

EFFECTO DE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES SOBRE EL CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE DOS ESPECIES NATIVAS DE LA GRAN SABANA, AL TRANSPLANTARLAS A UN ÁREA DEGRADADA.

Cuenca, Gisela; Lovera, Milagros; Fajardo, Laurie; Meneses, Erasmo

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Centro de Ecología, Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

Recibido: 08-07-2005

RESUMEN: El propósito de este trabajo fue determinar si la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares produce un aumento en el crecimiento y la supervivencia de dos arbustos nativos de La Gran Sabana, al ser transplantados a un área degradada. Semillas pre-germinadas de *Clusia pusilla* (Clusiaceae) y *Gongylolepis benthamiana* (Asteraceae) fueron sometidas a dos tratamientos durante una etapa de vivero que se extendió por 5 meses. Dichos tratamientos fueron: M: inoculación con el hongo micorrízico arbuscular *Glomus manihotis*, junto con la adición de 20 kg.ha⁻¹ de superfosfato triple (SFT) y F: fertilización con 100 kg.ha⁻¹ de SFT. Al final de la etapa de vivero, las plántulas fueron transplantadas a un área afectada por la remoción de la capa superficial del suelo en Luepa, La Gran Sabana. Los resultados obtenidos muestran un comportamiento contrastante entre ambas especies. La inoculación con micorrizas (tratamiento M) produjo un aumento significativo en la supervivencia de *C. pusilla*, en comparación con el tratamiento donde únicamente se aplicó el fertilizante (tratamiento F). En contraste, la supervivencia de *G. benthamiana* no se vio afectada por la inoculación con micorrizas. Ambas especies difieren en el tamaño de sus semillas, área foliar específica y relación vástago raíz, aunque son similares en cuanto a la densidad de pelos radicales y el diámetro de sus raíces. Se concluye que *C. pusilla* es mucho más dependiente de las micorrizas que *G. benthamiana* y se propone que esa mayor dependencia está relacionada con el menor tamaño de sus semillas en comparación con las de *G. benthamiana*. **Palabras claves:** micorriza arbuscular, *Clusia pusilla*, *Gongylolepis benthamiana*, supervivencia, recuperación de áreas degradadas.

EFFECT OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAS ON GROWTH AND SURVIVAL OF TWO PLANT SPECIES INDIGENOUS OF LA GRAN SABANA, TRANSPLANTED TO A DEGRADED AREA.

ABSTRACT: The aim of this work is to evaluate the effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth and survival of two species of shrub indigenous of La Gran Sabana, when were transplanted to a degraded area. Pre-germinated seeds of *Clusia pusilla* (Clusiaceae) and *Gongylolepis benthamiana* (Asteraceae) were subjected to two different treatments during 5 months in the nursery, before transplanting to the field: F: fertilized with 100 kg.ha⁻¹ of triple superphosphate (TSP) and M: inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus manihotis*, plus 20 kg.ha⁻¹ of TSP. At the end of the nursery stage, seedlings were transplanted to a degraded area situated at Luepa, in La Gran Sabana. Results were contrasting between both species. Arbuscular mycorrhizal inoculation of *C. pusilla* (M treatment) increased significantly its survival in comparison with treatment F. In contrast, no effect was observed on the survival of *G. benthamiana*, after AM-inoculation. Both species are different regarding seed weight; specific leaf area and shoot/root relationship but they have no differences respect to hair root density or root diameter. We concluded that *C. pusilla* is more dependent on mycorrhizas for survival than *G. benthamiana*. We hypothesized that the higher mycorrhizal dependence showed by *C. pusilla* is attributable to its smaller seeds in comparison with those of *G. benthamiana*. **Key Word:** arbuscular mycorrhiza, *Clusia pusilla*, *Gongylolepis benthamiana*, survival, restoration of degraded lands.

INTRODUCCIÓN

En las áreas tropicales, la deforestación y la degradación de los ecosistemas está aumentando debido a que las tierras están siendo utilizadas para la minería, la industria maderera, la construcción de carreteras y la tala y la quema, asociadas a la agricultura tradicional de conucos. Debido a la rápida pérdida de especies vegetales y el deterioro de los ecosistemas tropicales, se hace necesario incrementar los esfuerzos de restauración y el desarrollo de estrategias que mejoren el éxito de los planes de reforestación de las áreas degradadas.

Actualmente están muy bien documentados en la literatura científica, el papel de las micorrizas arbusculares (MA) en el mejoramiento de la toma de nutrientes por parte de las plantas (especialmente P, Zn, Cu y N), en la tolerancia a la sequía²⁵ y en la resistencia contra el ataque de patógenos radicales²⁰. Además, algunos autores han señalado que los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) desempeñan un papel crucial en la recuperación de los ecosistemas perturbados tanto en las zonas templadas^{9, 22} como en las tropicales^{7, 5}. Una posible estrategia de manejo para la restauración de las áreas degradadas consistiría en acelerar la tasa de sucesión plantando

especies sucesionales tardías, con el objetivo de que la vegetación y los componentes bióticos y abióticos asociados, continúen en la misma trayectoria de sucesión que seguiría el ecosistema no perturbado¹. Sin embargo, esa metodología podría resultar inútil si el sitio que se pretende recuperar carece de propágulos de MA⁹. En estos casos, la introducción de HMA podría facilitar la continuidad de la sucesión y así acelerar el proceso de restauración^{19,15}.

En Venezuela, la deforestación y la degradación de suelos es muy intensa, especialmente al sur del Orinoco. Dichas áreas pertenecen al Escudo de Guayana, uno de los territorios más antiguos de la tierra¹³. Hay evidencias de que los suelos de dicha región son extremadamente frágiles y que la vegetación que crece sobre ellos es muy vulnerable a la degradación. Como consecuencia, su recuperación no es ni rápida ni fácil¹⁰.

Con motivo de la construcción de una carretera que cruza La Gran Sabana, en la Guayana venezolana, se generaron muchas áreas degradadas hace ya más de 10 años. En ese entonces se utilizó maquinaria pesada para remover las capas de suelo superficial hasta 40 cm de profundidad⁶. Resultados previos obtenidos en La Gran

Sabana, mostraron que uno de los factores que dificulta la recuperación de dichas áreas degradadas, es la falta de propágulos de MA^{6, 7, 16}. La siembra de las áreas degradadas con gramíneas exóticas que se realizó poco después de efectuada la perturbación, aumentó el nivel del inóculo de HMA incluso a valores superiores al presente en los ecosistemas naturales⁶. La resiembra también favoreció el reclutamiento de especies nativas, las cuales después de unos cuantos años, han incluso desplazado a las gramíneas exóticas (Cuenca et al. datos no publicados).

En contraste, cuando los suelos degradados se dejaron sin vegetación por largo tiempo, su recuperación sólo fue posible cuando la resiembra se hizo junto con la aplicación de inóculos de MA y una pequeña dosis de fertilizante⁷. Esos resultados indicaron que la reintroducción de los HMA es muy importante para el reingreso de las plantas nativas de La Gran Sabana. De hecho, todas las especies de plantas colectadas hasta el presente en la zona, presentan micorrizas, incluyendo a aquéllas que pertenecen a familias normalmente consideradas no micorrízicas como las ciperáceas¹⁶.

Dado que la Gran Sabana pertenece al Parque Nacional "Canaima", el mantenimiento de la biodiversidad en esta área es también un objetivo deseable, por lo que el uso de especies nativas para los planes de reforestación es muy recomendable.

La producción y aplicación de inóculos de MA a gran escala, es actualmente un problema, debido a que los hongos responsables de la formación de las MA (Glomeromycota) son incapaces de crecer en ausencia de una planta hospedera. Esta es la razón por la que esta simbiosis no ha sido aplicada a la restauración de áreas degradadas tan frecuentemente como sería deseable. Sin embargo, su aplicación en viveros o en semilleros, es posible y exitosa^{3, 24}.

El objetivo del presente trabajo es evaluar el efecto de las MA sobre el crecimiento y la supervivencia de plántulas de especies nativas de La Gran Sabana, con el objeto de utilizarlas para la recuperación de áreas degradadas de la Guayana venezolana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de Estudio

El experimento se llevó a cabo en un área degradada situada a 1478 m.s.n.m. en Luepa (5° 46.59 N, 61° 27.85 W), La Gran Sabana, al sureste de Venezuela. Esta área fue una de las afectadas por la construcción de la carretera que conecta a La Gran Sabana con Brasil, hace 12 años, permaneciendo sin vegetación desde entonces⁶. El clima es muy húmedo con una corta estación seca en Febrero-Marzo. La temperatura es prácticamente constante a lo largo del año, como es típico para las áreas tropicales.

El suelo del área degradada es ácido y muy pobre en nutrientes. Sus características químicas más importantes son: pH (H₂O) 5,1; materia orgánica 3,11 %; P intercambiable 1,5 µg.g⁻¹. No se detectaron esporas de HMA en dicho suelo.

Especies vegetales

Para este estudio se seleccionaron dos especies leñosas nativas de La Gran Sabana: *Clusia pusilla* (Clusiaceae) y *Gongylolepis benthamiana* (Asteraceae). Ambas especies son arbustos de 2-3 m de alto, sus semillas germinan fácilmente y crecen naturalmente en los arbustales esclerófilos, un tipo de vegetación característico de La Gran Sabana¹². Dichas especies fueron seleccionadas para este trabajo debido a su abundancia en el campo y a su tolerancia a las condiciones de elevada irradiación que prevalecen en las áreas degradadas. Las semillas de ambas especies fueron desinfectadas con alcohol comercial por 5 minutos, lavadas cuidadosamente y colocadas para su germinación en bandejas plásticas de 40 x 20 cm llenas con una mezcla de arena y suelo de bosque (1:1 v/v) previamente esterilizada con radiaciones gamma (8Gy). El suelo del bosque utilizado tenía un pH (H₂O) de 5,3; un contenido de materia orgánica de 3,45 %, P intercambiable 1 µg.g⁻¹ y nitrógeno total de 0,13 %. Las plántulas fueron mantenidas en un vivero situado en la Estación Científica de Parupa en La Gran Sabana, por 3 meses.

Diseño Experimental.

Para minimizar la diferencia en la etapa de vivero entre las plantas micorrizadas y no micorrizadas, se sometieron a las plántulas de tres meses de edad a los siguientes tratamientos antes de su traslado al campo:

a) F: Plántulas fertilizadas con 100 kg.ha⁻¹ de superfosfato triple (SPT).

b) M: Plántulas inoculadas con 30 g por planta del hongo micorrízico *Glomus manihotis*, más 20 kg.ha⁻¹ de SPT.

El inóculo de *G. manihotis* provino originalmente del CIAT, Colombia, y ha sido reproducido por más de 8 años en el IVIC en un suelo ácido con *Vigna luteola* como planta hospedera. El inóculo consistió en una mezcla muy concentrada de esporas de *G. manihotis* (4755 ± 2266 esporas 100 g⁻¹ de inóculo), raicillas colonizadas y micelio.

Trasplante al campo

Cuando las plantas tenían 8 meses de edad, fueron transplantadas a raíz desnuda al campo. Ocho plántulas de *C. pusilla* y 8 plántulas de *G. benthamiana*, se plantaron juntas en parcelas de 1 m² para cada uno de los tratamientos. Cada tratamiento se replicó 6 veces al azar, lo que condujo a un total de 12 parcelas de 1m² en total. Cada parcela se aisló de la vecina por un corredor de 50 cm de ancho para evitar la contaminación entre tratamientos. Al momento del trasplante se adicionaron a cada parcela 8 kg de suelo de bosque, cuyas características químicas se describieron anteriormente. El objeto de agregar dicho suelo fue mejorar aunque fuera ligeramente, las condiciones de las plantas transplantadas ya que el "suelo" del área degradada no es tal sino más bien un subsuelo.

Mediciones

Al final de la etapa de vivero, 5 plantas de cada especie y de cada tratamiento se seleccionaron al azar, se

cosecharon y se determinó su peso seco (a 60° C hasta peso constante) y porcentaje de colonización micorrízica. Para esto último las raíces finas fueron teñidas con azul de tripán²¹ y la colonización micorrízica se determinó siguiendo el método de la magnificación de los interceptos¹⁸. Para cada especie se determinó además, el área foliar específica (AFE), para lo cual se hicieron copias heliográficas de las áreas foliares de al menos 20 hojas de cada especie, las cuales fueron posteriormente recortadas y pesadas, para la determinación del área foliar. El peso seco de cada hoja se determinó en una balanza analítica y el cálculo del AFE se hizo mediante la ecuación¹⁴ $AFE = \text{Área foliar (cm}^2\text{) / peso seco foliar (g)}$. También se determinó el diámetro promedio de las raíces y la presencia de pelos radicales. Para ello se utilizaron los mismos campos microscópicos que fueron revisados para la cuantificación de la colonización por MA. Los valores presentados corresponden al porcentaje de campos microscópicos donde estaban presentes pelos radicales ($n = 100$). Finalmente, se evaluó el peso de las semillas de las especies comparadas ($n = 150$).

La supervivencia de las plántulas fue evaluada a los 45, 120, 255, 450 y 585 días después del trasplante al campo. A los 15 meses, se seleccionaron al azar seis plantas de cada tratamiento y se determinó su peso seco y presencia de micorrizas, siguiendo la metodología señalada arriba.

Estadística

El AFE, diámetro radical, densidad de pelos radicales, colonización micorrízica, peso seco de las semillas y la relación vástago-raíz para ambas especies al final de la etapa de vivero, fueron comparados con el test de Student ($p < 0,05$). Los datos de colonización micorrízica y los porcentajes de pelos radicales fueron transformados por el arcoseno antes de proceder con los análisis estadísticos. Los datos de peso seco a los 15 meses y los de supervivencia a lo largo del experimento, fueron comparados también mediante el test de Student para $p < 0,05$.

RESULTADOS

El climatograma para Parupa en La Gran Sabana (Figura 1) para el período del experimento (Oct 99 a Mayo 01) muestra un clima muy húmedo con una corta estación seca en Febrero-Marzo. En 1999, el primer año del experimento, todo el país experimentó una elevada humedad y precipitaciones extraordinarias ocurriendo enormes deslaves en el Norte de Venezuela. Esta condición permitió un suministro suficiente de agua para las plántulas durante el primer año del experimento.

A pesar de nuestros intentos de minimizar la diferencia inicial en tamaño entre las plantas F y M, el peso total de las plantas de *C. pusilla* después de la etapa de vivero, difirió entre los dos tratamientos (Figura 2). Las plantas M

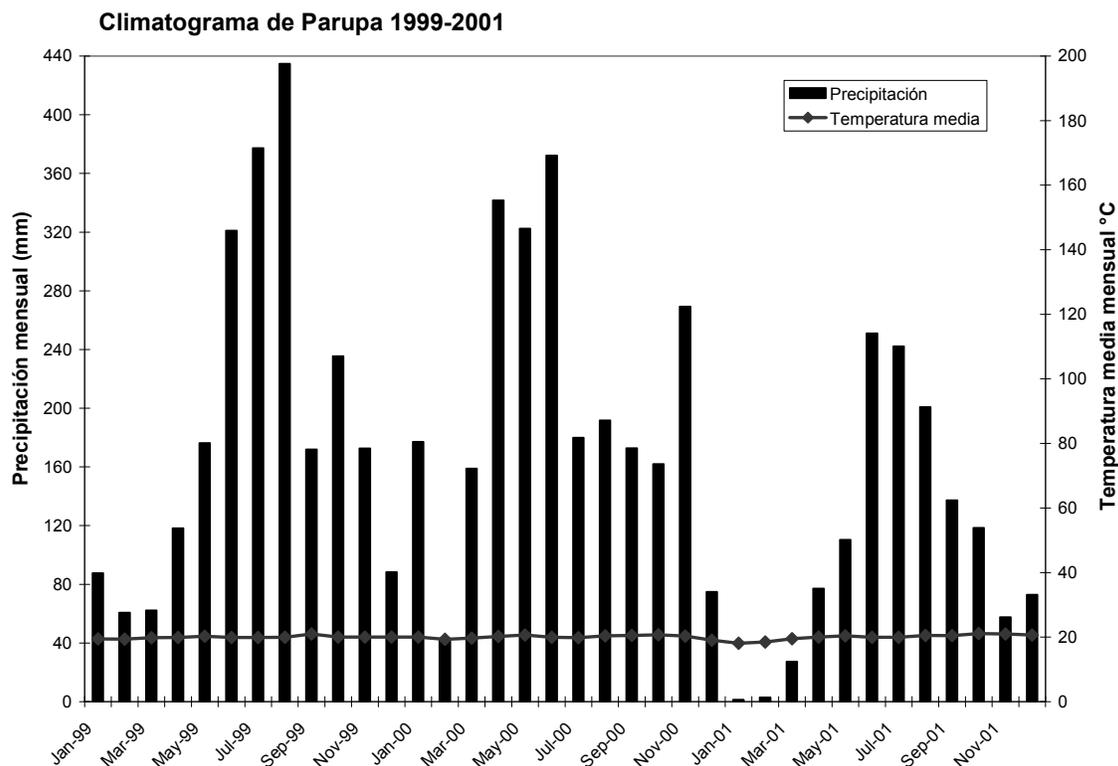


Figura 1. Climatograma para Parupa en La Gran Sabana. Datos de 1999 a 2001.

que fueron transplantadas al campo eran significativamente más grandes que las plantas F (Test de T, $p=0.000$) (Figura 2). En el caso de *G. benthamiana*, no se evidenciaron diferencias entre los dos tratamientos, y por lo tanto las plantas F y M se transplantaron sin tener ninguna diferencia significativa en biomasa.

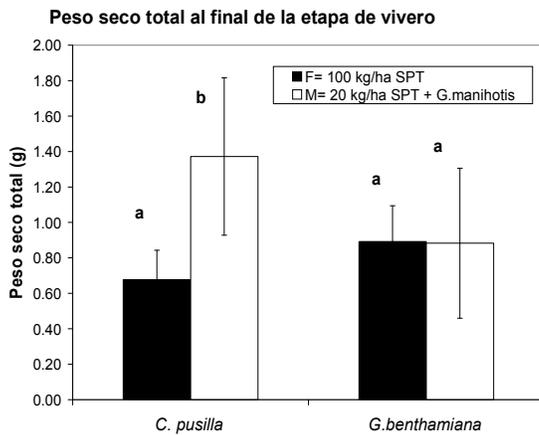


Figura 2. Peso seco total de las plántulas de *Clusia pusilla* y *Gongylolepis benthamiana*, al final de la etapa de vivero. Tratamiento F: 100 kg. ha⁻¹ de superfosfato triple (SPT) y Tratamiento M: inoculación con *Glomus manihotis* y adición de 20 kg. ha⁻¹ de SPT. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo al test de Student para $p < 0,05$.

La supervivencia de las plántulas de *C. pusilla* durante los 19,5 meses que duró el experimento se muestra en la Figura 3a. Los resultados al final del período de observación indican claramente que sobrevivieron más plantas del tratamiento M que del F. Los resultados para *G. benthamiana* (Figura 3b) contrastaron con los de *C. pusilla*, observándose un incremento en la mortalidad luego del primer mes y medio después del trasplante. Adicionalmente aunque la supervivencia de las plantas del tratamiento F estuvo siempre por encima de la del tratamiento M, no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos F y M de *G. benthamiana* (Figura 3b).

Después de permanecer 450 días en el campo, el peso seco del vástago, señala un efecto significativo del tratamiento M en comparación con el F sobre el crecimiento de las dos especies objeto de estudio (Tabla I).

Tabla I. Peso seco del vástago (\pm DS) de las plántulas de *Clusia pusilla* y de *Gongylolepis benthamiana* después de permanecer 15 meses creciendo en un área degradada.

TRATAMIENTO	Peso seco (g)	
	<i>Clusia pusilla</i>	<i>Gongylolepis benth.</i>
Fertilizado (F)	0,64 \pm 0,47 a	0,20 \pm 0,07 a
Micorrizado (M)	1,26 \pm 0,35 b	0,94 \pm 0,95 b
Test de Student	$p = 0,025$	$P = 0,041$

Letras diferentes dentro de una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo al test de Student para $p < 0,05$.

Aunque el análisis del suelo del área degradada de Luepa realizado al comienzo del ensayo mostró la ausencia total de esporas de HMA, los resultados de la presencia de micorrizas a los 15 meses del trasplante (Tabla II), indican cierta colonización en las plántulas del tratamiento no inoculado (F) para ambas especies. Particularmente en el caso de *C. pusilla*, la colonización presente no se distinguió estadísticamente del tratamiento inoculado (M). Sin embargo, en los tratamientos no inoculados (F) de ninguna de las dos especies se observó la presencia de arbusculos.

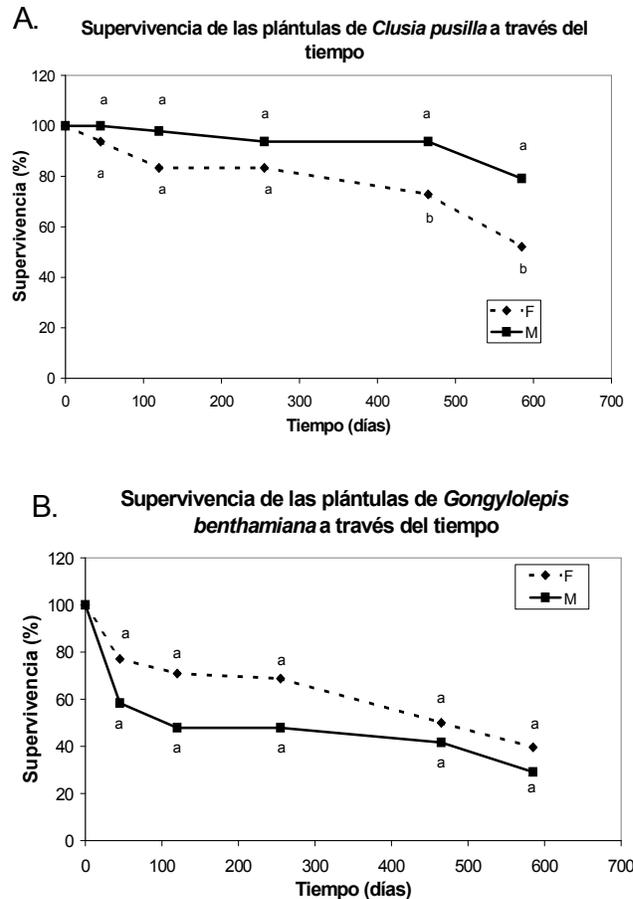


Figura 3a. Supervivencia de las plántulas de *Clusia pusilla* a través del tiempo. F: plantas previamente fertilizadas (100 kg. ha⁻¹ de SPT) y M: plantas inoculadas con *Glomus manihotis* y fertilizadas con 20 kg. ha⁻¹ de SPT. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo al test de Student para $p < 0,05$. **Figura 3b.** Supervivencia de las plántulas de *Gongylolepis benthamiana* a través del tiempo. Leyenda igual a la de la Figura 3a.

La evaluación de algunos rasgos de las plantas asociados tanto con la dependencia micorrizica, como con la adaptación a ambientes pobres en nutrientes (Tabla III), demostró que *C. pusilla* tiene significativamente una menor AFE, peso de semillas y relación vástago-raíz que *G. benthamiana*. Sin embargo, el diámetro radical promedio resultó idéntico para ambas especies mientras que la presencia de pelos radicales, el % de micorrización

Tabla II. Colonización por micorrizas arbusculares (% MA), porcentaje de arbusculos y de vesículas en las plántulas de *Clusia pusilla* y *Gongylolepis benthamiana*, después de permanecer 15 meses creciendo en un área degradada.

	% MA	% Arbúsculos	% Vesículas
Clusia pusilla			
Fertilizada (F)	17,8 ± 19,7 a	0 ± 0 a	0,5 ± 0,8 a
Micorrizada (M)	40,2 ± 18,4 a	2,4 ± 2,5 b	7,0 ± 2,9 b
p según el test de Student	p = 0,073	p = 0,029	p = 0,000
Gongylolepis benthamiana			
Fertilizada (F)	19,3 ± 19,5 a	0 ± 0 a	2,0 ± 2,3 a
Micorrizada (M)	58,2 ± 17,3 b	4,8 ± 5,1 b	11,7 ± 8,8 b
p según el test de Student	p = 0,042	p = 0,006	p = 0,037

Letras diferentes dentro de una misma columna y para una misma especie indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo al test de Student para $p < 0,05$.

Tabla III. Comparación de los rasgos presentes en *Clusia pusilla* y *Gongylolepis benthamiana* indicativos de dependencia micorrízica y/o adaptación a suelos oligotróficos.

Variable	Clusia pusilla	Gongylolepis benthamiana
Área foliar específica (cm ² .g ⁻¹)	31,4 *	38,6 *
Peso promedio de las semillas (mg)	5 **	29 **
Diámetro radical promedio (µm)	740	740
Densidad de pelos radicales (%) ^a	16,2	7,5
Colonización micorrízica inicial (%)	57,3	48,3
Porcentaje de arbusculos inicial (%)	42,3	27,0
Relación vástago/raíz	1,18 *	1,68 *

^a Porcentaje de campos microscópicos donde se vieron pelos radicales

(*) Diferencias significativas para $p < 0,05$; (**) Diferencias significativas para $p < 0,01$ según el test de Student.

(% MA) y el de arbusculos medidos al final de la etapa de vivero, no difirieron estadísticamente entre ambas especies.

DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que la inoculación de *C. pusilla* con HMA puede ser utilizada para mejorar la supervivencia de esta especie al transplantarla a áreas degradadas, y que el efecto de las MA puede ser incluso más importante que el de los fertilizantes químicos. La elevada mortalidad observada - especialmente en el caso de *G. benthamiana* - durante el primer mes y medio después del trasplante al campo, puede atribuirse al llamado "shock del trasplante", o sea, el estrés inicial de corta duración que sufren las plántulas cuando son transferidas desde las condiciones favorables del vivero hacia las condiciones adversas del campo.

El patrón inicial de crecimiento de ambas especies fue sumamente diferente. *C. pusilla* respondió rápidamente a la inoculación con micorrizas. De hecho, después de la etapa de vivero, las plantas inoculadas lucieron visiblemente más grandes que las no inoculadas. En contraste, 5 meses de tratamiento en el vivero, no fueron suficientes para producir una respuesta micorrízica en las plántulas de *G. benthamiana*.

Algunos autores ² han propuesto la hipótesis de que las plantas micorrízicas producirían semillas más pequeñas que las plantas no micorrízicas, cuando se comparan plantas perennes de características estructurales y funcionales similares. Ellos encontraron

una tendencia significativa de aumento en el tamaño y el contenido de P de las semillas, mientras decrece la dependencia micorrízica de las especies dicotiledóneas. En ese contexto, *C. pusilla* debería presentar una mayor supervivencia a pesar de que sus semillas estén escasamente provisionadas, siempre que sus plántulas tengan la oportunidad de micorrizarse ². En este estudio nosotros demostramos que *C. pusilla* inoculada con el HMA *Glomus manihotis*, tuvo una significativa y positiva respuesta de crecimiento en comparación con *G. benthamiana* durante la etapa inicial en el vivero.

En contraste, *G. benthamiana* con sus semillas más grandes pudo haber estado usando únicamente sus reservas seminales durante los primeros meses. Esto podría ser la explicación de la falta de respuesta de crecimiento de las plantas inoculadas en el vivero. Se ha propuesto ² que las semillas relativamente grandes podrían ser una consecuencia de la necesidad de competir con otras plantas durante su establecimiento, mientras sus raíces forman MA. Desafortunadamente, en este trabajo no se cuantificó el avance de la colonización micorrízica durante la etapa de vivero. Sin embargo, proponemos la hipótesis de que *C. pusilla* debió micorrizarse antes que *G. benthamiana* en respuesta a sus semillas más pequeñas. Sin embargo, dado que la colonización micorrízica alcanzada por ambas especies al final de la etapa de vivero fue similar (Tabla III), esta explicación tendrá que permanecer únicamente como una especulación, por los momentos.

Para *C. pusilla*, la supervivencia fue estrictamente dependiente de la inoculación con HMA, mientras que el aumento en el peso seco en el campo para ambas especies, se vio fuertemente favorecido por la presencia de micorrizas.

De acuerdo a la teoría de la fuente-sumidero, los árboles deberían trasladar más energía a las raíces cuando están creciendo en sitios infértiles, debido a que esta inversión en la adquisición de nutrientes, debería producir un incremento en el crecimiento y/o reproducción, en un sitio oligotrófico. En consecuencia, una mayor biomasa radical y/o una menor relación vástago-raíz debería esperarse que ocurriese en los suelos menos fértiles²⁶. Por otra parte, las hojas pueden ser esclerófilas como una adaptación a un bajo suministro hídrico, bajo suministro de nutrientes o elevadas presiones de herbivoría. En consecuencia, las hojas de la vegetación que vive en suelos pobres en nutrientes son muy a menudo esclerófilas y la esclerofilia se sabe que está correlacionada inversamente con el AFE⁸. Las especies estudiadas en este trabajo, son ambas esclerófilas si se compara su AFE por ejemplo, con los datos publicados para bosques tropicales¹¹, los cuales señalan un valor de AFE > 209 cm².g⁻¹ para plantas pioneras y AFE < 141 cm².g⁻¹ para especies que pertenecen al bosque primario. Ambas especies tienen rasgos adaptativos típicos de las plantas que viven en ambientes pobres en nutrientes. Sin embargo, dichos rasgos son más marcados en *C. pusilla* que en *G. benthamiana*.

A pesar de las diferencias encontradas entre ambas especies de plantas, podemos concluir que ambas dependen fuertemente de las micorrizas para su crecimiento. La diferencia en el peso de las semillas sería la explicación para la respuesta más rápida de *C. pusilla* ante la inoculación, pero todos los otros resultados también apuntan hacia señalar una gran dependencia a las micorrizas de *G. benthamiana*.

Por otra parte, es bien sabido que las plantas que tienden a formar raíces gruesas son altamente micótrofas. En contraste, las plantas de raíces finas tienen bajos niveles de colonización^{4,17}. Dichas plantas de raíces finas, pueden ser más capaces de explotar los recursos del suelo que aquellas con raíces gruesas y por lo tanto no requerir una elevada inversión en una asociación simbiótica⁹. Las especies de plantas estudiadas en este trabajo tienen diámetros radicales promedio idénticos, de manera que en este caso el diámetro de las raíces no ayuda a explicar las diferencias observadas entre ambas especies.

Los resultados también señalan un aspecto práctico que ha sido señalado por otros autores para circunstancias muy distintas²³ y es que las micorrizas pueden aumentar la supervivencia al trasplante incluso cuando se hace a raíz desnuda. Aunque el trasplante a raíz desnuda entraña un gran riesgo para las plántulas que resultan más expuestas al shock del trasplante, en este experimento se utilizó esta estrategia para ahorrar costos en el caso de que la técnica propuesta en este trabajo quisiera

aplicarse a gran escala, pues un factor que incide notablemente en los costos de la reforestación es el traslado a remotas regiones de las plántulas que se van a sembrar junto con el suelo asociado. En este caso los resultados muestran que esta tecnología muy simple garantizaría la supervivencia de *C. pusilla*, después de inocularla en el vivero, aún en un ambiente muy inhóspito como el de las áreas degradadas de La Gran Sabana. Esta metodología es de aplicación inmediata y tiene un costo muy reducido, siempre y cuando exista una institución que provea el inóculo. En contraste, nuestro estudio demuestra que la supervivencia de *G. benthamiana* en el campo puede lograrse no únicamente con la inoculación micorrízica sino también con la adición de fertilizantes los cuales incidieron en la supervivencia de esta especie de manera similar a las MA.

Finalmente, para el caso de *C. pusilla*, los resultados de supervivencia obtenidos, claramente indican un efecto favorable de las micorrizas y no de los fertilizantes, como se desprende de las curvas de supervivencia para esta especie, lo cual representaría una ventaja adicional del uso de los HMA, relativa al ahorro de fertilizantes y la conservación del ambiente que esto conlleva.

AGRADECIMIENTOS

Queremos dedicar este manuscrito a la memoria de Zita De Andrade, nuestra amiga y colega fallecida prematuramente durante la realización del presente trabajo. Los autores también agradecen el apoyo financiero dado por el FONACIT (Proyecto S1-97000498) y el valioso apoyo de Milagro Márquez, Rubén Machuca y demás personal de la Estación Científica de Parupa en La Gran Sabana. Agradecemos también la ayuda en el campo de Ramón Capote, Luis Mujica, Marcelo Silva y Francisco Pérez Yumira.

REFERENCIAS

1. Allen, E.B. Some trajectories of succession in Wyoming sagebrush grassland: implications for restoration. In E.B. Allen editor. *The reconstruction of disturbed arid lands: an ecological approach*. Westview Press, 1988, pp. 165-169.
2. Allsopp, N., Stock, W. D. Mycorrhizas, seed size and seedling establishment in a low nutrient environment. In D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter and I.J. Alexander, editors. *Mycorrhizas in ecosystems*, C.A.B. international, University Press, Cambridge, 1990, pp 59-64.
3. Azizah Chulan, H., Martin, K. The vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza and its effect on growth of vegetatively propagated *Theobroma cacao* L. *Pl. Soil.*, **144**: 227-233, 1992.
4. Baylis, G.T.S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived by it. In F.E. Sanders, B. Mosse and P.B. Tinker, editors. *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, 1975, pp. 373-389.
5. Cuenca, G., De Andrade, Z., Lovera, M., Fajardo, L., Meneses, E. Mycorrhizal response of *Clusia pusilla* growing in two different soils in the field. *Trees*, **17**: 200-206, 2003.

6. Cuenca, G., Lovera, M. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. *Can. J. Bot.*, **70**: 73-79, 1992.
7. Cuenca, G., De Andrade, Z., Escalante, G. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of tropical fragile degraded lands. *Biol. Fertil. Soils.*, **26**: 107-111, 1998.
8. Cuevas, E., Medina, E. Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter and efficiency of nutrient utilization. *Oecol*(Berlin). **68**: 466-472, 1981.
9. Dhillon, S. S., Friese, C.F. The occurrence of mycorrhizas in prairies: application to ecological restoration. In R.G. Wickett, P.D. Lewis, A. Woodliffe and P. Pratt editors. The Proceedings of the 13th North American Prairie Conference, The University of Windsor, Windsor, Canada, 1994, pp. 103-114.
10. Fölster, H., Dezzeeo, N. La degradación de la vegetación. In N. Dezzeeo editor. *Ecología de la Altiplanicie de La Gran Sabana (Guayana Venezolana) I*. Scientia Guianae N° 4, 1994, pp.145-186.
11. Herrera, R.A. Los sistemas radicales en los bosques tropicales. In R. A. Herrera, L. Menéndez, M. E. Rodríguez and E. E. García editors. *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. UNESCO, Montevideo, Uruguay, 1988, pp. 407-433.
12. Huber, O. Vegetation. In J.A. Steyermark, P.E. Berry and B.K. Holst editors. *Flora of the Venezuelan Guayana*, Missouri Botanical Garden, St. Louis, 1995, pp. 97-160.
13. Huber O. and Schubert, C. The Gran Sabana. Panorama of a Region. Lagoven Booklets Refolit c.a., Caracas, 1989, 107 pp.
14. Hunt R. Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London, 1982.
15. Janos, D.P. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, **12** (Supplement): 56-64, 1980.
16. Lovera, M., Cuenca, G. Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza*, **6**: 111-118, 1996.
17. Manjunath, A., Habte, M. Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Can. J. Bot.*, **69**: 671-676, 1991.
18. Mc Gonigle, T.P., Miller, M.H. , Evans, D.G. , Fairchild, G.L., Swan, J.A. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, **115**: 495-501, 1990.
19. Moorman, T., Reeves, F.B. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effects of land disturbance on endomycorrhizal populations. *Amer. J. Bot.* **66**: 14-18, 1979.
20. Newsham, K. K, Fitter, A.H., Watkinson, R. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J. Ecol.*, **83**: 991-1000, 1995.
21. Phillips, J.M., Hayman, D.S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **55**: 158-161,1970.
22. Richter, B.S., Stutz, J.C. Mycorrhizal inoculation of Big Sacaton: implications for grassland restoration of abandoned agricultural fields. *Rest. Ecol.*, **10**: 607-616, 2002.
23. Sieverding, E. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. GTZ, Eshborn, Germany, 1991.
24. Silva, L.F.C., Siqueira, J. O. Crescimento e teores de nutrientes de mudas de abacateiro, mangueira e mamoeiro sob influencia de diferentes espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. *Rev. Br. Cs. Solo*, **15**: 283-288, 1991.
25. Smith, S.E., Read, D.J. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. Academic Press, 1977, pp 605.
26. Vitousek, P.M., Sanford, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, **17**: 137-167, 1986.

Correspondencia: Cuenca, Gisela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Centro de Ecología, Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela. Fax: 0212-5041088.

Correo Electrónico: gcuencia@ivic.ve