

**CAMBIOS EN LA BIOMASA DE RAÍCES Y MICORRIZAS
ARBUSCULARES EN CULTIVOS ITINERANTES DEL AMAZONAS
VENEZOLANO**

Carolina Kalinhoff, Alicia Cáceres y Leonardo Lugo

RESUMEN

La asignación de biomasa a la producción de raíces finas en plantas terrestres y la formación de asociaciones simbióticas micorrízico arbusculares (MA) constituyen de importantes adaptaciones en condiciones de baja fertilidad. En un mosaico de agricultura itinerante, conformado por dos áreas de cultivo (conucos), dos áreas de 2-4 y de 4-6 años de abandono después de ser cultivadas (barbechos) y un área de bosque lluvioso poco perturbado, se compararon la biomasa de raíces finas (diámetro <2mm), el potencial infectivo del suelo y la densidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Muestras de suelo y raíces fueron colectadas al azar en los primeros 15cm de profundidad. Se observó una proporción significativamente mayor de raíces finas en el manto superficial de raíces

(estera) respecto al suelo mineral del bosque. La biomasa de raíces finas disminuyó marcadamente y la estera de raíces fue eliminada con la conversión de bosque a conuco; sin embargo, se formó una estera de raíces incipiente en un periodo de barbecho de seis años. La colonización MA, el número de esporas y el potencial infectivo del suelo aumentaron significativamente en el conuco y en los barbechos respecto al bosque. Los resultados muestran que los efectos adversos que pudiese tener el fuego sobre los HMA son revertidos durante la etapa de cultivo, debido posiblemente a la siembra de plantas altamente susceptibles a la colonización MA. Estas tendencias apoyan el carácter sustentable de la agricultura itinerante de la etnia piaroa cuando es practicada en su forma tradicional.

Introducción

Los suelos que sustentan los bosques de la cuenca amazónica son altamente lixiviados, predominantemente ácidos y de

baja fertilidad (Cuevas, 2001). Las plantas que se desarrollan bajo estas condiciones exhiben frecuentemente una alta asignación de biomasa a las raíces finas (Bloom *et al.*, 1985), la

cual tiende a acumularse en los primeros centímetros del suelo mineral, o a formar parte de las esteras radicales (Stark y Jordan, 1978; Jackson *et al.*, 1997), contribuyendo a la in-

corporación de nutrientes inorgánicos en un ambiente donde la pérdida potencial de cationes es alta y su disponibilidad baja (Medina y Cuevas, 2000). Esta fracción de la biomasa de

PALABRAS CLAVE / Agricultura de Tala y Quema / Bosque Tropical Lluvioso / Estera de Raíces / Hongos Micorrízicos / Piaroa / Raíces Finas /

Recibido: 28/04/2009. Modificado: 13/07/2009. Aceptado: 14/07/2009.

Carolina Kalinhoff. Licenciada en Biología y estudiante de Doctorado en Ciencias, Mención Botánica, Universidad Central de Venezuela (UCV). Dirección: Laboratorio de Nutrición Mineral de Plantas Silvestres, Instituto de Biología

Experimental (IBE). Apartado 47114, Caracas 1041A, Venezuela. e-mail: ckalinhoff@gmail.com

Alicia Cáceres. Licenciada en Biología, UCV, Venezuela. M.Sc. en Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones

Científicas, Venezuela. Doctor en Ciencias Mención Botánica, UCV. Profesora UCV, Venezuela. e-mail: alicia.caceres@ciens.ucv.ve

Leonardo Lugo Salinas. Ingeniero Forestal y M.Sc. en Manejo de Bosques Tropicales, Uni-

versidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Doctor, Mención Desertificación, Universidad de Valencia, España. Profesor, ULA, Venezuela. e-mail: salinas@ula.ve

CHANGES IN ROOT BIOMASS AND ARBUSCULAR MYCORRHIZAE IN SHIFTING CROPS OF THE VENEZUELAN AMAZON

Carolina Kalinhoff, Alicia Cáceres and Leonardo Lugo

SUMMARY

The allocation of biomass to the production of fine roots in terrestrial plants and arbuscular mycorrhizal (AM) symbiotic partnerships are important adaptations under conditions of low fertility. In a mosaic of shifting cultivation, comprising two growing areas (conucos) and two 2-4 and 4-6 years deserted areas after being cultivated (fallow), and a little disturbed rain forest area, differences in fine root biomass (diameter <2mm), infective potential of soil and spore density of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) were assessed. Roots and soil samples were collected at random in the first 15cm of depth. There was a significantly higher proportion of fine roots in the mantle root surface (mat

with respect to the mineral soil of the forest. Fine root biomass decreased markedly and the root mat was eliminated with the conversion of forest to conuco; however, within a six year fallow period an incipient root mat formed. AM colonization, number of spores and infective potential of the soil increased significantly in conuco and fallows with respect to the forest. The results show that the adverse effects that fire might have on the AMF were reversed during cultivation, possibly due to the planting of species that are highly susceptible to AM colonization. These trends support the sustainable nature of the piaroa ethnic group shifting cultivation, when it is practiced in its traditional form.

MUDANÇAS NA BIOMASSA DE RAÍZES E MICORRIZAS ARBUSCULARES EM CULTIVOS ITINERANTES DO AMAZONAS VENEZOLANO

Carolina Kalinhoff, Alicia Cáceres e Leonardo Lugo

RESUMO

A designação de biomassa a produção de raízes finas em plantas terrestres e a formação de associações simbióticas micorrízico arbusculares (MA) constituem adaptações de importância em condições de baixa fertilidade. Em um mosaico de agricultura itinerante, conformado por duas áreas de cultivo (parcelas), duas áreas de 2-4 e de 4-6 anos de abandono depois de ser cultivadas (pousios) e uma área de bosque chuvoso pouco perturbado, se compararam a biomassa de raízes finas (diâmetro <2mm), o potencial infectivo do solo e a densidade de esporas de fungos micorrízicos arbusculares (HMA). Amostras de solo e raízes foram coletadas aleatoriamente nos primeiros 15cm de profundidade. Observou-se uma proporção significativamente maior de raízes finas no manto

superficial de raízes (estera) relativo ao solo mineral do bosque. A biomassa de raízes finas diminuiu marcadamente e a esteira de raízes foi eliminada com a conversão de bosque a parcelas; No entanto, se formou uma esteira de raízes incipiente em um período de pousio de seis anos. A colonização MA, o número de esporas e o potencial infectivo do solo aumentaram significativamente nas parcelas e nos pousios relativo ao bosque. Os resultados mostram que os efeitos adversos que pudese ter o fogo sobre os HMA são revertidos durante a etapa de cultivo, devido possivelmente a plantações altamente susceptíveis à colonização MA. Estas tendências apóiam o caráter sustentável da agricultura itinerante da etnia piaroa quando é praticada em sua forma tradicional.

raíces, conjuntamente con las asociaciones simbióticas micorrízico arbusculares, tiene una gran importancia en el ciclaje de nutrientes, ya que la productividad primaria en la mayoría de los ecosistemas terrestres se encuentra limitada por la disponibilidad de recursos (Chapin, 1980; Chapin *et al.*, 2002).

Las micorrizas arbusculares (MA) son asociaciones simbióticas mutualistas, formadas entre hongos del suelo del phylum *Glomeromycota* y el 80% de las plantas vasculares terrestres (Smith y Read, 1997; Schüßler *et al.*, 2001). El efecto principal de las MA es el incremento en la incorporación de nutrientes a la planta, particularmente aquellas formas iónicas de baja movilidad o concentración en la solución del suelo, como son

el fosfato, amonio, zinc y cobre (Barea, 1991). Es por ello que las MA constituyen una adaptación de gran importancia para el funcionamiento de los ecosistemas (Miller y Jastrow, 1994), especialmente en condiciones de baja fertilidad. En algunos casos, el éxito del proceso de sucesión en bosques tropicales húmedos, requiere la presencia de hongos micorrízicos arbusculares (HMA), ya que numerosas especies de plantas pioneras y colonizadoras tempranas son altamente dependientes de esta asociación simbiótica para sobrevivir y crecer (Zangaro *et al.*, 2000, 2002, 2007; Flores y Cuenca, 2005).

La presencia de plantas susceptibles a ser colonizadas por el hongo (micotróficas), y la cantidad y composición del

inóculo natural de HMA presente en el suelo (constituido por esporas, micelio, raíces, fragmentos de raíces, u otro material colonizado por el hongo) determinan la formación de MA (Tommerup, 1992). Algunos autores han evaluado el efecto de las perturbaciones antrópicas originadas por tala y quema, sobre la dinámica del inóculo de HMA en bosques tropicales con especial énfasis en su conversión a pastizales (Fischer *et al.*, 1994; Picone, 2000; Aguilar-Fernández *et al.*, 2009), pero se han realizado pocos estudios sobre el efecto de la tala y quema sobre las micorrizas arbusculares en las primeras etapas de la agricultura migratoria (Cáceres, 1989).

La agricultura migratoria o itinerante practicada en su for-

ma ancestral por numerosas etnias de la cuenca amazónica, consiste en talar y quemar pequeñas áreas de bosque primario (<1ha), para sembrar plantas de interés local, principalmente yuca amarga (*Manihot esculenta* Crantz.), conformando un conuco o unidad de producción concebida con fines de subsistencia de pequeños grupos familiares (Jordan, 1987; Uhl, 1987). Una vez culminado el ciclo de cultivo del conuco, se inicia una etapa de descanso del terreno (barbecho) que favorece la regeneración natural de la vegetación (Varma, 2003), mediante la llegada de propágulos de especies del bosque circundante, siempre que en el mosaico de vegetación donde se establezcan los conucos predominen áreas de bosque

sin perturbar (Álvarez-Buylla y García-Barrios, 1991). En este contexto, la duración del periodo de barbecho determina la sustentabilidad de este tipo de cultivo, ya que permite la recuperación de la productividad y diversidad perdidas durante la quema y la fase corta de cultivo (Szott *et al.*, 1999).

El objetivo de este estudio fue describir los cambios producidos en la biomasa de raíces finas, la intensidad de colonización, la densidad de esporas y la infectividad de los hongos micorrízicos arbusculares en las primeras etapas de la agricultura itinerante practicada por una comunidad piaroa en el amazonas venezolano, tomando como referencia el bosque lluvioso poco perturbado.

Materiales y Métodos

Área de estudio

En la Reserva Forestal Sipapo, estado Amazonas, Venezuela (4°55' - 5°05'N y 67°35' -67°45'O), se evaluaron cuatro etapas de la agricultura itinerante piaroa, con dos réplicas cada una. Las cuatro etapas consistieron en dos conucos activos, dos barbechos de 2-4 años de abandono después del cultivo (barbecho 1), dos barbechos de 4-6 años de abandono (barbecho 2), y un área de bosque poco perturbado. En cada localidad se demarcó una parcela de 300m², donde se tomaron al azar un total de cinco muestras de suelo y de raíces, dando un total de 10 réplicas para cada etapa evaluada.

Entre las especies con mayor densidad (número de individuos por 100m²) de cada localidad se encuentran; en el bosque, *Duguetia flagellaris* (Annonaceae), *Heteropsis spruceana* (Araceae), *Senefeldera inclinata* (Euphorbiaceae), *Endlicheria chalisea* (Lauraceae), *Neea floribunda* (Nyctaginaceae) e *Inga edulis* (Mimosaceae).

En los conucos domina la especie de cultivo *M. esculenta* (Euphorbiaceae). En una densidad mucho menor se encuentra *Zea mays* (Poaceae). Adicionalmente se encuentran algunas especies frutales tales como

Pourouma cecropiifolia (Cecropiaceae), *Attalea racemosa* (Arecaceae), *Pouteria caimito* (Sapotaceae), *Inga edulis* (Mimosaceae) y *Bactris gasipaes* (Arecaceae). En los barbechos dominan especies pioneras de la sucesión como *Vismia amazonica* (Clusiaceae), *V. macrophylla* (Clusiaceae), *Miconia* sp. (Melastomataceae) y los frutales cultivados antes mencionados (Villarreal, 2002).

La temperatura media anual en el lugar es de 26°C, el periodo de lluvia se extiende desde mayo hasta agosto, con 2700mm de precipitación media anual, y el de sequía se extiende desde noviembre hasta febrero (Estévez y Dumith, 1997).

Análisis de suelos

Se realizaron análisis de los primeros 15cm de profundidad del suelo. El carbono orgánico y la materia orgánica fueron determinados por el método de Walkley y Black (Jackson, 1976), el nitrógeno total por el método micro-Kjeldahl y el fósforo disponible por el método de extracción en FNH₄ y HCl (Bray y Kurtz, 1945). La acidez intercambiable se determinó mediante el método de Yuan (1959) y el aluminio intercambiable por el método de titulación de Van Raij (1978). Los cationes intercambiables fueron extraídos con una solución de NH₄OAc 1M (Thomas, 1982) y se determinaron por espectrofotometría de absorción atómica. La textura se determinó por el método de Bouyoucos (1936).

Variables analizadas

Biomasa de raíces. Se tomaron muestras de suelo mediante la técnica del monolito de Böhm (1979), de 0-5, 5-10 y 10-15cm de profundidad, sin discriminar entre especies vegetales (Herrera *et al.*, 1988). La estera de raíces fue separada del suelo mineral en caso de que estuviera presente. Los monolitos fueron secados al aire y las raíces separadas manualmente en tres categorías de diámetro, <0,5; 0,5-2; y 2-6mm (categorías 1, 2 y 3, respectivamente) y llevadas a peso constante a 60°C por 48h. Las raíces de la primera y segunda categoría (diámetro <2mm) fueron consideradas raíces finas en este estudio. No se discriminó entre raíces vivas y muertas. Los resultados fueron expresados en kg·m⁻².

Colonización micorrízica. Las raíces finas extraídas de los monolitos fueron aclaradas con KOH 10%, acidificadas en HCl 10% y teñidas con azul de tripan (Phillips y Hayman, 1970). En algunos casos se aplicó una solución blanqueadora fuerte de KOH al 10% y H₂O₂ 30p/v 1:1. Se determinó la colonización micorrízica en 100 campos por réplica, evaluando la presencia o ausencia de estructuras características de las MA; arbusculos, vesículas, enrollados hifales e hifas (McGonigle *et al.*, 1990).

Aislamiento y conteo de esporas. Las esporas se aislaron a partir de 50g de suelo, por triplicado, según el método de tamizado húmedo, decantado y centrifugación en sacarosa (Sie-

verding, 1991). Se contaron únicamente las esporas vivas, con una lupa (40X). Se consideraron vivas aquellas esporas enteras y con contenido lipídico.

Potencial micorrízico (infectividad) de los suelos. De acuerdo al método de Porter (1979) modificado por Sieverding (1991), se realizaron diluciones seriadas de suelo no estéril de cada localidad, utilizando el mismo suelo previamente esterilizado, y se sembraron plántulas de la especie micotrófica *Vigna luteola* (Hernández *et al.*, 2000). A las seis semanas se cosecharon todas las plantas y se evaluaron las raíces, tomando en cuenta la presencia de al menos un punto de entrada en la corteza radical como colonización micorrízica positiva. El cálculo del número más probable (NMP) de propágulos en el suelo se realizó según las fórmulas señaladas por Sieverding (1991).

Análisis estadístico

Los valores de biomasa de raíces y densidad de esporas fueron transformados logarítmicamente, y los porcentajes de infección por el arcoseno (Zar, 1996). Se utilizó el programa Statistics ver. 5.0 para realizar el análisis de varianza (ANOVA), con un nivel de significancia de p<0,05. Una prueba de Tukey de diferencias de medias se utilizó en aquellos casos donde se detectaron diferencias significativas.

Resultados

Análisis fisicoquímico de los suelos

De acuerdo a los límites establecidos por el Soil Survey Staff (2003), en todas las localidades se obtuvieron valores de pH ácido a extremadamente ácido, contenidos bajos de P y N total, bajos porcentajes de materia orgánica, déficit de los cationes básicos Ca⁺², Mg⁺² y K⁺, y acumulación de los cationes ácidos Al⁺³ y H⁺ (Tabla I). Sin embargo, se observó que tanto el P como el Ca y el Mg aumentaron con el establecimiento del conuco. El fósforo en el barbecho de 2-4 años al-

TABLA I
CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS SUELOS
DEL MOSAICO DE AGRICULTURA ITINERANTE
BOSQUE-CONUCO-BARBECHO

	Bosque	Conuco	Barbecho 1	Barbecho 2
pH (H ₂ O)	4,5	4,5	4,7	4,5
MO (%)	2,27	1,26	1,65	1,99
CO (%)	1,30	0,23	0,96	0,62
N _{tot} (%)	0,08	0,06	0,09	0,10
P _{tot} (ppm)	3,00	5,60	2,80	1,75
Ca (Cmol·kg ⁻¹)	0,010	0,459	0,306	0,075
Mg (Cmol·kg ⁻¹)	0,013	0,058	0,000	0,000
K (Cmol·kg ⁻¹)	0,022	0,020	0,005	0,006
Na (Cmol·kg ⁻¹)	0,007	0,010	0,010	0,010

Barbecho 1 : 2-4 años, Barbecho 2: 4-6 años.

canzó una concentración similar a la del bosque, pero menor a la observada en el conuco, mientras que en el barbecho de 4-6 años la concentración de P fue menor a la del bosque. Tanto en el conuco como en el barbecho de 2-4 años, la concentración de Ca se mantuvo más alta que en el bosque, para luego disminuir en el barbecho de 4-6 años. La concentración de Mg disminuyó en los barbechos con relación al conuco y al bosque. La textura del suelo del bosque fue franco-arcillo-arenosa, mientras que en la serie conuco-barbecho fue areno-francosa.

Biomasa de raíces

La biomasa de raíces fue significativamente mayor en el bosque (2,00kg·m⁻²) que en todas las etapas evaluadas de la agricultura itinerante (p<0,05), observándose una reducción de 78-86% de dicha biomasa con la conversión de bosque a conucos y barbechos (Tabla II). En el bosque, el 72% de la biomasa total de raíces estuvo representada por las categorías 1 y 2 (raíces finas), mientras que en el conuco y los barbechos estas dos categorías representaron el 43 a 58% de la biomasa total. La reducción de la biomasa de raíces finas fue de 63% con la conversión de bosque a conuco.

Al comparar la biomasa de raíces finas a través del perfil en cada una de las situaciones (Figura 1), se observó una proporción significativamente mayor de biomasa de raíces de la primera categoría respecto a la segunda en la estera de raíces del bosque, y de ambas categorías respecto al suelo mineral (Figura 1a). En el conuco, la estera radical es eliminada por el fuego y la distribución de la biomasa de raíces finas es homogénea en todo el perfil (Figura 1b). En el barbecho de 2-4 años (Figura 1c) se mantiene la misma tendencia observada en el conuco, mientras que en el barbecho de 4-6 años reaparece la estera de raíces con una proporción de raíces finas similar a la observada en los primeros 5cm de suelo mineral de esa localidad (Figura 1d).

Colonización micorrízica

La colonización micorrízica aumentó significativamente (p<0,05) en el conuco y en los barbechos evaluados con relación al bosque poco perturbado (Tabla III). El porcentaje de arbusculos fue relativamente bajo en todas las localidades, siendo significativamente mayor en el bosque. El porcentaje de enrollados hifales fue significativamente mayor (p<0,05) en el conuco y los barbechos respecto al bosque. A través del perfil, la colonización micorrízica se mantuvo entre 55 y 82% en todas las situaciones (datos no mostrados) y no se encontraron diferencias significativas al compararlo entre las distintas profundidades (p<0,05).

TABLA II
BIOMASA DE RAÍCES FINAS DEL MOSAICO DE AGRICULTURA ITINERANTE BOSQUE-CONUCO-BARBECHO

Biomasa de Raíces (kg·m ⁻²)	Bosque	Conuco	Barbecho 1	Barbecho 2
Total	2,00 a	0,43 b	0,28 b	0,43 b
R<0,5mm	0,78 a	0,10 b	0,05 b	0,16 b
0,5<R<2mm	0,65 a	0,15 b	0,07 b	0,08 b
2<R<6mm	0,57 a	0,18 b	0,16 b	0,19 b

R: diámetro de las raíces. La biomasa de raíces correspondiente a la estera radical esta incluida tanto en el bosque como en el barbecho de 4-6 años. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada fila (p<0,05). Barbecho 1 : 2-4 años, Barbecho 2: 4-6 años.

TABLA III
COLONIZACIÓN POR MICORRIZAS ARBUSCULARES EN LAS RAÍCES DEL MOSAICO DE AGRICULTURA ITINERANTE BOSQUE-CONUCO-BARBECHO

Colonización MA (%)	Bosque	Conuco	Barbecho 1	Barbecho 2
Total	55,31 b	79,76 a	67,51 ab	75,15 a
Arbusculos	05,69 a	00,41 c	01,25 c	03,66 b
Vesículas	10,29 b	12,84 b	19,00 a	20,54 a
Enrollados	16,74 b	32,92 a	32,22 a	40,65 a
Hifas	28,20 a	26,46 a	23,11 ab	15,18 b

Los valores corresponden a la colonización micorrízica promedio en raíces de diámetro <0,5cm presentes en los primeros 15cm de profundidad. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada fila (p<0,05). Barbecho 1 : 2-4 años, Barbecho 2: 4-6 años.

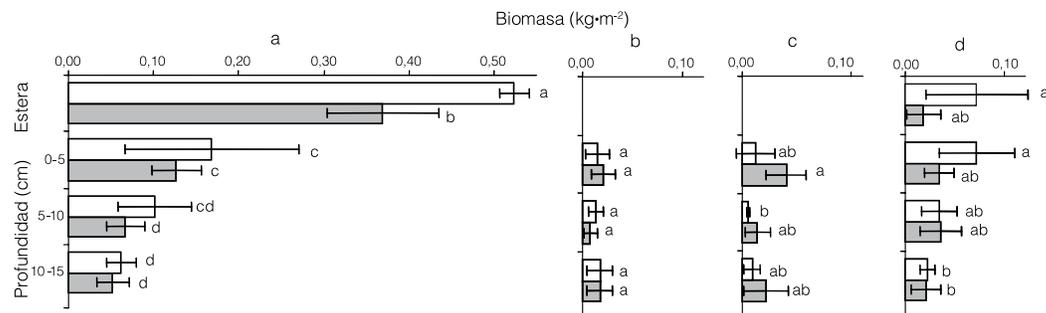


Figura 1. Biomasa (kg·m⁻²) de raíces finas en los primeros 15cm de suelo en a: bosque sin perturbar, b: conuco, c: barbecho de 2-4 años, y d: barbecho de 4-6 años. Las barras blancas corresponden a las raíces de R<0,5mm y las grises a raíces 0,5<R<2mm, donde R: diámetro de las raíces. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias (p<0,05). Se muestran promedios ± errores estándar.

Densidad de esporas e infectividad de los suelos

La densidad de esporas y la infectividad de los suelos fueron significativamente mayores en el conuco y en los barbechos, respecto a los valores obtenidos para el bosque (Tabla IV), y no se observaron diferencias signi-

ficativas (p<0,05) en estos parámetros al comparar entre sí el conuco, el barbecho de 2-4 años y el barbecho de 4-6 años.

Discusión

Los atributos químicos de estos suelos indican un alto grado de intemperismo químico

y, consecuentemente, un estado nutricional muy pobre, lo cual coincide con lo publicado para la región (Hernández-Valencia *et al.*, 1999). El fósforo disponible es bajo en el bosque, debido a que la mayor parte podría estar oculto formando fosfatos de Fe y Al (Folster, 1994). Durante la etapa de cultivo se

TABLA IV
DENSIDAD DE ESPORAS E INFECTIVIDAD EN LOS SUELOS DEL MOSAICO DE AGRICULTURA ITINERANTE BOSQUE-CONUCO-BARBECHO

	Bosque	Conuco	Barbecho 1	Barbecho 2
Esporas en 100g de suelo seco*	41 ±13 b	358,25 ±72 a	879,25 ±567 a	425 ±78 a
Propágulos infectivos en 100g de suelo**	17,0 (36-8)	220,8 (472-103)	204,3 (437-96)	166,9 (357-78)

*Para la densidad de esporas se muestran los promedios ± error estándar.

**El límite de confianza para el NMP de propágulos infectivos es de 95%.

Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada situación de estudio (p<0,05).

Barbecho 1 : 2-4 años, Barbecho 2: 4-6 años.

observó un incremento en las concentraciones de P, Ca y Mg, debido a la incorporación de las cenizas provenientes de la quema (Jordan, 1987). Al iniciarse el periodo de barbecho, los nutrientes en el suelo disminuyen, debido posiblemente a la baja capacidad de retención del suelo areno-francoso, que favorece la pérdida de nutrientes por lavado, y a la incorporación de nutrientes por las plantas durante el cultivo (Jordan, 1987).

Se ha indicado que en suelos oligotróficos las plantas requieren una asignación mayor de biomasa hacia la producción de raíces de pequeño diámetro, para incrementar el acceso a los nutrientes (Muthukumar *et al.*, 2003). En este caso, al igual que para muchos ecosistemas amazónicos, la baja fertilidad natural y una mayor disponibilidad de nutrientes en horizontes superficiales, favorecen la acumulación de raíces finas en esteras de raíces y en los primeros 10cm del suelo mineral (Stark y Jordan, 1978; Jordan y Escalante, 1980; Jordan y Herrera, 1981; Sanford, 1985, 1989; Cuevas y Medina, 1988).

La biomasa de raíces finas durante la conversión del bosque a conucos itinerantes se redujo en un 67%. Esta reducción fue mucho más marcada que la observada en un bosque seco de México (30%) después de su conversión a pastizal mediante la agricultura de tala y quema (Castellanos *et al.*, 2001), y similar a la publicada para un bosque lluvioso del amazonas venezolano (57-78%) en las primeras etapas de la agricultura itinerante (Sanford, 1985). Aunque en todos los casos resulta evidente el efecto negativo del fuego sobre las raíces finas presentes en la estera radical y en los primeros 20cm del perfil del suelo, la formación incipiente de una estera en el barbecho de 4-6 años, sugiere la regeneración de este importante mecanismo de ciclaje de nutrientes, a pesar del corto periodo transcurrido luego de la perturbación del bosque.

La micotrofia de las comunidades de plantas asociadas a cada etapa de la agricultura

itinerante se ve reflejada en los altos porcentajes de colonización MA obtenidos en el presente estudio (Brundrett y Kendrick, 1990). Algunas especies de la familia Melastomataceae y del género *Vismia* han sido reportadas como especies micotróficas por St. John y Uhl (1983) y por Cáceres (1989).

El alto porcentaje de colonización micorrízica observado en el conuco posiblemente está relacionado con la presencia de la yuca amarga (*M. esculenta*), especie altamente micotrófica en condiciones de baja fertilidad (Habte, 1994). La presencia de altas densidades de plantas de yuca en el conuco podría ser un factor determinante en el mantenimiento de los hongos micorrízico arbusculares durante la agricultura itinerante tradicional. Estos resultados coinciden con la alta micotrofia observada en un pastizal establecido por tala y quema, respecto a un bosque poco perturbado (Aguilar-Fernández *et al.*, 2009).

El aumento en el porcentaje de colonización por enrollados hifales en los conucos y barbechos evaluados pareciera indicar que la simbiosis micorrízica no solo se conserva durante la conversión de bosques a conucos, sino que además aumenta su funcionalidad en términos de incorporación de fósforo ya que los enrollados hifales, al igual que los arbusculos, constituyen los sitios principales de liberación del fósforo desde el hongo a la planta hospedera (van Aarle *et al.*, 2005). Esta tendencia podría estar relacionada con la alta demanda de fósforo de las especies de cultivo y sucesionales tempranas, las cuales requieren mantener mayores tasas de crecimiento en comparación con las especies del bosque maduro (Zangaro *et al.*, 2000).

El número NMP de propágulos infectivos obtenido para el conuco (220,8 por 100g de suelo) coincide con lo reportado por Wang *et al.* (2008), quienes observaron un NMP de 181 por 100g de suelo en un cultivo de maíz. De manera similar, el incremento en la densidad de esporas y en el número más probable de propágulos infec-

tivos de HMA, reportado tanto en el conuco como en los barbechos estudiados, coincide con lo observado en otros bosques húmedos después del establecimiento de pastizales (Fischer *et al.*, 1994; Picone, 2000; Peña-Venegas *et al.*, 2007). Estos autores señalan que las altas tasas de recambio radical de las plantas cultivadas inducen la esporulación de los HMA, lo cual implica que el inóculo de estos hongos se reproduce más activamente bajo la nueva composición de especies vegetales.

Además de la alta micotrofia de las plantas cultivadas y sucesionales, la capacidad de algunas especies del bosque de "rebrotar" a partir de raíces subterráneas remanentes (Alberto Villarreal, comunicación personal) es otro atributo del sistema estudiado que podría favorecer la conservación de asociaciones micorrízicas viables, contribuyendo a la recolonización del suelo después de la quema (Vilariño y Arines, 1991; Bellgard *et al.*, 1994).

El efecto del fuego sobre los propágulos de HMA depende de la temperatura alcanzada en los primeros centímetros del suelo y del tipo de vegetación previa a la perturbación (Vilariño y Arines, 1991). En experiencias de simulación de fuego se ha demostrado que temperaturas >80°C en la superficie del suelo elimina completamente los propágulos de HMA (Pattinson *et al.*, 1999). Precisamente, en la agricultura itinerante se han alcanzado temperaturas superiores a los 100°C durante la quema (Uhl, 1987). Aunque en este trabajo no se evaluó un conuco recién quemado, es evidente que los efectos adversos inmediatos que pudiese tener el fuego sobre el potencial infectivo del suelo, son revertidos rápidamente durante la etapa de cultivo.

En resumen, la conversión de bosques a cultivos itinerantes, lejos de afectar negativamente el inóculo natural de hongos micorrízicos arbusculares, lo incrementa, debido posiblemente a la subsistencia de la asociación simbiótica en raíces subterráneas después de la quema y al cultivo de plantas

altamente micotróficas en el conuco. El mantenimiento de la viabilidad de los HMA y el desarrollo incipiente de la estera radical en un periodo de barbecho relativamente corto, podrían considerarse evidencias de un manejo sustentable durante la agricultura migratoria piara, cuando esta es practicada en su forma tradicional.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Alberto Villarreal, Omar Carro, José Guevara, y Ernesto Arends por su colaboración en el campo, a Dalia Silva, Gisela Cuenca y Erasmo Meneses por su apoyo en el trabajo de laboratorio, a Rosa Urich y Víctor Romero por sus correcciones y sugerencias, y a los habitantes de la comunidad Raudalito Picure, en especial a los chamanes Manuel Peña y Manuel Muñoz, quienes en primera instancia permitieron el ingreso a dichas comunidades. Este trabajo fue financiado por el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología FONACIT (Proyecto N° 97003188).

REFERENCIAS

- Aguilar-Fernández M, Jaramillo V, Varela-Fregoso L, Gavito M (2009) Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19: 179-186.
- Álvarez-Buylla ER, García-Barrios R (1991) Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *Am. Nat.* 137: 133-154.
- Barea JM (1991) Vesicular arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility. En Stewart BA (Ed.) *Advances in Soil Science*. Vol 15. Springer. Nueva York, EEUU. pp. 1-39.
- Bellgard SE, Whelan RJ, Muston RM (1994) The impact of wildfire on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their potential to influence the re-establishment of post fire plant communities. *Mycorrhiza* 4: 139-146.
- Bloom A, Chapin F, Mooney H (1985) Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363-392.
- Böhm W (1979) *Methods of Studying Root Systems*. Ecological Studies 33. Springer. Nueva York, EEUU. 188 pp.

- Bouyoucos GJ (1936) Directions for making mechanical analysis of soils by the hydrometer method. *Soil Sci.* 42: 225-228.
- Bray RH, Kurtz LT (1945) Determination of total, organic and available forms of phosphate in soils. *Soil Sci.* 59: 39-45.
- Brundrett M, Kendrick B (1990) The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. *New Phytol.* 114: 457-468.
- Cáceres A (1989) *Las Micorrizas Vesículo Arbusculares en un Bosque Húmedo Tropical y su Evolución luego de la Perturbación (Conuco) y la Sucesión por 60 Años en San Carlos de Río Negro, T.F. Amazonas*. Tesis. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. 252 pp.
- Castellanos J, Jaramillo VJ, Sanford RJ, Boone J (2001) Slash and burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecol. Manag.* 148: 41-50.
- Chapin FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer. Nueva York, EEUU. 436 pp.
- Cuevas E (2001) Soil versus biological controls on nutrient cycling in Terra Firme forests. En McClain ME, Victoria RL, Richey JE (Eds.) *The Biochemistry of Amazon Basin*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 53-67.
- Cuevas E, Medina E (1988) Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76: 222-235.
- Estévez J, Dumith D (1997) *Diversidad Biológica en Amazonas. Bases para una Estrategia de Gestión*. SADA-Amazonas / PNUD / Fundación Polar. Caracas, Venezuela. 90 pp.
- Fischer CR, Janos DP, Perry DA, Liderman RG, Sollins P (1994) Mycorrhizal inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotrópica* 26: 369-377.
- Flores C, Cuenca G (2005) Respuesta y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (Tara amarilla). *Interciencia* 11: 632-637.
- Folster H (1994) Stability of forest ecosystems in the humid tropics. *Interciencia* 19: 291-296.
- Habte M (1994) Dependency of cassava (*Manihot esculanta* Crantz) on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 4: 241-245.
- Hernández G, Cuenca G y García A (2000) Behaviour of arbuscular-mycorrhizal fungi in *Vigna luteola* growth and its effect on the exchangeable (³²P) phosphorus of soil. *Biol. Fert. Soils* 31: 232-236.
- Hernández-Valencia I, López A, y López-Hernández D (1999) Cambios en los contenidos nutricionales en suelos del Amazonas bajo fertilización orgánica prolongada. *Ecotropicos* 12: 9-14.
- Herrera RA, Rodríguez E, Orozco O, Furrzola E, Ferrer R (1988) Las micorrizas y el funcionamiento de los bosques tropicales. En Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME, García EE (Eds.) *Ecología de los Bosques Tropicales de la Sierra del Rosario, Cuba (1974-1987)*. Proyecto MABI. Rostlac. Montevideo, Uruguay. pp. 296-323.
- Jackson ML (1976) *Análisis Químico del Suelo*. 3ª ed. Omega. Barcelona, España. 662 pp.
- Jackson R, Mooney H, Shulze E (1997) A global budget for fine root biomass, surface area and nutrient contents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7362-7366.
- Jordan CF (1987) Shifting cultivation: Slash and burn agriculture near San Carlos de Río Negro, Venezuela. En Jordan C (Ed.) *Amazonian Rain forest: Ecosystem Disturbance and Recovery*. Ecological Studies. Springer. Nueva York, EEUU. pp. 9-23.
- Jordan CF, Escalante G (1980) Root productivity in an Amazonian rain forest. *Ecology* 61: 14-18.
- Jordan CF, Herrera R (1981) Tropical rain forests: Are nutrients really critical? *Am. Nat.* 117: 167-180.
- McGonigle T, Miller M, Evans D, Fairchild G, Swan J (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 115: 495-501.
- Medina E, Cuevas E (2000) Eficiencia de utilización de nutrientes por plantas leñosas: ecofisiología de bosques de San Carlos de Río Negro. *Sci. Guianae* 11: 51-70.
- Miller RM, Jastrow JD (1994) Vesicular arbuscular mycorrhizae and biogeochemical cycling. En Pflieger F, Linderman F (Eds.) *Mycorrhizae and Plant Health*. APS Press. St Paul, MN, EEUU. pp. 189-212.
- Muthukumar T, Sha L, Yang X, Cao M, Tang J, Zheng Z (2003) Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. *Appl. Soil Ecol.* 22: 241-253.
- Pattinson G, Hammill K, Sutton B, Mcgee P (1999) Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface. *Mycol. Res.* 103: 491-496.
- Peña-Venegas CP, Cardona GI, Argüelles JH, Arcos AL (2007) Micorrizas arbusculares del sur de la amazonia colombiana y su relación con algunos factores fisicoquímicos y biológicos del suelo. *Acta Amaz.* 37: 327-336.
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55: 158-161.
- Picone C (2000) Diversity and abundance of mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750.
- Porter W (1979) The "most probable number" method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular-mycorrhizal fungi in soil. *Aust. J. Soil Res.* 17: 515-519.
- Sanford RL Jr (1985) *Root Ecology of Mature and Successional Amazon Forests*. Tesis. University of California. Berkeley, CA, EEUU. 135 pp.
- Sanford RL Jr (1989) Root systems in three adjacent, old growth Amazon forest and associated transitions zones. *J. Trop. For. Res.* 1: 268- 279.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- Sieverding E (1991) *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems*. GTZ. Eschborn, Alemania. 371 pp.
- Smith SA, Read DJ (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. Cambridge, RU. 605 pp.
- Soil Survey Staff (2003) *Keys to Soil Taxonomy*. 9ª ed. Natural Resources Conservation Service. USDA. Washington, DC, EEUU. 332 pp.
- St. John T, Uhl C (1983) Mycorrhizae in the rain forest at San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 34: 233-237.
- Stark NM, Jordan CF (1978) Nutrient retention by the root mat of Amazonian rain forest. *Ecology* 59: 434-437.
- Szott L, Palm C, Buresh R (1999) Ecosystem fertility and fallow function in the humid and sub-humid tropics. *Agrofor. Syst.* 47: 163-196.
- Thomas GW (1982) Exchangeable cations. En Page A (Ed.) *Methods of Soil Analysis*. Part 2. 2ª ed. Agronomy Monograph N° 9. American Society of Agronomy. Madison, WI, EEUU. pp. 159-165.
- Tommerup I (1992) Methods for the study of the population biology of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. En Norris JR, Read DJ, Varma AK (Eds.) *Methods in Microbiology vol. 24*. Academic Press. San Diego, EEUU. pp. 23-51.
- Uhl C (1987) Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *J. Ecol.* 75: 377-407.
- Van Aarle I, Cavagnaro T, Smith S, Smith F, Dickson S (2005) Metabolic activity of *Glomus intraradices* in Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New Phytol.* 166: 611-618.
- Van Raij B (1978) Solução de métodos de laboratorio para evaluar a disponibilidade do elementos em solos. *Revs. Bras. Ciên. Solo* 2: 1-9.
- Varma A (2003) The economics of slash and burn: a case study of the 1997-1998 Indonesian forest fires. *Ecol. Econ.* 46: 159-171.
- Vilarino A, Arines J (1991) Numbers and viability of vesicular-arbuscular fungal propagules in field soil samples after wildfire. *Soil Biol. Biochem.* 23: 1083-1087.
- Villarreal A (2002) *Caracterización de los Componentes Forestales en los Sistemas de Conucos Tradicionales de la Etnia Piaroa en Tres Comunidades del Municipio Autana, Estado Amazonas, Venezuela*. Tesis. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 108 pp.
- Wang Y, Vestberg M, Walker C, Hurme T, Zhang X, Lindström K (2008) Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza* (DOI 10.1007/s00572-008-0161-x): 59-68.
- Yuan TL (1959) Determination of exchangeable hydrogen in soil by titration. *Meth. Soil Sci.* 88: 164-167.
- Zangaro W, Bononi L, Trufen S (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *J. Trop. Ecol.* 16: 603-622.
- Zangaro W, Nisizaky S, Domingos J, Nakano E (2002) Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19: 315-324.
- Zangaro W, Nishidate F, Vandresen J, Andrade G, Nogueira M (2007) Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 23: 53-62.
- Zar H (1996) *Biostatistical Analysis*. 3ª ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, EEUU. 662 pp.