



UNIVERSIDAD DE ORIENTE
NÚCLEO DE SUCRE
ESCUELA DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

EFFECTO DE LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NATIVOS EN EL
CRECIMIENTO VEGETATIVO DE TRES ESPECIES VEGETALES

MSc. FANNY DEL VALLE MEDINA MAGO

TRABAJO DE ASCENSO PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL PARA
ASCENDER A LA CATEGORÍA DE PROFESOR ASISTENTE

CUMANÁ, 2021

ÍNDICE

DEDICATORIA	I
AGRADECIMIENTOS	II
LISTA DE TABLAS	III
LISTA DE FIGURAS.....	IV
RESUMEN	V
INTRODUCCIÓN	1
METODOLOGÍA	11
Ubicación del ensayo	11
Material de siembra	11
Análisis de suelo	12
Inóculo micorrízico.....	12
Siembra e inoculación.....	13
<i>Vigna unguiculata</i>	13
<i>Cajanus cajan</i>	13
<i>Manihot esculenta</i>	14
Fertilización fosfórica.....	14
Diseño experimental	14
Crecimiento vegetativo	15
Altura de la planta	15
Grosor del cuello del tallo	15
Número de hojas.....	15
Longitud del sistema radical	15
Sobrevivencia de las plantas	16
Estudios en el laboratorio	16
Biomasa seca de las plantas	16
Porcentaje de infección micorrízica	16
Aislamiento de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares ..	18
Cuantificación de esporas.....	18
Identificación de esporas	18
Análisis estadísticos.....	19

RESULTADOS Y DISCUSIÓN	20
Análisis fisicoquímico del suelo	20
Textura	20
pH	21
Conductividad eléctrica (CE)	21
Capacidad de intercambio catiónico (CIC)	22
Saturación de aluminio (SAI^{3+})	22
Materia orgánica (MO)	23
Fósforo (P)	23
Sodio (Na^+)	24
Potasio (K^+)	24
Calcio (Ca^{++})	24
Magnesio (Mg^{++})	25
Evaluación de la parte aérea de las plantas	25
Altura de la planta	25
Grosor del cuello del tallo	29
Número de hojas	31
Longitud del sistema radical	35
Biomasa seca de las plantas	37
Sobrevivencia	38
Porcentaje de infección micorrízica	41
Cuantificación de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares	45
Identificación de especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en el inoculo nativo	48
CONCLUSIONES	52
RECOMENDACIONES	53
BIBLIOGRAFÍA	54
APÉNDICES	70
ANEXOS	76
HOJAS DE METADATOS	78

DEDICATORIA

Con todo mi amor a:

La memoria de mi abuela Rita de Mago, quien siempre estará en mi corazón, por toda su sabiduría, comprensión y sobre todo por su amor y apoyo en cada una de las etapas de mi vida.

La memoria de mi tía abuela Alicia Chacón, quien me enseñó que se debe luchar por alcanzar cada una de las metas a pesar de las adversidades que se presenten en el camino.

La memoria de mi padre de crianza, Henry Salas, quien me brindó su amor y apoyo incondicional en todo momento.

Mi madre y padre, Nancy Mago, quien con su infinito amor, dedicación, comprensión, apoyo y cuidados, me ha permitido ser la persona que soy. Eres mi ejemplo a seguir, ya que me demuestras día a día que con disciplina y esfuerzo se puede alcanzar no sólo la excelencia académica, sino profesional y personal.

Mi abuelo (Enrique Mago), hermana (Yanny Medina), tío (Richard Mago), cuñado (Humberto Salazar) y primos (as), por estar conmigo en todo momento.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a Dios, por guiar mis pasos y darme la fortaleza necesaria para alcanzar todos mis sueños.

A los profesores del Departamento de Biología por su apoyo e impulso, en especial a las profesoras María Balza e Isabel Mimbela de Loroño, por su amistad y consejos brindados.

Al Dr. Iván Maza, jefe de Laboratorio de Suelos, Agua, Planta y Ecomateriales de la Universidad de Oriente, Núcleo Monagas por su ayuda en la elaboración de los análisis de suelos.

A mis amigos y compañeros: Rosmarí Marcano, Ana Milano, Roger Velásquez y Víctor Franco por su apoyo, cariño y palabras de aliento que me permitieron mantener la fe en cada actividad realizada en esta investigación.

Y a todas aquellas personas que de alguna u otra forma me apoyaron en la realización del trabajo.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Análisis fisicoquímico de un suelo de vivero proveniente de una plantación ubicada en la población de San Fernando, comunidad El Caro-Caño, municipio Montes, estado Sucre, Venezuela.	20
--	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Altura de <i>Vigna unguiculata</i> y <i>Cajanus cajan</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia	26
Figura 2. Altura de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia	27
Figura 3. Grosor del cuello del tallo de <i>Vigna unguiculata</i> y <i>Cajanus cajan</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia	30
Figura 4. Grosor del cuello del tallo de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia	31
Figura 5. Número de hojas de <i>Vigna unguiculata</i> y <i>Cajanus cajan</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia.....	32
Figura 6. Número de hojas de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia	34
Figura 7. Longitud del sistema radical de plantas de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos	35
Figura 8. Biomasa seca de plantas de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos.....	37
Figura 9. Sobrevivencia de plantas de <i>Vigna unguiculata</i> y <i>Cajanus cajan</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia	39
Figura 10. Sobrevivencia de plantas de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia.....	40
Figura 11. Frecuencia de micorrización (%F) del sistema radical de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos	41
Figura 12. Riqueza arbuscular (%A) del sistema radical de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i> , cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos.	43
Figura 13. Número de esporas x 100 g de suelo de sustratos inoculados con HMA nativos donde se cultivaron las plantas de <i>Vigna unguiculata</i> , <i>Cajanus cajan</i> y <i>Manihot esculenta</i>	45
Figura 14. Micrografía de las especies de hongos micorrízicos arbusculares presentes en el inóculo nativo.....	49

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la inoculación de los HMA nativos sobre el crecimiento vegetativo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos de baja fertilidad, como los del estado Sucre, con el fin de comprobar la existencia de preferencia en la interacción micorriza-planta. Plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca cultivadas en suelos esterilizados y mantenidas bajo condiciones de vivero fueron inoculadas con un pool de HMA nativos, evaluándose la altura, grosor del cuello del tallo, número de hojas totales y sobrevivencia de las plantas. Después de la cosecha, se cuantificó la longitud del sistema radical, biomasa seca de la parte aérea, porcentaje de infección micorrízica, riqueza arbuscular total y el número de esporas x 100 g de suelo. Los resultados del bioensayo reflejaron que la respuesta de los hospederos a la colonización del sistema radical por los HMA nativos varía dependiendo de las especies involucradas en la simbiosis, siendo esta interacción capaz de potenciar el crecimiento de la parte aérea (altura, grosor del cuello del tallo y número de hojas fotosintéticas) de *V. unguiculata* mientras que en los ejemplares de *M. esculenta* permite alcanzar los valores más elevados de longitud del sistema radical y biomasa seca. La sobrevivencia de las plantas y la frecuencia de micorrización (%F) arrojaron diferencias estadísticamente no significativas entre las especies vegetales. La riqueza arbuscular (%A) y el número de esporas x 100 g de suelo reflejaron diferencias estadísticamente significativas, siendo *M. esculenta* la que registra los valores más altos en ambas variables. Los resultados evidencian que los HMA nativos pueden ser empleados como biofertilizantes de las plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca en la fase de semillero, ya que contribuye a garantizar el establecimiento exitoso de estos rubros en suelos poco fértiles, reduciendo o evitando en gran medida la utilización de fertilizantes químicos, disminuyendo así los costos de producción.

Palabras clave: *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan*, *Manihot esculenta*, biofertilizantes, agricultura sustentable, efectividad, infectividad.

INTRODUCCIÓN

En Venezuela, por su biodiversidad (en plantas y microorganismos), condiciones edafoclimáticas y su ubicación geográfica, se ha beneficiado el establecimiento de plantas de interés agrícola, como *Vigna unguiculata* (L.) Walp, *Cajanus cajan* L. Millsp. y *Manihot esculenta* Crantz, que tiene gran demanda en todas las regiones de la nación por sus aportes nutricionales a la dieta de la población.

El frijol pico negro, *Vigna unguiculata*, es una de las leguminosas de grano cultivadas con fines alimenticios desde épocas remotas. Es una variedad de frijol originaria de África e India, ampliamente cultivada en áreas tropicales y subtropicales (Carvalho *et al.*, 2012) que crece desde el nivel del mar hasta los 1 500 m, tiene un tiempo de cosecha corto (12 semanas), altos rendimientos en producción de grano dependiendo de la accesión, fácil manejo en condiciones de trópico y es tolerante a enfermedades (Aguirre, 2009). Además, se adapta a condiciones de escasez de agua, altas temperaturas, baja fertilidad del sustrato y tolera condiciones de acidez y alcalinidad de los suelos empleados para su cultivo (Linares, 1993; Ehlers, 1997).

V. unguiculata, es un cultivo de interés socioeconómico, no solo por el uso directo de sus granos (verdes o secos) y frutos verdes o legumbres en la alimentación humana, sino también por su aprovechamiento como mejorador de los suelos, por su aporte de nitrógeno mediante la simbiosis con bacterias nitrificantes (Pérez *et al.*, 2013; Torrealba *et al.*, 2014). Se ha considerado tradicionalmente como un cultivo de subsistencia para la población campesina quienes los siembran en pequeñas extensiones, bien sea solo o en asociación con otros cultivos como maíz, yuca y frutales (FONAIAP, 1988). Esta variedad de frijol ocupa el segundo lugar entre las leguminosas de granos comestibles en cuanto a superficie sembrada y su cultivo se realiza principalmente en la zona llanera y nororiental del país (IITA, 2007). Tiene importancia nutritiva por su contenido de proteína (23%), carbohidratos (56%), grasa (25%), fibra, minerales y vitaminas, siendo beneficioso como suplemento de estos requerimientos en la población de escasos recursos (FONAIAP, 1988; Serrano, 2009; Araméndiz-Tatis *et al.*, 2016). La superficie de siembra y la producción anual de este rubro fue superior a la caraota

(*Phaseolus vulgaris* L.) durante los años 2002 al 2010, a pesar de que esta última leguminosa es de mayor consumo en todo el territorio nacional (Pérez *et al.*, 2013); posiblemente, el incremento de la superficie cultivada se relaciona con sus características de adaptación y rusticidad, menores exigencias climáticas e incidencia de plagas.

El chícharo (*Cajanus cajan*), pertenece a la familia Fabaceae, es una leguminosa multipropósito de alto valor nutritivo, fácil de cosechar y muy económica, que puede utilizarse en la alimentación de humanos y animales; de la planta se pueden usar las semillas enteras, descortezadas o en harina (Castillo-Gómez *et al.*, 2016). También se usa como forraje y abono verde; adicionalmente, sus ramas y vástagos son utilizados como combustible (Hillocks *et al.*, 2000; Mula y Saxena, 2010; Castillo-Gómez *et al.*, 2016). Es un alimento que además de ser rico en proteínas (con alto contenido de lisina y fenilalanina), carbohidratos, fibra dietética, algunas vitaminas y minerales, tiene bajo contenido en grasa y sodio, no tiene colesterol pero contiene oligosacáridos y sustancias antinutricionales (Attia *et al.*, 1994), motivos que lo convierte en un producto con mucho potencial en la canasta familiar, por lo que es conocido como la carne de los pobres en algunas regiones (Centurión *et al.*, 2003; Benítez y Bustamante, 2011).

El chícharo también es conocido como guandul, frijol caballero, frijol arveja, frijol de palo, frijol de árbol, cachito, gandul o “frijolito de todo el año”, es un arbusto originario del África occidental muy extendido en Latinoamérica. Se cultiva en diversos países (India, Myanmar, Kenya, Uganda, República Dominicana, Puerto Rico, Venezuela, entre otros) bajo diferentes modalidades de siembra (López *et al.*, 2006). En Venezuela, se localiza en toda la geografía nacional, especialmente, en patios, conucos y plantaciones bajo la modalidad de monocultivo y/o cultivo asociado (López *et al.*, 2006). Este rubro mejora los suelos, por su difuso y profundo sistema radical que disminuye la erosión y permite la incorporación de nitrógeno atmosférico al suelo, mediante la simbiosis de la planta con bacterias del género *Rhizobium* (Cedano, 2006; López *et al.*, 2006; Castillo-Gómez *et al.*, 2016). Por lo tanto, es una leguminosa de grano con alto potencial para ser usada en agrosistemas susceptibles a la degradación, presentando mecanismos de adaptación a suelos ácidos que contribuyen significativamente en el

desarrollo sustentable de la región cuando es utilizada en prácticas de manejo conservacionistas (López *et al.*, 2006).

La yuca (*Manihot esculenta*), pertenece a la familia Euphorbiaceae, es originaria del trópico americano y su área de distribución se extiende desde Arizona, Estados Unidos, hasta la cuenca del Plata en Argentina (Aguilar *et al.*, 2016). Es un cultivo importante debido al alto contenido de almidón en sus raíces, por lo que es considerado un alimento de primera necesidad para más de 500 millones de personas, sobre todo en los países del trópico y subtropical de África, Asia y Latinoamérica (Fiol, 2011).

La yuca como planta altamente productora de carbohidratos necesita de una gran cantidad de nutrientes, trayendo como consecuencia el agotamiento de los suelos donde se cultiva (Arismendi, 2001). Sin embargo, el manejo del cultivo requiere de mínimos cuidados para su producción debido a su gran tolerancia al estrés abiótico (Fiol, 2011). Aunque prospera en suelos fértiles, su ventaja comparativa con otros rubros más rentables es su capacidad para crecer en suelos ácidos, de escasa fertilidad, con precipitaciones esporádicas o largos periodos de sequía. Sin embargo, no tolera encharcamientos, ni condiciones salinas del suelo (Rojas, 2012).

M. esculenta ocupa el cuarto lugar como la fuente más importante de alimentos a nivel mundial, después del arroz, caña de azúcar y maíz. Tanto sus raíces como sus hojas son adecuadas para el consumo humano; las primeras son fuente de carbohidratos y las segundas de proteínas, minerales y vitaminas, particularmente carotenos y vitamina C (FAO, 2008). La raíz rústica de este rubro no sólo es un alimento básico para muchas familias campesinas de escasos recursos, sino también es la materia prima que se emplea para elaborar concentrados comerciales para animales, fibra para los fabricantes de papel y textiles, y almidón para la industria de alimentos y la farmacéutica (Cedeño y Maldonado, 2003).

Para asegurar en el país producciones abundantes de estos rubros se requiere altas dosis de fertilizantes, especialmente de fósforo, elemento no siempre disponible en elevados niveles en los suelos destinados a la agricultura en el oriente venezolano (Mimbela, 2010). El alto costo de los fertilizantes químicos y su repercusión negativa en el ambiente han originado la necesidad de buscar alternativas biológicas que puedan

ayudar a mejorar la nutrición de las plantas entre las cuales se puede mencionar a los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) (Sieverding, 1991).

Las micorrizas (del griego *myces*, hongo y *rhiza*, raíz) representan la asociación mutualista existente entre algunos hongos del suelo y las raíces de la mayoría de las plantas. El término “micorriza” fue acuñado por Frank, patólogo forestal alemán, en 1885, al estudiar las raíces de algunos árboles de los bosques templados de Norteamérica (Camargo-Ricalde *et al.*, 2012). Tradicionalmente, las micorrizas se han clasificado con base en su estructura, morfología y modo de infección en dos tipos principales: ectomicorrizas y endomicorrizas. Este último grupo se divide en varios subtipos: ectoendomicorrizas, arbutoides, monotropoides, ericoides, orquidioides y las micorrizas arbusculares (MA), que son las más comunes (Lynch, 1990; Sieverding, 1991; Aguilera *et al.*, 2007).

Las MA son un tipo de asociación mutualista entre las raíces de las plantas terrestres y una clase de hongo (Glomeromycota), que colonizan el tejido intraradical de la planta hospedera, donde desarrollan hifas intraradicales (con localización intra o intercelular), arbusculos (estructuras arborescentes que permiten el intercambio bilateral de nutrientes), micelio extraradical (conjunto de hifas que interactúa con el ecosistema de la rizosfera y son las encargadas de la absorción y traslocación de nutrientes del suelo) y esporas formadas en el micelio extraradical (Peterson *et al.*, 2004; Agrios, 2005). En todas las especies de HMA, a excepción de las pertenecientes a los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, se presentan vesículas, las cuales son estructuras intraradicales que sirven de depósito de sustancias carbonadas (principalmente lípidos) necesarias para el fitosimbionte (Schüssler *et al.*, 2001; Peterson *et al.*, 2004; Liasu y Ogundola, 2006; Sosa *et al.*, 2006).

Los HMA se incluyeron en un principio como un orden (Glomales) dentro del phylum Zygomycota, agrupando toda su diversidad en dos subórdenes Glomineae (forman arbusculos y vesículas intraradicales) y Gigasporineae (forman arbusculos y células extraradicales), con tres familias (Glomaceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae) y cinco géneros (*Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora*) (Morton y Benny, 1990). Morton y Redecker (2001) relacionando las características

morfológicas de las esporas con nuevas técnicas moleculares, propusieron dos nuevas familias: Archaeosporaceae con el género *Archaeospora* y Paraglomaceae con el género *Paraglomus*.

Schüssler *et al.* (2001) compararon todas las secuencias de ADN ribosomal disponibles para los HMA, ascendiendo el grupo al nivel de phylum (Glomeromycota). Por lo cual éste se dividió en cuatro órdenes: Glomerales, Diversisporales, Archaeosporales y Paraglomerales; incrementándose de esta manera el número de familias: Glomeraceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae, Diversisporaceae, Archaeosporaceae, Geosiphonaceae y Paraglomeraceae, así como también el número de géneros descritos: *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Paraglomus*, *Archaeospora* y *Geosiphon*. Actualmente, se han descrito alrededor de 200 especies de HMA, clasificados en cuatro órdenes: Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales y Archaeosporales; 11 familias y 17 géneros (NCBI, 2010; Schüssler y Walker, 2010).

Estudios moleculares y del registro fósil datan el origen de los hongos pertenecientes al phylum Glomeromycota en el Ordovícico (hace 480 millones de años aproximadamente) e indican que los HMA participaron en la colonización de las primeras plantas de los hábitats terrestres (Simon *et al.*, 1993; Redecker *et al.*, 2000; Brundrett, 2002; Pawlowska y Taylor, 2004). Lo que ha llevado a considerar la compleja coevolución entre las plantas hospederas y sus hongos asociados, que se manifiesta en la amplia distribución del fenómeno y en la diversidad de mecanismos morfológicos, fisiológicos y ecológicos implicados (Simon *et al.*, 1993).

Los HMA representan el grupo de endomicorrizas de mayor importancia económica, ecológica y de amplia distribución mundial, tanto por el gran número de posibles hospederos, como por su distribución geográfica, puesto que han sido reportados desde la Amazonía, donde son predominantes, hasta el Ártico (Guerra, 2008); estando principalmente asociadas a plantas de hábitos herbáceos y arbóreos de climas tropicales y subtropicales, frecuentemente usadas a nivel agrícola, hortícola, ornamental y a escala industrial (Sieverding, 1991).

Generalmente, los HMA no se consideran huéspedes específicos debido a que

están presentes en muchos tipos de suelos (Tena, 2002). Sin embargo, los niveles de abundancia y la composición de las especies es variable dependiendo de la influencia de las plantas y los factores ambientales tales como: temperatura, textura, aireación, contenido de arcilla, materia orgánica, conductividad eléctrica, pH y humedad del suelo, niveles de fósforo y nitrógeno, concentración de metales, la presencia de otros grupos de microorganismos, la aplicación de fertilizantes y plaguicidas, además de la salinidad de los suelos (Sieverding, 1991; Tena, 2002; Posada *et al.*, 2012). Se ha demostrado en estudios como los realizados por Daniels y Trappe (1980), Porter *et al.* (1987) y Carrenho *et al.* (2001) que las especies y la población de los HMA difieren en los rangos de la tolerancia a las propiedades fisicoquímicas de los suelos que invaden, por lo tanto, difieren de su efectividad en el aumento del crecimiento de las plantas en suelos particulares.

Las micorrizas arbusculares se reportan en más de 200 familias y 1 000 géneros de plantas, distribuidas en el grupo de las Briofitas, Pteridofitas, Angiospermas y Gimnospermas, dentro de las cuales se incluyen muchas especies de cultivos importantes en la agricultura (Daniell *et al.*, 2001), principalmente en gramíneas y leguminosas (Guzmán-González y Farías-Larios, 2005).

Virtualmente cualquier HMA puede asociarse a cualquier planta vascular (Allen *et al.*, 1995). Sin embargo, generalmente en las familias Brassicaceae (*Arabidopsis*, *Brassica*, *Cardamina*) y Chenopodiaceae (remolacha y espinaca), se reporta la ausencia o serios conflictos en el establecimiento de las asociaciones micorrízicas, debido a la existencia de ciertos factores químicos que pueden estar implicados en la reducción de la infección, ya que intervienen en el proceso de reconocimiento de la hifa del hongo y las raíces de la planta hospedera (André *et al.*, 2005).

En las plantas capaces de establecer la simbiosis micorrízica se han observado diferencias en cuanto a su dependencia con la colonización de los HMA. El grado de dependencia micorrízica, según Gerdemann (1975), se define como “el grado en el cual una planta es dependiente de la condición micorrízica para producir su máximo crecimiento o producción, en una fertilidad dada de suelo”.

La dependencia micorrízica es frecuentemente relacionada a la morfología de los

pelos radicales, así como también a la extensión del sistema radical. Por ejemplo, la yuca, cebolla, cítricos y muchas leguminosas tienen un sistema radical simple y pobremente ramificado y por lo tanto son fuertemente dependientes de los HMA. Por el contrario, las plantas con alta densidad de raíces y largos pelos radicales dependen menos de los HMA que las plantas anteriormente descritas (Gerdemann, 1975).

El grado de dependencia por las MA puede variar en una escala de plantas no micotróficas, micotróficas facultativas y hasta micotrofia obligada (Sánchez *et al.*, 2010), definidos estos términos como su habilidad para crecer con o sin MA a diferentes niveles de fertilidad de suelo. Las plantas simbiotes obligadas son incapaces de sobrevivir y crecer sin micorrizas aún en los suelos más fértiles encontrados naturalmente, mientras que las facultativas pueden sobrevivir y crecer sin micorrizas a altos niveles de fertilidad del sustrato (Gerdemann, 1975).

La influencia de estos hongos en todas las plantas se observa principalmente en la regulación de los procesos de absorción y/o asimilación de nutrientes para el crecimiento y desarrollo de las plantas colonizadas (Stürmer y Bellei, 1994; Cuenca *et al.*, 2007; Barrer, 2009; Pérez, 2013). Por consiguiente, las plantas micorrizadas son a menudo más competitivas y toleran el estrés ambiental mejor que las plantas no micorrizadas (Liasu y Ogundola, 2006).

Los beneficios más conocidos de los HMA a sus plantas hospederas son: promover del crecimiento y mayor nutrición mineral de la planta, principalmente facilitan la absorción de fósforo aunque también pueden movilizar nitrógeno, potasio, calcio, azufre, hierro, manganeso, cobre y zinc (Sieverding, 1991; Carpio *et al.*, 2005; Liasu y Ogundola, 2006; Díaz *et al.*, 2013); mediante su capacidad de generar cambios en la forma de crecimiento y la arquitectura del sistema radical (Gross *et al.*, 2003; Carpintero, 2006). Incrementan la tolerancia de los hospederos a diferentes situaciones de estrés como: déficit de agua (Beltrano y Ronco, 2008; Martínez-García, 2011; Bárzana, 2014; Varón, 2017), contaminación por metales pesados (Gaur y Adholeya, 2004; Rabie, 2005; Biró y Trakács, 2006; Liasu y Ogundola, 2006; Ortiz *et al.*, 2009; Alvarado *et al.*, 2011; Aguinaga, 2019) e hidrocarburos (Robertson *et al.*, 2007). También, se destacan por proporcionar mayor resistencia a la salinidad (Tena, 2002;

Rabie y Almadini, 2005; Murkute *et al.*, 2006; Sannazzaro *et al.*, 2006; Evelin *et al.*, 2013; Scambato, 2013; Agüero-Fernández *et al.*, 2016; Becerra *et al.*, 2016) y protección contra hongos parasíticos (Barea *et al.*, 1998; Gardezi *et al.*, 2001) y nematodos (Sierra-Escobar *et al.*, 2017) al funcionar como una barrera protectora en el sistema radical (Azcón-Aguilar y Barea, 1996).

Por otra parte, los HMA contribuyen al almacenamiento de carbono por la alteración de la cantidad y calidad de la materia orgánica del suelo, transfieren cantidades significativas de carbono a través del micelio fúngico micorrízico conectando diferentes especies vegetales (Pfeffer *et al.*, 1999; Bago *et al.*, 2003), reducción de la competencia entre las plantas (Marler *et al.*, 1999; Kula *et al.*, 2005), contribuyen a la estabilidad y diversidad del ecosistema (Strack *et al.*, 2003) y a la reforestación de suelos disturbados (Stahl *et al.*, 1988; Dannowski y Werner, 1997).

En el suelo, el micelio de los HMA participa en la formación de agregados por medio de la adhesión de partículas de glomalina, contribuyendo a darle estructura y estabilidad, reduciendo la erosión y mejorando la capacidad de retención de agua (Ruiz *et al.*, 2011). Por tal razón, los efectos a nivel edáfico son claves para el mantenimiento de la diversidad vegetal y de los microorganismos del suelo, para la productividad y para la restauración de ecosistemas perturbados (Montaño *et al.*, 2009).

Desde hace más de tres décadas los investigadores se han interesado en el estudio de los HMA como biofertilizantes de tierras agrícolas, por lo que se han realizado innumerables ensayos, en los que además de estudiar el efecto de la inoculación de cepas comerciales y/o nativas de HMA sobre el crecimiento, desarrollo y nutrición de la planta hospedera en suelos infértiles, mediante inoculación simple de estos, como se refleja en los trabajos de: Sánchez (2002), Cuenca *et al.* (2004), Demür (2004), Flores y Cuenca (2004), Silveira y Cardoso (2004), Hernández-Martínez *et al.* (2006), Terry y Leyva (2006), Cuenca *et al.* (2007), Roveda *et al.* (2007), Usuga *et al.* (2008), Montañez (2009), Paillacho (2010), Alvarado *et al.* (2014), Bustamante y Zambrano (2014), Díaz *et al.* (2014), Ley-Rivas *et al.* (2017) y Viera *et al.* (2017), y o por doble inoculación con otros microorganismos beneficiosos como rizobios (Rey *et al.*, 2005) o *Trichoderma harzianum* (Sosa *et al.*, 2006) un biocontrolador de fitopatógenos nativos del suelo; han

evaluado el efecto de estos hongos sobre el establecimiento, productividad y biomasa de diferentes especies vegetales sometidas condiciones abióticas adversas (Rabie, 2005; Rabie y Almadini, 2005; Murkute *et al.*, 2006; Sannazzaro *et al.*, 2006; Beltrano y Ronco, 2008; Aguinaga, 2019) y su capacidad de incrementar la tolerancia a patógenos del suelo (Graham, 2001; Jaizme-Vega *et al.*, 2006; Tahat *et al.*, 2010).

La forma de empleo de los HMA como biofertilizantes de tierras agrícolas puede ser a través de la aplicación de inóculos nativos o de especies comerciales específicas para una planta de interés. Sin embargo, es necesario tener en cuenta variables como las condiciones bioquímicas del suelo y la variación climática, que pueden influir en su grado de efectividad (Garzón, 2016).

Vásquez (2000), en condiciones de umbráculo, determinó el efecto de algunos inóculos de micorrizas arbusculares foráneas como son: *Glomus aggregatum*, *Scutellospora heterogama*, *Gigaspora rosea* y *Entrophospora colombiana*, en el desarrollo de *Phaseolus vulgaris* L. La autora observó que las plantas inoculadas con *S. heterogama* incrementaron significativamente la altura, número de hojas, diámetro del tallo y peso seco, mientras que las asociadas con *E. colombiana*, disminuyeron significativamente la altura y el número de flores y tendieron a tener los mismos resultados sobre los otros parámetros de crecimiento y desarrollo evaluados, lo que le permitió aseverar la existencia de especificidad de la interacción micorriza-planta.

Sánchez (2002), inoculando HMA nativos en maíz (*Zea mays* L.), cilantro (*Coriandrum sativum* L.), remolacha (*Beta vulgaris* L.), haba (*Vicia faba* L.) y tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), encontró que la inoculación con estos simbioses constituyen una alternativa eficiente para incrementar el crecimiento y rendimiento de estos rubros de importancia agrícola, sin contaminar el suelo.

Medina (2011) evaluó el efecto de la inoculación de micorrizas arbusculares nativas y comerciales (*Funneliformis mosseae* y *Scutellospora heterogama*) en el crecimiento y desarrollo de plantas de *Petroselinum sativum* Mill. sometidas a fertilización fosfórica (0, 25 y 50 ppm de P) bajo condiciones de vivero, concluyendo que la inoculación de *F. mosseae* puede ser empleada como biofertilizante de las plantas de perejil en la fase de semillero, ya que contribuye a garantizar el establecimiento

exitoso del huésped, reduciendo o evitando en gran medida la utilización de productos químicos, los cuales pueden resultar nocivos para la salud del productor y/o consumidor.

La inoculación con una determinada especie de HMA en suelos empleados para el cultivo de rubros de interés agrícola, medicinal u ornamental siempre representa incertidumbre, debido a que a pesar de que todos los HMA tienen la capacidad de otorgar los mismos beneficios a las plantas hospederas, se ha demostrado en investigaciones recientes que esta relación puede tener distintos grados de compatibilidad, dependiendo de la especie vegetal involucrada y de las condiciones ambientales, principalmente las características fisicoquímicas y biológicas del suelo empleado. Por lo que la inoculación de HMA altamente eficientes en suelos de baja fertilidad, como los del estado Sucre, representa una alternativa que permite disminuir la fertilización química, representando una disminución tanto de los costos de producción como del deterioro ambiental. Por estas razones, en el presente trabajo se estudia el efecto de la inoculación de HMA nativos en el crecimiento y desarrollo de plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, con el fin de comprobar la existencia de preferencia en la interacción micorriza-planta.

METODOLOGÍA

Ubicación del ensayo

El cultivo de las tres especies vegetales sometidas a este bioensayo se estableció de manera independiente en tres viveros particulares. En el vivero ubicado en la ciudad de Cumaná, estado Sucre, cercano a la Avenida Perimetral, entre las coordenadas 10°27'53,21" N y 64°11'22,97" O, se cultivaron las plantas de *Vigna unguiculata*.

Las plantas de *Cajanus cajan* se establecieron en un vivero cercano a la avenida Cancamure en la ciudad de Cumaná, estado Sucre, en las coordenadas 10°26'11.8"N y 64°09'08,9"O, mientras que las plantas de *Manihot esculenta* fueron cultivadas en un vivero particular en la comunidad de San Fernando, municipio Montes, estado Sucre, en las coordenadas 74°24'31,9"N y 1°59'44,2"O.

Material de siembra

Para esta investigación se utilizaron semillas de *V. unguiculata* y *C. cajan* y estacas de *M. esculenta*. Las semillas de *V. unguiculata* fueron empaquetadas por la empresa "Arroz Santa Lucía C.A" localizada en Ospino, estado Portuguesa y representan una variedad de frijol blanco conocida como frijol pico negro con un porcentaje de germinación variable, dependiendo de las condiciones de cultivo. Presentando 0% de germinación de las semillas cuando son cultivadas en suelos estériles no micorrizados, sin embargo, preensayos de germinación arrojaron un porcentaje superior al 90% cuando son sembradas en sustratos estériles e inoculados con HMA nativos.

Las semillas de chícharo empleadas en este bioensayo fueron previamente compradas en establecimientos del Mercado Municipal de Cumaná, estado Sucre. Presentan un porcentaje de germinación de 60% establecido en el preensayo de germinación.

Para los preensayos de germinación, se empleó para cada leguminosa 100 germinadores de 10 g de capacidad, de los cuales 50 germinadores contenían 10 g de suelo estéril sin inoculación y los 50 restantes contenían suelo estéril pero inoculado con

el pool de HMA nativos sometidos a evaluación en esta investigación. En cada germinador se realizó la siembra directa de una semilla a 3 mm de profundidad. El suelo fue sometido a riego interdiario con agua filtrada a capacidad de campo y mantenido bajo condiciones de vivero hasta la emergencia de las plántulas.

Las estacas de yuca empleadas en esta investigación provenían de una plantación ubicada en la población de San Fernando, comunidad El Caro-Caño, municipio Montes, estado Sucre. Estas estacas fueron seleccionadas cuidadosamente y eran de aproximadamente 8 cm de largo por un cm de ancho, aparentemente sanas, es decir, sin daños mecánicos y libres de enfermedades.

Análisis de suelo

Para realizar este bioensayo se utilizó suelo de vivero proveniente de una plantación de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) ubicada en la población de San Fernando, comunidad El Caro-Caño, municipio Montes, estado Sucre, el cual se esterilizó en un autoclave a una presión de 15 psi por 15 min.

Con el fin de determinar sus características fisicoquímicas, se envió una muestra de un kg (sin esterilizar ni fertilizar), previamente secado por irradiación solar, al Laboratorio de Suelos, Agua, Planta y Ecomateriales de la Escuela de Ingeniería Agronómica de la Universidad de Oriente, núcleo de Monagas, donde se evaluó: textura, pH, capacidad de intercambio iónico, conductividad eléctrica, materia orgánica y el contenido de P, K y Na asimilable.

Inóculo micorrízico

El inóculo de micorrizas nativas, estuvo formado por micelio y esporas asociadas a la rizosfera proveniente de una plantación de yuca, ubicada en la población de San Fernando, comunidad El Caro-Caño, municipio Montes, estado Sucre.

Para evaluar la capacidad infectiva del pool de HMA nativos inoculados en este bioensayo, se aislaron las esporas de aproximadamente 10 kg de suelo, utilizando la técnica del tamizado húmedo y decantado (Sieverding, 1991). El material recogido en el

tamiz de 35 μm , se secó al aire durante tres días y se consideró como el inóculo de hongos nativos. Para la inoculación, se usaron 50 g del inóculo por cada unidad experimental, que tenía aproximadamente 240 esporas/100 g de inóculo.

Siembra e inoculación

Vigna unguiculata

Para la siembra del frijol pico negro se utilizaron 9 envases plásticos de un kg de capacidad, que contenían 800 g de suelo previamente esterilizado, a los cuales se les aplicó 50 g de inóculo micorrízico nativo.

Se realizó siembra directa de 10 semillas de frijol pico negro por envase, las cuales se mantuvieron bajo condiciones de vivero desde la emergencia de las plántulas hasta el final del ensayo, a temperatura ambiente, con suministro interdiario de 50 mL de agua de chorro y con fotoperiodo de 12:12 horas.

Después de la emergencia de las plántulas, se realizó un raleo con la finalidad de mantener dos plantas por envase plástico. Las plantas se sometieron a riego interdiario, conservando el suelo a capacidad de campo hasta el final del experimento (45 días después de la emergencia).

Cajanus cajan

Para la siembra del chícharo se utilizaron 9 envases plásticos de tres kg de capacidad, que contenían un kg del suelo previamente esterilizado, al cual se le aplicó 50 g del inóculo micorrízico nativo. Se realizó siembra directa de 10 semillas de chícharo por envase, las cuales fueron mantenidas bajo condiciones de vivero desde la emergencia de las plántulas hasta el final del ensayo, a temperatura ambiente, con suministro interdiario de 50 mL de agua filtrada y con fotoperiodo de 12:12 horas.

Después de la emergencia de las plantas, se realizó un raleo con la finalidad de mantener dos plantas por envase plástico. Las plantas se sometieron a riego interdiario, manteniendo el suelo a capacidad de campo hasta el final del experimento (45 días después de la emergencia de las plantas).

Manihot esculenta

Para la siembra de las estacas de yuca se utilizaron 9 envases plásticos de un kg de capacidad, que contenían 900 g del suelo previamente esterilizado, al cual se le aplicó 50 g del inóculo micorrízico nativo. El método de inoculación de los HMA fue la aplicación directa y homogénea al suelo.

Se realizó la siembra directa de un esqueje de yuca por envase, los cuales fueron mantenidos bajo condiciones de vivero desde la emergencia de las plantas hasta el final del ensayo, a temperatura ambiente, con fotoperiodo de 12:12 horas y riego semanal con 50 mL de agua filtrada. El suelo fue mantenido a capacidad de campo hasta el final del experimento (80 días después de la emergencia de las plantas).

Fertilización fosfórica

Para la fertilización fosfórica de los suelos micorrizados empleados en el cultivo de las plantas de chícharo se utilizó Fosfopoder fabricado por la empresa Pequiven S.A, el cual es un fertilizante granulado con un 25% de fósforo y un 75% de materia inerte. El nivel de fósforo que se empleó fue de 25 ppm y se aplicó en solución acuosa a cada unidad experimental después de la siembra de las semillas de chícharo en los suelos micorrizados.

Diseño experimental

Se evaluó el efecto de la colonización de los HMA nativos sobre el crecimiento vegetativo de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* cultivadas bajo condiciones de vivero. Las plantas sometidas a este ensayo fueron distribuidas al azar en viveros particulares separados geográficamente. Se emplearon nueve replicas para cada especie vegetal, para un total de veintisiete (27) unidades experimentales.

Cada unidad experimental de los cultivos de frijol pico negro o chícharo estuvo constituida por un envase plástico (de uno o tres kg de capacidad, respectivamente) que contenía dos plantas para un total de 18 individuos por cada especie vegetal, mientras que para el cultivo de yuca, cada unidad experimental estaba constituida por un envase

plástico de un kg de capacidad que contenía una estaca o esqueje.

Crecimiento vegetativo

Para cada una de las leguminosas (frijol pico negro y chícharo) se midió semanalmente durante 45 días, los parámetros de crecimiento y desarrollo de la parte vegetativa de las plantas, mientras que en las plantas de yuca estas mediciones fueron realizadas quincenalmente durante 80 días después de la emergencia de las plántulas.

Los parámetros de crecimiento vegetativo evaluados fueron: altura, grosor del cuello del tallo y número de hojas fotosintéticas. La longitud del sistema radical de las plantas de cada especie vegetal se midió una vez realizada la cosecha.

Altura de la planta

La altura de cada planta representó la medida obtenida desde la base del tallo hasta el meristema apical, localizado en la yema terminal, para esto se empleó una cinta métrica.

Grosor del cuello del tallo

El grosor del cuello del tallo (diámetro de la base del tallo) de cada una de las plantas se obtuvo con ayuda de un vernier digital marca Mitutoyo, modelo CD-6''.

Número de hojas

Se registró el número de hojas fotosintéticas totales observadas en cada una de las plantas de las tres especies vegetales sometidas a estudio.

Longitud del sistema radical

La longitud del sistema radical de cada una de las plantas representó la medida obtenida desde la base del tallo hasta la raíz de mayor longitud, para esto se empleó una cinta métrica.

Sobrevivencia de las plantas

El número de plantas que no sobrevivieron bajo las condiciones de cultivo establecidas en este ensayo, se registró semanalmente en las leguminosas y quincenalmente en la yuca.

Estudios en el laboratorio

Al final del experimento, 45 y 80 días después de la emergencia de las leguminosas y las plantas de yuca, respectivamente, se realizó la cosecha de las plantas de cada especie vegetal y se determinó la biomasa seca constante de la parte aérea, el porcentaje de infección micorrízica presente en el sistema radical y el número de esporas de HMA asociadas al suelo evaluado.

Biomasa seca de las plantas

La biomasa seca constante se determinó mediante el método de Campos (1994), que consistió en separar la parte aérea de cada planta, colocarla en bolsas de papel previamente rotulada de acuerdo a la especie vegetal estudiada y someterla a secado en la estufa (Lab-Line®) a 80°C por 72 horas. Al término de este período, se procedió a pesar cada una de las muestras en una balanza analítica marca Denver Instrument Company, modelo TR-64.

Porcentaje de infección micorrízica

Para determinar el porcentaje de colonización de los HMA en los sistemas radicales, las raicillas de cada planta se cortaron en segmentos de 2 cm de longitud y se les aplicó un procedimiento de decoloración y tinción (Phillips y Hayman, 1970), con modificaciones de Dodd *et al.* (2001), que consistió en: sumergir aproximadamente 2 g de raicillas (previamente colocadas en cápsulas plásticas “tissue teck”) en KOH al 1%, en baño de María a 90°C durante cinco minutos para despigmentar los tejidos corticales. Luego se eliminó el exceso de KOH mediante el lavado con agua destilada, y posteriormente, se sumergieron en HCl al 1% durante 10 min para neutralizar el KOH.

El exceso de HCl se decantó y se colocaron las muestras en tubos de tinción, para cubrirlas con lactofenol y colorante de azul de tripano al 0,05% por 24 horas. Posteriormente, se eliminó el exceso de colorante lavando las muestras con agua destilada y, finalmente, se colocaron en lactoglicerina para su posterior evaluación.

Se evaluaron de cada tratamiento, por triplicado, una muestra de 10 segmentos de raíces de aproximadamente 2 cm de longitud, los cuales se colocaron paralelamente en portaobjetos de manera perpendicular al eje más largo, se les añadió lactoglicerina a las raíces y se les colocó otro portaobjetos encima a fin de protegerlas completamente.

La frecuencia de micorrización (%F) y la riqueza de arbusculos (%A) en la corteza radical que representaron las variables del porcentaje de infección de los HMA nativos, se evaluaron según el método de Trouvelot *et al.* (1986), el cual consiste en contar los interceptos con y sin evidencias de infección, con un microscopio Motic serie B-1, con los objetivos de 10 y 40X (100 y 400X de magnificación). Cada segmento se categorizó (dependiendo de la presencia o ausencia del micelio intrarradical, Anexo 1) entre las clases 0 (0% infección) hasta 5 (> 95% infección). Simultáneamente, la proporción de arbusculos en cada porción infectada se categorizó entre A₀ (0% arbusculos) hasta A₃ (100% arbusculos), aplicando las siguientes fórmulas:

$$\text{Frecuencia de micorrización (\%F)} = (n1 + 5 n2 + 30 n3 + 70 n4 + 95 n5) / N$$

$$\text{Riqueza arbuscular total} = (\%A) = a m A / 100$$

$$a (\%) = (10 m A1 + 50 m A2 + 100 m A3) / 100$$

$$mA \text{ o } M (\%) = (n1A + 5 n2A + 30 n3A + 70 n4A + 95 n5A) / 100$$

Donde la frecuencia de micorrización (%F) es simétrica en el rango 5-95%, *N* es el número de fragmentos observados, *A* corresponde al número de fragmentos con arbusculos categorizados, *a* es el porcentaje de arbusculos en la porción de raíz colonizada, *mA* o *M* indica la intensidad de micorrización total (%), *n1* ... *n5* y *n1A* ...

$n5A$ representan el número de fragmentos pertenecientes a las categorías como 1 ... 5, respectivamente.

Aislamiento de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares

Para la extracción de esporas de los hongos micorrízicos arbusculares nativos se siguió el método del tamizado húmedo de Gerdemann y Nicolson (1963). En una balanza analítica se pesaron 100 g de suelo de cada muestra y se colocó en un beaker de vidrio de 500 mL de capacidad, se mezcló con 300 mL de agua de chorro, se agitó por 20 s. Posteriormente la mezcla fue vertida a través de tamices de 250 μm hasta 35 μm .

Las muestras que quedaron en el tamiz de 35 μm , se colocaron en tubos de centrífuga a los cuales se les añadió 10 mL de sacarosa al 60%, se centrifugaron a 3 000 rpm durante 3,5 min, luego el sobrenadante fue vertido sobre el tamiz de 35 μm , donde se lavaron las esporas con abundante agua de chorro. El residuo resultante se colocó en una cápsula de Petri para su posterior conteo.

Cuantificación de esporas

Las esporas se observaron en un microscopio estereoscópico marca Motic serie B-1 a 60X utilizando para ello una placa de porcelana. La cantidad total de esporas cuantificadas se expresó por 100 g de masa seca de suelo.

Identificación de esporas

Las esporas que lucieron intactas y saludables fueron separadas en distintos grupos morfológicos tales como tamaño, color (Anexo 2) y forma, utilizando para ello cápsulas de Petri, bajo un microscopio estereoscópico marca Motic serie B-1 (60X). De cada morfotipo se preparó una lámina permanente utilizando alcohol polivinílico en lactoglicerina (PVLG) como medio de montaje y también en PVLG más reactivo de Melzer para evaluar si existe reacción positiva al reactivo, demostrada por coloración del contenido interno de las esporas, o negativa con ausencia de coloración (Morton *et al.*, 1993). Las láminas fueron observadas bajo un microscopio de luz marca Motic serie B-1

con los objetivos de 10 y 40X y las esporas fueron identificadas hasta género según INVAM (1999), Schüssler *et al.* (2001) y Schüssler (2009).

Análisis estadísticos

Los resultados fueron analizados estadísticamente con Kruskal-Wallis y para los tratamientos significativos se realizó la prueba *a posteriori* de Duncan, con un nivel de significancia de 0,05, utilizando el programa estadístico Statgraphics Centurion.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis fisicoquímico del suelo

El análisis fisicoquímico del suelo estudiado (Tabla 1) refleja de forma general, que es de textura franco arenosa, presentando pH ligeramente ácido, muy baja saturación de aluminio y capacidad de intercambio catiónico (CIC), bajos niveles de conductividad eléctrica (CE), fósforo asimilable, sodio, potasio y calcio.

Tabla 1. Análisis fisicoquímico de un suelo de vivero proveniente de una plantación ubicada en la población de San Fernando, comunidad El Caro-Caño, municipio Montes, estado Sucre, Venezuela.

Determinaciones analíticas	Unidad	
Textura		Franco arenoso
Porcentaje de Arcilla	%	9,15
pH		5,98
Conductividad eléctrica (CE)	dS/m a 25°C	0,40 B
Capacidad de intercambio catiónico (CIC)	meq/100g de suelo	7,40 MB
Saturación de aluminio (SAI ³⁺)	%	0,00 MB
Materia orgánica (MO)	%	4,72 N
Fósforo asimilable	mg/kg	5,60 B
Sodio (Na ⁺)	meq/100g de suelo	0,20 B
Potasio (K ⁺)	meq/100g de suelo	0,02 B
Calcio (Ca ⁺⁺)	meq/100g de suelo	4,00 B
Magnesio (Mg ⁺⁺)	meq/100g de suelo	0,60 N

A: alto, N: normal, B: bajo y MB: muy bajo.

Textura

La textura franco arenosa del suelo estudiado en esta investigación, lo clasifica como un terreno ligero que se caracteriza por ser inerte, de pH ácido, con poca capacidad de retención de agua, elevada permeabilidad, buen drenaje y buena aireación. Navarro y Navarro (2003) consideran que los suelos francos (en cualquiera de sus numerosas subdivisiones) son los más importantes desde el punto de vista agrícola, ya

que se trata de suelos fácilmente laborables, porque son ligeros, facilitan una menor retención de agua y la aparición de un mayor espacio poroso que permite su buena aireación y drenaje, con lo que aumenta la absorción del agua disponible por el sistema radical de las plantas.

pH

El suelo empleado en este ensayo presenta un pH de 5,98, que lo clasifica como ligeramente ácido, ya que abundan los hidrogeniones y el aluminio, lo que impide que otros elementos esenciales para las plantas como calcio, magnesio, sodio o potasio permanezcan en él, pasando a la fracción soluble y siendo fácilmente eliminados con el agua de lluvia o de riego (Castillo, 1987; Navarro y Navarro, 2003). Por esta razón, el suelo empleado presenta bajos niveles de calcio, sodio y potasio (4; 0,2 y 0,02 meq/100 g de suelo, respectivamente). Adicionalmente, la acidez en los suelos reduce el crecimiento de las plantas y favorece la solubilización de elementos tóxicos como el aluminio y manganeso (González, 2014).

El pH óptimo para la mayoría de los cultivos debería estar entre 6 y 7, aunque muchos cultivos de origen tropical pueden crecer bien con un pH de 5,5 a 6 (Garrido, 1994). Es un factor que determina la disponibilidad de muchos de los elementos necesarios para el crecimiento de las plantas; afecta la acción de los microorganismos del suelo, que son responsables de la mineralización de la materia orgánica para poner a disposición de los cultivos los nutrientes contenidos en ésta; por otra parte influye en la capacidad de absorción del agua por el sistema radical (Castillo, 1987; Garrido, 1994; Ramírez, 1997).

Conductividad eléctrica (CE)

La facilidad con que la planta puede aprovechar el agua depende no solamente del contenido de agua en el suelo, sino también de la concentración de sales disueltas en la solución del suelo. La baja conductividad eléctrica (0,4 dS/m a 25°C), disminuye la presión osmótica del suelo por lo que aumenta la disponibilidad de agua para las plantas.

La conductividad eléctrica (CE) es un valor que indica la concentración de sales que pueden afectar a los cultivos y se correlaciona con algunas propiedades del suelo que afectan la productividad de las cosechas, incluyendo textura, capacidad de intercambio catiónico, condiciones de drenaje, contenido de materia orgánica, salinidad, y características del subsuelo (Garrido, 1994; Navarro y Navarro, 2003).

Capacidad de intercambio catiónico (CIC)

La capacidad de intercambio catiónico (CIC) valora la fertilidad potencial del suelo, debido a que es una medida de la cantidad de cationes intercambiables que neutralizan la carga negativa del suelo (Garrido, 1994). Se expresa como la cantidad de cargas negativas presentes en la superficie de los minerales (arcillas e hidróxidos) y componentes orgánicos (materia orgánica) del suelo y representa la cantidad de cationes que la superficie total pueden retener (Ca^{++} , K^+ , Na^+ , etc.) (FAO, 2015).

La muy baja CIC (7,40 meq/100g de suelo) muestra que el suelo en estudio tienen una pobre habilidad para retener cationes y, por lo tanto, presenta baja disponibilidad y cantidad potencial de nutrientes para la planta (López y Estrada, 2015).

Saturación de aluminio (SAI^{3+})

El aluminio (Al^{3+}) se encuentra en muy bajas concentraciones en forma soluble, aunque es un elemento muy abundante en la corteza terrestre. A un pH inferior a 5 el Al se solubiliza a Al^{3+} y puede afectar de forma muy negativa a un gran número de plantas. Por lo tanto, no es considerado un nutriente, debido a que puede ser tóxico en elevadas concentraciones para las células vegetales. En pequeñas dosis puede ser altamente beneficioso porque reduce la toxicidad producida por el exceso de Ca, Mg o P (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

La presencia del ión aluminio en los suelos ácidos, es uno de los principales factores que limitan la productividad y el crecimiento de las plantas, pues afecta el tamaño de la raíz y provoca un cambio profundo en toda la arquitectura de la misma, debido al establecimiento de complejos que forma el aluminio y el fosforo (Al-Pi), se

afecta seriamente la absorción no solo del fósforo sino también el ingreso de otros minerales como calcio, magnesio, cobre y zinc a las plantas (Guerra y Chacón, 2012; López y Estrada, 2015).

Materia orgánica (MO)

La materia orgánica (MO) del suelo (4,72% en esta investigación) procede de los residuos vegetales y animales, ya sea en forma de sus desechos durante su ciclo de vida o sus tejidos después de muertos (López y Estrada, 2015). Influye mucho en las propiedades químicas y físicas del suelo, por lo tanto, es importante tener una idea del contenido de MO, ya que permite estimar en forma aproximada las reservas de N, P y S, y su comportamiento en la dinámica de nutrientes (Kass, 1996; Meléndez, 2012). La materia orgánica mejora muchas propiedades químicas, físicas y microbiológicas que favorecen el crecimiento de las plantas.

Fósforo (P)

La disponibilidad del fósforo disminuye a un pH inferior a 6,5 debido a que el hierro y aluminio aumentan su solubilidad cuando el pH es menor, provocando la precipitación del fósforo como fosfatos insolubles (Ramírez, 1997; Navarro y Navarro, 2003). El pH de 5,98 del suelo de vivero usado en este ensayo, provoca que se observen bajos valores de fósforo asimilable (5,6 mg/kg). Sin embargo, estos niveles son característicos de suelos vírgenes o poco explotados.

El fósforo es un elemento de gran importancia en la nutrición de las plantas y con frecuencia presenta limitaciones en la fertilidad de los suelos, ya que tiene un papel estructural importante en muchas moléculas (enzimas, vitaminas, fosfolípidos, fitina) y estructuras celulares, como los enlaces diéster presentes en los ácidos nucleicos y en los fosfolípidos, los cuales son fundamentales en las estructuras membranosas (Azcón-Bieto y Talón, 2013; González, 2014). También desempeña un papel importante en la fotosíntesis, respiración, almacenamiento y transferencia de energía, división y crecimiento celular y otros procesos llevados a cabo en la planta. Promueve la rápida

formación y crecimiento de raíces; mejora la calidad de la fruta, hortalizas y granos y es vital para formación de semillas (González, 2014).

Sodio (Na^+)

El sodio, se encuentra como catión monovalente (Na^+) y algunas plantas lo contienen en concentraciones más propias de un macronutriente (por ejemplo, las halófitas). Sin embargo, esto se debe a un mecanismo adaptativo de control osmótico, aunque en general se tiende a absorber selectivamente más potasio que sodio (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Potasio (K^+)

El potasio (K^+) es importante en la síntesis y transporte de carbohidratos, síntesis de grasas y proteínas (Castillo, 1987); desempeña un papel clave en la osmorregulación que tiene lugar en los procesos de apertura y cierre estomáticos; activa más de 50 sistemas enzimáticos (entre los que destacan oxidoreductasas, deshidrogenasas, transferasas, sintetetasas y quinasas) e interviene en el mantenimiento de la turgencia de las células (Castillo, 1987; Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Calcio (Ca^{++})

El calcio se absorbe como ion divalente (Ca^{2+}) y es abundante en la mayoría de los suelos, y rara vez se comporta como un factor limitante, salvo en suelos ácidos con lluvias abundantes, donde resulta necesario el aporte de sales cálcicas, principalmente carbonatos, que elevan el pH (Azcón-Bieto y Talón, 2013). Este elemento es necesario para la integridad y la funcionalidad de las membranas, estabilización de la pared celular y las proteínas (Castillo, 1987). Recientemente se ha demostrado que está implicado como segundo mensajero en el funcionamiento de algunas hormonas y en respuestas ambientales (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Magnesio (Mg^{++})

El magnesio no es casi nunca un factor limitante para las plantas, salvo en los suelos muy ácidos o arenosos. Se absorbe como ion divalente, Mg^{2+} , y se comporta como un elemento muy móvil, tanto en la planta como en la célula (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

El magnesio es componente de la clorofila, activador de muchas enzimas e interviene en la síntesis de proteínas, carbohidratos, grasas y vitaminas (Castillo, 1987). También interviene en el metabolismo energético de la planta, al formar complejos con el ATP. La propiedad del magnesio de establecer uniones tanto iónicas como, especialmente, covalentes (caso de la clorofila), hace que esté presente en procesos claves, como la unión y estabilización de las subunidades del ribosoma, y por tanto en la biosíntesis de proteínas, e incluso en la transcripción del mensaje genético por la activación de la ARN polimerasa (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Evaluación de la parte aérea de las plantas

Altura de la planta

La altura de las leguminosas evaluadas en este estudio (frijol pico negro y chícharo) durante los 42 días después de la emergencia (Figura 1) muestra diferencias significativas en los días 7 (KW= 0,000282142; $p < 0,05$), 14 (KW= 0,000315126; $p < 0,05$), 21 (KW= 0,000378367; $p < 0,05$), 28 (KW= 0,00057569; $p < 0,05$), 35 (KW= 0,000400513; $p < 0,05$) y 42 (KW= 0,00132832; $p < 0,05$), donde las plantas de *V. unguiculata* registran los valores promedios más elevados en comparación con *C. cajan*.

En la Figura 1 se observa que *V. unguiculata* registra un aumento gradual de su altura que se detiene o disminuye a partir de los 21 días después de su emergencia. Este fenómeno concuerda con lo observado por Flores *et al.* (2005), quienes atribuyen este comportamiento en la altura de las plantas al crecimiento indeterminado de este genotipo, en el cual se siguen produciendo ramas, flores y frutos, mientras las condiciones de humedad en el suelo sean favorables pero a expensas del lento crecimiento del tallo. Por lo tanto, este comportamiento es un claro indicativo de que la

planta se encuentra en las etapas finales de su desarrollo y se está preparando para la floración, la cual generalmente ocurre entre los 40-60 días después de la siembra de las semillas.

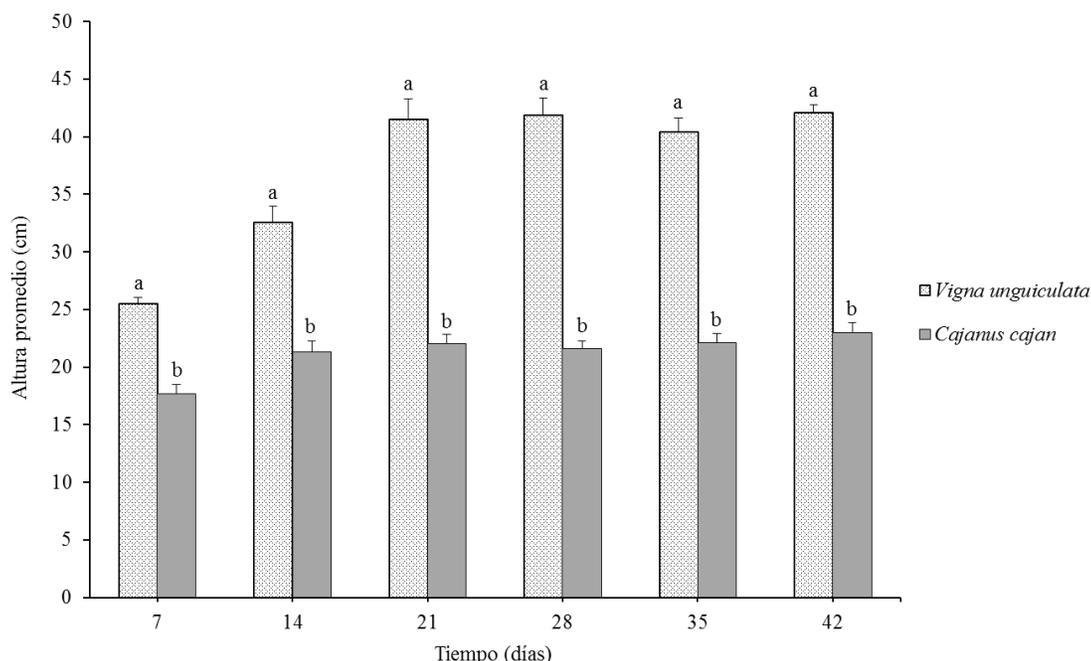


Figura 1. Altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

La altura promedio de frijol pico negro, chícharo y yuca durante los 45 días después de la emergencia de las plantas (Figura 2), refleja diferencias significativas en los días 15 (KW= 0,0000124198; $p < 0,05$), 30 (KW= 0,0000230238; $p < 0,05$) y 45 (KW= 0,000212545; $p < 0,05$), donde los valores promedios más elevados fueron registrados por las plantas de *V. unguiculata* y los más bajos por *M. esculenta*.

El pobre crecimiento de *M. esculenta* durante los 45 días de experimentación puede ser atribuido a que las plantas se encuentran en la etapa de crecimiento lento, la cual comprende desde la siembra hasta los 60 días después de la siembra (dds) y se caracteriza principalmente por la brotación de las estacas, la formación de las primeras raíces (5-7 dds) y el posterior desarrollo de tallos y hojas (Aguilar *et al.*, 2016). En esta

etapa los productos de la fotosíntesis son utilizados por estos órganos para su crecimiento.

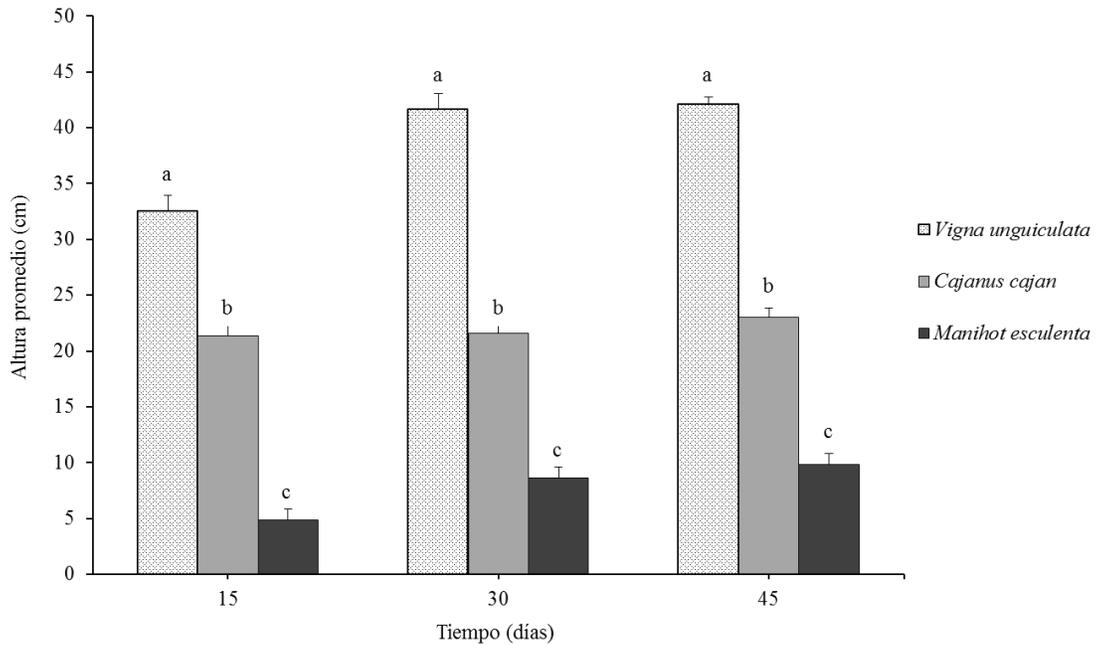


Figura 2. Altura de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

Las Figuras 1 y 2 reflejan que a partir del día 14 o 15 después de la emergencia de las plantas, respectivamente, se ralentiza el crecimiento de *C. cajan*, lo cual puede ser atribuido al agotamiento de los escasos nutrientes presentes en el suelo de vivero empleado en este ensayo; debido a que este cultivo se desarrolla mejor en suelos preferentemente francos, profundos, fértiles y de topografía ondulada (Castillo-Gómez *et al.*, 2016).

El efecto más importante que produce la colonización de los HMA en las plantas hospederas es un incremento en la absorción de nutrientes minerales del suelo, principalmente P (elemento limitante en muchas áreas productoras de América Latina, particularmente en los suelos agrícolas del estado Sucre empleados en este ensayo), que se traduce en un mayor crecimiento y desarrollo. En esta investigación, ese efecto fue

observado en las tres especies vegetales, debido a que estos rubros se desarrollan mejor en terrenos donde se han aplicado grandes cantidades de fertilizantes químicos (IFA, 1992; Arismendi, 2001; Mimbela, 2010). Por lo tanto, su capacidad de adaptarse y crecer en suelos poco fértiles está relacionada con su dependencia a la asociación micorrízica (Arismendi, 2001).

Paillacho (2010) señala que la principal causa de la mejora en la nutrición mineral de la planta hospedera es la expansión del micelio externo del hongo por el suelo rizosférico, que permite la captación de los nutrientes más allá de la zona de agotamiento que se crea alrededor de las raíces. Adicionalmente, Aguinaga (2019) indica que la capacidad de los HMA para promover el desarrollo de los cultivos depende de su infectividad y efectividad; definiendo a la infectividad como la capacidad del hongo para penetrar e invadir la raíz intensamente y explorar el suelo, así como su habilidad de persistir en el sistema productivo; mientras que su efectividad se demuestra cuando mejora directa o indirectamente el crecimiento y desarrollo de la planta hospedera. De forma directa cuando incrementan la absorción del agua y nutrientes poco móviles como el fósforo y mejora la absorción del zinc, cobre, amoníaco anhidro y fósforo; mientras que de manera indirecta el hongo protege al sistema radical de la planta contra el ataque de fitopatógenos y le permite adaptarse a condiciones de estrés, así como también aumenta la agregación del suelo y la estabilidad (Tapia *et al.*, 2010; Pérez *et al.*, 2012).

Por otro lado, los resultados de esta investigación evidencian la existencia de preferencia en la interacción micorriza-planta, debido a que las especies de HMA presentes en el inóculo nativo fueron más efectivas en la simbiosis constituida con el sistema radical de las plantas de frijol pico negro, en comparación con la establecida con los ejemplares de chícharo y yuca, a pesar que los tres cultivares son altamente micotróficos (Janos, 1980; Sieverding, 1991; Barrer, 2009; Milano, 2019), permitiendo inferir que existen diferentes grados de compatibilidad en las interacciones HMA-huésped, tal como lo demostraron Rubio *et al.* (1997) y Medina (2011) al registrar que el rendimiento (principalmente la altura promedio) de las plantas micorrizadas varía dependiendo del inóculo utilizado.

Barrer (2009) y Pérez y Peroza (2013) afirman que aparentemente, las especies de HMA no tienen especificidad en la elección de sus hospederos, pero muestran diferencias en los efectos que causan sobre el crecimiento de los individuos de diferentes especies vegetales, lo que indica que las plantas responden a la colonización de su sistema radical por HMA específicos. Yao *et al.* (2001) y Tawaraya (2003) señalan que la aplicación de HMA puede generar respuestas diferentes incluso en cultivares de la misma especie.

Grosor del cuello del tallo

Los datos registrados del grosor del cuello del tallo de las plantas de frijol pico negro y chícharo cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos durante los 42 días después de su emergencia (Figura 3) muestran diferencias estadísticamente significativas en los días 7 (KW= 0,000282142; $p < 0,05$), 14 (KW= 0,000315126; $p < 0,05$), 21 (KW= 0,000378367; $p < 0,05$), 28 (KW= 0,00057569; $p < 0,05$), 35 (KW= 0,000400513; $p < 0,05$) y 42 (KW= 0,00132832; $p < 0,05$), siendo los ejemplares de *V. unguiculata* los que registran los valores más elevados durante el tiempo de experimentación.

El grosor del cuello del tallo (mm) de las plantas de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos durante los 45 días después de la emergencia (Figura 4), refleja la existencia de diferencias estadísticamente significativas en los días 15 (KW= 0,000018293; $p < 0,05$), 30 (KW= 0,0000203234; $p < 0,05$) y 45 (KW= 0,000156956; $p < 0,05$), donde las plantas de frijol pico negro registran los valores más elevados durante el tiempo de experimentación.

Las diferencias en el grosor del cuello del tallo de las especies vegetales evaluadas en este estudio están íntimamente relacionadas, al igual que la altura promedio, con las mejoras por ejemplo, en la nutrición y protección de la planta ante situaciones de estrés hídrico, salino o por invasión de patógenos, por la simbiosis micorrízica, que dependen a su vez de la compatibilidad entre los HMA y la planta hospedera (Rubio *et al.*, 1997; Sánchez *et al.*, 2010; Medina, 2011; Milano, 2019). Adicionalmente, Saldaña *et al.* (2014) indican que la eficiencia de la simbiosis establecida por los HMA es influida por las características fisicoquímicas de los suelos

que habitan, siendo un factor determinante los bajos niveles de P (como se registra en los sustratos empleados en este ensayo, Tabla 1), ya que por lo general, bajos contenidos de P en el suelo favorecen el establecimiento de la simbiosis micorrízica; mientras que un alto contenido de P ocasiona disminución de hifas y arbusculos, fenómeno que reduce la capacidad de los HMA para la movilización de nutrientes y agua desde el suelo hacia el sistema radical de la planta hospedera, disminuyendo significativamente el desarrollo de la parte aérea del rubro; afectando principalmente su altura y grosor del cuello del tallo.

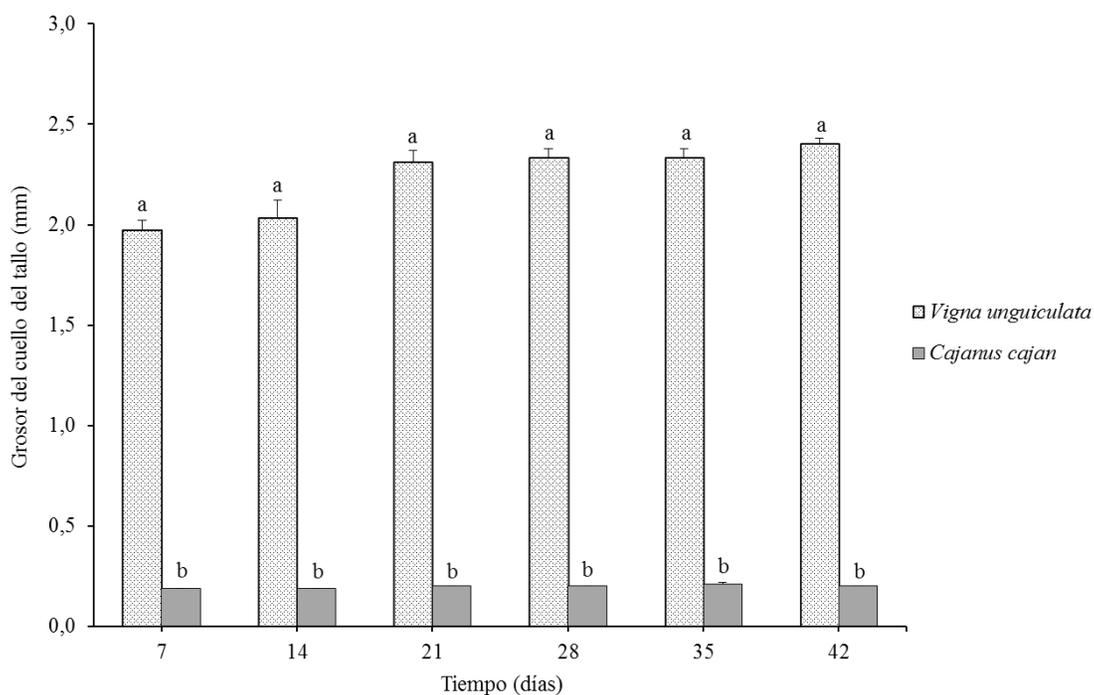


Figura 3. Grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

Bolaños (1998) señala que no solo las condiciones fisicoquímicas del suelo influyen en la efectividad de la simbiosis micorrízica sino que también la capacidad de adaptación de las especies de HMA a las condiciones biogeográficas de un determinado lugar, afectan directamente la capacidad infectiva del hongo, ya que dependiendo del

tamaño poblacional de los HMA, puede ser perturbada la probabilidad de que se produzca la colonización del sistema radical, rompiendo las barreras y/o defensas establecidas por la planta hospedera (Medina, 2011). Por lo tanto, la selección de microorganismos nativos de una región (tal como los empleados en esta investigación) brinda mayores posibilidades de adaptación y multiplicación de los mismos en el suelo, permitiendo ofrecerle mayores beneficios al huésped, lo que concuerda con Trejo *et al.* (2011) y Sagadin *et al.* (2018), quienes destacan que la diversidad funcional de los HMA puede depender de la procedencia de los aislamientos más que de la especie fúngica que sea inoculada.

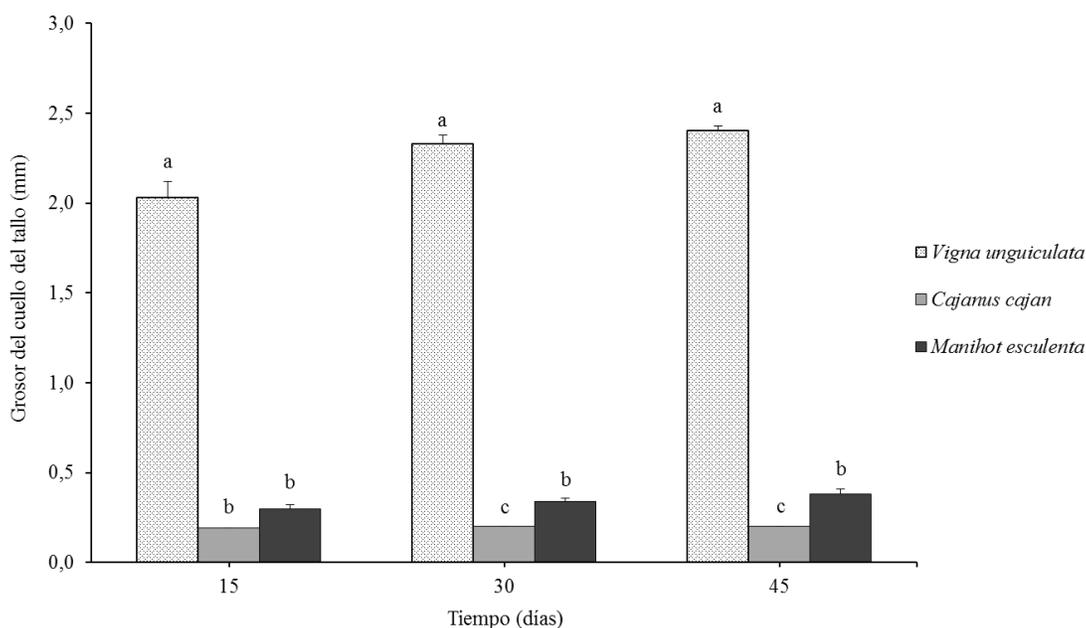


Figura 4. Grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

Número de hojas

Los datos registrados en esta investigación sobre el número de hojas fotosintéticas de las plantas de *V. unguiculata* y *C. cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos durante los 42 días después de su emergencia (Figura 5) reflejan la

existencia de diferencias estadísticamente significativas en los días 14 (KW= 0,00152442; $p < 0,05$), 21 (KW= 0,000456056; $p < 0,05$) y 28 (KW= 0,000882695; $p < 0,05$), siendo los ejemplares de frijol pico negro las que registran el número más elevado de hojas fotosintéticas por planta en comparación con los de chícharo. Mientras que en los días 7 (KW= 1,0; $p > 0,05$), 35 (KW= 0,596525; $p > 0,05$) y 42 (KW= 0,942821; $p > 0,05$) de experimentación no se observaron diferencias estadísticamente significativas.

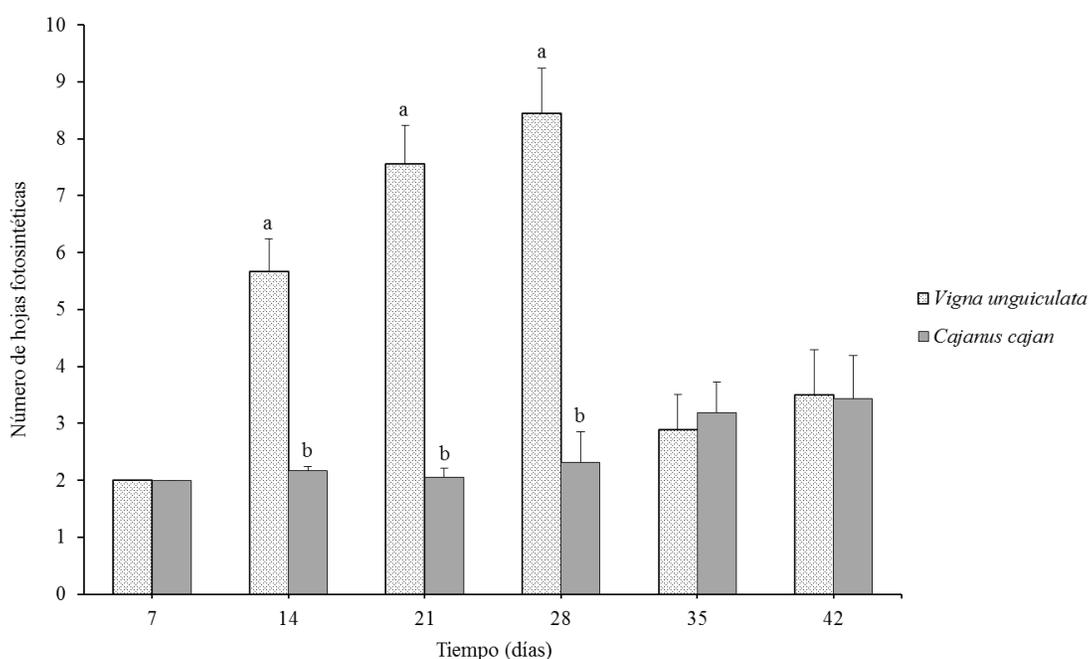


Figura 5. Número de hojas de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar ($n=9$). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas mientras que la ausencia de estas señala la existencia de diferencias estadísticamente no significativas.

La Figura 5 muestra que los ejemplares de *V. unguiculata* exhiben un aumento gradual del número de hojas fotosintéticas por planta hasta los 28 días después de la emergencia de las plantas, momento en el cual se comienzan a observar los efectos de la escasez de los nutrientes en el suelo de vivero empleado en este ensayo, es decir, las hojas se tornan senescentes y se desprenden con facilidad de la planta, lo cual a su vez

afecta significativamente la capacidad fotosintética de esta leguminosa. Las hojas son los órganos en los cuales ocurre, principalmente, la fotosíntesis que permite la transformación de la energía radiante en energía química. Las hojas son caducas, es decir, envejecen, mueren y se desprenden de la planta a medida que esta se desarrolla. El número total de hojas producidas por la planta, su longevidad y capacidad fotosintética son características varietales, profundamente influidas por las condiciones ambientales (Suárez y Mederos, 2011).

El número de hojas fotosintéticas de las plantas de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* colonizadas con HMA nativos durante los 45 días después de su emergencia (Figura 6) muestra la existencia de diferencias estadísticamente significativas en los días 15 (KW= 0,000599429; $p < 0,05$) y 30 (KW= 0,0230473; $p < 0,05$), siendo las plantas de chícharo las que registran el menor número de hojas por planta en comparación con los ejemplares de frijol pico negro y yuca estudiados en este ensayo. Adicionalmente, no se observan diferencias estadísticamente significativas a los 45 días (KW= 0,507167; $p > 0,05$) de experimentación, sin embargo para este momento, los ejemplares de yuca registran el mayor número de hojas fotosintéticas después de su emergencia, lo cual puede ser atribuido al lento crecimiento vegetativo de esta especie en comparación con las leguminosas evaluadas en esta investigación.

La presencia de un mayor número de hojas fotosintéticas en la planta hospedera (*V. unguiculata* en esta investigación) es un efecto atribuido exclusivamente a la efectividad de la simbiosis micorrízica y a la dependencia de esta asociación. Estos resultados concuerdan con los estudios de Ildermaro *et al.* (2017) y Milano (2019), los cuales indican que el número de hojas por planta está asociado tanto a la dependencia micorrízica como con la adaptación a ambientes pobres en nutrientes, así como con las especies involucradas en la simbiosis micorrízica.

Por su parte, Medina (2011) confirma que los HMA al aumentar la traslocación de nutrientes del suelo a la planta, reducir los efectos del estrés hídrico y aumentar la resistencia a posibles invasiones de patógenos, que pueden afectar la salud de la planta, favorecen la inversión energética de la planta en la producción de la parte aérea, lo cual implica un mayor crecimiento (reflejado en valores elevados de altura) y un mayor

número de hojas fotosintéticas, este último evento afecta directamente la fotosíntesis de la planta y por lo tanto, la producción de fotosintatos que son necesarios para el establecimiento de la simbiosis, ya que los esqueletos carbonados son esenciales para la sobrevivencia del fotosimbionte.

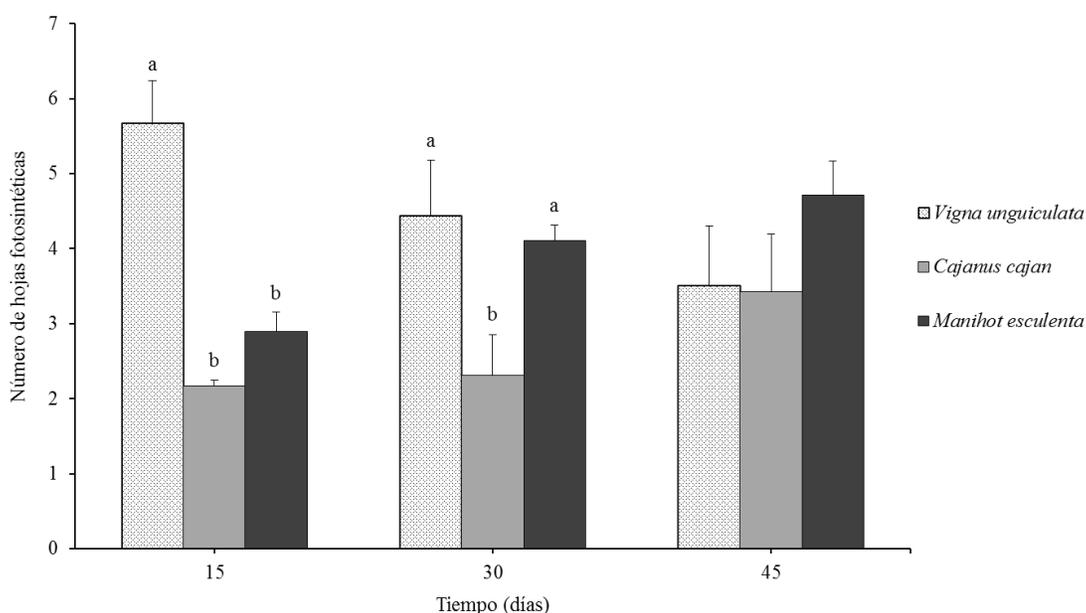


Figura 6. Número de hojas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas mientras que la ausencia de estas señala la existencia de diferencias estadísticamente no significativas.

Barrer (2009) señala que el crecimiento y desarrollo del cultivo son favorecidos con la asociación HMA-planta hospedera mediante la estimulación de la actividad fotosintética para la captura de carbono, que compensa la transferencia continua que el micosimbionte demanda de su hospedero. Al respecto, Tena (2002) establece que las hifas de la micorriza constituyen un considerable sumidero de la fotoasimilación de la planta, esto da por resultado una descarga más grande de compuestos de C en la infección de las raíces.

Longitud del sistema radical

La longitud del sistema radical (cm) de las plantas de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* colonizadas con HMA nativos (Figura 7) muestra diferencias estadísticamente significativas (KW= 0,000372661; $p < 0,05$) siendo el sistema radical de las plantas de frijol pico negro el que registra la menor longitud en comparación con el observado en los ejemplares de chícharo y yuca al momento de la cosecha. Estos resultados, reflejan que las plantas de frijol pico negro invierten más sus energías y nutrientes en el desarrollo de la parte aérea que en el sistema radical, por lo que es bastante pobre, lo cual es característico de las leguminosas.

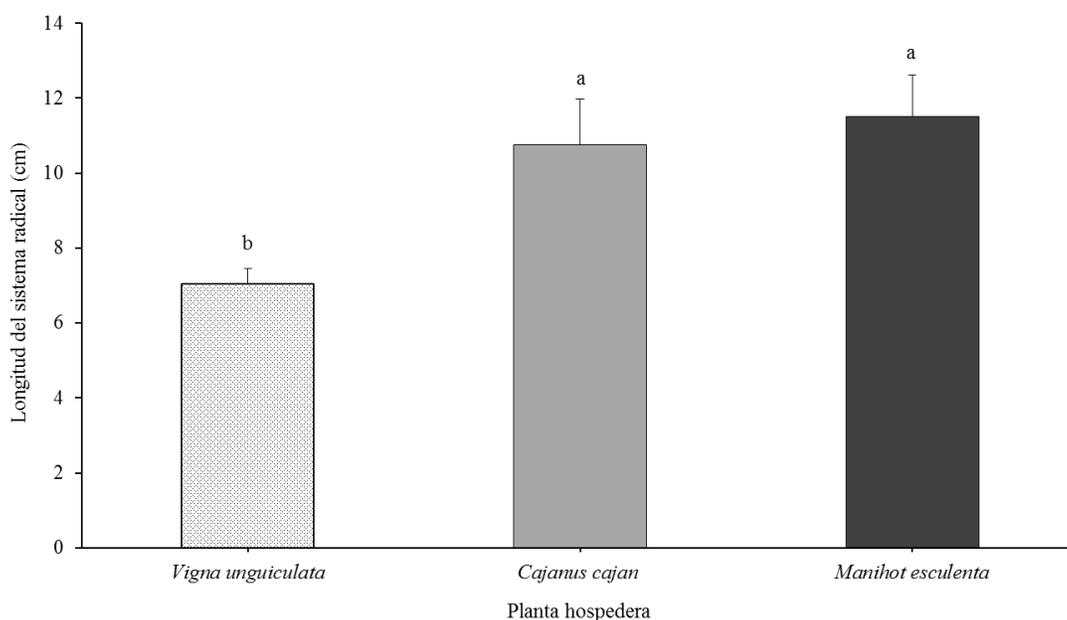


Figura 7. Longitud del sistema radical de plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

En el caso del chícharo, las plantas están sometidas a una gran deficiencia de nutrientes en el sustrato, principalmente fósforo, que limita considerablemente su crecimiento y desarrollo en estos suelos micorrízados, a pesar de que fueron fertilizados con 25 ppm de P durante la siembra de las semillas. El estrés ocasionado por esta

deficiencia de nutrientes permite que los HMA nativos expandan la superficie de absorción del sistema radical de la planta, por lo que este presenta una longitud mayor a la del frijol pico negro; que es estadísticamente igual a la observada en las plantas de yuca micorrizadas.

La longitud radical y otras características morfológicas de una planta están establecidas genéticamente y también son influenciadas por las condiciones ambientales. De este modo, de acuerdo con la especie vegetal, la longitud radical varía si se modifica la concentración de algún nutriente del suelo. La longitud radical se ve influenciada por la condición del suelo y la dosis de nutrientes presentes, especialmente fósforo (Aguilar-Ulloa *et al.*, 2016).

Manjarrez-Martínez *et al.* (1999) establecen que el mayor volumen y longitud del sistema radical observado en las plantas inoculadas, es efecto directo de la micorrización, y que la mayor asimilación de nutrientes no puede ser atribuida exclusivamente a las hifas del hongo, sino también al crecimiento de la raíz del hospedero, dando como resultado mayor exportación de nutrientes y agua hacia la parte aérea. Adicionalmente, Aguilera *et al.* (2007) encontraron que las raíces de las plantas se ven estimuladas en su capacidad de absorción de nutrientes, principalmente fósforo, dependiendo de la especie o cepa del hongo que las colonice.

En la raíz infectada, el micelio del hongo crece tanto a través de las raíces como sobre de ellas extendiéndose a mayor distancia que los pelos radicales, a modo del sistema radical complementario y altamente efectivo, lo cual permite una mayor exploración del suelo, logrando así, un mejor aprovechamiento de los nutrientes y el agua presentes en el sustrato (Calderón *et al.*, 2000; Ildermaró *et al.*, 2017). Por lo tanto, la simbiosis micorrízica se considera la parte metabólicamente más activa de los órganos de absorción de nutrientes a las plantas (Barea, 2005).

Reyes (2011) indica que la colonización de las raíces por los HMA cambia en la planta aspectos relacionados con su fisiología como es la fotosíntesis, la producción de fitohormonas (citocininas y giberelinas), disminuye la permeabilidad de las membranas, afectando la dinámica de los exudados de la raíz, con lo que se afecta a la microflora de la rizosfera. El microambiente de la rizosfera y los organismos que la habitan, son

diferentes al resto del suelo de la micorrizosfera (que es la zona de influencia por los HMA), su comunidad microbiana es diferente al resto, ya que los hongos usan parte de los exudados y así modifican las funciones de la raíz.

Biomasa seca de las plantas

La biomasa seca promedio (g) de las plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos (Figura 8) registra diferencias estadísticamente significativas (KW= 0,00015946; $p < 0,05$), siendo las plantas de *M. esculenta* las que muestran los valores promedios más altos en comparación con las leguminosas evaluadas en este ensayo.

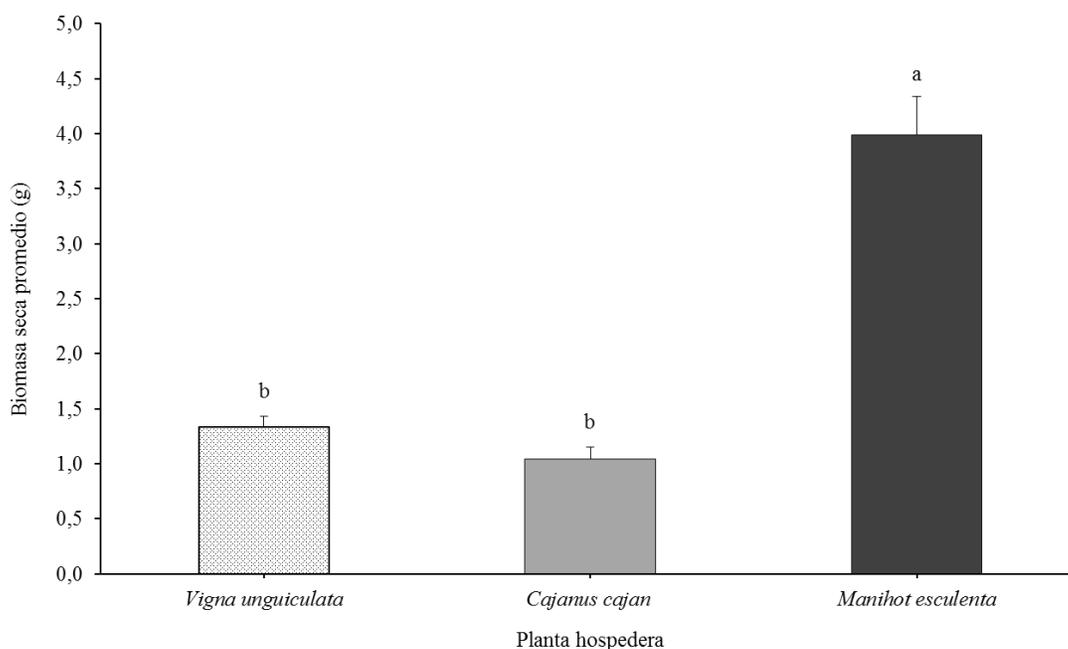


Figura 8. Biomasa seca de plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

La menor producción de biomasa de las leguminosas puede ser atribuida a la poca capacidad de retención de agua de los suelos, lo que puede estar ocasionando estrés hídrico en las plantas de frijol pico negro y chícharo evaluadas en este bioensayo.

Cardona-Ayala *et al.* (2014), en su estudio para identificar las respuestas fisiológicas y bioquímicas del frijol caupí (*V. unguiculata*) bajo déficit hídrico en fase reproductiva, señala que el estrés hídrico induce disminuciones significativas en el intercambio gaseoso, especialmente en conductancia estomática al disminuir la actividad fotosintética en las plantas, lo que provoca una menor producción de biomasa.

Por otro lado, la mayor producción de biomasa registrada en *M. esculenta* puede ser atribuida a la dependencia de esta especie a la simbiosis micorrízica. Al respecto, Pírela-Almarza *et al.* (2018) indican que la capacidad de acumulación de biomasa seca en los cultivos depende de la especie vegetal y de la especie de HMA asociada a este.

La simbiosis micorrízica aumenta la tasa de crecimiento y la producción de biomasa de la planta hospedera y este efecto es mayor en suelos de baja fertilidad o desequilibrados nutrimentalmente, especialmente cuando el contenido de fósforo asimilable es bajo (Davila *et al.*, 2009), como el reportado por el sustrato empleado en este ensayo. Aunque los mecanismos que determinan la excelente absorción de P por las plantas micorrizadas no están totalmente claros, es atribuida al incremento en el número de sitios de absorción promovido por las hifas y/o a una excelente afinidad de la colonia hifal o raíces portadoras por el P (Silveira y Cardoso, 2004); lo que le permite al sistema radical del hospedero explorar un mayor volumen de suelo (Arismendi, 2001; Fiol, 2011). Adicionalmente, Flores y Cuenca (2004) señalan que la captación de elementos minerales y la subsiguiente translocación de estos a la parte aérea, ocasiona que se dirijan a la raíz relativamente menos productos de la fotosíntesis y que se genere una mayor retención de estos en la parte aérea que son utilizados en la producción de biomasa.

Sobrevivencia

La sobrevivencia de las plantas de frijol pico negro y chícharo (Figura 9) cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos durante los 42 días después de su emergencia refleja la existencia de diferencias estadísticamente no significativas (KW= 0,604479; $p > 0,05$). Sin embargo, se puede observar que al final del ensayo (42 días), *V. unguiculata* registra el porcentaje de sobrevivencia más bajo (66,67%) en comparación

con *C. cajan* (77,78%).

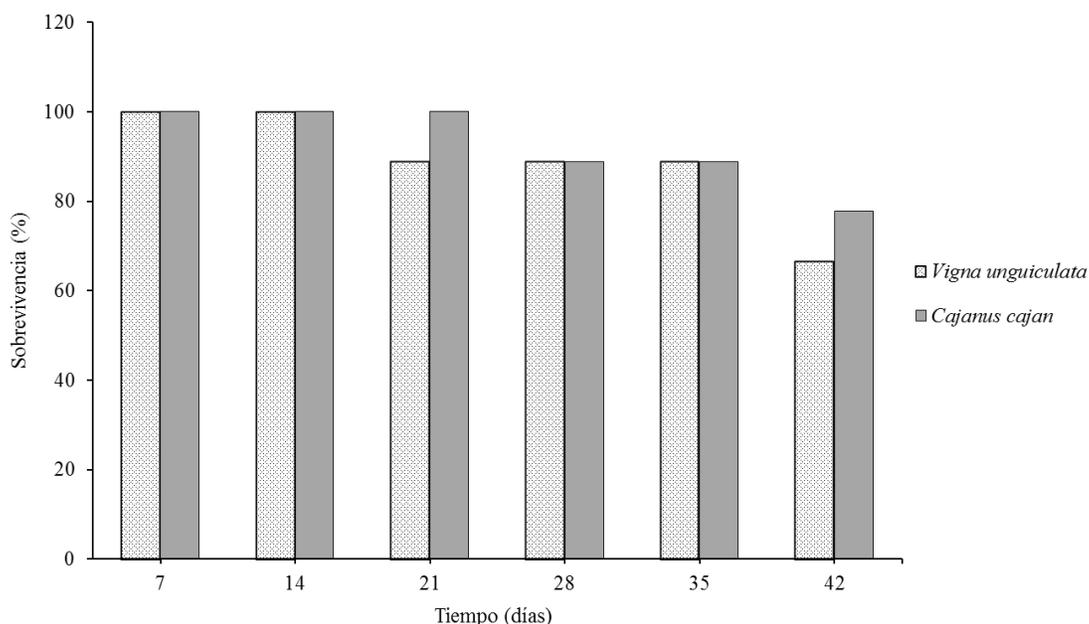


Figura 9. Sobrevivencia de plantas de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 42 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). La ausencia de letras sobre las barras indica la existencia de diferencias estadísticamente no significativas.

La sobrevivencia de las plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca (Figura 10) inoculadas con HMA nativos durante los 45 días después de su emergencia, refleja la existencia de diferencias estadísticamente no significativas (KW= 0,771623; $p>0,05$). En esta gráfica se puede observar que al final del tiempo de experimentación (45 días), *V. unguiculata* registra el porcentaje de sobrevivencia más bajo (66,67%) en comparación con *C. cajan* y *M. esculenta* (77,78% en ambas especies).

En las Figuras 9 y 10, se destaca que el porcentaje de sobrevivencia de las tres especies vegetales muestra una clara tendencia a la reducción en función del tiempo después de la emergencia de las plantas, lo cual puede ser atribuido al agotamiento de los nutrientes en el suelo de cultivo y la falta de espacio para el desarrollo del sistema radical. Adicionalmente, la sobrevivencia de las plantas en los suelos poco fértiles como los empleados en este ensayo, es un indicio de la existencia de compatibilidad exitosa

con los HMA nativos inoculados, ya que la colonización de éstos, favorece la captación y asimilación de los escasos nutrientes disponibles en el sustrato.

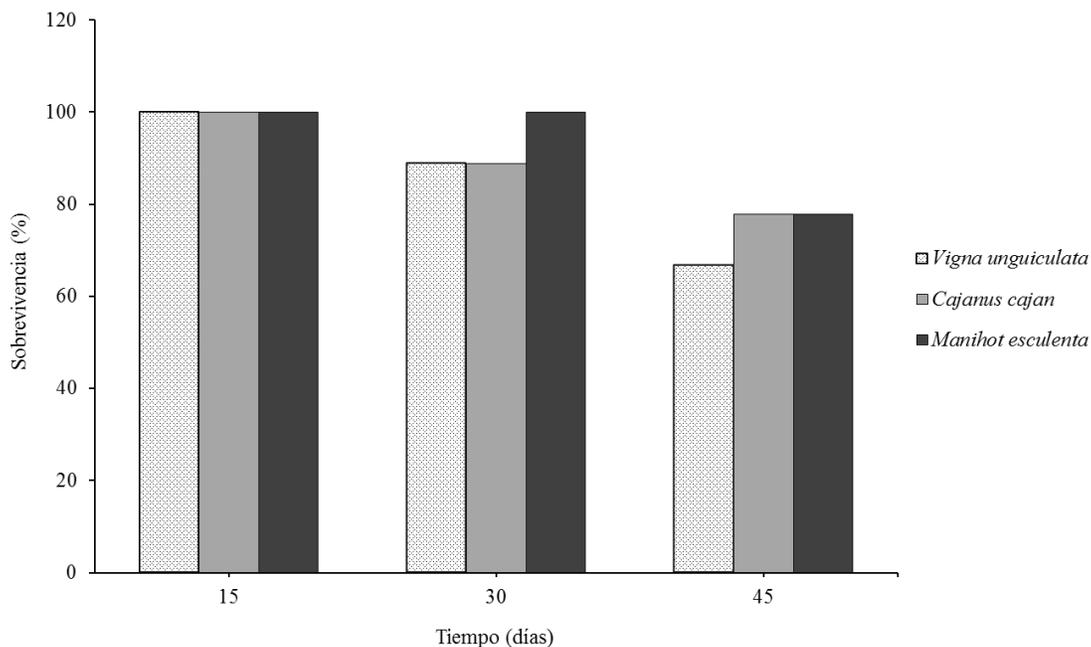


Figura 10. Supervivencia de plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, durante los 45 días después de la emergencia. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). La ausencia de letras sobre las barras indica la existencia de diferencias estadísticamente no significativas.

La supervivencia, al igual que los parámetros de crecimiento y desarrollo, está íntimamente relacionada con la nutrición de la planta, la cual según Azcón-Bieto y Talón (2013), puede aumentar o disminuir la resistencia o la tolerancia de las plantas a las plagas y a las enfermedades. Mientras que la resistencia se relaciona con la habilidad del huésped para limitar la penetración, el desarrollo y la reproducción del patógeno invasor o para limitar la alimentación de las plagas, la tolerancia se caracteriza por la habilidad del huésped para mantener su crecimiento a pesar de la infección o el ataque de una plaga.

Estas observaciones concuerdan con las realizadas en numerosas investigaciones, en las que se ha mostrado que los HMA pueden ser determinantes en la estructuración de una comunidad vegetal (Allen, 1996; Martínez y Pugnaire, 2009), al afectar directa o

indirectamente la capacidad de crecimiento, vigorosidad y sobrevivencia de las plantas (Cabello, 1999; Hernández, 2000; Smith *et al.*, 2000; Arismendi, 2001; Barrer, 2009).

Porcentaje de infección micorrízica

La infección micorrízica del sistema radical de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta*, está determinada por dos parámetros fúngicos: frecuencia de micorrización (%F) y riqueza arbuscular total (%A). En la Figura 11 se muestra la frecuencia de micorrización (%F) del sistema radical de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos. Los resultados obtenidos reflejan diferencias estadísticamente no significativas en el %F (KW= 0,982766; $p>0,05$), registrando un 100% de infección micorrízica en el sistema radical de las plantas evaluadas en este ensayo.

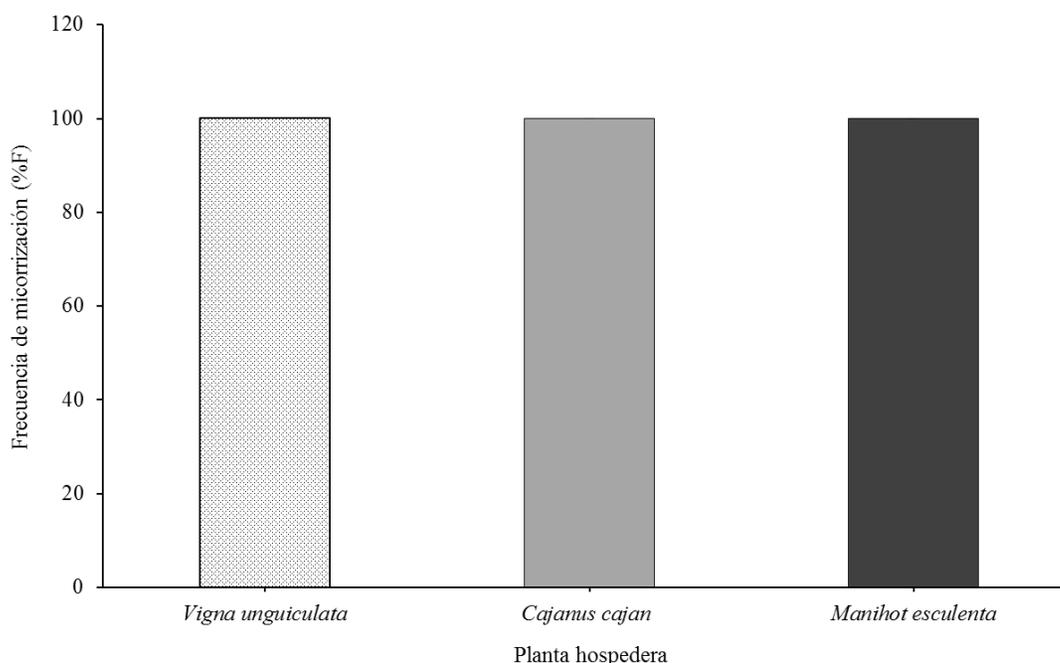


Figura 11. Frecuencia de micorrización (%F) del sistema radical de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). La ausencia de letras sobre las barras indica la existencia de diferencias estadísticamente no significativas.

Azcón y Barea (1980) reportan que el grado de infección que va a alcanzar la planta hospedera depende de sus características fisiológicas y genéticas. Por lo tanto, entre las especies de plantas que son capaces de formar la simbiosis micorrízica, el grado de infección puede variar (Sieverding, 1991). Este autor señala que inclusive ecotipos, cultivares o clones de plantas de la misma especie pueden presentar grandes diferencias en la tasa de colonización. Sin embargo, en esta investigación, *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* son especies altamente dependientes de la simbiosis micorrízica que para el momento del muestreo, presentaban un 100% de colonización de su sistema radical, por lo que no muestran diferencias en la tasa de colonización establecida por el inóculo de HMA nativos.

Los niveles elevados de infección micorrízica promueven la absorción de agua y nutrientes, principalmente, fósforo, que garantizan una buena nutrición de la planta hospedera (Roveda *et al.*, 2007; Cardona *et al.*, 2017). Sin embargo, es necesario destacar, que a pesar de que las especies nativas de HMA empleadas en este estudio sean altamente infectivas (100% de micorrización del sistema radical de las tres especies vegetales), ésta capacidad no garantiza que la simbiosis micorrízica establecida sea considerada como mutualista exitosa, debido a que la simbiosis constituida por los HMA y el hospedero presenta una delgada barrera que separa a estos hongos mutualistas de los parásitos; siendo los niveles de P presentes en el sustrato que colonizan, el factor que tiene relación directa con el porcentaje de colonización y la formación de esporas.

En condiciones de elevadas concentraciones de P en el suelo, los HMA cesan sus actividades y se convierten en parásitos, disminuyendo el intercambio bilateral de nutrientes facilitado por los arbusculos y aumentando la expresión de vesículas, las cuales mediarán la alimentación del hongo, ya que sirven de depósitos de compuestos carbonados (Sieverding, 1991; Medina, 2011; Milano, 2019). En contraste, cuando el P es un elemento limitante, es decir, cuando se reportan bajas concentraciones de este nutriente en el sustrato (como ocurre en los suelos empleados en este bioensayo), se favorece el establecimiento de la simbiosis mutualista (Sieverding, 1991; León, 2006).

Generalmente, las plantas cultivadas en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes tienden a ser micotróficas obligadas, debido a su necesidad de mejorar la toma

de nutrientes (León, 2006).

En la Figura 12 se muestra la riqueza arbuscular (%A) del sistema radical de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, donde se registra la existencia de diferencias estadísticamente significativas (KW= 0,000834655; $p < 0,05$), siendo los ejemplares de frijol pico negro los que exhiben en su sistema radical la menor riqueza arbuscular.

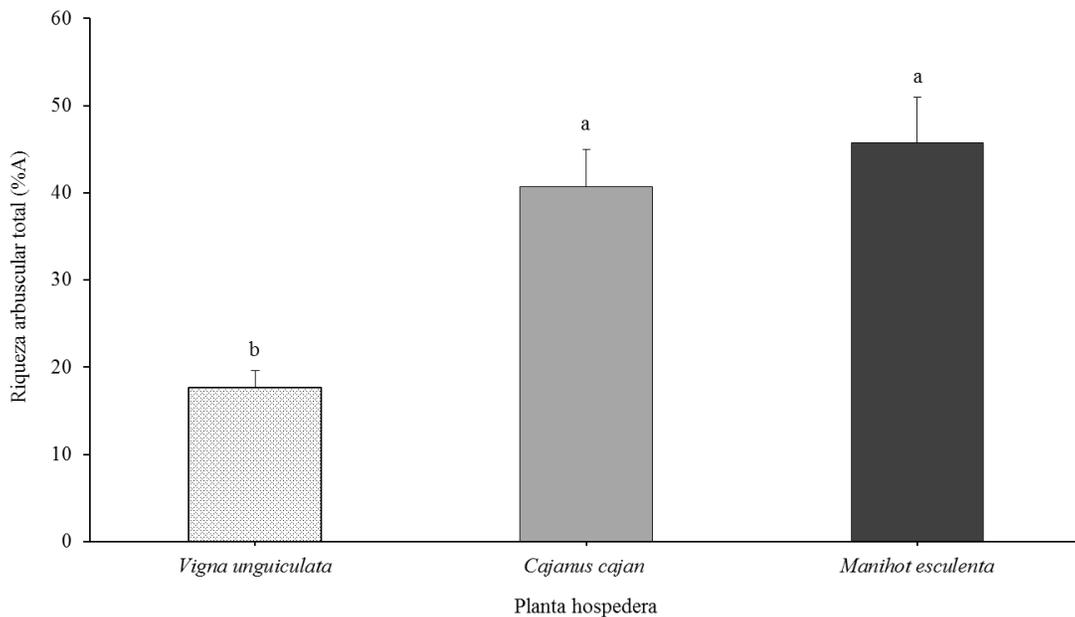


Figura 12. Riqueza arbuscular (%A) del sistema radical de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*, cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

La presencia de arbusculos es un buen indicativo de actividad metabólica asociada al transporte de sustancias a través de membranas (León, 2006). Por lo tanto, se puede inferir que en el momento de muestreo las plantas de chícharo y yuca tenían una mayor dependencia con la simbiosis micorrízica en comparación con los ejemplares de frijol pico negro, ya que se estaba presentando un mayor intercambio bilateral de nutrientes a través de los arbusculos existentes en las células de la corteza.

Los arbusculos también se consideran un indicador más preciso de la efectividad de la colonización micorrízica (Saldaña *et al.*, 2014), ya que al colonizarse nuevas

raíces, los HMA rápidamente producen arbusculos, los cuales posibilitan el intercambio de nutrientes. Estos hongos solo forman vesículas (en las especies capaces de formarlas) al final de la época de crecimiento como dispositivos de almacén de los compuestos carbonados asimilados del hospedero (Velasco *et al.*, 2001).

Al contrastar los resultados del %A con las variables de crecimiento vegetativo (altura, grosor del cuello del tallo, número de hojas fotosintéticas, longitud del sistema radical y biomasa) y la sobrevivencia de las plantas, se pudo observar que a pesar de que *V. unguiculata* presenten el %A más bajo (17,65%), este rubro registra los mayores valores promedios de altura, grosor del cuello del tallo y número de hojas fotosintéticas, por lo que se puede inferir que la simbiosis establecida con el inóculo de HMA nativos es efectiva y que el bajo número de arbusculos contabilizados en el momento del muestreo se debe a la naturaleza efímera de esta estructura fúngica.

Harley y Smith (1983) señalan que la vida media de los arbusculos en actividad es muy corta y varía entre dos y quince días, al cabo de los cuales se colapsa y permanece rodeado por el plasmalema de la célula vegetal, siendo encapsulado por el material depositado en la zona interfacial proveniente presumiblemente del hospedero. Después que los arbusculos se colapsan son degradados completamente y las células del hospedero regresan a su fisiología normal (Camarena-Gutiérrez, 2012). Este continuo proceso de degradación de arbusculos a la vez que se forman otros nuevos es ventajoso para la planta, un arbusculo en degradación, lleno de nutrimentos puede liberar su contenido a la célula de la raíz y a partir de allí distribuirse a toda la planta (Salazar-García, 2002; Aguilera *et al.*, 2007).

Por lo tanto, los resultados de este bioensayo permiten confirmar que la simbiosis establecida por los HMA nativos con el sistema radical de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* es efectiva, pero la respuesta de cada planta hospedera a esta simbiosis varía, debido a que la micorrización de los ejemplares de frijol pico negro promueve el crecimiento del sistema aéreo de la planta, mientras que en los ejemplares de chícharo y yuca, la simbiosis estimula la expansión del sistema radical en búsqueda de nutrientes que garanticen la adaptación y sobrevivencia de estos rubros en el sustrato poco fértil empleado en esta investigación, con un bajo nivel de fósforo asimilable (5,60 mg/kg).

Cuantificación de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares

La Figura 13 refleja que el número de esporas de HMA nativos por 100 g de suelo difiere significativamente (KW= 0,0000265621; $p < 0,05$) en los sustratos donde fueron cultivadas las plantas de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta*, siendo esta última especie vegetal la que registra el mayor número de esporas asociadas a su rizosfera.

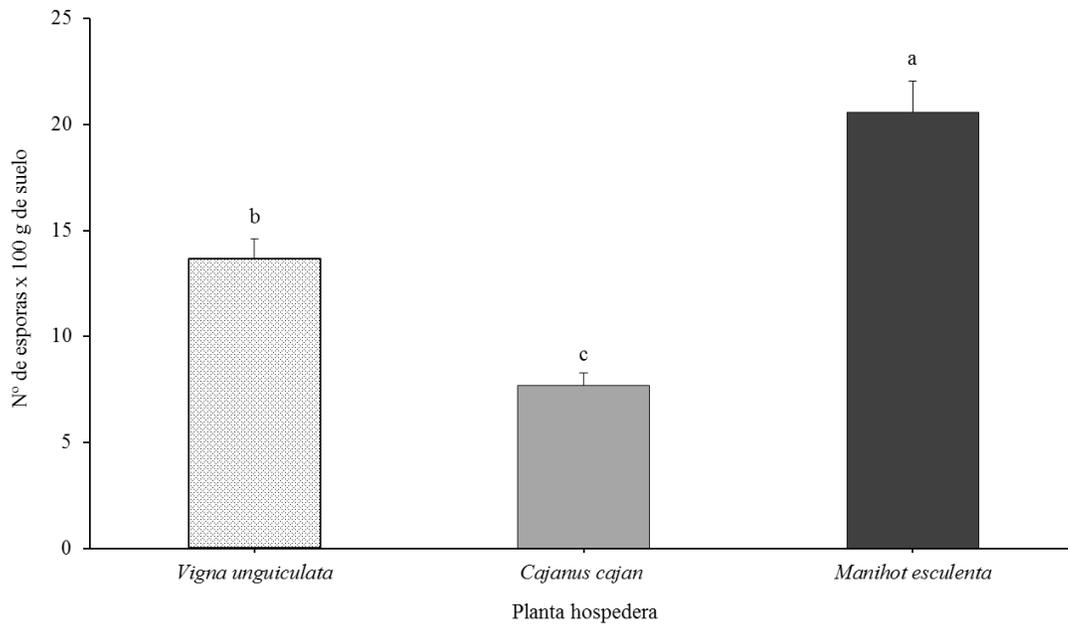


Figura 13. Número de esporas x 100 g de suelo de sustratos inoculados con HMA nativos donde se cultivaron las plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*. Los valores son los promedios \pm el error estándar (n=9). Las letras sobre las barras indican la existencia de diferencias significativas.

Los resultados de esta variable pueden ser atribuidos a la dependencia micorrízica de *M. esculenta*. La yuca y el frijol pico negro han sido reportadas en numerosos estudios como plantas micotróficas obligadas que estimulan el crecimiento y establecimiento de cepas nativas de HMA, por lo que tienen a facilitar una mayor esporulación de estos hongos en los suelos donde son cultivadas (Sánchez, 1999; Colozzi y Cardoso, 2000; Muleta *et al.*, 2008; Kalinhoff *et al.*, 2009; Arias *et al.*, 2012; Rodríguez-López *et al.*, 2015). Razón por la cual, ambos rubros en esta investigación

registran un mayor número de esporas x 100 g de suelo en comparación con el chícharo.

En el caso de *C. cajan*, la textura franco-arenosa del sustrato empleado puede estar influenciando la baja densidad de esporas asociadas a su rizosfera, debido a que esta clase textural dificulta la esporulación de especies nativas de HMA y el establecimiento de la simbiosis micorrízica con diversos hospederos. Estos resultados concuerdan con Guerra y Chacón (2012) quienes reportaron que la baja densidad de esporas de HMA nativos de los suelos donde se cultiva la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq), estaría referida a la clase textural franco-arenosa predominante en Puerto Wilches (Colombia).

Las esporas son células morfológicamente especializadas que no contribuyen directamente en el desarrollo de la simbiosis micorrízica, pero son consideradas como las estructuras reproductivas y de resistencia o supervivencia de los HMA. Se desarrollan partir de una clamidospora o bien a partir del micelio originado en una raíz previamente infectada (Peterson *et al.*, 2004; Velandia, 2006). Son las estructuras reproductivas más importantes debido a que se encargan de transportar la información genética del HMA a nuevos hábitats e iniciar nuevos individuos espacialmente separados del organismo parental. También, pueden actuar como estructuras de sobrevivencia a largo plazo, con capacidad de dispersión por agua o viento, ya que son resistentes a condiciones ambientales adversas (León, 2006).

La formación de esporas generalmente comienza entre la tercera y cuarta semana después de la colonización de la raíz, aunque en algunas especies de HMA se requieren hasta seis meses para su formación. Sin embargo, el tiempo y la extensión de la esporulación pueden ser afectados por la capacidad de cada especie para producir esporas, la planta hospedera, el tipo de suelo y las condiciones medioambientales (Sieverding, 1991; Peterson *et al.*, 2004; León, 2006; Sagadin *et al.*, 2018). Adicionalmente, algunas cepas de HMA son fisiológicamente activas en ciertas épocas del año para realizar la esporulación (Pringle y Bever, 2002; Brundrett y Ashwath, 2013); por lo que la época y las condiciones del muestreo pueden contribuir en las variaciones registradas en el número de esporas en el sustrato (León, 2006; Carosio, 2017).

El número de esporas puede ser un estimado del grado de esporulación y de la riqueza de especies de HMA en condiciones controladas, sin embargo, el número de éstas encontradas en suelos naturales, no representa necesariamente la abundancia verdadera o la contribución ecológica del organismo de la especie presente pero puede servir de referencia en estudios de diversidad de este simbiote (Stürmer y Bellei, 1994; Sanders *et al.*, 1996; Medina, 2011; Marcano, 2012) ya que, aunque estas estructuras se encuentren en el suelo, su número es bajo y no pueden ser identificadas bien sea por daños físicos debido a los cambios en las condiciones climáticas o al ataque de parásitos y depredadores (Lovera, 2004).

La diferencia en la abundancia de esporas se puede relacionar con la permanencia de plantas hospederas en el lugar de cultivo y el establecimiento de los HMA en el suelo. La estrategia más exitosa desarrollada por los HMA para colonizar nuevos hospederos, consiste en desplegar una red de micelio extraradical compleja que comunica las diferentes plantas del ecosistema. La colonización tiende a realizarse en primer lugar por la red de micelio ya establecida, y en segundo lugar por la germinación de esporas (Agrios, 2005; León, 2006). La ventaja de establecer la red, es que ésta le permite al hongo permanecer unido a más de un hospedero, aumentando su oportunidad de supervivencia. Si el hongo opta por producir inicialmente esporas, cada propágulo tendrá una oportunidad de encontrar un hospedero, no siendo ésta la estrategia más efectiva (León, 2006; Peña-Venegas *et al.*, 2006).

El número de esporas de HMA en el suelo que coloniza a menudo esta poco relacionado con la formación de micorrizas en el sistema radical de la planta hospedera. Para algunas especies, la producción de esporas solo ocurre después de que un nivel umbral de colonización es alcanzado (León, 2006; Carosio, 2017). En esta investigación, este fenómeno es claramente observado, debido a que la %F del sistema radical de las tres especies vegetales es del 100% y el número de esporas x 100 g de suelo es de 21, 14 y 8 esporas asociadas a la rizosfera de *M. esculenta*, *V. unguiculata* y *C. cajan*, respectivamente; un número bastante bajo en comparación con el inóculo de HMA nativos inicial (120 esporas por 50 g de inóculo aplicado en el sustrato), lo cual es un indicativo de que estas especies fúngicas están invirtiendo todas sus energías y recursos

en la colonización del sistema radical de estos hospederos en vez de producir esporas (Smith y Read, 2008).

Un alto número de esporas en el suelo no es criterio suficiente para decir que existe una colonización eficiente dentro de la raíz, por lo que es preciso que técnicas moleculares, amplificando el ADN de este órgano, puedan aclarar la efectividad de la colonización micorrízica e identificar la especie de HMA involucrada en la simbiosis (León, 2006).

Identificación de especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en el inoculo nativo

En el inoculo nativo se identificaron seis especies de HMA (Figura 14), pertenecientes a los órdenes Glomerales y Diversiporales, con 4 morfotipos para la familia Glomeraceae representada por un único género *Glomus*, constituida por *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3 y *Glomus pansihalos* y un género y una especie para la familia Diversiporales representada por *Entrophospora* sp. 1 y *Dentiscutata reticulata*, respetivamente.

La taxonomía de los Glomeromycota, al igual que la de muchos otros grupos de hongos, se ha basado principalmente en el estudio de los rasgos morfológicos de las esporas. Géneros y familias se han distinguido por sus conexiones hifales, el modo de formación de la espora, la formación o no de sáculos esporíferos y su ubicación, las paredes de la espora con sus capas (lo cual ha permitido la elaboración de murogramas específicos), la ornamentación que exhiben, la presencia o ausencia de escudos, vesículas, células auxiliares, el grosor de las hifas y la forma de colonización que presentan, entre otros (Peña-Venegas *et al.*, 2006; Smith y Read, 2008; Sánchez *et al.*, 2010; Medina, 2011; Aguilar-Ulloa *et al.*, 2016). Sin embargo, no es posible usar estos criterios para distinguir la colonización a nivel de especie (Brundrett, 1991). Por ello la abundancia de cada especie fúngica generalmente está representada a través de la cuantificación de esporas presente en la rizosfera (Abbott y Gazey, 1994).

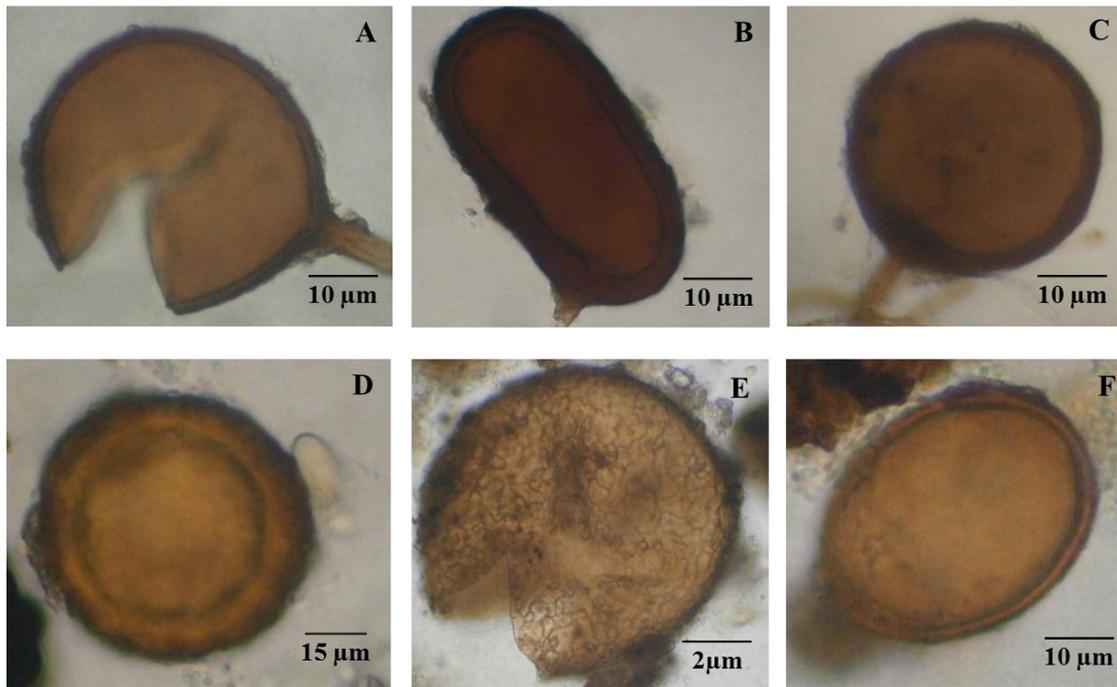


Figura 14. Micrografía de las especies de hongos micorrízicos arbusculares presentes en el inóculo nativo. A: *Glomus* sp. 1, B: *Glomus* sp. 2, C: *Glomus* sp. 3, D: *Glomus pansihalos*, E: *Dentiscutata reticulata* y F: *Entrophospora* sp. 1.

Para el caso concreto de los HMA, no existen claves actualizadas o completas que permitan identificar claramente los organismos colectados en la naturaleza (Peña-Venegas *et al.*, 2006). En las últimas décadas, la filogenia molecular de los Glomeromycota (Schüssler *et al.*, 2001), mediante el empleo de técnicas basadas en PCR como la amplificación de regiones variables de los genes ribosomales como los espaciadores internos de transcripción (ITS) o espaciadores intergénicos (IGS), polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP's), amplificación de secuencias cortas repetidas (microsatélites) y amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD) (León, 2006); ha logrado importantes avances y dada la complejidad de estos estudios ha sido actualizada frecuentemente, creándose nuevas familias y géneros (Schüssler y Walker, 2010). Estas maravillosas técnicas hacen irrefutable la clasificación de las especies, sin embargo, requiere de gran destreza y de una gran inversión en infraestructura y reactivos, por lo que son pocos los investigadores a nivel mundial que pueden trabajar con estos métodos y, por lo tanto, la taxonomía

tradicional continúa siendo una alternativa para aquellos laboratorios con limitaciones de diferente índole (Mimbela, 2012).

Las especies descritas hasta el momento son referidas a las aisladas en países con características edafoclimáticas diferentes a las de Venezuela por lo que muchas veces la descripción de especies identificadas en el país no coinciden con las encontradas en otras latitudes (Mimbela, 2012).

Por otro lado, el bajo número de especies de HMA descritas en el inóculo nativo empleado en este bioensayo puede deberse a que el inóculo proviene de un monocultivo de yuca. Al respecto, Pérez-Luna *et al.* (2012) señalan que la abundancia y la composición de las especies HMA presentes en la rizosfera son afectadas por las prácticas agrícolas así como por el cultivo de especies no micotróficas y el establecimiento de monocultivos. Adicionalmente, Guerra y Chacón (2012) indican que la reducción de la diversidad vegetal del ecosistema, afecta concomitantemente la distribución y composición de la comunidad de HMA.

La pérdida o disminución de la diversidad taxonómica tiene también un importante impacto sobre la diversidad funcional de los HMA (Sasvári *et al.*, 2011), debido a que el establecimiento de monocultivos favorece la predominancia de las especies de HMA benéficas para el rubro, reduciendo la población de especies menos benéficas, lo cual es atribuido a la naturaleza obligada de la simbiosis establecida por estos hongos con la planta hospedera. La simbiosis une el crecimiento y la reproducción tanto de la planta hospedera como del hongo a las condiciones del suelo (León, 2006).

Finalmente, cabe destacar que el género *Glomus* es el más dominante bajo las características establecidas para el pool de micorrizas nativas, mostrando un alto grado de adaptabilidad ecológica, comparado con los otros géneros, que tal vez sean más exigentes en cuanto a las especies vegetales que colonizan y a las condiciones ambientales (Hart *et al.*, 2001; Cai *et al.*, 2014; Garzón, 2016).

Medina *et al.* (2010), Pérez-Luna *et al.* (2012) y Rodríguez-López *et al.* (2015) establecen que la dominancia de *Glomus* en las poblaciones nativas de los suelos agrícolas se debe posiblemente a que cuenta con un micelio extrarradical altamente infectivo; tienen un amplio rango de adaptación al tipo de suelo y las condiciones

edafoclimáticas; y gran capacidad para sobrevivir a condiciones variables de pH tanto ácidos como alcalinos (pH = 2,7-9,2). Posiblemente estos atributos le permita a las especies de este género establecer simbiosis activa con las plantas hospederas en mayor proporción que los demás géneros presentes en el inoculo nativo.

CONCLUSIONES

Las plantas de *Vigna unguiculata* colonizadas por cepas nativas de HMA registran los valores promedios más elevados de altura y grosor del cuello del tallo.

Cajanus cajan inoculada con HMA nativos muestra el menor número de hojas fotosintética por planta y de esporas por 100 g de suelo.

Los ejemplares de *Manihot esculenta* cultivados en suelos inoculados con HMA nativos muestran los valores más altos de biomasa seca promedio (g) en comparación con las leguminosas evaluadas en este ensayo.

La compatibilidad exitosa entre las plantas de chícharo y yuca con el inóculo nativo de HMA permite la expansión del sistema radical en búsqueda de nutrientes que garanticen la adaptación y sobrevivencia de estos rubros en los suelos empleados en esta investigación.

Las cepas nativas de HMA son altamente infectivas y colonizan el 100% del sistema radical de las plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca.

V. unguiculata exhibe en su sistema radical la menor riqueza arbuscular (17,65%).

La simbiosis establecida por los HMA nativos con el sistema radical de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta* es efectiva, variando la respuesta a esta simbiosis dependiendo de la especie de la planta hospedera.

RECOMENDACIONES

Los experimentos en ambientes controlados (en condiciones de vivero) permiten aislar y manipular variables, generando información muy valiosa sobre la infectividad y efectividad de las cepas nativas de HMA sobre el crecimiento vegetativo de *V. unguiculata*, *C. cajan* y *M. esculenta*. Sin embargo, no revelan la realidad ecológica de la interacción micorriza-planta hospedera por lo que es necesario realizar experimentos multifactoriales en campo, con el fin de contrastar los resultados obtenidos.

En virtud de las dificultades confrontadas para la identificación taxonómica de estas especies fúngicas, es necesario realizar estudios basados en técnicas moleculares para mejorar la identificación de estos hongos y para entender la relación entre la diversidad genética, morfológica y funcional de estas especies.

Realizar nuevos estudios que permitan conocer como las especies de HMA nativos asociados a los suelos del estado Sucre se distribuyen, interaccionan con el medio que les rodea y su función ecológica, con el objetivo de promover la agricultura sustentable y amigable con el medio que pueda ayudar a prever las respuestas de los ecosistemas terrestres frente al cambio global.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, L. y Gazey, C. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant Soil*, 159: 69-78.
- Agrios, G. 2005. *Plant pathology*. Quinta edición. Editorial Academic Press. California, USA.
- Agüero-Fernández, Y.; Hernández-Montiel, L.; Nieto-Garibay, A.; Troyo-Diéquez, E.; Zulueta-Rodríguez, R. y Murillo-Amador, B. 2016. Hongos micorrízicos arbusculares como agentes mitigadores del estrés salino por NaCl en plántulas de albahaca. *Nova Scientia*, 8(17): 60-86.
- Aguilar, E.; Segreda, A.; Saborío, D.; Morales, J.; Chacón, M.; Rodríguez, L.; Acuña, P.; Torres, S. y Gómez, Y. 2016. *El cultivo de la yuca (Manihot esculenta Crantz) en Costa Rica*. Instituto Nacional de Innovación y Transferencia en Tecnología Agropecuaria (INTA). San José, Costa Rica.
- Aguilar-Ulloa, W.; Arce-Acuña, P.; Galiano-Murillo, F. y Torres-Cruz, T. 2016. Aislamiento de esporas y evaluación de métodos de inoculación en la producción de micorrizas en cultivos trampa. *Tecnología en Marcha*, Edición Especial Biocontrol: 5-14.
- Aguilera, L.; Olalde, V.; Arriaga, R. y Contreras, R. 2007. Micorrizas arbusculares. *Ciencia Ergo Sum*, 14(3): 300-306.
- Aguinaga, M. 2019. Inoculación de hongos micorrízicos arbusculares en *Amaranthus* sp. y su efecto en la biorremediación de suelo contaminado con plomo. Trabajo de grado. Departamento Académico de Microbiología y Parasitología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo. Lambayeque, Perú.
- Aguirre, P. 2009. Caracterización nutricional del grano de caupi *Vigna unguiculata* L. en ratas. Tesis de maestría. Escuela de Posgrados en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.
- Allen, E.; Allen, M.; Helm, D.; Trappe, J.; Molina, R. y Rincón, E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. En: *The significance and regulation of soil biodiversity*. Collins, H.; Robertson, G. y Klug, M. (eds). Kluwer Academic Publishers. Ámsterdam, Países bajos. Págs. 47-62.
- Allen, M. 1996. The ecology of arbuscular mycorrhizas: A look back into 20th century a peek into the 21st. *Mycological Research*, 100: 769-782.
- Alvarado, C.; Dasgupta, N.; Ambriz, E.; Sánchez, J. y Villegas, J. 2011. Hongos micorrízicos arbusculares y la fitorremediación de plomo. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 27: 357-364.
- Alvarado, M.; Díaz, A. y Peña, M. 2014. Productividad de tomate mediante micorriza arbuscular en agricultura protegida. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(3): 513-518.

- André, J.; Declerck, S. y Strullu, D. 2005. *In vitro* culture of mycorrhizas. En: *In vitro culture of mycorrhizas*. Declerck, S.; Strullu, D. y André, J. (eds). Springer-Verlag Berlin. Heidelberg, Alemania. Págs. 3-14.
- Araméndiz-Tatis, H.; Cardona-Ayala, C. y Combatt-Caballero, E. 2016. Contenido nutricional de líneas de frijol caupí (*Vigna unguiculata* L. Walp.) seleccionadas de una población criolla. *Información Tecnológica*, 27(2): 53-60.
- Arias, R.; Heredia-Abarca, G.; Sosa, V. y Fuentes-Ramírez, L. 2012. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores under different coffee production systems and in a tropical montane cloud forest patch in Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 85: 179-193.
- Arismendi, L. 2001. Investigación sobre el cultivo de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz.) en el Oriente de Venezuela. *Revista UDO Agrícola*, 1(1): 1-10.
- Attia, R.; El-Tabey, A.; Aman, M. y Hamza, M. 1994. Effect of cooking and decortication on the physical properties the chemical composition and the nutritive value of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Food Chemistry*, 50(2): 125-131.
- Azcón, A. y Barea, J. 1980. Avances recientes en el estudio de las micorrizas arbusculares: factores que afectan su formación, función y aplicaciones prácticas en la agricultura. *Manuales de edafología*, 43: 3-4.
- Azcón-Aguilar, C. y Barea, J. 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens an overview of the mecanismos involved. *Mycorrhiza*, 6: 457-464.
- Azcón-Bieto, J. y Talón, M. 2013. *Fundamentos de fisiología vegetal*. Editorial McGrawHill/Interamericana. Barcelona, España.
- Bago, B.; Pfeffer, P.; Abubaker, J.; Jun, J.; Allen, J.; Brouillette, J.; Douds, D.; Lammers, P. y Shachar-Hill, Y. 2003. Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. *Plant Physiology*, 131: 1-11.
- Barea, J. 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56(417): 1761-1778.
- Barea, J.; Andrade, G.; Bianciotto, V.; Dowling, D.; Lohrke, S.; Bonfante, P.; O'gara, F. y Azcón-Aguilar, C. 1998. Impact on arbuscular mycorrhiza formation of *Pseudomonas* strains used as inoculants for biocontrol of soil-borne fungal plant pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(6): 2304-2307.
- Barrer, S. 2009. El uso de hongos micorrízicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Facultad de Ciencias Agropecuarias*, 7(1): 123-132.
- Bárzana, G. 2014. Regulación por micorrizas arbusculares de la fisiología y las acuaporinas de maíz (*Zea mays* L.) en relación con la tolerancia de la planta hospedadora al déficit hídrico. Tesis doctoral. Programa de Doctorado en

Biología Fundamental y de Sistemas, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Granada, España.

- Becerra, A.; Bartoloni, N.; Cofré, N.; Soteras, F. y Cabello, M. 2016. Hongos micorrízico-arbusculares asociados a Chenopodiaceae en dos ambientes salinos de Córdoba. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51(1): 5-13.
- Beltrano, J. y Ronco, M. 2008. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: Effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(1): 29-37.
- Benítez, J. y Bustamante, J. 2011. Estudio del efecto del escaldado en algunas propiedades de la harina de guandul (*Cajanus cajan* L. Millps). Trabajo de grado. Escuela de Ingeniería de Alimentos, Facultad de Ingeniería, Universidad del Valle. Santiago de Cali, Colombia.
- Biró, I. y Trakács, T. 2006. Study of adaptability of different *Glomus mosseae* strains to soil heavy metal content. *Cereal Research Communications*, 34(1): 127-130.
- Bolaños, M. 1998. *Condiciones ecológicas que influyen sobre la población de endomicorrizas en la zona cafetera*. Resúmenes. IX Congreso Colombiano de la Ciencia del suelo. Paipa, Colombia. Págs. 120-121.
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21: 171-313.
- Brundrett, M. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154: 275-304.
- Brundrett, M. y Ashwath, N. 2013. Glomeromycotan mycorrhizal fungi from tropical Australia III. Measuring diversity in natural and disturbed habitats. *Plant and Soil*, 370: 419-433.
- Bustamante, A. y Zambrano, W. 2014. Eficiencia de la multiplicación de hongos micorrízicos arbusculares (HMA), nativos en *Zea mays* L. en condiciones de invernadero, mayo-diciembre, 2014. Trabajo de grado. Departamento Académico de Microbiología y Parasitología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional "Pedro Ruiz Gallo". Lambayeque, Perú.
- Cabello, M. 1999. Effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) isolated from hydrocarbon polluted soils. *Journal of Basic Microbiology*, 2: 89-95.
- Cai, X.; Peng, Y.; Yang, M.; Zhang, T. y Zhang, Q. 2014. Grassland degradation decrease the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi species in Tibet plateau. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(2): 333-339.
- Calderón, L.; Gómez, L.; Blanco, F. y Uribe, L. 2000. La inoculación con *Glomus manihotis* sobre el crecimiento y desarrollo de plantas de yuca producidas *in vitro*, en la fase de aclimatación. *Agronomía Costarricense*, 24(2): 25-29.

- Camarena-Gutiérrez, G. 2012. Interacción planta-hongos micorrízicos arbusculares. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 18(3): 409-421.
- Camargo-Ricalde, S.; Montaña, N.; De la Rosa-Mera, C. y Montaña, A. 2012. Micorrizas: una gran unión debajo del suelo. *Revista Digital Universitaria*, 13(7): 3- 19.
- Campos, A. 1994. Evaluación de *Rhizobium* sp. y *Bradyrhizobium* sp. en fríjol (*Vigna unguiculata* L. Walp) nativos de diferentes áreas de producción del estado Monagas y evaluación de desinfección del suelo. Trabajo para ascender a la categoría de Profesor Asociado. Escuela de Ingeniería Agronómica, Universidad de Oriente. Maturín, Venezuela.
- Cardona, W.; Gutiérrez, J.; Monsalve, O. y Bonilla, C. 2017. Efecto de la salinidad sobre el crecimiento vegetativo de plantas de mora de Castilla (*Rubus glaucus* Benth.) micorrizadas y sin micorrizar. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 11(2): 253-266.
- Cardona-Ayala, C.; Jarma-Orozco, A.; Araméndiz-Tatis, H.; Peña-Agresott, M. y Vergara-Córdoba, C. 2014. Respuestas fisiológicas y bioquímicas del fríjol caupí (*Vigna unguiculata* L. Walp.) bajo déficit hídrico. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 8(2): 250-261.
- Carosio, M. 2017. Relación de los hongos formadores de micorrizas respecto de las variables fisicoquímicas de suelos de Mendoza cultivados con tomate para industria. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, Argentina.
- Carpintero, S. 2006. Evaluación de micorrizas arbusculares en algunas especies vegetales estudiadas en un bosque muy seco tropical y un bosque seco tropical en las localidades de los Cachicatos y Chiguana en el Estado Sucre. Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.
- Carpio, A.; Davies, F. y Arnold, M. 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi, organic and inorganic controlled-release fertilizers: effect on growth and leachate of container-grown bush morning glory (*Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa*) under high production temperatures. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130: 131-139.
- Carrenho, R.; Silva, E.; Botelho, S. y Ramos, V. 2001. Successive cultivation of maize and agricultural practices on root colonization, number of spores and species of arbuscular mycorrhizal fungi. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32: 262-270.
- Carvalho, A.; Mateus, N.; Farias, D.; Brito, L.; Pereira, R.; Viana, M.; Gouveia, S.; Sampaio, S.; Barbosa, M.; Gomes, G.; Morais, S.; Costa, C. y Freire, F. 2012. Nutritional ranking of 30 Brazilian genotypes of cowpeas including determination of antioxidant capacity and vitamins. *Journal of Food Composition and Analysis*, 26(1): 81-88.
- Castillo, N. 1987. *Una introducción al estudio del suelo y de los fertilizantes*. Editorial

América C.A. Caracas, Venezuela.

- Castillo-Gómez, C.; Narváez-Solarte, W. y Hahn-von-Hessberg, C. 2016. Agromorfología y usos del *Cajanus cajan* L. Millsp. (Fabaceae). *Boletín Científico del Centro de Museos Museo de Historia natural*, 20(1): 2462-8190.
- Cedano, J. 2006. *Guía técnica cultivo del Guandul*. Editorial CEDAF. Santo Domingo, República Dominicana.
- Cedeño, J. y Maldonado, M. 2003. Comercialización de la yuca en snack al mercado mexicano. Trabajo de grado. Escuela de Comercio Exterior e Integración, Facultad de Ciencias Económicas, Universidad Tecnológica Equinoccial. Quito, Ecuador.
- Centurión, H.; Espinosa, M. y Cázares, C. 2003. *Inventario de recursos filogenéticos alimentarios de Tabasco*. Editorial Fundación Produce Tabasco de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México, D. F., México.
- Colozzi, A. y Cardoso, E. 2000. Detecção de fungos micorrízicos arbusculares em raízes de Cafeeiro e de Crotalaria cultivada na entrelinha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35: 2033-2042.
- Cuenca, G.; Cáceres, A.; Oirdobro, G.; Hasmy, Z. y Urdaneta, C. 2007. Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*, 32(001): 23-29.
- Cuenca, G.; De Andrade, Z.; Lovera, M.; Fajardo, L. y Meneses, E. 2004. The effect of two arbuscular micorrizal inocula of contrasting richness and the same micorrizal potencial on the growth and survival of wild plant species from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany*, 82: 582-589.
- Daniell, T.; Husband, R.; Fitter, A. y Young, J. 2001. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing arable crops. *FEMS Microbiology Ecology*, 36: 203-209.
- Daniels, B. y Trappe, J. 1980. Factors affecting spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. *Mycologia*, 72: 457-471.
- Dannowski, M. y Werner, A. 1997. The important of plant roots for ecological assessment of soil structure in laboratory and in the landscape. *Australian Journal Agricultura Research*, 48(2): 73-88.
- Davila, L.; Ramos, C. y Rosales, C. 2009. Multiplicación de hongos micorrízicos arbusculares nativos de cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) en maíz (*Zea mays*) bajo distintos tratamientos agronómicos. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Básicas y Educación, Universidad Popular del Cesar. Valledupar, Colombia.
- Demür, S. 2004. Influence of arbuscular mycorrhiza on some physiological growth parameters of pepper. *Turkish Journal of Biology*, 28: 85-90.
- Díaz, A.; Cortinas, H.; Valadez, J. y Peña, M. 2014. Micorriza arbuscular como alternativa en la producción de sorgo en Tamaulipas, México. *Investigación y*

Ciencia, 22(62): 56-68.

- Díaz, F.; Alvarado, C.; Ortiz C. y Grageda, C. 2013. Nutrición de la planta y calidad de fruto de pimiento asociado con micorriza arbuscular en invernadero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4: 315-321.
- Dodd, M.; Janson, S.; Facione, N.; Faucett, J.; Froelicher, E.; Humphreys, J.; Lee, K.; Miaskowski, C.; Puntillo, K.; Rankin, S. y Taylor D. 2001. Advancing the science of symptom management. *Journal of Advanced Nursing*, 33(5): 668-676.
- Ehlers, A. 1997. Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *Field Crops Research*, 53: 187-204.
- Evelin, H.; Giri, B. y Kapoor, R. 2013. Ultrastructural evidence for AMF mediated salt stress mitigation in *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza*, 23: 71-86.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2008. “Yuca para la seguridad alimentaria y energética. La inversión en investigación y desarrollo podría aumentar el rendimiento y usos industriales”. “FAO”. <<http://www.fao.org/newsroom/es/news/2008/1000899/index.html>> (02-01-2021).
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2015. “Propiedades del suelo”. “FAO”. <<http://www.fao.org/soils-portal>> (15-01-2021).
- Fiol, A. 2011. Análisis de proteómica comparativa en la variedad resistente de *Manihot esculenta* Crantz bajo la infección de *Enterobacter cloacae*. Trabajo de grado. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Flores, C.; Madriz, P.; Warnock, R. y Trujillo, A. 2005. Evaluación de altura de plantas y componentes del rendimiento de seis genotipos del género *Vigna* en dos localidades de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia*, 22: 351-364.
- Flores, C. y Cuenca, G. 2004. Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (tara amarilla), asteraceae. *Interciencia*, 29(11): 632-637.
- FONAIAP (Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias). 1988. El cultivo del frijol *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Series de Paquetes tecnológicos*, 5: 9-37.
- Gardezi, A.; Cetina, V.; Ferrera-Cerrato, R.; Velásquez, J.; Pérez, C. y Larqué, M. 2001. Hongos micorrízicos arbusculares como componente de control biológico de la pudrición causada por *Fusarium* sp. en gladiola. *Terra*, 19(3): 259-264.
- Garrido, S. 1994. *Interpretación de análisis de suelos*. Guía práctica para muestrear los suelos e interpretar su análisis. Getafe. Madrid, España.
- Garzón, L. 2016. Importancia de las micorrizas arbusculares (MA) para un uso sostenible del suelo en la Amazonia colombiana. *Revista Luna Azul*, 42: 217-234.

- Gaur, A. y Adholeya, A. 2004. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Current Science*, 86(4): 528-534.
- Gerdemann, J. 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: *The development and function of roots*. Torrey, J. y Clarkson, D. (eds). Academic Press. New York, USA. Págs. 575-591.
- Gerdemann, J. y Nicolson, T. 1963. Spore mycorrhizal endogone extracted soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 73: 261-270.
- González, J. 2014. Efecto del uso y ocupación en las propiedades físicas y químicas en un suelo del piedemonte llanero. Tesis de maestría. Departamento de Ingeniería Civil y Agrícola, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Graham, J. 2001. What do root pathogens see in mycorrhizas? *New Phytologist*, 149: 357-359.
- Gross, E.; Cordeiro, L. y Caetano, F. 2003. Anatomical and ultrastructural aspects of root and mycorrhiza of *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. var. *falcata* (Benth.) Altschul (Leguminosae-Mimosoideae). *Revista Brasileira de Botânica*, 26(4): 515-523.
- Guerra, B. 2008. Micorriza arbuscular. Recurso microbiológico en la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha*, 21(1): 191-201.
- Guerra, B. y Chacón, M. 2012. Simbiosis micorrízica arbuscular y acumulación de aluminio en *Brachiaria decumbens* y *Manihot esculenta*. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 10(2): 87-98.
- Guzmán-González, S. y Farías-Larios, J. 2005. Biología y regulación molecular de la micorriza arbuscular. *Revista de Avances en Investigación Agropecuaria*, 9(2): 17-31.
- Harley, J. y Smith, S. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press Inc. London, United Kingdom.
- Hart, M.; Reader, R. y Klironomos, J. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia*, 93(6): 1186-1194.
- Hernández, D. 2000. Las micorrizas. *Terralia*, 14: 12-19.
- Hernández-Martínez, M.; Cetina-Alcalá, V.; González-Chávez, M. y Cervantes-Martínez, C. 2006. Inoculación micorrízica y su efecto en el crecimiento de dos leguminosas arbóreas. *Terra Latinoamericana*, 24(1): 65-73.
- Hillocks, R.; Minja, E.; Nahdy, M. y Subrahmanyam, P. 2000. Diseases and pests of pigeonpea in eastern Africa. *International Journal of Pest Management*, 46(1): 7-18.

- IFA (Asociación Internacional de la Industria del fertilizante). 1992. *World fertilizer use manual*. IFA. Paris, Francia. Recuperado de: <http://www.fertilizer.org>.
- IITA (Instituto de Investigaciones Tropicales Agrícolas). 2007. “Caupí”. “IITA”. <<http://www.iita.org/cms/details/cowpea>>. (18-12-2020).
- Ildermaro, J.; Ramírez, M.; Petit, B.; Colmenares, C. y Parra, I. 2017. Efecto de hongos micorrízicos arbusculares y estiércol de bovino en el crecimiento de *Capsicum frutescens* L. *Bioagro*, 29(2): 137-144.
- INVAM (International Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi). 1999. “Taxonomy the fungi mycorrhizal arbuscular”. “West Virginia University” <<http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/mycorrhizas>>. (10-01-2021).
- Jaizme-Vega, M.; Rodríguez-Romero, A. y Barroso, L. 2006. Effect of the combined inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant-growth promoting rhizobacteria on papaya (*Carica papaya*) infected with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Fruits*, 61(3): 1-7.
- Janos, D. 1980. Mycorrhizal influence tropical succession. *Biotropica*, 12: 56-64.
- Kalinhoff, C.; Cáceres, A. y Lugo, L. 2009. Cambios en la biomasa de raíces y micorrizas arbusculares en cultivos itinerantes del Amazonas venezolano. *Interciencia*, 34: 571-576.
- Kass, D. 1996. *Fertilidad de suelos*. Editorial EUNED. San José, Costa Rica.
- Kula, A.; Hartnett, D. y Wilson, G. 2005. Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecology Letters*, 8: 61-69.
- León, D. 2006. Evaluación y caracterización de micorrizas arbusculares asociadas a yuca (*Manihot esculenta* sp.) en dos regiones de la Amazonía colombiana. Trabajo de grado. Escuela de Microbiología Agrícola y Veterinaria, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- Ley-Rivas, J.; Sánchez, J.; Furrázola, E.; Rodríguez-Rodríguez, R. y Gómez, O. 2017. Variabilidad funcional de hongos arbusculares en el cultivo de papaya en la etapa de vivero. *Acta Botánica Cubana*, 216(1): 47-54.
- Liasu, M. y Ogundola, A. 2006. Effects of pre- and post-transplant inoculation with *Glomus mosseae* on heavy metal (cadmium) absorption by potted tomato plants. *Middle East Journal of Scientific Research*, 1(1): 16-22.
- Linares, G. 1993. Evaluación agronómica de 50 líneas F1 de frijol (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), provenientes del cruce de las líneas A-4 * M-28-6-6, en la sabana de Jusepín, en lluvias de Norte 1991-1992. Trabajo de grado. Escuela de Ingeniería Agronómica, Universidad de Oriente. Jusepín, Venezuela.
- López, M.; Bolívar, Á.; Salas, M. y Gouveia, M. 2006. Prácticas conservacionistas y rotación con quinchoncho alternativas sustentables para los agroecosistemas de sabanas de Guárico, Venezuela. *Agronomía Tropical*, 56(1): 75-109.

- López, M. y Estrada, H. 2015. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo. *Bioagrocencias*, 8(1): 3-11.
- Lovera, M. 2004. Ecología y distribución: Hacia una biogeografía de los hongos micorrízicos-arbusculares. Tesis doctoral. Postgrado en Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela.
- Lynch, J. 1990. *The rhizosphere*. John Wiley & Sons. New York, USA.
- Manjarrez-Martínez, M.; Ferrera, R. y González, M. 1999. Efecto de la vermicomposta y la micorriza arbuscular en el desarrollo y tasa fotosintética de chile serrano. *Terra*, 17(1): 9-15.
- Marcano, R. 2012. Evaluación de micorrizas arbusculares en dos sistemas de producción, agrícola y pecuario, en la “Granja La Esperanza” en el sector Tarabacoa, municipio Bolívar de estado Sucre. Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.
- Marler, M.; Zabinski, C. y Callaway, R. 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native Bunchgrass. *Ecology*, 80(4): 1180-1186.
- Martínez, L. y Pugnaire, F. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 18(2): 44-54.
- Martínez-García, L. 2011. Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos. Respuesta a factores de estrés ambiental. *Ecosistemas*, 20(2-3): 117-120.
- Medina, F. 2011. Efecto de las micorrizas arbusculares y la fertilización con fósforo en el crecimiento y desarrollo de plantas de *Petroselinum sativum* Mill. Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.
- Medina, L.; Rodríguez, Y.; Torres, Y. y Herrera, R. 2010. Aislamiento e identificación de hongos micorrízicos arbusculares nativos de la zona de Las Caobas, Holguín. *Cultivos Tropicales (La Habana)*, 31: 33-42.
- Meléndez, G. 2012. Evaluación de las propiedades físicas de un suelo cultivado con caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) bajo la aplicación de biosólidos. Trabajo de grado. Programa Académico de Ingeniería Agrícola, Facultad de Ingeniería, Universidad del Valle. Santiago de Cali, Colombia.
- Milano, A. 2019. Efecto del vermicompost en el crecimiento vegetativo de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. cultivada en suelos inoculados con hongos micorrízicos arbusculares nativos, bajo condiciones de vivero. Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.
- Mimbela, I. 2010. Efecto de la esterilización de suelo, la fertilización con fósforo e inoculación con micorrizas arbusculares en el crecimiento y desarrollo de plántulas de perejil (*Petroselinum sativum*) en condiciones de vivero. Trabajo para ascender a la categoría de Profesor Asistente. Departamento de Biología,

Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.

- Mimbela, I. 2012. Caracterización e identificación morfológica de hongos formadores de micorriza arbuscular, del orden Glomerales, en cinco municipios del estado Sucre, Venezuela. Trabajo para ascender a la categoría de Profesor Agregado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.
- Montañez, B. 2009. Efecto de la micorrización en plantas de aguacate (*Persea americana* L.) durante la fase de vivero en suelos provenientes de los Llanos Orientales. Tesis de maestría. Postgrado en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Montaño, N.; Camargo-Ricalde, S.; García-Sánchez, R. y Monroy, A. 2009. *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT y Mundi-Prensa SA de CV. México, D. F., México.
- Morton, J.; Bentivenga, S. y Wheeler, W. 1993. Germ plasm in the international collection of arbuscular and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (INVAM) and procedures for culture development, documentation and storage. *Mycotaxon*, 48: 491-528.
- Morton, J. y Benny, G. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37: 471-491.
- Morton, J. y Redecker, D. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93(1): 181-195.
- Mula, M. y Saxena, K. 2010. *Lifting the level of awareness on pigeon pea: a global perspective*. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics. ICRISAT, Science with a human face. Recuperado de http://oar.icrisat.org/193/1/296_10_Lifting_eh_level_of_awareness_on_Pigeonpea.pdf.
- Muleta, D.; Assefa, F.; Nemomissa, S. y Granhall, U. 2008. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi spores in soils of smallholder agroforestry and monocultural coffee systems in southwestern Ethiopia. *Biology and Fertility of Soils*, 44: 653-659.
- Murkute, A.; Sharma, S. y Singh, S. 2006. Studies on salt stress tolerance of citrus rootstock genotypes with arbuscular mycorrhizal fungi. *Horticultural Science (Prague)*, 33(2): 70-76.
- Navarro, B. y Navarro G. 2003. *Química agrícola: el suelo y los elementos químicos esenciales para la vida vegetal*. Segunda edición. Mundi prensa. Madrid, España.
- NCBI (National Center for Biotechnology Information). 2010. "Glomeromycota taxonomy". "NCBI". <http://www.Amf-phylogeny_home>. (10-12-2020).
- Ortiz, H.; Trejo, R.; Valdez, R.; Arreola, J.; Flores, A. y López, B. 2009. Fitoextracción

- de plomo y cadmio en suelos contaminados usando quelite (*Amaranthus hybridus* L.) y micorrizas. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 15(2): 161-168.
- Paillacho, F. 2010. Evaluación de la efectividad de las micorrizas arbusculares nativas sobre el desarrollo y estado nutritivo del palmito (*Bactris gasipaes* HBK) en etapa de vivero, en Santo Domingo de los Tsáchilas. Trabajo de grado. Departamento de Ciencias de la Vida, Escuela Politécnica del Ejército. Santo Domingo de los Tsáchilas, Ecuador.
- Pawlowska, T. y Taylor, J. 2004. Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 427: 733-737.
- Peña-Venegas, C.; Cardona, G.; Mazorra, A.; Arguellez, J. y Arcos A. 2006. *Micorrizas arbusculares de la amazonia colombiana*. Catalogo Ilustrado. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá, Colombia.
- Pérez, A. y Peroza, V. 2013. Micorrizas arbusculares asociadas al pasto angleton (*Dichathium aristatum* Benth) en fincas ganaderas del municipio de Tolú, Sucre-Colombia. *Revista MVZ Córdoba*, 18(1): 3362-3369.
- Pérez, D.; Camacaro, N.; Morros, E. e Higuera, A. 2013. *Leguminosas de granos comestible en Venezuela*. Agricultura en Venezuela N° 1. Ediciones ONCTI. Caracas, Venezuela.
- Pérez, P. 2013. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Ixta-Popo. Trabajo de grado. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México.
- Pérez, Y.; Álvarez, J.; Mendoza, J.; Pat, J.; Gómez, R. y Cuevas, L. 2012. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en maíz con cultivo de cobertura y biofertilizantes en Chiapas, México. *Gayana y Botánica*, 69(1): 45-56.
- Pérez-Luna, Y.; Álvarez-Solís, J.; Mendoza-Vega, J.; Pat-Fernández, J.; Gómez-Álvarez, R. y Cuevas, L. 2012. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en maíz con cultivo de cobertura y biofertilizantes en Chiapas, México. *Gayana Botánica*, 69(1): 46-56.
- Peterson, R.; Massicotte, H. y Melville, L. 2004. *Mycorrhizas: Anatomy and cell biology*. CABI publishing. Ottawa, Canadá.
- Pfeffer, P.; Douds, D.; Bécard, G. y Shachar-Hill, Y. 1999. Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an Arbuscular Mycorrhiza. *Plant Physiology*, 120: 587-598.
- Phillips, J. y Hayman, D. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment to infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55: 158-161.
- Pírela-Almarza, A.; Aguirre-Serpa, O.; Ramírez-Villalobos, M.; Petit, B.; Bracho, B. y Parra, I. 2018. Efecto de hongos micorrízicos arbusculares y del estiércol de

- ovino en el desarrollo inicial de la lechosa (*Carica papaya* L.) var. maradol roja. *Bioagro*, 30(1): 79-86.
- Porter, W.; Robson, A. y Abbott, L. 1987. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *Journal of Applied Ecology*, 24: 659-662.
- Posada, R.; Madriñan, S. y Rivera, E. 2012. Relationships between the litter colonization by saprotrophic and arbuscular mycorrhizal fungi with depth in a tropical forest. *Fungal Biology*, 116(7): 747-755.
- Pringle, A. y Bever, J. 2002. Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany*, 89: 1439-1446.
- Rabie, G. 2005. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungus to red kidney and wheat plants tolerance grown in heavy metal-polluted soil. *African Journal of Biotechnology*, 4(4): 332-345.
- Rabie, G. y Almadini, A. 2005. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *African Journal of Biotechnology*, 4(3): 210-222.
- Ramírez, R. 1997. *Propiedades físicas químicas y biológicas de los suelos*. Convenio FENALCE-SENA-SAC. Santafé de Bogotá, Colombia.
- Redecker, D.; Kodner, R. y Graham, L. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289(5486): 1920-1921.
- Rey, A.; Chamorro, D. y Ramírez, M. 2005. Efecto de la doble inoculación de rizobios y micorrizas sobre la producción y calidad del forraje de *Leucaena leucocephala*. *Revista Corpoica*, 6(2): 52-59.
- Reyes, I. 2011. La micorriza arbuscular (MA) centro de la rizosfera: comunidad microbiana dinámica del suelo. *ContactoS*, 81: 17-23.
- Robertson, S.; McGill, W.; Massicotte, H. y Rutherford, P. 2007. Petroleum hydrocarbon contamination in boreal forest soils: a mycorrhizal ecosystems perspective. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 82: 213-240.
- Rodríguez-López, C.; Navarro, A.; Arboleda-Valencia, J.; Valencia-Jiménez, A. y Valle-Molina, R. 2015. Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a plantas de *Zea mays* L. en un agroecosistema del Atlántico, Colombia. *Revista de Agronomía*, 23(1): 20-34.
- Rojas, M. 2012. Estudio de las características fisicoquímicas de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) y sus efectos en la calidad de hojuelas fritas para su procesamiento en la empresa Pronal S.A. Trabajo de grado. Escuela de Química, Facultad de Tecnologías. Universidad Tecnológica de Pereira. Pereira, Colombia.
- Roveda, G.; Cabra, L.; Ramírez, M. y Peñaranda, A. 2007. Efecto de las micorrizas

- arbusculares sobre la aclimatación y endurecimiento de microplántulas de mora (*Rubus glaucus*). *Revista Corpoica-Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 8(1): 28-36.
- Rubio, R.; Cepeda, M.; Borie, F. y Contreras, A. 1997. Efecto de hongos micorrizógenos arbusculares sobre el crecimiento de algunas hortalizas en almácigo y posterior trasplante. *Agricultura Técnica (Chile)*, 57(3): 161-168.
- Ruiz, P.; Rojas, K. y Sieverding, E. 2011. La distribución geográfica de los hongos de micorriza arbuscular: una prioridad de investigación en la Amazonía peruana. *Espacio y Desarrollo*, 23: 47-63.
- Sagadin, M.; Monteoliva, M.; Luna C. y Cabello M. 2018. Diversidad e infectividad de hongos micorrícicos arbusculares nativos provenientes de algarrobales del Parque Chaqueño argentino con características edafoclimáticas contrastantes. *Agriscientia*, 35(2): 19-33.
- Salazar-García, S. 2002. *Las micorrizas pueden mejorar la nutrición del árbol*. Nutrición del aguacate: principios y aplicaciones. INIFAP-INPOFEOS. México, D. F., México.
- Saldaña, M.; Gómez, R.; Rivera, M.; Álvarez, J.; Ortiz, C. y Pat, J. 2014. Efecto de abonos orgánicos en la dinámica microbiológica del suelo y producción de *Alpinia purpurata* (Vieill) K. Schum. *Interciencia*, 39(11): 809-815.
- Sánchez, M. 1999. *Endomicorrizas en agroecosistemas colombianos*. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.
- Sánchez, M. 2002. *Efecto de las micorrizas arbusculares en el desarrollo de los cultivos agrícolas*. Resúmenes. XV Congreso Mexicano de Botánica. Querétaro, México. Págs. 14-19.
- Sánchez, M.; Posada, R.; Velásquez, D. y Narváez, M. 2010. *Metodologías básicas para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular*. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.
- Sanders, I.; Clapp, J. y Wiemken, A. 1996. The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystems- A key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist, Elsevier*, 133: 125-129.
- Sannazzaro, A.; Ruiz, O.; Albertó, E. y Menéndez, A. 2006. Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices*. *Plant Soil*, 285: 279-287.
- Sasvári, Z.; Hornok, L. y Posta, K. 2011. The community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of maize grown in a 50-year monoculture. *Biology and Fertility of Soils*, 47: 167-176.
- Scambato, A. 2013. Influencia de la simbiosis con micorrizas arbusculares y rizobios sobre el crecimiento y la tolerancia a estrés salino en especies forestales de *Prosopis*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad

de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

- Schüssler, A. 2009. "Glomeromycota Phylogeny". "Arbuscular mycorrhizal (AM) and related fungi". <<http://www.lrzmuemchen.de/~schuessler/amphylo/>>. (10-12-2020).
- Schüssler, A.; Schwartzzott, D. y Walker, C. 2001. A new phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105: 1413-1421.
- Schüssler, A. y Walker, C. 2010. *The Glomeromycota*. A species list with with new famyloes and new genera. The Royal Botanic Garden library. Edinburgh, Escocia.
- Serrano, A. 2009. Influencia de la aplicación de dos bioestimulantes en el crecimiento, desarrollo y productividad de la habichuela (*Vigna unguiculata* (L.) Walp Cv. gr. Sesquipedalis) Var. Lina. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Técnicas, Universidad de Granma. Bayamo, Cuba.
- Sierra-Escobar, J.; Navarro, R. y Yepes, G. 2017. Efectos de la interacción de hongos micorrizo arbusculares (HMA) y *Meloidogyne javanica* en plántulas de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss). *Bionatura*, 2(3): 21-26.
- Sieverding, E. 1991. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Eschbom, Germany.
- Silveira, A. y Cardoso, E. 2004. Arbuscular mycorrhiza and kinetic parameters of phosphorus absorption by bean plants. *Scientia Agricola (Piracicaba, Brazil)*, 61(2): 203-209.
- Simon, L.; Bousquet, J.; Levesque, R. y Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, 363: 67-69.
- Smith, F.; Jacobsen, I. y Smith, S. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytologist*, 147: 357-366.
- Smith, S. y Read, D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press. Cambridge, Gran Bretaña.
- Sosa, T.; Sánchez, J.; Morales, E. y Cruz, F. 2006. Interacción micorrizas arbusculares-*Trichoderma harzianum* (Moniliaceae) y efectos sobre el crecimiento de *Brachiaria decumbens* (Poaceae). *Acta Biológica Colombiana*, 11(1): 43-54.
- Stahl, D.; Willians, S. y Christensen, M. 1988. Efficacy of native vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after severe soil disturbance. *New Phytologist*, 110: 347-354.
- Strack, D.; Fester, T.; Hause, B.; Schliemann, W. y Walter, M. 2003. Arbuscular micorrizal biological, chemical and molecular. *Journal of Chemical Ecology*, 29(25): 1955-1979.

- Stürmer, L. y Bellei, M. 1994. Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catalina, Brazil. *Canadian Journal of Botany*, 72(3): 359-363.
- Suárez, L. y Mederos, V. 2011. Apuntes sobre el cultivo de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz). Tendencias actuales. Revisión bibliográfica. *Cultivos Tropicales*, 32(3): 27-35.
- Tahat, M.; Sijam, K. y Othman, R. 2010. Mycorrhizal fungi as a biocontrol agent. *The Plant Pathology Journal*, 9: 198-207.
- Tapia, J.; Ferrera, R.; Varela, L.; Rodríguez, J.; Soria, J.; Tiscareño, N.; Loredó, C.; Alcalá, J. y Villar, C. 2010. Infectividad y efectividad de hongos micorrízicos arbusculares nativos de suelos salinos en el cultivo de lechuga (*Latuca sativa*). *Revista Mexicana de Micología*, 31: 69-74.
- Tawarayama, K. 2003. Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 49: 655-668.
- Tena, A. 2002. Presencia de hongos micorrízicos arbusculares en plantas silvestres de suelos salinos en el estado de Colima. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Colima. Tecomán, México.
- Terry, E. y Leyva, A. 2006. Evaluación agrobiológica de la coinoculación micorrizas-rizobacterias en tomate. *Agronomía Costarricense*, 30(1): 65-73.
- Torrealba, G.; Reina, Y.; León, O.; Martínez, G.; Higuera, A. y Sáez, T. 2014. Evaluación y selección participativa de cultivares de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Agronomía Tropical*, 64(1-2): 73-81.
- Trejo, D.; Ferrera, R.; García, R.; Varela, L.; Lara, L. y Alarcón, A. 2011. Efectividad de siete consorcios nativos de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de café en condiciones de invernadero y campo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 23-31.
- Trouvelot, A.; Kough, J. y Gianinazzi-Pearson, V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. En: *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. Gianinazzi-Pearson, V. y Gianinazzi, S. (eds). Editorial INRA. Paris, Francia. Págs. 101-109.
- Usuga, C.; Castañeda, D.; Franco, A.; Gómez, F. y Lopera, C. 2008. Efecto de la micorrización y la fertilización en la acumulación de biomasa en plantas de banano (*Musa AAA* cv. Gran Enano) (Musaceae). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 61(1): 4269-4278.
- Varón, D. 2017. Relación entre la precipitación y la colonización de las raíces por micorrizas arbusculares en un bosque seco tropical. Trabajo de grado. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad ICESI. Cali, Colombia.
- Vásquez, D. 2000. Efecto de hongos micorrízicos arbusculares en el desarrollo de

plantas de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) variedad Montalbán en condiciones de umbráculo. Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Cumaná, Venezuela.

- Velandia, D. 2006. Evaluación y caracterización de micorrizas arbusculares asociadas a yuca (*Manihot esculenta*) en dos regiones de la amazonia colombiana. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias, Microbiología Agrícola y Veterinaria, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- Velasco, J.; Ferrera, R. y Suarez, A. 2001. Vermicomposta, micorriza arbuscular y *Azospirillum brasilense* en tomate de cascara. *Terra*, 19(3): 22-54.
- Viera, W.; Campaña, D.; Lastra, A.; Vásquez, W.; Viteri, P. y Sotomayor, A. 2017. Micorrizas nativas y su efecto en dos portainjertos de tomate de árbol (*Solanum betaceum* Cav.). *Bioagro*, 29(2): 105-114.
- Yao, Q.; Li, X.; Feng, G. y Christie, P. 2001. Influence of extramatrical hyphae on mycorrhizal dependency of wheat genotypes. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32: 3307-3317.

APÉNDICES

Apéndice 1. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 7 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	25,50	a
<i>C. cajan</i>	9	17,72	b

Apéndice 2. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 14 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	32,53	a
<i>C. cajan</i>	9	21,33	b

Apéndice 3. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 21 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	41,47	a
<i>C. cajan</i>	9	22,06	b

Apéndice 4. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 28 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	41,86	a
<i>C. cajan</i>	8	21,59	b

Apéndice 5. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 35 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	40,39	a
<i>C. cajan</i>	8	22,13	b

Apéndice 6. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 42 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	6	42,08	a
<i>C. cajan</i>	7	23,00	b

Apéndice 7. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 15 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	32,53	a
<i>C. cajan</i>	9	21,33	b
<i>M. esculenta</i>	9	4,84	c

Apéndice 8. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 30 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	41,67	a
<i>C. cajan</i>	8	21,59	b
<i>M. esculenta</i>	9	8,61	c

Apéndice 9. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la altura de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 45 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	6	42,08	a
<i>C. cajan</i>	7	23,00	b
<i>M. esculenta</i>	7	9,84	c

Apéndice 10. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 7 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	1,96667	a
<i>C. cajan</i>	9	0,18889	b

Apéndice 11. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 14 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	2,03333	a
<i>C. cajan</i>	9	0,19333	b

Apéndice 12. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 21 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	2,3125	a
<i>C. cajan</i>	9	0,1956	b

Apéndice 13. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 28 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	2,325	a
<i>C. cajan</i>	8	0,195	b

Apéndice 14. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 35 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	2,325	a
<i>C. cajan</i>	8	0,206	b

Apéndice 15. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 42 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	6	2,400	a
<i>C. cajan</i>	7	0,201	b

Apéndice 16. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 15 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	2,03333	a
<i>M. esculenta</i>	9	0,30111	b
<i>C. cajan</i>	9	0,19333	b

Apéndice 17. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 30 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	2,325	a
<i>M. esculenta</i>	9	0,339	b
<i>C. cajan</i>	8	0,195	c

Apéndice 18. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al grosor del cuello del tallo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 45 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	6	2,400	a
<i>M. esculenta</i>	7	0,379	b
<i>C. cajan</i>	7	0,201	c

Apéndice 19. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de hojas fotosintéticas de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 14 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	5,66667	a
<i>C. cajan</i>	9	2,16667	b

Apéndice 20. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de hojas fotosintéticas de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 21 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	7,5625	a
<i>C. cajan</i>	9	2,0556	b

Apéndice 21. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de hojas fotosintéticas de *Vigna unguiculata* y *Cajanus cajan* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 28 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	8,4375	a
<i>C. cajan</i>	8	2,3125	b

Apéndice 22. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de hojas fotosintéticas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 15 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	9	5,66667	a
<i>M. esculenta</i>	9	2,88889	b
<i>C. cajan</i>	9	2,16667	b

Apéndice 23. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de hojas fotosintéticas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos, a los 30 días después de su emergencia.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>V. unguiculata</i>	8	4,4375	a
<i>M. esculenta</i>	9	4,1111	a
<i>C. cajan</i>	8	2,3125	b

Apéndice 24. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la longitud del sistema radical de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>M. esculenta</i>	7	11,524	a
<i>C. cajan</i>	8	10,750	a
<i>V. unguiculata</i>	9	7,033	b

Apéndice 25. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la biomasa seca promedio de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>M. esculenta</i>	7	3,99429	a
<i>V. unguiculata</i>	9	1,34111	b
<i>C. cajan</i>	8	1,03750	b

Apéndice 26. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado a la riqueza arbuscular (%A) del sistema radical de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos inoculados con HMA nativos.

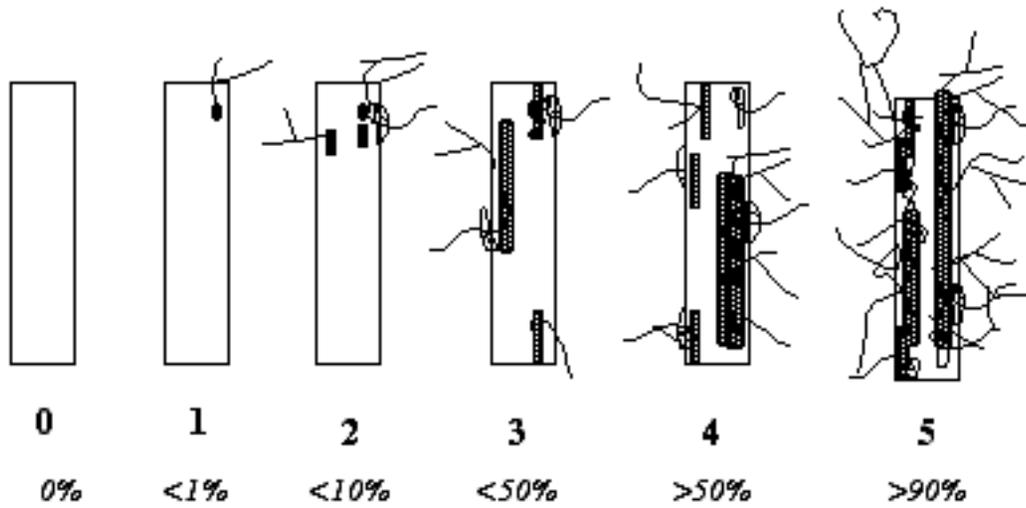
<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>M. esculenta</i>	7	45,7714	a
<i>C. cajan</i>	8	40,7225	a
<i>V. unguiculata</i>	9	17,6511	b

Apéndice 27. Análisis *a posteriori* (Duncan 95%) aplicado al número de esporas x 100 g de suelo de sustratos inoculados con HMA nativos donde se cultivaron las plantas de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta*.

<i>Planta hospedera</i>	<i>Casos</i>	<i>Media</i>	<i>Grupos homogéneos</i>
<i>M. esculenta</i>	9	20,5556	a
<i>V. unguiculata</i>	9	13,6667	b
<i>C. cajan</i>	9	7,6667	c

ANEXOS

SCORING MYCORRHIZAL COLONIZATION IN CLASSES FROM 0 TO 5



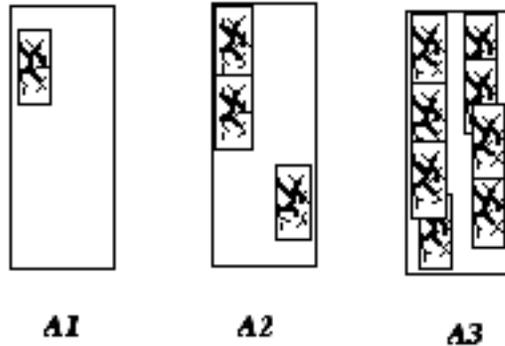
SCORING ARBUSCULE ABUNDANCE

None : A0

Few arbuscules : A1

Frequent : A2

Abundant : A3



Anexo 1. Estimación de la infección micorrízica y abundancia arbuscular según Trouvelot *et al.* (1986).



Anexo 2. Carta de colores para las esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA). Tomado de INVAM (1999).

HOJAS DE METADATOS

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 1/6

Título	EFEECTO DE LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NATIVOS EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO DE TRES ESPECIES VEGETALES
Subtítulo	

Autor(es)

Apellidos y Nombres	Código CVLAC / e-mail	
Medina M. Fanny Del V.	CVLAC	18 417 742
	e-mail	<i>medinamfanny_13@hotmail.com</i>
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	

Palabras o frases claves:

<i>Vigna unguiculata</i>
<i>Cajanus cajan</i>
<i>Manihot esculenta</i>
Biofertilizantes
Agricultura sustentable
Efectividad
Infectividad

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 2/6

Líneas y sublíneas de investigación:

Área	Subárea
Ciencias	Biología

Resumen (abstract):

Se evaluó el efecto de la inoculación de los HMA nativos sobre el crecimiento vegetativo de *Vigna unguiculata*, *Cajanus cajan* y *Manihot esculenta* cultivadas en suelos de baja fertilidad, como los del estado Sucre, con el fin de comprobar la existencia de preferencia en la interacción micorriza-planta. Plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca cultivadas en suelos esterilizados y mantenidas bajo condiciones de vivero fueron inoculadas con un pool de HMA nativos, evaluándose la altura, grosor del cuello del tallo, número de hojas totales y sobrevivencia de las plantas. Después de la cosecha, se cuantificó la longitud del sistema radical, biomasa seca de la parte aérea, porcentaje de infección micorrízica, riqueza arbuscular total y el número de esporas x 100 g de suelo. Los resultados del bioensayo reflejaron que la respuesta de los hospederos a la colonización del sistema radical por los HMA nativos varía dependiendo de las especies involucradas en la simbiosis, siendo esta interacción capaz de potenciar el crecimiento de la parte aérea (altura, grosor del cuello del tallo y número de hojas fotosintéticas) de *V. unguiculata* mientras que en los ejemplares de *M. esculenta* permite alcanzar los valores más elevados de longitud del sistema radical y biomasa seca. La sobrevivencia de las plantas y frecuencia de micorrización (%F) arrojaron diferencias estadísticamente no significativas entre las especies vegetales. La riqueza arbuscular (%A) y el número de esporas x 100 g de suelo reflejaron diferencias estadísticamente significativas, siendo *M. esculenta* la que registra los valores más altos en ambas variables. Los resultados evidencian que los HMA nativos pueden ser empleados como biofertilizantes de las plantas de frijol pico negro, chícharo y yuca en la fase de semillero, ya que contribuye a garantizar el establecimiento exitoso de estos rubros en suelos poco fértiles, reduciendo o evitando en gran medida la utilización de fertilizantes químicos, disminuyendo así los costos de producción.

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 3/6

Contribuidores:

Apellidos y Nombres	ROL / Código CVLAC / e-mail	
	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	

Fecha de discusión y aprobación:

Año Mes Día

--	--	--

Lenguaje: SPA

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 4/6

Archivo(s):

Nombre de archivo	Tipo MIME
TA-medinaf.doc	Word 1997-2003

Alcance:

Espacial: Nacional (Opcional)

Temporal: Temporal (Opcional)

Título o Grado asociado con el trabajo:

Trabajo para ascender a la categoría de Profesor Asistente

Nivel Asociado con el Trabajo: Profesor Asistente

Área de Estudio:

Biología

Institución(es) que garantiza(n) el Título o grado:

UNIVERSIDAD DE ORIENTE, NÚCLEO DE SUCRE

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 5/6



UNIVERSIDAD DE ORIENTE
CONSEJO UNIVERSITARIO
RECTORADO

CUN°0975

Cumaná, 04 AGO 2009

Ciudadano
Prof. JESÚS MARTÍNEZ YÉPEZ
Vicerrector Académico
Universidad de Oriente
Su Despacho

Estimado Profesor Martínez:

Cumplo en notificarle que el Consejo Universitario, en Reunión Ordinaria celebrada en Centro de Convenciones de Cantaura, los días 28 y 29 de julio de 2009, conoció el punto de agenda **"SOLICITUD DE AUTORIZACIÓN PARA PUBLICAR TODA LA PRODUCCIÓN INTELECTUAL DE LA UNIVERSIDAD DE ORIENTE EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL DE LA UDO, SEGÚN VRAC N° 696/2009"**.

Leído el oficio SIBI – 139/2009 de fecha 09-07-2009, suscrita por el Dr. Abul K. Bashirullah, Director de Bibliotecas, este Cuerpo Colegiado decidió, por unanimidad, autorizar la publicación de toda la producción intelectual de la Universidad de Oriente en el Repositorio en cuestión.

comunicación que hago a usted a los fines consiguientes.

UNIVERSIDAD DE ORIENTE	
SISTEMA DE BIBLIOTECA	
RECIBIDO POR	<i>Martínez</i>
FECHA	5/8/09
HORA	5:30

Cordialmente,

JUAN A. BOLANOS CUMBELO
Secretario

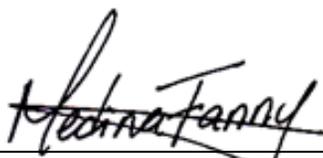
C.C: Rectora, Vicerrectora Administrativa, Decanos de los Núcleos, Coordinador General de Administración, Director de Personal, Dirección de Finanzas, Dirección de Presupuesto, Contraloría Interna, Consultoría Jurídica, Director de Bibliotecas, Dirección de Publicaciones, Dirección de Computación, Coordinación de Teleinformática, Coordinación General de Postgrado.

JABC/YGC/maruja

Apartado Correos 094 / Telfs: 4008042 - 4008044 / 8008045 Telefax: 4008043 / Cumaná - Venezuela

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso- 6/6

Artículo 41 del REGLAMENTO DE TRABAJO DE PREGRADO (vigente a partir del II Semestre 2009, según comunicación CU-034-2009) : “los Trabajos de Grado son de la exclusiva propiedad de la Universidad de Oriente, y sólo podrán ser utilizados para otros fines con el consentimiento del Consejo de Núcleo respectivo, quien deberá participarlo previamente al Consejo Universitario para su autorización”.



MSc. Fanny del V. Medina M.
AUTORA