

**Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas
Departamento de Biofertilizantes y Nutrición de las
Plantas**

**Respuesta del sorgo (*Sorghum vulgare* var. BJ
83 Caloro) a dos inoculantes micorrízicos en
sustratos con diferentes características**

**Tesis presentada en opción al título académico de
Maestro en Ciencias en Nutrición de las Plantas y
Biofertilizantes**

Autor: Ing. Aracely Mena Echevarría

**Tutor: Ms C. Kalyanne Fernández Suárez
Cotutores: Dr. C. Víctor Olalde Portugal
Dr. C. Eduardo I. Jérez Mompié**

**La Habana
2009**

Resumen

El objetivo del presente trabajo consistió en comparar el efecto de dos inoculantes micorrízicos en el crecimiento, tolerancia al estrés hídrico y el intercambio de gases de plantas de sorgo en sustratos con diferentes características. Para dar respuesta al mismo se realizaron dos experimentos en condiciones de invernadero, se utilizó como material vegetal plantas de sorgo (*Sorghum vulgare* var. BJ 83 Caloro) y se seleccionaron diferentes suelos como sustratos para evaluar comparativamente el efecto de dos inoculantes micorrízicos formados por la cepa *Glomus hoi* – like y el conglomerado de cepas Consorcio Selva. Se empleó un Diseño Completamente Aleatorizado con arreglo factorial para cada experimento y se evaluaron diferentes indicadores morfoagronómicos, micorrízicos, fisiológicos y nutricionales. Los indicadores evaluados se sometieron a un Análisis de Varianza (ANOVA) empleándose la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan ($p \leq 0.05$), para los casos en que hubo diferencias significativas. En el primer experimento, las plantas se sometieron a un estrés hídrico de siete días. Las diferentes variables evaluadas mostraron la eficiencia del conglomerado de cepas de HMA alcanzando las plantas inoculadas con éste sin estresar los mayores valores de altura, diámetro del tallo, masa seca, contenido de fósforo en follaje, porcentajes de colonización micorrízica y de densidad visual. El déficit hídrico influyó en el comportamiento de las plantas y en el caso de las variables conductancia estomática y tasa fotosintética, las plantas inoculadas con el Consorcio Selva sufrieron un mayor efecto del estrés, la cepa *G. hoi* – like no varió su comportamiento en presencia del estrés, aunque su eficiencia sobre la mayoría de las variables fue menor que las cepas que conforman el conglomerado. En el segundo experimento se aprecian los valores más altos de las variables de crecimiento en los tratamientos en que se empleó el suelo Andosol (S1), el cual contenía altos niveles de materia orgánica, mientras que los mayores valores de colonización micorrízica e intercambio gaseoso se hallaron en el sustrato donde el contenido de materia orgánica era medio (S2). En general, los inóculos micorrízicos utilizados no difirieron en su efecto sobre las variables evaluadas pero si se comportaron de manera diferenciada en función de las características químicas de los sustratos empleados.

I. INTRODUCCIÓN

Los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA) son microorganismos benéficos del suelo que juegan un papel fundamental en la agricultura debido a que establecen asociaciones simbióticas con la gran mayoría de las plantas.

Estos hongos juegan un importantísimo rol en la nutrición de la gran mayoría de los cultivos y contribuyen a la supervivencia y crecimiento de las plantas al reducir el estrés asociado con la nutrición, las relaciones con el agua, la estructura del suelo, el pH, las sales, los metales tóxicos y los patógenos (Vosatka y col., 1999 y Rai, 2001).

Por otra parte, los hongos micorrízicos divergen en su comportamiento fisiológico y en el efecto sobre las plantas hospederas dependiendo de la adaptación al medio del cual se aíslan (Aguilera y Gómez, 1998).

Giovannetti y Gianinazzi-Pearson (1994) plantean que los HMA son componentes de la mayoría de los ecosistemas terrestres entre los que se presenta variabilidad interespecífica o entre aislados; sin embargo, las bases de esta variabilidad y sus consecuencias han sido poco estudiadas y poco se conoce acerca de la efectividad de los aislados micorrízicos de diferente origen o de la complementariedad entre hongos u hongo-hospedero.

La mayor respuesta de las plantas a la inoculación con estos hongos se presenta cuando se utilizan sustratos o suelos con limitada disponibilidad de nutrientes (Rivera y col., 2003). Se conoce que el aprovechamiento y la captación de nutrientes por efecto de los HMA dependen de factores inherentes a la planta, así como de factores del suelo. Generalmente, suelos con alta fertilidad, conducen a una colonización mínima por parte de los hongos micorrízicos, a tal grado que difícilmente se encontrarán asociaciones simbióticas en éstos (Finlay, 2004).

El 80% de los estudios realizados sobre el efecto de los HMA en el crecimiento de las plantas está sujeto al estrés hídrico, esto se ha visto realizado, en la mayoría de los casos, por la tolerancia de las plantas hospederas (Augé, 2001).

El incremento en la tolerancia a la sequía puede ser atribuido, en parte, a la alteración de los niveles de movimiento del agua a través y fuera de las plantas

hospederas con sus consiguientes efectos en los diferentes tejidos. No obstante, la importancia que se le concede a este efecto de la simbiosis en particular, algunos autores reconocen que la respuesta de la plantas micorrizadas ante condiciones de sequía puede ser imprevisible (Cho y col., 2006).

El sorgo (*Sorghum vulgare*) constituye una especie típica de zonas de clima cálido y es capaz de tolerar condiciones de sequía y de baja disponibilidad de nutrientes. En nuestro país la importancia del sorgo radica fundamentalmente en la utilización del grano y el forraje para alimento animal y como parte esencial de un sistema de rotaciones para mantener la productividad y la estructura del suelo. También es empleado en la Agricultura Urbana para evitar la incidencia de plagas, según Rodríguez (2006), además de ser una de las plantas hospederas más utilizadas para la producción de inoculantes micorrízicos, mediante la tecnología de canteros multiplicadores (Siervending, 1991 y Herrera, 1988).

Este cultivo se adapta bien a las condiciones de nuestro país, y aunque no ha existido una amplia tradición y experiencia en cuanto a su producción; diferentes ensayos muestran que los rendimientos pueden ser satisfactorios y pudieran elevarse si se contara con tecnologías apropiadas y sustentables, que permitan expresar todo su potencial, maximizándose las posibilidades de su rendimiento mediante acciones agronómicas adecuadas (Pérez y col., 2009).

Teniendo en cuenta estas consideraciones se planteó la siguiente hipótesis de trabajo:

El uso de inoculantes micorrízicos a base de cepas individuales y de concentrados de cepas de HMA influye diferenciadamente en el crecimiento, la tolerancia al estrés hídrico y el intercambio gaseoso de plantas de sorgo, en sustratos con diferentes características.

Para corroborar la hipótesis planteada se realizó el presente estudio con los siguientes objetivos:

Objetivo principal:

Comparar el efecto de dos inoculantes micorrízicos en el crecimiento, la tolerancia al estrés hídrico y el intercambio de gases de plantas de sorgo en sustratos con diferentes características

Objetivos específicos:

- *Comparar el efecto de la inoculación con *Glomus hoi* - like y un Conglomerado de cepas de HMA sobre el crecimiento y desarrollo de plantas de sorgo sometidas a estrés hídrico*
- *Evaluar la respuesta del sorgo a la inoculación con *Glomus hoi*- like y el Conglomerado de cepas en sustratos con diferentes características*

II.- REVISION BIBLIOGRÁFICA

2. 1- Los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA)

2. 1. 1- Origen, distribución y establecimiento de la simbiosis micorrízica arbuscular

La palabra micorriza significa hongos (“*mico*”) de las raíces (“*rizas*”). Este término fue utilizado por primera vez en 1800 para nombrar a los hongos que establecían simbiosis con las raíces de las plantas superiores. Se sabe que esta asociación es tan antigua como la historia de las plantas sobre la Tierra y se remonta a unos 400 millones de años atrás.

Las Micorrizas se agrupan en: Ectomicorrizas, Ectendomicorrizas y Endomicorrizas. En las Endomicorrizas las hifas del hongo se propagan a través de las raíces y penetran las células corticales sin llegar a colonizar el endodermo, ni producir modificaciones morfológicas evidentes en las plantas hospedadas.

Este último grupo es el más difundido en el planeta y está dividido en varios subtipos, de los cuales el más representativo e importante es el Arbuscular por ser el de mayor distribución (Ferrer y Herrera, 1988). Se encuentran desde los trópicos hasta el ártico, y se han reportado en Briophytas, Pteridophytas, Angiospermas y Gimnospermas, colonizando más del 95% de las especies vegetales de interés según Azcón - Aguilar y col. (1991) y Smith y Read (1997). En las zonas templadas son frecuentes tanto las Micorrizas ectótrofas como las Arbusculares, mientras que en los trópicos predominan las de este último grupo (Herrera y col., 1988).

La clasificación taxonómica de los HMA se muestra en la figura 1 (*Glomeromycota TAXONOMY*, 2009).

En esta simbiosis, como en otros sistemas biotróficos, la penetración de las células del hospedero ocurre sin dañar su integridad ni provocar respuestas restrictivas por parte de la planta, desarrollándose a través de la invaginación de las paredes del plasmalema celular, mediante procesos mecánicos y enzimáticos bien localizados y controlados, lo cual evidencia una integración perfecta entre estos dos organismos (Siqueira y Franco, 1988).

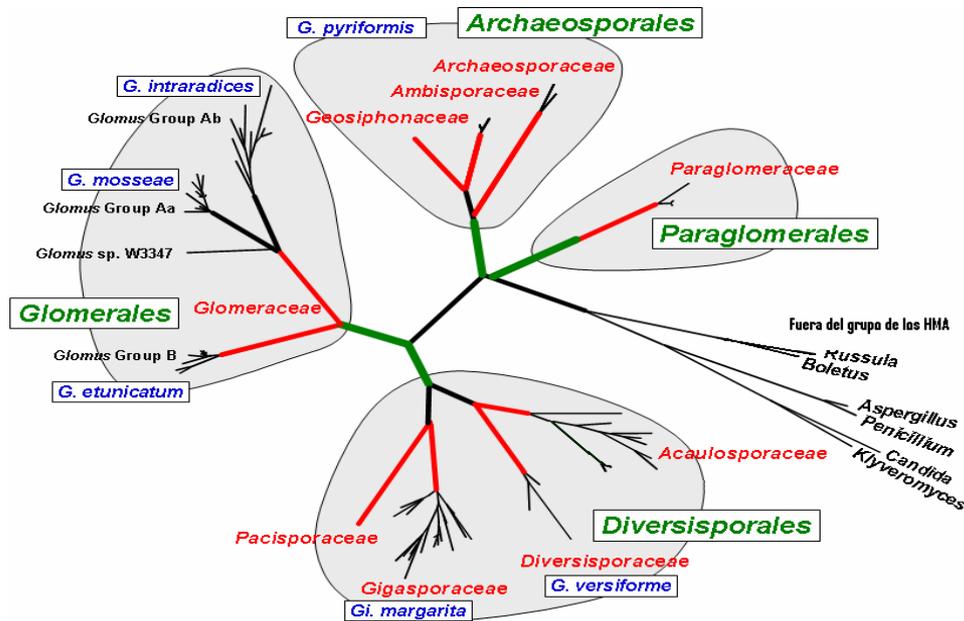


Figura 1. Clasificación Taxonómica de los HMA

La mayoría de las especies formadoras de esporas en el suelo, como los hongos micorrízicos, son capaces de germinar en ausencia de las señales derivadas del hospedero (Giovannetti, 2000). Estas esporas germinan y crecen como respuesta a diferentes condiciones ambientales y edáficas, pero son incapaces de extender su micelio y completar su ciclo de vida sin establecer una relación funcional con la planta hospedera. La clave evolutiva que despierta todos los procesos desde la germinación hasta la formación de la red de hifas se encuentra en el hongo, ocurriendo así una secuencia de eventos morfogénicos representados por la germinación de la espora, el crecimiento micelial presimbótico, el patrón diferencial de la ramificación de las hifas en presencia de las raíces hospederas, la formación de apresorios, la colonización radical, el desarrollo de los arbusculos, el crecimiento del micelio extrarradical y por último, la formación de las esporas (Fernández, 2003).

2. 1. 2- Beneficios que aporta la simbiosis de los HMA a las plantas y al suelo

Uno de los principales beneficios que realizan las micorrizas está relacionado con la nutrición de las plantas. El proceso de la nutrición por medio de las micorrizas está muy difundido entre las plantas y tiene notable importancia porque permite la vida del hospedero en determinadas condiciones facilitando la toma de los nutrientes. Entre los efectos más importantes, según Abbot y Robson (1991), se puede señalar que:

- Mejoran el estado general de las plantas al optimizar la absorción de nutrientes del suelo
- Hacen un uso más eficiente del fósforo y el zinc aplicado con los fertilizantes
- Estimulan la nodulación y fijación de nitrógeno en las leguminosas al incrementar el flujo de fósforo hacia la raíz
- Incrementan la tolerancia de las plantas a enfermedades al mejorar la nutrición de la misma y competir con los microorganismos patógenos por espacio en la raíz
- Inmovilizan algunos metales pesados como zinc, cadmio y manganeso.
- Optimizan el uso del agua y la tolerancia a la sequía
- Mejoran la estructura del suelo ayudando a mantener unidos a los agregados gracias al micelio y la liberación de glomalina.

En el caso de las plantas, el sistema radical tiene un papel trascendental en la absorción y aprovechamiento de nutrimentos desde la solución del suelo hasta los tejidos internos de ellas. Los efectos benéficos de las micorrizas en el suelo están muy relacionados con su acción sobre las plantas por estar estos simbioses estrechamente relacionados. Sin embargo, las micorrizas realizan varias funciones en el suelo que incrementan mucho su potencial agroproductivo y sus posibilidades de sostén y mantenimiento de las diferentes especies vegetales.

2. 1. 3- Factores que afectan el desarrollo, actividad y supervivencia de los HMA en el suelo

Diversos factores pueden afectar el desarrollo, actividad y supervivencia de los HMA. Dentro de los más importantes se encuentran las prácticas culturales agrícolas, particularmente la adición de fertilizantes, aplicaciones de pesticidas y rotaciones de cultivos, de igual forma los factores medioambientales son determinantes. La labranza y abonado con cal afectan los niveles de colonización de las raíces y el potencial de HMA en campo. Por ejemplo, se ha encontrado que los altos niveles de fertilización con fósforo bajan o inhiben la eficiencia de estos hongos en cultivos de soya (Ezawa y col., 2000).

Igualmente, los cambios en la fertilidad del suelo, debido a correcciones con fertilizantes minerales o materia orgánica, pueden afectar marcadamente la actividad de la población micorrízica del suelo, en términos de la cantidad de raíz colonizada y el número de esporas producidas (Hayman, 1987).

Generalmente, una alta fertilización química del suelo con N, P y K conduce a una colonización mínima por parte de los HMA, a tal grado que difícilmente se encontrarán asociaciones simbióticas en suelos cultivados intensivamente, en donde los HMA tienden a extinguirse (Van der Heijden y col., 1998). La fertilización química, sin embargo, puede disminuirse de un 50 a 80 %, si se tiene en cuenta que los HMA mejoran la absorción de nutrientes del suelo (Rivera y col., 2003). Por otra parte, del 40 al 50 % de los fertilizantes químicos aplicados se lixivian, contaminando suelos, ríos, arroyos, mantos freáticos y la atmósfera (Plenchette y col., 1983; Harrison, 1997), por lo que el empleo de los HMA contribuiría, además de mejorar la nutrición de las plantas, a disminuir la contaminación ambiental.

Cada cultivo tiene diferente grado de dependencia micorrízica. Por ejemplo, el maíz y el sorgo tienen alta dependencia mientras que el trigo, la avena y la cebada poseen baja dependencia (Coyne, 1999). Consecuentemente, este mismo autor asegura que el orden de rotación de los cultivos tiene un efecto significativo sobre la nutrición vegetal de fósforo y otros nutrientes, debido a que la población de HMA decrece en el suelo cuando se cultivan especies de baja dependencia. Otro factor muy importante sobre las poblaciones de estos hongos en el suelo es la

duración del período de barbecho. Una buena estrategia es cultivar luego de barbechos prolongados especies de alta dependencia micorrízica para incrementar la población de hongos en el suelo.

Los movimientos del suelo ocasionados por las labranzas rompen el entramado de micelio del hongo con lo cual destruyen el efecto benéfico sobre la estructura del suelo y la principal forma de sobrevivencia del hongo en ausencia de plantas. Altas dosis de fertilizantes ocasionan una menor micorrización de las raíces, dosis medias, en cambio, no afectan significativamente a los hongos micorrízicos. Los fungicidas aplicados en la semilla son extremadamente tóxicos para estos hongos, principalmente aquellos de amplio espectro de control. Los herbicidas e insecticidas utilizados normalmente tienen un bajo impacto (Coyne, 1999). Por último, puesto que estos hongos necesitan oxígeno para vivir, las poblaciones micorrízicas son muy bajas en suelos de drenaje pobre y anegables. También se ha observado que en suelos salinos y/o sódicos el porcentaje de micorrización es muy bajo (Abbot y Robson, 1991).

2. 1. 4- El papel de los HMA en la absorción y el transporte del fósforo

El papel de los hongos micorrízicos en la absorción del fósforo del suelo puede resumirse de la siguiente manera: las plantas micorrizadas absorben y acumulan más fósforo que las plantas no micorrizadas, especialmente si crecen en suelos de baja disponibilidad del nutriente. Puesto que el fósforo es un nutriente de baja movilidad en el suelo, la raíz debe llegar a él para absorberlo, por esta razón, su adquisición por las raíces genera una zona de reducción drástica rodeando la epidermis y los pelos absorbentes (Shapiro y col., 1960). En raíces con micorrizas el incremento en la absorción de fósforo del suelo se debe a la mayor eficiencia en acceder a este nutriente y luego tomarlo. Esto se produce por un aumento en la superficie y el volumen de suelo que exploran las raíces logrado gracias a dos razones:

a) raíces más sanas

b) las hifas del hongo actúan como una extensión de la raíz de la planta.

La longitud absorbente de la raíz crece y por consiguiente la exploración del suelo también aumenta. En muchos ecosistemas el fósforo disponible para las plantas puede ser limitante para el crecimiento y esto tiene un impacto significativo en la agricultura, particularmente en regiones donde la agricultura de bajo insumo es empleada (Vance y col., 2003). El fósforo existe en el ambiente como ortofosfato inorgánico (Pi), principalmente involucrado en complejos inertes con cationes como fosfato de hierro (FePO_4) y fosfato de aluminio (AlPO_4) y en moléculas orgánicas como lecitina y fitatos, lo que puede llegar hasta el 50 % del total de P inorgánico presente en el suelo (Brinch-Pedersen y col., 2002). El Pi es la única forma directamente accesible para las plantas y los mecanismos que las mismas han desarrollado para su asimilación, subrayan la importancia de este y las dificultades que presentan las plantas para mantener suficientes niveles celulares de este nutriente.

Mientras el fósforo es abundante en el ambiente, la carga negativa de la forma iónica hace que fácilmente sea secuestrado por cationes como Fe, Al y Ca, especialmente en terrenos ácidos (Vance y col., 2003; Ticconi y Abel, 2004). Esto deja cantidades libres de Pi en la solución del suelo, donde las concentraciones se extienden de 1-10 mM, mientras que las células precisan Pi en el rango del milimolar (Bielecki, 1973).

Además, en contraste con algunos otros nutrientes minerales, las plantas han desarrollado un número de modificaciones fisiológicas para vencer niveles escasos de Pi. Dentro de estas se encuentra el aumento de la interfase de la rizosfera para maximizar el área disponible de los pelos radicales. La raíz y su crecimiento estarán influenciados por la disponibilidad de Pi (Bates y Lynch, 1996; Ma y col., 2001). Además, la concentración de Pi puede ser superior hacia la superficie del suelo, donde las condiciones de Pi estimulan una respuesta en las plantas ya que la capa más fértil favorece el crecimiento de la raíz (Williamson y col., 2001; Ticconi y Abel, 2004).

Una segunda estrategia de las raíces para solubilizar el Pi que queda atrapado en los complejos sería, secretar ácidos orgánicos como malato y citrato, los que compiten con el Pi para inmovilizar al catión (Hinsinger, 2001; Vance y col., 2003;

Johnson y Loeppert, 2006) y fosfatasa para mineralizar el Pi de los compuestos orgánicos (Lefebvre y col., 1990; Duff, Sarath y Plaxton, 1994; Del Pozo y col., 1999; Zakhleniuk y col., 2001).

Recientes experimentos relacionados con la aplicación del Pi en plantas transgénicas han mostrado un incremento en la producción de fosfatasa o ácidos orgánicos (Lopez-Bucio y col., 2000; Richardson y col., 2001; Xiao y col., 2005; Xiao y col., 2006).

Una tercera estrategia es establecer una asociación simbiótica con los HMA y así aprovechar su capacidad de adquisición del Pi. El micelio de estos hongos es capaz de crecer 100 veces más largo que los pelos absorbentes (Jakobsen y col., 1992; Bates y Lynch, 1996) y presentan una red tan eficiente que les permite absorber nutrientes más allá de la zona de agotamiento. Las hifas del hongo también tienen una gran habilidad para mineralizar las formas de fósforo orgánico (Joner y col., 2000; Koide y Kabir, 2000; Feng y col., 2003; Shibata y Yano, 2003). En el caso de la interacción micorrízica entre *Tagetes patula* y *Glomus etunicatum*, fue demostrado que la colonización indujo la expresión y excreción de una fosfatasa ácida derivada de la planta en la rizosfera la cual es capaz de liberar al Pi (Ezawa y col., 2005).

La simbiosis micorrízica arbuscular está acompañada por una reorganización del Pi en la planta, pero ocurren ajustes celulares que permiten una colonización exitosa de la raíz por los HMA. Los pasos secuenciales del proceso de colonización son bien conocidos (Harrison, 1997). La transferencia de Pi de los HMA a la planta ha sido demostrada en sistemas de placas compartimentadas con el uso de ^{32}P ó ^{33}P en fuentes de Pi conocidas como accesibles sólo para los hongos. Este sistema muestra la contribución de los HMA en la adquisición del Pi por la planta y que el Pi va de un porcentaje pequeño hasta casi todo el Pi adquirido por la planta, dependiendo de la relación planta /hongo (Pearson y Jakobsen, 1993; Smith y col., 2003, 2004).

Fue demostrado que del Pi que es absorbido por el sistema radical, al menos alguna cantidad del mismo, ocurre por medio de la acción de los hongos micorrízicos (Smith y col., 2003; 2004).

En casos específicos donde las plantas fueron micorrizadas con *Glomus intraradices* algunas adquirieron todo el Pi a través de las hifas de los hongos. Estos resultados incluyeron plantas no micorrizadas que manifestaron un incremento en biomasa o concentración total del Pi en contraste con las plantas micorrizadas (Smith y col., 2004), esto da una idea sobre el incremento de la secreción de iones de H^+ dentro de la rizosfera como resultado (Bolan y col., 1991; Bolan, 1991). Se conoce que en la rizosfera el pH ha sido alterado por las formas de N tanto en presencia como en ausencia de las micorrizas (Bledsoe y Zasoski, 1983; Li y col., 1991c; Rygielwicz y col., 1984).

Las micorrizas facilitan la absorción de los elementos menos solubles y móviles como: fósforo, amonio, potasio, cobre, hierro y zinc. Para la formación de los gránulos de polifosfatos, intervienen las polifosfatoquinasas específicas situadas en las hifas externas, mientras que en la degradación de dichos gránulos intervienen las fosfatasas alcalinas (Subramanian y col., 1998; Estrada y Davies, 2001).

El transporte del fosfato, desde la solución del suelo hacia la planta, se presenta en tres fases:

1. Es captado por las hifas externas de la planta, unas 1 000 veces más rápido que por difusión mediante la solución del suelo.
2. Es trasladado a través de las hifas intrarradicales.
3. Se transfiere al citoplasma o es acumulado en las vacuolas en forma de gránulos de polifosfato, los cuales son impulsados a través del lumen de las hifas, por corrientes citoplasmáticas hacia los arbusculos, en donde el polifosfato es degradado y el ion fósforo es transferido a la célula de la planta hospedera (Le Tacon, 1985).

2. 1. 5- El empleo de conglomerados de HMA en los agroecosistemas

A pesar de la universalidad de los HMA, hasta el momento no se ha prestado suficiente atención al papel que juegan sobre la diversidad, estabilidad y productividad de los ecosistemas terrestres. Es preciso mencionar que el máximo beneficio de la inoculación con hongos micorrizcos arbusculares solo se

conseguirá después de una selección controlada del hongo o el conglomerado de hongos que demuestre el más alto nivel de compatibilidad funcional y ecológica para cada sistema planta–suelo y que corresponda con la diversidad natural de las comunidades del ecosistema del cual forman parte (Cornejo, 2006).

En estudios realizados por Reyes - Quintanar y col. (2000), a pesar de los efectos de los agentes de perturbación por erosión en una zona erosionada con limitada fertilidad y baja población microbiana, encontraron abundante cantidad de HMA en el sistema radical de las plantas y un gran número de esporas en el suelo rizosférico. Esta abundante población permitiría que los HMA nativos pudieran ser utilizados como inoculante potencial para usarse en el establecimiento de plantas micorrízicas nativas y auxiliares en los procesos de recuperación de zonas perturbadas.

La mayoría de las evidencias sugieren que la colonización por HMA y su efecto en las plantas es una respuesta no específica, sin embargo, numerosos trabajos muestran que existen diferencias en la respuesta funcional basadas en la relación HMA - planta. Lara (1987) observó que la altura y materia seca de la parte aérea de tres leguminosas nativas de zonas áridas, propagadas por semilla, respondieron diferencialmente a la inoculación de 13 consorcios naturales de HMA aislados de la zona árida de Zacatecas. De estas plantas, *Dalea bicolor* presentó mayor dependencia micorrízica en comparación con *Calliandra eriophylla* y *Acacia schaffneri*.

2. 1. 6- Papel de los HMA en la economía del agua en las plantas

En muchas regiones áridas y semiáridas, la sequía disminuye la productividad de los cultivos, la incorporación de factores que le permitan a las plantas resistir el estrés hídrico, sería de gran ayuda para mejorar la producción del cultivo bajo condiciones de sequía. El estudio de los HMA de ecosistemas desérticos es crucial, ya que ellos albergan importantes bancos de inóculos de HMA que pueden ser usados para incrementar la supervivencia de plantas en suelos de baja fertilidad y con escasez de agua, como las áreas secas degradadas y los suelos agrícolas (Montaño, 2007).

El uso de HMA característicos de estos ecosistemas tiene también un impacto ecológico importante. Por ejemplo, los HMA pueden ser utilizados como inóculo de plantas para lograr su establecimiento en condiciones naturales de estrés hídrico y nutrimental, siendo especialmente útiles en prácticas de restauración ambiental de ecosistemas degradados o en proceso de desertificación.

El estrés hídrico está considerado como uno de los factores abióticos más importantes, limitante del crecimiento y el rendimiento de las plantas (Kramer y Boyer, 1997). La simbiosis con los HMA puede proteger a las plantas hospederas de los efectos perjudiciales del déficit hídrico, puede incrementar la supervivencia de las plantas y su producción bajo estas condiciones (Augé, 2001; Ruiz-Lozano, 2003). Aunque los efectos sobre las relaciones hídricas en las plantas no es tan dramático y consistente como en la adquisición de fósforo para el crecimiento de la planta, esto es aceptado como un modesto cambio y si está sustentado, puede tener efectos significativos en la adaptabilidad de la planta (Augé, 2001).

Estudios severos sobre este tópico han demostrado la contribución de la simbiosis con HMA sobre la tolerancia a la sequía resultante de una combinación de efectos físicos, nutritivos, fisiológicos y celulares (Ruiz-Lozano, 2003). Se hace necesario determinar los mecanismos directos e indirectos con los cuales la planta controla las relaciones con el agua en la simbiosis planta-HMA.

La disminución del estrés por sequía se atribuye no solo a mecanismos fisiológicos (fijación de CO₂, transpiración y uso eficiente del agua) sino también a nutricionales (fósforo y potasio), en los que se involucran diferentes especies de HMA. Según Martínez (2003) las diferencias en la fisiología simbiótica de diversas asociaciones endófito – hospedero, permiten la selección de los HMA más eficientes para introducirlo en ambientes secos y que estos resuelvan problemas específicos. La adaptación adecuada de aislados de HMA es potencialmente importante para mantener y restaurar el equilibrio planta – suelo en el contexto de una agricultura sostenible (Ruiz-Lozano y col., 1995b).

2. 2- El suelo como Agroecosistema

El suelo constituye el soporte indispensable sobre el que se asientan todos los ecosistemas terrestres, sirve no sólo como asiento para la vegetación, a la que nutre y sostiene, sino también sirve de soporte y medio de vida para una gran cantidad de animales y microorganismos que en él se desenvuelven, influyendo estos directamente sobre los suelos, sus condiciones redox, su pH, el tipo de vegetación que en él se asiente y sobre todo, determinan la intensidad y el tipo de procesos de mineralización de la materia orgánica que van a tener lugar, así como su velocidad y productos finales obtenidos (Hernández y col., 2006).

Las características físicas, químicas y biológicas de los suelos determinan la fertilidad de los agroecosistemas. El papel de la actividad microbiana influye en la cinética de los procesos que se llevan a cabo en el suelo, tales como: la mineralización e inmovilización de nutrientes, e igualmente en la participación activa en el ciclado de nutrientes. Actualmente, los microorganismos benéficos juegan un papel fundamental; entre ellos se destacan los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), los microorganismos fijadores de nitrógeno y las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV) (Azcón y col., 1991).

Múltiples trabajos han mostrado cómo los microorganismos influyen no solo en el desarrollo y crecimiento de las plantas, sino también, en la contribución a la protección de la planta contra patógenos del suelo. Sin embargo, para sostener y fortalecer los sistemas agrícolas, es necesario el conocimiento fundamental de los diversos componentes que lo integran y que pueden ser determinantes en su funcionalidad. Gran parte de la productividad de los cultivos está determinada por la fertilidad de los suelos (Barea, 1991).

La fertilidad del suelo puede considerarse desde tres puntos de vista: características físicas, características químicas y biológicas. La combinación e interacción de las tres características mencionadas, producen cambios significativos en los ciclos biogeoquímicos del suelo y en la disponibilidad de los nutrientes para las plantas. En cuanto al componente biológico es reconocido que la gran mayoría de las plantas captan los nutrientes por medio de interacciones que establecen con los microorganismos que viven en la rizosfera, especialmente

con aquellos que se han denominado simbioses. De estos simbioses de la raíz, los hongos denominados micorrízicos arbusculares son tal vez las asociaciones más comunes que se establecen con la mayoría de las especies de plantas, y probablemente son las más importantes.

En la agricultura moderna, las formas de producción se caracterizan, sobretodo, porque requieren una extracción continua de energía proveniente de la naturaleza. Este gasto energético provoca a su vez una descarga residual al aire, al agua y a la tierra, generando grandes cambios y problemas tal vez mayores que los que se pretendía solventar, el uso de recursos naturales como los HMA, contribuye en parte a minimizar este problema (Guerra, 2008).

2. 2. 1- El suelo como sustrato

2. 2. 1. 1- Características de los sustratos. Propiedades físicas y químicas.

Ballester - Olmos (1992) y Abad (1995) definieron el término sustrato en horticultura como un medio físico natural o sintético, donde se desarrollan las raíces de las plantas que crecen en un recipiente, sea contenedor, saco, banqueta u otros, que tiene volumen limitado y su función más importante es proporcionar un medio ambiente ideal para el crecimiento de las raíces, permitiendo el anclaje o soporte mecánico de las plantas. También se definen como todo material sólido distinto del suelo, natural o de síntesis, mineral u orgánico, que colocado en un contenedor, en forma pura o en mezcla, permite el anclaje del sistema radicular y puede o no intervenir en la nutrición vegetal (Carrión, 1998; Moreno y col., 2002).

Los sustratos se clasifican en dos grupos: los químicamente inertes y los químicamente activos. Aquellos sustratos que se utilizan como soporte de las plantas, pero que sí intervienen en la nutrición de las mismas, se consideran activos. Ejemplo: materiales orgánicos o de todo tipo, turbas y minerales activos como la Zeolita, muy utilizada en los zeopónicos y organopónicos (Carrión, 1998). Aquellos sustratos que se utilizan solamente como soporte de las plantas y la nutrición se lleva a cabo por soluciones nutrientes se consideran inertes. Ejemplo de ellos: arena sílice, la lana de roca, gravilla, basáltica y otros, que se emplean en los cultivos protegidos (Cuba. MINAGRI, 1999).

Las propiedades físicas de los medios de cultivo son de primerísima importancia (Abad, 1995; Carrión, 1999), lo que coincide con Orellana y col. (1999), estos investigadores afirman también que la mezcla utilizada como sustrato debe tener las condiciones físicas favorables al cultivo, ya que el crecimiento y desarrollo óptimo de su sistema radical depende de la relación sólido-agua-aire que exista en él, y por ende, se refleja en la productividad potencial del vegetal.

Una vez que el medio esté en el contenedor y la planta esté creciendo en él, no es posible modificar prácticamente las características físicas básicas de dicho medio. Esto contrasta con las características químicas de los sustratos o de los suelos, que pueden ser modificadas mediante técnicas de cultivo apropiadas, realizadas por el propio agricultor (Peña, 2003). Las propiedades físicas del medio de cultivo son de vital importancia, ya que una vez establecidas, se convierten en irreversibles, por la imposibilidad de ser modificadas, al encontrarse las plantas establecidas en el mismo (Lara, 1999). Estas propiedades abarcan: elevada capacidad de agua fácilmente disponible, suficiente suministro de aire, tamaño apropiado de las partículas, baja densidad aparente, elevada porosidad y estructura estable, que impedirá la contracción o dilatación.

Las propiedades químicas de los sustratos son de gran importancia porque caracterizan las transferencias de materias entre el sustrato y la solución del mismo. Estas transferencias son reacciones de disolución e hidrólisis de los constituyentes minerales (químicas), reacciones de intercambio de iones (físico-químicas) y reacciones de biodegradación de la materia orgánica (bioquímicas) de acuerdo con Abad (1995) y comprenden un suficiente nivel de nutrientes, una elevada capacidad tampón, capacidad para mantener el pH, así como una baja velocidad de descomposición, aunque existen sustratos químicamente inertes (Carrión, 1998).

El pH es una condición del sustrato muy importante porque es un factor que determina la disponibilidad de nutrientes, la capacidad de intercambio catiónico y la actividad biológica en el medio. La mayoría de los elementos están disponibles para ser absorbidos por las raíces a pH entre 5 - 6 (Carrión, 1998). Por su parte,

otros autores plantean el nivel del óptimo entre 5,5 a 7,5 (Ballester - Olmos, 1992) y Escudero (1993), citado por Lara (1999).

2. 2. 2- Característica de los suelos Andosoles

El término Andosol proviene de Japón ya que An-Do en japonés significa suelo negro. Los andosoles se forman por el proceso llamado andosolización (descrito por Hernández y col., 2006), son suelos formados de material volcánico, principalmente de cenizas volcánicas que tienen perfil ABC ó AC con: horizonte A de 20- 50 cm de espesor de color muy oscuro, textura franco a franco arenosa, estructura granular, friable, poroso, sin reacción al HCl que pasa directamente de material volcánico subyacente (horizonte C) o a un horizonte B posiblemente de un suelo silicato, formado antes.

La presencia de alófono como mineral muy abundante de la fracción arcillosa, le otorga al suelo una consistencia "untuosa" muy particular, conocida como "tixotropía", cuya peculiaridad es que al ser presionada una porción húmeda de suelo se licúa y fluye entre los dedos, volviendo a su estado semisólido original al cesar la presión. Todo ello conduce a una estructura muy porosa con una densidad aparente del suelo muy baja, entre 0.5 y 0.8 kg. dm⁻³ y una permeabilidad muy elevada (Hernández y col., 2006).

Estos suelos retienen una gran cantidad de agua, tanto a "capacidad de campo" como en el "punto de marchitamiento". Puede llegar su contenido hasta el 200 % en el primer estado y rebasar el 100 % en el segundo. La desecación del suelo provoca una retracción de los agregados que los hace muy difíciles de volver a rehumectar; por esta razón la capacidad de retención de agua puede reducirse hasta en un 60 % de la inicial. El suelo se convierte en una masa polvorienta e hidrófoba con pérdida de sus mejores características físicas (Hernández y col., 2006).

La presencia de alófono y su riqueza en materia orgánica, que puede alcanzar valores del 20 % y mayores, les otorga una gran cantidad de cargas libres, si bien, en su mayoría, son de carácter variable. Su capacidad de intercambio catiónico puede situarse entre 50 y 100 cmol. kg⁻¹, pero decrece fuertemente con el valor

del pH. El carácter variable de las cargas, provoca una fuerte retención de aniones, tanto mayor cuanto más bajo es el valor del pH. Esto afecta a la nutrición fosforada de las plantas. Es sabido que la elevada retención de fosfatos es una de las características que definen a este grupo, la rápida renovación de la materia orgánica que constituye la parte externa de los complejos, es una buena compensación para este problema (<http://www.unex.es/edafo/SEL1Andosoles.htm#cargen>).

2. 2. 3- Característica de los suelos Luvisoles

Este término surge del latín *luere*, que significa lavado, es decir que la arcilla se lava o lixivia desde el horizonte A hacia el Bt. Son suelos representativos del clima templado húmedo a subhúmedo, aunque también se localizan superficies de relativa extensión en zonas mediterráneas. En los últimos años se diagnostica bastante en el clima tropical, como ha sucedido en México. A nivel mundial se estima en 650 millones de ha el área de distribución de estos suelos (Hernández y col., 2006).

Los Luvisoles se desarrollan principalmente sobre una gran variedad de materiales no consolidados como depósitos glaciares, eólicos, aluviales y coluviales. Presenta perfiles profundos a medianamente profundos, con un horizonte argílico, debido a la lixiviación de la arcilla hacia el horizonte B. Tiene una capacidad de intercambio catiónico mayor de 24 cmol. kg⁻¹ en arcilla y por lo general tienen grado de saturación por bases mayor de 50 %. Es decir, son suelos de perfil ABtC, en los que hay predominio de minerales arcillosos del tipo 2.1 (Hernández y col., 2006).

Pueden ser de color pardo a pardo rojizo, pardo amarillento y hasta de color rojo. Además, variables en la textura, desde arenosos, arcillosos o limosos. Pueden tener en ocasiones nódulos ferruginosos (perdigones) y concentraciones manganiféricas de color negro, sobre todo cuando están expuestos a procesos de hidromorfía. Cuando el drenaje interno es adecuado, presentan una gran potencialidad para un gran número de cultivos a causa de su moderado estado de alteración, y su generalmente, alto grado de saturación (Hernández y col., 2006).

2. 3- Importancia de la materia orgánica en el suelo

Según Pomares (1996), la aplicación de materia orgánica de forma sistemática al suelo es de trascendental importancia para mejorar las propiedades físicas, químicas y biológicas de este (Labrador y col., 1993). Asimismo, Souza (1999), destaca los efectos benéficos que la materia orgánica provoca en la estructura química, física y biológica de los suelos tropicales y define esa práctica como fundamental, para buscar la sustentabilidad agrícola de los sistemas productivos cubanos.

La influencia favorable de la materia orgánica en los suelos ha sido reconocida desde la antigüedad y aún en nuestro siglo no ha perdido vigencia este concepto, baste decir, que por su influencia sobre las propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo, se considera su presencia factor distintivo entre un suelo y la corteza mineral (Ortega, 1985).

Según Martínez y col. (2001), las acciones más importantes de la materia orgánica sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos son:

- ❖ Produce agregación en los suelos mejorando su estructura.
- ❖ Proporciona porosidad en los suelos arcillosos.
- ❖ Aumenta la permeabilidad del suelo.
- ❖ Aumenta la capacidad de retención de humedad del suelo.
- ❖ Aumenta la capacidad de intercambio catiónico.
- ❖ Transporta micro y macroelementos hasta las raíces de las plantas.
- ❖ Retiene y facilita la absorción de nutrientes por las plantas.
- ❖ Forma quelatos con hierro, manganeso, zinc, cobre, etc.
- ❖ Los nutrientes presentes en ella pueden ser absorbidos por las plantas estimulando su crecimiento.

Influencia de la materia orgánica sobre las propiedades biológicas:

- ❖ Estimula la microflora del suelo.
- ❖ Ayuda al desarrollo de las colonias microbianas.
- ❖ Favorece la capacidad germinativa de las semillas.
- ❖ Mejora los procesos energéticos de las plantas.
- ❖ Favorece la síntesis de ácidos nucleicos.

- ❖ Aumenta el rendimiento de los cultivos.

En adición, Kolmans y Vázquez (1999), plantean que la materia orgánica ayuda a mejorar las propiedades químicas del suelo y retener los nutrientes; actúa como un “amortiguador” regulando la disponibilidad de éstos, según las necesidades de las plantas. Por ejemplo, en suelos ácidos, impide la fijación del fósforo y neutraliza el efecto tóxico del aluminio. La disminución de los niveles de materia orgánica en el suelo implica la disminución de los nutrientes disponibles para las plantas.

2. 4- El cultivo del sorgo. Su origen y distribución.

La necesidad mundial de aumentar sosteniblemente la producción de cereales, como una alternativa para contribuir con la seguridad alimentaria y cubrir las necesidades crecientes de los pueblos, ha propiciado que los productores busquen mayores rendimientos en las áreas improductivas utilizando especies que se adapten a dichas condiciones.

El sorgo tropical presenta buena adaptabilidad y rendimiento aceptable, por lo que se le ha llegado a llamar “el cereal del siglo XXI”, ocupando el quinto lugar en cuanto a superficie cosechada en todo el mundo, después del trigo, el arroz, el maíz y la avena. Procede del África Central, originario de la región de Etiopía y Sudán, desde hace más de 5000 a 6000 años está extendiéndose por diferentes vías a otras parte del mundo, llegó a América Latina a través del comercio de esclavos y traído por navegantes de la ruta de comercio Europa- África- América en el siglo XVI. Estados Unidos es el mayor productor de grano de sorgo, seguido de la India y Nigeria, siendo actualmente los mayores exportadores: Estados Unidos, Australia y Argentina. A nivel mundial, a principio de los sesenta una gran producción de sorgo se empleaba directamente como alimentación humana; esto ha cambiado en la actualidad en gran medida, puesto que la utilización de sorgo para el consumo animal se ha duplicado (Wikipedia, 2004).

Clasificación taxonómica del sorgo, según Wikipedia (2007).

Reino: Plantae

División: Magnoliophyta

Clase: Liliopsida

Orden: Poales

Familia: *Poaceas*

Subfamilia: *Panicoideae*

Tribu: *Andropogoneae*

Género: *Sorghum* Moench

El sorgo es el principal cereal de importancia en muchas partes del mundo debido a sus características particulares de ser tolerante a la sequía, a las altas temperaturas y a la baja disponibilidad de nutrientes, lo que le permite obtener rendimientos económicos bajo condiciones limitantes de agua, en comparación con otros cultivos como el maíz, sin embargo existe escasa información para su manejo (Verissimo, 2003).

EL sorgo tiene un hábito y una fisiología vegetal correspondiente al metabolismo de las "C-4", similar al del maíz (*Zea mays*). El género *Sorghum* presenta un sistema radicular profuso que le brinda una estructura de soporte muy desarrollada, lo que le permite que acumule gran cantidad de reservas; además le confiere una mayor capacidad de penetración y mejor persistencia en climas secos, donde la escasez de agua es sostenible por períodos prolongados (Wikipedia, 2004).

El sorgo constituye una especie típica de zonas de clima cálido. Es utilizado tanto en la alimentación humana como la animal. Posee una amplia variabilidad genética, lo que le permite cultivarlo para producir granos, azúcar y alcohol, usarlo como forraje verde y ensilado e industrializar su fibra para fabricar escobas o pasta de papel.

2. 4. 1- Resistencia del sorgo a la sequía

El sorgo se considera el cultivo más eficiente en el uso del agua (Graveros, 2003), es tolerante a la sequía, capaz de sufrir escasez de agua durante un período de tiempo bastante largo y reemprender su crecimiento más adelante cuando cesa ésta. Por otra parte, necesita menor cantidad de agua que otros granos para formar un kilogramo de materia seca, debido a mecanismos de escape o de

tolerancia a la sequía (especialmente en la etapa de diferenciación floral) sin perjudicar el rendimiento (Castro y col., 2000). Se plantea que el período crítico de necesidad de agua va desde el momento que aparece la panícula en las hojas del vértice de las plantas hasta el final del estado leñoso del grano.

Pérez y col. (2009) plantean que entre las características más representativas de este cultivo que le permiten la tolerancia a las condiciones de sequía, se encuentran:

- Un sistema radicular muy ramificado (su índice radicular duplica al del maíz) y con un déficit de presión de difusión en sus raíces, también superior al de la mayoría de los cultivos.
- Capa de cera que recubre las hojas y tallos, que disminuye la evaporación.
- Presencia de células motoras o higroscópicas que están regular y abundantemente dispuestas a lo largo de la nervadura central de todas las hojas, de modo que producen un arrugamiento de toda la hoja cuando falta agua, formando un ambiente confinado que disminuye la evaporación al mínimo, constituyendo una importante economía de agua. En el maíz, en cambio, las células motoras existen en focos aislados y consecuentemente, su resistencia a la sequía es mucho menor.
- El número de estomas es mayor en el sorgo que en el maíz, pero su tamaño es mucho menor (aproximadamente la mitad). Esto le brinda mayor seguridad a la apertura y cierre, respondiendo con prontitud a las variaciones de humedad del ambiente.
- Facultad de entrar en “reposo vegetativo” cuando falta agua. Los sorgos en general, entran en período de dormancia o reposo vegetativo que recién abandonan cuando hay de nuevo disponibilidad de agua.

Las variaciones causadas en los rendimientos por la deficiencia hídrica son menos marcadas en el sorgo, por su menor sensibilidad al estrés hídrico, sobre todo en el periodo crítico de generación de rendimientos. A pesar de que el sorgo tiene la capacidad de permanecer latente durante la sequía, para volver luego a crecer en períodos favorables, las situaciones de estrés modifican su comportamiento (Perez, 2009).

2. 5- Relación Agua-Suelo-Planta

El agua, al mismo tiempo que constituye el líquido más abundante en la Tierra, representa el recurso natural más importante y la base de toda forma de vida, constituye más del 80% del cuerpo de la mayoría de los organismos, e interviene en la mayor parte de los procesos metabólicos que se realizan en los seres vivos, desempeña de forma especial un importante papel en la fotosíntesis de las plantas, y además, sirve de hábitat a una gran parte de los organismos (Azcón-Bieto y Talón, 2001).

La deficiencia de agua es una de las problemáticas que más afecta la productividad de los cultivos, pues este elemento se requiere como un medio para las actividades bioquímicas, no solo de las plantas, sino de todas las formas de vida conocidas. El déficit de agua da lugar a la sequía, que no es más que la ausencia de lluvias en una zona determinada durante un periodo de tiempo prolongado, esta afecta a numerosas regiones del mundo y la carencia de precipitaciones se produce de forma inesperada en zonas donde tendrían que tener lugar, como resultado se puede observar un tiempo atmosférico anormalmente seco (Kramer y Boyer, 1997).

Durante la sequía se concentra mayor cantidad de sales en los suelos, por lo que las plantas se mueren y las cosechas agrícolas sufren daños irreparables (Hernández y col., 2006).

La resistencia a la sequía es una propiedad que caracteriza a ciertas especies o variedades y que les permite adaptarse a áreas con déficit hídricos permanentes o estacionales. Esta propiedad es el resultado de un proceso evolutivo que refleja una múltiple y compleja interacción de características fenológicas, morfológicas, fisiológicas y metabólicas que modulan el estado hídrico interno bajo condiciones edáficas y climáticas desfavorables. En las comunidades vegetales naturales, algunas de estas características son más importantes para la supervivencia de las plantas que para el mantenimiento de su productividad, pero en otras le confieren ventajas ya que estas pueden ser utilizadas para incrementar la producción de los cultivos bajo condiciones de estrés hídrico (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

La manifestación de las distintas respuestas morfofisiológicas al déficit hídrico depende no solo de la especie, sino también de la duración e intensidad del mismo. Con la excepción de las plantas que toleran extrema deshidratación celular, la tolerancia al estrés hídrico incluye características que reducen la probabilidad de deshidratación celular o de los efectos negativos originados por la misma (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001). En distintas especies: trigo, sorgo, maíz, arroz y girasol, se ha tratado de armar un modelo que explique la vía a través de la cual la capacidad de ajuste osmótico no afecta el rendimiento. La conclusión alcanzada en todas estas especies es que el efecto se produce a través del crecimiento y mantenimiento de la funcionalidad de las raíces que permiten la extracción de agua desde estratos profundos del suelo. Este mantenimiento del estado hídrico permite la continuidad a un mayor nivel de los procesos morfofisiológicos durante la floración y el llenado de frutos, contribuyendo así a un mayor rendimiento (Dooge, 2001).

Entre las características que presentan algunas plantas que le permiten resistir las condiciones de sequía se encuentran:

- Un apropiado desarrollo fenológico del cultivo.
- Reducción de la pérdida de agua por una alta resistencia foliar y cuticular, reducción en la carga de radiación y poca área foliar.
- Una adecuada absorción de agua, debido a la presencia de raíces profundas y alta densidad radical.
- Un mantenimiento del potencial de turgencia, debido al ajuste osmótico que realizan las plantas bajo condiciones de estrés y la alta flexibilidad de la pared celular.

III. MATERIALES y MÉTODOS

Con el propósito de dar respuesta a los objetivos propuestos, se realizaron dos experimentos en el laboratorio de Bioquímica Ecológica del Departamento de Biotecnología y Bioquímica del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Irapuato, Guanajuato, México. Se utilizó como material vegetal plantas de sorgo (*Sorghum vulgare* var. BJ 83 Caloro) debido a su tolerancia a la sequía, a las altas temperaturas y a sus bajos requerimientos nutricionales (Verissimo, 2003).

3. 1- Condiciones experimentales generales

Ambos experimentos se realizaron en condiciones de invernadero (Figura 2) y se utilizaron dos inóculos micorrízicos, uno compuesto por la especie *Glomus hoi* -like, perteneciente al cepario del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, La Habana, Cuba; y el otro por un Conglomerado de especies (Consortio Selva), aislado en un bosque tropical en Tuxtla, Veracruz, México. El conglomerado estaba integrado por las siguientes especies: *Glomus constrictum* (Trappe); *Glomus geosporum* (Nicol. & Gerd. emend. Walker); *Glomus fasciculatum* (Gerd. & Trappe emend. Walker & Koske), *Glomus tortuosum* (Schenck & Smith) y *Acaulospora scrobiculata* (Trappe).

Antes de comenzar los experimentos se realizó un conteo de las esporas de HMA en los diferentes sustratos estudiados, empleando la técnica descrita por Gerdemann y Nicholson (1963), modificada por Herrera y col. (1995).

Los sustratos fueron colocados en macetas de plástico de 2.3 kg de capacidad, a las que se le añadieron 10 g de inóculo micorrízico (11 esporas. g⁻¹) al momento de la siembra, para de esta forma lograr una efectiva colonización micorrízica. Se colocaron dos semillas por maceta y pasados los 10 días de la germinación se efectuó un raleo dejando una planta por recipiente. Las plantas fueron fertilizadas semanalmente con 200 ml de solución nutritiva Long Ashton, LANS (Hewitt, 1966), en algunos tratamientos se realizaron modificaciones en la concentración de fósforo.



Figura 2. Invernadero en que se desarrollaron los experimentos

3. 2- Experimento 1. *Comparación del efecto de la inoculación con *Glomus hoi-like* y un Conglomerado de cepas de HMA sobre el crecimiento y desarrollo de plantas de sorgo sometidas a estrés hídrico*

Este experimento se realizó durante los meses de abril a junio del 2008. Se empleó como sustrato para el crecimiento de las plantas una mezcla de textura arcillosa, compuesta por suelo franco y arena, el cual fue esterilizado con formol (2.5 %). Las características químicas del mismo se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Características químicas del sustrato empleado

pH (agua)	MO (%)	N (kg/ha)	P ₂ O ₅ (mg.kg ⁻¹)	Cationes			
				K	Ca	Mg	Na
7.82	0.75	29.68	4.36	0.31	4.7	0.86	0.28

Determinaciones químicas: pH H₂O (Potenciómetro), Materia orgánica M.O. (Walkley Black), P(Olsen), Cationes (NH₄Ac a pH 7).

Se empleó un Diseño Completamente Aleatorizado en el que se consideraron dos factores: inoculante micorrízico e inducción de estrés hídrico, para un total de seis tratamientos con nueve plantas cada uno (Tabla 2). Para provocar la condición de estrés hídrico se suspendió el riego a las plantas de los tratamientos correspondientes, a los 45 días después de la siembra (dds), durante un periodo

de siete días, el resto de los tratamientos se mantuvo con el manejo correspondiente. Pasados los siete días de impuesto el estrés (52 dds) se aplicó un riego de recuperación a las plantas estresadas hasta máxima saturación.

Tabla 2. Descripción de los tratamientos

Tratamientos
1. Control no inoculado no estresado
2. Control no inoculado con estrés
3. Consorcio selva no estresado
4. Consorcio selva con estrés
5. <i>Glomus hoi</i> - like no estresado
6. <i>Glomus hoi</i> - like con estrés

Se utilizaron como controles plantas sin micorrizar y sin someter a estrés hídrico. En los tratamientos micorrizados se modificó la dosis de fósforo de la solución nutritiva a la mitad (22 mg. kg⁻¹). En la figura 3 se muestra una imagen de las plantas antes de la suspensión del riego.



Figura 3. Imagen que muestra las plantas de sorgo en el experimento 1 antes de someterlas a estrés hídrico

3. 2. 1- Determinaciones realizadas

Antes de inducir la condición de estrés hídrico a las plantas correspondientes (42 dds) y después del riego de recuperación (a los 56 dds) se midió la Altura y el

Diámetro del tallo de las plantas, mientras que la determinación de Masa seca del follaje se realizó al finalizar el experimento (56 dds).

Para su evaluación se tomaron nueve plantas por tratamiento. La altura (cm) se midió a partir del cuello de la raíz hasta la base de la última hoja utilizando para ello una cinta métrica con una precisión de ± 1 mm. El diámetro del tallo (mm) se midió mediante un pie de rey digital, Calibro "Digimatic" Mitotuyo, y para la determinación de Masa seca del follaje (g) se tomaron las muestras y se colocaron en estufa de circulación forzada a 70 °C hasta masa constante, luego se pesaron en balanza analítica digital, Balanza Sartorius GMBA Göttingen Type 1801.

Las variables de colonización micorrízica que evalúan el porcentaje de Colonización y de Densidad visual fueron evaluadas al finalizar el experimento. Se analizaron tres submuestras por tratamiento y se determinó el porcentaje de colonización mediante el método de tinción con azul de tripano, descrito por Phillips y Hayman (1970) y el conteo se realizó por el método de los interceptos propuesto por Giovanetti y Mosseae (1980.) Los porcentajes de Colonización y de Densidad visual fueron calculados mediante las expresiones descritas por Trouvelot y col., (1986).

Los potenciales hídricos (Ψ) de hojas (Ψ_{hjs}) y de suelo (Ψ_s) fueron medidos en tres momentos del experimento (Tabla 3).

Tabla 3. Momentos de evaluación (dds) de los potenciales hídricos de hojas y de suelo

Momentos de muestreo	Ψ_{hjs}	Ψ_s
(t0) antes de aplicar el estrés	38	39
(t1) durante el estrés	48	49
(t2) posterior al riego de recuperación	54	53

Para el Ψ_{hjs} se tomaron tres plantas por tratamiento y se realizaron dos lecturas por planta. En el caso del Ψ_s se colocó un electrodo en el sustrato de las plantas analizadas; los valores de estas variables fueron medidos a través de un

potenciómetro HR-33T Dew Point microvoltmeter WESCOR USA (Figura 4) y los valores fueron transformados de la unidad bars a MPa para su análisis estadístico.

Las variables fisiológicas Conductancia estomática (g) y Tasa fotosintética (P_n) se evaluaron a los 52 dds, durante el estrés (t_1), y a los 54 dds una vez aplicado el riego de recuperación (t_2).



Figura 4. Imagen del Potenciómetro portátil (HR-33T modelo Dew Point microvoltmeter WESCOR USA) utilizado para medir los potenciales hídricos

Para la determinación de estas variables se tomaron tres plantas por tratamiento y se analizaron dos hojas por planta, ambas variables fueron determinadas con un equipo portátil (Figura 5), para medir fotosíntesis, modelo Li- 6200 (Licor, Nebraska, USA).



Figura 5. Imagen del equipo portátil utilizado para medir Conductancia estomática y Tasa Fotosintética, modelo Li- 6200 (Licor, Nebraska, USA).

Las variables fósforo y azúcares totales en follaje se evaluaron al finalizar el experimento. El contenido de fósforo en follaje se determinó utilizando el método de azul molibdofosfórico obtenido por reducción con el ácido cloruroestañoso en un sistema sulfúrico, según Jackson (1976), y los azúcares totales se determinaron empleando el Método Antrona, según Peña y Ortega (1991).

3. 3- Experimento 2. Respuesta del sorgo a la inoculación con *Glomus hoi* - like y el Conglomerado de cepas en sustratos con diferentes características

Para evaluar la respuesta del sorgo a la inoculación con HMA en sustratos con diferentes características se utilizaron dos dosis de fósforo y tres sustratos. Este experimento se ejecutó en un periodo de tiempo que comprendió los meses de Agosto a Octubre y se empleó un Diseño Completamente Aleatorizado en el que se consideraron tres factores: inoculación micorrízica, sustrato y dosis de fósforo.

Se escogieron como sustrato tres suelos de diferentes zonas del Estado de Michoacán, México. Se trabajó con suelos de ese estado mexicano con el objetivo de evaluar el comportamiento de la cepa *G. hoi* – like, la cual es la base del producto comercial EcoMic. Este producto está siendo validado y comercializado en ese estado mexicano por especialistas del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas.

Los suelos estudiados fueron los siguientes: Andosol úmbrico (S1) ubicado en Guaracha, Municipio Villamar; Luvisol háplico crómico (S2) ubicado en la Ex Hacienda Charahuén, Municipio Pátzcuaro y Andosol háplico (S3) ubicado en Pontzumarán, Municipio Salvador Escalante. La clasificación utilizada correspondió a la versión IUSS (2006). Las características químicas de los suelos se muestran en la tabla 4.

Tabla 4. Características químicas de los suelos utilizados en el experimento

Suelos	pH (Agua)	MO (%)	P ₂ O ₅ (mg.kg ⁻¹)	N (kg/ha)	K (cmol/kg)	Ca (cmol/kg)	Mg (cmol/kg)	Na (cmol/kg)
S1	4.72	5.08	4.87	69.57	0.19	3.11	0.40	0.11
S2	5.60	3.48	23.35	61.05	0.22	3.27	0.48	0.12
S3	6.75	2.16	34.6	44.25	0.28	2.95	0.51	0.14

Leyenda: S1: Andosol úmbrico, S2: Luvisol háplico y S3: Andosol háplico

Determinaciones químicas: pH H₂O (Potenciómetro), Materia orgánica M.O. (Walkley Black), P (Bray), Cationes (NH₄Ac a pH 7).

Se emplearon plantas sin micorrizar como controles de referencia para cada tipo de sustrato, a las que se le aplicó la dosis óptima de fósforo (44 mg. kg⁻¹) indicada en la solución nutritiva Long Ashton. Las dosis de fósforo estudiadas, modificadas en la solución, fueron 0 mg.kg⁻¹ y 22 mg.kg⁻¹, la mitad de la óptima.

En la figura 6 se muestra una imagen del segundo experimento.



Figura 6. Imagen que muestra la distribución de las plantas de sorgo en el segundo experimento

Se establecieron 21 tratamientos con cinco repeticiones cada uno. En la tabla 5 se muestra la descripción de los mismos.

Tabla 5. Descripción de los tratamientos en el experimento 2

1. Control S1+ NPK	8. CS + S2 (0P)+NK	15. S/M + S3 (1/2P)NK
2. Control S2 +NPK	9. CS + S3 (0P)+NK	16. CS +S1 (1/2P)+NK
3. Control S3+NPK	10. Gh +S1 (0P)+NK	17. CS + S2 (1/2P)+NK
4. S/M + S1 (0P)+NK	11. Gh + S2 (0P)+NK	18. CS + S3 (1/2P)+NK
5. S/M + S2 (0P)+NK	12. Gh + S3 (0P)+NK	19. Gh +S1 (1/2P)+NK
6. S/M + S3 (0P)NK	13. S/M + S1 (1/2P)+NK	20. Gh + S2 (1/2P)+NK
7. CS +S1 (0P)+NK	14. S/M + S2 (1/2P)+NK	21. Gh + S3 (1/2P)+NK

Leyenda: S1: Andosol úmbrico, S2: Luvisol háplico y S3: Andosol háplico. (0P)+NK: 0 Fósforo + Nitrógeno y Potasio, (1/2 P)+NK: 22 mg. kg⁻¹ de Fósforo + Nitrógeno y Potasio. NPK: 44 mg. kg⁻¹ de Fósforo + Nitrógeno y Potasio. S/M: sin inoculación micorrízica, CS: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like.

3. 3.1- Determinaciones realizadas

Las variables morfoagronómicas (Altura de la planta, Diámetro del tallo, Masa seca del follaje), las que evalúan el comportamiento fúngico (Porcentaje de Colonización y Densidad visual) y el contenido de Fósforo en follaje fueron evaluadas al concluir el experimento (45 dds). Las variables fisiológicas Conductancia estomática (g) y Tasa fotosintética (Pn) se evaluaron a los 40 dds. Todas las determinaciones se efectuaron de igual forma a como fueron realizadas en el experimento 1.

3. 4- Análisis estadísticos

Los valores de las variables evaluadas se sometieron a un Análisis de Varianza (ANOVA), empleándose la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan ($p \leq 0.05$) para los casos en que hubo diferencias significativas. En el caso de los valores de Porcentaje de Colonización micorrízica fueron transformados por la función $\arcsen \sqrt{x}$. Todos los análisis estadísticos se ejecutaron con el software SPSS para Windows (SPSS; v 11,5).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4. 1- Experimento 1. Comparación del efecto de la inoculación con *Glomus hoi-like* y un Conglomerado de cepas de HMA sobre el crecimiento y desarrollo de plantas de sorgo sometidas a estrés hídrico

Teniendo en cuenta los numerosos beneficios que la simbiosis micorrízica arbuscular brinda a las plantas y al agrosistema en sentido general, se prevee que en un corto periodo de tiempo, su introducción como inoculante de los cultivos agrícolas se convierta en una práctica generalizada. Sin embargo, el conocimiento de los procesos involucrados antes y durante el establecimiento de la asociación hongo – planta y de la gran cantidad de eventos que se producen, es aún tema de un sinnúmero de investigaciones. El estudio de los efectos fisiológicos que desencadena la presencia eficiente de la asociación aún no están totalmente dilucidados y la estrecha relación existente entre el comportamiento de las numerosas especies de HMA y los sustratos en los cuales se desarrollan es un aspecto no reconocido fácilmente por la comunidad científica internacional. Por tanto, no abundan los trabajos en los que se incluyan mediciones de tasa fotosintética y otras variables fisiológicas para evaluar la respuesta de las plantas a la micorrización en este cultivo en particular, así como tampoco se reportan estudios que empleen cepas, concentrados de especies y/o diferentes sustratos con este enfoque.

Para facilitar el análisis del efecto de los inoculantes micorrízicos empleados se realizó un primer muestreo antes del estrés (a los 42 días) en el mismo se encontró diferencias significativas en el comportamiento de las cepas (Tabla 6), apreciándose un marcado efecto sobre las variables Altura y Diámetro del tallo de las plantas de sorgo. Las plantas inoculadas con el Consorcio Selva mostraron valores, en ambas variables, estadísticamente superiores a las plantas controles y a las inoculadas con *G. hoi* – like. Los valores de Altura fueron superiores en un 18 % respecto a las inoculadas con la cepa individual y un 27 % respecto a los controles; en el caso de los valores de Diámetro del tallo, estos fueron alrededor

de un 32 % superior a los otros dos tratamientos.

Tabla 6. Efecto de las cepas empleadas sobre las variables de crecimiento Altura de las plantas y Diámetro del tallo en las plantas de sorgo evaluadas en el muestreo realizado antes del estrés

Tratamientos	Altura (cm)	Diámetro tallo (mm)
Sin inoculación	33.14 c	3.39 b
Consorcio Selva	45.52 a	5.05 a
<i>Glomus hoi</i> – like	37.31 b	3.83 b
Esx	1.40	0.17

Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

En el muestreo final (56 dds) se realizaron análisis factoriales en cada una de las variables evaluadas, para determinar el efecto de los inoculantes micorrízicos empleados y del estrés hídrico sobre la respuesta de las plantas de sorgo, encontrándose interacción en algunas variables

El análisis factorial a las variables de crecimiento (incluyendo la Masa seca del follaje) al concluir el experimento, mostró que no hubo interacción entre los factores Cepa y Estrés, sin embargo se apreció significación de ambos factores de forma independiente para las variables Altura de las plantas y Diámetro del tallo; en el caso de la Masa seca se observó significación solo para el factor Cepa (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis factorial de las variables de crecimiento evaluadas al concluir el experimento (recuperación)

Factores	Altura (cm)	Diámetro tallo (mm)	Masa seca follaje (g)
Cepa	0.000	0.000	0.000
Estrés	0.010	0.001	0.141
Cepa * Estrés	0.228	0.155	0.270

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

En la tabla 8 puede apreciarse que, en el caso del factor Cepa, los mayores valores de las variables se encontraron nuevamente en los tratamientos donde se utilizó el Consorcio Selva. Los tratamientos en los que se empleó la cepa *Glomus hoi* - like no difirieron de los tratamientos controles. En este muestreo, los incrementos encontrados en las plantas tratadas muestran valores relativamente similares a los del primer muestreo, siendo de 23 y 28 % para la Altura y el Diámetro, respectivamente.

Tabla 8. Efecto de las cepas y el estrés hídrico sobre las variables de crecimiento altura de las plantas y diámetro del tallo evaluadas al concluir el experimento

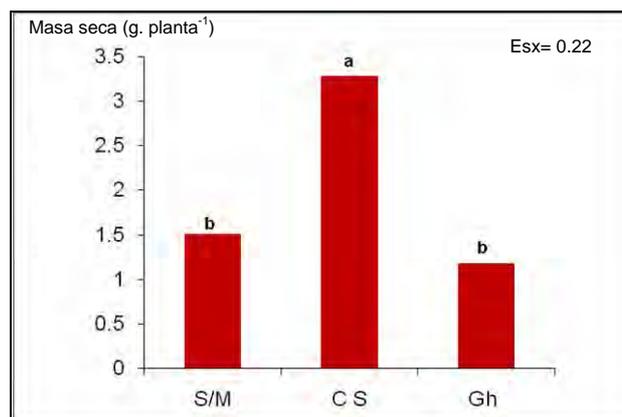
Tratamientos	Altura (cm)	Diámetro del tallo (cm)
	Factor Cepa	
Sin inoculación	42.14 b	5.44 b
Consorcio Selva	55.93 a	7.21 a
<i>G. hoi</i> - like	41.69 b	5.17 b
Esx	1.54	0.21
Factor Estrés		
Sin estrés	50.46 a	6.63 a
Con estrés	42.72 b	5.25 b
Esx	1.70	0.22

Tratamientos con letras no comunes difieren entre si significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

La variable Masa seca fue medida al finalizar el experimento, los resultados correspondientes a esta variable indicaron que no hubo interacción entre los factores estudiados. Cuando se analiza la condición de déficit hídrico se puede apreciar que no se encontraron diferencias en esta variable entre las plantas sometidas a estrés y las que se encontraban bien abastecidas de agua, no ocurriendo lo mismo para el factor Cepa (Figura 7).

Los mayores valores se correspondieron con los tratamientos donde se empleó el Consorcio Selva, observándose que la condición de estrés no fue la que

determinó la conducta de esta variable, sino la presencia de cepas de HMA, en este caso las proporcionadas por el conglomerado. En el caso de las plantas inoculadas con la cepa *G. hoi* - like, no se encontraron diferencias significativas en relación con los tratamientos sin inocular.



Leyenda: S/M: sin inoculación micorrízica, CS: Consortio Selva y Gh: *G. hoi* – like.
Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Figura 7. Comportamiento de la variable Masa seca del follaje en función del factor cepa al finalizar el experimento

De manera general, los hongos micorrízicos estimulan el crecimiento de las plantas y la absorción de los nutrientes bajo condiciones de estrés hídrico (Al-Karaki y col., 1998 y Jeffries y col., 2003); la colonización micorrízica mejora las relaciones hídricas en las plantas hospederas (Al-Karaki y col., 1998). Los posibles mecanismos son: el mejoramiento de la conductancia estomática (Hardie y Leyton, 1981), la reducción de la elasticidad foliar e incremento de la turgencia de las hojas (Auge y col., 1987), el incremento de la longitud de la raíz y su efectividad (Davies y col., 1992), el incremento en la acumulación de osmoreguladores (Schellenbaum y col., 1998) y la inducción de una mayor asimilación de nutrimentos (Al-Karaki y col., 1998). Sin embargo, no todas las especies micorrízicas tienen el mismo efecto sobre las plantas que colonizan o simplemente estos no se manifiestan con la misma intensidad. La capacidad infectiva de los individuos y su eficiencia, determinados factores inherentes a los

hospederos, así como las condiciones en las cuales se pretende establecer la asociación son aspectos de vital importancia para garantizar el éxito esperado de la inoculación micorrízica.

El conglomerado de cepas de HMA utilizado en este experimento está compuesto básicamente por cuatro cepas del género *Glomus* y una de *Acaulospora* adaptadas a convivir en el mismo ambiente. Estas cepas tuvieron un efecto marcado sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas de sorgo estudiadas, a diferencia del inoculante formado por la cepa individual *G. hoi* – like, también utilizado en este experimento. Esta respuesta de las plantas a la inoculación con el conglomerado era de esperar si se tiene en cuenta, no solo el efecto beneficioso que de manera general los HMA reportan sobre los cultivos, sino también el sustrato en el cual se desarrolló el experimento.

Según pudo apreciarse en la tabla 1 (ver acápite Materiales y métodos) el sustrato empleado presentó, de manera general, muy baja fertilidad avalada por los bajos contenidos de materia orgánica, fósforo, calcio y magnesio, el pH correspondió al de un sustrato alcalino y la capacidad de intercambio catiónico resultó también baja. Estas particularidades del sustrato pudieron haber influido en la baja efectividad de *G. hoi* – like sobre las plantas de sorgo pues esta cepa se caracteriza por su alta eficiencia en suelos de media a alta fertilidad.

Las especies del género *Glomus* poseen, de manera general, un amplio rango de distribución funcional predominando en ecosistemas de alta y media fertilidad, donde resultan extremadamente eficientes y competitivas, según Barros (1987) y Sieverding (1991). Sin embargo, en estudios posteriores informados por Rivera y Fernández (2003) este rango se pudo ampliar, en algunas cepas muy específicas, a condiciones de baja y muy baja fertilidad.

Para las cepas de *Glomus* que componen el conglomerado, la baja fertilidad del sustrato empleado no constituyó una dificultad para el éxito de su establecimiento y posterior colonización de las plantas de sorgo, debido probablemente a que el sustrato empleado en el experimento es el que se utiliza usualmente para la reproducción y el mantenimiento de dicho conglomerado. Por tanto, resulta obvia su capacidad de adaptación a dicho sustrato y no debe sorprender lo exitoso de

su comportamiento, teniendo en cuenta la estrecha relación cepa - sustrato ya demostrada en estudios anteriores con diferentes sustratos y suelos (Rivera y Fernández, 2003).

En correspondencia con los resultados del experimento se encuentra el estudio realizado por Davies y colaboradores (2002) quienes evaluaron el efecto de un conglomerado de cepas de HMA y lo compararon con el efecto producido por la cepa *Glomus fasciculatum* en plantas de Chile bajo déficit hídrico, observando que las plantas inoculadas con el conglomerado incrementaron su resistencia a la sequía, aumentando su potencial hídrico foliar y disminuyendo el menor número de plantas con signos visibles de deshidratación durante el máximo estrés.

Por otra parte, Aguilera y Gómez (1998) evaluaron el efecto de dos conglomerados de cepas (Selva y Desierto, aislado de zona desértica) en el crecimiento, intercambio de gases y la colonización micorrízica de plantas de Chile y observaron que los indicadores de crecimiento de biomasa y fotosíntesis fueron significativamente mayores en las plantas inoculadas con el conglomerado Selva y las plantas donde se empleó el conglomerado Desierto registraron mayor eficiencia en el uso del agua.

En contraste, algunos autores señalan una mayor efectividad micorrízica cuando se utilizan cepas eficientes individuales que cuando se emplean conglomerados (Fernández y col., 1999). Estos autores evaluaron en algunos experimentos concentrados de cepas nativas y aunque encontraron efectos positivos en la mayoría de los casos, el comportamiento siempre fue inferior al observado cuando se inocularon cepas individuales eficientes; asimismo, Herrera (1999) obtuvo resultados similares en experimentos donde evaluó concentrado de cepas nativas en comparación con cepas individuales.

Ocampo (2003), evaluando plantas de Chile micorrizadas sometidas a estrés hídrico, encontró que las plantas micorrizadas registraron valores de masa seca foliar más altos que las plantas no micorrizadas, incluso mayor en las plantas estresadas pero con micorriza, que en las no micorrizadas no sometidas a estrés, lo cual coincide con lo observado por Ruíz – Lozano y col. (1995a). Esto indica

que los HMA disminuyeron el impacto del déficit hídrico reflejándose en el mantenimiento del crecimiento de las plantas estresadas.

Resultados similares fueron obtenidos por Quiang-Sheng y colaboradores (2006) en el crecimiento y la biomasa de mandarina, bajo adecuadas condiciones hídricas. Otros autores han obtenido resultados semejantes en diferentes cultivos (Johnson y Hummel, 1985; Al-Karaki y col., 1998; Ruiz-Lozano y Azcon y col., 1996; Fidelibus y col., 2001; Wu y Xia, 2004).

Al analizar el efecto de las cepas utilizadas y de la condición de estrés impuesto sobre el contenido de fósforo en el follaje de las plantas de sorgo se encontró que no hubo interacción entre los factores (Tabla 9).

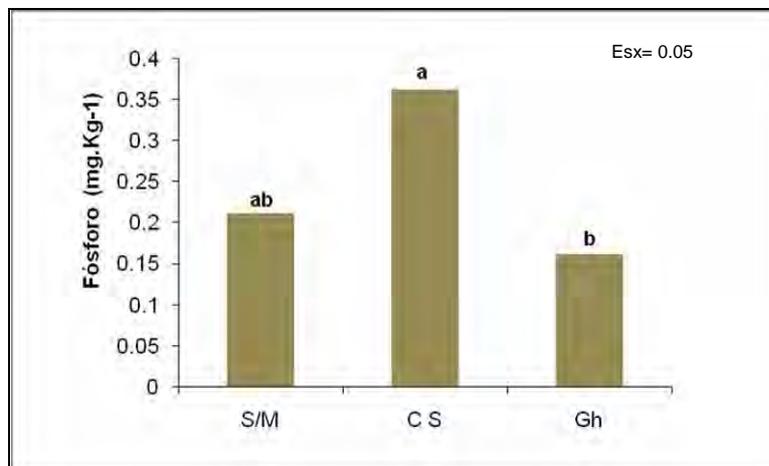
Como puede apreciarse en la figura 8 los mayores valores de fósforo se obtuvieron nuevamente en los tratamientos en los que se empleó el Consorcio Selva (0.37 mg.kg^{-1}), los cuales difirieron estadísticamente de los inoculados con *G. hoi* – like (0.17 mg.kg^{-1}), aunque no de los controles sin micorrizar (0.22 mg.kg^{-1}), independientemente de la condición de estrés.

Tabla 9. Análisis factorial de las variables que evalúan el contenido de fósforo en follaje al finalizar el experimento

Factores	Fósforo en follaje
Cepa	0.060
Estrés	0.866
Cepa * Estrés	0.611

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

La mayor presencia de fósforo en el follaje de las plantas inoculadas con el consorcio de especies pudiera responder a la existencia de diferencias funcionales, desde un punto de vista ecológico, entre diferentes especies de hongos micorrízicos arbusculares según la zona del suelo de la cual absorben el fósforo.



Leyenda: S/M: sin inoculación micorrizica, CS: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like.
 Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Figura 8. Comportamiento del contenido de fósforo en follaje en función del factor cepa al concluir el experimento

Este planteamiento está siendo defendido desde hace algunos años por determinados autores (Van der Heijden, 1998; Smith y col., 2000) quienes aseveran que un incremento en la diversidad de HMA puede aumentar la absorción de fósforo y la biomasa de una comunidad de plantas, como consecuencia de un mayor desarrollo del micelio asociado a la diversidad de los HMA. Esto puede ser válido siempre que no existan relaciones de competición extremas que atenten contra el éxito en la colonización de alguna o algunas de las especies que integran los consorcios.

Smith y colaboradores (2000), observaron además un incremento en el contenido de fósforo y en el crecimiento de la alfalfa (*Medicago truncatula*) colonizada individualmente por *Scutellospora calospora* o *Glomus caledonium*; sin embargo, el efecto mejoró cuando fue colonizada por la mezcla de ambos hongos. *Scutellospora calospora* pareció ser mejor para adquirir fósforo muy cerca de la raíz y *Glomus caledonium* cerca y lejos de ella. Este tipo de complemento funcional puede ser, en parte, responsable del incremento en la efectividad para

absorber fósforo del suelo cuando el número de especies de HMA se incrementa en la rizosfera.

En general, las respuestas de las variables relacionadas con el crecimiento y la nutrición estuvieron influenciadas positivamente por el inóculo de HMA empleado, en este caso el conglomerado de cepas Consorcio Selva y en menor medida por la cepa *G. hoi* - like, más que por la condición de estrés a las que estuvieron sometidas las plantas. Esto pudiera estar relacionado con la ocurrencia de efectos sinérgicos entre las cepas que componen el conglomerado potenciándose unas a otras; entre las cepas que lo integran se encuentra la *Acauslopora scrobiculata*, de la cual se ha demostrado su eficiencia en suelos de muy baja fertilidad (Sieverding, 1991).

En la tabla 10 puede observarse el análisis factorial de las variables que evalúan el comportamiento fúngico (Porcentajes de colonización y de Densidad visual) evaluadas al finalizar el experimento, el cual refleja la no interacción entre los factores Cepa y Estrés, aunque sí muestra significación para el factor Cepa de manera independiente.

En consecuencia con los resultados antes descritos, en la tabla 11 puede apreciarse claramente que existió una mayor presencia de estructuras fúngicas en las plantas correspondientes a los tratamientos inoculados con el Consorcio Selva, llegándose a alcanzar valores de Densidad visual de 3.36 % para un 40.3 % de Colonización micorrízica.

La Colonización alcanzada por las cepas que integran el Consorcio Selva superó en un 60 % a la encontrada en las plantas inoculadas con *G. hoi* – like, mientras que la ocupación fúngica fue alrededor de un 70 % superior.

Tabla 10. Análisis factorial de las variables que evalúan el comportamiento fúngico determinadas al finalizar el experimento

Factores	Colonización (%)	Densidad visual (%)
Cepa	0.000	0.001
Estrés	0.673	0.437
Cepa * Estrés	0.392	0.351

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

Tabla 11. Comportamiento de las variables fúngicas en las raíces de plantas de sorgo en relación con las cepas empleadas

Tratamientos	Colonización (%)	Densidad visual (%)
Sin inoculación	0.8 c	0.04 b
Consorcio Selva	40.3 a	3.36 a
<i>Glomus hoi</i> - like	16.2 b	0.91 b
Es x	0.1	0.3

Tratamientos con letras no comunes en la misma columna difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Como ya había sido analizado anteriormente, la relación existente entre la eficiencia de las cepas micorrízicas y los sustratos en los cuales se establecen es muy estrecha y está ampliamente documentada (Barea, 1991 y Rivera y col., 2003), por lo cual era de esperar el comportamiento mostrado por el Consorcio Selva en el sustrato empleado. La cepa *G. hoi* - like, perteneciente al cepario del INCA, ha sido bien estudiada y su comportamiento está caracterizado para otros cultivos y en diferentes tipos de suelos, demostrando una baja efectividad en la colonización radical cuando se inocula en suelos o sustratos con tan bajos niveles de fertilidad como el empleado en este estudio.

Por otra parte, existen también estudios de cepas nativas que muestran respuestas más favorables a la micorrización cuando los aislados se utilizan en condiciones edáficas similares a las de su origen (Furrazola y col., 1990).

Las variables relacionadas con el estado hídrico de las plantas Potencial hídrico de suelo (Ψ_s) y de las hojas (Ψ_{hjs}), fueron evaluadas en tres momentos durante el experimento; primeramente antes de imponer el estrés (t_0), luego durante el estrés (t_1) y finalmente después que cesó el mismo, durante la fase de recuperación (t_2).

El análisis factorial realizado a ambas variables mostró que hubo interacción entre los factores estudiados en los momentos t_1 y t_2 (Tabla 12). En el caso del primer muestreo (t_0) se encontraron diferencias significativas entre las cepas empleadas.

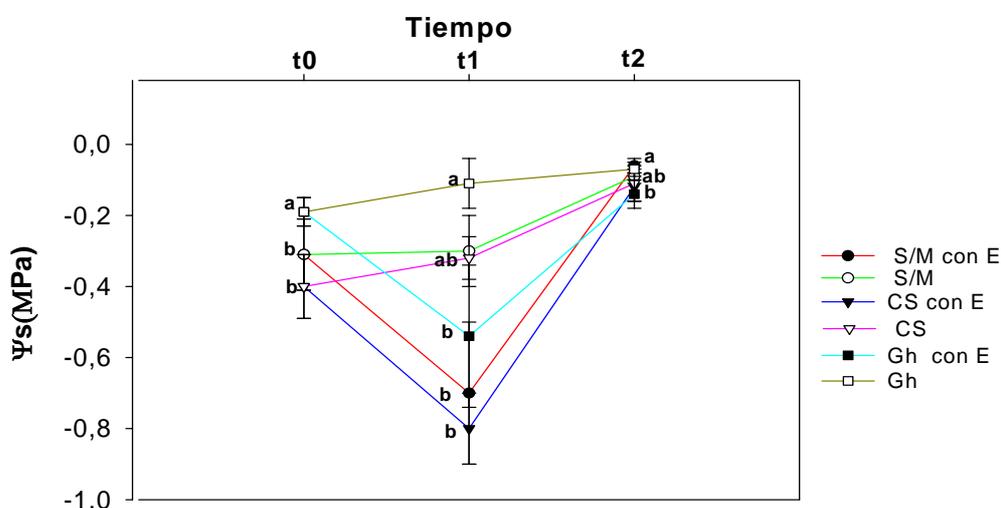
Tabla 12. Análisis factorial de los Potenciales hídricos de suelo y de las hojas en dos momentos de muestreo (t_1 y t_2)

Factores	Potencial hídrico del suelo (MPa)		Potencial hídrico de las hojas (MPa)	
	t1	t2	t1	t2
Cepa	0.071	0.058	0.001	0.001
Estrés	0.000	0.119	0.000	0.001
Cepa * Estrés	0.092	0.080	0.064	0.009

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.

La figura 9 muestra los resultados de la variable Ψ_s en los diferentes momentos evaluados. En el primer muestreo realizado (t_0), los mayores valores de esta variable correspondieron con el tratamiento en el que se empleó la cepa *G. hoi-like*, el cual mostró diferencias significativas con el tratamiento control y el inoculado con el Consorcio Selva. De manera general, las plantas pertenecientes a este tratamiento presentaron menor crecimiento y desarrollo que las de los otros dos tratamientos, por lo que podría esperarse que las cantidades de agua que estas plantas necesitaron fuera menor y la extracción que hicieron del suelo fuera inferior al resto. Según Ebbel y colaboradores (1996) la talla de las plantas, independientemente de la intensidad en la colonización micorrízica, puede afectar las relaciones con el agua, incluyendo la conductancia estomática, en condiciones de deficiencia hídrica.

En el momento t1 ya había sido inducido el estrés hídrico a un número determinado de plantas, por lo que estas disminuyeron sus valores de Ψ_s en similar proporción sin mostrar diferencias significativas entre ellas. Posterior al estrés (t2), se efectuó una recuperación rápida del Ψ_s , mostrando las plantas estresadas valores similares a las plantas controles sin estresar. Las plantas estresadas fueron las que más agua extrajeron cuando se aplicó el riego de recuperación. Entre los tratamientos micorrizados tampoco se encontraron diferencias significativas.



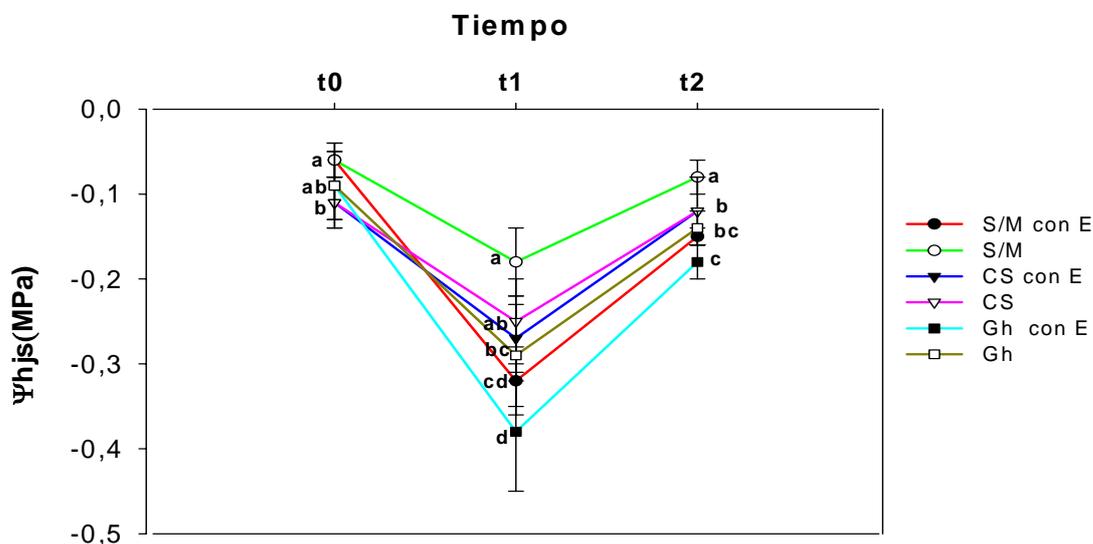
Leyenda: S/M: sin inoculación micorrízica, CS: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like. E: tratamientos estresados.

Tratamientos con letras no comunes en un mismo muestreo difieren entre sí significativamente según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.

Figura 9. Comportamiento del Potencial hídrico de suelo en los diferentes momentos de muestreo (t0, t1 y t2)

Por otra parte, cuando se analizan los tratamientos no estresados se puede observar que mantienen casi constante los valores de Ψ_s , con una ligera tendencia al aumento, a lo largo del periodo de muestreo. El tratamiento inoculado con *G. hoi* – like es el que muestra los mayores valores en comparación con el resto de los tratamientos.

Cuando se observan los resultados obtenidos de Ψ_{hjs} (Figura 10) puede apreciarse que en los tratamientos no estresados los valores menos negativos de esta variable correspondieron al tratamiento control en los tres momentos de muestreo. En el momento t0 el tratamiento control no difirió significativamente del tratamiento inoculado con la cepa *G. hoi* – like, en el momento t1 el tratamiento control fue estadísticamente similar al inoculado con el conglomerado de cepas y en el momento t2 el control alcanzó los valores menos negativos, siendo el tratamiento inoculado con *G. hoi* – like el que mostró los valores más negativos en los dos últimos momentos.



Leyenda: S/M: sin inoculación micorrízica, C S: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like. E: tratamientos estresados.

Tratamientos con letras no comunes en un mismo muestreo difieren entre si significativamente según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.

Figura 10. Comportamiento del Potencial hídrico de hojas en los diferentes momentos de muestreo (t0, t1 y t2)

En el caso de los tratamientos que estuvieron sometidos a estrés se observó en el momento t1 una disminución del Ψ_{hjs} condicionado por el déficit hídrico y una rápida recuperación hacia el momento t2, con valores de Ψ_{hjs} similares a los mostrados por las plantas en el momento t0. En ambos momentos el tratamiento que mantuvo los valores menos negativos fue el tratamiento sin inocular no estresado seguido por el inoculado con el conglomerado de cepas. Para esta

variable, las plantas inoculadas con la cepa *G. hoi* – like mostraron los menores valores tanto en el momento del estrés como durante la recuperación.

Cuando se analizan los potenciales hídricos se puede apreciar que la condición de estrés afectó el crecimiento y desarrollo de las plantas en general. En el potencial hídrico de suelo los tratamientos micorrizados fueron los que más agua demandaron en su recuperación a la condición de déficit hídrico. En el caso de los potenciales hídricos de hojas, el tratamiento en que se empleó el Consorcio Selva fue el que mejor soportó y se recuperó de esta condición. Las plantas inoculadas con estas cepas alcanzaron valores de Ψ_{hjs} en el momento del estrés (t_1) similares a los de plantas sin inocular no estresadas y en el momento t_2 recuperaron los valores iniciales (t_0).

A medida que la cantidad de agua disponible para las plantas se reduce en el suelo, se afecta el estado hídrico interno de las mismas provocando modificaciones en los procesos metabólicos, dando lugar a lo que se denomina estrés hídrico. Estas modificaciones afectan distintos procesos relacionados con el crecimiento de la planta y el grado de las variaciones está vinculado con la intensidad y duración del estrés, y la sensibilidad relativa presentada por la especie o variedad.

De manera general, las plantas micorrizadas tienen un intercambio de gases superior al de las plantas no micorrizadas, esto trae consigo que haya una mayor extracción del agua retenida en el suelo por parte de las plantas micorrizadas, lo que conduce a que los valores de potenciales hídricos en éstas sean más altos que los de las plantas no micorrizadas y por lo tanto que su crecimiento y desarrollo también sea superior.

Por otra parte, las relaciones con el agua también pueden verse afectadas a causa de la colonización micorrízica, al presentar, las plantas micorrizadas, mayores valores de conductancia estomática y de transpiración bajo condiciones de déficit hídrico. Las hifas son capaces de absorber agua a potenciales más bajos que los pelos radicales lo que provoca una mayor absorción del agua y por tanto, que las plantas micorrizadas tengan mayores valores de tasas fotosintéticas y contenidos de agua (Fernández, 2003).

Porcel y Ruiz-Lozano (2004), en estudios realizados en plantas de soya inoculadas con *G. intraradices* a las que se le aplicó una condición de estrés hídrico, observaron que el Ψ_{hjs} no mostró diferencias significativas cuando las plantas estuvieron bien abastecidas de agua, sin embargo al finalizar el estrés hídrico observaron que las plantas micorrizadas obtuvieron valores superiores de esta variable en comparación con las no micorrizadas.

Los estudios realizados por Augé (2001) y Jeffries y col. (2003), demostraron los efectos benéficos de los HMA en el mejoramiento de la nutrición, el aprovechamiento del agua, el crecimiento y la adaptación de las plantas ante diversas condiciones de estrés provocados tanto por factores bióticos como abióticos.

En la tabla 13 se muestra el análisis factorial realizado a las variables de intercambio gaseoso Conductancia estomática (g) y Tasa fotosintética (Pn), determinadas en dos momentos a lo largo del experimento, en el momento t1 (durante el estrés) y en el momento t2 correspondiente a la fase recuperativa. En ambas variables se encontró interacción entre los factores en estudio.

Tabla 13. Análisis factorial de las variables Conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) y Tasa fotosintética ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en los dos momentos de muestreo

Factores	Conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		Tasa fotosintética ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	
	t 1	t 2	t 1	t 2
Cepa	0.000	0.000	0.001	0.000
Estrés	0.000	0.000	0.000	0.000
Cepa * Estrés	0.000	0.002	0.000	0.070

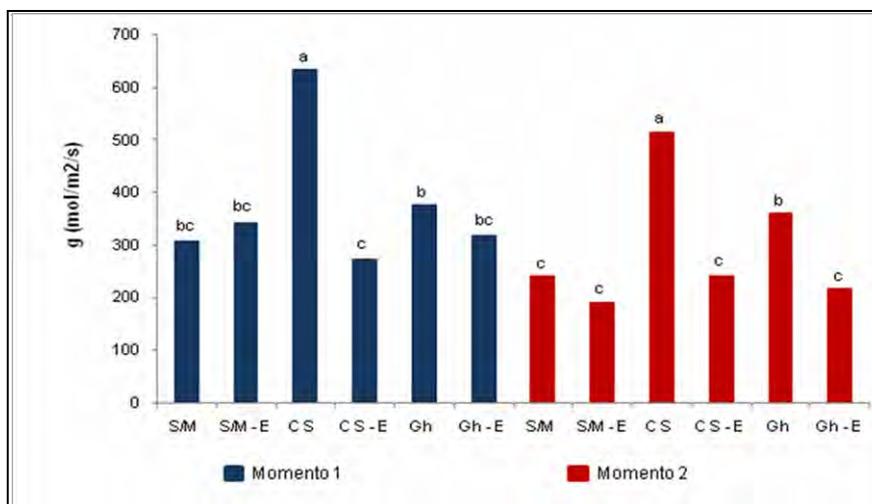
Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.

Cuando se analizaron los tratamientos que no fueron sometidos a estrés (Figura 11) se pudo apreciar que los mayores valores de Conductancia correspondieron a los tratamientos en que se utilizó el Consorcio Selva en los dos momentos de muestreo t1 (48 días) y t2 (54 días). Los tratamientos inoculados con *G. hoi* – like alcanzaron valores de Conductancia estomática a los 48 días similares a los de

las plantas control, sin embargo durante la recuperación superaron estadísticamente a los controles.

En el caso de los tratamientos que fueron sometidos a estrés hídrico e inoculados con *G. hoi* – like mostraron valores de Conductancia, en el momento t1, similares a los obtenidos cuando las plantas estaban bien abastecidas de agua, no siendo así para los inoculados con el Consorcio Selva quienes alcanzaron valores tan inferiores como los controles sin inocular. En el momento t2 se observa un comportamiento similar en esta variable, sin embargo las plantas inoculadas con *G. hoi* – like también disminuyeron los valores de Conductancia al nivel de los controles no inoculados, aunque la disminución en el tratamiento inoculado con el Consorcio Selva fue mucho más marcada.

Aparentemente, las cepas que integran el Consorcio Selva tienen menos influencia sobre la Conductancia estomática o su efectividad se ve más afectada por la deficiencia hídrica que la cepa *G. hoi* – like, quien no varió su comportamiento en relación con esta variable, independientemente de la condición de estrés.



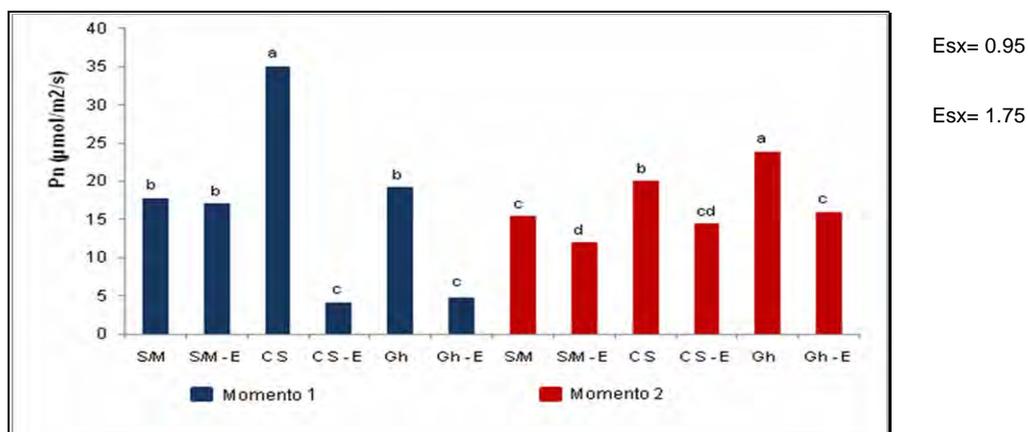
Leyenda: S/M: sin inoculación, CS: Consorcio Selva, Gh: *G. hoi* – like. E: Tratamientos estresados. *Tratamientos con letras no comunes en un mismo momento difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.*

Figura 11. Comportamiento de la Conductancia estomática en plantas de sorgo durante el estrés (t1) y posterior al riego de recuperación (t2)

De manera general, el déficit hídrico no afectó la Conductancia estomática de las plantas de sorgo al encontrarse un comportamiento similar de esta variable en los dos momentos de muestreo, estrés y recuperación.

Se conoce que la Conductancia estomática está vinculada con la apertura de los estomas y las plantas micorrizadas a menudo tienen valores más altos de conductancia estomática que las no micorrizadas (Augé, 2000); los valores altos de esta variable se traducen en tasas superiores de transpiración. Existen evidencias que sugieren que la Conductancia estomática en muchas especies sometidas a estrés hídrico o salino está controlada por el ácido abscísico que funciona como una señal química desde las raíces a las células guarda (Davies y col., 1999). En la actualidad se estudian los diferentes mecanismos que utilizan las plantas para economizar el agua.

En el caso de la variable Tasa fotosintética se encontraron resultados semejantes en la mayoría de los tratamientos no estresados en el momento 1 (Figura 11). La respuesta fue superior en el tratamiento donde se utilizó el Consorcio Selva con relación al tratamiento control, similar respuesta a la obtenida en la Conductancia estomática, el resto de los tratamientos no difirieron entre sí.



Leyenda: S/M: sin inoculación, CS: Consorcio Selva, Gh: *G. hoi* – like. E: Tratamientos estresados. *Tratamientos con letras no comunes en un mismo muestreo difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,1$.*

Figura 12. Comportamiento de la Tasa fotosintética en plantas de sorgo durante el estrés (t1) y posterior al riego de recuperación (t2)

Para el momento t2 los valores más altos de Tasa fotosintética correspondieron al tratamiento donde se empleó la cepa *Glomus hoi-like*, observándose una respuesta positiva a la inoculación con esta cepa, los resultados más bajos correspondieron al tratamiento control.

Al observar los tratamientos estresados, en el momento t1 los valores más bajos se encontraron en los tratamientos micorrizados, quienes disminuyeron sus valores con respecto a los tratamientos no estresados; el control fue el que mejor se comportó en relación al resto. Durante la recuperación, los tratamientos estresados también disminuyeron sus valores con respecto a los no estresados y en el caso de los tratados con ambos inóculos reportaron valores similares estadísticamente a los controles no estresados. Es interesante señalar además, que durante la recuperación las plantas inoculadas y estresadas lograron alcanzar valores de esta variable superiores a los obtenidos durante la aplicación del estrés (t1).

La fotosíntesis, al igual que otros procesos biológicos, está determinada por diferentes factores y su incremento puede estar condicionado por una mayor concentración de CO₂ en el interior de las células, a ello contribuiría la apertura y cierre de los estomas que permiten el intercambio de gases con el medio que rodea a las plantas (Taíz y Zeigher, 2006). La pérdida de la turgencia en las hojas es un síntoma característico que presentan las plantas a medida que se incrementa el déficit hídrico, esto influye considerablemente ya que afecta un amplio rango de procesos fisiológicos, por ejemplo mantiene los estomas abiertos y la continuidad de la fotosíntesis en situaciones de potenciales de agua bajos, provoca marchitez de las hojas así como también la aceleración de su senescencia por efectos de estrés hídrico, mantiene el crecimiento de las raíces y la capacidad de extracción de agua en suelos con bajos contenidos hídricos.

Estas dos variables vinculadas con el intercambio gaseoso de las plantas están estrechamente relacionadas y dependiendo de la especie de planta así será el

comportamiento y la respuesta que mostrarán ante las diferentes situaciones que se presenten.

Maranville y Madhavan (2002) plantean que la enzima Fosfoenilpiruvato carboxilasa es la responsable de que algunas plantas tengan habilidad para mantener la eficiencia fotosintética bajo condiciones de estrés. Se señala también que cuando el tejido experimenta estrés hídrico, debe ocurrir un cierre estomático para restringir las pérdidas de agua o debe ajustar el tamaño celular o el potencial osmótico que permite que el potencial hídrico de la célula baje para mantener la fluidez del agua líquida (Krigs, 2000).

Las plantas de sorgo, en particular, poseen mecanismos específicos, por las características propias del cultivo, que le permiten realizar ajuste osmótico ante condiciones de déficit hídrico y mantener la eficiencia fotosintética ante estas circunstancias, lo cual pudo haber ocurrido en este experimento. Los valores similares de Conductancia estomática de las plantas en el momento del estrés y durante la recuperación pueden ser un indicativo para realizar tal valoración; sin embargo, no se puede asegurar que en este experimento haya ocurrido un ajuste osmótico por parte del cultivo, ya que los indicadores estudiados no son los adecuados para realizar tal afirmación.

No obstante, es necesario considerar también otra particularidad de esta planta teniendo en cuenta que es un cultivo muy resistente a la sequía y necesitan de un periodo de sequía muy prolongado para mostrar algún daño o modificación producido por el estrés. En este experimento el estrés duró siete días y la valoración es que quizás no fue suficiente tiempo para que las plantas mostraran grandes afectaciones. En un estudio realizado por estos mismos autores se informa que el sorgo necesita entre 8 y 20 días de falta de agua para alcanzar el punto crítico de cierre estomático.

Por otra parte, Augé (2000 y 2001) asegura que el Ψ_{hjs} y la Conductancia estomática están unidos funcionalmente, por lo que cambios en uno, prácticamente dirigen los cambios en el otro, sin embargo en este experimento esto no se manifestó de manera tan clara, pues las plantas inoculadas con el

Consortio mostraron los valores más altos de Ψ_{hjs} así como los valores más bajos de Conductancia, en presencia de estrés hídrico.

Cuando se ha estudiado el efecto de los HMA sobre la conductancia estomática en muchos casos resulta mayor en plantas micorrizadas que en las no micorrizadas (Schwob y col., 1998 y Augé, 2000), aún cuando se encuentran en niveles similares de potenciales hídricos de suelo (Duan y col., 1996 y Ebel y col., 1997). En la mayoría de los casos estos cambios han estado asociados con alteraciones en la conductancia hidráulica de las raíces (Danneberg y col., 1993 y Croker y col., 1998).

Ruiz-Lozano y col. (1995a) encontraron en plantas micorrizadas de lechuga que los valores de transpiración y conductancia estomática fueron más altos que en plantas no micorrizadas bajo condiciones adecuadas de agua y bajo estrés hídrico. Quiang-Sheng y col. (2006) también obtuvieron resultados similares al estudiar plántulas de mandarina, donde los valores más altos de conductancia estomática, tasa fotosintética y transpiración correspondieron a las plantas micorrizadas.

La respuesta positiva de los tratamientos micorrizados sin estresar en la tasa fotosintética para los dos momentos estudiados, puede estar relacionado con un aumento de la conductancia estomática en las hojas, lo que trae consigo una mayor cantidad de solutos en la planta y una mayor producción de biomasa vegetal en los tratamientos micorrizados en ambos momentos. Existen evidencias de que la fotosíntesis puede ser regulada por la fortaleza de los sumideros o sitios de consumo como determinadas estructuras de almacén, frutos u otros órganos (Wright y col., 1998 y Douds y col., 2000).

Al analizar el efecto de las cepas utilizadas y de la condición de estrés impuesto sobre el contenido de azúcares totales en el follaje de las plantas de sorgo se encontró que hubo interacción entre los factores cepa y estrés (Tabla 14).

Tabla 14. Análisis factorial de las variables que evalúan el contenido de azúcares totales en follaje al finalizar el experimento

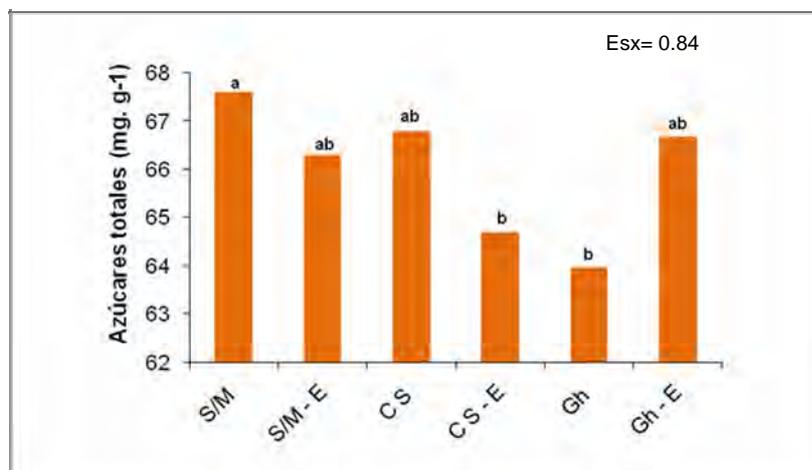
Factores	Azúcares totales en follaje
Cepa	0.177
Estrés	0.749
Cepa * Estrés	0.031

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

Como puede apreciarse en la figura 13 los mayores valores de esta variable se obtuvieron en las plantas inoculadas con el Consorcio Selva y no sometidas a estrés, en las plantas inoculadas con *G. hoi* – like y estresadas y en los tratamientos controles sin inocular, independiente de la condición de estrés.

Es interesante destacar que las plantas inoculadas solamente con *G. hoi* – like y estresadas alcanzaron valores de azúcar en follaje superiores al de las plantas inoculadas con el Consorcio Selva en similar condición fisiológica, demostrando las potencialidades de esta cepa aún cuando fue inoculada en un ambiente edáfico desfavorable para alcanzar su máxima eficiencia.

El déficit hídrico en las plantas es responsable de serias afectaciones del metabolismo del vegetal, pues se ven afectadas las producciones de algunas fitohormonas, la acumulación de sacarosa en las células, la síntesis de proteínas, la producción de ATP, se incrementa la actividad respiratoria y se reducen los productos fotosintetizados, trayendo como tal un incremento en los inhibidores del crecimiento y por tanto una disminución notable del crecimiento y la producción (Azcón-Bieto y Talón, 2001).



Leyenda: S/M: sin inoculación micorrízica, CS: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like. E: tratamientos estresados.

Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según la Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Figura 13. Contenido de azúcares totales en el follaje de las plantas al finalizar el experimento

Según Augé (2001), bajo condiciones de estrés hídrico se acumulan numerosas sustancias, entre ellas azúcares (sacarosa, trehalosa, sorbitol), azúcares alcoholes (manitol), aminoácidos (prolina) y aminas (glicina y poliaminas) que funcionan como osmolitos para mantener la turgencia de las células y estabilizar las proteínas celulares y las estructuras.

Por tanto, que las plantas inoculadas con cepas eficientes de HMA en una condición edáfica dada y luego de sufrir un estrés hídrico relativamente prolongado alcancen valores en los contenidos de azúcares totales similares al de las plantas controles no estresadas es un aspecto muy interesante a destacar.

Se demostró que la colonización con HMA donde se empleó el conglomerado de cepas Consorcio Selva incrementó el crecimiento foliar y la Tasa fotosintética en las plantas de sorgo, cuando no estuvieron sometidas a estrés hídrico en el momento t1 (durante el estrés) y que aunque la cepa *Glomus hoi*- like no fue la de mejor comportamiento en lo que se refiere a biomasa vegetal, si se observaron valores superiores de Tasa fotosintética en las plantas sin estresar en el momento t2. En general, la condición de estrés hídrico afectó la Tasa fotosintética de las

plantas observándose los valores más bajos en los tratamientos micorrizados; sin embargo, durante la recuperación (t2) las plantas inoculadas y estresadas lograron alcanzar valores de esta variable superiores a los obtenidos durante la aplicación del estrés

4. 2- Experimento 2. Respuesta del sorgo a la inoculación con *Glomus hoi-like* y el Conglomerado de cepas en sustratos con diferentes características

Antes de comenzar el experimento se realizó un conteo del número de esporas de HMA presentes en cada uno de los sustratos empleados. Este análisis reveló diferencias en el contenido de esporas en función del sustrato. En el caso del sustrato 1 (S1) se encontró solo una espora por gramo de suelo analizado, en el sustrato 2 (S2) 21 esporas y en el sustrato 3 (S3) el valor fue 11.

Al analizar las características químicas de los sustratos utilizados se pudo apreciar que, de manera general, la fertilidad fue baja. La capacidad de intercambio catiónico fue baja, sin embargo los contenidos de materia orgánica variaron en función de los suelos. Los valores más altos de materia orgánica (5.08) se encontraron en el suelo Andosol úmbrico (S1), pero los valores de fósforo, potasio, calcio y magnesio fueron muy bajos y el pH correspondió a un suelo fuertemente ácido (pH=4.72). En el suelo Luvisol háplico (S2) se encontraron contenidos de materia orgánica medios (3.48), los demás elementos oscilaron con valores de moderadamente bajos a muy bajos, el pH correspondió a un suelo moderadamente ácido (pH=5.60) y en el caso del Andosol háplico (S3), los contenidos de materia orgánica fueron bajos (2.16), los contenidos de potasio, calcio y magnesio oscilaron de bajos a muy bajos, el fósforo fue el único elemento que su contenido fue alto y el pH correspondió a un suelo casi neutro (pH=6.75).

Ferrer y Herrera (1991) señalaron que el pH es uno de los factores que más afecta el establecimiento de la simbiosis micorrízica debido a que las especies de estos hongos tienen distintas preferencias por el pH.

Al analizar las variables de Porcentaje de colonización se encontró que hubo interacción entre los factores Cepa - Fósforo y los factores Sustrato – Fósforo. En

el caso de la Densidad visual no hubo interacción entre éstos pero si significación para los factores Sustrato y Cepa de manera independiente (Tabla 15).

Los resultados correspondientes a la interacción Cepa – Fósforo (Tabla 16), mostraron que los tratamientos inoculados con la cepa *Glomus hoi*- like tuvieron valores de Porcentaje de colonización superiores con relación al resto, independientemente de los niveles de fósforo.

Tabla 15. Análisis factorial de las variables fúngicas estudiadas al finalizar el experimento

Factores	Colonización (%)	Densidad visual (%)
Sustrato (S)	0.000	0.000
Cepa (C)	0.000	0.000
Fósforo (F)	0.250	0.697
S * C	0.114	0.151
S * F	0.003	0.246
C * F	0.045	0.108
S * C * F	0.842	0.646

Leyenda: S: Sustrato, C: Cepa y F: Fósforo.

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

Los controles en S2 y S3 también mostraron valores estadísticamente similares, así como el control con la dosis mínima de fósforo.

En la interacción Sustrato - Fósforo los mayores valores de la variable correspondieron a los tratamientos donde se emplearon los suelos Luvisol (S2) y Andosol (S3), independientemente de los niveles de fósforo.

En la variable Densidad visual (Tabla 17) se puede apreciar significación para el factor Cepa y el factor Sustrato, no observándose en el factor Fósforo.

En el caso de las cepas los mayores valores de ocupación fúngica se observaron en los tratamientos en que se empleó la cepa *Glomus hoi*-like, no mostrando diferencias significativas con el control en el suelo S2. Los resultados más bajos correspondieron al control S1.

Cuando se analiza el factor Sustrato los mejores resultados se apreciaron en S2 y S3, como en el caso anterior, el control S1 obtuvo los valores más bajos.

Los valores de las variables fúngicas que se aprecian en los tratamientos controles vienen dados por la presencia de cepas nativas existentes en los sustratos estudiados, ya que éstos no fueron esterilizados. Esto muestra la acción infectiva de los hongos micorrízicos presentes en los suelos, favorecida por las condiciones de los sustratos en que se desarrolló el experimento y permite a su vez evaluar realmente la capacidad infectiva de las cepas que se están utilizando como inoculantes. Esta situación es común encontrarla en experimentos donde no se esteriliza previamente el sustrato, ya que estos hongos son cosmopolitas y se desarrollan de manera natural en una gran variedad de ecosistemas y condiciones edafoclimáticas.

Tabla 16. Resultados de la variable Porcentaje de colonización en raíces de plantas de sorgo al finalizar el experimento

Tratamientos	Colonización (%)
Cepa - Fósforo	
Control S1+ NPK	2.5 bc
Control S2 +NPK	16 ab
Control S3+NPK	18 ab
S/M + 0 Fósforo	13.0 ab
S/M + 1/2 Fósforo	8.33 b
Consortio Selva + 0 Fósforo	14.16 ab
Consortio Selva + 1/2 Fósforo	18.50 ab
<i>G. hoi</i> - like + 0 Fósforo	22.00 a
<i>G. hoi</i> - like + 1/2 Fósforo	23.33 a
Sustrato - Fósforo	
S1 + 0 Fósforo	4.0 b
S1 + 1/2 Fósforo	9.0 b
S2 + 0 Fósforo	25.33 a
S2 + 1/2 Fósforo	20.50 a
S3 + 0 Fósforo	19.83 a
S3 + 1/2 Fósforo	20.66 a

Leyenda: S1: suelo Andosol úmbrico, S2: suelo Luvisol háplico crómico y S3: suelo Andosol háplico.

Tratamientos con letras no comunes en cada interacción difieren entre sí significativamente según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

La baja colonización mostrada por las cepas micorrízicas en el sustrato elaborado a partir del suelo Andosol úmbrico (S1) pudo ser causada por los altos valores de

materia orgánica que presentó éste, pues cuando estos niveles son altos usualmente inhiben el funcionamiento micorrízico. La materia orgánica mejora las propiedades físicas de los suelos lo que permite a las plantas una mejor absorción de los nutrientes y por tanto una menor dependencia de la simbiosis. En los suelos con baja fertilidad que presentan algunos factores nutricionales limitantes se pueden encontrar abundantes estructuras fúngicas, éstas son requeridas para asegurar un adecuado funcionamiento de la simbiosis.

Tabla 17. Resultados de la variable densidad visual de las plantas de sorgo al finalizar el experimento

Tratamientos	Densidad visual (%)
Factor Cepa	
Control S1+ NPK	0.03 bc
Control S2 +NPK	1.95 ab
Control S3+NPK	0.92 b
S/M	0.95 b
Consorcio Selva	1.47 b
G. hoi - like	2.67 a
Factor Suelo	
S1	0.49 b
S2	2.29 a
S3	2.32 a

Leyenda: S1: suelo Andosol úmbrico, S2: suelo Luvisol háplico crómico y S3: suelo Andosol háplico.

Tratamientos con letras no comunes en cada factor difieren entre si significativamente según Prueba de rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Determinante en la efectividad simbiótica es el tipo específico de suelo o sustrato, las concentraciones o el equilibrio de nutrientes en la solución de éstos, la velocidad de mineralización de la materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico y en especial los niveles de Ca^{++} (Rivera y Fernández, 2003)

La alta disponibilidad de nutrientes reduce el desarrollo de las estructuras micorrízicas en las raíces, según Fernández (1999) y Sánchez (2001), quienes lo

observaron en la Masa del endófito y en el Porcentaje de colonización radical en posturas de cafeto.

Diferentes autores han estudiado cómo influyen los contenidos de materia orgánica en esta simbiosis. Rivera y Fernández (2003) estudiaron diferentes proporciones de suelos y abono orgánico, para lograr una efectiva micorrización de posturas de cafeto, reportando que a medida que aumentaban los niveles de materia orgánica disminuía la presencia de estructuras fúngicas. Rivera, Ruíz y Calderón (2006) en estudios de sustratos para la adaptación de vitroplántulas de plátano obtuvieron que la relación 3:1 era la óptima para el establecimiento de la asociación. Por otra parte, Corbera y col. (2008) observaron en plantas de *Anturium* un similar comportamiento de los hongos micorrízicos en relación con los niveles de materia orgánica presentes en los sustratos.

Otro factor relevante suelen ser las condiciones de acidez de los suelos expresadas a través del pH, que determina en muchos casos la eficiencia del endófito, el porcentaje de germinación de las esporas y el desarrollo de las micorrizas arbusculares (Rivera y Fernández, 2003). La relación que se establece entre los rangos de pH del suelo y el efecto de la colonización micorrizógena es verdaderamente complejo, dependiendo no sólo de la especie micótica, sino también del tipo de suelo, la forma en que se encuentran los nutrientes (fundamentalmente P y N y otros elementos como Cu, Zn, Mo, B, etc.) y en menor medida de la especie de planta en la que se desarrolla.

El sustrato S1 se caracterizó por poseer un pH muy bajo y aunque las especies del género *Glomus* se desarrollan en un rango relativamente amplio de pH, se caracterizan por no tolerar valores tan bajos (Barros, 1987). El rango óptimo para las especies que integran este género se encuentra entre 5 y 6, son los integrantes de *Acaulospora* y *Gigaspora* quienes prefieren pHs tan bajos como 3 ó 4.

Para analizar el comportamiento de las variables de crecimiento y biomasa vegetal (Altura de las plantas, Diámetro del tallo y Masa seca del follaje) se realizó un análisis factorial cuyo resultado se muestra en la tabla 18.

Tabla 18. Análisis de la interacción Sustrato - Cepa - Fósforo, en las diferentes variables de crecimiento

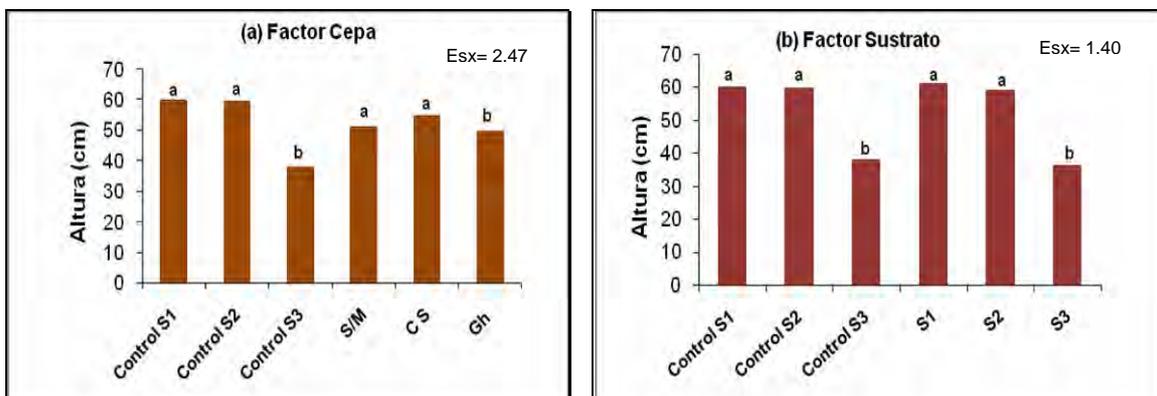
Factores	Altura (cm)	Diámetro tallo (mm)	Masa Seca (g)
Sustrato	0.000	0.000	0.000
Cepa	0.026	0.283	0.291
Fósforo	0.546	0.759	0.675
S * C	0.091	0.653	0.596
S * F	0.608	0.828	0.990
C * F	0.785	0.565	0.908
S * C * F	0.152	0.548	0.480

Leyenda: S: Sustrato, C: Cepa, F: Fósforo. Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

El análisis indicó que no hubo interacción entre los factores para las variables de crecimiento, sin embargo se pudo apreciar significación para el factor Sustrato en todos los casos. La variable Altura de las plantas, también mostró significación para el factor Cepa.

En el caso de la Altura (Figura 14), se aprecia que para el factor Cepa no hubo diferencias significativas entre los tratamientos micorrizados con el Consorcio, el tratamiento sin inoculación y los controles en los sustratos S1 y S2.

Los valores ligeramente más bajos se encontraron en los tratamientos donde se empleó la cepa *G. hoi* – like y el sustrato S3. Cuando se observaron los resultados correspondientes al factor Sustrato la respuesta fue similar a la anterior, encontrándose los mayores valores de altura en los sustratos S1 y S2. Los resultados de esta variable permiten suponer que las diferentes características de los sustratos fue lo que determinó el comportamiento de esta variable.

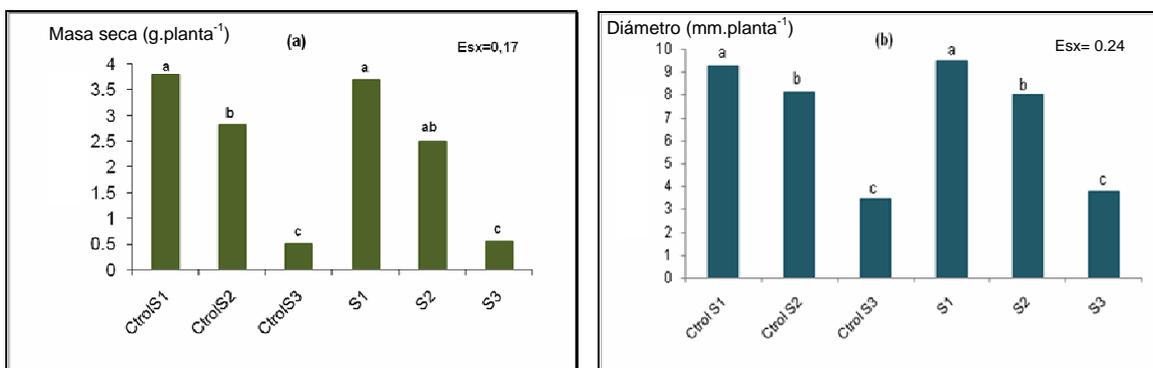


Leyenda: S1: suelo Andosol úmbrico, S2: suelo Luvisol háplico crómico y S3: suelo Andosol háplico. S/M: sin inoculación micorrízica, C S: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like.

Tratamientos con letras no comunes difieren entre si significativamente según Prueba de rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Figura 14. Efecto de los inoculantes micorrízicos y los diferentes sustratos empleados sobre la altura de plantas de sorgo. Factor Cepa (a), factor Sustrato (b).

Las variables de crecimiento Masa seca foliar y Diámetro del tallo (Figura 15) muestran un comportamiento similar al caso de la Altura, siendo los mayores valores de estas variables los correspondientes a los tratamientos en los que se emplearon los sustratos S1 y S2. Para la variable Masa seca se observó que el control de referencia S2 no difirió de los mejores tratamientos. Como en el caso anterior los resultados más bajos correspondieron al sustrato S3, el de más bajo contenido de materia orgánica.



Leyenda: S1: suelo Andosol úmbrico, S2: suelo Luvisol háplico crómico y S3: suelo Andosol háplico. Ctrl: control

Tratamientos con letras no comunes difieren entre si significativamente según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Figura 15. Masa seca foliar (a) y diámetro del tallo (b) de las plantas de sorgo al finalizar el experimento

Se puede considerar que los resultados de las variables de crecimiento en este experimento estuvieron influenciados por las propiedades físico-mecánicas de los suelos, condicionados por los niveles de materia orgánica presentes en el sustrato S1 y S2.

Las mayores valores de estas variables se encontraron en dichos sustratos, independientemente de la presencia micorrízica y de los niveles de fósforo empleados. Se debe señalar además que la respuesta de las plantas pudo estar favorecida por la mejora de la fertilidad de los sustratos, debido a que se realizó una aplicación semanal de solución nutritiva durante el tiempo que duró el experimento. Los resultados corroboraron que la efectividad de la simbiosis depende en gran medida de las características del sustrato.

Algunos investigadores como Martínez (1986) han informado que los contenidos de materia orgánica en el suelo o sustrato constituyen un elemento importante a considerar en la efectividad de los HMA, además de contribuir con la mejora de la fertilidad y las propiedades físicas de los suelos. Según Sánchez y col. (2000) y Rivera y Fernández (2003), el tipo de suelo debe aparecer como el criterio

fundamental para determinar qué cepas o especies de HMA pueden ser empleadas en un determinado agrosistema.

El análisis factorial de la variable que evalúa el contenido de fósforo en follaje aparece en la tabla 19, mostrando que hubo interacción entre los tres factores en estudio.

Tabla 19. Análisis de la interacción Suelo - Cepa – Fósforo para la variable que evalúa el contenido de fósforo en follaje

Factores	Fósforo foliar (mg.kg ⁻¹)
Sustrato	0.000
Cepa	0.000
Fósforo	0.147
S * C	0.000
S * F	0.226
C * F	0.000
S * C * F	0.000

Leyenda: S: Sustrato; C: Cepa; F: Fósforo.

Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$.

Los resultados de este análisis permiten apreciar que los valores más altos de esta variable correspondieron con los tratamientos donde se empleó el sustrato S2, con relación a los sustratos S1 y S3, el mayor valor se encontró en el tratamiento S/M + S2 (0P), seguido por el tratamiento CS +S2 (1/2P) (Tabla 20). En el caso de esta variable se pudo observar una respuesta positiva en la mayoría de los tratamientos en los que se empleó el sustrato S2.

Los altos valores de fósforo encontrados en las plantas no inoculadas en este sustrato se atribuyeron a la gran presencia de cepas nativas determinadas antes de comenzar el experimento, cuyo valor de número de esporas fue similar al de un inoculante comercial. El sustrato S2 presentó niveles moderadamente bajos de fósforo y al parecer dichas cepas mostraron su eficiencia en la translocación del elemento hacia las plantas de sorgo.

Los HMA influyen en la adquisición del fósforo y en el crecimiento de las plantas en suelos con deficiencia de este elemento (Li y col., 1991a, b). Varios

mecanismos han sido sugeridos para explicar el incremento en la absorción del fósforo (Sanders y Tinker, 1973; Tinker, 1975; Bücking y Shachar-Hill, 2005). Uno de los más evidentes es la modificación de la rizosfera, aumentando las posibilidades del sistema radical al explorar un mayor volumen de suelo (Bolan y col., 1987). Como consecuencia, las plantas micorrizadas tienen la capacidad de absorber y acumular más fósforo que las plantas no micorrizadas, especialmente si crecen en suelos de baja disponibilidad del elemento. Al ser el fósforo un elemento de poca movilidad en el suelo la raíz debe llegar a él para tomarlo y un sistema radical micorrizado tiene mayores posibilidades de absorberlo para transportarlo hacia la planta.

Tabla 20. Contenido de fósforo en follaje al finalizar el experimento

Tratamientos S1	Fósforo (mg.kg ⁻¹)	Tratamientos S2	Fósforo (mg.kg ⁻¹)	Tratamientos S3	Fósforo (mg.kg ⁻¹)
Control	0.24 ef	Control	0.82 bc	Control	0.08 g
S/M+(0P)NK	0.42 d	S/M+(0P)NK	1.21 a	S/M+(0P)NK	0.52 d
CS+(0P)NK	0.39 d	CS+(0P)NK	0.70 c	CS+(0P)NK	0.05 g
Gh-I+(0P)NK	0.48 d	Gh-I+(0P)NK	0.74 c	Gh-I+(0P)NK	0.22 f
S/M+(1/2P)NK	0.44 d	S/M+(1/2P)NK	0.72 c	S/M+(1/2P)NK	0.41 d
CS+(1/2P)NK	0.42 d	CS+(1/2P)NK	0.98 b	CS+(1/2P)NK	0.08 g
Gh-I+(1/2P)NK	0.23 ef	Gh-I+(1/2P)NK	0.79 c	Gh-I+(1/2P)NK	0.37 de
<i>Esx = 0.04</i>					

Leyenda: S/M: sin micorriza; CS: Consorcio Selva, Gh - I: *Glomus hoi* - like; (0P)+NK: 0 Fósforo + Nitrógeno y Potasio (1/2 P)+NK: 22 mg.kg⁻¹ de Fósforo + Nitrógeno y Potasio, NPK: 44 mg.kg⁻¹ de Fósforo + Nitrógeno y Potasio

Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$ para la interacción Suelo - Ceba - Fósforo

El análisis factorial de los resultados correspondientes a las variables de intercambio gaseoso en las plantas mostró que hubo interacción entre los factores en estudio (Tabla 21). Los mejores resultados correspondieron a los tratamientos donde se empleó el sustrato S2 para ambas variables.

En la figura 15a se aprecia el comportamiento de la Conductancia estomática. Los mayores valores se observan en los tratamientos micorrizados con ambos

inoculantes con la dosis media de fósforo (22 mg.kg^{-1}) pertenecientes al sustrato S2, no difiriendo de éstos el tratamiento S/M + 1/2 de fósforo perteneciente al sustrato S3.

En ambas variables la respuesta en el suelo Luvisol (S2) fue superior a la encontrada en los Andosoles (Figura 16 a, b).

Cuando se analizan los resultados obtenidos para estas variables se puede apreciar que los mayores valores se encontraron en S2, independientemente del inóculo empleado, coincidiendo con el sustrato en el cual se obtuvieron los valores más altos de colonización micorrízica. Esta respuesta pudiera estar relacionada con una mayor presencia de estructuras fúngicas de HMA, lo que trae consigo una mayor demanda de fotosintatos por parte de la planta.

Tabla 21. Análisis factorial de las variables Conductancia estomática y Tasa fotosintética a los 40 dds

Factores	Conductancia estomática (mol/m²/s)	Tasa fotosintética ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)
Suelo	0.000	0.000
Cepas	0.946	0.006
Fósforo	0.000	0.008
S * C	0.011	0.008
S * F	0.208	0.003
C * F	0.441	0.000
S * C * F	0.007	0.001

Leyenda: S: Sustrato, C: Cepa y F: Fósforo.

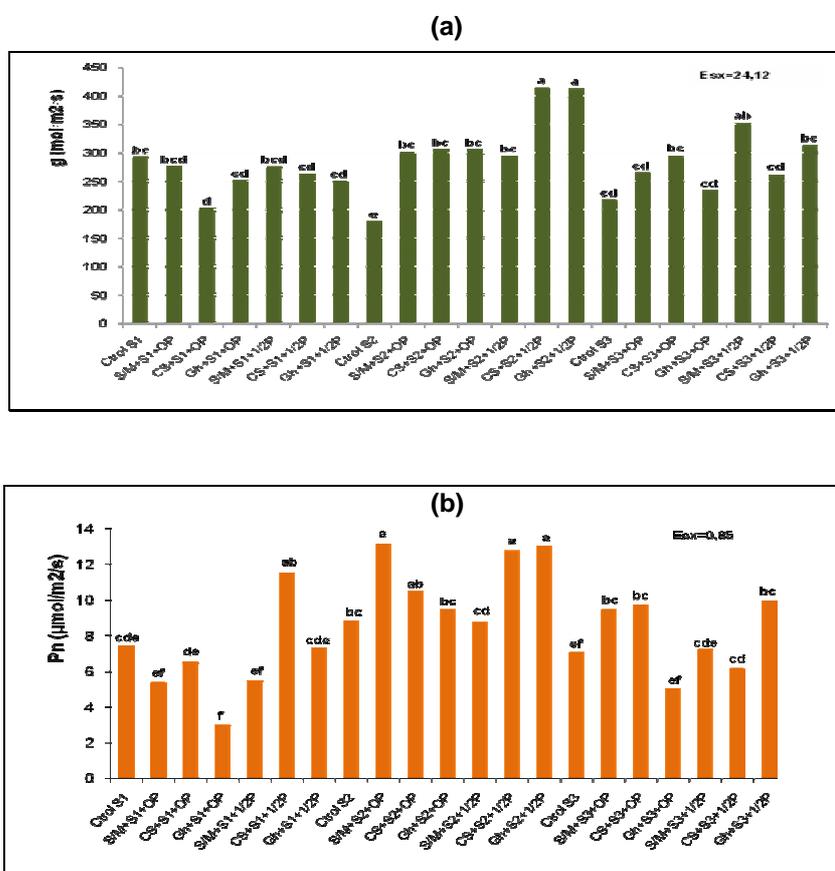
Según Prueba de Rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$

Se conoce que las plantas micorrizadas generalmente presentan valores superiores de conductancia estomática y de tasa fotosintética que las no micorrizadas, lo que se traduce en mayores tasas de crecimiento.

Al analizar los resultados obtenidos en este experimento, se puede apreciar que los valores más altos de Diámetro del tallo y Masa seca del follaje se obtuvieron en los tratamientos en que se empleó el sustrato S1 independientemente del inóculo empleado, no coincidiendo con los resultados de las variables

relacionadas con el contenido de fósforo en follaje y de intercambio gaseoso, cuyos valores más altos se obtuvieron en S2. Esta respuesta pudo haber estado condicionada por el estado fisiológico del cultivo, el cual solo contaba 45 días cuando se realizaron los análisis.

Es muy probable que si las plantas se hubiesen evaluado al finalizar el ciclo de vida del cultivo, los valores de las variables de crecimiento de las plantas desarrolladas en el sustrato S2 hubiesen sido iguales o superiores a los de las plantas en el sustrato S1.



Leyenda: S1: suelo Andosol úmbrico, S2: suelo Luvisol háplico crómico y S3: suelo Andosol háplico. S/M: sin inoculación micorrízica, CS: Consorcio Selva y Gh: *G. hoi* – like.

Tratamientos con letras no comunes difieren entre sí significativamente según Prueba de rangos Múltiples de Duncan a $p \leq 0,05$ para la interacción Suelo - Ceba - Fósforo.

Figura 16. Comportamiento de las variables Conductancia estomática (a) y Tasa fotosintética (b) en plantas de sorgo a los 40 dds.

De manera general, ambos inóculos mostraron un buen comportamiento en el sustrato S2 sin manifestar diferencias significativas entre ellos, expresado en la

excelente respuesta de las plantas evaluadas. La presencia generalizada de cepas de *Glomus* en los inóculos facilitó este comportamiento, corroborando los criterios ya discutidos en este documento sobre la estrecha relación existente entre la eficiencia de las cepas y las condiciones edáficas en las que se desarrollan.

4. 3- Consideraciones generales

El sorgo es un cultivo de gran importancia en el mundo debido a su empleo en la alimentación humana y animal. En Cuba no ha existido tradición en la siembra del sorgo, no obstante, constituye una alternativa viable y factible, dada la necesidad de reducir importaciones debido a los altos precios de los granos a nivel internacional, en buena medida influenciados por las dificultades económicas actuales. Además, la intensa sequía de estos últimos años ha constituido uno de los factores que mayores daños ha provocado en muchos cultivos, resultando éste más tolerante que otros cereales en dichas condiciones.

Al analizar los resultados de los dos experimentos realizados se puede apreciar el papel que juegan los hongos micorrízicos arbusculares en el crecimiento y nutrición de las plantas de sorgo. Estos resultados no solo corroboran el efecto beneficioso de los mismos, sino también su dependencia con el tipo de suelo o sustrato en el que se establecen y la tolerancia de las plantas micorrizadas al déficit hídrico.

En el experimento 1 el Consorcio Selva fue el inóculo que mejor se comportó en las variables de crecimiento y en el fósforo, esta respuesta estuvo favorecida como ya se explicó en el documento por el sustrato empleado, sin embargo al inducir el estrés se observó una mayor influencia de éste sobre el comportamiento del Consorcio Selva que sobre la cepa *Glomus hoi* –like ya que al parecer esta última fue capaz de tolerar mejor la condición de estrés impuesta.

En las variables conductancia estomática y tasa fotosintética se aprecia que la disminución de las mismas en los tratamientos inoculados con el Consorcio bajo el estrés fue más marcada en comparación con la cepa *Glomus hoi* –like estresada, en relación con sus controles sin estresar, esta respuesta pudo estar dada porque

las cepas que lo componen al ser aisladas de un bosque deben estar mejor adaptadas a condiciones de humedad. Quizás en este caso y como una respuesta al déficit hídrico estas cepas influyeron en la disminución del intercambio gaseoso de las plantas para evitar la pérdida de agua por las hojas y así poder mantener el potencial hídrico de las hojas con valores muy similares a los de su control sin estresar y de esta forma poder llevar a la planta a un estado de reposo vegetativo hasta que se restablecieran las condiciones para continuar con su crecimiento.

En el experimento 2. las respuestas que se observaron en las plantas estuvieron condicionadas por los niveles de materia orgánica presentes en los suelos que fue lo que determinó que estos nutrientes estuvieran más asequibles para las plantas al mejorar las condiciones físico- mecánicas de los sustratos empleados.

De manera general el empleo de los HMA se ajusta muy bien con los objetivos que persigue una agricultura sostenible, contribuyendo al aumento de la productividad de los cultivos, al mantenimiento del equilibrio de los ecosistemas y fundamentalmente al aprovechamiento eficiente de los fertilizantes.

Tanto el empleo de cepas eficientes de HMA como de conglomerados de cepas que sean capaces de potenciarse unas a otras, es una opción para obtener mejores rendimientos en los cultivos, siempre y cuando se tenga en cuenta que las características de los suelos o sustratos empleados influye de manera considerable en la respuesta de éstos a la micorrización, un aspecto muy importante a considerar y factor determinante para el logro de una exitosa simbiosis.

V. CONCLUSIONES

- ❖ La condición de estrés hídrico afectó el crecimiento y desarrollo de las plantas de sorgo, las plantas inoculadas con el Consorcio Selva se vieron menos afectadas en las variables de crecimiento, mostrando los mayores valores.
- ❖ Las variables fisiológicas Conductancia estomática y Tasa fotosintética mostraron sus valores más altos en los tratamientos micorrizados, no obstante el intercambio gaseoso de las plantas inoculadas con *G. hoi* – like se vio menos afectado por el déficit hídrico que el de las inoculadas con el Consorcio Selva lo que demuestran que esta cepa es menos sensible al déficit de agua
- ❖ Las características de los sustratos empleados tuvieron mayor influencia en la respuesta del sorgo que los inóculos evaluados
- ❖ Los contenidos de materia orgánica de los sustratos estudiados influyeron en el crecimiento, desarrollo y colonización fúngica de las plantas de sorgo.
- ❖ La presencia de colonización micorrízica se expresó no solo a través de las variables Colonización y Densidad Visual, sino también en la respuesta de las variables nutricionales y de crecimiento estudiadas, corroborando las relaciones existentes entre micorrización efectiva y crecimiento de las plantas.

VI. RECOMENDACIONES

- ❖ Continuar trabajando en el empleo de conglomerados de cepas de hongos micorrízicos arbusculares, con el fin de seleccionar conglomerados eficientes para diferentes suelos o sustratos y para diferentes condiciones de estrés hídricos.

- ❖ Emplear la cepa micorrízica *Glomus hoi* - like en suelos con contenidos de materia orgánica de medio a bajo y en condiciones edafoclimáticas similares a las nuestras.

- ❖ Continuar estudiando el efecto de las Micorrizas Arbusculares sobre el crecimiento y desarrollo de plantas de sorgo sometidas a diferentes periodos de estrés hídricos, y los mecanismos de ajuste osmótico que las mismas desarrollan para tolerar esta condición.

- ❖ Que este trabajo sirva como material de consulta para futuros especialistas que trabajan la temática de los HMA.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Abad, M. 1995. Sustratos para el cultivo sin suelo. En el cultivo del tomate. Madrid: Mundi-Prensa, 131-166p.
2. Abbot, L.K y Robson, A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture Ecosystems and environment*. 35:121-150p.
3. Aguilera-Gomez, L.I. 1998. Influencia de las micorrizas arbusculares en el crecimiento, desarrollo e intercambio gaseoso de *Zeas mays* L. (MAIZ) y *Capsicum annuum* L. (Chile ancho); Tesis de doctorado; CINVESTAV-IPN U. Irapuato., México.
4. Al-Karaki, G.N. 1998. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza*; 8:5–41p.
5. Augé, R.M. 2000. Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. En: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Ed. Y. Kapulnik y D.D. Douds, 201-237p.
6. Augé, R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42p.
7. Augé, R.M., Schekel, K.A. y Waple, R.L.; 1987. Leaf water and carbohydrate status of VA mycorrhizal rose exposed to drought stress; *Plant and soil* 99: 292-302p.
8. Azcón - Aguilar, C.; García - García, F. y Barea, J.M. 1991. Germinación y crecimiento axénico de los hongos formadores de Micorrizas vesículo arbusculares. En: *Fijación y movilización biológica de nutrientes. II. Nuevas Tendencias*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. p: 129-149p.
9. Azcón-Bieto, J. y Talón, M. 2001. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. 2da reimpresión España: Ed Univ. Barcelona, 515 p.
10. Ballester-Olmos, J. 1992. Sustratos para el cultivo de plantas ornamentales. Hojas divulgadoras, vol. 11.
11. Barea J. 1991. Vesicular Arbuscular Micorrhizae as Modifier of Soil Fertility”, en Stewart, B. (Ed) *Advances in Soil Sciences*. Vol.15. Springer Verlag. Nueva York.
12. Barros, A. 1987. Micorrizas vesículo arbusculares em cafeiros da regio sul do estado de Minas Gerais. Tesis presentada para optar por maestría. Lavras. Minas Gerais. 97 p.

13. Bates, T.R. y Lynch, J.P. 1996 Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. *Plant, Cell & Environment* 19, 529–538p.
14. Bielecki, R.L. 1973. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Annual Review of Plant Physiology* 24, 225–252p.
15. Bledsoe, C.S. y Zasoski, R.J. 1983 Effects of ammonium and nitrate on growth and nitrogen uptake by mycorrhizal douglasfir seedling. *Plant and Soil* 71, 445-454p.
16. Bolan, N.S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134, 189-207p.
17. Bolan, N.S. Robson, A. D. y Barrow, N.J. 1987. Effects of vesicular arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. *Plant and Soil* 99, 401-410p.
18. Bolan, N.S., Hedley, M.J. y White, R.E. 1991. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. *Plant and Soil* 134, 53-63p.
19. Brinch-Pedersen, H., Sorensen, L.D. y Holm, P.B. 2002. Engineering crop plants: getting a handle on phosphate. *Trends in Plant Science* 7, 118–125p.
20. Bryla, D.R. y Duniway, J.M. 1997. Effects of mycorrhizal infection on drought tolerance and recovery in safflower and wheat. *Plant Soil*; 97:95–103p.
21. Bucking, H. y Shachar - Hill, Y. 2005. Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. *New Phytologist* 165: 899–912.
22. Carrión, Miriam. 1998. Conferencia. Curso de Alternativas Nutricionales. Maestría de Biofertilizantes y Nutrición de las Plantas. 4^{ta} Edición.
23. Carrión, Miriam. 1999. Manejo de sustratos en la tecnología de Organopónicos. En III Curso de Agricultura Tropical. La Habana, 118- 134 p.
24. Castro, N.J.; Ortiz, J.; Mendoza, María del C. y Zavala, C.F. 2000. Producción de Biomasa en línea de sorgo con respuesta al estrés hídrico. *Rev. Fitotec Mex.* 23:321'334p.
25. Cho K., Toler H.D.; Lee, J.; Ownley, B.H.; Jean, C.; Stutz, J.C.; Moore J.L. y Augé, R.M. 2006 Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *J Plant Physiol* 163:517–528p
26. Corbera, J.; Morales, C.; Paneque, V.M. y Calaña, J.M. 2008. Evaluación de sustratos y aplicación de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el cultivo de

- Anthurium andreanum* en etapa de vivero. Cultivos Tropicales, vol. 29, no. 4, 27-33p.
27. Cornejo, P.E. 2006. Influencia de la cobertura vegetal sobre la diversidad y estructura de las comunidades de hongos micorrízicos y su efecto en la estabilización de suelos agregados. Tesis de doctorado. Granada. España. 288 p.
28. Coyne, M. 1999. Soil Microbiology: An exploratory approach. Delmar Publishers. 462 p.
29. Croker, J.L.; Witte, W.T. y Augé, R.M. 1998. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial soil drying. J. Exp. Bot., 49:761-774p.
30. Danneberg, G.; Latus, C.; Zimmer, W.; Hundeshagen, B.; Schneider- Poetsch, H.J. y Bothe H. 1993. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). J Plant Physiol 141:33–39p
31. Davies, F.T.; Durray, J.r. S.A.; Phavaphutanon, L. y Stah, I R.S. 1999. Phosphorus influence on gas exchange and plant growth and development of two morphologically distinct types of *Capsicum annuum*. Photosynthetica, 36: 9-106p.
32. Davies, F.T.; Olalde-Portugal, V.; Aguilera –Gómez, L.; Alvarado M.J.; Ferrera-Cerrato, R.C. y Boutton, T.W. 2002. Alleviation of drought stress of chile ancho pepper (*capsicum annuum* L. cv San Luis) with arbuscular mycorrhiza indigenous to Mexico. Scientia Horticulturae 92:347-359p.
33. Davies, F.T.; Potter, J.R. y Linderman P.G. 1992. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. Journal of Plant Physiology 139, 289–294p.
34. Del Pozo, J.C.; Allona, I.; Rubio, V.; Leyva, A.; De la Pena, A.; Aragoncillo, C. y Paz-Ares, J. 1999 A type 5 acid phosphatase gene from *Arabidopsis thaliana* is induced by phosphate starvation and by some other types of phosphate mobilising/oxidative stress conditions. Plant Journal 19, 579–589p.
35. Dooge, J.C.I. 2001. "Integrated Management of Water Resources", en E. Ehlers, T. Krafft. (eds.) Understanding the Earth System: compartments, processes and interactions. Springer, p. 116.
36. Douds, D.D., Pfeffer, P. y Yair S.H. 2000. Carbon partitioning, Cost, and Metabolism of Arbuscular Mycorrhizas. In: Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Ed. Kapulnik, Y. y Douds, D. Chapter 6:107 - 130p.

37. Duan, X.; Neuman, D.; Reiber, J.; Green, C.; Saxon, A. y Augé R. 1996. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during draught. *J. Exp. Bot.*, vol 47, 1541-1550p.
38. Duff, S.M.G.; Sarath, G. y Plaxton W.C. 1994. The role of acid phosphatases in plant phosphorus-metabolism. *Physiologia Plantarum* 90, 791–800p
39. Ebel, R.C.; Duan, X.; Still, D.W. y Auge R.M. 1997. Xylem sap abscisic acid concentration and stomatal conductance of mycorrhizal *Vigna unguiculata* in drying soil. *New Phytol*, 135:755-761p.
40. Escudero, J. 1993. Cultivos hidropónicos del tomate en: Curso Superior de especialización sobre cultivos sin suelo Armería: I.E.A –F.I:A.P.A. 263-297p.
41. Estrada-Luna, A. y Davies, T:F. 2001. Mycorrhizal fungi enhance growth and nutrient uptake of prickly-pear cactus (*Opuntia albicarpa sheinvar Reyna*). Plantlets after ex vitro transplantation. *Journal of horticulture science and biotechnology*, 739-745p.
42. Ezawa, T.; Hayatsu, M. y Saito, M. 2005. A new hypothesis on the strategy for acquisition of phosphorus in arbuscular mycorrhiza: up-regulation of secreted acid phosphatase gene in the host plant. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 18, 1046–1053p.
43. Ezawa, T.; Yamamoto, K. y Yoshida, S. 2000. “Species composition and spore density of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under different conditions of P-fertility as revealed by soybean trap culture”. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46: 291-297p.
44. Feng, G.; Song, Y. C.; Li X. L. y Christie P. 2003. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil. *Applied Soil Ecology* 22, 139–148p.
45. Fernandez, F. 1999. Manejo de las asociaciones micorrízicas arbusculares sobre la producción de postura de café (C. arabica L. var. Catuaí) en algunos tipos de suelos. Tesis de grado de Dr. en Ciencias Agrícolas, INCA 102 p.
46. Fernandez, Kalyanne. 2003. Efectos de la micorrización sobre el desarrollo de vitropiantas de papa (*Solanum tuberosum* L. var. Alfa) en estadios *in vitro* y *ex vitro*. Tesis de maestría, Facultad de biología Habana. Cuba.
47. Ferrer, R. y Herrera, R. 1991. Breve reseña sobre Biofertilizantes. – Ciudad de la Habana: IES – CITMA, – 50 p.

48. Ferrer, R. y Herrera, R.A. 1988. Micotrofia en la Sierra del Rosario. En: Ecología de los bosques siempre verdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Eds. Proyecto MAB. #1. La Habana, Cuba. pp: 627 – 669p.
49. Fidelibus, M. W.; Martin, C. A. y Stutz J.C. 2001. Geographic isolates of *Glomus* increase root growth and whole-plant transpiration of *Citrus* seedlings grown with high phosphorus. *Mycorrhiza*; 10:6-231p.
50. Finlay, R. D. 2004. Mycorrhizal fungi and their multifunctional roles. *Mycologist*, Volume 18, Part 2.
51. Furrázola, E.; Fernández, F.; Herrera, R.M. y Ferrer, R. 1990. Algunas especies de la familia Endogonaceae asociadas a eco y agroecosistemas de montañas. Resúmenes del V Congreso Latinoamericano de Botánica. La Habana. 5p.
52. Gerdemann, J.W. y Nicholson T.H. 1963. Spore of mycorrhizae endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans Br. Mycol. Soc.* 46, 235-244p.
53. Giovannetti, M. 2000. Spore Germination and Pre-Symbiotic Micelial Growth. In: *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and Function*. Ed. Kapulnik, Y. and Douds, D. Chapter 3: 47 – 68p.
54. Giovanetti, M. y B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques to measure vesicular-arbuscular infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500p.
55. Giovannetti, M. y Gianinazzi- Pearson, V. 1994; Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research* 98: 705-715p.
56. Glomeromycota TAXONOMY. Consultado [13 de diciembre del 2009]. Disponible en: <http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/amphylo/>
57. Graveros, I. E. 2003. Cultivos Sorgos Graníferos: Disponible en: <http://www.producción.com.ar/2003/03ago-10.htm> (Consultado el 21-3-08).
58. Guerra, Beatriz E. 2008. Micorriza arbuscular. Recurso microbiológico en la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha*, Vol. 21-1, 191-20p.
59. Hardie, k. y Leyton, L.; 1981. The influencia of vesicular- arbuscular mycorrhizae on growth and water relations of red clover. I. In phosphate- deficient soil. ; *New Phytologist* 89: 599-608p.
60. Harrison, M.J. 1997. *The arbuscular mycorrhizal symbiosis*. Academic Press Inc. England. ISBN 0-12-325560-0.

61. Hayman, D.S. 1987. "VA mycorrhizas in field crop systems". In: *Ecophysiology of VA micorrhizal Plants*. (G. R, Ed) CRC Press, Boca Raton, Florida. 171-192p.
62. Hernández, A.; Ascanio, M.O.; Morales, Marisol.; Bojórquez, J.I.; García, Nancy E. y García J.D. 2006. El Suelo: Fundamentos de su formación, cambios globales y su manejo. Editorial Universidad Autónoma de Nayarit, 252p.
63. Herrera, R.A.; Ferrer, R.C.; Furrázola, E. y Orozco, María. O. 1995. estrategias de funcionamiento de las Micorrizas V.A en un bosque tropical. Diversidad en iberoamerica: Ecosistemas, Evolución y Procesos sociales (M. Monasterio (Ed.) Programa de Ciencia y Tecnología para el desarrollo. Subprograma XII, Diversidad Biologica, Merida.
64. Herrera, R.A.; Rodríguez, M.E. y Orozco, María. O. 1988. Las Micorrizas y el funcionamiento de los bosques tropicales. En: Ecología de los bosques siempre verdes de la Sierra del Rosario. Cuba. Proyecto MAB. #1. 1971-1987. Rostlac. UNESCO. Capítulo 29; 627 – 670p.
65. Hewitt, E.J. 1966. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. In: Technical communications. Commonwealth Agricultural Boreaux, 2nd. Ed. Farnham Royal, U.K. No. 22. 547p.
66. Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173–195p.
67. IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources. World Soil Resources Reports No. 103, Rome.
68. Jackson, M. L. 1976. Análisis químico de Suelo. Ed Omega, S.A. Barcelona, España; ISBN 84-282-0261-6. 662p
69. Jakobsen, I.; Abbott L.K. y Robson, A.D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium-subterraneum* L.1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist* 120, 371–380p.
70. Jeffries, P.; Gianinazzi, S.; Perotto, S.; Turnau, K. y Barea, J.M. 2003. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol. Fertil. Soils* 37:1-16.
71. Johnson, C.R. y Hummel, R.L. 1985. Influence of mycorrhizae and drought stress on growth of poncitus_citrus seedlings. *Hort Science*; 20:5-754p.
72. Johnson, S.E. y Loeppert, R.H. 2006. Role of organic acids in phosphate mobilization from iron oxide. *Soil Science Society of America Journal* 70, 222–234p.

73. Jøner, E.J.; Ravnskov, S. y Jakobsen, I. 2000 Arbuscular mycorrhizal phosphate transport under monoxenic conditions using radio-labelled inorganic and organic phosphate. *Biotechnology Letters* 22, 1705–1708p.
74. Koide, R.T. y Kabir Z. 2000. Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytologist* 148, 511–517p.
75. Kolmans, E. y Vásquez, D. 1999. Manual de Agricultura Ecológica. Una introducción a los principios básicos y su aplicación. Grupo de Agricultura Orgánica. Asociación Cubana de Técnicos Agrícolas y Forestales. 150 p.
76. Kramer, P.J. y Boyer J.S. 1997. Water relations of plants and soils. San Diego: Academic Press.
77. Krigs, Don R. 2000. "Proceeding of the 2000 cotton research meeting and summaries of cotton research in progress. Cotton Water relations, 2000.
78. Labrador, Juana; Guibertao, A. y López, L. 1993. La materia orgánica en los sistemas agrícolas. Manejo y utilización. Hojas divulgadoras, no. 3.
79. Lara, D. 1999. Evaluación de sustratos y biofertilizantes para el cultivo del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) utilizando la tecnología de cepellones. Tesis presentada en opción al título académico de Maestro en Ciencias en Nutrición de las plantas y biofertilizantes. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. La Habana, 10p
80. Lara, F.V. 1987. Estudio de la endomicorriza (V-A) en los agroecosistemas de las zonas áridas y semiáridas del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF.
81. Le Tacon, F. 1985. "Las micorrizas: una cooperación entre plantas y Hongos". *Mundo Científico*, 49(5): 776.784p.
82. Lefebvre, D.D.; Duff, S. M.; Fife, C.A.; Julien-Inalsingh, C. y Plaxton, W.C. 1990. Response to phosphate deprivation on *Brassica nigra* suspension cells. *Plant Physiology* 85, 315–317p.
83. Li, X.L.; George, E. y Marschner, H. 1991a Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil* 135, 41-48p.
84. Li, X.L.; George, E. y Marschner, H. 1991b Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil* 135, 49-57p

85. Li, X.L.; George, E. y Marschner, H. 1991c Phosphorus depletion and pH decrease at the root-soil and hyphae-soil interfaces of mycorrhizal white clover fertilized with ammonium. *New Phytol.* 119, 397-404p.
- 86 Lopez-Bucio, J.; de la Vega, O.M.; Guevara-Garcia, A. y Herrera- Estrella, L. 2000. Enhanced phosphorus uptake in transgenic tobacco plants that overproduce citrate. *Nature Biotechnology* 18, 450–453p.
- 87 Ma, Z.; Bielenberg, D.G.; Brown, K.M. y Lynch, J.P. 2001. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment* 24, 459–467p.
- 88 Maraville, J.W.; Madhavan, S. 2002. Physiological adaptations for nitrogen use efficiency of sorghum. *Plant and Soil* 245:25-34p.
- 89 Martínez, C. y Martínez J.C. 2001. Lombricultura Técnica Mexicana. México. En IV encuentro de agricultura orgánica. ACTAF. La Habana, 289-290p.
- 90 Martínez, R. 1986. Ciclo Biológico del Nitrógeno del Suelo. –Ciudad de la Habana: Ed. Científico Técnica, 22-70p.
- 91 Martinez, R.L. 2003. Respuesta bioquímica y molecular de la simbiosis *Phaseolus vulgaris*- *Glomus intraradices* al estrés de agua. Tesis de Doctorado en Ciencias Biotecnológicas. Universidad de Colima. México. 154 p.
- 92 MINAGRI. 1999. Orellana, R.; Menéndez Fí, J.; García, Gladis, Grupo Nacional de Agricultura Urbana. Cuba. Metodología para la evaluación de la relación AGUA - AIRE EN SUSTRATOS. En V Encuentro Nacional de Agricultura Urbana, Trópico 99. La Habana, 352p.
- 93 Montaña, N.M.; Camargo-Ricalde, S.L; García-Sánchez, R. y Monroy A. (eds.) 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems). Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. 460 p.
- 94 Moreno, J.M; Orellana, Rosa; Fí, J. y Navarro, A. 2002. La Materia Orgánica la Capacidad de Retención de Humedad en Sustratos. Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical “Alejandro de Humbolt” (INIFAT). inifat@ceniai.inf.cu. 25-122p.
- 95 Ocampo, O. 2003. Efecto de gremios de hongos micorrízicos arbusculares sobre el crecimiento y fisiología de Chile (*capsicum annum* L cv San Luis) bajo déficit hídrico. Tesis de doctorado; CINVESTAV-IPN U. Irapuato., México.

- 96 Orellana, G.R.; Menéndez, F.J. y García, G. 1999. Metodología para la evaluación de la relación Agua-Aire en sustratos. En Trópico 99. La Habana, 352p.
- 97 Ortega, F. 1985. Composición Fraccional del Humus en Suelos de Cuba. Tesis para opción del Grado a Doctor en Ciencias Agrícolas. Instituto de Suelos, La Habana; Cuba.
- 98 Pearson, J.N. y Jakobsen, I. 1993. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ^{32}P and ^{33}P . Picault N., Hodges M., Palmi New Phytologist 124, 489–494p.
- 99 Peña, Elizabeth. 2003. Fuentes y Proporciones en sustratos para organopónicos. Tesis en opción al Título de Maestro en Ciencias en Nutrición de las Plantas y Biofertilizantes. INCA. INIFAT. La Habana, 86p.
- 100 Peña, V.C.B. y Ortega, M.L. 1991. Non-structural carbohydrate partitioning in *Phaseolus vulgaris* after vegetative growth. J.Sci. Food and Agriculture. 55:563-577p.
- 101 Pérez, A.; Saucedo, O; Iglesias, J.; Oquendo, G y Milián, Idolkis. 2009. Reseña Caracterización y Potencialidades del grano de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench).
- 102 Phillips, J.M. y Hayman, D.E. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br Mycol. Soc. 55: 158-161p.
- 103 Plenchette, C.; Fortin, J.A. y Furlan, V. 1983. "Growth response of several plants species to mycorrhizal in a soil of moderate P fertility". Plant Soil. 70:199-209p.
- 104 Pomares, F. 1996. Conferencia sobre Materia Orgánica. En II^{da} Jornada de Agricultura ecológica. Valencia España. 22 p.
- 105 Porcel, Rosa y Ruiz-Lozano, J.M. 2004. Arbuscular Mycorrhizal Influence on Leaf Water Potential, Solute Accumulation, And Oxidative Stress In soybean Plants Subjected to Drought Stress Journal of Experimental Botany, Vol. 55, No. 403, 1743–1750p.
- 106 Qiang Sheng, W.; Ying Ning Z. y Ren Xue X. 2006. Effects of water stress and arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxygen metabolism and antioxidant production by citrus (*Citrus tangerine*) roots European Journal of Soil Biology 42: 166–172p.

- 107 Rai, M.K. 2001. Current advances in mycorrhization in micropropagation. *In vitro Cell. Dev. Biol.-Plant* 37: 158 – 167p.
- 108 Reyes-Quintanar, C.K.; Ferrera-Cerrato, R.; Alarcón A. y Rodríguez S.Z. 2000. Microbiología de la relación de nodricismo entre leguminosas arbóreas y *Neobuxbaumia tetetzo* en suelos erosionados y erosionados en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. In: A Alarcón y R Ferrera-Cerrato (Eds). Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. MundiPrensa. México. 56-68p
- 109 Richardson, A.E.; Hadobas, P.A. y Hayes, J.E. 2001. Extracellular secretion of *Aspergillus phytase* from *Arabidopsis* roots enables plants to obtain phosphorus from phytate. *Plant Journal* 25, 641– 649p.
- 110 Rivera, R. y Fernández, Kalyanne. 2003. El manejo efectivo de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible: Estudio de caso El caribe, R. Rivera y Fernández, K. (Eds). La Habana: INCA.
- 111 Rivera, R.; Ruíz, L, y Calderón, A. 2006. Influencia del tamaño del recipiente y las fuentes de abonos orgánicos sobre la micorrización de vitroplantas de plátano. *Cultivos tropicales* 27 (In Press)
- 112 Rodríguez, A.N.; Campanioni, C.N.; Peña, A.; Elizabeth T. y Carrión, R. Miriam. 2006. Agricultura Urbana: Una expresión de la agricultura agraria cubana. En: Las Investigaciones Agropecuarias en Cuba Cien años después, 115.p.
- 113 Ruiz- Lozano, J.M. y Azcón, R. 1995a. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum* 95: 472-478p.
- 114 Ruiz- Lozano, J.M. y Azcón, R. 1995b. Influence of different *Glomus* species on the time- course of physiological plant response of lettuce progressive drought stress period. *Plant Science*, 110, 37-44p.
- 115 Ruiz-Lozano, J.M. 2003. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress: new perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* 13, 309–317p.
- 116 Ruiz-Lozano, J.M. y Azcon, R. 1996. Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate reductase activity in lettuce plants. *Agric Ecosyst Environ*; 60:81-175p.
- 117 Rygielwicz, P.T.; Bledsoe, C.S. y Zasoski, R.J. 1984. Effects of ectomycorrhizae and solution pH on (15N) ammonium uptake by coniferous seedlings. *Can. J. For. Res.* 14, 885-892p.

- 118 Sanchez, C. 2001. Manejo de las asociaciones micorrízicas arbusculares y abono verdes en la producción de posturas de cafeto en algunos tipos de suelos. Tesis de Doctorado. INCA. Cuba. 105p.
- 119 Sánchez – Díaz, M. y Aguirreolea, J. 2001. Transporte de agua y Balance Hídrico en las plantas en Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2da reimpresión España: Ed Univ. Barcelona, 45-64 p.
- 120 Sánchez, C.; Rivera, R.; Gonzalez, C.R.; Cupull, R. y Varela, M. 2000. Efecto de la inoculación de hongos micorrizógenos (HMA) sobre la producción de posturas de cafeto en tres suelos del macizo montañoso Guamuhaya. Cultivos tropicales: 21:5-13p.
- 121 Sanders, F.E. y Tinker, P.B. 1973. Phosphate inflow into mycorrhizal roots. Pest. Sci. 4, 385-395p.
- 122 Schellembaum, L.; Müller, J.; Boller, T.; Wienken, A. y Schuëpp, H. 1998. Effects of drought on non-mycorrhizal and mycorrhizal maize: changes in the pools of non-structural carbohydrates, in the activities of invertase and trehalase, and in the pools of amino acids and imino acids. New Phytologist 138, 59–66p.
- 123 Schwob, I.; Ducher, M. y Sallanon, H. 1998. Growth and gas exchanged responses of *Hevea brasiliensis* seedlings to inoculation with *Glomus mosseae*. Trees. 12: 236 – 240p.
- 124 Shapiro, R.E.; Armiger, W.H. y Fried, M. 1960. The effect of soil water movement vs. phosphate diffusion on growth and phosphorus content of corn and soybeans. Soil Science Society of America Proceedings 24, 161–164p.
- 125 Shibata, R. y Yano, K. 2003. Phosphorus acquisition from nonlabile sources in peanut and pigeonpea with mycorrhizal interaction. Applied Soil Ecology 24, 133–141p.
- 126 Sieverding, E. 1991. Vesicular Arbuscular Mycorrhiza in Tropical Agrosystem. Deutsche Gesellschaft für technische Zusammenarbeit (GTZ) GMBH, Federal Republic of Germany. 371p.
- 127 Siqueira, J.O y. Franco, A.A. 1988. Biotecnologia do solo. Fundamentos e Perspectiva. MEC-ESAL-FAEPE-ABEAS. Brasília, D. F. 235p.
- 128 Smith, F.A.; Jakobsen, I. y Smith, S.E. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. New phytologist 147: 357-366p.

- 129 Smith, S.E. y Read, D.J. 1997. Mycorrhizal symbiosis. 2nd Edition. Academic Press. London.
- 130 Smith, S.E., Smith, F.A. y Jakobsen, I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* 133, 16–20p.
- 131 Smith, S.E., Smith, F.A. y Jakobsen, I. 2004. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist* 162, 511–524p.
- 132 Souza, J.L. 1999. “Cultivo Orgánico de Hortalizas – Sistema de Producción” LISBOA. 154 p.
- 133 Subramanian, K.S. y Charest, C. 1998. “Arbuscular mycorrhizae and nitrogen assimilation maize after drought and recovery”. *Physiologia plantarum*.120:285-296p.
- 134 Taiz, L. y Zeiger E. 2006. Plant physiology, 4th edn. Sinauer, Sunderland, MA. Vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture Ecosystems and environment*. 35:121-150p.
- 135 Ticconi, C.A.; Delatorre, C.A.; Lahner, B.; Salt, D.E. y Abel, S. 2004. *Arabidopsis pdr2* reveals a phosphate-sensitive checkpoint in root development. *Plant J*. 37:14-801p.
- 136 Tinker, P. B. 1975. The chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. *In* Endomycorrhizas. Eds. F S Sanders, B Mosse and P B Tinker. Academic Press, London, UK. 353-371p.
- 137 Trouvelot, A.; Kough, J. y V. Gianinazzi - Pearson. 1986. Mesure du Taux de Mycorrhization VA d'un Systeme Radiculaire. Recherche de Methodes d' Estimation ayant une Signification Fonctionnelle. Proceedings of the 1st European Symposium on Mycorrhizae: Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae, Dijón, 1 - 5 July, 1985. Eds.: V. Gianinazzi - Pearson y S. Gianinazzi. INRA, Paris. p. 217 – 222p.
- 138 Van der Heijden, M.G.A.; Klironomos, J.N.; Ursic, M.; Moutoglis, P.; Streitwolfengell, R.; Boller, T.; Weimken, A. y Sanders, I.R.; 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69-72p.

- 139 Vance, C.P.; Uhde-Stone, C. y Allan, D.L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423–447p
- 140 Verissimo, L.A. 2003. Enciclopedia práctica de la agricultura y la ganadería. Cultivos herbáceos. Cereales. Sorgo. 324-329p.
- 141 Vosatka, M.; Jansa, J.; Regver, M; Sramek, F y R. Malcova. 1999. Inoculation of mycorrhizal fungi - a feasible biotechnology for horticulture. *Plant. Annu. Rev. Bot.* 39: 219 – 224p.
- 142 Wikipedia. 2004. La enciclopedia libre. Disponible en: [http://es.wikipedia.org/wiki/Sorghum\(2004\)](http://es.wikipedia.org/wiki/Sorghum(2004)). Consultado el 7-3-08.
- 143 Wikipedia. 2007. La enciclopedia libre, esbozo de botánica. Disponible en: [http://es.wikipedia.org/wiki/CategorA-a:Wikipedia:Esbozo-botAinica\(2007\)](http://es.wikipedia.org/wiki/CategorA-a:Wikipedia:Esbozo-botAinica(2007)) Consultado el 5-3-08.
- 144 Williamson, L.C.; Ribrioux, S.; Fitter, A.H. y Leyser, H.M.O. 2001. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 126, 875–882p.
- 145 Wright, D.P.; Read, D.J. y Scholes, J.P. 1998. Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant Cell Environ.* 21: 881 – 891p.
- 146 Wu, Q.S. y Xia, R.X. 2004. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and osmotic adjustment matter content of trifoliate orange seedlings under water stress. *J Plant Physiol Mol Biol* 30:8-583p.
- 147 Xiao, K.; Harrison, M.J. y Wang, Z.Y. 2005. Transgenic expression of a novel *M. truncatula* phytase gene results in improved acquisition of organic phosphorus by *Arabidopsis*. *Planta* 222, 27– 36p.
- 148 Xiao, K.; Katagi, H.; Harrison, M. y Wang, Z.Y. 2006. Improved phosphorus acquisition and biomass production in *Arabidopsis* by transgenic expression of a purple acid phosphatase gene from *M. truncatula*. *Plant Science* 170, 191–202p.
- 149 Zakhleniuk, O.V., Raines, C.A. y Lloyd, J.C. 2001. *pho3*: a phosphorus-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta* 212, 529–534p.