

Relación entre densidad de hifas de hongos micorrizógenos arbusculares y producción de glomalina con las características físicas y químicas de suelos bajo cero labranza

Relationships between arbuscular mycorrhizal hyphal density and glomalin production with physical and chemical characteristics of soils under no-tillage

FERNANDO R. BORIE¹, ROSA RUBÍO, ALFREDO MORALES & CARLOS CASTILLO

¹Universidad de La Frontera, Casilla 54-D, Temuco, Chile, e-mail: fborie@ufro.cl

RESUMEN

La labranza reducida y la cero labranza (CL) son las principales prácticas de manejo agrícola que contribuyen a la estabilidad de los suelos. En este estudio se determinó las relaciones existentes entre algunos parámetros micorrícicos, tales como la densidad del micelio extraradical y la producción de glomalina, una proteína exudada por las hifas del hongo, con las propiedades físicas y químicas de un alfisol bajo CL. Se muestrearon suelos en postcosecha a diferentes profundidades (0-50, 50-100 y 100-200 mm) desde sitios con manejo de CL durante cuatro (4 CL), siete (7 CL) y veinte (20 CL) años y también un suelo con pradera natural, como testigo. Los resultados mostraron en todos los suelos a las tres profundidades un incremento del pH, P total, P disponible y carbono orgánico en la medida del incremento en los años con CL. La porosidad decreció sustantivamente en los primeros horizontes del suelo bajo 20 años de CL. La estabilidad al agua de los agregados de suelo se mantuvo similar en todos, con excepción del suelo con 7 CL debido a que *Lupinus albus* fue el cultivo precedente. La glomalina total y la fácilmente extractable se incrementaron en los suelos desde los 4 a los 20 años bajo CL, lo que representa alrededor del 0,36% de la materia orgánica en el horizonte superficial de este último. Se encontró una estrecha relación entre glomalina total y la fácilmente extractable ($r^2 = 0,97$), entre carbono orgánico y glomalina total ($r^2 = 0,96$), entre pH y densidad de las hifas de las micorrizas ($r^2 = 0,72$) y entre densidad de hifas y P total ($r^2 = 0,74$). No se encontró correlación entre agregados estables al agua y glomalina o densidad del micelio, sugiriendo de que la agregación y estabilización en esos suelos podría estar gobernada por otro tipo de interacciones.

Palabras clave: micorriza, glomalina, alfisol, cero labranza.

ABSTRACT

Reduced and no-tillage (NT) are the main management practices contributing to the stability of agricultural land. We investigate the relationships between some arbuscular mycorrhizal characteristics such as extraradical hyphal density and the production of glomalin, an insoluble glycoprotein exuded by arbuscular mycorrhizal hyphae, with physical and chemical properties of an alfisol under NT. Soils at different depths (0-50; 50-100 and 100-200 mm) were collected from plots with four (4 NT), seven (7 NT) and twenty (20 NT) years managed under NT system. Soil from a natural prairie was also sampled as a control for comparison of management agricultural systems. Data obtained showed that pH, available-P, total P and organic carbon increased according to the time under NT. The percentage of porosity severely decreased in the 20 NT soil especially at two upper horizons. The percentage of water stable soil aggregates was similar in all the soils with exception of 7 NT soil probably due to *Lupinus albus* was the preceding crop. Total and easily extractable glomalin increased according to the years under NT representing about the 0,36% of organic matter in the upper layer of the 20 NT soil. Close relationships were found between total and easily extractable glomalin content ($r^2 = 0,97$), organic C and total glomalin ($r^2 = 0,96$), pH and mycorrhizal hyphal density ($r^2 = 0,72$), mycorrhizal hyphal density and total P ($r^2 = 0,74$). No clear relationships between soil water stable aggregates and glomalin concentration or hyphal density were observed suggesting that aggregation and stabilization in those soils could be governed by other type of interactions.

Key words: micorriza, glomalina, alfisol, no-tillage.

INTRODUCCION

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA), ubicuos en suelos agrícolas, juegan un papel crucial en la nutrición mineral de los vege-

tales ya que a través de las hifas que colonizan el suelo que rodea la raíz participan en la adquisición de elementos esenciales, fundamentalmente los de lenta movilidad, tales como P, K, Cu y Zn (Bolan 1991, Burkert & Robson 1994, Marschner

1995) y, alternativamente, reducen la captación de elementos altamente fitotóxicos como Mn (Bethlenfalvay & Franson 1989, Mendoza & Borie 1998) y Al (Siqueira & Moreira 1997, Borie & Rubio 1999). Adicionalmente, las hifas extraradicales son importantes en la conservación de suelos al contribuir significativamente a la formación de agregados estables (Miller & Jastrow 1992), manteniendo una buena estructura (Bethlenfalvay & Barea 1994). Suelos con alta agregación son más resistentes a fuerzas erosivas, poseen mejor intercambio gaseoso, infiltración de agua, capacidad de almacenamiento de agua y nutrientes a la vez de ofrecer micrositios heterogéneos que favorecen la diversidad microbiana (Blevins et al. 1984).

Aunque es posible encontrar innumerables referencias relacionadas con la agregación de suelos, no existe un consenso generalizado acerca del mecanismo general involucrado en la estabilización de los agregados, ya que en ello confluye una serie de interacciones físicas, químicas y biológicas (Harris et al. 1966). El crecimiento y la liberación de exudados radicales de diferente tipo, el incremento de policonaciones en la rizósfera, la producción de agentes cementantes por parte de la raíz y microorganismos, la naturaleza de la planta y condiciones de manejo agronómico, actividad de lombrices y mesofauna, hongos filamentosos y actinomicetes, entre otros, son algunos de los factores más incidentes en la formación de agregados estables (Schreiner & Bethlenfalvay 1995).

Se acepta que la principal y más perdurable fuente de inóculo de hongos MA en los suelos son las hifas extraradicales (Sylvia 1992), en especial aquellas que permanecen activas desde un cultivo previo. Su rol como principal propágulo en cultivos anuales puede ser de considerable importancia en suelos templados fríos donde, después del invierno, la cantidad de esporas viables puede ser extremadamente baja. Desde una perspectiva de una producción agrícola sostenible es muy importante conocer la forma en que se ve afectada la dinámica de los hongos MA por la fertilización y los sistemas de labranza.

La labranza tradicional, con rotura del suelo mediante arado y el consiguiente rompimiento de la red de hifas de la MA, puede reducir la colonización de las raíces (McGonigle et al. 1990). Concretamente, en experimentos de invernadero se ha demostrado que las hifas extraradicales de las MA resultan severamente afectadas por la alteración del suelo (Fairchild & Miller 1990, McGonigle & Miller 1996) como consecuencia de la fragmentación de la red de micelio fúngico (Evans & Miller 1988). Del mismo modo, en

ensayos en campo se ha demostrado la producción más reducida de esporas de hongos MA cuando el suelo ha sido alterado por el sistema de arado (Douds et al. 1993), con destrucción de la red de hifas producidas por el cultivo precedente, lo que disminuye el contenido de P foliar del cultivo posterior (O'Halloran et al. 1986). Estudios recientes han mostrado que es mayor la densidad de micelio extraradical en suelos donde no ha alterado su estructura, como es el caso de la labranza reducida y cero labranza, con respecto a la labranza convencional (Wright & Upadhyaya 1998, Kabir et al. 1997a). Altos niveles de fertilización mineral, especialmente fosfatada, pueden también afectar negativamente la cantidad de propágulos de hongos MA (McGonigle et al. 1990).

Numerosas evidencias señalan una estrecha relación entre la estabilidad de los agregados de suelo y la presencia de hongos MA (Tisdall 1991, 1994) encontrándose alta correlación entre la longitud de la hifa y el diámetro de los agregados (Thomas et al. 1993). Otros antecedentes señalan que la estabilidad estructural de los agregados de suelo está asociada preferencialmente a algunas formas de materia orgánica, encontrándose correlaciones positivas entre la estabilidad de los agregados y la concentración de carbohidratos solubles en agua caliente (Gijssman & Thomas 1995). Sin embargo, la importancia relativa de las fuentes de compuestos carbonados involucrados en la estabilización de los macroagregados de suelos era una materia de gran especulación hasta hace algunos años (Schreiner & Bethlenfalvay 1995).

El reciente descubrimiento de la presencia en el suelo de glomalina, una glicoproteína insoluble en agua con algunas características de hidrofobinas, muy estable y producida en forma abundante por las hifas de los hongos MA (Wright & Upadhyaya 1996, Wright et al. 1996), ha permitido sugerir que estas proteínas estarían involucradas en la estabilización de los agregados de suelo (Wright & Upadhyaya 1998). Asimismo, se ha encontrado que tanto la cantidad de glomalina como la longitud del micelio extraradical son significativamente mayores en suelos que no han sufrido perturbación, cuando se los compara con suelos que han sido arados (Wright & Upadhyaya 1998; Kabir et al. 1997a).

El objetivo de este estudio consistió en determinar el contenido en glomalina y la densidad del micelio extraradical de hongos MA, a fin de buscar posibles correlaciones con las características físicas y químicas de un alfisol de la VIII Región - Chile sometido a un manejo de Cero Labranza, durante diferentes períodos.

MATERIALES Y METODOS

A inicios de Junio de 1999, en postcosecha, se muestreó un suelo alfisol de la localidad de Florida, VIII Región (36°49'S, 72°40'O, 280 msnm), en parcelas sometidas a Cero Labranza (CL, con mantención de rastrojos) durante cuatro, siete y veinte años, conjuntamente con un suelo proveniente de una pradera natural, como testigo. El suelo de cuatro años presentaba una rotación triticale-lupino-triticale (X *Triticum secale* Wittmack-*Lupinus albus*); el de siete años, trigo-trigo-trigo-lupino (*Triticum aestivum*-*Lupinus albus*) y el de veinte años, una rotación de maíz-trigo (*Zea mays*-*Triticum aestivum*), bajo riego. La pradera natural, muestreada como suelo de referencia, estaba constituida principalmente por falaris (*Phalaris aquatica*), trébol blanco (*Trifolium repens*) y ballica (*Lolium multiflorum*). Las muestras de suelo de cada parcela se obtuvieron a partir de 6 submuestras, con la ayuda de un barreno de 3,5 cm de diámetro, a tres profundidades: 0-50 mm; 50-100 mm y 100-200 mm, guardadas en bolsas de plástico y refrigeradas hasta su análisis. Se determinó pH en agua y P disponible de acuerdo al método Olsen descrito por Kalra & Maynard (1991); P total de acuerdo a Dick & Tabatabai (1977) y C orgánico, mediante analizador elemental, por combustión seca.

La determinación de porosidad se calculó a través de la relación entre la densidad real y la aparente. El porcentaje de agregados estables al agua se realizó de acuerdo a la técnica descrita por Wright & Upadhyaya (1998), adaptada de Kemper & Rosenau (1986), calculándose como la masa de suelo restante después del tamizado húmedo, expresado como porcentaje de la masa total de suelo.

La cuantificación del micelio de hongos MA se realizó mediante la aplicación combinada de las técnicas planteadas respectivamente por Jakobsen et al. (1998), Kabir et al. (1997b) y Bethlenfalvay et al. (1999). Para ello, una muestra de 3 g de suelo se mezcla con 90 mL de una solución de glicerina/ácido clorhídrico/agua (12:1:7) y 10 mL de fucsina ácida al 0,2% y se incuban en baño termoregulado durante 30 minutos, con agitación suave. La suspensión es transferida a tamices en serie de 250 mm y 38 mm, se lavan con agua y se colectan las hifas en el tamiz de 38 mm. El material remanente es resuspendido en 100 mL de agua, se agita por 30 segundos y luego, se deja reposar por 1 minuto. Usando una pipeta de 5 mL, se mide una alícuota de 3 mL desde el centro del matraz y se transfiere a un equipo de filtración al vacío con filtro de membrana de 25 mm de diámetro (Millipore, tipo RA, tamaño de poro 1,2 mm),

se filtra y se añaden 2 gotas de fucsina ácida. La longitud de las hifas se mide mediante el método del intercepto de líneas (Tennant 1975), tal como lo adaptaran Giovanetti & Mosse (1980). Las esporas de los hongos MA se cuantificaron mediante tamizado húmedo de acuerdo a Sieverding (1991).

La determinación de glomalina total y extractable se llevó a cabo mediante la técnica postulada por Wright & Upadhyaya (1998). Para ello, se tomaron muestras de 0,25 g de suelo tamizado a 2 mm y se extrajeron con 2 mL de extractante. Así, la glomalina fácilmente extractable se determinó mediante extracción con un tampón 20 mM de citrato, pH 7,0 a 121°C en autoclave por 30 minutos. La glomalina total se extrajo con tampón 50 mM de citrato, pH 8,0 durante 90 minutos. Cuando los suelos lo requirían, se procedió a una segunda extracción durante otros 60 minutos o hasta que el sobrenadante no presentara el color café-rojizo, típico de la glomalina. Los extractos se centrifugaron a 10.000 g por 5 minutos y la proteína en el sobrenadante se determinó por la coloración de Bradford con albúmina de suero de bovino como estándar (Wright et al. 1996).

Todos los análisis se realizaron en triplicado. Los datos se normalizaron antes del análisis estadístico mediante la transformación arcoseno. Para todas las variables, con excepción del número de esporas en la cual se aplicó la transformación logarítmica, posterior al análisis de varianza de dos factores, se aplicó el test de Duncan de rango múltiple ($P < 0,05$). Los coeficientes de correlación de Pearson y las ecuaciones correspondientes fueron calculadas mediante el programa computacional Statistix.

RESULTADOS Y DISCUSION

La CL es un sistema de manejo agronómico del suelo que incluye la siembra directa de la semilla, sin el uso de arado y dejando o no sobre la superficie del suelo, los rastrojos del cultivo anterior. En este contexto, tomando como referencia el suelo bajo pradera, el manejo agronómico bajo CL produjo, en todos los horizontes, una paulatina pero sostenida tendencia hacia el aumento en los valores del pH en relación a los años bajo esta práctica conservacionista (Tabla 1), siendo dicho incremento de alrededor de 0,8 unidades de pH en el horizonte 0-50 mm, 0,6 unidades en el horizonte 50-100 mm y, tan sólo de 0,3 unidades en el horizonte más profundo (100-200 mm), como promedio. Los contenidos en P disponible y P total aumentaron significativamente en

TABLA 1

Características químicas a diferentes profundidades de un alfisol sometido a un manejo de 4 a 20 años bajo Cero Labranza (CL)

Chemical characteristics at different depths of an alfisol under no-tillage (CL) from 4 to 20 years

Suelo	Horizonte (mm)	pH	P total mg kg ⁻¹	P-Olsen	C (%)
4 años CL	0-50	6,7 A	1092 D	26 D	3,75 C
7 años CL	0-50	6,9 A	1552 B	65 B	2,84 D
20 años CL	0-50	7,0 A	3082 A	79 A	7,42 A
Pradera	0-50	6,2 B	1182 C	40 C	4,59 B
4 años CL	50-100	6,3 BC	748 D	10 D	2,64 C
7 años CL	50-100	6,5 AB	1070 B	51 B	1,86 D
20 años CL	50-100	6,7 A	2053 A	60 A	4,82 A
Pradera	50-100	6,1 C	960 C	33 C	3,30 B
4 años CL	100-200	6,0 B	626 B	4 B	2,34 B
7 años CL	100-200	6,1 A	615 B	30 A	1,41 D
20 años CL	100-200	6,3 A	938 A	30 A	1,80 C
Pradera	100-200	6,0 B	921 A	23 A	3,27 A

En cada columna, para cada horizonte, medias con distinta letra denotan diferencia significativa (test de Duncan de rango múltiple, $P < 0,05$)

los horizontes superficiales con el incremento en los años bajo CL, producto de la fertilización fosfatada de mantención, siendo ésta variable, según la rotación de los cultivos utilizados. Observaciones anteriores (Borie et al. datos sin publicar) relacionadas con la naturaleza del P orgánico en este tipo de suelos señalan la acumulación de formas lábiles de P, asociadas a los ácidos fúlvicos, de fácil hidrólisis por las fosfatasas del suelo. Adicionalmente, el aumento en los niveles de P disponible podría explicarse por la acumulación de C o restos orgánicos (Tabla 1) en diferentes estados de descomposición, como producto de la mantención de los residuos sobre el suelo los que, según su naturaleza, podrían producir la neutralización de sitios activos de adsorción de fosfato y, por tanto, incrementarse el P en solución. Este efecto de un incremento en los niveles de pH y de P disponible también se ha observado en suelos alofánicos cuando se los ha sometido a un manejo continuado bajo agricultura orgánica, con la adición de cantidades significativas de materia orgánica (Camila Montecinos, comunicación personal).

La porosidad en todos los suelos fue similar, en torno al 60%, con excepción de los horizontes superficiales del suelo con 20 años bajo CL (Tabla 2). Una porosidad disminuída en un suelo significa índices de compactación elevados, lo que estaría señalando que, producto de utilizar intensivamente durante tantos años maquinaria pesada sin romper el suelo, se produciría un nivel

mayor de compactación (Ellies & Horn 1996), lo que sugiere un tema de estudio a considerar en el futuro.

La agregación del suelo al agua no mostró gran diferencia entre el suelo testigo y los suelos con diferentes años bajo CL debido a que el suelo con pradera natural, por su condición, tampoco fue perturbado con arado (Tabla 2). La disminución del porcentaje de agregación en los horizontes 50-100 y 100-200 mm en la parcela de 7 años sugiere que, siendo *Lupinus albus* el último cultivo, al actuar normalmente como un "arado biológico" debido a su raíz pivotante, podría destruir agregados como consecuencia de la acción radical. Se sabe que el manejo agronómico convencional, es decir, con rotura del suelo mediante arado, produce ruptura y destrucción del micelio del hongo MA (Jasper et al. 1989) y por tanto disminuiría la agregación (Wright & Upadhyaya 1998).

El contenido de glomalina, total como fácilmente extractable, fue mayor en los suelos con 20 años bajo CL siendo mayor en el horizonte 0-50 mm y disminuyendo en las otras dos profundidades en todos los sitios (Tabla 3). Sin embargo, las glomalinas provenientes del suelo con 4 años bajo CL fueron levemente superiores a las obtenidas en los suelos con 7 años. Se debe tener presente que en el suelo con 7 años CL el último cultivo fue *Lupinus albus*, especie que no forma micorrizas arbusculares (Newman & Redell 1987) y donde el porcentaje de agregación encontrado

TABLA 2

Características físicas a diferentes profundidades de un alfisol sometido a un manejo de 4 a 20 años bajo Cero Labranza (CL)

Physical characteristics at different depths of an alfisol under no-tillage (CL) from 4 to 20 years

Suelo	Horizonte (mm)	Agregados (%)	Densidad aparente (g mL ⁻¹)	Porosidad (%)
4 años CL	0-50	58 A	0,88 B	62 A
7 años CL	0-50	41 C	0,99 A	57 C
20 años CL	0-50	49 A	0,85 C	35 D
Pradera	0-50	45 B	0,87 BC	58 B
4 años CL	50-100	47 B	0,98 B	65 A
7 años CL	50-100	28 D	0,93 C	61 B
20 años CL	50-100	48 A	1,02 A	38 D
Pradera	50-100	42 C	0,89 D	58 C
4 años CL	100-200	49 A	1,01 B	53 D
7 años CL	100-200	18 D	1,02 AB	59 B
20 años CL	100-200	43 B	1,03 A	58 C
Pradera	100-200	40 C	0,91 C	61 A

En cada columna, para cada horizonte, medias con distinta letra denotan diferencia significativa (test de Duncan de rango múltiple, $P < 0,05$)

fue el menor de todos los suelos. Los valores de glomalina total fluctuaron entre 1,80 y 3,59 mg g de suelo seco⁻¹ (mg gss⁻¹) para el horizonte superficial, siendo menores a los encontrados por Wright & Upadhyaya (1998), quienes informan un rango de 4,4 a 14,4 mg gss⁻¹ en suelos ácidos de Estados Unidos.

A la glomalina se le atribuye un rol de capital importancia en la formación de agregados de suelo estables al agua (Wright & Upadhyaya 1996), habiéndose documentado recientemente una correlación de 0,70 ($P < 0,01$) para 37 suelos de distintas regiones e historial de manejo (Wright & Upadhyaya 1998). Los mismos autores han

TABLA 3

Glomalina total y extractable, densidad de micelio y esporas de hongos MA a diferentes profundidades en un alfisol con manejo de 4 a 20 años bajo Cero Labranza (CL)

Total and extractable glomalin, micelium density and AM spores at different depths of an alfisol under no-tillage (CL) from 4 to 20 years

Suelo	Horizonte (mm)	Glom. Tot. g prot. g.s.s ⁻¹	Glom. Éxtr. g prot. g.s.s ⁻¹	Densidad Micelio m mL ⁻¹	Esporas MA n° 100g.s.s ⁻¹
4 años CL	0-50	1,80 B	1,37 B	14,8 B	168 C
7 años CL	0-50	1,84 B	1,17 C	15,6 B	299 A
20 años CL	0-50	3,59 A	2,03 A	19,3 A	245 B
Pradera	0-50	2,07 B	1,41 B	13,3 C	246 B
4 años CL	50-100	1,56 B	1,21 A	12,4 C	169 C
7 años CL	50-100	1,16 C	0,91 B	12,4 C	378 A
20 años CL	50-100	2,14 A	1,33 A	17,9 A	186 C
Pradera	50-100	1,76 AB	1,30 A	14,3 B	267 B
4 años CL	100-200	1,23 B	0,99 B	8,8 B	92 C
7 años CL	100-200	0,85 C	0,83 C	11,7 A	475 A
20 años CL	100-200	0,99 BC	0,82 C	11,5 A	139 B
Pradera	100-200	1,64 A	1,27 A	8,9 B	130 B

En cada columna, para cada horizonte, medias con distinta letra denotan diferencia significativa (test de Duncan de rango múltiple, $P < 0,05$)

obtenido menores pero positivas correlaciones para suelos cultivados tradicionalmente con arado. En este trabajo la correlación no fue significativa ($r^2 = 0,25$, $P = 0,05$). Adicionalmente, se encontró una significativa correlación entre glomalina total y glomalina fácilmente extractable ($r^2 = 0,97$, Tabla 4), concordando con el reporte de Wright & Upadhyaya (1998), quienes encontraron una estrecha correlación entre ambas variables ($r^2 = 0,73$, $n = 37$), por lo que sugieren utilizar la determinación de la glomalina fácilmente extractable como un índice de la agregación del suelo, siempre que este porcentaje sea menor a 80% puesto que esta proteína es una molécula de alta estabilidad en suelos manejados bajo cero labranza (Wright & Upadhyaya 1999).

Se estima en términos generales, que la biomasa microbiana representa menos del 5% de la materia orgánica del suelo (Dalal 1998), lo que para el suelo bajo 20 años en su horizonte superior (0-50 mm) significaría alrededor de 6,4 mg g⁻¹ de suelo. En ese mismo suelo la glomalina total encontrada fue de 3,59 mg g⁻¹ que confirma lo planteado por Wright & Upadhyaya (1998) de que la glomalina es producida copiosamente por las hifas de los hongos MA y, adicionalmente, es muy resistente a su descomposición. La importancia de la glomalina, como constituyente de la materia orgánica de los 4 suelos en estudio, lo demuestra la muy significativa correlación entre el % de C orgánico y la cantidad de glomalina ($r^2 = 0,96$, Tabla 4), lo que concuerda plenamente por lo informado por Wright & Upadhyaya (1998) quienes reportan un $r^2 = 0,82$ para 37 suelos. En síntesis, la glomalina puede representar una significativa cantidad de la materia orgánica, extremadamente resistente a su degradación (Tisdall & Oades 1982).

Las esporas de los hongos MA no aumentaron con el aumento en el número de años bajo CL (Tabla 3). No sucedió lo mismo con la longitud del micelio extraradical, y donde su mayor longi-

tud siguió la tendencia esperada de 20 > 7 > 4 años bajo CL; éste, si se expresa en m mL⁻¹, se transforma en densidad de hifas MA, la que siempre fue mayor en el horizonte superficial (0-50 mm), disminuyendo en profundidad. La abundancia de los hongos MA en suelos agrícolas varía con la estación del año, condiciones climáticas, factores edáficos, crecimiento de la planta hospedera, entre otros, además de la adición de fertilizantes y condiciones de manejo; sin embargo, no siempre correlaciona el número de esporas con la velocidad y extensión de la formación de micorrizas (Abbott & Robson 1982). Así, un criterio más útil para predecir la funcionalidad y potencialidad de los propágulos de los hongos MA es la determinación del porcentaje de colonización radical o la determinación de la densidad hifal (Kabir et al. 1997a), sea ésta densidad total o densidad de hifas viables (Kabir et al. 1998), puesto que será de la presencia de estas últimas la probabilidad de que las raíces del cultivo siguiente sean colonizadas más rápidamente.

Los valores de densidad de hifas del micelio extraradical estuvieron en un rango de 8,8 m mL⁻¹ a 19,3 m mL⁻¹ para los suelos entre 4 y 20 años bajo CL (Tabla 3). Si bien estos valores son más altos que algunos reportados en la literatura (Kabir et al. 1997a, 1997b, 1998), existen antecedentes que señalan valores entre 100-2000 m g⁻¹ (Elmholt & Kjoller 1987, Bardgett 1991). El muestreo se realizó en invierno, época en la cual el número de propágulos, sean éstos esporas o micelio, se encuentran habitualmente disminuídos (Kabir et al. 1997a). Sin embargo, se ha reportado en maíz que el micelio del hongo MA unido a raíces muertas como lo están en el período de postcosecha en sistemas de CL, puede alcanzar hasta un 77% de sobrevivencia, comparado con un 37% en el sistema de labranza convencional (Kabir et al. 1998).

Se encontraron correlaciones significativas entre la densidad de micelio extraradical de hon-

TABLA 4

Coefficientes de correlación entre glomalina y densidad de micelio fúngico con algunas características químicas de los suelos (n = 12)

Correlation coefficients for measures of glomalin and hyphal density with some soil characteristics (n = 12)

Variabes experimentales	Ecuación	r ² *
Carbono total y Glomalina total	y = 2,2353x - 0,5402	0,961
Glomalina total y glomalina fácilmente extraíble	y = 0,4482x + 0,4495	0,970
Glomalina total y densidad micelio MA	y = 4,6792x + 6,2116	0,742
Carbono total y densidad micelio MA	y = 0,3551x - 1,726	0,692
Densidad de micelio MA y pH	y = 7,7206x - 36,003	0,720
Densidad de hifas MA y P	y = 0,0039x + 8,6035	0,736

*Con un nivel de significancia de un 5%

gos MA y la cantidad de glomalina total ($r^2 = 0,74$) lo que señalaría más directamente que la proteína es producida por las hifas del hongo (Tabla 4). Si bien Wright & Upadhyaya (1996, 1998, 1999) han descubierto la producción de glomalinas por hongos MA, hasta el momento no se había reportado la relación directa entre la longitud de micelio y la cantidad de esta proteína en el suelo. También se encontró una significativa correlación entre pH y densidad de micelio fúngico ($r^2 = 0,72$) concordando con resultados obtenidos últimamente por los mismos autores en un Ultisol de la serie Nueva Imperial (Borie et al. datos no publicados) sugiriendo una reducción de la longitud del micelio a más bajo pH.

Se sabe que el incremento del P en la solución del suelo inhibe el nivel de colonización de las raíces por hongos MA (Bolan 1991) y por tanto cabría esperar la presencia de menor cantidad de micelio extraradical mientras mayor sea el nivel de P disponible, puesto que se inhibiría el mecanismo natural de captación de P mediante la actividad de la simbiosis. Sin embargo, en un Andisol con 11 mg kg^{-1} de P disponible, Rubio et al (1990) han informado haber estimulado sustantivamente la micorrización al agregar al suelo el equivalente a $300 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$. En este estudio se encontró una correlación significativa entre el P total de los suelos y la densidad del micelio fúngico ($r^2 = 0,74$, Tabla 4) no pudiendo deducirse si el micelio es incrementado por el P o por los varios años bajo CL y con una fertilización normal en P.

En síntesis, los resultados encontrados en este estudio permiten visualizar la importancia de los hongos MA, sea a través del micelio fúngico o de la glomalina producida, en la estabilidad de los agrosistemas cuando éstos son manejados en forma conservacionista, como lo son la labranza reducida y, más aún, la cero labranza. Sin embargo, estudios posteriores deberían estar orientados a analizar un mayor número de suelos, de diferente naturaleza edáfica, sometidos a labranza convencional y conservacionista, para su comparación, de modo de extraer conclusiones más ciertas acerca de la importancia ecológica que poseen los hongos MA en la sostenibilidad de los suelos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el proyecto Fondecyt 1990756. Los autores desean agradecer al Dr José Miguel Barea por la revisión crítica del manuscrito y al Sr Carlos Crovetto por su disposición en la obtención de las muestras de suelos bajo cero labranza.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT LK & AD ROBSON (1982) Infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizas in agricultural soil. *Australian Journal of Agricultural Research* 33: 1049-1059.
- BARDGETT RD (1991) The use of the membrane filter technique for comparative measurements of hyphal lengths in different grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 34: 115-119.
- BETHLENFALVAY GJ, IC CANTRELL, KL MIHARA & RP SCHREINER (1999) Relationship between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. *Biology & Fertility of Soils* 28: 356-363.
- BETHLENFALVAY GJ & JMBAREA (1994) Mycorrhizae in sustainable agriculture: I. Effects on seed yield and soil aggregation. *American Journal of Alternative Agriculture* 9: 157-161.
- BETHLENFALVAY GJ & RL FRANSON (1989) Manganese toxicity alleviated by mycorrhizae in soybean. *Journal of Plant Nutrition* 12: 953-970.
- BLEVINS RL, MS SMITH & GW THOMAS (1984) Changes in soil properties under no-tillage. En: R E Phillips & S H Phillips (eds) *No-tillage agriculture, principles and practices*: 190-230. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- BOLAN NS (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant & Soil* 134: 189-207.
- BORIE F & R RUBIO (1999) Effects of arbuscular mycorrhizae and liming on growth and mineral acquisition on aluminum-tolerant and aluminum-sensitive barley cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 22: 121-137.
- BURKERT B & A ROBSON (1994) ^{65}Zn uptake in subterranean clover by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1117-1124.
- DALAL R C (1998) Soil microbial biomass- what do the numbers really mean? *Australian Journal Experimental Agriculture* 38: 649-665.
- DICK WA & MA TABATABAI (1977) An alkaline oxidation method for determination of total phosphorus in soils. *Soil Science Society of American Journal* 41: 511-514.
- DOUDS DD Jr, RR JANKE & SE PETERS (1993) VAM fungus spore populations and colonizations of roots of maize and soybean under conventional and low-input sustainable agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 43: 325-335.
- ELLIES A & R HORN (1996) Stress distribution in Hapludans under different use. *Zeitung für Pflanzenernährung Bodenkunde* 159: 113-120.
- ELMHOLT S & A KJOLLER (1987) Measurement of the length of fungal hyphae by the membrane filter technique as a method for comparing fungal occurrence in cultivated field soils. *Soil Biology & Biochemistry* 19: 679-682.
- EVANS DG & MH MILLER (1988) Vesicular-arbuscular mycorrhizas and the soil-disturbance-induced reductions of nutrient absorption in maize. *New Phytologist* 110: 67-74.

- FAIRCHILD GL & MH MILLER (1990) Vesicular-arbuscular mycorrhizas and the soil disturbance induced reduction of nutrient absorption in maize. III. Influence of P amendments to soil. *New Phytologist* 114: 641-650.
- GIJSMAN AJ & RJ THOMAS (1995) Aggregate size distribution and stability of an Oxisol under legume-based and pure grass pastures in the eastern Columbian savannas. *Australian Journal of Soil Research* 33: 153-165.
- GIOVANETTI M & B MOSSE (1980) An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500.
- HARRIS RF, G CHESTERS & ON ALLEN (1966) Dynamics of soil aggregation. *Advances in Agronomy* 18: 107-169.
- JAKOBSEN I, LK ABBOTT & AD ROBSON (1998) External hyphae of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. I. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist* 120: 371-380.
- JASPER DA, LK ABBOTT & AD ROBSON (1989) Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of VA mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112: 93-99.
- KABIR Z, IP O'HALLORAN & C HAMEL (1997a) Overwinter survival of arbuscular mycorrhizal hyphae is favored by attachment to root but diminished by disturbance. *Mycorrhiza* 7: 197-200.
- KABIR Z, IP O'HALLORAN, JW FYLES & C HAMEL (1997b) Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: Hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Plant & Soil* 192: 285-293.
- KABIR Z, IP HALLORAN, JW FYLES & C HAMEL (1998) Dynamics of soil aggregation. *Advances in Agronomy* 18: 107-169.
- KALRA YP & DG MAYNARD (1991) Methods manual for forest soil and plant analysis. Information Report NOR-X-319, Northern Forestry Centre, Alberta, Canada. 113 pp.
- KEMPER WA & RC ROSENAU (1986) Aggregate stability and size distribution. En: A Klute (ed) *Methods of Soil Analysis, Part I*, 2nd edition: 425-422. SSSA, Madison Wisconsin.
- MARSCHNER H (1995) Mineral nutrition of higher plants, 2nd edition, Academic Press, London. 889 pp.
- MCGONIGLE TP, DG EVANS & MH MILLER (1990) Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. *New Phytologist* 116: 629-636.
- MCGONIGLE TP & MH MILLER (1996) Development of fungi below ground in association with plants growing in disturbed and undisturbed soils. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 263-269.
- MENDOZA J & F BORIE (1998) The effects of *Glomus etunicatum* inoculation on aluminum, phosphorus, calcium and magnesium uptake in two barley genotypes with different aluminum tolerance. *Communications in Soil Science & Plant Analysis* 29: 681-695.
- MILLER RM & JD JASTROW (1992) The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. En: JG Bethlenfalvay & R G Linderman (eds) *Micorrhizae in sustainable agriculture*. Special Publication N° 54: 29-44. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- NEWMAN EI & P REDELL (1987) The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist* 106: 645-651
- O'HALLORAN JP, MH MILLER & G ARNOLD (1986) Absorption of P by corn (*Zea mays*) as influenced by soil disturbance. *Canadian Journal of Soil Science* 66: 641-653.
- RUBIO R, E MORAGA & F BORIE (1990) Acid phosphatase activity and vesicular-arbuscular mycorrhizal infection associated with roots of four wheat cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 13: 585-598.
- SCHREINER PR & GJ BETHLENFALVAY (1995) Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture. *Critical Review of Biotechnology* 15: 271-285.
- SIEVERDING E (1991) Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany. 371 pp.
- SIQUEIRA JO & FMS MOREIRA (1997) Microbial populations and activities in highly weathered acidic soils: Highlights of the Brazilian research. En: A C Moniz et al (eds) *Plant Soil Interactions at Low pH*: 139-156. Brazilian Soil Science Society, Campinas, Viçosa, Brasil.
- SYLVIA DM (1992) Quantification of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Methods in Microbiology* 24: 53-65.
- TENNANT D (1975) A test of a modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.
- THOMAS RS, RL FRANSON & GJ BETHLENFALVAY (1993) Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effects on soil aggregation. *Soil Science Society of American Journal* 57: 77-81.
- TISDALL JM (1991) Fungal hyphae and structural stability of soil. *Australian Journal of Soil Research* 29: 729-743.
- TISDALL JM (1994) Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant & Soil* 159: 115-121.
- TISDALL JM & JM OADES (1982) Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33: 141-163.
- WRIGHT SF & A UPADHYAYA (1996) Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein from arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Science* 161: 575-586.
- WRIGHT SF, M FRANCKEE-SNYDER, JB MORTON & A UPADHYAYA (1996) Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant & Soil* 181: 193-203.
- WRIGHT SF & A UPADHYAYA (1998) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant & Soil* 198: 97-107.
- WRIGHT SF & A UPADHYAYA (1999) Quantification of arbuscular mycorrhizal fungi activity by the glomalin concentration on hyphal traps. *Mycorrhiza* 8: 283-285.