MA presentes en las raíces fueron también evaluadas con la intención de distinguir diferencias en las poblaciones de hongos. Se preparó una clave para la identificación de las distintas estructuras de estos hongos.

Adicionalmente, se tomaron muestras de suelo de las mismas parcelas para evaluar la diversidad de poblaciones de hongos MA. Se tomaron 50 gr de suelo, los que fueron tamizados y decantados en húmedo para recuperar esporas, las que fueron separadas de acuerdo al género y luego contadas utilizando un microscopio estereoscópico a 60 aumentos (Gerdemann & Nicolson 1963). Los valores expresados como número total de esporas por 100 gr de suelo seco. La esporas se montaron con PVL (alcohol polivinilo) en placas porta objeto de vidrio e identificadas a nivel de género.

Los datos de infección micorrícica para los tratamientos donde las especies de plantas estuvieron presentes en las tres repeticiones durante las dos estaciones, fueron analizadas estadísticamente mediante el procedimiento ANOVA (Statistical Analysis System 1985). Para comparación de promedios se utilizó un nivel de significación de $p < 0.05$ (a menos que se especifique de otra manera).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la primera evaluación correspondiente a la estación seca, se examinaron la mayoría de especies en los barbechos de bosque secundario de 5 y 16 años. Para la segunda evaluación, correspondiente a la estación lluviosa, se examinaron solamente las especies presentes en las tres repeticiones. Los resultados y la discusión del barbecho de bosque secundario de 16 años se presentan primero, como una línea base para compararlos con los otros tratamientos en estudio.

Colonización micorrícica

Barbecho de bosque secundario de 16 años

La composición florística en este barbecho de bosque fue diversa, considerando el área evaluada (1875 m²). Se encontraron un total de 31 especies correspondientes a 23 familias (aproximadamente 165 especies de árboles por hectárea). Se estableció un récord mundial en 1988 por A.H. Gentry, quien identificó cerca de 300 especies de árboles en cada uno de dos parcelas de una hectárea cerca de Iquitos, en la Amazonía del Perú (Wilson 1989).

Todos los árboles evaluados estaban asociados con hongos MA (tabla 2). Miembros de las familias Annonaceae, Bignoniaceae, Malvaceae, Piperaceae, Monimiaceae, Apocynaceae, Lauraceae, Guttiferae, Meliaceae y Bombacaceae presentaron un alto grado de infección micorrícica (< 75%). Entre las leguminosas, miembros de las familias Fabaceae y de la subfamilia Mimosaceae también presentaron altos niveles de infección, excepto miembros de la subfamilia Caesalpinaceae. Se encontró una amplia variación en miembros de las familias Moraceae. Por otro lado, miembros de las familias Rubiaceae, Ulmaceae, Myristicaceae, Elaeocarpaceae y Melastomaceae presentaron niveles moderados y ligeros de infección micorrícica (de 70 a 31% respectivamente).

Tabla 2. Colonización micorrícica en las especies del barbecho de bosques de 16 años. Estación seca (agosto, 1991).

Nombre vernacular*	Nombre científico	Micorriza (%)
Anacaspi	<i>Cynometra</i> sp. (Caesalpinaceae)	25
Cetico	<i>Cecropia</i> sp. (Moraceae)	41
Huarmi huarmi	<i>Compsonoura capitellata</i> (Myristicaceae)	61
Chontaquiro	<i>Diplotropis martiusii</i> (Fabaceae)	62
Yanahuasca	<i>Guatteria</i> sp. (Annonaceae)	76
Huangana caspi	<i>Sloanea aff. megaphylla</i> (Elaeocarpaceae)	62
Ishtapi	<i>Jacaranda copaia</i> (Bignoniaceae)	91
Hornopichana		37
Icoja	<i>Unonopsis floribunda</i> (Annonaceae)	79
Cumala blanca	<i>Virola flexuosa</i> (Myristicaceae)	31
Pichirina	<i>Vismia</i> sp. (Guttiferae)	90
Yacushapana	<i>Terminalia</i> sp. (Combretaceae)	70
Aceroc caspi	<i>Cosmibuena grandiflora</i> (Rubiaceae)	50
Barbasco caspi	<i>Lonchocarpus</i> sp. (Fabaceae)	85
Níspero	<i>Bellucia grossularoides</i> (Melastomaceae)	97
Cordoncillo	<i>Piper</i> sp. (Piperaceae)	82
Uvilla	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	87
Ojé	<i>Ficus anthelmintica</i> (Moraceae)	83
Pichohuayo	<i>Siparuna</i> sp. (Moinimiaceae)	95
Moena	<i>Aniba</i> sp. (Lauraceae)	71
Cumala colorada	<i>Iryanthera</i> sp. (Myristicaceae)	60
Shimbillo	<i>Inga</i> sp. (Mimosaceae)	74
Caracha caspi	<i>Miconia petiolaris</i> (Melastomaceae)	64
Cedromash	<i>Cabrlea canjerana</i> (Meliaceae)	74
Ciprana		69

* Lao (1986), Vásquez (1989), Vásquez & Gentry (1989), Pinedo-Vásquez & Chota-Inuma (1990), Phillips *et al.* (1994)

En este barbecho de bosques, solamente cuatro especies de árboles estuvieron presentes en las tres repeticiones: *Jacaranda copaia*, *Vismia tomentosa*, *Cecropia* sp. y Ciprana (tabla 3). Se encontraron diferencias significativas ($p = 0.04$) en infección micorrícica entre estas especies. *Cecropia* sp. alcanzó el nivel más bajo. Para *J. copaia*, *V. tomentosa* y ciprana, la infección fue ligeramente más alta en la estación húmeda que en la seca. Para *Cecropia* sp. ocurrió lo contrario. Las diferencias en infección parecen que están relacionadas con la morfología de la raíz. Se encontró que *Cecropia* sp. tiene pelos radiculares largos, mientras que en las otras especies esta característica no estaba presente.

Tabla 3. Colonización micorrícica del barbecho de bosque secundario de 16 años. Estación seca (agosto, 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Colonización micorrícica (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Jacaranda copaia</i>	86 (9.9)	91 (5.3)
<i>Vismia tomentosa</i>	76 (15.7)	80 (2.1)
<i>Cecropia</i> sp.	60 (26.2)	40 (11.6)
Ciprana	62 (19.5)	87 (5.5)

n = 3

Las diferencias de infección micorrícica entre las estaciones seca y lluviosa no fueron significativas. La relativamente pequeña variación de la temperatura del suelo (régimen de temperatura del suelo isohipertérmico) y la carencia de estacionalidad en la precipitación (régimen de humedad del suelo údico) en la Amazonía (Sánchez 1976), en adición a una composición florística más estabilizada en este barbecho de bosque, parecen que han contribuido a la pequeña diferencia en infección micorrícica entre las dos estaciones.

Barbecho de bosque secundario de 5 años

La composición florística de este barbecho joven, originalmente un sistema de agricultura migratoria, fue también diversa. Se evaluaron un total de 29 especies pertenecientes a 23 familias.

Todos los árboles examinados estaban infectados con micorrizas (tabla 4). Esta situación fue constante en algunas especies y variada en otras. Niveles altos de infección (> 75%) se encontraron en miembros de las Annonaceae, Apocynaceae, Bignonaceae, Bombacaceae, Boraginaceae, Flacourtiaceae, Monimiaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Sterculiaceae y Ulmaceae. Similarmente representantes de la familia Fabaceae y subfamilia Mimosaceae presentaron niveles consistentemente altos de infección de micorrícica, a excepción de *Cynometra*, de la subfamilia Caesalpinaceae. Una amplia variación se observó en las Moraceae, Nyctaginaceae y Tiliaceae. Niveles ligeros de infección se encontraron en miembros de las familias Euphorbiaceae, Guttiferae, Meliaceae y Solanaceae.

Tabla 4. Colonización micorrícica en las especies del barbecho de bosque secundario de cinco años, estación seca (agosto 1991).

Nombre vernacular*	Nombre científico	Micorriza (%)
Llausaquiro	<i>Heliocarpus popayanensis</i> (Tiliaceae)	34
Ojé	<i>Ficus anthelmintica</i> (Moraceae)	90
Sachacético	<i>Pourouma caussopoa</i> (Moraceae)	66
Shimbillo	<i>Inga</i> sp. (Mimosaceae)	74
Yanavara	<i>Guatteria</i> sp. (Annonaceae)	88
Anacaspi	<i>Cynometra</i> sp. (Caesalpinaceae)	41
Pichohuayo	<i>Siparuna</i> sp. (Monimiaceae)	95
Topa	<i>Ochroma lagopus</i> (Bombacaceae)	94
Siucahuito	<i>Solanum hazenii</i> (Solanaceae)	70
Tamborhuayo		85
Cordoncillo	<i>Piper</i> sp. (Piperaceae)	90
Cuchara caspi	<i>Ambelania occidentalis</i> (Apocynaceae)	82
Icoja	<i>Unonopsis floribunda</i> (Annonaceae)	85
Azarsisa		97
Cético	<i>Cecropia</i> sp. (Moraceae)	93

Barbasco	<i>Lonchocarpus utilis</i> (Fabaceae)	94
Sacha cacao	<i>Theobroma</i> sp. (Sterculiaceae)	75
Ubiamba		95
Mojara caspi	<i>Alchornea</i> spp. (Euphorbiaceae)	70
Atadijo	<i>Trema micranta</i> (Ulmaceae)	98
Tornillo	<i>Cedrelinga catanaeformis</i> (Mimosaceae)	85
Guaba	<i>Inga</i> sp. (Mimosaceae)	90
Ishatapi	<i>Jacaranda copaia</i> (Bignoniaceae)	95
Palometa caspi	<i>Neea parvifolia</i> (Nyctaginaceae)	80
Anallo caspi	<i>Cordia alliodora</i> (Boraginaceae)	84

* Lao (1986), Vásquez (1989), Vásquez & Gentry (1989), Pinedo-Vásquez & Chota-Inuma (1990), Phillips *et al.* (1994)

Patrones similares de infección para las familias de leguminosas y una amplia variación en las moráceas se encontraron en el barbecho de bosque secundario de 16 años. Estos resultados están de acuerdo con los encontrados por St. John (1980b) en una evaluación realizada en un bosque húmedo en un oxisol cerca de Manaus, Brasil.

Él atribuyó sus hallazgos a la relación que existe entre la profundidad de la raíz y el nivel de infección micorrícica, es decir, especies que enraizan superficialmente es más probable que sean infectadas y que tomen fósforo más eficientemente en comparación con especies que enraizan a mayor profundidad. Las diferencias en colonización micorrícica entre las especies evaluadas están probablemente relacionadas a su profundidad de enraizamiento. Adicionalmente, la raíces que proliferan en las capas de hojarasca y humus (Díaz & Rivera 2001) parecen que soportan mayores niveles de infección que las raíces que crecen en el suelo (Rose & Paranka 1987).

Es interesante notar que se presenta una ligera tendencia de existir mayores niveles de infección micorrícica en la repetición II que en las repeticiones I y III para los dos barbechos de bosque, donde el contenido de arcilla del suelo es de 19% (rep. II) y 10 y 8% (repeticiones I y III) respectivamente. Esta tendencia puede estar relacionada con la disponibilidad de fósforo en el suelo, la que es de 25 a 50% mayor en el suelo de las repeticiones I y III. (Uribe *et al.* 1991).

Solamente cuatro especies arbóreas estuvieron presentes en las tres repeticiones del experimento. *Inga* sp., *Heliocarpus popayanensis*, *Guatteria* sp. y *Piper* sp. (tabla 5). En la estación seca, no se presentaron diferencias significativas en los niveles de infección entre las especies de árboles. El nivel de infección fue alto y no hubo diferencias para *Inga* sp., *Guatteria* sp. y *Piper* sp. *H. popayanensis* tuvo un nivel de infección ligeramente inferior comparada con las otras especies, aunque estos niveles tuvieron una gran variabilidad entre las tres repeticiones. En la estación húmeda sin embargo, la infección en *Inga* sp., fue significativamente más alta que en la otras especies ($p = 0.012$). La mayoría de las leguminosas arbóreas en la Amazonía peruana parece que soportan niveles altos de infección micorrícica (Ruiz *et al.* 1989).

Tabla 5. Colonización micorrícica del barbecho de bosque secundario de cinco años. Estación seca (agosto, 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Micorriza (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Inga</i> sp.	84 (10.0)	86 (13.8)
<i>Heliocarpus popayanensis</i>	64 (31.6)	45 (19.8)
<i>Guatteria</i> sp.	87 (1.7)	60 (4.2)
<i>Piper</i> sp.	85 (4.5)	48 (17.1)

n = 3

Se encontró una diferencia significativa ($p = 0.043$) en los niveles de infección entre las dos estaciones del año. La infección fue más alta en la estación seca, particularmente para *H. popayanensis*, *Guatteria* sp. y *Piper* sp. El nivel alto de infección en *Inga* sp. se mantuvo durante las dos estaciones. Las diferencias en infección entre las dos estaciones se relacionan probablemente al estado de humedad del suelo. Redhead (1975) demostró que la provisión óptima de agua para el crecimiento de la planta es también adecuada para la infección micorrícica. Parece que un exceso de agua durante la estación lluviosa afectó la actividad de las micorrizas (figura 1). La provisión de agua para las micorrizas son especialmente importantes en condiciones de sequía (Sieverding 1981). Es probable que en esta situación estén involucrados dos mecanismos: el mejoramiento de la absorción de agua por la planta y el mejoramiento de la utilización del agua (Dommergues 1992). Parece entonces, que el régimen de la humedad údico del suelo en la Amazonía del Perú, el que permite periodos cortos de sequedad del suelo (Sánchez, 1976) pueda haber influido por la variabilidad en los niveles de infección micorrícica del sistema. Periodos de sequedad del suelo, sin embargo, parecen no afectar la infección en algunos árboles, tal es el caso de *Inga* sp.

Sistema de producción en multiestratos

No hubo diferencias significativas en colonización micorrícica entre las especies en el sistema en multiestratos (tabla 6). Los valores de colonización fueron altos y comparables a aquellos de los barbechos de bosque. Esta tendencia se encontró también entre las estaciones evaluadas. La variabilidad entre los valores de colonización, sin embargo, fue alta para algunas especies. Los niveles del porcentaje de colonización fueron más consistentes (valores bajos de desviación estándar) para *Centrosema macrocarpum* y *Theobroma cacao* (estación seca) y para *Cedrelinga catanaeformis* e *Inga edulis* (estación húmeda).

Los niveles relativamente altos de colonización micorrícica encontrados en este sistema están probablemente relacionados a un aumento en la competencia por nutrientes, particularmente fósforo, entre las especies. Alegre *et al.* (1989), reportaron que se extrajeron hasta 26 kg ha⁻¹ de P de este sistema en productos cosechados en cuatro años, comparados con adiciones mucho más pequeñas como insumos atmosféricos. Palm *et al.* (1991) reportaron que a pesar de las altas tasas de pérdida de P del sistema y las no adicionales de fertilizante fosfatados, los árboles continuaron creciendo rápidamente a niveles de P por debajo del considerado adecuado para la producción de cultivos. Un mecanismo posible por el cual los árboles pueden mantener tasas altas de crecimiento y producción bajo estas condiciones está probablemente relacionado a una mayor actividad micorrícica en tomar reservas de P, particularmente en las capas de hojarasca (Rose & Paranka 1987; Díaz 2001). Otro posible mecanismo incluye el uso de formas de P menos disponibles por los árboles (Palm *et al.* 1991), o un aumento en ciclo interno del P de los árboles al envejecer (Davey, C.B., comunicación personal).

Tabla 6. Colonización micorrícica en el sistema de producción en multiestratos. Estación seca (agosto, 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Micorriza (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Centrosema macrocarpum</i>	78 (5.2)	69 (16.1)
<i>Cedrelinga catanaeformis</i>	56 (35.8)	79 (4.2)
<i>Bactris gasipaes</i>	65 (17.5)	59 (22.5)
<i>Collubrina glandulosa</i>	81	57

<i>Eugenia stipitata</i>	78 (19.4)	52 (11.2)
<i>Inga edulis</i>	71 (30.3)	91 (2.5)
<i>Theobroma cacao</i>	88 (8.3)	75 (14.0)

n = 3

La diferencia entre el sistema de producción en multiestratos y los barbechos de bosque secundario, es que en los últimos no existe una pérdida de P por medio de cosechas (Palm *et al.* 1991) y los altos niveles de colonización micorrícica en los bosques secundarios se deben probablemente a la competencia resultante de una mayor densidad y diversidad de plantas (Janos 1984) que en el sistema en multiestratos.

La variabilidad de los niveles de colonización en algunas especies de árboles están probablemente relacionadas a las labores de manejo, p.e., podas, siembras, ect., coincidentes con el muestreo de las raíces. Se encontró que en las podas de las ramas resultaron en la mortalidad de las raíces y en la reducción en el porcentaje de la longitud de raíces colonizadas con micorrizas (Fernández 1990). La relativamente pequeña diferencia en los niveles de colonización micorrícica entre las estaciones podría deberse a los efectos de la cobertura leguminosa en el sistema en relación al mantenimiento de condiciones adecuadas de humedad del suelo (Wade & Sánchez 1983) para la actividad micorrícica.

Plantación de pijuayo

No hubo diferencias significativas en la colonización micorrícica entre las especies de la plantación de pijuayo (tabla 7). Los niveles de colonización en *Bactris gasipaes* y *Centrosema macrocarpum* fueron similares como en el sistema en multiestratos. De manera similar, no se observaron variaciones en la colonización entre las dos estaciones. Se encontró, sin embargo, alguna variabilidad entre las repeticiones.

Tabla 7. Colonización micorrícica en la plantación de pijuayo. Estación seca (agosto, 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Micorriza (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Bactris gasipaes</i>	56 (14.6)	68 (14.5)
<i>Centrosema macrocarpum</i>	45 (15.5)	62 (21.4)

n = 3

Los frutos de pijuayo se cosechan anualmente, representando una pérdida de P la que tiene que ser restituida para mantener la producción de frutos. Tal como se indicó para el sistema en multiestratos, un posible mecanismo de los árboles de pijuayo para tomar P eficientemente es a través de las micorrizas. Arévalo *et al.* (1993) reportaron que no hubieron cambios significativos en P durante 5 años después del establecimiento de ambos sistemas (cerca de 9 ppm). Es posible también, que formas de P menos disponibles estén siendo usadas por el pijuayo, tal como lo sugiere Palm *et al.* (1991). Tal como se esperaba, la colonización micorrícica en la cobertura leguminosa fue alta. Se sabe que la mayoría de especies leguminosas que nodulan soportan niveles altos de colonización micorrícica para su crecimiento y fijación de nitrógeno, particularmente en suelos ácidos (Barea & Azcón-Aguilar 1983; Fernandes 1990; Ruiz *et al.*, 1989).

Cultivos continuos con bajos insumos

Este sistema se inició con una rotación de arroz-arroz-caupí. Luego le siguió un cultivo más de arroz y luego se sembró kudzú en forma intercalada. Después del barbecho de kudzú de 18 meses, se inició un segundo ciclo de cultivos (1989). Luego se sembró de nuevo kudzú y se aplicó roca fosfata a una dosis de 10 kg de P / ha. El barbecho de kudzú permaneció hasta septiembre de 1992, cuando se plantó un tercer ciclo de cultivos (Alegre, J.C., comunicación personal).

Las especies evaluadas fueron kudzú (estación seca) y arroz (estación húmeda), respectivamente (tabla 8). La colonización fue más alta en kudzú que en arroz. Esta diferencia puede estar relacionada a la dependencia relativa de los cultivos a las micorrizas para tomar fósforo. Se sabe que la mayoría de las leguminosas tiene una alta demanda de P para su crecimiento, nodulación y fijación de nitrógeno y que a menudo no pueden crecer en suelos ácidos con bajos niveles de P disponible (Barea & Azcón-Aguilar 1983). La investigación ha mostrado que asociaciones efectivas entre muchas especies leguminosas y hongos MA mejoran significativamente el crecimiento y la fijación de nitrógeno en relación a plantas no micorrícicas (Barea & Azcón-Aguilar 1983; Schoeneberger *et al.* 1989). Los bajos niveles de colonización micorrícica en las plantas de arroz están probablemente asociados con las características de sus raíces, las que son muy finas y con abundantes pelos radiculares (Baylis 1975). Niveles similares de colonización micorrícica fueron observados por Ruiz *et al.* (1989) en un estudio previo conducido en la misma región. Los requerimientos de fósforo para la biomasa de kudzú y la producción de arroz fueron posiblemente conseguidos de la aplicación de P en 1990.

Tabla 8. Colonización micorrícica en el sistema de cultivos continuos con bajos insumos. Estación seca (agosto, 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Micorriza (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Pueraria phaseoloides</i>	52 (22.1)	—
<i>Oryza sativa</i>	—	13 (4.9)

n = 3

En general, los niveles de colonización micorrícica en el sistema con bajos insumos fueron más bajos que en los bosques secundarios y en el sistema en multiestratos.

Estos bajos niveles posiblemente estén relacionados a los cambios a largo plazo en la composición de las comunidades de plantas y en las propiedades físicas y químicas del suelo que afectaron las micorrizas (Abbott & Robson, 1991^a).

Es interesante la tendencia en relación a altos niveles de colonización micorrícica en la repetición II (más arcilla/ menos P disponible) que se encontró en algunas especies. En el sistema con bajos insumos (*Pueraria phaseoloides*); en el sistema en multiestratos (*Bactris gasipaes*, *Theobroma cacao*, *Centrosema macrocarpum* y *Cedrelinga catanaeformis*); y en la plantación de pijuayo (*Bactris gasipaes* y *C. macrocarpum*). Las figuras 3 y 4 muestran esta tendencia para *Bactris gasipaes*, en el sistema en multiestratos y en la plantación de pijuayo. Para las otras especies incluidas en su respectivo sistema, esta tendencia fue menos clara. Se debe mencionar que en los tres sistemas mencionados, la producción de cultivos estuvo correlacionada positivamente con el porcentaje de arcilla en el suelo superficial (Alegre *et al.* 1991).

Cultivos continuos con altos insumos

Este sistema fue iniciado con una rotación de maíz-soya la que se continuó hasta 1990. En 1991 se inició una rotación de maíz-maní hasta 1992. De setiembre 1985 a diciembre 1992, se realizaron 15 cosechas y el sistema recibió un total de 890, 474, 1393, 4000 y 500 kg / ha de N, P, K, cal dolomítica y $\text{Ca}(\text{OH})_2$, respectivamente. Adicionalmente, el terreno fue mecanizado y recibió aplicaciones de herbicidas para el control de malezas (Alegre, J.C., comunicación personal).

Las especies evaluadas fueron maíz (*Zea mays*) en la estación seca y maní (*Arachis hypogaea*) en la estación húmeda (tabla 9). La colonización micorrícica fue baja para los dos cultivos, pero más baja en maní. El muestreo de raíces se hizo en los estados iniciales de crecimiento para ambos cultivos (15 días después de la siembra). Un estudio de vivero conducido en el mismo lugar mostró niveles altos de colonización micorrícica en plantas de maíz a los 14 días después de la siembra (Ruiz & Scholes 1989). Los bajos niveles de colonización en estos cultivos están probablemente relacionados a los efectos de la alteración del suelo sobre hongos MA durante la mecanización. Estudios de invernadero mostraron que la ruptura del micelio extra-radical por la alteración del suelo reduce la colonización micorrícica en los cultivos (Jasper *et al.* 1989; Evans & Millar 1990; Millar & McGonigle 1992). Los propágulos del hongo MA posiblemente se mantengan viables y retengan su efectividad de un cultivo a otro, si el suelo no es alterado por la mecanización. Otro efecto de la alteración del suelo en la formación de la micorriza puede estar asociado con la reducida absorción de fosfato después de la mecanización comparada con la absorción sin mecanización (O'Halloran *et al.* 1986). Estos efectos, sin embargo, parecen diferir con las especies de plantas (Evans & Millar 1988).

Tabla 9. Colonización micorrícica en el sistema de cultivos continuos con altos insumos. Estación seca (agosto 1991) y estación húmeda (diciembre, 1992). Los números entre paréntesis son las desviaciones estándar.

Especie	Micorriza (%)	
	Estación seca	Estación húmeda
<i>Zea mays</i>	47 (17.5)	—
<i>Arachis hypogaea</i>	—	16 (7.1)

n = 3

Los altos niveles de P en el suelo podrían también dar cuenta por los bajos niveles de colonización micorrícica en el maíz y maní (Hayman *et al.* 1975; Kucey & Paul 1983). En un estudio de invernadero conducido por la Amazonía del Perú, Ruiz y Scholes (1989) encontraron los niveles más bajos de colonización micorrícica en plantas de maíz que crecieron en un sistema con altos insumos por 14 años. El maní, como la mayoría de las leguminosas, se beneficia de las micorrizas (Krishna & Bajjaraj 1982), su respuesta a la colonización micorrícica, sin embargo, puede ser dependiente del fenotipo (Krishna *et al.* 1984; Kesava Rao *et al.* 1990). Las adiciones de fertilizantes fosfatos podría haber aumentado la longitud de las raíces al grado de disminuir el porcentaje de colonización (Abbott & Robson 1977).

Cambios en la acidez del suelo, mediante el encalado, pueden adicionalmente afectar la habilidad de las especies de hongos MA para colonizar y persistir en el suelo. Estos pueden incluir efectos en la supervivencia y germinación de las esporas, en el crecimiento de la hifas en el suelo, en la penetración y colonización de la raíz y en la formación del propágulo (Robson & Abbott 1989).

La presencia de especies que no forman micorrizas podrían también haber reducido la formación de la micorriza en los cultivos al producir compuestos tóxicos que afectan a los hongos MA (Hayman *et al.* 1975; Abbott & Robson 1990). Se observó la proliferación de especies que no forman micorrizas (*Cyperus* spp., *Commelina difusa* y *Portulaca oleracelas*) en las parcelas con altos insumos evaluadas, así como también en otras parcelas fertilizadas en la Estación Experimental de Yurimaguas (Mt. Pleasant 1987).

Características morfológicas de los hongos MA en las raíces

En la tabla 10 se presenta una clave para la identificación de las características morfológicas de los hongos MA. Las tablas 11, 12 y 13 ilustran la gran diversidad de los patrones de colonización encontrados en las raíces en los barbechos de bosque secundario estudiados.

La presencia de esporas con sus hifas sostenedoras adheridas a las raíces, o el patrón de desarrollo de las hifas en las raíces, o las células auxiliares, sólo en los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, podría identificar asociaciones preferenciales entre los hongos MA y especies de plantas hospederas. Tal como indican Abbott & Gazey (1994), las asociaciones preferenciales en el campo necesitan ser corroboradas mediante estudios más controlados.

Tabla 10. Clave para la identificación de algunas estructuras de hongos de micorriza arbuscular en las raíces de las especies de plantas en los tratamientos en estudio.

V	Vesículas
A	Arbúsculos
HG	Hifas gruesas
HF	Hifas finas
HMF	Hifas muy finas
CAE	Células auxiliares equinuladas
CA	Células auxiliares
Ep	Esporocarpos
E	Esporas
Re	Racimo de esporas de <i>Glomus</i> spp.
HP	Hifas tipo Paris
HA	Hifas tipo Arum
PRc	Pelos radiculares cortos
Ab	Abundante

Tabla 11. Algunas características morfológicas de hongos formadores de micorriza arbuscular en las raíces de las especies en el bosque secundario de 16 años.

Especie	Características del hongo
<i>Inga</i> sp.	Ab HF, HP, CAE
<i>Ciprana</i>	PRc, HF, HG, HA, E (<i>Glomus</i>)
<i>Belklucia grossularoides</i>	HF, HG, A
<i>Piper</i> sp.	HF, V
<i>Vismia</i> sp.	HG, HF, E, Re (<i>Glomus</i>), CAE, A
<i>Ficus anthelmintica</i>	HG, HF, V, A
<i>Pourouma cecropiifolia</i>	HG, HF, V
<i>Siparuna</i> sp.	HG, HF, V

<i>Cecropia</i> sp.	PRI, HMF, HG, HA, V, HP
<i>Aniba</i> sp.	HG, HF, HA, E (<i>Glomus</i>)
<i>Iryanthera</i> sp.	HF
<i>Jacaranda copaia</i>	HMF, HF, HA, V, A, CAE, E (<i>Gigaspora</i>)
<i>Miconia petiolaris</i>	HF
<i>Cabralea canjerana</i>	HF, HG, V, E (<i>Scutellospora, Glomus</i>)
<i>Isertia</i> sp.	HMF
<i>Cynometra</i> sp.	PRc, Ab PRI, Ab HG
<i>Cedrela</i>	HG, CA
<i>Yacocaspi</i>	Ab PRI, HG
<i>Ceiba</i> sp.	HF, V
<i>Sloanea aff. Megaphylla</i>	PRI, HF, HG, A, V, E (<i>Glomus</i>)
<i>Trema micrantha</i>	HG, V, E
<i>Chucchuvara</i>	HF
<i>Guatteria</i> sp.	HMF, HF, E
<i>Compsooneura capitelata</i>	PRc, HC, HP
<i>Diploptropis martiusii</i>	HG, V
<i>Hornopichana</i>	HG
<i>Unonopsis floribunda</i>	HF, HG, HA, V
<i>Virola flexuosa</i>	HG
<i>Terminalia</i> sp.	HG
<i>Cosmibuena grandiflora</i>	Ab PR, HG
<i>Lonchocarpus</i> sp.	HF, HG

Tabla 12. Algunas características morfológicas de hongos formadores de micorriza arbuscular en las raíces de las especies en el bosque secundario de cinco años.

Especie	Características del hongo
<i>Guatteria</i> sp.	Ab HG, HF, V, A, HP
<i>Ambelania occidentalis</i>	HG, HP
<i>Piper</i> sp.	Ab PR, HF, HG, V, E (<i>Glomus</i>)
<i>Inga</i> sp.	HG, Ep, V, E (<i>Glomus</i>)
<i>Unonopsis floribunda</i>	Ab HF, HG, V
<i>Azarsisa</i>	PRc, Ab HG, HF, A, CAE
<i>Cecropia</i> sp.	HG, HF
<i>Lonchocarpus utilis</i>	HG
<i>Theobroma</i> sp.	HF, HG
<i>Ubiamba</i>	HG, V, HP
<i>Alchornea</i> sp.	HF, HG, V
<i>Trema micrantha</i>	HG, CAE
<i>Heliocarpus popayanensis</i>	HF, HG, HA, V
<i>Ficus anthelmintica</i>	HG, HF, V
<i>Cedrelinga catanaeformis</i>	HG
<i>Cynometra</i> sp.	HG, HF, V, E (<i>Glomus</i>)
<i>Clycophyllum sprucaenum</i>	HG, A
<i>Vismia tomentosa</i>	HG

<i>Neea parvifolia</i>	HG, HF, E (<i>Glomus</i>)
<i>Apeiba</i> sp.	HG
<i>Pourouma laevis</i>	PRc, Hg, CAE
Tamborhuayo	HF
<i>Casearia arborea</i>	HF
<i>Cabrlea canjerana</i>	Ab PRI, HG
<i>Jacaranda copaia</i>	V, E (<i>Glomus</i>)
<i>Pourouma caussopoa</i>	HF, V
<i>Siparuna</i> sp.	HF
<i>Ochroma lagopus</i>	HG, HF
<i>Solanum hazenii</i>	HF

Se debe señalar que los hongos micorrícicos arbusculares al orden Glomales, subórdenes Glomineae y Gigasporineae, familias Glomaceae (género *Glomus*), Acaulosporaceae (géneros *Entrophospora* y *Acaulospora*), Archaeosporaceae (género *Archaeospora*), Paraglomaceae (género *Paraglomus*) y Gigasporaceae (géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*) (Morton & Benny 1990; Morton & Redecker 2000).

En algunas especies de árboles, se encontraron solamente hifas, ya sea gruesas (HG), finas (HF) o muy finas (HMF). En este estado es imposible identificar asociaciones preferenciales entre los hongos MA y plantas hospederas, ya que todos los hongos MA forman hifas. Similarmente, los arbusculos (A) son formados por todos los géneros. Las vesículas (V) sólo las forman los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Paraglomus* y *Archaeospora*.

En el barbecho de bosque secundario de 16 años, las especies con pelos radiculares largos (RL) como *Cecropia* sp. *Cosmibuena grandiflora*, *Cynometra*, *yacocaspi*, *Sloanea aff. megaphylla*, alcanzaron niveles más bajos de colonización micorrícica comparados con especies sin pelos radiculares (Tabla 2). Se encontraron esporas de *Glomus* sp. En la corteza de algunas raíces, mientras que esporas de *Scutellospora* y *Gigaspora* fueron observadas adheridas a las raíces de dos especies arbóreas.

En el bosque secundario de cinco años, se observó la presencia de pelos radiculares largos y niveles de colonización micorrícica bajos en la especie *Cabrlea canjerana* (tablas 12 y 4, respectivamente). Se encontraron solamente esporas de *Glomus* sp. en la corteza de algunos de los árboles.

Aunque la abundancia de cualquiera de las estructuras morfológicas de los hongos MA no fueron cuantificados (por ejemplo, número cm⁻¹ de raíz), algunas especies mostraron claramente abundantes hifas (AB) o vesículas en sus raíces. La presencia de arbusculos fue observada raramente, debido tal vez a su corto tiempo de vida (7-14 días) después que las ramificaciones arbusculares se deterioran y colapsan (Bonfante-Fasolo 1984). Otras estructuras como hifas tipo Paris (HP), esporocarpos (Ep), racimos de esporas (Re), se observaron raramente. Esto se debe probablemente al hecho que estas estructuras son formadas por pocas especies de hongos MA.

En la mayoría de especies en el sistema de multiestratos, se observaron hifas gruesas. Se encontraron esporas de *Glomus* sp. en la corteza radicular de *Inga edulis*, sugiriendo alguna afinidad. En la plantación de pijuayo se encontraron también esporas de *Glomus* sp. en la corteza de *Bactris gasipaes*. En el sistema de bajos insumos se encontraron adheridas a las raíces de *Pueraria phaseolodes* esporas de *Scutellospora* sp. y en el sistema de altos insumos, esporas de *Gigaspora* sp. adheridas a las raíces de *Zea mays*, sugiriendo asimismo, relaciones de afinidad entre las especies de hongos micorrícicos y las plantas referidas.

Especies de hongos de micorriza arbuscular

Especies del género *Glomus* estuvieron presentes en los seis sistemas de manejo estudiados, siendo más abundantes en el bosque secundario de cinco años, en la plantación de pijuayo y en el sistema de bajos insumos (tabla 14). Especies del género *Acaulospora* predominaron en el bosque secundario de 16 años y en el sistema en multiestratos, aunque estuvieron presentes en los otros sistemas, excepto en el sistema con altos insumos. Janos & Trappe (1982) reportaron que *Acaulospora* sp. predomina en los suelos ácidos tropicales, entonces, su ausencia en el sistema de altos insumos pudo ser debido a los efectos de las aplicaciones de cal disminuyendo la acidez del suelo.

Tabla 14. Diversidad de especies de hongos de micorriza arbuscular en Ultisoles bajo diferentes opciones de manejo.

Manejo del suelo	<i>Gomus</i>	<i>Acaulospora</i> Número de esporas / 100 g suelo seco	<i>Gigaspora</i>	<i>Scutellospora</i>
Bosque secundario de 16 años	21	73	1	0
Bosque secundario de 5 años	88	22	0	0
Sistema en multiestratos	39	58	2	0
Plantación de pijuayo	344	202	6	1
Sistema de cultivos continuos con bajos insumos	52	4	0	134
Sistema de cultivos continuos con altos insumos	93	0	14	0

Las esporas de los hongos MA no están presentes de manera uniforme en los suelos y su recuperación en un área determinada puede requerir un muestreo extensivo. Debido a limitaciones de tiempo en el área de estudio, se analizó sólo una muestra compuesta de las tres repeticiones de cada sistema. La alta variabilidad en cuanto al número de esporas encontrada en este estudio se debió probablemente al método de muestreo utilizado.

Esporas del género *Scutellospora* parecen estar asociadas preferencialmente con la leguminosa *Pueraria phaseoloides* en el sistema de bajos insumos. Se encontraron pocas esporas de *Gigaspora* sp. en todos los sistemas de estudios.

La predominancia relativa de cualquiera de las especies de hongos micorrícicos en los sistemas evaluados, parece estar afectado por el manejo del suelo. Esto indica cambios en las propiedades físicas, químicas y probablemente biológicas. El cambio en la composición florística puede haber afectado también la diversidad de las poblaciones de los hongos MA.

4. CONCLUSIONES

La colonización de hongos de micorrizas arbusculares es alta en la mayoría de árboles en barbechos de bosque secundario en la Amazonía del Perú. Algunas especies de árboles con pelos radiculares largos alcanzaron niveles más bajos de colonización que especies sin estas estructuras. El grado de colonización micorrícica en algunas especies es alto en la estación seca, mientras que en otras es alto en la estación húmeda. En algunos árboles, la colonización micorrícica parece aumentar con el contenido de arcilla en el suelo. Los cultivos anuales alcanzaron los niveles más bajos de colonización.

Los patrones de colonización micorrícica fueron muy variables entre la especies de plantas evaluadas. Se podría establecer asociaciones preferenciales entre especies de hongos MA y plantas detectando algunas estructuras morfológicas inherentes a una determinada especie de hongo MA en las raíces de las plantas. Estas asociaciones, sin embargo, necesitan ser corroboradas en condiciones controladas ya sea en el laboratorio o en el invernadero. Las poblaciones de hongos MA parecen estar afectadas por el manejo del suelo. Las especies de *Glomus* parecen tolerar rangos más amplios de acidez del suelo que *Acaulospora* sp., que está más restringida en suelos ácidos. Especies de los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* fueron las menos predominantes entre las poblaciones de hongos MA en los Ultisoles de la Amazonía peruana. El establecimiento de asociaciones preferenciales entre los hongos MA y especies de plantas puede ser muy valioso para el manejo de especies de árboles, particularmente en el vivero para programas de reforestación o revegetación.

5. BIBLIOGRAFÍA

- ABBOTT, L.K. AND A.D. ROBSON. 1991a. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35:121-150.
- ALEGRE, J.C., J. M. PÉREZ, AND L.T. SZOTT. 1991. Comparative Soil Dynamics: Crop production and soil physical properties. In: T. McBride (Ed.). *Trop Soils Annual Report 1988-1989*. North Carolina State University, Raleigh. pp. 188-191.
- BAYLIS, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhizae and mycotrophy in root systems derived from it. In: *Endomycorrhizas*. F.E. Sanders, B. Mosse, and P.B. Tinker (Eds.). Academic Press, London. pp. 373-390.
- BONFANTE-FASOLO, P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In: C.LI. Powell and D.J. Bagyaraj (Eds.). *VA Mycorrhizae*. CRC Press. Boca Raton, Florida. pp. 5-33.
- CRUSH, J.R. 1976. Endomycorrhizas and legume growth in some soils of the Mackenzie Basin, Canterbury, New Zealand. *N.Z. Journal of Agric. Res.* 19:473-476.
- DÍAZ, L.A. Y RIVERA, E.L. 2001. Hongos de micorriza arbuscular entre hojarasca en proceso de descomposición en ecosistemas naturales y cultivados. *Suelos Ecuatoriales* Vol. 31, n.º 2, 224-249.
- DOMMARGUES, I.R. 1992. Management of soil microbial populations to optimize tree establishment and growth, with particular reference to nitrogen-fixing bacteria. In: K. Mulongoy, M. Gueye and D.S.C Spencer (Eds.). *Biological Nitrogen Fixation and Sustainability of Tropical Agriculture*. Wiley-Sayce Co-Publication. pp. 113-131.
- FITTER, A.H. 1989. The role and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhizas in temperate ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 29:137-151.
- GERDEMANN, J.W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann. Rev. Phytopath.* 6:397-418.

- GERDEMANN, J.W. AND T.H. NICOLSON. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46:235-244.
- GIOVANETTI, M. AND B. MOSSE. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 97:447-453.
- JANOS, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151-162.
- JANOS, D.P. 1987. VA mycorrhizas in humid tropical ecosystems. In: G.R. Safir (Ed.). *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC Press. Boca Raton, Florida. pp. 107-134.
- LAO, R. 1986. Descripción dendrológica de 23 familias de especies forestales del asentamiento rural forestal von Humboldt. Huánuco, Perú. Instituto Nacional de Desarrollo. Proyecto Especial Pichis-Palcazú. Lima-Perú. 23 p.
- LOPES, E.S. AND J.O. SIQUEIRA. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizas: their potential in phosphate nutrition in tropical regions. In: R.S. Russell, K. Igue, and Y.R. Metha (Eds.). *The Soil/Root System in Relation to Brazilian Agriculture. Proceedings of the Symposium on the Soil/Root System*. Instituto Agronómico do Paraná-IAPAR. Londrina, Brazil. pp. 225-242.
- MORTON, J.B. AND S.L. BENNY. 1990. Revised classification of mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37:471-491.
- MORTON, J.B. AND D. REDECKER. 2000. Concordant morphological and molecular characters reclassify five arbuscular mycorrhizal fungal species into new genera, *Archaeospora* and *Paraglomus*, of new families *Archaeosporaceae* and *Paraglomaceae*, respectively. *Mycologia* (in press).
- MOSSE, B. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. In given soil additional phosphate. *Ecol.* 5:137-210.
- NICOLSON, T.H. AND N.C. SCHENCK. 1979. Endogonaceous mycorrhizal endophytes in Florida. *Mycologia* 71:178-198.
- PHILLIPS, O., A.H. GENTRY, C. REYNEL, P. WILKIN, AND C. GALVEZ-DURAND B. 1994. Quantitative ethnobotany and Amazonian conservation. *Conservation Biology* 8:405-416.
- PHILLIPS, J.M. AND D.S. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55:158-161.
- PINEDO-VÁSQUEZ, M., D. ZARIN, P. JIPP, AND CHOTA-INUMA, J. 1990. Use-values of tree species in a communal forest reserve in northeast Peru. *Conservation Biology* 4:405-416.
- PUPPI, G. AND S. REISS. 1987. Role and ecology of VA mycorrhizae in sand dunes. *Angew. Botanik*, 61:115-126.
- READ, C.P.P. 1990. Mycorrhizas. In: J.M. Lynch (Ed.). *The Rhizosphere*. Wiley Series in Ecological and Applied Microbiology. John Wiley and Sons. pp. 281-315.
- REDHEAD, J.F. 1975. Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: some aspects of the ecology of the Endotrophic mycorrhizal associations of *Khaya grandiflora* C. DC. In: F.E. Sanders, B. Mosse, and P.B. Tinker (Eds.). *Endomycorrhizas*. Academic Press. pp. 447-468.

- ROSE, S.L. 1988. Above and below ground community development in a marine sand dune ecosystem. *Pl. Soil* 109:215-266.
- RUIZ, P.O. AND M.C. SCHOLLES. 1989. Effect of different management options on mycorrhizal infection. In: N.C. Caudle (Ed.). *TropSoils Annual Report 1986-1987*. North Carolina State University, Raleigh. pp. 116-118.
- RUIZ, P.O., M.C. SCHOLLES, AND T.V. ST. JOHN. 1989. Occurrence of mycorrhizae in crops, pastures and tree species. In: *TropSoils Annual Report 1986-1987*. N.C. Caudle (Ed.). North Carolina State University, Raleigh. pp. 115.
- SALINAS, J.G. AND P.A. SANCHEZ. 1976. Soil-plant relationships affecting varietal and species differences in tolerance to low available soil phosphorus. *Ciencia e Cultura (Brazil)* 28:156-168.
- SANCHEZ, P.A. 1976. *Properties and management of soils in the tropics*. John Wiley and Sons. 618 p.
- SIEVERDING, E. 1981. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. I. Effect on plant growth, water utilization, and development of mycorrhiza. *Z. Acker-u. Pflanzenbau* 150:400-441.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM. 1985. *SAS User's Guide*. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- ST. JOHN, T.V. 1980a. Una lista de especies de plantas tropicais brasileiras naturalmente infectadas con micorriza vesicular-arbuscular. *Acta Amazónica* 10:229-234.
- ST. JOHN, T.V. 1980b. A survey of micorrhizal infection in Amazonian rain forest. *Acta Amazónica* 10:527-533.
- ST. JOHN. 1980c. Root size, root hairs, and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol.* 84:483-487.
- ST. JOHN, T.V. AND H.W. HUNT. 1983. Statistical treatment of VAM infection data. *Pl. Soil* 73:307-313.
- TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility). 1993. *A Handbook of Methods*. Second Edition. J.M. Anderson and J.S.I. Ingram (Eds.). CAB International. U.K. 221 p.
- URIBE, E., L.T. SZOTT, AND J.C. ALEGRE. 1991. Soil fertility dynamics. In: T. McBride (Ed.). *TropSoils Annual Report 1988-1989*. North Carolina State University. Raleigh, North Carolina. pp. 197-205.
- VASQUEZ, R. 1989. *Plantas útiles de la Amazonía peruana I*. Missouri Botanical Garden. Proyecto Flora del Perú. Iquitos, Perú. 195 p.
- VASQUEZ, R. AND A.H. GENTRY. 1989. Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area. *Conservation Biology* 3:350-361.
- WHITTINGHAM, J. AND D.J. READ. 1982. Vesicular-arbuscular micorrhizae in natural vegetation systems. III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytol.* 90:277-284.
- WILSON, E.O. 1989. *Threats to biodiversity*. National Academy Press. Washington, DC. pp. 3-18.