

## ARTÍCULO CIENTÍFICO

## Micorrizas arbusculares en leguminosas de la empresa pecuaria El Tablón, Cuba

### *Arbuscular mycorrhizae in legumes of the livestock production enterprise El Tablón, Cuba)*

L. Ojeda<sup>1</sup>, E. Furrázola<sup>2</sup> y Consuelo Hernández<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Centro Universitario Municipal (CUM) Cumanayagua,

Universidad de Cienfuegos Carlos R. Rodríguez, Calle Los Filtros No. 18, Cumanayagua, Cienfuegos

<sup>2</sup>Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, Cuba

<sup>3</sup>Estación Experimental de Suelos y Fertilizantes Escambray, Barajagua, Cienfuegos, Cuba

Correo electrónico: ljojeda@ucf.edu.cu

**RESUMEN:** Se realizó un estudio para determinar la presencia de micorrizas arbusculares asociadas a las raíces de las especies: *Leucaena leucocephala* cv. Perú, *Centrosema pubescens* IH-129, *Centrosema pubescens* CIAT-482, *Centrosema macrocarpum* CIAT-5434, *Canavalia ensiformis* y *Desmodium* sp., en áreas naturales de la vaquería laboratorio No. 3 de la Empresa Pecuaria El Tablón (Cumanayagua, provincia de Cienfuegos, Cuba), en un suelo Pardo Grisáceo. Además, se realizó una prueba de eficiencia a los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) nativos, en condiciones semicontroladas (casa de cristal), y con un diseño de bloques al azar por cada especie, dos tratamientos y tres réplicas. En estas condiciones, las leguminosas forrajeras fueron micorrizadas de forma natural, pero con baja colonización: entre 21 y 34 % en el primer muestreo, y entre 14 y 20 % en el segundo. Al inocular los propios HMA nativos en un cultivo indicador (sorgo forrajero) no hubo diferencias significativas en cuanto al contenido foliar de fósforo y a la colonización; mientras que el rendimiento de MS se benefició ligeramente en *Desmodium* sp. en las dos variantes, por lo que no se puede atribuir al efecto de los HMA. Tales resultados evidenciaron la necesidad de probar cepas comerciales de HMA en las especies de leguminosas en estas condiciones y tipo de suelo.

*Palabras clave:* fósforo, leguminosas forrajeras, micorrizas arbusculares vesiculares

**ABSTRACT:** On a Grayish Brown soil, a study was conducted to determine the presence of arbuscular mycorrhizae associated to the roots of the species: *Leucaena leucocephala* cv. Perú, *Centrosema pubescens* IH-129, *Centrosema pubescens* CIAT-482, *Centrosema macrocarpum* CIAT-5434, *Canavalia ensiformis* and *Desmodium* sp., in natural areas of the dairy laboratory farm No. 3 of the Livestock Production Enterprise El Tablón (Cumanayagua, Cienfuegos province, Cuba). An efficiency test was also made on the native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), under semi-controlled conditions (glass house), and with a randomized block design for each species, two treatments and three replications. Under these conditions, the forage legumes were naturally colonized by mycorrhizae, but with low colonization: between 21 and 34 % in the first sampling, and between 14 and 20 % in the second one. When the native AMF were inoculated in an indicator crop (forage sorghum) there were no significant differences regarding the leaf content of phosphorus and the colonization; while the DM yield was slightly benefited in *Desmodium* sp. in the two variants; therefore, it cannot be ascribed to the effects of AMF. Such results showed the need to test commercial AMF strains in legume species under these conditions and soil type.

*Key words:* legumes, vesicular arbuscular mycorrhizae

### INTRODUCCIÓN

El manejo efectivo de los microorganismos rizosféricos puede constituir una alternativa ecológica económicamente viable para incrementar la productividad, la persistencia y el valor nutritivo de las leguminosas forrajeras, y reducir el uso de

fertilizantes químicos (Nascimento *et al.*, 2008; Corbera y Nápoles, 2011). Históricamente, los hongos han desempeñado una importante función en el establecimiento y mantenimiento de los ecosistemas. Cerca del 80 % de las especies vegetales y el 92 % de las familias de plantas

terrestres son micorrízicas, mientras que el tipo arbuscular es el más común y ancestral de estas asociaciones (Wang y Qiu, 2006).

Se conoce que la presencia –o no– de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) puede afectar la productividad, la diversidad y la dinámica de las plantas (Van der Heijden y Horton, 2009); específicamente, se han identificado mecanismos de retroalimentación entre estas y dichos microorganismos, los cuales controlan la composición de las comunidades de plantas (Sanon *et al.*, 2009).

A pesar del papel crucial que desempeñan estos hongos en el funcionamiento del ecosistema (Hart y Klironomos, 2002), varias áreas naturales –sobre todo en los trópicos– permanecen inexploradas en cuanto a determinar la presencia de HMA y su habilidad de formar micorrizas arbusculares. Una de las principales funciones de los HMA es extender la superficie de absorción de las raíces en el suelo a través de sus hifas externas, lo cual estimula que las plantas micorrizadas incrementen la captación de nutrientes minerales, particularmente fósforo (Smith y Read, 2008), y elementos poco móviles en el suelo, como cobre, zinc, entre otros.

El objetivo de esta investigación fue determinar la presencia de HMA en leguminosas forrajeras introducidas en la provincia de Cienfuegos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó, durante dos años, en la vaquería laboratorio No. 3 de la Estación Experimental Escambray, Empresa Pecuaria El Tablón (municipio de Cumanayagua, provincia de Cienfuegos, Cuba), ubicada en las coordenadas N: 591-260 y E: 259-250 en la hoja cartográfica Barajagua I: 25 000; el suelo está clasificado como Pardo Grisáceo (Hernández *et al.*, 1999), y en él se determinó: pH, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, K<sub>2</sub>O y MO.

Se definió la presencia –o no– de HMA en las leguminosas: *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit cv. Perú, *Centrosema pubescens* Benth. IH-129, *Centrosema pubescens* Benth. CIAT-482, *Centrosema macrocarpum* CIAT-5434, *Canavalia ensiformis* (L.) Dc. y *Desmodium* sp.

La evaluación de las especies se realizó en condiciones naturales de campo. Los muestreos se hicieron en el mes de junio: el primero, cuando las plantas tenían seis meses de establecidas (estas no estuvieron sometidas a ningún manejo animal ni a cortes para forraje u otras actividades,) y el segundo, después de los dos años de explotación forrajera.

Las áreas cubiertas por dichas especies se recorrieron en forma de diagonal, tomando 15 muestras de la rizosfera, en un marco de 1 m<sup>2</sup>. El criterio de evaluación consistió únicamente en determinar si existían asociaciones con HMA en las raíces de estas leguminosas. No se compararon las especies entre sí.

La prueba de eficiencia de los HMA nativos se realizó en cada muestreo, en condiciones de casa de cristal, en un diseño de bloques al azar independiente por cada especie, con tres réplicas.

Los tratamientos fueron: 1) inoculación del suelo colectado en la rizosfera de las especies; 2) testigo sin inocular.

Se tomaron 10 g de suelo colectado en la rizosfera de cada especie, los cuales se mezclaron con el suelo típico del área (previamente esterilizado a 1,5 atmósferas en autoclave, durante una hora) y se sembró sorgo forrajero como cultivo indicador. Después de 100 días se extrajeron las plantas de sorgo y se determinó el rendimiento de MS, el contenido de fósforo foliar y la colonización micorrízica del cultivo indicador. Los resultados se analizaron mediante un ANOVA y cuando *F* resultó significativamente diferente, las medias se compararon según la prueba de rangos múltiples de Duncan (1955).

Para determinar las variables micorrízicas en las dos fases investigativas se tomaron muestras de raicillas de cada una de las especies, a partir de la extracción de los sistemas radicales y el suelo rizosférico asociado, a una profundidad de 0-10 cm. A continuación se secaron al aire y se almacenaron en bolsas plásticas hasta su procesamiento en el laboratorio. Las raicillas menores de 2 mm de diámetro se lavaron, se cortaron (1 cm de longitud, aproximadamente) y se tiñeron con azul tripán, según el método de Phillips y Hayman (1970).

Se cuantificó el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular (porcentaje de CM), según la metodología de Giovannetti y Mosse (1980). El procedimiento consistió en distribuir al azar, aproximadamente, 1,5 g de raíces teñidas en una placa Petri de 8 cm de diámetro, en cuyo fondo se dibujó un retículo de cuadros de 0,5 pulgadas (1,27 cm), y se contaron 100 intersecciones de raíces con las líneas de este retículo. La placa Petri fue recorrida tres veces para cada muestra, mediante desplazamientos en líneas rectas paralelas. La presencia de HMA en cada intersección representó la colonización micorrízica de la raíz. La escala para valorar el porcentaje de densidad visual (DV) fue la siguiente: 0: ausencia de HMA; 1:

1 %; 2: 2,5 %; 3: 15,5 %; 4: 35,5 %; 5: 47,5 % (Herrera *et al.*, 2004).

## RESULTADOS Y DISCUSION

De acuerdo con los componentes de la fertilidad del suelo, se puede apreciar la acidez y los bajos contenidos de fósforo y MO que presenta el área donde se realizó la investigación (tabla 1).

Es importante tener en cuenta que el bajo contenido de fósforo es un aspecto de sumo interés para medir la efectividad de la simbiosis micorrízica arbuscular por planta hospedera, ya que los HMA pueden mejorar la capacidad de absorción de las raíces y movilizar el fósforo asimilable desde los niveles más profundos del suelo (Herrera *et al.*, 2004).

En cuanto a la simbiosis micorrízica arbuscular (tabla 2), se puede observar que las leguminosas fueron micorrizadas. Sin embargo, en ambos muestreos hubo valores de colonización inferiores al 50 %, y se alcanzó un promedio general de 22,1 %; lo cual se considera bajo, de acuerdo con el criterio de Read *et al.* (1976). Estos autores también refieren que en

suelos de pH ácido, generalmente, existe un predominio de las comunidades de HMA en relación con el resto de los microorganismos, lo que no coincide con los valores de colonización obtenidos. Sin embargo, otros autores consideran que los porcentajes de colonización entre 20 y 45 % son aceptables (Herrera *et al.*, 2004; Fernández *et al.*, 2006; Plana *et al.*, 2008).

A criterio de Van der Heijden *et al.* (2008), la microbiota del suelo desempeña un papel fundamental en la regulación de los ecosistemas terrestres, ya que influye en la productividad, la diversidad y la estructura de las comunidades vegetales. Estos autores indican que la MO es descompuesta por la actividad de diferentes especies de bacterias y hongos que liberan nutrientes al suelo, y así estos quedan disponibles para ser absorbidos nuevamente por las plantas. La absorción puede ser directa, a través de las raíces; o indirecta, mediante los microorganismos que forman simbiosis con las raíces, como los HMA. Estos son considerados una comunidad biológica diversa y activa que facilita el mantenimiento de los agroecosistemas, y represen-

Tabla1. Componentes de la fertilidad del suelo.

Especie	Muestreo No. 1				Muestreo No. 2			
	pH	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> mg/100 g	K <sub>2</sub> O mg/100 g	MO %	pH	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> mg/100 g	K <sub>2</sub> O mg/100 g	MO %
<i>L. leucocephala</i> cv. Perú	4,10	2,62	4,44	1,46	4,20	2,36	4,15	1,52
<i>C. pubescens</i> IH-129	4,05	2,14	5,61	1,44	4,11	2,17	5,40	1,47
<i>C. pubescens</i> CIAT-482	4,40	3,10	4,60	1,77	4,35	3,30	4,42	1,64
<i>C. macrocarpum</i> CIAT-5434	4,15	2,62	5,60	1,46	4,09	2,52	5,70	1,50
<i>C. ensiformis</i>	4,10	2,50	6,60	1,52	4,25	2,42	6,49	1,46
<i>Desmodium</i> sp.	4,10	3,00	4,60	1,62	4,15	3,10	4,50	1,55
$\bar{x}$	4,15	2,66	5,24	1,54	4,19	2,64	5,11	1,52

Tabla 2. Micotrofia en especies de leguminosas forrajeras a los seis meses de establecimiento y después de dos años.

Especie	Presencia de MA		Muestreo inicial		Muestreo final	
	Sí	No	Col. (%)	DV (%)	Col. (%)	DV (%)
<i>L. leucocephala</i> cv. Perú	x	–	24	2,64	19	1,69
<i>C. pubescens</i> IH-129	x	–	28	2,06	20	1,70
<i>C. pubescens</i> CIAT-482	x	–	34	2,16	14	1,54
<i>C. macrocarpum</i> CIAT-5434	x	–	26	2,43	18	1,26
<i>C. ensiformis</i>	x	–	24	2,60	13	1,14
<i>Desmodium</i> sp.	x	–	21	2,17	19	1,17
Valor medio			26,1	2,34	17,1	1,41

Col.: colonización de raicillas, DV: densidad visual.

tan la simbiosis de mayor relevancia en los sistemas agroecológicos. En este sentido, resulta importante determinar los HMA en pastos naturales, teniendo en cuenta su papel en la planta y la contribución al suelo de la llamada micorrizosfera.

Algunos factores abióticos, como el manejo agronómico, la erosión del suelo y el uso de plaguicidas, influyen significativamente en la permanencia y colonización de la comunidad micorrízica; entre las variables con mayor impacto se destacan: el nivel de fertilidad del suelo en fósforo y nitrógeno, la temperatura, la humedad, la MO, la acidez y la época del año (Chaus, 2007). Aunque algunas de estas variables no fueron medidas en el presente estudio, la época del año en que se realizaron ambos muestreos fue la misma y, sin embargo, la respuesta de la planta indicadora fue diferente, lo que pudiera sugerir una variación espacial en la colonización de HMA.

La baja colonización micorrízica se pudiera atribuir al efecto de la aplicación previa de fertilizante nitrogenado (400 kg/ha/año) en el suelo durante varios años –para lograr el adecuado rendimiento de los pastos–, además del pastoreo animal y el uso sistemático de maquinaria agrícola; pues según señalan Jansa *et al.* (2003), estos factores pueden incidir negativamente en las comunidades de HMA. Se conoce también que una agricultura intensiva puede afectar la función natural de estos hongos (Kabir, 2005; Curaqueo *et al.*, 2011; Mirás-Avalos *et al.*, 2011); así, en los sistemas agrícolas convencionales son modificadas las comunidades microbianas, debido a la aradura de los campos y la aplicación de altas dosis de fertilizantes inorgánicos, herbicidas y pesticidas. Quizá ello influyó en el deterioro del suelo, que se manifestó tanto en la alteración de su equilibrio microbiológico, como en los procesos erosivos y la pérdida de la MO.

Parodi y Pezzani (2011) no encontraron una relación significativa en la micorrización, en áreas con y sin pastoreo, al estudiar las interacciones entre dos gramíneas nativas (*Nassella neesiana*, C3, de ciclo invernal; y *Coelorhachis selloana*, C4, de ciclo estival) y los HMA nativos que colonizaban sus raíces; si bien *C. selloana* mostró tendencia a una mayor colonización por HMA en condiciones de pastoreo.

Por otra parte, en estudios de caracterización de HMA en pastizales del municipio de Tolú (Colombia), en suelos medianamente ácidos, Peroza (2003) encontró una densidad de 353 a 2 176 esporas por 100 g de suelo (promedio: 931,8 esporas), la cual se

puede considerar baja; mientras que la colonización de las raíces osciló entre 19 y 76 % (media: 41,28 %) y se puede calificar como media. Además, el autor reportó el aislamiento de 25 morfotipos nativos de HMA, de los géneros *Gigaspora* y *Glomus*.

En esta investigación, el valor medio de la colonización fue de 26,1 %; mientras que Ojeda *et al.* (1994), en las mismas condiciones de suelo Pardo Grisáceo, pero en pastizales de gramíneas establecidos por más de cinco años (guinea cv. Likoni, king grass, *Brachiaria decumbens* y pasto estrella jamaicano), encontraron HMA en todas las especies (383, 3 399, 195 y 321 esporas por 100 g de suelo, respectivamente), y un nivel promedio de colonización de las raicillas de 55,4 %. En ese momento se identificaron 11 especies de HMA, pertenecientes a los géneros *Glomus*, *Sclerocystis* y *Scutellospora*. Asimismo, el nivel de colonización de las raicillas por los HMA fue superior en las gramíneas forrajeras que en las leguminosas.

Al referirse a la ubicuidad de la simbiosis, Pérez (2003) señaló que, aunque no existe especificidad en la relación suelo-hongo, algunos resultados indican la preferencia de ciertos hongos por determinados tipos de suelo. En este sentido, es fundamental la influencia de algunas propiedades físico-químicas, como el pH, la arcilla y la MO. Dicho autor informó que la colonización por las micorrizas fue más baja en los suelos arenosos, lo que coincide con el tipo de suelo evaluado en esta investigación.

En una encuesta realizada para cuantificar el porcentaje de colonización de raicillas y la distribución de HMA en leguminosas forrajeras tropicales cultivadas en el sur de la Florida, Richardson *et al.* (2009) encontraron que el porcentaje de colonización varió de 3 a 41 %. En el presente estudio la colonización no superó el 28 % en ninguna de las especies, lo que hace suponer la existencia de un suelo perturbado.

Los HMA que cohabitan de manera natural en el suelo revisten gran importancia para trazar políticas de manejo en cuanto a las comunidades de HMA nativas y las plantas que se van a utilizar. Por ello en la segunda fase del experimento se evaluaron los endófitos nativos del suelo donde crecían las especies, con la utilización del sorgo forrajero como cultivo indicador. En la tabla 3 se observa que la inoculación no fue efectiva en ninguno de los indicadores medidos, por lo que se puede afirmar que el sorgo no mostró dependencia a la inoculación con los HMA nativos.

La inoculación con HMA nativos mostró un potencial de colonización bajo, que, al igual que el

Tabla 3. Respuesta del sorgo a la inoculación con el endófito nativo del suelo.

Especie	Rendimiento de MS (g/planta)		Fósforo foliar (%)		Colonización (%)	
	Inoculado	Sin inocular	Inoculado	Sin inocular	Inoculado	Sin inocular
<i>L. leucocephala</i> cv. Perú	2,61 <sup>c</sup>	2,68 <sup>c</sup>	0,13	0,13	16,2	12,0
<i>C. pubescens</i> IH-129	3,01 <sup>b</sup>	3,03 <sup>bc</sup>	0,17	0,15	13,5	12,7
<i>C. pubescens</i> CIAT-482	3,10 <sup>b</sup>	3,04 <sup>bc</sup>	0,20	0,17	14,2	10,7
<i>C. macrocarpum</i> CIAT-5434	2,70 <sup>bc</sup>	2,90 <sup>c</sup>	0,12	0,15	16,7	15,7
<i>C. ensiformis</i>	3,11 <sup>b</sup>	3,20 <sup>b</sup>	0,12	0,13	17,5	14,5
<i>Desmodium</i> sp.	3,97 <sup>a</sup>	3,84 <sup>a</sup>	0,14	0,15	13,5	14,5
EE ±	0,1794 <sup>*</sup>	0,1993 <sup>*</sup>	0,0771	0,0911	0,1115	0,1312

a, b, c: valores con superíndices no comunes difieren a  $p < 0,05$ ;  $p \leq 0,05^*$

contenido de fósforo foliar, no difirió estadísticamente. Este potencial depende no solo del genoma del hongo y de la planta hospedera, sino también de diferentes factores bióticos y abióticos, los que pueden influir y determinar el incremento del rendimiento de MS y del contenido de fósforo de la planta por efecto de los HMA. Esto pudiera indicar que el agroecosistema presenta una baja incidencia de propágulos efectivos; sin embargo, aunque la mayoría de los pastos tropicales posee una alta dependencia micorrízica, varios factores relacionados con la especie de pasto, su régimen de explotación, la eficiencia de las cepas de HMA –nativas o inoculadas– y las condiciones del suelo inciden en la respuesta a la simbiosis (Grigera y Oesterheld, 2004). El rendimiento de masa seca entre las especies mostró diferencias significativas solo en *Desmodium* sp., pero no en relación con el inóculo, lo que indica que no hubo dependencia micorrízica y la respuesta a los HMA nativos no se manifestó.

La respuesta a la inoculación con HMA de las leguminosas nativas con respecto a las introducidas es diferente, pues se conoce que la interacción entre ambos participantes en la simbiosis puede ser importante en el éxito de las plantas introducidas a través de diversos mecanismos, como plantean Pringle *et al.* (2009) y Shah *et al.* (2009). Entre estos mecanismos se encuentran los grandes beneficios que reciben las plantas gracias a esta asociación (Harner *et al.*, 2010), la reducción de la dependencia de las plantas por los HMA (Seifert *et al.*, 2009; Vogelsang y Bever, 2009), así como alteraciones en las comunidades de estos hongos en el suelo (Zhang *et al.*, 2010; Busby *et al.*, 2013). Dichos resultados pudieran constituir puntos de partida para profun-

dizar en la investigaciones sobre los HMA asociados a leguminosas introducidas, como es el caso del presente trabajo.

Las poblaciones microbianas en el suelo están implicadas en una interacción que puede influir en el desarrollo de las plantas, ya que se involucran en procesos que aseguran la estabilidad y productividad de los agroecosistemas y de los ecosistemas naturales. En investigaciones estratégicas y aplicadas se ha demostrado el interés por algunas actividades de cooperación microbiana que pueden ser explotadas como una tecnología de bajo costo, y contribuir de esta forma a las prácticas agrotecnológicas sustentables y amigables con el ambiente; a las que se adecuaría el empleo de un complejo de microorganismos en la búsqueda de mejorar la calidad agronómica de los pastos, los forrajes y los cultivos varios. En general, los indicadores ecológicos, sinérgicos y fisiológicos, así como los procesos bioquímicos de los microorganismos en el ambiente, son determinantes y actúan de manera integrada con los diferentes cultivos. Ello permite tener en cuenta los resultados de las especies analizadas con vista a plantear propuestas de nuevas metodologías para la biofertilización de las leguminosas forrajeras (Pedraza *et al.*, 2010).

## CONCLUSIONES

Las leguminosas forrajeras evaluadas en condiciones de suelo Pardo Grisáceo resultaron micorrizadas de forma natural, pero con niveles bajos de colonización (entre 21 y 34 % en el primer muestreo, y entre 14 y 20 % en el segundo). La inoculación en un cultivo indicador (sorgo forrajero) con los propios HMA nativos no produjo diferencias

significativas en cuanto al contenido de fósforo foliar y la colonización; mientras que el rendimiento de MS se favoreció ligeramente en *Desmodium* sp. en las dos variantes, por lo que no se puede atribuir a la presencia de los HMA aplicados. Es necesario probar cepas comerciales de HMA en las especies de leguminosas, en las condiciones del presente estudio.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Busby, R. R.; Stromberger, M. E.; Rodriguez, G.; Gebhart, D. L. & Paschke, M. W. Arbuscular mycorrhizal fungal community differs between a coexisting native shrub and introduced annual grass. *Mycorrhiza*. 23:129-141, 2013.
- Chaus, S. *Definición de fertilización ecológica*. Versión 1.1: Jul 19 5:56 AM GMT-5, 2007.
- Curaqueo, G.; Barea, J. M.; Acevedo, E.; Rubio, R.; Cornejo, P. & Borie, F. Effects of different tillage system on arbuscular mycorrhizal fungal propagules and physical properties in a Mediterranean agroecosystem in central Chile. *Soil Till. Res.* 113:11-18, 2011.
- Corbera, J.; Nápoles, María C. Evaluación de la inoculación conjunta *Bradyrhizobium japonicum* - hongos MA y la aplicación de un bioestimulador del crecimiento vegetal en soya, cultivada en época de primavera. *Cultivos Tropicales*. 32 (4):13-19, 2011.
- Duncan, D. B. Multiple range and multiple F test. *Biometrics*. 11:1-42, 1955.
- Fernández, F. M.; Dell'Amico, J. M. & Rodríguez, P. Efectividad de algunos tipos de inoculantes micorrízicos a base de *Glomus hoi* "like" en el cultivo del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) var. Amalia. *Cultivos Tropicales*. 27 (3):25-30, 2006.
- Giovannetti, M. & Mosse, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84:489-500, 1980.
- Grigera, M. S. & Oesterheld, J. P. Mycorrhizal colonization pattern under contrasting grazing and topographic condition in the flooding Pampa (Argentina). *J. Range Manage.* 57:601-605, 2004.
- Hernández, A.; Pérez, J. M.; Bosh, D. & Rivero, L. *Nueva versión de clasificación genética de los suelos de Cuba*. La Habana: AGRINFOR, 1999.
- Hart, M. & Klironomos, J. N. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. In: M. G. A. van der Heijden and I. R. Sanders, eds. *Mycorrhizal ecology*. Berlin: Springer-Verlag, p. 225-242, 2002.
- Herrera, R. A.; Furrázola, E.; Ferrer, R. L.; Fernández, R. & Torres, Y. Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in evergreen tropical forests, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas*. 35 (2):113-123, 2004.
- Harner, M.J., Mummey, D.L., Stanford, J.A., Rillig, M.C. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance spotted knapweed growth across a riparian chronosequence. *Biol. Invasions*. 12:1481-1490, 2010.
- Jansa, J.; Mozafar, A.; Kuhn, G.; Anken, T.; Ruh, T.; Sanders, I. R. *et al.* Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol. Appl.* 13:1164-1176, 2003.
- Kabir, Z. Tillage or no-tillage: impact on mycorrhizae. *Can. J. Plant Sci.* 85: 23-29, 2005.
- Mirás-Avalos, J. M.; Antunes, P. M.; Koch, A.; Khosla, K.; Klironomos, J. N. & Dunfield, K. E. The influence of tillage on the structure of rhizosphere and root associated arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Pedobiologia*. 54:235-241, 2011.
- Nascimento, Cleópatra S. do; Lira, M. A. Jr.; Stamford, N. P.; Freire, Maria B. G. S. & Sousa, C. A. Nodulação e produção do caupi (*Vigna unguiculata* L. Walp) sob efeito de plantas de cobertura e inoculação. *R. Bras. Ci. Solo*. 32:579, 2008.
- Ojeda, L. J.; Furrázola, E.; Herrera, R. A.; Hernández, C. & Castellón, A. *Especies micorrízicas cubanas en pasturas de gramíneas sobre suelo Pardo Grisáceo del Escambray. Resultado para la investigación (18-IR-119)*. La Habana: Instituto de Suelos, 1994.
- Parodi, G. & Pezzani, Fabiana. Micorrizas arbusculares en dos gramíneas nativas de Uruguay en áreas con y sin pastoreo. *Agrociencia (Uruguay)*. 15 (2):1-10, 2011.
- Phillips, J. M. & Hayman, D. S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55:158-161, 1970.
- Peroza, *Caracterización de hongos formadores de micorrizas arbusculares (H.M.A) y micorrizas vesículo arbusculares (H.M.V.A) nativas asociada con el pasto angleton (Dichanthium aristatum, Benth) en el municipio de Tolú, Departamento de Sucre*. Tesis (Maestría en Ciencias Agrarias). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia, 2003.
- Plana, R.; González, P. J.; Dell'Amico, J. M.; Fernández, F.; Calderón, A. & Marrero, Y. Efecto de dos inoculantes micorrízicos arbusculares (base líquida y sólida) en el cultivo del trigo duro (*Triticum durum*). *Cultivos Tropicales*. 29 (4):35-40, 2008.
- Pringle, A.; Bever, J. D.; Gardes, M.; Parrent, J. L.; Rillig, M. C. & Klironomos, J. N. Mycorrhizal

- symbioses and plant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 40:699-715, 2009.
- Pedraza, R. O.; Teixeira, Kátia R. S.; Fernández, Ana; García, Inés; Baca, Beatriz E.; Azcón, Rosario *et al.* Microorganismos que mejoran el crecimiento de las plantas y la calidad de los suelos. Revisión. *Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria.* 11 (2):155-164, 2010.
- Read, D. J.; Koucheki, H. K. & Hodgson, J. Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. *New Phytol.* 77:641-653, 1976.
- Richardson, A. E.; Barea, J. M.; McNeill, A. M. & Prigent-Combaret, C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil.* 321:305-339, 2009.
- Smith, S. E. & Read, D. J. *Mycorrhizal symbiosis.* 3rd ed. London: Academic Press, 2008.
- Sanon, A.; Andrianjaka, Z. N.; Prin, Y.; Bally, R.; Thioulouse, J.; Comte, G. *et al.* Rhizosphere microbiota interferes with plant-plant interactions. *Plant Soil.* 321:259-278, 2009.
- Seifert, E. K.; Bever, J. D. & Maron, J. L. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology.* 90:1055-1062, 2009.
- Shah, M. A.; Reshi, Z. A. & Khasa, D. P. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion. *Bot. Rev.* 75:397-417, 2009.
- Van der Heijden, M. G. A.; Bardgett, R. D. & Van Straalen, N. M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11:296-310, 2008.
- Van der Heijden, M. G. A. & Horton, T. R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *J. Ecol.* 97:1139-1150, 2009.
- Vogelsang, K. M. & Bever, J. D. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology.* 90:399-407, 2009.
- Wang, B. & Qiu, Y-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza.* 16:299-363, 2006.
- Zhang, Q.; Yang, R.; Tang, J.; Yang, H.; Hu, S. & Chen, X. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS One.* 5 (8): e12380, 2010.

Recibido el 20 de marzo de 2014

Aceptado el 10 de septiembre de 2014