Evaluación de la población de micorrizas en parcelas de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el Altiplano central boliviano

Evaluation of the population of mycorrhizas in potato plots (*Solanum tuberosum* L.) In the bolivian central altiplano

Emilio Garcia[1, 2*] y Eloy Álvarez[1]

[1] Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía, Héroes Del Acre N° 1850, La Paz Bolivia

[2] Autoridad Plurinacional de la Madre Tierra, Edif. Cámara Nacional de Comercio, Piso 12. Av. Mariscal Santa Cruz No. 1392, La Paz Bolivia

* Autor para correspondencia: egarcia@umsa.bo

Recibido: mayo de 2017: Publicado diciembre de 2017

Resumen

Se ha realizado un estudio de la presencia de *micorrizas* (Hongos Micorriza Vesiculo Arbuscular - MVA) en parcelas de papa (*Solanum tuberosum*) para encontrar la relación del comportamiento de las esporas de *micorrizas* con la precipitación y la humedad gravimétrica en el perfil del suelo. Se encontró que el rango de población de las esporas en el suelo rizosférico de estas parcelas oscila entre 684 y 652 esporas por 100 g de suelo seco. Así mismo, al analizar la relación entre el número de esporas y la precipitación se pudo observar una relación asintótica. La relación entre el rendimiento de la papa con el número de esporas en este ambiente de investigación no fue significativa, y una pendiente positiva, lo que indicaría un efecto indirecto sobre la producción.

Palabras claves: Precipitación, humedad gravimétrica, tubérculos, zonas áridas.

Abstract

A study of the ocurrence of mycorrhiza (MVA fungi – Micorriza Vesiculo Arbuscular because its Spanish acronyms) in potato plots (*Solanum tuberosum*) has been carried out to find the relationship of the behaviour of mycorrhiza with the precipitation and soil gravimetric humidity. It was found that the population range of spores in the rhizospheric soil of these plots ranges from 684 to 652 spores for 100 g of dry soil. Also, when analysing the relationship between the number of spores and precipitation an asymptotic relationship could be observed. The relationship between the yield of the potato and the number of spores in this research environment was not significant, but a positive slope show, which would indicate an indirect effect on the production.

Key words: Precipitation, gravimetric humidity, tuber, arid zones.

Introducción

El estudio de las *micorrizas*, abre nuevos horizontes en el campo de la producción agrícola, el cultivo de plantas ornamentales, la reforestación, etc. Uno de los microorganismos más estudiados y empleados en la actualidad a nivel latinoamericano, es la *micorriza*. Son tantas las especies, cepas existentes, y tan diversas sus formas de actuar en la planta y en el suelo, que están presentes en casi todas las especies vegetales y en los suelos agrícolas (Guerrero, 1997). En Bolivia existen pocas investigaciones al respecto. Harley y Smith (1983) afirman que el principal beneficio que realizan las *micorrizas* está relacionado con la nutrición de las plantas. Son muchos los beneficios que nos brindan las *micorrizas* para las plantas, que las convierten fieles aliadas de productores, empresarios, investigadores, científicos y población en general. Los principales

beneficios que brindan los hongos MVA (Micorrizas Vesículo Arbusculares) a las plantas y al recurso suelo, es de favorecer la nutrición, beneficiando el crecimiento, la ramificación, el número de flores (Barrios, 2007), entre los principales. Sylvia y Williams (1992) mencionaron que los hongos MVA son los organismos predominantes en la vecindad de las raíces y se encuentran en diferentes ambientes, aun cuando se presenten condiciones ambientales desfavorables para las plantas. Esta simbiosis permite a la planta establecerse, desarrollarse, sobrevivir en ambientes extremos (Van der Heijden, 2002).

La escasa producción en el altiplano, deriva en gran manera de las bajas temperaturas, a escases de agua, a suelos áridos, y principalmente al mal manejo de agroquímicos que dañan al suelo y sus microorganismos. Así también el cambio climático juega un papel muy importante, en el comportamiento de los suelos en producción (Jiménez, 2013). Esto da como resultado una pobre adsorción de los nutrientes el cual ancestralmente se ha superado con el manejo de suelos en términos de descanso, y esto indirectamente, en la elevación de la población de *micorrizas*, microorganismos que indirectamente ayudan en el mejoramiento de la fertilidad del suelo (Sivila y Herve, 1999; Sivila y Angulo, 2006), por tanto, es necesario conocer la relación de la población de *micorrizas* con la producción o el manejo de suelo ya que puede existir una relación directa con el mejoramiento de la fertilidad de suelos (Montilla *et al*., 1991). Por lo que el objetivo de la presente investigación fue el de analizar el comportamiento de las poblaciones de *micorrizas* en cultivos de papa en las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani del municipio de Patacamaya en un escenario de vulnerabilidad a la sequía, característico de esta zona.

Materiales y métodos

La investigación se ha realizado en el municipio de Patacamaya, en la provincia Aroma del departamento de La Paz, Bolivia, en una posición geomática de 17° 05’ - 17° 20’ de latitud sur, y 67° 45’ - 68° 07’ de longitud oeste (Figura 1)

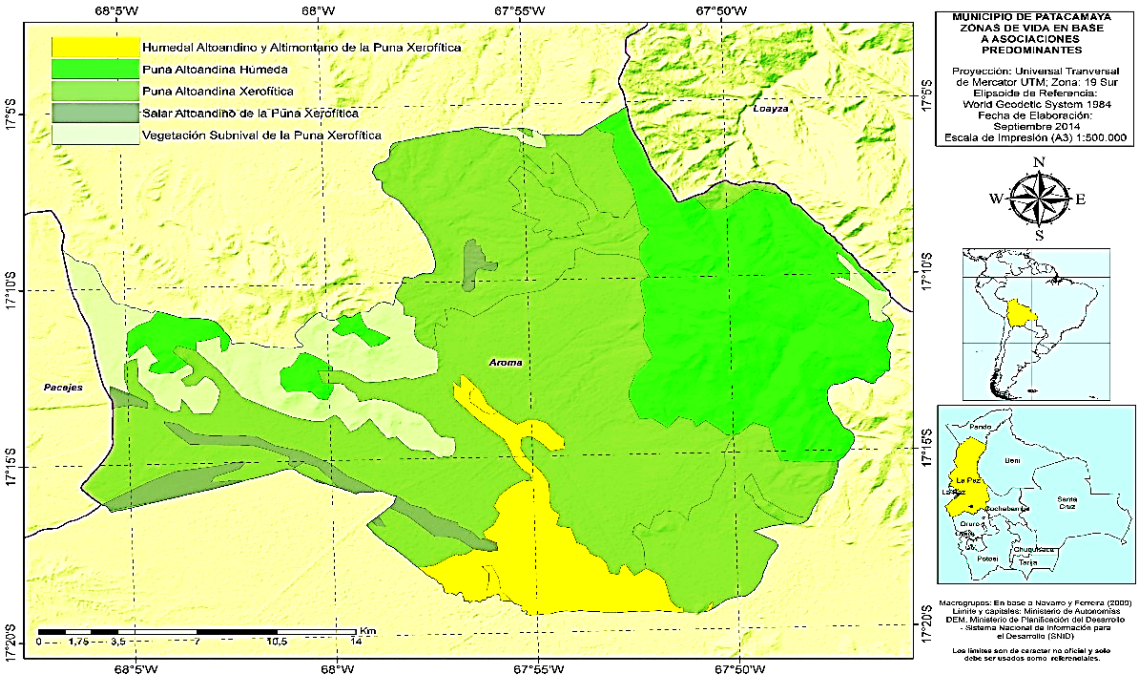

Figura 1. Localización de las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani en el municipio de Patacamaya

Procedimiento metodológico

a) Muestreo de suelos

Se utilizó un transecto imaginario en forma de zigzag y una distancia de 5 m para aplicar el punto intersección. El zigzag estuvo dentro de un cuadrante de tal forma sea representativa del área de cultivo. Con este método se muestreo 500 g de suelo rizosférico.

b) Muestreo de raíces

Para el muestreo de raíces, se introdujo un cilindro de 263 cm^3 de volumen en la parte rizosférico golpeando con la ayuda de un combo, para extraer las raíces y luego pesarlas *in situ*. La densidad de raíz se calculó mediante la relación de peso de raíz (g) con el volumen del cilindro, posteriormente se realizó las transformaciones a kg m^{-3}. Los suelos así muestreados se llevaron a laboratorio para su análisis.

c) Conteo de esporas

Para el conteo de las esporas se pesó 25 g de suelo a la cual se aplicó el método Gerdemann y Nicolson (1963) citado por Fernández (2003b), el cual ha sido modificado parcialmente por el autor, a fin de adecuar la misma a las condiciones de sitio de la investigación. Este método comprende el tamizado de los suelos después de un proceso de decantación en húmedo, para finalmente realizar el conteo de las esporas con un estereoscopio.

d) Proceso de laboratorio

El proceso se ha basado en Sivila y Angulo (2006), el que básicamente refiere el manejo de las muestras de suelo para el conteo de las esporas en diferentes soluciones químicas.

e) Análisis estadístico

Comprendió la aplicación de un análisis univariado: el promedio, la desviación estándar, comparación de medias y la aplicación de regresión.

Resultados y discusión

Tipos de *micorrizas* encontradas

La Figura 2 muestra los diferentes tipos de esporas encontradas en parcelas de cultivos de papa en periodos en el que el cultivo esta en pleno desarrollo. Los géneros encontrados fueron *Glomus*, *Gygaspora* y *Scutellospora*.

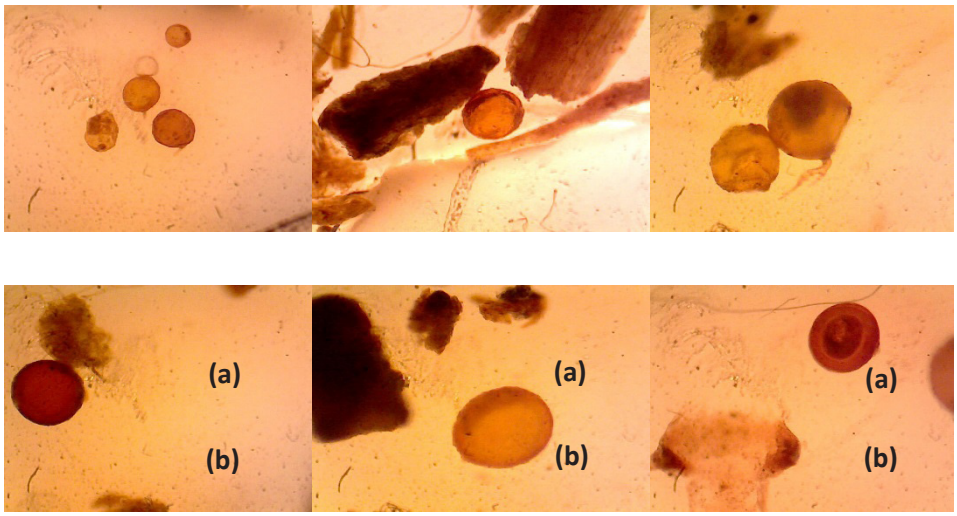

Figura 2. Diferentes tipos de población de *micorrizas* encontradas en el cultivo de papa en parcelas de (a) Alto Patacamaya y (b) Collpa Huancarani

Según Sivila y Angulo (2006) los suelos del altiplano central, Patarani, muestran la presencia de *micorrizas* del género *Glomus, Gygaspora y Scutellospora,* coincidiendo con los resultados obtenidos en la presente investigación. Esta cualidad muestra que estos hongos están presentes en las parcelas agrícolas existentes en las comunidades de Patacamaya. De hecho, esta actividad se realiza ancestralmente y se vincula a las estrategias de adaptación a la vulnerabilidad intrínseca del altiplanmo a la falta de agua que los productores aplicaban para recuperar la fertilidad de los suelos, la vegetación, y por lo tanto, tambien las propiedades de almacenamiento de agua en estas parcelas.

Evaluación de la densidad de raíces

En la Figura 3 se observa los promedios de densidad radicular del cultivo de papa en las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani, presentando promedios de 4,97±2,88 y 4,35±2,43 kg m^{-3}, respectivamente, con ligera superioridad en la comunidad de Alto Patacamaya, siendo estadísticamente, no significativo (p=0,054 en un nivel de confianza del 95%).

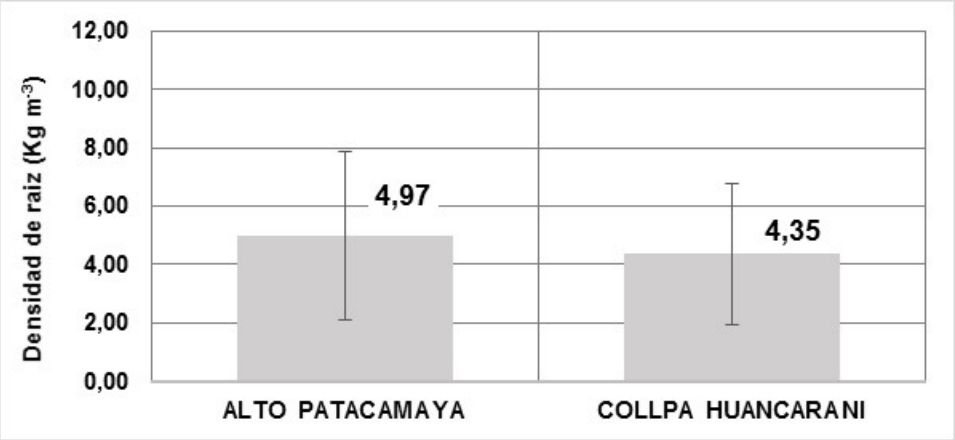

Figura 3. Densidad de raíces del cultivo de papa en las comunidades de estudio

Kleinkopf y Westermann (1981) mencionan que las raíces son órganos que se desarrollan en función de la cantidad de agua en el suelo y su desarrollo se prolonga durante toda la etapa de cultivo de papa. Sin embargo, este desarrollo se hace crucial en zonas áridas, por lo que la presencia de la *micorriza* coadyuva en este proceso. Para Marulanda *et al*. (2003) el desarrollo del micelio externo del hongo micorrízico arbuscular en el suelo, mejora la absorción de agua por la planta. Por otro lado, las condiciones del suelo, en términos de sequía, o secado temporal o parcial de las raíces, pueden estimular el mayor desarrollo radicular (Zhang y Tardieu, 1996; Kang *et al*., 1998; y Davies *et al*., 2000), el cual sugiere que la presencia de *micorrizas* en el área de cultivo coadyuva a tolerar e incluso resistir periodos de sequía anómalos. En estas zonas se puede encontrar densidades radiculares en papa de alrededor de 5,2 kg m^{-3} (Miranda, 2004), valor mayor al encontrado en la presente investigación posiblemente debido a factores físico – químicos del suelo de la zona altiplánica (profundidad de la capa arable, la cantidad de agua en el suelo, textura, estructura y elementos nutritivos pobres y otros).

Densidad poblacional de micorrizas

La figura 4 muestra el número promedio de esporas por cada 25 g de suelos en el cultivo de papa en las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani. Se observa que el número de

esporas en el cultivo de papa en la comunidad de Alto Patacamaya es 171±7 esporas en 25 g suelo (684 esporas (100 g de suelo) $^{-1}$), es similar al de la comunidad de Collpa Huancarani 163 ± 11 esporas en 25 g suelo (652 esporas (100 g de suelo) $^{-1}$). Esta diferencia numérica, sin embargo, no es estadísticamente significativa (p=0,055 en un nivel de confianza del 95%).

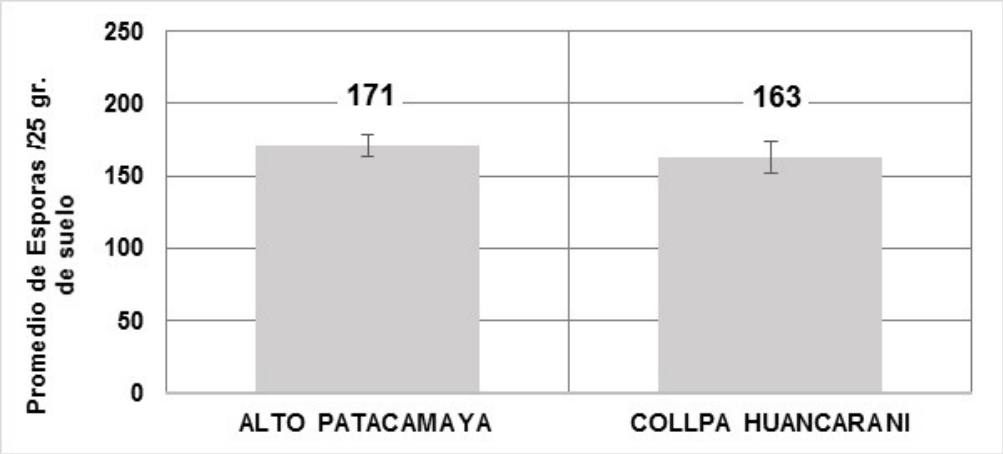

Figura 4. Promedio del número esporas por cada 25 g de suelo del cultivo de papa de las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani

Sivila y Herve (1999) encontró que la raíz de la papa tiene 1270±83 esporas en 100 g suelo seco, en las mismas condiciones climáticas de la presente investigación. Se denota que la población de *micorrizas* fue menor en nuestro estudio, el cual se presume que podría haber sido debido a que la parcela se encontraba en plena producción, es decir, los hongos estarían expuestos a las inclemencias del tiempo debido a las labores culturales, y el constante movimiento de la tierra debido a los aporques que se necesitan hacer en la producción de este cultivo.

Porcentaje de infección en el cultivo de papa

El Cuadro 1, muestra la relación del porcentaje promedio de infección de las raíces del cultivo de papa con los parámetros climáticos de humedad y temperatura en las parcelas de las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani.

Tabla 1. Porcentaje promedio de infección en raíces de papa con relación a los factores climáticos de humedad y temperatura.

Comunidad	Parcelas	Infección (%)	No de micorrizas /100 g suelo	Humedad (mm)	Temperatura (ºC)
Alto Patacamaya	P1	52,3	652	0,5	14,6
	P2	49,3	708	0,3	15,3
	P3	47,6	692	0,3	16,8
Collpa Huancarani	P1	49,4	700	0,7	12,2
	P2	49,7	640	0,5	14,1
	P3	48,7	612	0,5	15,7

El porcentaje de infección observada muestra que podría existir una relación inversamente proporcional a las condiciones de temperatura y directamente proporcional a la humedad del suelo. Por lo tanto, se puede deducir que las infecciones no solo dependen de las temperaturas, pero más de las condiciones de humedad de suelo, pero en un intervalo específico, es decir, las infecciones aumentan entre los 0,5 y 0,7 mm de humedad y temperaturas entre 12 y 14°C.

Algunos autores señalan que la falta de agua sobre la infección micorrízica dentro y fuera de la raíz (zona rizosférica) está relacionado con un estado de tolerancia a la presencia de sequías anómalas. La abundancia de la infección de hongos micorrizas vesículo- arbusculares (MVA) en la raíz está conexa con los niveles bajos de humedad en el perfil del suelo, en cuyo estado se estimula una mayor infección, es decir, esta condición produce que el hongo infecte a la planta hospedera para evitarle el estrés hídrico (Sánchez *et al*., 2006).

Los promedios de temperatura del suelo de las comunidades Alto Patacamaya y Collpa Huancarani en el periodo de investigación fueron de 15,5 ºC y 14 ºC respectivamente, lo cual indica que el incremento de temperatura reduce el porcentaje de infección. La temperatura adecuada para la infección de hongos MVA con características climáticas como el altiplano es de 10ºC (Gavito *et al*., 2005).

Al existir una similitud estadística en ambas comunidades, indica que la infección de los hongos MVA, en el cultivo de la papa es favorable para la productividad ya que incrementa la absorción de nutrientes esenciales para el cultivo (especialmente fosforo), el cual, al no contar con este elemento, el sistema radicular es limitado reduciendo el rendimiento y calidad del tubérculo (Smith y Read, 2008).

Relación de la variabilidad de la precipitación y la población de micorrizas

La figura 5 muestra la relación del número de esporas por cada 25 g de suelos con la precipitación y la humedad gravimétrica en el cultivo de papa en la comunidad de Collpa Huancarani. En la primera parcela se observó una precipitación de 3,8 mm con una humedad gravimétrica en el suelo de 4,3% y 175 esporas en 25 g de suelo; en la segunda parcela se observó una precipitación de 5 mm en una humedad de suelo de 5,3% y 160 esporas en 25 g de suelo; y en la tercera parcela hubo una precipitación de 5,9 mm con una humedad gravimétrica de 6,2% y un número de esporas de 153, mostrándonos así una relación significativa entre el número de esporas, la humedad y las precipitaciones. Este resultado muestra que existe una relación de la humedad de suelo con el número de esporas: a mayor precipitación y mayor humedad en el suelo existe un menor número de esporas; y a menor precipitación y menor humedad en el suelo existe un mayor número de esporas.

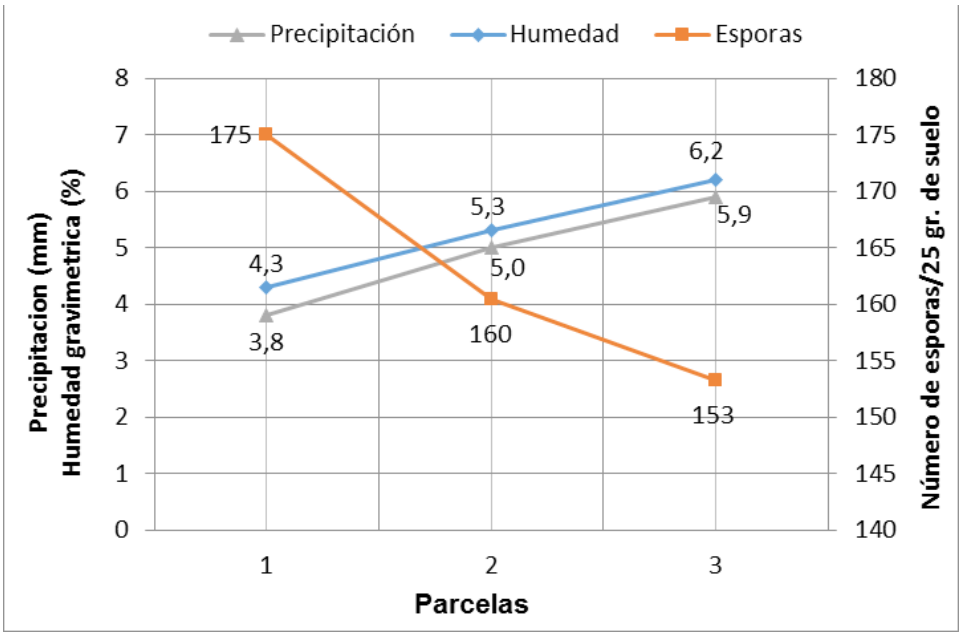

Figura 5. Relación del número de esporas con las precipitaciones y humedad gravimétrica encontradas en las parcelas de papa en la comunidad de Collpa Huancarani.

La figura 6 muestra la relación del número de esporas por cada 25 g de suelos con la precipitación y la humedad gravimétrica en parcelas de papa en la comunidad de Alto Patacamaya. En la primera parcela se observó una precipitación 5,7 mm, una humedad gravimétrica de 6,2% y 163 esporas en 25 g de suelo; en la segunda parcela existió una precipitación de 5 mm con una humedad gravimétrica de 5,3% y 177 esporas en 25 g de suelo; y en la tercera parcela hubo una precipitación de 6 mm con una humedad de 6,3% y 173 esporas en 25 g de suelo, mostrándonos así un comportamiento similar al de la comunidad de Collpa Huancarani, es decir, una relación significativa entre el número de esporas y la humedad en el medio; por lo que se llega a la conclusión de que existe una relación entre la presencia de humedad y el número de esporas: a mayor precipitación y humedad existe un menor número de esporas y a menor precipitación y humedad existe un mayor número de esporas.

Se asume que este comportamiento fue debido a que la reproducción de las esporas depende de la probabilidad de encontrar raíces para infectarlas, y esto depende de las cercanías de las plantas hospederas, es decir, de su densidad radicular. La cantidad de esporas está relacionada con la precipitación sólo si estas pueden acceder a un hospedero; si la cantidad de humedad en el suelo, producto de la precipitación, es constante, se asume que la población de *micorrizas* depende mayormente del hospedero, es decir, de las cercanías de una planta, o de nteriores cultivos que dejaron una cantidad de esporas, las cuales seguramente se han contabilizado en la presente investigación.

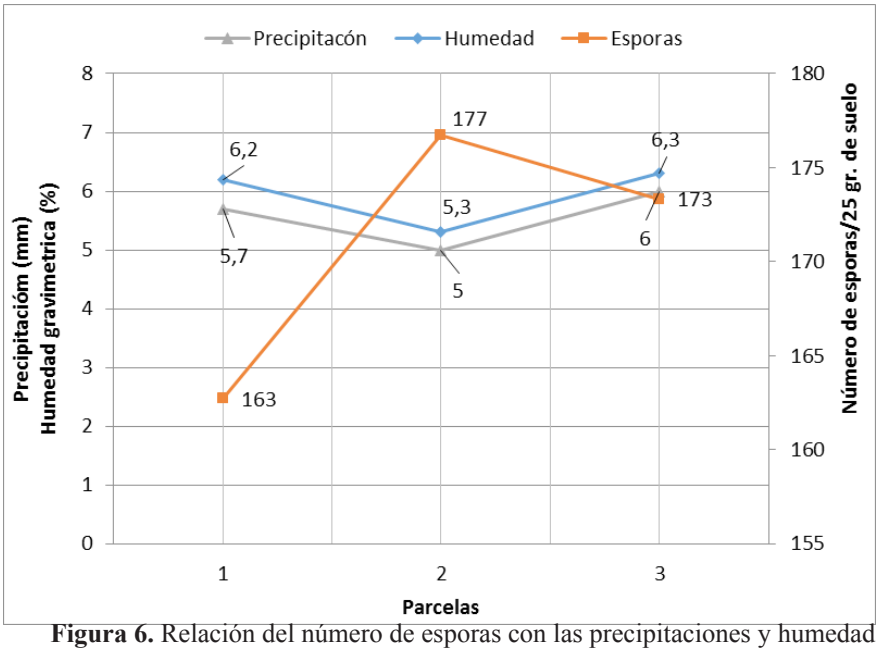

Figura 6. Relación del número de esporas con las precipitaciones y humedad gravimétrica encontradas en las parcelas de papa en la comunidad de Alto Patacamaya

Al respecto, Giovannetti *et al*. (2006) muestran que existe una relación de la cantidad de agua y el número de esporas, ya que mejoraría las relaciones hídricas de la planta, dando a entender una relación asintótica entre el contenido de humedad en el suelo y la población de esporas.

Por otro lado, Sieverding (1991) afirma que se ha estudiado poco el efecto de la humedad del suelo sobre el establecimiento y función de los MVA, sin embargo, algunas observaciones de

campo han sugerido que las esporas se inhiben en escenarios de baja presión hídrica, con la subsiguiente escasa colonización de las raíces. Por el contrario, se ha establecido también que existe una fuerte relación del incremento de la absorción de agua por las raíces de plantas inoculadas con *micorrizas*, ya que aumentaría la conductancia de las raíces al flujo hídrico (Koide, 1993).

Smith y Read (2008), evidenciaron que las plantas asociadas a hongos formadores de *micorrizas*, tienen ciertas ventajas, en una mayor y más eficiente captación de nutrimentos, protección contra patógenos de plantas o contra la falta o exceso de agua, lo cual repercute en una mayor o menor reproducción de esporas.

Ferreira *et al*. (2011) señalan que las *micorrizas* y las infecciones responden negativamente a una humedad muy alta, debido a la falta de oxígeno,

a los procesos de descomposición orgánica y el conjunto de sustancias producidas en este proceso, que inhiben la colonización de las *micorrizas*, en estas circunstancias se encuentran valores de infección muy bajos Báez, *et al*. (2015) nos dicen que en la época seca existe mayor cantidad de esporas, en comparación con la época en una proporción de 182 y 56 esporas por muestras de suelo respectivamente, ya que en la época seca tuvo mayor porcentaje de colonización en la planta.

Así mismo, Ruiz-Lozano y Azcón, (1995) señalan que la formación de *micorrizas* juega un papel importante en el crecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés hídrico, sobre todo en aquellas plantas que se exponen un largo período de tiempo a la sequía. Estas plantas logran desarrollar una capacidad de absorción superior, que les permite absorber no sólo mayor cantidad de nutrientes, sino también de agua, la cual, bajo estas condiciones, ya no se mueve por efecto de masa sino por un aumento de la "pseudo difusión" ocurriendo de hecho una irrigación en la planta que, entre otras cosas, mantiene a las hifas del hongo, aún en condiciones adversas, desarrollando satisfactoriamente la asociación planta-Micorriza.

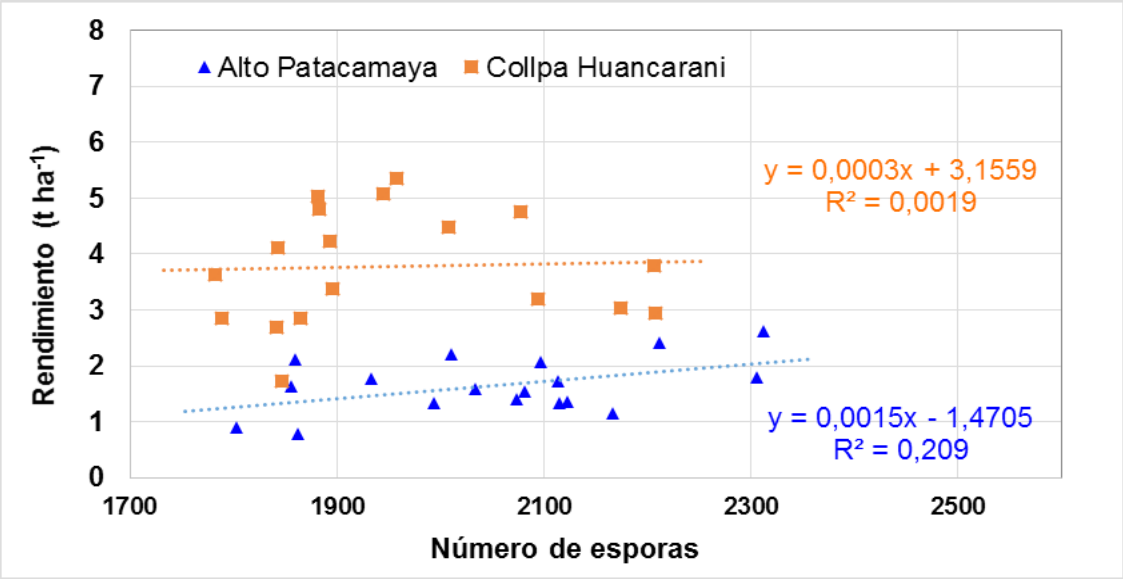

Figura 7. Relación del número de esporas con el peso de tubérculos por planta en la comunidad de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani.

Relación de la población de micorrizas con el peso de tubérculo de papa.

La figura 7 muestra la relación del peso del tubérculo de papa con el número de esporas en la comunidad de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani. En Alto Patacamaya, se observa una pendiente positiva y aunque no se observa una relación significativa (R^2=0,209), se denota que por cada 1000 unidades de incremento de esporas existirá un aumento en el rendimiento de los tubérculos (de hasta 0,029 t ha^{-1}), pero sólo hasta las 3 t ha^{-1}.

Este comportamiento parece estar relacionado con el proceso en el que se encontraba el cultivo al momento del muestreo, ya que siendo que la curva muestra una pendiente positiva existe un crecimiento poblacional del número de esporas de *micorrizas*.

Por otro lado, en la comunidad de Collpa Huancarani, se observa también una pendiente positiva y aunque no se observa una relación significativa (R^2= 0,0019), se denota que el incremento de esporas no afectara el incremento en el rendimiento, ya que permanecerá contante.

Este comportamiento puede deberse a que en el periodo del muestreo de suelo rizosférico, el cultivo no estaba en su fase de infección, es decir, estaba ocurriendo la esporulación, fase en la que el hongo recién entrará en contacto con las raíces. Para que exista una infección, las condiciones del medio deben ser adecuadas (en términos de humedad y temperatura) y contar con un número de esporas próximos a su máxima población o capacidad de carga en la rizósfera de la planta (Hernandez, 2001).

En la misma dirección, la producción de tubérculos relacionada a la población de *micorrizas* existentes en el medio, está relacionado no solo con la proporción de *micorrizas*, sino también del grado de asociación que éstas tienen con otros simbiontes, por lo que una co-inoculación podría ser una respuesta positiva a la producción de biomasa de la papa (Fernandez, 2003a).

Por otro lado, Sivila y Herve (1999) y Sivila (1994), encontraron que el número de esporas de las *micorrizas* parece ser un posible indicador del restablecimiento de la fertilidad microbiológica del suelo, el que coincide con Ocampo *et al*. (1980) que indican que a mayor cantidad de hongos

micorrícicos se aumentan las interrelaciones planta-hongo, aumentando, por tanto, la efectividad de la producción de biomasa.

Conclusiones

El rango de población de las esporas en el suelo rizosférico oscila entre 932 y 452 esporas por 100 gramos de suelo seco.

Al analizar la relación entre el número de esporas y la precipitación se pudo observar una relación inversa.

La relación entre el rendimiento de la papa con el número de esporas en el altiplano central, muestra que no fue significativa, pero que tiene una pendiente positiva, lo que indicaría un efecto tangible de la presencia de micorrizas sobre la producción de este tubérculo.

Agradecimientos

Los investigadores del presente trabajo agradecen del apoyo del proyecto *Análisis de los factores de equilibrio en ecosistemas afectados por el cambio climático Estación Experimental de Patacamaya La Paz* financiado con recursos IDH y administrado por el Departamento de Investigación, Postgrado, Gestión e Interacción Social (DIPGIS) y la Facultad de Agronomía de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA). Un especial agradecimiento a los productores de las comunidades de Alto Patacamaya y Collpa Huancarani.

Referencias

Báez, A., Becerra, A., y Silvia, M. (2015). Identificación de micorrizas arbusculares asociadas a diferentes patrones de cítricos en suelos de terraza alta en el piedemonte llanero-Cuaderno de Agronomía.

Barrios, E. (2007). La biota del suelo, servicios de los ecosistemas y la productividad de la tierra. *Ecol Econ*: 64:269-285.

Davies, W.J., Baconm M.A., Thompson, D.S., Sobeigh, W. y Rodriguez, L.G. (2000) Regulation of leaf and fruit growth in plants in drying soil: exploitation of the plant's chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *J. Exp. Bot*, 51, 1617–1626

Fernández, M. (2003a). Factibilidad biológica de la micorrización "*in vitro*" de Papa, *Solanum tuberosum*. Informe de Proyecto Final. La Habana.

Fernández, F. (2003b) *El manejo efectivo de simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible.* La simbiosis micorrízica arbuscular. Ediciones INCA.13 – 44.

Ferreira, E., Sellés G., Gil, P. M. (2011) Asfixia radicular en huertos de paltos: Manejo del riego y suelo. *En*: INNOVA Chile, Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín INIA 231. 11-14.

Gavito, M.E., Olsson, P.A., Rouhier, H., Medina-Peñafiel, A., Jakobsen, I., Bago, A., Azcón-Aguilar, C. (2005) Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* Vol 168 (1) 179–188.

Giovannetti M, Avio L, Fortuna P, Pellegrino E, Sbrana C, Strani P. (2006) At the root of the wood wide web. *Plant Signal Behav* 1:1–5.

Guerrero, G. (1997) *Utilización de algunas variantes de infección micorrízica en posturas de cafeto.* INCA. Investigadores: Tamara Tejeda; F. Soto y San José. La Habana. Cuba.

Harley, J.L. y Smith, S.E. (1983). Mycorrhizal symbiosis. *Academic*, Londres, 268-295.

Hernandez, A. (2001) Manejo agronómico integral de sustratos, métodos de siembra y biofertilización en la producción sostenible de tubérculos-semilla de papa por semilla sexual. *Cultivos Tropicales,* 2001, vol. 22, p. 21-27.

Jiménez, Z.E. (2013) *Cambio climático y adaptación en el Altiplano boliviano*. Postgrado en Ciencias del Desarrollo (CIDES), Universidad Mayor de San Andrés. 255 p.

Kang, S., Liang Z., Hu W. y Zhang J. (1998) Water use efficiency of controlled alternate irrigation on root-divided maize plant. *Agricult Water Manag*, 38: 69-76

Kleinkopf, G.E. y Westermann, D.T. (1981) *Predicting nitrogen requirements for optimum potato growth*. Proc. Univ. idaho Winter Commodity School. 81-84.

Koide RT. 1993. Physiology of the mycorrhizal plant. *Adv Plant Pathol* 9:33–35.

Marulanda A, R Azcón, J M Ruiz-Lozano (2003) Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by Lactuca sativa plants under drought stress. *Physiol. Plant*. 119:526-533.

Miranda, C.G. (2004) *Producción de raíces de trigo, papas y arvejas creciendo bajo distintos niveles de fósforo.* Tesis Instituto de Ingeniería Agraria y Suelos, Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 73.

Montilla, M., Herrera, R.A., y Monasterio, M. (1991) Micorriza vesiculo – arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión – regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta* Vol 2 (1):59-70.

Ocampo, J.A., Martin, J., Hayman, D.S. (1980) Influence of plant interaccions on V.A. mycorrhizal infections. Host and non-host plants grown together. *New Phytol*. 84: 27-35.

Ruiz–Lozano, J. M. y Ascón, R. (1995) Hypal contribution to water uptake in micorrizal plans as affected by the fungal species and water status. *Physiología Plantarum*. 95: 472-478.

Sánchez, C.; Caballero, D.; Rivera, R. y Cupull, R. (2006) Respuesta de cepas de hongos micorrizógenos HMA sobre el desarrollo de posturas de cafeto parte suelo pardo gleyzoso. *Centro Agrícola* vol.33, Nº.1: 33-38.

Sieverding, E. (1991) *Vesicular-arbuscular mycorrhizal management in tropical agrosystem.* Technical Cooperation, Federal Republic of Germany. 371.

Sivila, R. (1994) Comportamiento de la microflora del suelo bajo un agroecosistema de rotación de cultivos en la región de Huaraco. Altiplano Central. *Ecologia en Bolivia*, 23: 33-47.

Sivila, R, y Angulo, W. (2006) Efecto del descanso agrícola sobre la microbiota del suelo (Patarani - Altiplano Central boliviano). *Ecología en Bolivia*, Vol. 41(3): 103-115, Diciembre de 2006.

Sivila, C. R. y Herve D. (1999) Análisis de la microbiota en suelos cultivados del Altiplano Central. *En*: Memorias Primer Congreso Boliviano de la Ciencia del Suelo. IRD. La Paz, 5-14.

Smith, S. y Read, D. (2008) Mycorrhizal Symbiosis. Elseiver Edition. Third Edition.10- 90.

Sylvia, D. M. y Williams, S.E. (1992) Vesicular–arbuscular mycorrhizae and environmental stresses. *En*: Bethlenfalvay, G.J., R. J. Linderman (eds.), Mycorrhizae in Sustainable Agriculture. ASA No. 54. Madison, 101-124.

Van der Heijden M.G. (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. *En*: Van der Heijden MGA, Sanders IR (Ed.) *Mycorrhizal Ecology*. Heibelberg: Springer Verlag. 243-265.

Zhang, J. y Tardieu F. (1996) Relative contribution of apices and mature tissues to ABA synthesis in droughted maize root system. *Plant Cell Physiol*. 37:598-605.