



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLÓGÍA**

Parámetros micorrízicos y calidad de los suelos de los cultivos de papas nativas (*Solanum tuberosum* ssp. *andigenum* (Juz. & Bukasov) Hawkes) y papas comerciales (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* L.) en los Andes venezolanos.

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Maoly V. Márquez F. como requisito parcial para optar al título de Licenciada en Biología.

Tutores: Profa. Alicia Cáceres

Prof. Ismael Hernández

Caracas, Venezuela

Mayo-2016



**DEL EXAMEN PÚBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
DE LA Br. Maoly Verónica Márquez Franquis**

Quienes suscriben, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Br. Maoly Verónica Márquez Franquis, C.I: V.18467939, titulado "**Parámetros micorrízicos y calidad de los suelos de los cultivos de papas nativas (*Solanum tuberosum* ssp. *andigenum* (Juz. & Bukasov) Hawkes) y papas comerciales (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* L.) en los Andes venezolanos**", para optar al título de Licenciada en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos, lo consideramos **APROBADO**.

Para dar fe de ello, se levanta la presente acta en Caracas, a los veintisiete días del mes de mayo del año 2016, dejando constar que la Profa. Alicia Cáceres y el Prof. Ismael Hernández actuaron como coordinadores del jurado examinador.

Profa. Milagros Lovera

Jurado

Profa. Luisa Villalba

Jurado

Profa. Alicia Cáceres

Tutora

Prof. Ismael Hernández

Tutor

Dedicatoria:

A Oriana Amaru y a los demás
niños y niñas de mi familia.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, a las y los que en verdad me han apoyado, y que reconocen lo valioso y bonito de esta carrera.

A mis tutores: Profa. Alicia Cáceres y Prof. Ismael Hernández, por su valiosa enseñanza a lo largo de esta investigación, y por su paciencia. Que este proyecto sea el inicio de una larga trayectoria junto a ustedes.

A la Profa. Liccia Romero por abrir las puertas y dar a conocer la hermosa cultura y tradición que gira en torno a las papas nativas en los Andes venezolanos.

A todo el equipo del Laboratorio de Nutrición Mineral de Plantas Superiores. A la Profa. Karla Cáceres por su gran apoyo y colaboración.

A la Profa. Milagros Lovera por su valiosa ayuda en el Laboratorio de Ecología de Suelos del IVIC, para analizar los morfotipos de HMA aislados.

A la Profa. Luisa Villalba por su asesoría. A Rossana Navarro y Ana López del Laboratorio de Ecología de Agroecosistemas por su colaboración en el procesamiento de las muestras.

Al Sr. Ramón Hernández, del páramo de Gavidia por toda la colaboración prestada, sin la cual el trabajo de campo no hubiese sido posible.

Al Sr. Freddy Sánchez, quien fue de gran apoyo en la salida de campo.

A este valioso proceso, que vivo desde 3er grado que me permitió tener acceso a una educación de calidad y que me dio la oportunidad de entrar a la casa que vence la sombra.

A todo el que haya “fastidiado” llevando y trayendo muestras.

Y a todo el que me ha ayudado a formar este sendero de conocimiento con su afecto, apoyo y compañía.

A todos y todas, muchas gracias.

RESUMEN

En el páramo de Gavidia, estado Mérida se cultivan papas nativas (*Solanum tuberosum* spp. *andigenum*), las cuales se dan bajo un sistema tradicional, con descansos largos del suelo y uso de enmiendas orgánicas. También se producen papas blancas (*Solanum tuberosum* spp. *tuberosum*), que se producen con uso fertilizantes químicos y descansos cortos. En este sentido, se compararon estos sistemas agronómicos respecto a un páramo con 25 años de abandono. Se evaluó la micotrofia de los sistemas cuantificando la colonización de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y hongos septados oscuros (HSO), la densidad de esporas de HMA y el número más probable de propágulos infectivos. También se analizó la calidad del suelo, usando indicadores físicos (textura del suelo, capacidad de campo y % de humedad), químicos (pH, contenido de materia orgánica, carbono orgánico, N total y P disponible) y biológicos (respiración basal, carbono microbiano, actividad de la deshidrogenasa y la fosfatasa ácida). Los resultados destacan que hay colonización por HMA y HSO en las tres parcelas, la colonización por HMA es alta y no difiere entre localidades. La colonización por HSO es mayor en el suelo de papa comercial. El conjunto de indicadores de calidad del suelo, indican que el suelo del páramo presenta mejor calidad a nivel físico y biológico. El contenido de nutrientes es mayor en las parcelas agrícolas. Los análisis multivariados indican que las parcelas de papas están relacionadas entre sí, pero respecto al páramo, la parcela de papas nativas está más cercana a éste. Con lo que se puede decir que el manejo agronómico tradicional incide en menor grado sobre el ecosistema páramo.

Palabras claves: Micorrizas arbusculares, hongos septados oscuros, calidad del suelo, papa nativa.

INDICE

	Páginas
Introducción.....	1-11
Antecedentes.....	12-22
Objetivos.....	23
Hipótesis.....	24
Materiales y métodos	
1. Área de estudio.....	25-26
2. Características de los cultivos de papas.....	27-28
3. Muestreo.....	28-29
4. Evaluación de la calidad de suelo	
4.1- Indicadores físicos	
a) Porcentaje de humedad	30
b) Capacidad de campo.....	30
c) Textura.....	30
4.2- Indicadores químicos	
a) Determinación del pH del suelo	30
b) Carbono orgánico.....	31
c) Materia orgánica	31
d) Nitrógeno total del suelo.....	31
e) Fósforo disponible en el suelo.....	31
4.3- Indicadores biológicos/bioquímicos	
a) Respiración basal.....	31
b) Carbono microbiano.....	31
c) Coeficiente metabólico (qCO_2).....	31
c) Actividad de la enzima deshidrogenasa.....	31-32
d) Actividad de la fosfatasa ácida.....	32

5. Análisis de parámetros micorrízicos	
5.1- Colonización micorrízico-arbuscular (PMA)	32-33
5.2- Densidad de esporas micorrízicas arbusculares.....	33
5.3- Montaje de esporas aisladas.....	33
5.4- Número más probable de propágulos infectivos (NMP).....	33
6. Análisis estadístico.....	34

Resultados

1. Indicadores físicos	
1.1- Textura.....	35
1.2- Capacidad de campo.....	35-36
1.3- Contenido de humedad.....	36
2. Indicadores químicos	
2.1- pH.....	37
2.2- Materia orgánica.....	38
2.3- Carbono orgánico.....	38
2.4- N total.....	39
2.5- Relación C:N.....	39
2.6- P disponible.....	40
2.7- Relación C:P.....	40-41
3. Indicadores biológicos	
3.1- Respiración basal.....	41
3.2- Carbono microbiano.....	41
3.3- Coeficiente metabólico.....	41-42
3.4- Actividad de la deshidrogenasa.....	43
3.5- Actividad de la fosfatasa ácida.....	43
Relación entre las variables.....	44-46

Análisis micorrízico	
1. Estatus micorrízico del sistema	
1.1- PMA.....	47-49
1.2- Densidad de esporas.....	49
1.4- NMP.....	49-50
2. Hongos septados oscuros	
2.1- Porcentaje de colonización.....	50-51
2.2- NMP.....	52
3. Estatus micorrízico de algunas especies de cada localidad	
3.1- PMA.....	52-56
3.2- Densidad de esporas.....	57-59
4. Hongos septados oscuros en las especies vegetales	
4.1- Porcentaje de colonización.....	59-61
5. Morfotipos de HMA.....	62-65
Relación entre indicadores de calidad de suelo-HMA-HSO.....	66-68
Discusión	
Calidad de suelo.....	69
Indicadores físicos.....	71-74
Indicadores químicos.....	74-85
Indicadores biológicos.....	85-95
Relación entre los indicadores.....	95-98
Micotrofia del sistema.....	98-121
Morfotipos de HMA.....	121-124
Calidad de suelo – micotrofia de los sistemas.....	124-126
Conclusiones.....	127-128
Recomendaciones.....	129

Bibliografía.....	130-174
Anexos.....	175-176

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

	Páginas
Tabla 1. Características geográficas de las localidades	25
Tabla 2. Lista de familias y especies de plantas presentes en las áreas de estudio	26
Tabla 3. Características del tipo de manejo agronómico de las subespecies de papas	27-28
Tabla 4. Plantas seleccionadas para el análisis micorrízico	29-30
Tabla 5. Textura del suelo	35
Tabla 6. NMP de propágulos colonizadores de HMA y HSO	50
Tabla 7. Colonización micorrízica arbuscular por especie en las diferentes localidades.....	54
Tabla 8. Porcentaje de colonización de hongos septados oscuros por especie en las diferentes localidades.....	60
Tabla 9. Número de morfotipos de HMA evaluados por localidad	62
Tabla 10. Morfotipos de HMA evaluados	63-64
Tabla 11. Matriz de los coeficientes de correlación de Spearman entre los indicadores de calidad de suelo estudiados.....	175-176
Figura 1. Indicadores físicos: Capacidad de campo y contenido de humedad.....	36
Figura 2. pH del suelo.....	37
Figura 3. Indicadores químicos: Contenido de materia orgánica y contenido de carbono orgánico.....	38
Figura 4. Indicadores químicos: Contenido de nitrógeno y relación C:N.....	39
Figura 5. Indicadores químicos: P disponible y relación C:P.....	40
Figura 6. Indicadores biológicos: Respiración basal y carbono microbiano.....	42
Figura 7. Coeficiente metabólico	42

Figura 8. Indicadores biológicos: Actividad de la deshidrogenasa y la fosfatasa ácida	43
Figura 9. Análisis de componentes principales para los indicadores de calidad del suelo	46
Figura 10. Micotrofia del suelo	48
Figura 11. Estructuras de HMA	49
Figura 12. Colonización de HSO	51
Figura 13. Estructuras de HSO.....	51
Figura 14. Colonización micorrízica arbuscular en especies del páramo	55
Figura 15. Colonización micorrízica arbuscular en especies asociadas a la localidad de papas nativas.....	56
Figura 16. Colonización micorrízica arbuscular en especies asociadas a la localidad de papas comerciales	56
Figura 17. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares, por especies en el páramo de referencia	58
Figura 18. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares, por especies en la localidad de papas nativas.....	58
Figura 19. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares, por especies en la localidad de papas comerciales.....	59
Figura 20. HSO en diversas especies	61
Figura 21. Morfotipos de HMA aislados.....	65
Figura 22. Análisis de correspondencia canónica para los indicadores de calidad del suelo y análisis micorrízico.....	66
Figura 23. Dendograma del análisis de conglomerados para las diferentes localidades.....	68

INTRODUCCIÓN

Solanum tuberosum es una planta herbácea anual perteneciente a la familia de las Solanaceae, que puede alcanzar un metro de alto. Se divide en dos subespecies: *andigenum*, cultivada a lo largo de toda la cordillera de los Andes, y *tuberosum*, de distribución cosmopolita, ésta última descende de una introducción en Europa de la spp. *andigenum* adaptada a días largos. Los tubérculos de *Solanum tuberosum*, ocupan el cuarto lugar en importancia alimenticia a nivel mundial, después del maíz, el trigo y el arroz. La expansión de la subespecie *andigenum* en Suramérica creó un corredor papero andino desde hace 5000-8000 años (Romero y Monasterio, 2005a; FAO, 2008), en el cual se establecieron grupos socioculturales en torno al manejo de este rubro (Monasterio, 1994).

En Venezuela, se le llama papas nativas a las papas (*Solanum tuberosum* ssp. *andigenum*) del páramo venezolano. Esta subespecie presenta corteza con diversos colores y tamaño variable y se cultivan con manejos agronómicos tradicionales, como la rotación de cultivos, descanso de los suelos, sin uso de pesticidas, herbicidas, ni fertilizantes químicos. El consumo de estas papas fue elevado hasta la década de 1970, cuando se inició la importación masiva de semillas de papa blanca (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*), a fin de cultivar a menor altitud y reducir el ciclo del cultivo de nueve a tres meses (Romero y Monasterio, 2005a). Estos factores incidieron en la alta demanda de esta subespecie introducida, impulsado en gran medida, por la entrada al mercado de procesados tipo hojuelas y la llegada de cadenas de comida rápida.

En general, el cultivo de la papa tolera la acidez y medianamente la salinidad, requiere de suelos francos, franco-arcillo-limosos, profundos y bien drenados. Por otra parte, las temperaturas elevadas reducen el rendimiento; la extracción de nutrimentos del suelo depende de la variedad, fertilidad, condiciones climáticas y manejo del cultivo (Arias, 2012).

En los suelos parameros de Mérida predominan los Inceptisoles, húmicos, negros a marrón oscuro, tienen textura media, pero a medida que se incrementa la altitud, aumenta el contenido de rocas y arena. Son ácidos, tienen baja saturación de bases, bajo contenido de fósforo, magnesio y calcio, alta capacidad de intercambio catiónico, alto contenido de carbono orgánico y nitrógeno total, así como una alta relación C:N. Están desarrollados sobre sedimentos recientes de origen glaciar y fluvioglaciar (Azócar, 1974; Fariñas y Monasterio, 1980, Malagón, 1982).

Las plantas que habitan en este ecosistema, están sometidas a estrés mecánico, nutricional, térmico e hídrico; de allí que muchas plantas presenten adaptaciones como, hojas pubescentes, hojas marcescentes, reducción de costo de la tasa fotosíntesis neta, entre otros (Azócar y Rada, 2006; Rada y col., 2012).

Considerando las características de los suelos del páramo, la preparación del terreno en diversos cultivos del páramo, entre ellos, el cultivo de papas, incluye arado, rastreado y surcado con tracción animal: El ciclo de cultivo se inicia con un primer arado cinco meses antes de la siembra, en donde se incorpora la

vegetación preexistente como abono verde, luego se ara nuevamente, se arman los surcos y posteriormente se siembra (Abreu y col., 2007).

En contraste con el cultivo de papas nativas, el proceso de cultivo de las papas blancas es exigente en cuanto a los requerimientos nutricionales para alcanzar altos rendimientos; se ha determinado que se requieren 476 kg/ha de sulfato de amonio, 400 kg/ha de roca fosfórica y 476 kg/ha de sulfato de potasio, para obtener 34 toneladas de papa/hectárea; esta demanda de fertilizantes es muy alta y puede generar problemas de contaminación de suelos y aguas, por lo que no constituye una alternativa viable para el ambiente (Villa y Sarmiento, 2009). El auge de estas formas de manejo agronómico, han causado la reducción del tiempo de descanso en las parcelas agrícolas, lo que ha influido en la degradación de los sistemas agrícolas y la pérdida de la diversidad biológica del suelo en el páramo venezolano (Monasterio, 2002).

De allí, que en la actualidad se cuestionen los sistemas de producción agrícola industrializados o comerciales, debido a la degradación que produce sobre los suelos y otros componentes de los sistemas agronómicos, hecho que ha impulsado a otro enfoque: producción agrícola sustentable, a través del diseño de sistemas integrados de prácticas de producción vegetal y animal que armonicen y propicien mayor equidad entre el ambiente y el impacto antrópico (Jeffries y Barea, 2001).

Siguiendo esta línea, las investigaciones se han orientado al manejo conservacionista de los suelos, creando un nuevo perfil social y económico

facilitado por el uso de alternativas no perjudiciales para el ambiente (Altieri y Nicholls, 2000; Cuenca y col., 2007). A pesar de esta visión, no se puede olvidar que la verdadera sustentabilidad en que se equilibran las entradas y salidas de materia y energía, se logra en los ecosistemas naturales (Jeffries y Barea, 2011).

Los pueblos originarios conocen que las relaciones del suelo con los microorganismos y las plantas son importantes en la función y sustentabilidad del entorno. Bajo esta visión, en Gavidia, estado Mérida, se ha mantenido el sistema de cultivo tradicional de las papas nativas (actividad declarada “*Bien de Interés Cultural de la Nación*” en diciembre de 2015), en donde el uso de fertilizantes es bajo, se realiza el proceso de rotación de rubros y el descanso del suelo (Romero y Monasterio, 2005a). Estas prácticas permiten la estabilización progresiva de las propiedades físicas, químicas y ecológicas de los suelos, hasta un próximo ciclo de cultivo (Sarmiento y Bottner, 2002).

El suelo es un recurso limitado, su calidad es fundamental para cualquier desarrollo sustentable. Bajo esta premisa, se considera la calidad del suelo como una combinación de sus propiedades físicas, químicas y biológicas, que proporcionan varias funciones a un ecosistema, entre ellas la capacidad de sostener la productividad vegetal y animal dentro de los límites que impone el ecosistema, sin que exista degradación de los mismos (Doran y Parkin, 1994; Acton y Gregorich, 1995; Dick, 1997). Este concepto toma en cuenta las propiedades intrínsecas del suelo y sus interacciones con el medio ambiente, además de incluir los principios de productividad del suelo, calidad medio ambiental y salud (Astier y col., 2002).

En la presente investigación, el estudio de calidad del suelo se basó en el uso de indicadores; los cuales constituyen variables que resumen información relevante haciendo que una condición de interés se haga perceptible. Los indicadores deben ser en la medida de lo posible, limitados en número, manejables por diversos tipos de usuarios e interdisciplinarios, contemplando la mayor diversidad de situaciones (Cantú y col., 2007). De allí que se incluya en el estudio de calidad de suelo las propiedades físicas, químicas y biológicas/bioquímicas del mismo. Estos indicadores se usan para monitorear diferentes efectos sobre el funcionamiento del suelo en un intervalo de tiempo dado, así como para determinar si un sistema de manejo agronómico es sustentable (Astier y col., 2002).

Para que las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo sean consideradas indicadores de calidad, deben describir los procesos del ecosistema, así como integrar sus propiedades, también deben reflejar los atributos de sustentabilidad, adicionalmente deber ser cambiantes ante variaciones de clima y manejo, y deben ser accesibles y reproducibles por diversos usuarios (Doran y Parkin, 1994).

Para este estudio se realizó una comparación transversal (Maserá y col., 1999), es decir, la comparación simultánea entre dos sistemas de manejo agronómico diferentes (localidades con cosechas recientes de papa nativa y papa comercial) respecto a una referencia (páramo). Para ello hubo que identificar los puntos críticos de cada sistema que podían incidir en la calidad del suelo, con el fin de seleccionar los indicadores correctos, cuya interpretación estuviese

asociada a los atributos de sustentabilidad del ecosistema, estos atributos son: productividad, estabilidad y resiliencia (Astier y col., 2002).

La productividad, es la capacidad de un ecosistema de brindar el nivel requerido de bienes y servicios; la estabilidad es la propiedad del sistema de tener un estado de equilibrio dinámico, y la resiliencia puede ser definida como la capacidad de un suelo de resistir cambios adversos, bajo una serie de condiciones ecológicas y de uso, y de retornar a su estado original de equilibrio dinámico después de la perturbación (Lal, 1994; Rosanov, 1994).

Por lo tanto, entre los indicadores de calidad de suelo generalmente usados, relacionando en primer lugar las propiedades físicas del suelo, se encuentra la textura, la capacidad de campo y el contenido humedad del suelo. Respecto a los indicadores relacionados a la fertilidad química, se suele cuantificar el pH, el contenido de materia orgánica (MO) con sus constituyentes (carbono orgánico y nitrógeno total) y el fósforo disponible del suelo.

Los microorganismos, influyen directamente sobre los ecosistemas y su fertilidad, por lo tanto las variables biológicas al ser dinámicas, son indicadoras tempranas y más sensibles a los cambios en la calidad del suelo producidos por la intervención antrópica respecto a los indicadores físicos y químicos (Dick, 1997; Astier y col., 2002). Entre los indicadores biológicos/bioquímicos se emplean la respiración basal, el carbono microbiano, y la actividad enzimática de la deshidrogenasa y la fosfatasa ácida.

Diversas prácticas agrícolas dan lugar a la pérdida progresiva de la fertilidad del suelo, lo que se refleja en cambios de los indicadores de calidad, ya sean propiedades físicas, químicas o biológicas/bioquímicas.

La calidad del suelo depende en gran parte de la diversidad y actividad de su biota, ya que los microorganismos son sensibles a los cambios que ocurren en el suelo (Jeffries y col., 2003; Medina y col., 2011). Adicionalmente, los microorganismos, son fundamentales en el flujo de energía y la dinámica de nutrientes en el suelo, de ahí la importancia de este componente en el funcionamiento de los ecosistemas (Barea y col., 2005; García, 2010).

Entre los microorganismos del suelo, los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son uno de los grupos más importantes, éstos constituyen asociaciones ecológicamente mutualistas entre los hongos del *phylum* Glomeromycota y las raíces de la mayoría de las plantas. Estos hongos presentan hifas aseptadas, las cuales pueden formar enrollados y arbusculos, estos últimos son hifas muy ramificadas en donde ocurre el intercambio bidireccional entre el hongo y la planta; los HMA pueden tener vesículas, las cuales se consideran estructuras de almacenamiento; y los propágulos pueden ser esporas o raíces colonizadas (Bago y col., 2000; Cuenca y col., 2007).

La formación de la simbiosis micorrízica arbuscular, se produce cuando hay contacto entre las hifas colonizantes producidas por propágulos y la raíz de la planta hospedera. Luego de penetrar la exodermis o epidermis, el hongo produce un enrollado y posteriormente se producen los arbusculos en donde se produce el

intercambio de nutrientes. Dependiendo de la fase intraradical de la colonización se pueden formar las vesículas (Cuenca, 2015).

La asociación de las plantas con HMA puede ser considerada una estrategia adaptativa, ya que mejora el nivel nutricional entre los simbioses, en especial en suelos con baja disponibilidad de nutrientes. El hongo recibe compuestos carbonados de la planta y ésta se beneficia mediante el incremento en la incorporación de nutrientes móviles o no, como el nitrógeno y el fósforo (García y Ocampo, 2002; Jeffries y Barea, 2011). Adicionalmente, esta simbiosis mejora el estado de agregación de los suelos, ya que las hifas del hongo producen una glicoproteína, de acción recalcitrante denominada glomalina, con lo que se reduce la ruptura de macroagregados durante los eventos de humedecimiento y secado del suelo, permitiendo la penetración de aire y un drenaje más eficiente de agua (Wright y Upadhyaya, 1998).

Las condiciones adversas de diferente índole, afectan la estabilidad ya sea de sistemas naturales o agrícolas, por lo tanto las plantas tienen mecanismos que le permiten oponerse a estas tensiones; una de ellas es la formación de HMA (Duan y col., 2011).

Se han propuesto tres principios a través de los cuales los HMA y las plantas asociadas a ellos podrían hacer frente a cambios de su ambiente: 1) óptimos de asignación: las plantas y HMA asignarán preferencialmente biomasa y energía a la adquisición de los recursos que están más limitados, 2) contexto biótico: los HMA dependen del contexto biótico y abiótico; la presencia o ausencia

de herbívoros, patógenos y competidores determinarán las estrategias óptimas de plantas y si la simbiosis mejora la condición de la misma, y 3) adaptabilidad micorrízica: la agilidad ecológica y evolutiva en respuesta a cambios medioambientales depende de la cantidad de variación genética que existe y/o que se puede generar en las poblaciones locales de los hongos (Johnson y col., 2013).

Otra asociación simbiótica relevante, sobre todo en ecosistemas de condiciones extremas, es la que forman algunas raíces con hongos septados oscuros (HSO), los cuales son Ascomycetes, anamórficos y dematiáceos que colonizan intra e intercelularmente (parénquima cortical y elementos del vaso del cilindro vascular central) los tejidos de las raíces. Tienen estructura hifal septada, estrecha y sinuosa, adicionalmente presentan hifas hialinas, delgadas con cuerpos lipídicos en su interior, y forman microesclerocios, los cuales son estructuras análogas a las vesículas de los HMA y han sido consideradas como estructuras de resistencia frente a condiciones adversas (Peterson y Bonfante, 1994; Jumpponen, 2001; Barrow y Aaltonen, 2001).

En contraste, con la gran cantidad de conocimientos que se tiene acerca de los HMA, es sólo en las últimas décadas, que los estudios sobre el posible papel de los HSO en ambientes estresantes, ha sido investigado. En líneas generales, independientemente de la especie de planta hospedante, las estructuras encontradas son: micelio superficial, hifas septadas que penetran en la corteza y microesclerocios melanizados de tamaño variable (Jumpponen y Trappe, 1998; Yu y col., 2001). Estos endófitos están ampliamente distribuidos desde los trópicos

hasta el Polo Norte (Read y Haselwandter, 1981; Currah y Van Dyk, 1986; Laursen y col., 1997, Jumpponen y Trappe, 1998) y han sido encontrados en más de 600 especies de plantas, que representan aproximadamente 320 géneros y 100 familias, incluyendo aquellas que no forman micorrizas (mejorando la adquisición de nutrientes en la planta), en una amplia variedad de hábitats. Han sido identificado en pocas especies de plantas tropicales dada la poca información que se tiene acerca de la simbiosis en la región (Jumpponen y Trappe, 1998). La información acerca de la biología de este grupo es escasa, sin embargo su prevalencia en diversos ambientes colonizando un número importante de especies, podría llevar a considerar que tienen un papel similar a los HMA, en cuanto a la disponibilidad de nutrientes (Mandyam y Jumpponen, 2005).

La presencia de estos hongos en ambientes estresantes, a su vez asociados en algunos casos a especies no micorrízicas, podría indicar su prevalencia sobre los HMA en ambientes extremos; sin embargo este tipo de generalizaciones requiere estudios más detallados (Read y Haselwandter, 1981; Narisawa y col., 2004; Postma y col., 2007). A pesar de su amplia distribución, es muy poco lo que se sabe de la diversidad taxonómica de los HSO. Uno de los aspectos que ha retrasado la adecuada identificación de estos hongos, es el hecho de que no siempre se pueden identificar por medio de caracteres morfológicos, debido a la ausencia de estructuras reproductivas sexuales o asexuales.

La asociación de los HSO con las plantas puede ser considerada en un amplio intervalo que abarca desde el mutualismo al parasitismo (Johnson y col., 1997). El conocimiento que se tiene hasta ahora de su papel en la incorporación

de nutrientes es limitado. Sin embargo, estos hongos son particularmente importantes en los casos en los que los nutrientes se encuentran formando parte de sustancias orgánicas complejas o compuestos recalcitrantes de la materia orgánica, ya que incrementan la disponibilidad de los nutrientes para las plantas (Mandyam y Jumpponen, 2005). Esta capacidad está asociada a la presencia de una serie de enzimas extracelulares producidas por estos hongos, como son amilasas, celulasas, pectinasas, proteasas y xilinasas las cuales se han encontrado en ciertas cepas de HSO como *Phialophora finlandia* y *Phialocephala fortinii* (Caldwell y col., 2000).

Considerando las simbiosis descritas previamente, se puede decir que la actividad de la microbiota rizosférica puede aumentar tanto la disponibilidad como la absorción de nutrientes y también puede proteger contra agentes patógenos de las raíces (Dessaux y col., 2010).

ANTECEDENTES

En los últimos años, a través de la acción de organizaciones campesinas e investigadores, en el páramo de Gavidia aumentó la motivación por preservar las papas nativas. El resultado del enlace entre conocimientos ancestrales y científico-técnicos, lo constituyen una serie de trabajos en donde se destaca: a) el proceso de coevolución de las papas nativas y la riqueza de variedades (existen más de 18 variedades), b) detalles del proceso de cultivo por parte de los campesinos y c) el abordaje de las necesidades a fin de disminuir la pérdida de la dotación genética de las variedades locales de papa (Romero y Monasterio, 2005a). También se ha analizado cuáles son los actores que intervienen sobre la política de la semilla de papa, identificando los procesos de influencias externas en la agricultura papera y la situación actual de la semilla (Romero y Monasterio, 2005b). La sistematización de estos conocimientos ha dado como resultado que se haya declarado como “*Bien de Interés Cultural de la Nación*”, los saberes y tradiciones asociados al cultivo de las papas nativas (Gaceta Oficial N° 40.810 del 15/12/2015).

Diversas investigaciones en torno a esta planta, destacan que la arbolona negra y la papa rosada (*Solanum tuberosum* spp. *andigenum*) tienen mayor contenidos de azúcares reductores, respecto a las papas comerciales (*Solanum tuberosum* spp. *tuberosum*), hecho relacionado a la mayor altitud y menor temperatura. Esto conlleva a la acción de la enzima fosfolipasa; que produce oscurecimiento de las papas al procesarlas como hojuelas, lo que las excluye del mercado manufacturero de papas fritas (Rial y col., 2011), dados los parámetros de calidad de las empresas que las elaboran (Frito-Lay, 2008).

Otros estudios describen cómo las papas nativas son una fuente primaria de genes de resistencia a enfermedades; arbolona negra (ssp. *andigenum*) en comparación al cultivar granola (spp. *tuberosum*), es resistente a *Phytophthora infestans* y a especies de *Pectobacterium*, entre ellas *Pectobacterium carotovorum* (Alva y Oropeza., 2013; Marín, 2015, Barrios, 2015; Coppola, 2015).

El interés por la preservación del páramo venezolano y el control de la franja agrícola data de hace más de dos décadas. Para 1992 se iniciaron los trabajos alrededor de la variedad arbolona (*Solanum tuberosum* spp. *andigenum*) con el objeto de asistir su cultivo con un manejo agronómico sustentable. Se estudió el desarrollo de esta variedad, calibrando un equipo tecnológico que simulaba el desarrollo del cultivo, para así mejorar el manejo agronómico, la eficiencia en el uso del agua y nutrientes (Sarmiento y Bowen, 2002). También se ha descrito la dinámica del N aplicado a las papas, y la dinámica del N y el C en suelos con diferentes tiempos de barbecho como indicadores de la restauración de la fertilidad (Sarmiento y Bottner, 2002; Abreu y col., 2007).

Montilla y col. (2002), reseñan que al iniciar un ciclo de cultivo de papa, hay disminución de la necromasa, raíces y raicillas; sin embargo, el fósforo disponible no disminuye, producto de la fertilización en las parcelas. Otras investigaciones indican que hay mayores valores de biomasa microbiana, carbono, nitrógeno mineralizado, saturación de bases, concentración de magnesio y calcio, en el páramo respecto a una parcela cultivada con papas; por lo tanto, la intervención sobre este ecosistema tiene un impacto negativo sobre las propiedades edáficas

relacionadas con el ciclaje de nutrientes (Llambí y Sarmiento., 1998; Abadín y col., 2002).

En la conversión del páramo a zonas con producción de papas, así el manejo del suelo sea tradicional o comercial, la calidad del suelo se ve afectada, disminuyendo en estos casos la humedad, la capacidad de campo y la capacidad de intercambio catiónico. En un área bajo cultivo tradicional de papas, las poblaciones microbianas aumentan en tamaño pero no muestran cambios en su estructura, ni en la respiración. Por otra parte, en un suelo con manejo agronómico comercial, hay cambios en la estructura de la comunidad, incrementándose la respiración y la nitrificación, ya que al incorporar grandes cantidades de amonio (fertilizantes químicos) se generan nitratos y nitritos en el ambiente (García, 2010).

La aplicación al suelo de enmiendas orgánicas en la región andina del país, constituye una práctica usual a fin de disminuir el uso de fertilizantes químicos en el cultivo de papas comerciales y sostener los rendimientos del rubro; sin embargo, su uso desproporcionado no ha sido exitoso, y se ha recomendado el uso combinado de estas enmiendas con algún fertilizante mineral para mejorar la sincronización temporal y espacial del nitrógeno disponible en el cultivo de papas comerciales (Machado, 2005). Se podría inferir que el uso combinado de enmiendas y fertilización dependería del tipo de manejo previo de los suelos agrícolas y de las especies vegetales a tratar. En este contexto, Arias y Arnaude (2010) indican que no hay diferencia significativa en el rendimiento (34,5 toneladas/ha) al aplicar abono orgánico o fertilización química. También se ha

señalado que con la aplicación de bacterias fijadoras de nitrógeno (*Azotobacter sp.*) a los cultivos, se obtienen rendimientos dentro del promedio (25-30 t/ha) respecto a la fertilización química (Araujo y col., 2011).

Como otra alternativa evitando el uso de fungicidas, en cultivos de papa comercial de Mérida, se ha implementado el uso de *Trichoderma sp.* como biocontrolador, encontrando buenos resultados, ya que se incrementa el rendimiento del cultivo significativamente y disminuye la incidencia producida por *Rhizoctonia solani*, *Thanatephorus cucumeris*, *Spongospora subterranea* y el nematodo quiste de la papa en comparación con un control (Ortega, 2008; Restrepo y col., 2009; García y col., 2012).

El manejo agronómico comercial del suelo conlleva al deterioro de su calidad; en contraste, estudios indican que suelos con sistemas de manejo de descanso favorecen los niveles de materia orgánica del suelo y mejora la estructura del mismo. En suelos con manejos agronómicos tradicionales, la biomasa microbiana se correlaciona con la conductividad hidráulica y el mejoramiento en las condiciones físicas del suelo, lo que se traduce en una mayor actividad biológica de los microorganismos (Jaurixje y col., 2013).

En este sentido, Saini y Grant (1980) detallan que en suelos bajo cultivos continuos de papa se reduce significativamente el porcentaje de los agregados estables en agua, igualmente también hay disminución de las comunidades de HMA. La rotación de cultivos podría incrementar los contenidos de carbono, como ha sido señalado por Angers y col. (1999). Basándose en estos resultados,

los autores recomiendan a los productores de papa hacer rotaciones de cultivos, asegurando también incluir de forrajes ricos en N en sus rotaciones, garantizando la fijación simbiótica del mismo.

Es importante considerar, que de los fertilizantes agregados, solo el 4,0% de P es recuperado por las plantas de papa (He y col., 2012a). Posterior al uso de los suelos agrícolas, podría quedar un remanente de fertilizante formando ácidos orgánicos y otras compuestos que permanecen en el mismo, que podrían tener incidencia en la absorción de P por parte de las plantas de papas en un nuevo ciclo de cultivo.

De Cary y Hervé (2006) describen el efecto de leguminosas nativas en terrenos en descanso sobre la microbiota del suelo durante un cultivo de papa en el altiplano central boliviano. Adicionalmente Hervé y col. (2006) construyeron un balance de nitrógeno en cultivos de papa bajo rotación con descansos largos, similar al realizado por Abreu y col. (2007) en suelos en diferentes tiempos de barbecho en el páramo de Gavidia. En ambos trabajos destacan que la mineralización del nitrógeno es baja y la eficiencia de utilización de este elemento aplicado por fertilización química también es baja, por lo que recomiendan el fraccionamiento de las aplicaciones de los fertilizantes nitrogenados.

Otras investigaciones y experiencias similares se sintetizan en He y col. (2012b) al detallar cómo es la producción sustentable de papas, en especial las de la spp. *tuberosum* en diversos países (China, Italia, Egipto, entre otros). En dichas experiencias resaltan la importancia de la conservación de los suelos a

través de manejos agronómicos con bajos insumos, el uso de enmiendas orgánicas, la reducción del uso de fertilizantes químicos, la implementación de biocontroladores y el potencial uso de asociaciones simbióticas (como las micorrizas) en el incremento del rendimiento en cultivos de papas.

Las diferencias en el manejo agronómico también repercuten sobre la actividad enzimática del suelo, en cultivos colombianos de papas comerciales, la actividad de la proteasa y las diferentes fosfatasas fueron menores respecto a parcelas con manejo tradicional (Avellaneda y col., 2012). En cultivos sin labranza, puede haber mayor contenido de M.O, con lo que se puede incrementar la respiración del suelo por la actividad de los microorganismos en el proceso de descomposición de la misma, de allí que diversas investigaciones han reportado correlación positiva de la M.O con la respiración del suelo, N total y actividad de la fosfatasa ácida. La actividad de esta enzima se incrementa en suelos con bajo pH en donde el P disponible es bajo, ya que la enzima se induce en bajas concentraciones del sustrato y se inhibe en altas concentraciones del mismo. (Gálviz y col., 2007; He y col., 2012b).

Estudios referentes a la actividad de la deshidrogenasa en cultivos de papas, indican que ésta disminuye en suelos donde el uso de fertilizantes minerales es elevado respecto a suelos con manejos tradicionales, dado que la fertilización química puede modificar la comunidad microbiana, además los microorganismos agotan de manera más rápida la fuente de carbono fácilmente degradable, por lo que disminuye la producción de esta enzima (Rivero, 1999; Böhme y col., 2005; Järvan y col., 2014). En otras investigaciones relacionadas

con la actividad de esta enzima en ecosistemas no intervenidos respecto a zonas cultivadas, diversos autores destacan que la actividad de la deshidrogenasa es mayor en zonas no intervenidas, producto de una mayor humificación que favorece la actividad de los microorganismos (Masciandaro y Ceccanti, 1999; Caravaca y col., 2002; Henríquez y col., 2014).

En las últimas décadas, se ha propuesto el uso de hongos micorrízico-arbusculares (HMA) en sistemas de producción vegetal, ya que inciden positivamente en el desarrollo y la nutrición de las plantas, mejorando la incorporación de nutrientes esenciales, e incrementando la resistencia de las plantas en situaciones de desequilibrio biótico o abiótico. Por lo tanto, optimizan el rendimiento de los suelos y cultivos con bajos niveles de insumos, conllevando a una producción vegetal sustentable en condiciones adversas (Sieverding y Barea, 1991).

Los primeros análisis micorrízicos en torno a *Solanum tuberosum* referían que esta especie era de baja micorrización y que su introducción disminuía el espectro de planta hospedante para un inóculo del hongo (Mosse y col., 1980). Sin embargo, se demostró que la papa es un cultivo que responde favorablemente a la inoculación con micorrizas, alcanzando una colonización del 80,0% dependiendo de la especie de hongo involucrada, la variedad de la papa, forma propagativa de la planta y las propiedades del suelo. Además, se han encontrado diferencias significativas en cuanto al peso seco de los tubérculos, peso seco total en plantas y niveles de nutrientes absorbidos (N y P), los cuales fueron mayores en las plantas inoculadas, lo que indica una mejor productividad y rendimiento al usar

HMA en este rubro, ya sea combinado o no con diferentes dosis de fertilización (Moreno, 1988; McArthur y Knowles, 1993).

En Venezuela, se ha reportado que cultivos de papas comerciales inoculados con HMA, presentan mayor altura, grosor del tallo, longitud radical y rendimiento (peso del tubérculo/planta) al compararlas con plantas fertilizadas químicamente (Arias, 2012).

Es importante tener en cuenta lo que se denomina la historia del cultivo, ya que los sembradíos previos y los factores edáficos pueden controlar las poblaciones de HMA; un cambio en la composición de la comunidad de hongos, afecta potencialmente el crecimiento de futuros cultivos según el manejo agronómico que se les dé en un momento dado (Johnson y col., 1991).

Un ejemplo de esto, es el resultado de la inoculación con HMA en cultivos de papas comerciales de la variedad Granola en el estado Táchira, reportado por Cuenca (2015), en donde no se observó ninguna tendencia significativa y la colonización era menor al 30,0%, mientras que los porcentajes de arbusculos y vesículas era cercano a cero. La dependencia de los fertilizantes químicos que se produce en cultivos bajo constante adición de los mismos, produce una selección de HMA menos mutualistas, y además las plantas responden en menor grado a la simbiosis y en su lugar requieren más cantidad de fertilizantes (Picone, 2003). En este sentido, Treseder y col. (2007) resaltan que las plantas reducen la inversión de C en HMA cuando la disponibilidad de N proveniente de la fertilización química es alta.

En el presente estudio hay una situación particular, el cultivo de papas se da sobre los 3300 msnm, y la tendencia en los últimos años era a pensar que en ambientes de fuertes restricciones abióticas (como lo es el páramo venezolano) predominaban plantas sin asociaciones simbióticas (Brundrett, 2009; Newham y col., 2009).

Sin embargo, diversos estudios en alta montaña han demostrado lo contrario. Por ejemplo, a lo largo de la Cordillera de los Andes se ha reportado colonización de HMA sobre los 3000 msnm en diversas familias de plantas, y se ha identificado algunos géneros de estos hongos, como *Acaulospora* sp. y *Glomus* sp. (García y col., 2004; Wolffhugel y Vargas, 2006; Bernal y col., 2006; Schmidt y col., 2008; Urcelay y col., 2011). Resultados similares se han registrado en las Rocallosas (>3500 msnm), así como en el sistema montañoso del Himalaya (>4500 msnm), en donde se han encontrado esporas de *Glomus* sp., *Acaulospora* sp., *Entrophospora*, *Pacispora* sp., *Paraglomus* sp. y *Scutellospora* sp. (Gai y col 2006 a, b; Schmidt y col., 2008; Gai y col 2009).

Respecto a algunos sistemas bajo intervención antrópica en la región altoandina y los HMA, se ha reportado que la colonización disminuye en estas áreas al compararlas con un ecosistema de referencia (García y col., 2004).

En el páramo de Gavidia, los primeros reportes destacan colonización de HMA en el páramo de 75,0%, mientras que en cultivos de papa con manejo agronómico comercial es de 30,0% (Montilla y col., 2002). También se ha descrito cualitativamente micorrización arbuscular en 19 especies de este páramo, y se

encontraron esporas con caracteres taxonómicos que corresponden al género *Glomus* sp. (Montilla y col., 1992); estos autores indicaron adicionalmente, que se debía caracterizar la micotrofia en la spp. *andigenum* cultivada en estos páramos, incluyendo estudios de esporas y de potenciales de colonización micorrízica de estos suelos. Otros resultados presentados por Barnola y Montilla (1997) en el páramo El Banco (3800 msnm), estado Mérida, destacan la existencia de HMA en 14 especies de plantas, así como la presencia de esporas de *Glomus tenue*.

Estudios previos de esta investigación, indican que la colonización es alta en variedades de la spp. *andigenum*: cucuba (62,0%), arbolona (59,0%) y ojos catires (49,0%). De igual forma, se señala que la densidad de esporas supera las 238 esporas.100 g de suelo seco⁻¹ en la rizósfera de estas variedades (Márquez y Cáceres, datos sin publicar).

En relación a los HSO su papel como simbiote ha sido demostrado en algunos trabajos realizados en especies medicinales o de cultivos, con total ausencia de evaluaciones en plantas de zonas tropicales donde sólo se han realizado reportes de su presencia (Fuch y Haselwandter, 2004; Muthukumar y col., 2006). Usuki y Narisawa (2007) reportaron que plantas de *Brassica rapa* (Brassicaceae) inoculada con *Heteroconium chaetospora* exhibieron una alta respuesta de crecimiento. Esta misma especie de hongos HSO, ha mostrado un comportamiento mutualista con 19 plantas hospederas de miembros de las familias Solanaceae, Asteraceae, Malvaceae, Liliaceae, Labiateae y Umbelliferae (Narisawa y col., 1998, 2000). Su posible capacidad de hidrolizar fuentes de P no disponibles para las plantas como fosfato de tricalcio, podría mejorar la disponibilidad de este nutriente para las plantas.

En los Andes y las Rocallosas, se ha encontrado y cuantificando la colonización por HSO (muchas veces acompañados de HMA), los cuales son simbioses importantes bajo entornos adversos y se ha sugerido que podrían reemplazar la función de HMA con el incremento de la altitud y de las bajas temperaturas, ya que también se ha reportado la presencia de estos hongos en regiones árticas y antárticas (Haselwandter y Read, 1982, Väre y col., 1992; Laursen y col., 1997; Schmidt y col 2008; Urcelay y col., 2011).

Los reportes de HMA y HSO señalados anteriormente no siguen el patrón global de distribución altitudinal de los mismos, propuesto por Ruotalainen y col. (2004), por lo que, la distribución de dichos hongos en las montañas europeas no es aplicable a sistemas montañosos más altos y bajo condiciones más extremas (Schmidt y col., 2008).

La actual preponderancia de los HSO en diferentes sistemas hace de estos endófitos un punto de particular importancia sobre todo cuando su presencia está relacionada con ambientes de características abióticas particulares .En la región andina de Venezuela, no se tienen reportes de esta simbiosis, los estudios referidos a los HSO en el país predominan en zonas que van de bosques nublados a sabanas lateríticas con alto contenido de metales pesados (Aguirre, 2012).

OBJETIVOS

Objetivo general:

Estudiar indicadores de calidad de suelo, parámetros micorrízicos y de HSO en localidades recién cosechadas de papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andigenum* y *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) y un páramo circundante a las mismas en los Andes venezolanos.

Objetivos específicos:

- Evaluar el impacto de la introducción del cultivo de dos subespecies de papas en la calidad de un suelo del páramo a través de indicadores químicos (pH, contenidos de N, P y C), físicos (textura del suelo) y biológicos/bioquímicos (respiración basal, carbono microbiano, actividad de la enzima deshidrogenasa y la fosfatasa).
- Evaluar el impacto de la introducción de los cultivos de papas en la colonización micorrízica y de HSO, la densidad de esporas de HMA y el número más probable de propágulos infectivos de HMA y de HSO.

HIPÓTESIS

1. Diferentes manejos agronómicos (tradicionales y comerciales) asociados al cultivo de papa, modifican las condiciones de calidad del suelo en las localidades agrícolas evaluadas; así como la colonización y abundancia de propágulos de hongos micorrízicos arbusculares y hongos septados oscuros respecto a un páramo que tenga más de 25 años sin perturbar.
2. Los indicadores de calidad de suelo, micotrofia y presencia de hongos septados oscuros de sistemas agrícolas bajo la producción de papas nativas (*Solanum tuberosum* spp. *andigenum*) presentarán valores menos contrastantes respecto al páramo sin perturbar, que los obtenidos al comparar la localidad con cultivo de papa comercial y el páramo.

MATERIALES Y MÉTODOS

1-ÁREA DE ESTUDIO.

El estudio se realizó en parcelas pertenecientes al Sr. Ramón Hernández, sector Valle de las Piñuelas, Gavidia, Municipio Rangel, estado Mérida, Venezuela (Tabla 1). En la zona predomina de la actividad agrícola y de pastoreo de baja extensión, hay productores de cereales, ajo (el cual se ha incrementado notablemente) y tubérculos como zanahoria y papa. En los últimos años el manejo comercial de cultivos de papas no ha cesado, a pesar de ello, existen pobladores que mantienen el manejo tradicional de papas nativas.

Tabla 1. Características geográficas de las localidades.

Localidad	Páramo de referencia	Papa nativa (<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>andigenum</i>)	Papa comercial (<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>)
Ubicación (coordenadas)	8°39'56''N, 70°54'43''O	8°40'02''N, 70°54'48''O	8°40'01''N, 70°54'48''O
Altitud (msnm)	3.528	3.363	3.363
Extensión	0,25 ha	0,25 ha	0,25 ha
Pendiente (%)	>10	<5	<5
Variedad o cultivar de papa	-	Guadalupe (Arbolona blanca)	Andinita

La temperatura media anual del área de estudio es de 8,4°C. La precipitación es de 1300 mm distribuida en forma bimodal (época seca entre noviembre y marzo) (Montilla y col., 2002).

En el páramo de referencia, hay diversas especies leñosas características del bosque paramero. En las localidades con cultivo de papas nativas, no hay especies arbóreas, ni arbustivas, solo destaca la presencia de hierbas (Poaceae, Asteraceae y Brassicaceae como *Lepidium virginicum*). Información más detallada sobre la composición florística de los sitios estudiados se presenta en la Tabla 2.

Tabla 2. Lista de familias y especies de plantas presentes en las áreas de estudio.

Localidad	Familia	Especie	Nombre común en la zona
Páramo de referencia	Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp.	Chircor
	Asteraceae	<i>Espeletia schultzii</i>	Frailejón
	Asteraceae	<i>Senecio formosus</i>	Tabacote
	Berberidaceae	<i>Berberis goudotii</i>	Uña de gato
	Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i>	Anchotico
	Ericaceae	<i>Gaultheria prostrata</i>	Chivacu
	Myricaceae	<i>Myrica pubescens</i>	Incinillo
	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	Manteco
	Proteaceae	<i>Roupala</i> sp.	Yaque
	Melastomataceae	<i>Chaetolepis lindeniana</i>	Chispeador
Papa nativa	Poaceae	-	Hierba de caballo
	Asteraceae	-	Hierba Rusia
Papa comercial	Asteraceae	<i>Matricaria chamomilla</i>	Manzanilla
	Brassicaceae	<i>Lepidium virginicum</i>	Mastuerzo
	Poaceae	-	Hierba de gallina

2-CARACTERÍSTICAS DE LOS CULTIVOS DE PAPAS:

En la Tabla 3 se detallan las características del manejo agronómico de las diferentes subespecies de papas presentes en las localidades.

Tabla 3. Características del manejo agronómico de las diferentes subespecies de papas.

Especie	<i>Solanum tuberosum</i> spp. <i>andigenum</i>	<i>Solanum tuberosum</i> spp. <i>tuberosum</i>
Variedad / Cultivar	Variedad: Guadalupe (Arbolona blanca)	Cultivar: Andinita
Tipo de papa	Nativa	Comercial
Origen de la variedad / cultivar	Venezuela	Venezuela (González y col., 2005; Rodríguez y col., 2008).
Cultivos previos	Sí	No
Rotación de cultivos	Sí: Papa→Avena→Trigo→ Brócoli→Ajo→ Papa	Sí: Después de varios ciclos con cultivos de papa. Avena→Trigo→ Brócoli→Ajo→Papa
Años bajo diferentes cultivos	5	2
Descanso entre siembras	3 meses	2 meses
Ciclo de cultivo (meses)	7-9	4
Cosechas/ año	1	2-3
Manejo agronómico	a-Arado con bueyes b-Abonos orgánicos c-Siembra d-Cosecha	a-Arado con bueyes b-Fertilizantes químicos + Abono orgánico c-Siembra d-Cosecha
Riego	No hay	No hay
Abonos orgánicos	Gallinaza. 5.600Kg/ha	-Gallinaza 5.600Kg/ha -Humus de lombrices 84,5 L/ha
Siembra	Mes y medio / 2 meses posterior a la aplicación de	1 mes posterior a la aplicación de enmiendas orgánicas (Enero-Mayo-Agosto)

	enmiendas orgánicas (Mayo)	
Biocontroladores	No hay	<i>Trichoderma</i> sp. 1Kg/ha
Fertilización química	No hay	N,K,P, Ca, Sulfatos 400Kg/ha
Herbicidas	No hay	No hay
Fungicida	No hay	No hay
Fumigación	No hay	No hay
Rendimiento	10.000Kg/ha	10.000Kg/ha
Duración postcosecha	9 meses	2 meses
Resistencia a <i>Phytophthora infestans</i>	Si	Si
Preferencias del agricultor	Buen tamaño y sabor	Tiempo de cosecha y tamaño
Características para la venta	Buen tamaño y sabor	Buen tamaño.

3-MUESTREO:

El muestreo se realizó en tres parcelas en el páramo de Gavidia (ver Tabla 1), el 13 de diciembre de 2014 (época seca). Dos de las parcelas correspondieron a áreas postcosecha con papas nativas bajo manejo tradicional (PN) y papas comerciales (PC) bajo manejo agronómico más intensivo. El muestreo en estas áreas cultivadas se hizo una semana después de la cosecha. La tercera parcela era un páramo (PR) con 25 años sin perturbar luego del último cultivo de papas

nativas, el cual se tomó como el ecosistema de referencia. Cada parcela tenía una extensión aproximada de 0,25 ha.

3.1-Calidad de suelo: Se efectuó un muestreo aleatorio simple en cada parcela, tomando 25 muestras a una profundidad de 0-20 cm. Posteriormente, al azar, se seleccionaron obtuvieron 5 muestras las cuales se mezclaron de manera homogéneas para obtener finalmente 5 muestras compuestas por cada una de las parcelas o tratamientos.

3.2-Estudio micorrízico: Se colectaron aleatoriamente 3 muestras de suelo de cada localidad para determinar la micotrofia del sistema. Adicionalmente, se tomaron 3 muestras tanto de la rizósfera, como de las raíces de las especies que se detallan en la Tabla 4, para determinar el estatus micorrízico de las mismas.

Tabla 4. Plantas seleccionadas para el análisis micorrízico.

Localidad	Especie	Nombre común en la zona
Páramo de referencia	<i>Myrica pubescens</i> (Myricaceae)	Incinillo
	<i>Baccharis</i> sp. (Asteraceae)	Chircor
	<i>Berberis goudotii</i> (Berberidaceae)	Uña de gato
	<i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)	Anchotico
	<i>Gaultheria prostrata</i> (Ericaceae)	Chivacu
	<i>Myrsine coriacea</i> (Myrsinaceae)	Manteco
	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Melastomataceae)	Chispeador
Papa nativa	- (Poaceae)	Hierba de caballo
	- (Asteraceae)	Hierba Rusia

Papa comercial	<i>Lepidium virginicum</i> (Brassicaceae)	Mastuerzo
	<i>Matricaria chamomilla</i> (Asteraceae)	Manzanilla
	- (Poaceae)	Hierba de gallina

4-EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL SUELO.

4.1-Indicadores físicos.

a) Contenido de humedad: La determinación se realizó a través de una relación entre el peso fresco y el peso seco de cada muestra, este último determinado luego de secar una muestra de suelo húmedo en una estufa por tres días a 80° C (Rhoades, 1982).

b) Capacidad de campo: Se realizó mediante la estimación de la diferencia del volumen de agua agregado y colectado en un cilindro graduado a una masa conocida de suelo previamente secada (Klute, 1986).

c) Textura: Se efectuó a través de la sedimentación diferencial de los diferentes tipos de partículas del suelo, tamizando el suelo previamente secado y tratándolo con pirofosfato de sodio (0,02N), para luego mezclarlo mecánicamente, y hacer lecturas con un hidrómetro y un termómetro (Bouyoucos, 1962).

4.2-Indicadores químicos.

a) Determinación del pH del suelo: Se realizó con un pH-metro, utilizando una proporción suelo:agua de 1:2,5 (gramos) (Allen y col., 1974).

b) Carbono orgánico del suelo: Se efectuó siguiendo la metodología de la oxidación húmeda del carbono y su determinación colorimétrica (Baker, 1976).

c) Materia orgánica: La misma se evaluó a través de la relación $\%MOS = \% CO \times 1,724$ (Baker, 1976).

d) Nitrógeno total del suelo: Se evaluó haciendo digestión en condiciones ácidas de las muestras de suelo y su posterior determinación colorimétrica del amonio producido a 655nm (Bremner, 1982).

e) Fósforo disponible en el suelo: Se efectuó con la extracción de fósforo con bicarbonato y determinación colorimétrica a 880nm del mismo (Olsen y col., 1954).

4.3-Indicadores biológicos/bioquímicos.

a) Respiración basal: Se estandarizaron las muestras llevándolas a 50,0% de su capacidad de campo y se efectuó la cuantificación del CO_2 desprendido y atrapado en una disolución de álcali (Alef y Nannipieri, 1995).

b) Carbono microbiano: Se estandarizaron las muestras llevándolas a 50,0% de su capacidad de campo y se realizó la cuantificación del carbono microbiano a través de la respiración inducida por sustrato (Anderson y Domsch, 1978).

c) Coeficiente metabólico (qCO_2): Se obtuvo del cociente entre la respiración basal y el carbono microbiano (Anderson y Domsch, 1985).

d) Actividad de la enzima deshidrogenasa: Se cuantificó a través de la extracción con metanol y determinación colorimétrica del trifenílformazan que se

origina después de incubar una muestra de suelo con una solución acuosa de Trifenil tetrazolio (Casiola y col., 1964. Modificado por Paolini, 2011).

e) Actividad de la fosfatasa ácida: Se evaluó con la determinación colorimétrica del p-nitrofenol liberado cuando el suelo es incubado con una solución tamponada de p-nitrofenilfosfato (Tabatabai y Bremmer, 1969. Modificado por Paolini, 2011).

5-ANÁLISIS DE PARÁMETROS MICORRÍZICOS.

5.1-Colonización micorrízico-arbuscular (PMA): La colonización micorrízica se determinó mediante el clareado con KOH al 10%, acidificación con HCl al 10% y tinción con azul de tripano (Phillips y Hayman, 1970). Las raíces teñidas se evaluaron al microscopio óptico para cuantificar la presencia o ausencia de estructuras fúngicas por el método de Mc. Gonigle y col. (1990). Para ello se realizaron observaciones de cada muestra al microscopio óptico (200X).

La presencia o ausencia de cada estructura micorrízica se evaluó en cada campo de manera independiente. Los resultados se expresaron en porcentaje, a través de las siguientes fórmulas:

$$PMA = (N^{\circ} \text{ de campos colonizados} - NNF) / (N^{\circ} \text{ de campos observados}) * 100$$

Donde: PMA es el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares y NNF es el número de campos no colonizados.

El porcentaje de colonización por arbusculos (PA) se calculó como:

$$PA = (N^{\circ} \text{ de campos con arbusculos}) / (N^{\circ} \text{ de campos observados}) * 100$$

Para determinar el porcentaje de colonización por vesículas, enrollados e hifas solas, se utilizó la misma relación de colonización que para los arbusculos.

5.2-Densidad de esporas micorrízicas arbusculares: Las esporas se aislaron a partir de 50 g de cada muestra, según el método de tamizado húmedo, decantado y centrifugación en sacarosa (Sieverding, 1991). Se contaron las esporas vivas (enteras y con contenido lipídico) con un microscopio estereoscópico (40X). Los resultados se expresaron en N° de esporas 100 g⁻¹ de suelo seco.

5.3-Montaje de esporas aisladas: Luego de ser aisladas, los morfotipos más comunes se colocaron en un portaobjeto con PVLG y se observaron al microscopio óptico (400X) en el Laboratorio de Ecología de Suelos del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, junto a la MsC. Lovera Milagros, para lograr una aproximación a su identificación taxonómica.

5.4-Número más probable de propágulos infectivos (NMP): De acuerdo al método de Porter (1979) modificado por Sieverding (1991), se realizaron diluciones seriadas de suelo de cada localidad, con el mismo suelo previamente esterilizado, y se sembraron plántulas *Vigna luteola*, leguminosa herbácea altamente micotrófica (Hernández y col., 2000). A las seis semanas se cosechó la totalidad de las plantas y se tomó en cuenta como colonización micorrízica positiva la presencia de al menos un punto de entrada en la corteza radical. El cálculo del número más probable de propágulos (NMP) se efectuó según las fórmulas señaladas por Sieverding (1991).

A través de los métodos 5.1 y 5.2 también se puede observar y cuantificar las estructuras dematiáceas de los HSO, los cuales se visualizan de color ambar-marrón dentro de las raíces teñidas con azul de tripano.

6-ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Los resultados se procesaron estadísticamente mediante ANOVA de una vía, tomando en cuenta los suelos bajo diferentes manejos agronómicos respecto a la referencia (páramo). A fin de analizar las relaciones entre las variables estudiadas de la calidad del suelo, y evaluar si había separación o no de los suelos de las localidades en función de las mismas, se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman para los indicadores de calidad del suelo y se efectuó un análisis de componentes principales (ACP), con valores centrados y estandarizados. Adicionalmente, se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC) y un análisis de conglomerados (ACG) con todas las variables estudiadas, tanto de los indicadores de calidad de suelo como el análisis micorrízico.

RESULTADOS

A continuación se presentan los resultados obtenidos para los diferentes indicadores de calidad del suelo en cada localidad.

1.INDICADORES FÍSICOS.

1.1-Textura.

En la Tabla 5 se puede detallar el contenido de las partículas que conforman el suelo, las mismas no difieren significativamente entre localidades. Hay mayor porcentaje de arena respecto a las partículas de limo y arcilla. La textura del suelo es franco-arenosa, tanto en el páramo de referencia como en los sistemas bajo manejo agrícola.

Tabla 5. Textura del suelo. $\bar{X} \pm ES$. Letras diferentes indican diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,05$).

	Páramo de referencia	Papa nativa	Papa comercial
Arena (%)	60,7 \pm 0,7 a	59,2 \pm 0,8 a	61,8 \pm 1,2 a
Limo (%)	29,0 \pm 1,6 b	29,8 \pm 2,0 b	30,5 \pm 1,3 b
Arcilla (%)	10,4 \pm 2,9 c	11,0 \pm 1,3 c	7,7 \pm 1,8 c

1.2-Capacidad de campo.

El páramo (PR) presentó la mayor capacidad de campo ($1,2 \pm 0,04$ g agua.g suelo⁻¹) al compararlo con los sistemas bajo manejos agronómicos, dicha diferencia fue significativa (ver Figura 1). La localidad en la cual se produce papa

comercial (PC) posee la menor capacidad de campo ($0,6 \pm 0,05 \text{ g agua.g suelo}^{-1}$), mientras que en el área de papas nativas (PN) tiene valores intermedios de este indicador ($0,8 \pm 0,04 \text{ g agua.g suelo}^{-1}$).

1.3-Contenido de humedad.

Los contenidos de humedad al momento de muestreo presentan una disminución al comparar el páramo con las localidades en donde se producen papas. El mayor porcentaje de humedad se obtuvo en PR ($55,8 \pm 1,3 \%$), dicho valor fue significativamente diferente al de las localidades con manejos agronómicos, las cuales difieren significativamente entre sí, siendo PN 1,5 veces mayor a PC ($23,5 \pm 1,1$) (ver Figura 1).

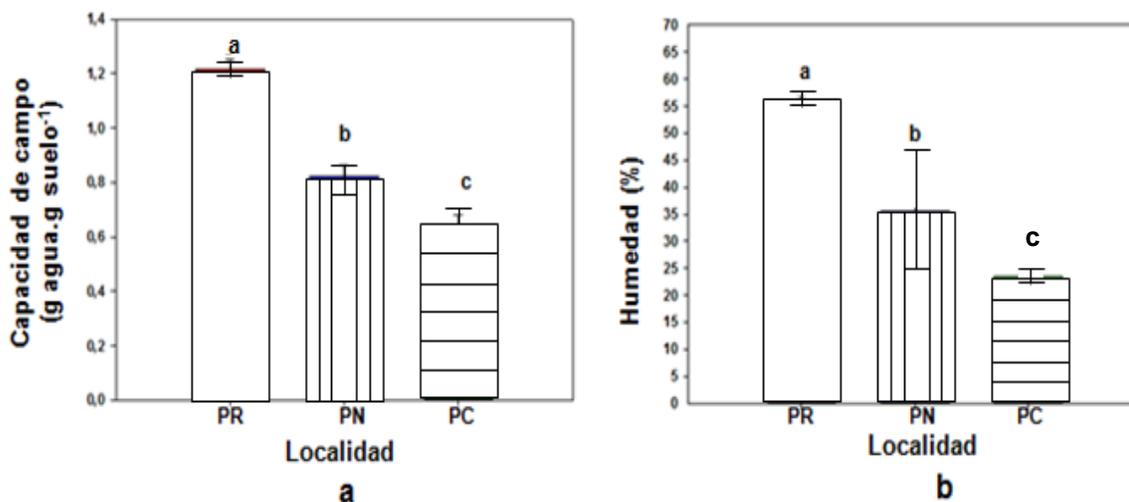


Figura 1. Indicadores físicos. $\bar{X} \pm \text{ES}$. a:Capacidad de campo. b:Contenido de humedad. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

2.INDICADORES QUÍMICOS.

2.1-pH.

Los pH de cada localidad son significativamente diferentes (Figura 2). El suelo del páramo es extremadamente ácido, basándose en las categorías asignadas por la USDA (1998), presentando el valor más bajo de pH ($4,1 \pm 0,02$), mientras que el suelo de las parcelas postcosecha de papas nativas entra en la categoría de muy fuertemente ácido ($4,7 \pm 0,02$) y en el área con producción de papas comerciales, el suelo es fuertemente ácido ($5,01 \pm 0,07$).

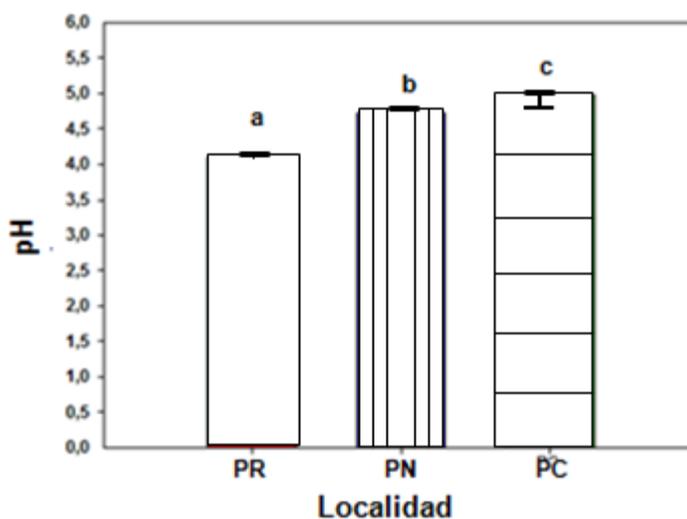


Figura 2. pH del suelo. $\bar{X} \pm ES$. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

2.2-Materia orgánica.

El contenido de materia orgánica es muy alto en las tres localidades de acuerdo a los criterios del MOP (1973). Los valores registrados fueron de : $18,3 \pm 0,7\%$; para PR, $16,2 \pm 0,8\%$ para PN y $17,2 \pm 1,1\%$ para PC. Los mismos no se diferencian estadísticamente entre sí (ver Figura 3).

2.3-Carbono orgánico.

Ya que el contenido de materia orgánica es una función del contenido de C orgánico en el suelo, el comportamiento de este último es similar al observado para la materia orgánica, no se observaron diferencias significativas entre parcelas, los valores de C orgánico son muy altos de acuerdo a los criterios del MOP(1973). Los valores registrados fueron de $10,6 \pm 0,4$; $9,4 \pm 0,5$ y $9,5 \pm 0,3$ % para PR, PN y PC respectivamente (ver Figura 3).

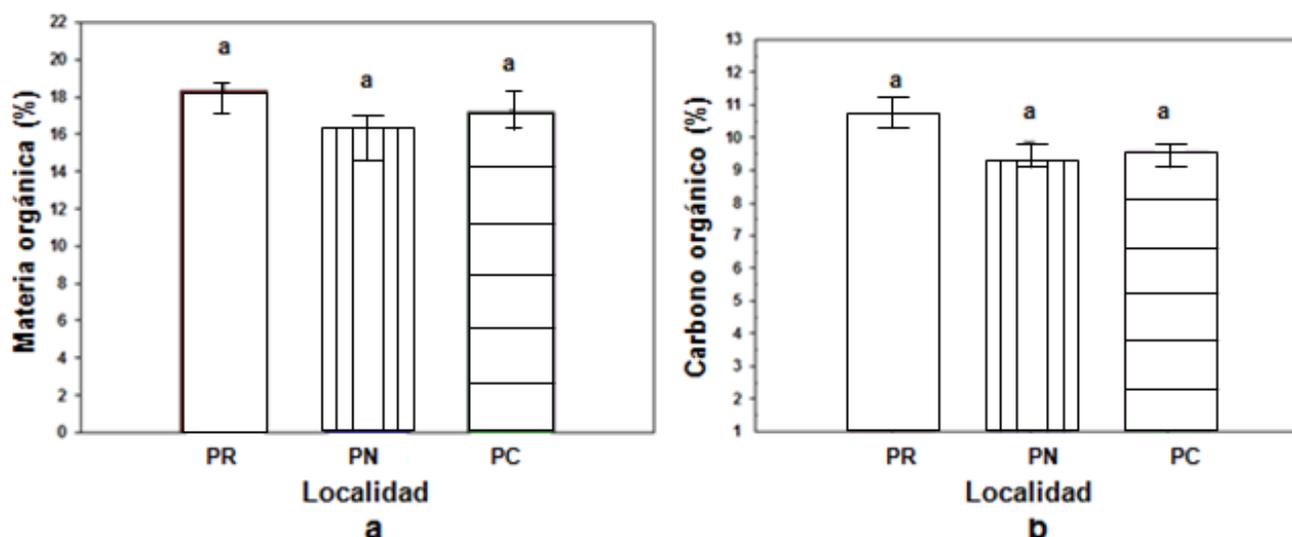


Figura 3. Indicadores químicos. $\bar{X} \pm ES$. a: Contenido de materia orgánica. b: Contenido de carbono orgánico. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

2.4-N total.

El contenido de nitrógeno total varió significativamente entre las localidades estudiadas (Figura 4). Así mismo, dichos valores son muy altos, tomando en cuenta que superan el 0,5% (M.O.P, 1973). El contenido del indicador químico es mayor en la parcela de papas comerciales ($0,8 \pm 0,03$ %), el menor valor se encuentra en el páramo ($0,6 \pm 0,06$ %), y el suelo de la localidad con papas nativas, no se diferencia significativamente respecto a las otras zonas, es decir, presenta valores intermedios ($0,7 \pm 0,02$ %).

2.5-Relación C:N.

En el páramo y en las localidades con manejos agronómicos, la relación carbono y nitrógeno es alta para todos los sitios evaluados (M.O.P, 1973). Los valores fueron de $19,6 \pm 2,8$ para PR, $14,1 \pm 0,8$ para PN y $12,4 \pm 0,8$ para PC.

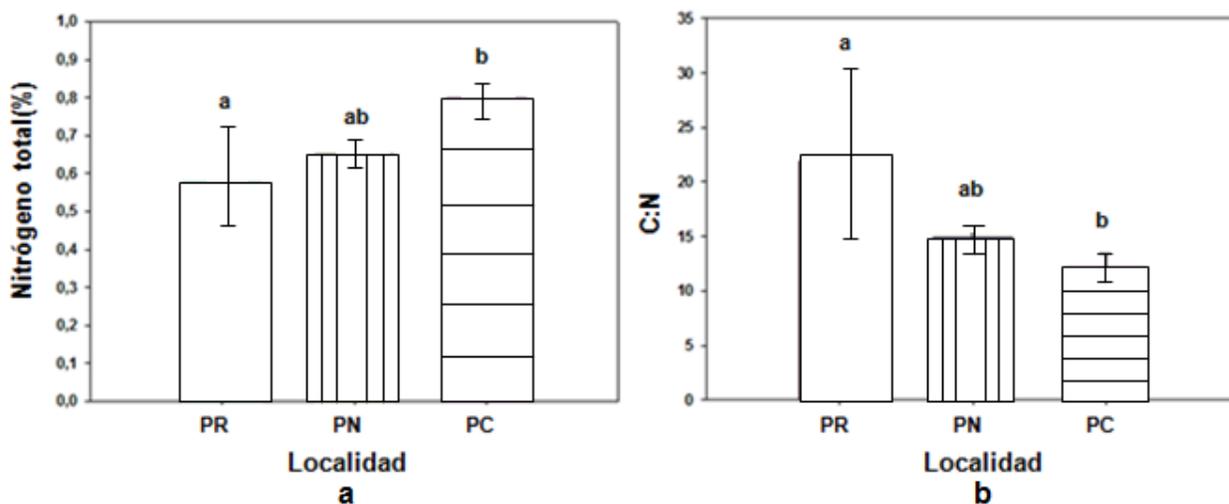


Figura 4. Indicadores químicos. $\bar{X} \pm ES$. a: Contenido de nitrógeno. b: Relación carbono-nitrógeno. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

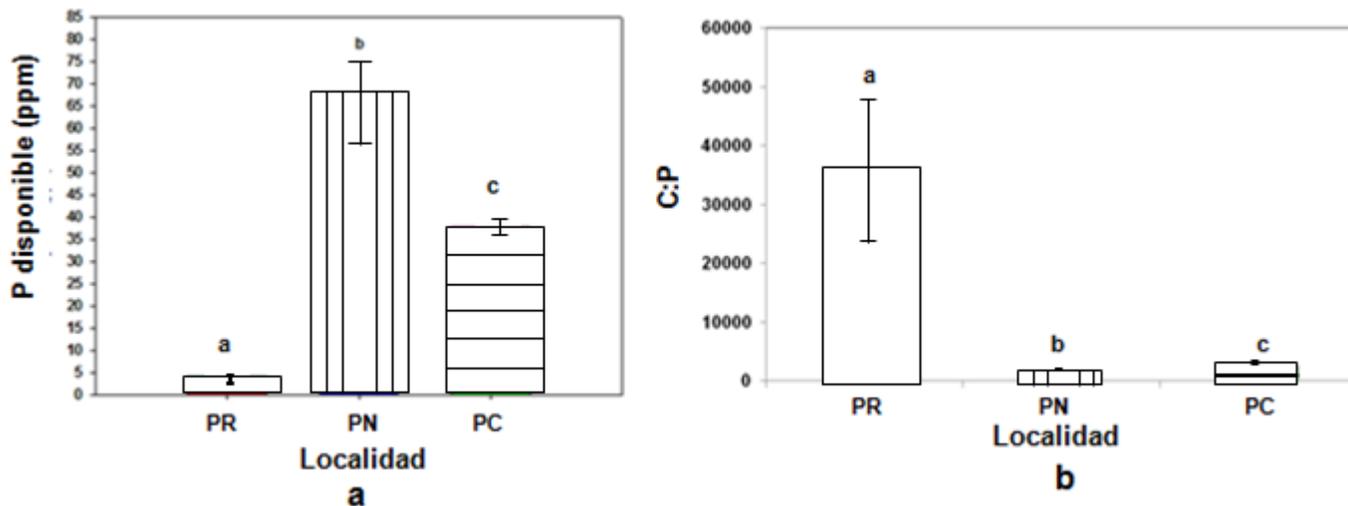


Figura 5. Indicadores químicos. $\bar{X} \pm ES$. a: Fósforo disponible. b: Relación carbono-fósforo. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

2.6-P disponible.

Al cotejar los resultados en las diferentes localidades, estos son significativamente diferentes (ver Figura 5). En orden ascendente, se aprecia que la menor disponibilidad de fósforo se encuentra en PR, con valores de $4,1 \pm 0,9$ ppm, entrando en la categoría de muy baja disponibilidad (M.O.P, 1973); seguido de PC con una disponibilidad muy alta de $37,7 \pm 1,7$ ppm, mientras que PN tiene un contenido de fosforo muy alto ($88,1 \pm 11,6$ ppm).

2.7-Relación C:P.

La relación entre carbono y fósforo varían significativamente entre las áreas de estudio, y presentan una tendencia contraria al contenido de P disponible, siendo mayor en el páramo de referencia respecto a las áreas bajo manejos agronómicos (Figura 5). Las tres localidades tienen valores de $35062,2 \pm 12367,9$

para PR, $1200,7 \pm 271,4$ para PN y $2546 \pm 129,8$ para PC, los cuales están por encima de lo señalado en la bibliografía para que ocurra mineralización del P (C:P=200-300) (Tisdale y Nelson, 1975; Fuentes, 1999).

3.INDICADORES BIOLÓGICOS.

3.1-Respiración basal.

Al detallar los resultados de la respiración basal en la Figura 6, se observa que no hay diferencias significativas entre PR y PN, y dichos valores son 5 veces mayores respecto a PC que presenta el menor valor ($7,3 \pm 3,5 \text{ mgC-CO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$).

3.2-Carbono microbiano.

Los resultados obtenidos, destacan que indirectamente hay mayor biomasa de microorganismos del suelo presentes en el páramo de referencia ($933,8 \pm 68,1 \text{ mgC} \cdot \text{Kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), respecto a las áreas con manejos agrícolas (Figura 6), éstos últimos no presentan diferencias entre ellos.

3.3-Coeficiente metabólico.

Al relacionar la respiración basal con el carbono microbiano en las diferentes localidades, se obtiene que el coeficiente metabólico es menor en la zona con un manejo agronómico comercial ($0,02 \pm 0,007 \text{ mg C-CO}_2 \cdot \text{mgC}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) respecto al páramo y a la parcela de papas nativas, las cuales no presentan diferencias estadísticas entre sí (\bar{X} : $0,05 \pm 0,004 \text{ mg C-CO}_2 \cdot \text{mgC}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) (ver Figura 7). De acuerdo a estos resultados, la actividad de los microorganismos del

suelo con manejo agronómico comercial se considera más eficiente desde el punto de vista metabólico en comparación a las otras dos localidades.

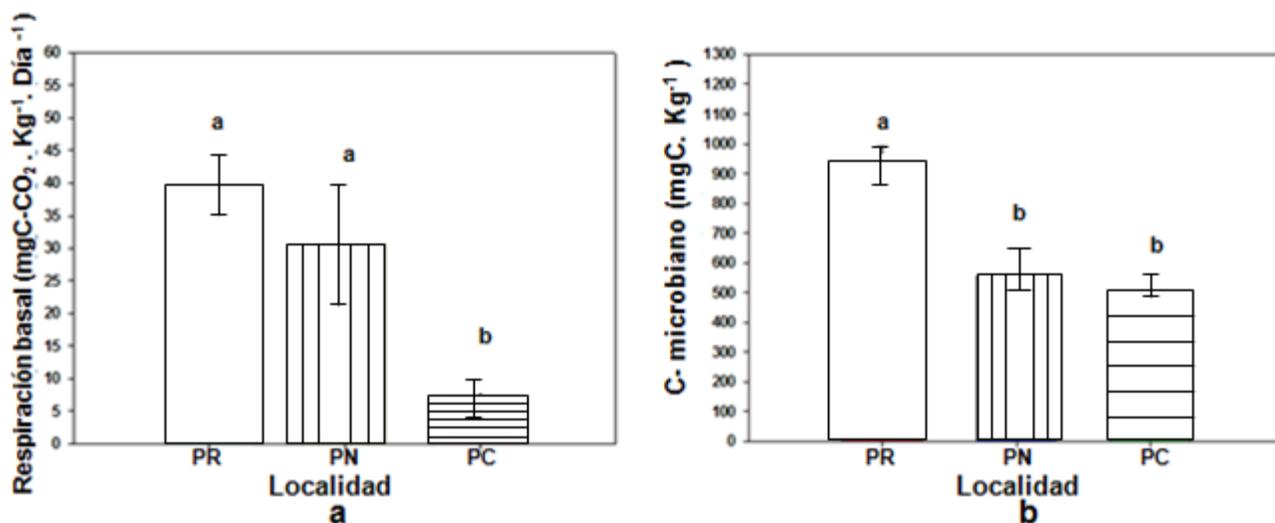


Figura 6. Indicadores biológicos. $\bar{X} \pm ES$ a: Respiración basal. b: Carbono microbiano. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

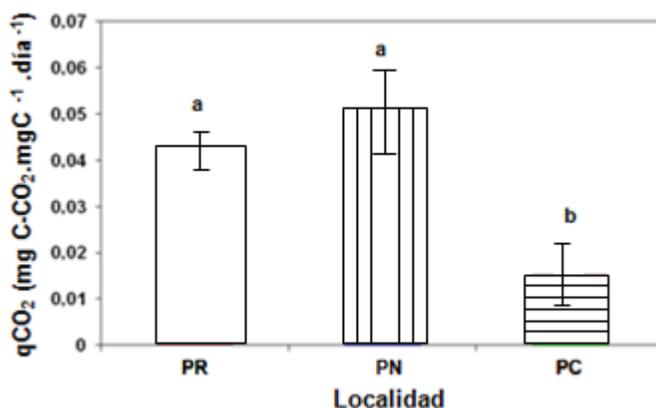


Figura 7. Coeficiente metabólico. $\bar{X} \pm ES$. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

3.4-Actividad de la deshidrogenasa.

En la Figura 8 se observa una tendencia a la disminución de la actividad enzimática de la deshidrogenasa al ir del páramo hasta la localidad con un manejo agronómico comercial. Los valores de este indicador oscilan entre $0,03 \pm 0,01$; $0,01 \pm 0,002$ y $0,004 \pm 0,001$ $\mu\text{moles TPF}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ para PR, PN y PC respectivamente.

3.5-Actividad de la fosfatasa ácida.

En los resultados obtenidos se observa que hay mayor actividad de la fosfatasa ácida en el páramo ($19,3 \pm 4,1$ $\mu\text{moles p-NF}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$.) respecto a las áreas bajo los cultivos de las diferentes especies de papa (Figura 8). Cabe destacar que estas últimas no mostraron diferencias entre ellas

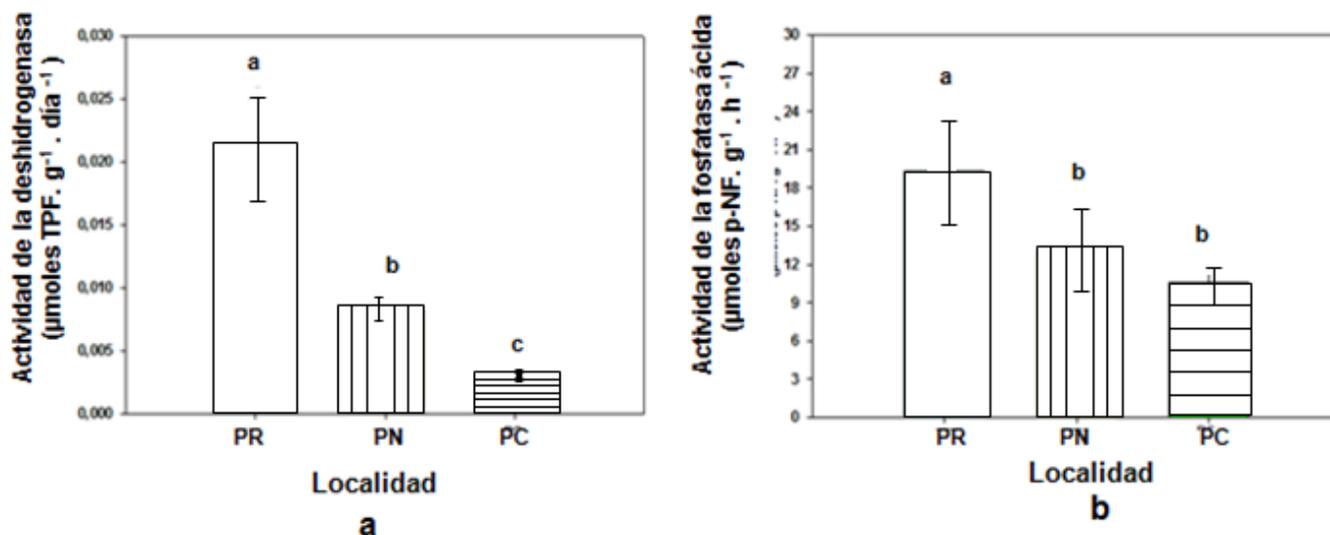


Figura 8. Indicadores biológicos: Actividad enzimática. $\bar{X} \pm \text{ES}$. a: Deshidrogenasa. b: Fosfatasa ácida. PR: Páramo de referencia. PN: Suelo bajo cultivo de papa nativa. PC: Suelo bajo cultivo de papa comercial. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES.

En la Figura 9, se aprecia la relación positiva o negativa existente entre los diferentes indicadores de calidad de suelo estudiados en las diferentes localidades. Se detalla la distribución de los diferentes puntos de muestreo, los puntos correspondientes al páramo se ubican entre el primer y cuarto cuadrante, mientras que los puntos del cultivo de papas nativas se encuentran en el tercero y cuarto y por último los del suelo de cultivos comerciales de papa se ubican en el segundo y tercer cuadrante.

Se evidencia la correlación positiva existente entre el pH con el nitrógeno total y el fósforo disponible, y la correlación negativa con otros indicadores, como la actividad de la fosfatasa ácida, y las asociadas al carbono orgánico (materia orgánica, carbono microbiano, relaciones C:N y C:P).

El suelo del páramo de referencia se correlaciona positivamente con la mayoría de los indicadores de calidad: Materia orgánica, carbono microbiano, actividad de la fosfatasa ácida, carbono orgánico, humedad, capacidad de campo, actividad de la deshidrogenasa, respiración basal, coeficiente metabólico y contenido de arcillas.

Mientras que la mayoría de los puntos de muestreo del suelo de la localidad postcosecha de papas nativas, se correlaciona positivamente solo con el pH y la disponibilidad de fósforo y nitrógeno total del suelo.

La parcela con manejo agronómico comercial están correlacionada positivamente con los porcentajes de las partículas más grandes de suelos, limo y arena.

En la tabla de correlaciones (anexo 1), se aprecia como los indicadores físicos, la humedad y la capacidad de campo juegan roles importantes en este ecosistema, estando relacionados significativamente con 9 de las variables empleadas. En otro aspecto físico, la textura no se relacionó significativamente con otros indicadores, solo entre las mismas partículas.

De manera similar se aprecia el comportamiento del pH (indicador químico) el cual se correlaciona con la mayoría de los indicadores analizados, ya sean físicos, biológicos o con otros químicos. La materia orgánica se correlacionó positiva y significativamente únicamente con el carbono orgánico.

Los indicadores biológicos, están ligados fuertemente entre sí (respiración basal-carbono microbiano-actividad enzimática), y a su vez tienen correlaciones con los cocientes entre el carbono con nutrientes como el nitrógeno y el fósforo.

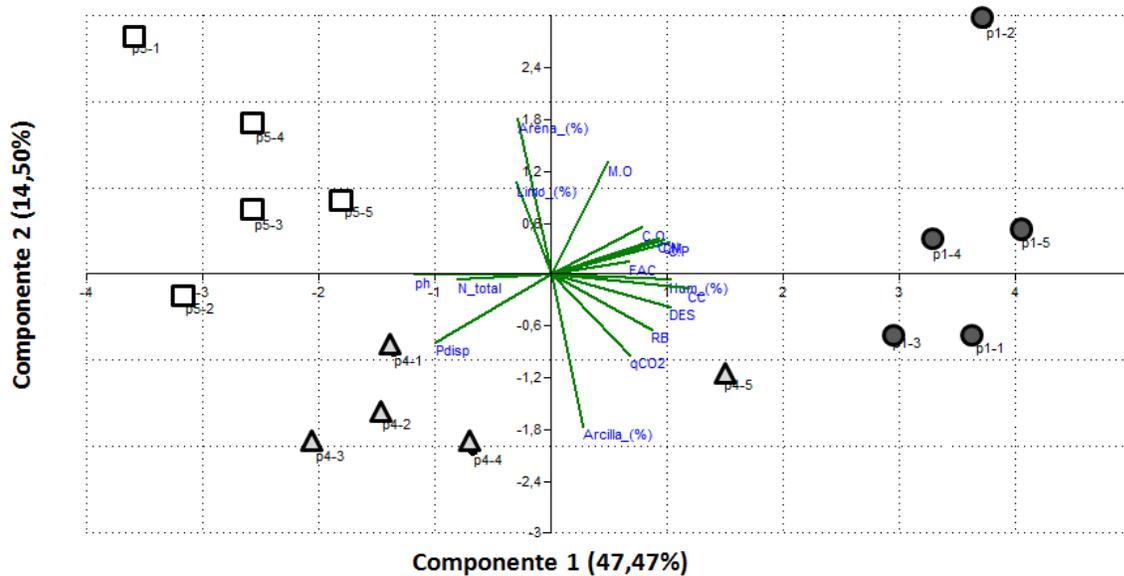


Figura 9. Análisis de componentes principales para los indicadores de calidad de suelo. Se presentan el primer y segundo componente que recogen el 47,45% y 14,50% de la varianza respectivamente. Círculos: Páramo de referencia. Triángulos: Suelo postcosecha de papa nativa. Cuadrados: Suelo postcosecha de papas comerciales.

PDisp: Fósforo disponible. C.O: Carbono orgánico. M.O: Materia orgánica. DES: Actividad de la deshidrogenasa. FAc: Actividad de la fosfatasa ácida. RB: Respiración basal. C.M: Carbono microbiano. qCO₂: Coeficiente metabólico. CC: Capacidad de campo. Hum(%): Contenido de humedad. pH. N: Nitrógeno total. C:N Relación carbono-nitrógeno. C:P: Relación carbono-fósforo.

ANÁLISIS MICORRÍZICO.

1-Estatus micorrízico del sistema.

1.1-Porcentaje de colonización micorrízica (PMA).

En la Figura 10 se muestra el porcentaje de colonización micorrízica de las localidades estudiadas, dichos porcentajes son altos (>50%, según Ferrer y Herrera (1988)).

El páramo de referencia presentó un valor de colonización de $61,5\% \pm 1,0$, mientras que el cultivo de papa nativa y cultivo de papa comercial presentaron valores de colonización de $66,4\% \pm 3,0$ y $66,1\% \pm 2,4$ respectivamente. No se presentaron diferencias significativas entre los sistemas agronómicos y el páramo.

Entre las estructuras de HMA encontradas en las localidades, destaca el predominio de hifas, con valores mínimos de colonización de 55,0% (ver Figura 10), seguida de las vesículas (16,0%), enrollados hifales (13,0%) y arbusculos (2,0%).

De estas estructuras MA, se encontraron diferencias significativas solo en el contenido vesículas en el páramo de referencia, en donde la cantidad de estas estructuras es 2 veces mayor respecto a las localidades bajo cultivo de papas ($16,4 \pm 0,1$ %) (Figura 10).

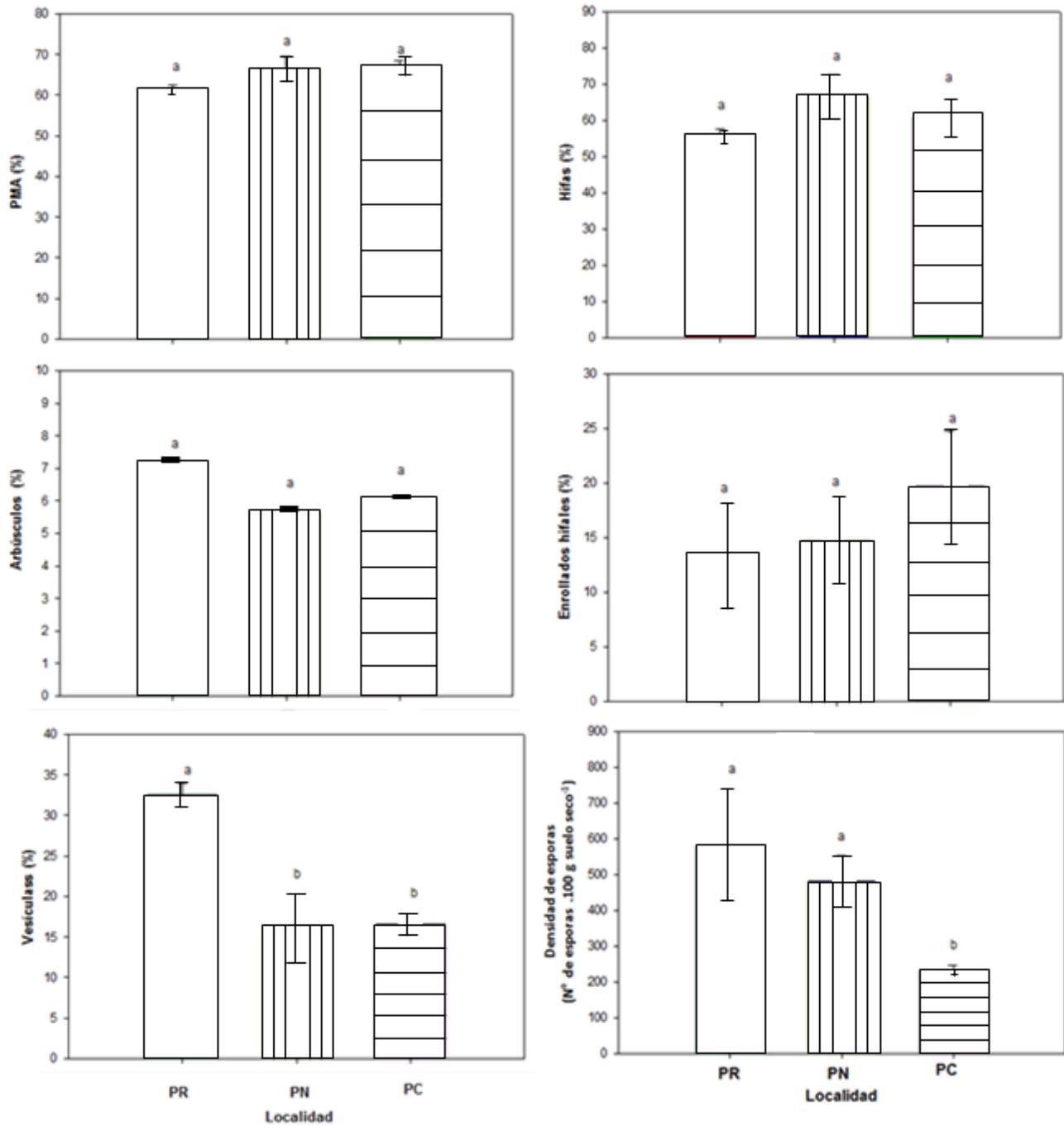


Figura 10. Micotroía del sistema. $\bar{X} \pm ES$. PR: Páramo de referencia. PN: Parcela postcosecha de papas nativas. PC: Papas comerciales. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

En la Figura 11 se detallan diferentes estructuras de los HMA presentes en cada localidad.

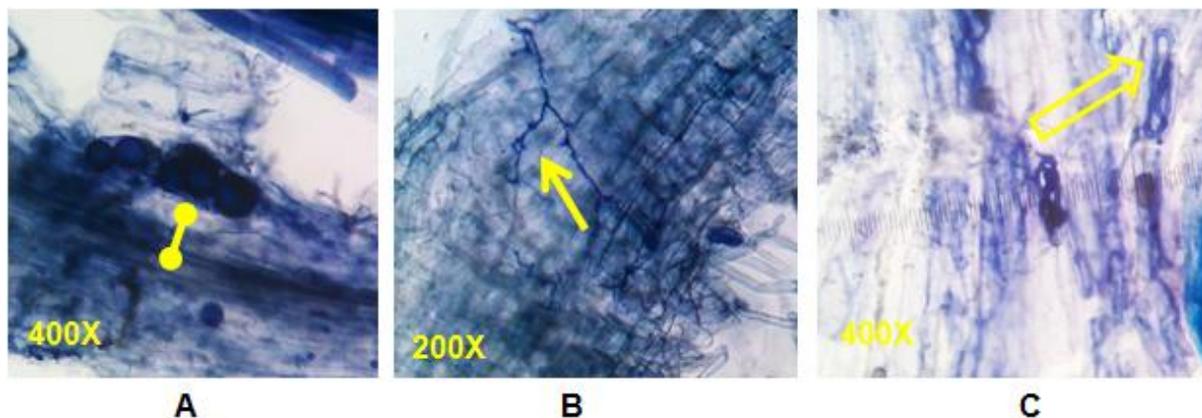


Figura 11. Estructuras de HMA. A: Suelo del páramo de referencia. B: Suelo postcosecha de papas nativas. C: Suelo postcosecha de papas comerciales. Se detallan vesículas (barra de puntas circulares), hifas (flecha continua) y enrollados hifales (flechas sin relleno).

1.2-Densidad de esporas.

La densidad de esporas en el páramo y en el cultivo con papa nativa no presentaron diferencias significativas entre sí, obteniéndose en promedio entre ambas localidades de $530,6 \pm 42,2$ esporas en 100 gramos de suelo seco, mientras que en el cultivo de papa comercial, la densidad de esporas es 2,3 veces menor, cuantificando solo $233,3 \pm 14,1$ esporas.100g de suelo seco⁻¹ (ver Figura 10).

1.3-Número más probable de propágulos colonizadores (NMP).

Los valores de propágulos de HMA evaluados a través del NMP, no presentaron diferencias significativas entre sí. El promedio de los valores en las localidades indica que hay 359008,9 propágulos colonizadores por cada 100

gramos de suelo seco, con intervalos superiores (767192,8) e inferiores (167998,7) de 95,0% de confianza (Tabla 6), dichos valores se consideran altos (>520 propágulos. 100 g de suelo ⁻¹) según Habte y Osorio (2001).

Tabla 6. NMP de propágulos colonizadores de HMA y HSO. Intervalos superior e inferior del 95,0% de confianza. PR: Páramo de referencia. PN: Papas nativas. PC: Papas comerciales. Letras diferentes indican diferencia significativa (p<0,05).

Localidad	NMP-HMA (N° propágulos colonizadores. 100g suelo seco ⁻¹)	NMP – HSO (N° propágulos colonizadores. 100g suelo seco ⁻¹)
PR	474785,9 (1014605,0; 222176,7) a	1853,9 (3961,8; 867,6) b
PN	248.248,4 (530500,3; 116168,8) a	2,9 (6,1 ; 1,3) c
PC	353.992,6 (756473,0; 165651,4) a	12,4 (26,5; 5,8) c

2-Hongos septados oscuros (HSO).

2.1- Porcentaje de colonización.

En la Figura 12, se observa que hay mayor colonización por parte de los HSO en la parcela de papa comercial (20,1 ± 3,2 %), cuyo porcentaje es significativamente mayor respecto al páramo de referencia (11,4 ± 2,0 %) y al área postcosecha de papas nativas (4,0 ± 1,1 %), la cual presenta la menor colonización por parte de estos hongos. En las Figura 13 se presentan imágenes de los HSO cuantificados.

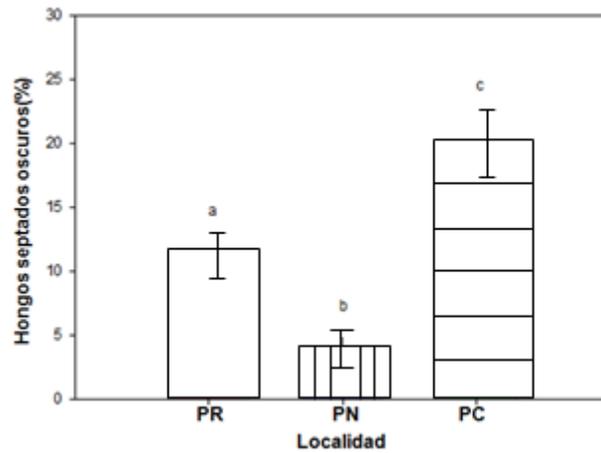


Figura 12. Colonización de HSO. $\bar{X} \pm ES$. PR: Páramo de referencia. PN: Localidad postcosecha de papas nativas. PC: Localidad postcosecha de papas comerciales. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

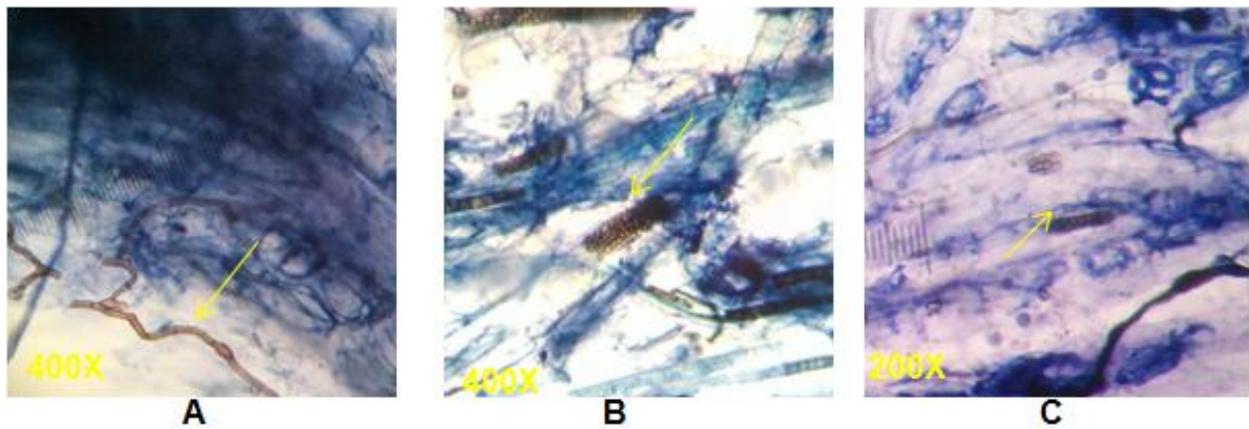


Figura 13. Estructuras de HSO. A: Suelo del páramo de referencia. B: Parcela de papas nativas. C: Localidad postcosecha de papas comerciales. Las flechas señalan hifas y microsclerocios de los HSO.

2.2-Número más probable de propágulos colonizadores (NMP).

En el páramo de referencia, se registró el valor más alto y significativo del NMP de HSO, el cual es mayor al NMP de PN y PC, el promedio de localidades con manejos agrícolas fue de 7,6 propágulos con intervalos superior (16,3) e inferior (3,6) del 95,0% de confianza (ver Tabla 6).

3- Estatus micorrízico de algunas especies de cada localidad.

3.1-Porcentaje de colonización micorrízica (PMA).

En la Tabla 7 se muestran los PMA en las diferentes especies vegetales de cada localidad muestreada. En el páramo de referencia, las especies con mayor porcentaje de colonización MA fueron *Myrica pubescens* (Myricaceae) ($70,0 \pm 3,0\%$) y *Baccharis* sp. (Asteraceae) ($66,9 \pm 2,4 \%$). En la localidad con cultivo de papas nativas la colonización fue alta, sin evidenciar diferencias significativas entre Hierba de caballo y Hierba Rusia, las cuales pertenecen a la familia de las Asteracea y Poaceae respectivamente. En la zona con cultivo de papas comerciales, la colonización también es alta, *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) y *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) tienen los valores más altos de colonización ($57,4 \pm 5,6 \%$ y $51,3 \pm 10,4 \%$) en comparación a Hierba de gallina (Poaceae) ($35,0 \pm 15,5 \%$).

Respecto a las diferentes estructuras micorrízicas cuantificadas en las diferentes especies vegetales, se observa un mayor porcentaje de hifas, vesículas y enrollados hifales y un menor porcentaje, de arbusculos.

En el páramo de referencia, es importante destacar que el mayor porcentaje de hifas lo presentan *Chateolepis lindeiana* (Melastomataceae), *Gaultheria prostrata* (Ericaceae) y *Myrsine coriaceae* (Myrsinaceae). La mayor cantidad de vesículas se encuentra en *Myrica pubescens* (65,9 % \pm 5,9) y *Berberis goudotii* (Berberidaceae) (51,4% \pm 6,6). Mientras que la distribución de enrollados hifales fue mayor en las especies *Baccharis* sp., *Berberis goudotii* y *Vallea stipularis* (Elaeocarpaceae). La mayor cantidad de arbuscúlos se cuantificó en *Myrsine coriaceae* y *Baccharis* sp.

En la localidad con los cultivos de papas nativas, no hubo diferencia significativa en la presencia de hifas en las especies analizadas, sin embargo se observaron diferencias en las vesículas (mayor en Hierba Rusia, Asteraceae) y enrollados hifales (mayor presencia en la Hierba de caballo, Poaceae). No se evidenciaron arbuscúlos en las muestras de la Asteraceae y la presencia de estos en la Poaceae fue baja (3,1% \pm 1,8).

En el área con cultivo de papas comerciales *Lepidium virginicum* presentó la mayor cantidad de hifas (68,2% \pm 2,2), mientras que *Matricaria chamomilla* presentó el menor porcentaje de hifas (53,2% \pm 4,5). La especie perteneciente a la familia Poaceae (Hierba de gallina) presentó valores intermedios. Cabe destacar que *Lepidium virginicum* presentó los valores más bajos de enrollados y arbuscúlos respecto a las otras dos especies estudiadas en la localidad. Los porcentajes de vesículas presentaron valores variables, encontrando el menor valor en Hierba de gallina.

Tabla 7. Colonización micorrízica por especie en las diferentes localidades. $\bar{X} \pm ES$. PMA: Porcentaje de colonización micorrízico arbuscular. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

Localidad	Especie	PMA (%)	Arbúsculos (%)	Vesículas (%)	Enrollados hifales (%)	Hifas (%)
Páramo de referencia	<i>Myrica pubescens</i> (Myricaceae)	70,0±3,0 a	7,0 ±2,0 a	65,9 ± 5,9 a	5,5±2,5 a	30,6±5,7 a
	<i>Baccharis</i> sp. (Asteraceae)	66,9±2,4 a	12,8±1,2 b	28,9±6,3 b	36,1±3,7 b	34,5±5,6 a
	<i>Berberis goudotii</i> (Berberidaceae)	55,4±4,1 b	7,1±1,0 a	51,4± 6,6 a	38,0±4,9 b	24,1 ± 3,5 a
	<i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)	55,2 ± 5,2b	6,9±2,7 a	25,9 ± 1,4b	31,3 ± 4,0 b	44,5 ± 1,8 a
	<i>Gaultheria prostrata</i> (Ericaceae)	55,0±2,2 b	5,8±3,9 ac	29,5±9,5b	15,8±10,5 a	52,9±8,1b
	<i>Myrsine coriaceae</i> (Myrsinaceae)	53,7±2,9 b	13,4±2,8 b	18,3±3,9 b	24,3±12,1 ab	51,7±9,2 ab
	<i>Chateolepis lindeiana</i> (Melastomataceae)	40,8 ±0,4 c	1,9±1,9 c	16,7±9,6 b	8,3±4,8 a	73,1±13,5 b
Papa nativa	Hierba de caballo (Poaceae)	63,6±4,6 a	3,1±1,8 a	14,9±1,0 a	12,4±5,2 a	73,5±3,8a
	Hierba Rusia (Asteraceae)	55,1±9,9 a	-	30,6±6,4 b	2,9±2,9 b	67,2±7,4a
Papa comercial	<i>Lepidium virginicum</i> (Brassicaceae)	57,4±5,6 a	2,0±0,2 a	26,3 ±0,9 a	4,7±1,8 a	68,2±2,2 a
	<i>Matricaria chamomilla</i> (Asteraceae)	51,3± 10,4 a	8,5 ± 3,2 b	32,1 ± 7,3 a	12,4±0,5 b	53,2±4,5 b
	Hierba de gallina (Poaceae)	35,0 ±15,5 b	6,1 ± 3,0 b	9,5±1,9 b	14,4±9,2 ab	43,3±23,9 ab

En las Figuras 14, 15 y 16 se presentan las estructuras micorrízicas cuantificadas en las diferentes especies presentes en cada localidad.

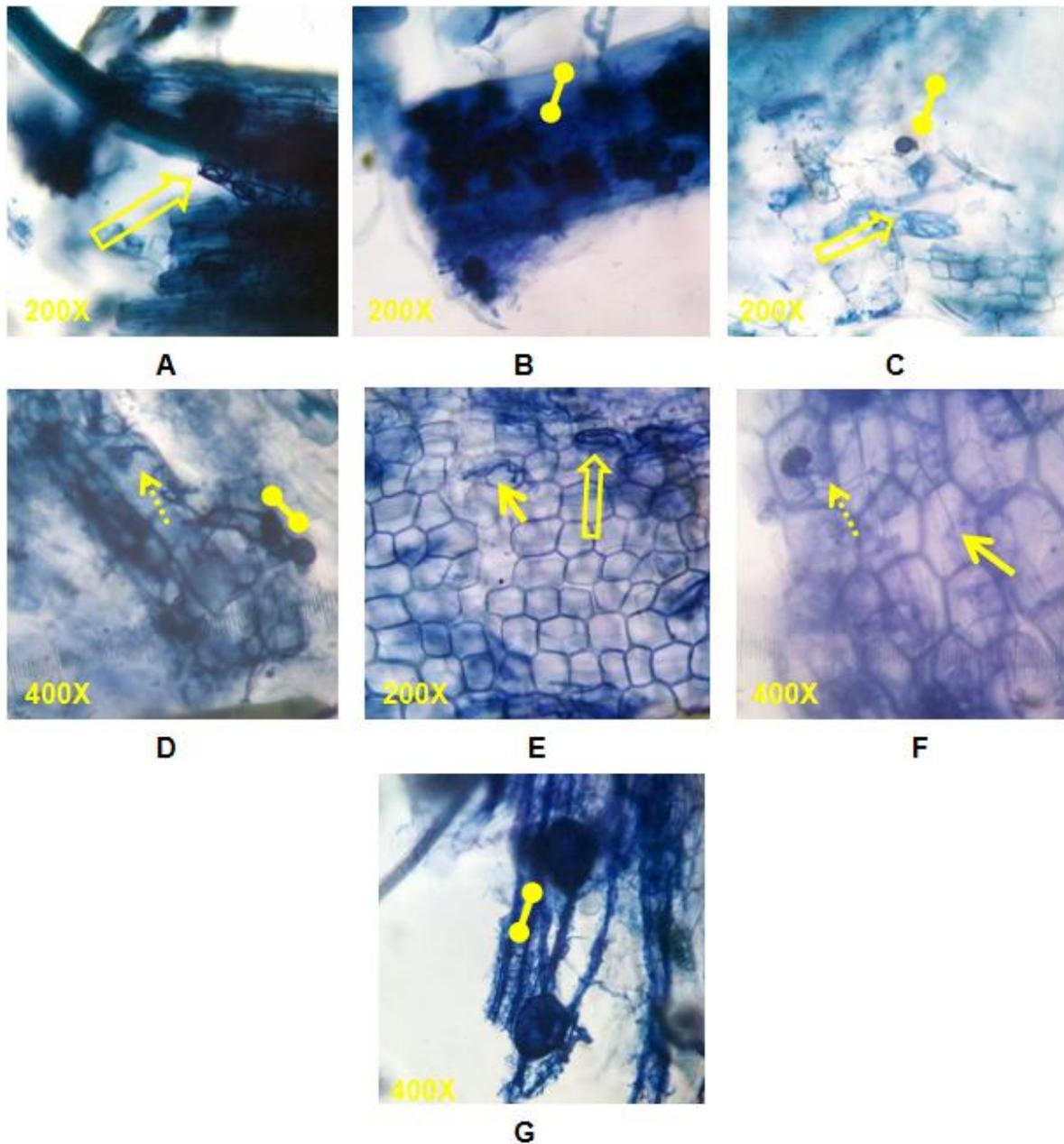


Figura 14. Colonización micorrízica arbuscular en especies del páramo. A: *Chateolepis lindeiana* (Melastomataceae). B: *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae). C: *Baccharis sp* (Asteraceae). D: *Berberis goudotii* (Berberidaceae). E: *Vallea stipularis* (Elaeocarpaceae). F: *Gaultheria prostrata* (Ericaceae). G: *Myrica pubescens* (Myricaceae). Se detallan hifas (flecha continua), arbusculos (flecha discontinua), vesículas (barra de puntas circulares) y enrollados hifales (flechas sin relleno).

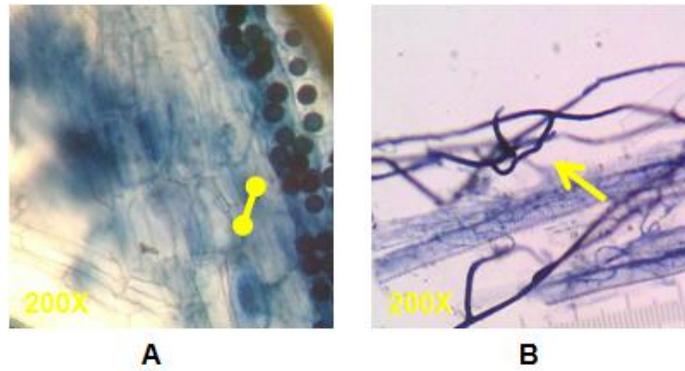


Figura 15. Colonización micorrízica arbuscular en especies asociadas a la localidad de papas nativas. A: Hierba de caballo (Poaceae). B: Hierba Rusia (Asteraceae). Se detallan hifas (flecha continua) y vesículas (barra de puntas circulares).

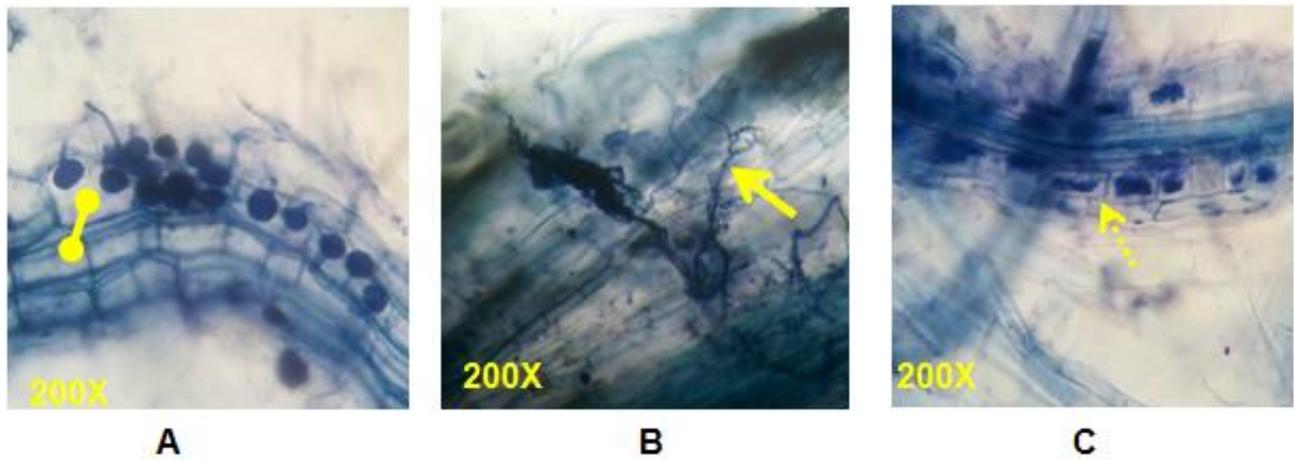


Figura 16. Colonización micorrízica arbuscular en especies asociadas a la parcela de papas comerciales. A: *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). B: *Matricaria chamomilla* (Asteraceae). C: Hierba de gallina (Poaceae). Se detallan hifas (flecha continua), arbusculos (flecha discontinua) y vesículas (barra de puntas circulares).

3.2- Densidad de esporas.

En el páramo de referencia la mayor densidad de esporas se evidenció en *Myrsine coriaceae* (Myrsinaceae), en la cual se cuantificaron $930,0 \pm 55,7$ esporas, mientras que la rizósfera con menor densidad de esporas fue *Gaultheria prostrata* (Ericaceae) con $19,8 \pm 6,1$ esporas por cada 100 gramos de suelo seco. Las demás especies analizadas presentaron valores intermedios entre las mencionadas anteriormente. (ver Figura 17).

En la Figura 18 se observan las diferencias significativas en la densidad de esporas en la localidad postcosecha de papas nativas. Hay 1,5 veces más esporas en la rizósfera de Hierba de caballo (Poaceae) respecto a la de Hierba Rusia (Asteraceae), la cual presentó $343,3 \pm 19,7$ esporas.100 g suelo seco⁻¹.

En la parcela de papas comerciales, la densidad de esporas difiere significativamente entre las especies analizadas. La densidad de *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) ($188,0 \pm 8,9$ esporas.100g suelo seco⁻¹) es 1,3 y 1,9 menor que la de *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) y a la de Hierba de gallina (Poaceae) respectivamente (Figura 19).

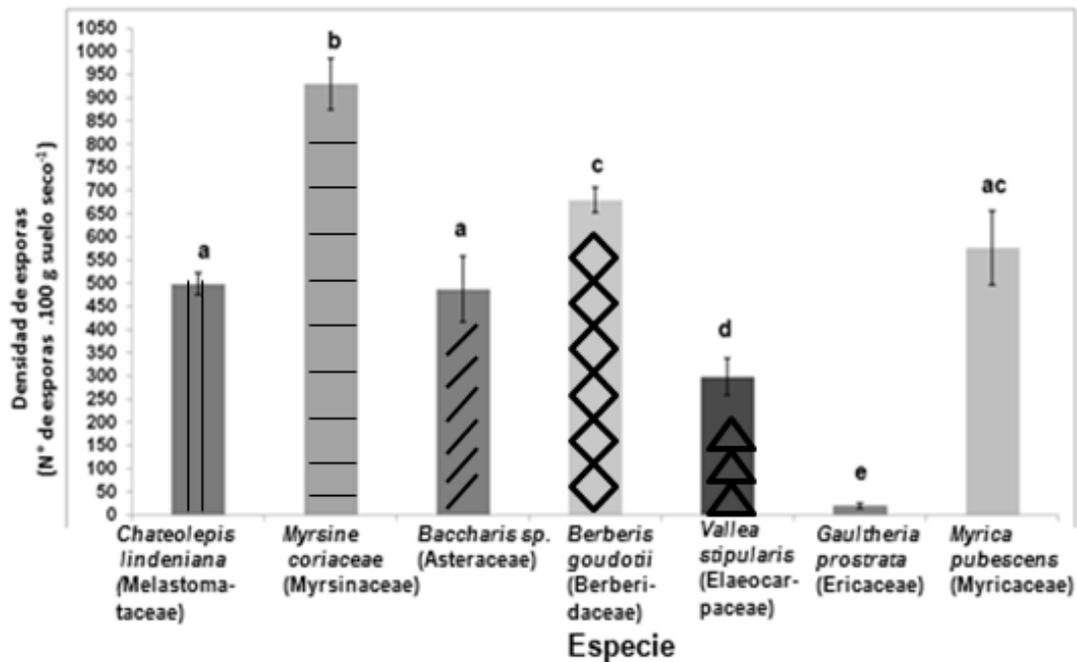


Figura 17. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares por especies en el páramo de referencia. $\bar{X} \pm ES$. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

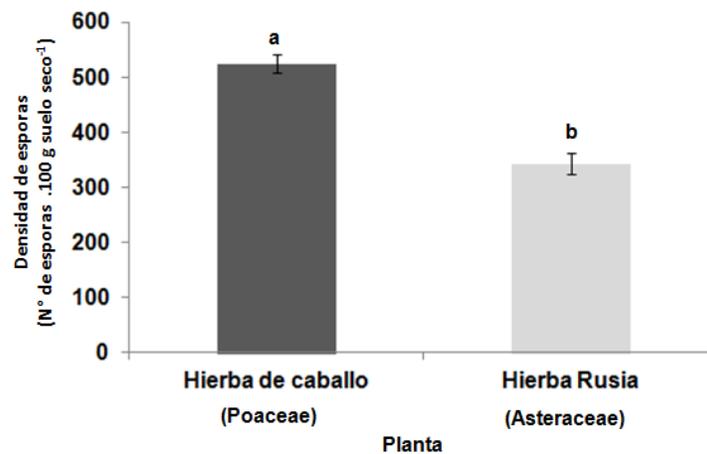


Figura 18. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares, por especies en la localidad de papas nativas. $\bar{X} \pm ES$. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

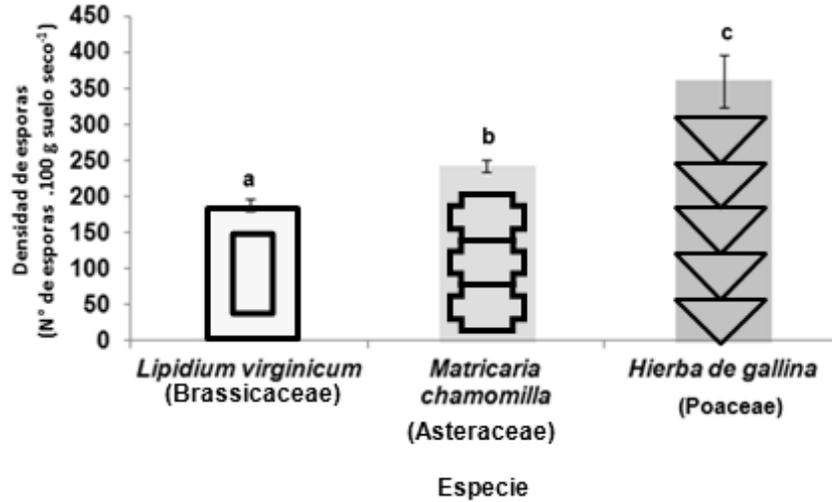


Figura 19. Densidad de esporas micorrízicas arbusculares, por especies en la parcela de papas comerciales. $\bar{X} \pm ES$. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

4-Hongos septados oscuros en las especies vegetales (HSO).

4.1- Porcentaje de colonización.

La especie con mayor colonización en el páramo de referencia fueron *Gaultheria prostrata* (Ericaceae), *Berberis goudotii* (Berberidaceae) y *Myrica pubescens* (Myricaceae). El porcentaje de colonización difiere en las especies presentes en la parcela de papas nativas, siendo 3,3 veces mayor en Hierba Rusia (Asteraceae) respecto a Hierba de caballo (Poaceae). *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) de la localidad de papas comerciales, presentó la menor colonización respecto a Hierba de gallina (Poaceae) ($3,6 \pm 2,5\%$) y a *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) ($9,0 \pm 1,2\%$) (Tabla 8).

Tabla 8. Porcentaje de colonización de hongos septados oscuros por especie en las diferentes localidades. $\bar{X} \pm ES$. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0,05$).

Localidad	Especie	Hongos septados oscuros (%)	Localidad	Especie	Hongos septados oscuros (%)
Páramo de referencia	<i>Chateolepis lindeiana</i> (Melastomataceae)	3,1±1,0 a	Papa nativa	Hierba de caballo (Poaceae)	2,8±0,4 a
	<i>Myrsine coriacea</i> (Myrsinaceae)	4,6± 2,2 a		Hierba Rusia (Asteraceae)	9,3±4,2 b
	<i>Baccharis</i> sp. (Asteraceae)	5,9±1,6 a			
	<i>Berberis goudotii</i> (Berberidaceae)	11,7±1,5 b	Papa comercial	<i>Lepidium virginicum</i> (Cruciferae)	0,7±0,7 a
	<i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)	4,1 ± 0,5 a		<i>Matricaria chamomilla</i> (Asteraceae)	9,0±1,2 b
	<i>Gaultheria prostrata</i> (Ericaceae)	15,0±5,0 b		Hierba de gallina (Poaceae)	3,6±2,5 c
	<i>Myrica pubescens</i> (Myricaceae)	8,5±2,0 b			

En la Figura 20, se detalla la presencia de HSO en las raíces de algunas especies de plantas asociadas a cada localidad.

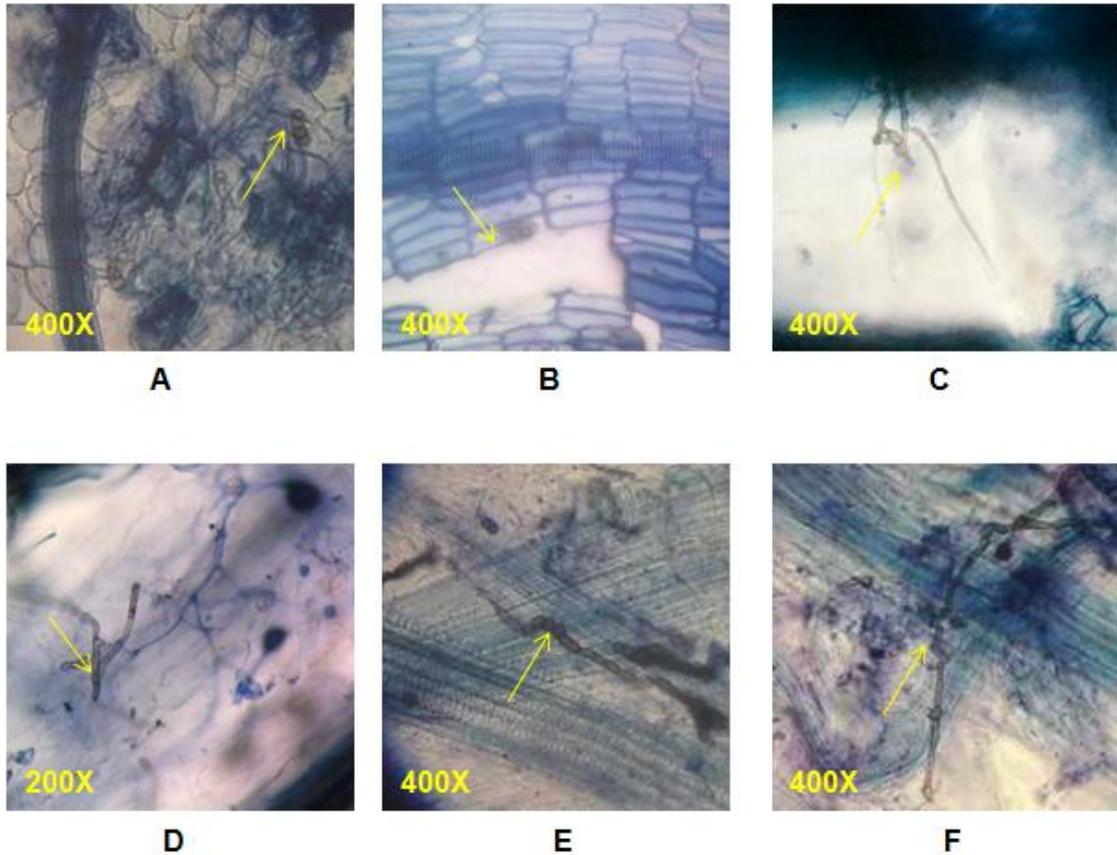


Figura 20. HSO en diversas especies. A: *Berberis goudotti* (Berberidaceae). B: *Gaultheria prostrate* (Ericaceae). C: *Myrica pubescens* (Myricaceae). D: Hierba de caballo (Poaceae). E: Hierba Rusia (Asteraceae). F: Hierba de gallina (Poaceae). Las flechas señalan hifas y microesclerocios de los HSO.

5- Morfotipos de HMA.

Se aislaron 15 morfotipos, la mayoría de las esporas son pequeñas, con tamaños que oscilan entre 50-60µm x 50-80 µm. Resaltan las hialinas y las que tienen coloración oscura (marrones).

En el páramo se evaluaron 10 morfotipos, mientras que en las localidades bajo manejos agronómicos, se registraron 5 morfotipos en PN y 4 morfotipos en PC. En PR hay mayor cantidad de morfotipos marrones (M) y en menor proporción los amarillos (A) y hialinos (H). En PN hubo el doble de morfotipos marrones respecto a los otros dos. Mientras que en PC hay preponderancia de los morfotipos hialinos en comparación con los marrones y amarillos. En las Tablas 9 y 10 se resumen los resultados obtenidos.

Tabla 9. Número de morfotipos de HMA evaluados por localidad. PR: Páramo de referencia. PN: Parcela postcosecha de papas nativas. PC: Parcela postcosecha de papas comerciales.

Localidad	Morfotipos totales (N°)	Morfotipos marrones	Morfotipos amarillos	Morfotipos hialinos
PR	10	5	2	3
PN	5	2	1	2
PC	4	1	0	3

Tabla 10. Morfotipos de HMA registrados. PR: Rizósfera del páramo de referencia. PN: Rizósfera de la zona postcosecha de papas nativas. PC: Rizósfera de la zona postcosecha de papas comerciales.

Morfotipo	Descripción	Identificación	Localidad	Especie vegetal asociada
M1	Marrón-naranja. Pared delgada. Con hifa	<i>Glomus</i> sp.	PR	<i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)
M2	Marrón-rojizo. Pared gruesa. Con hifa	-	PR	Muestra compuesta de la parcela
M3	Anaranjada. Pequeña. Pared delgada.	-	PR	Muestra compuesta de la parcela
M4	Anaranjada- Marrón-rojiza. Pared gruesa. Ornamentada	-	PN y PC	<i>Matricaria chamomilla</i> (Asteraceae)
M5	Anaranjada. Pared gruesa.	-	PR	Muestra compuesta de la parcela
M6	Anaranjada- rojiza. Pared delgada.	-	PN	Muestra compuesta de la parcela
M7	Amarilla- marrón-rojiza. Pequeña. Pared delgada	-	PR	Muestra compuesta de la parcela
A1	Amarilla- anaranjada. Grande. Hifa gruesa pared delgada	-	PN	Muestra compuesta de la parcela
A2	Amarilla. Pequeña. Pared delgada. Hifa en embudo.	-	PR	<i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)

A3	Amarilla. Pequeña. Hifa gruesa.	-	PR	Muestra compuesta de la parcela
H1	Hialina-amarilla. Ornamentada.	cf <i>Pacispora scintillans</i>	PR y PC	Muestra compuesta de la parcela
H2	Hialina. Pared delgada. Con hifa.	-	PR, PN y PC	Muestra compuesta de la parcela
H3	Hialina. Pared gruesa.	-	PN	Muestra compuesta de la parcela
H4	Hialina. Ornamentada. Manto ondulado	-	PR	<i>Myrica pubescens</i> (Myricaceae)
H5	Hialina-amarilla. Pared delgada. Manto.	cf <i>Acaulospora delicata</i> cf <i>Glomus diaphanum</i>	PC	<i>Matricaria chamomilla</i> (Asteraceae)

Entre los morfotipos que se lograron identificar, destaca una especie de *Glomus*, presente en *Vallea stipularis* ubicada en el páramo de referencia (ver Figura 21). En esta localidad también se evidenció la presencia de morfotipos marrones (Figura 21). En la parcela de papas nativas se obtuvieron diversos morfotipos sin lograr la plena identificación de los mismos. Entre ellos destacan el H2 y M6 (Figura 21). Tanto en PR como en PC se analizaron esporas hialinas (H1) cuyas características podrían indicar que es una cf. *Pacispora scintillans*. En *Matricaria chamomilla* de la parcela PC se aisló el morfotipo H5, el cual podría ser cf. *Acaulospora delicata* o cf *Glomus diaphanum*.

En la Figura 21 se destacan los diferentes morfotipos de HMA aislados.

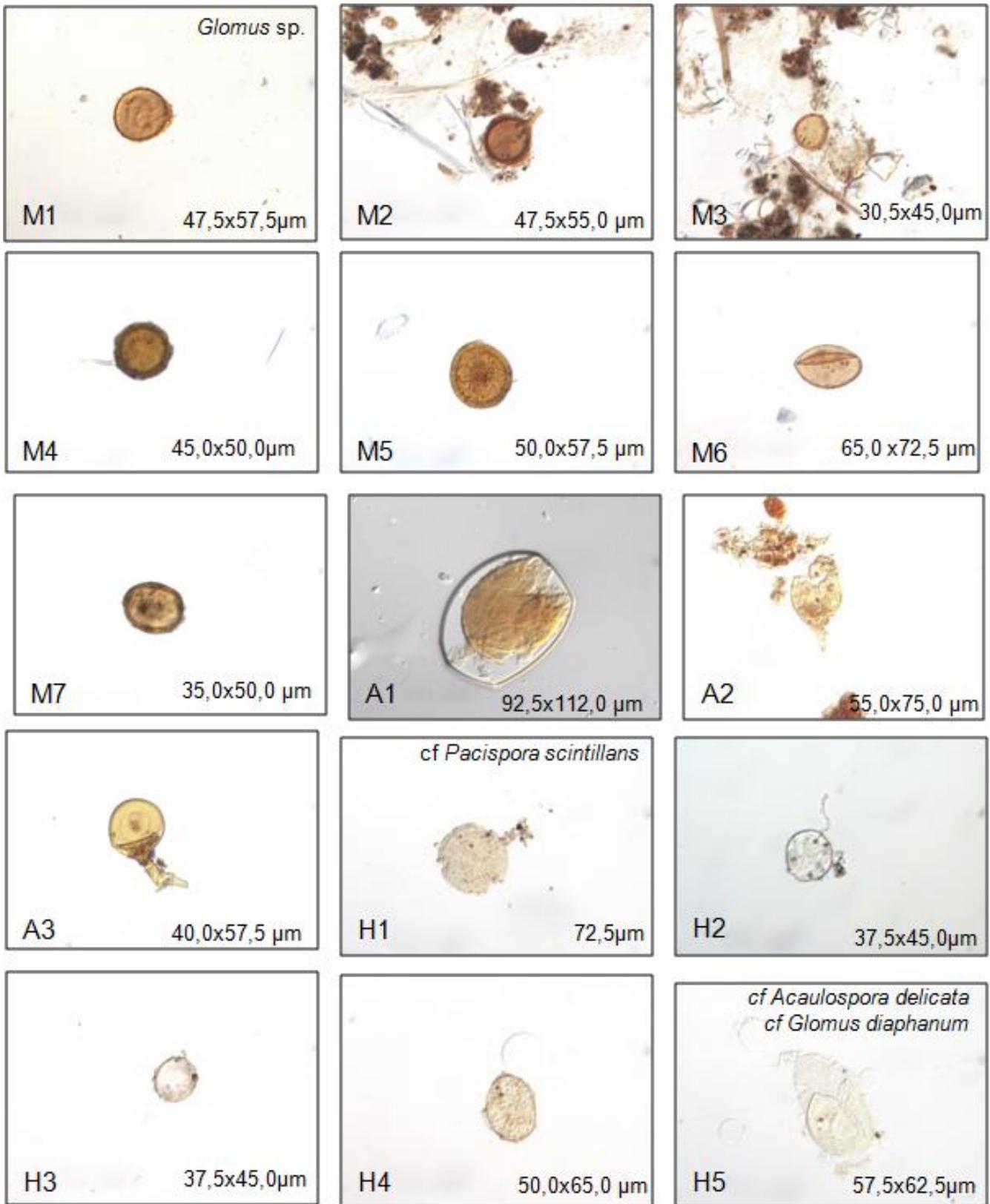


Figura 21. Morfotipos de HMA aislados. M: Marrón. A: Amarillo. H: Hialino.

RELACIÓN ENTRE INDICADORES DE CALIDAD DE SUELO –HMA-HSO

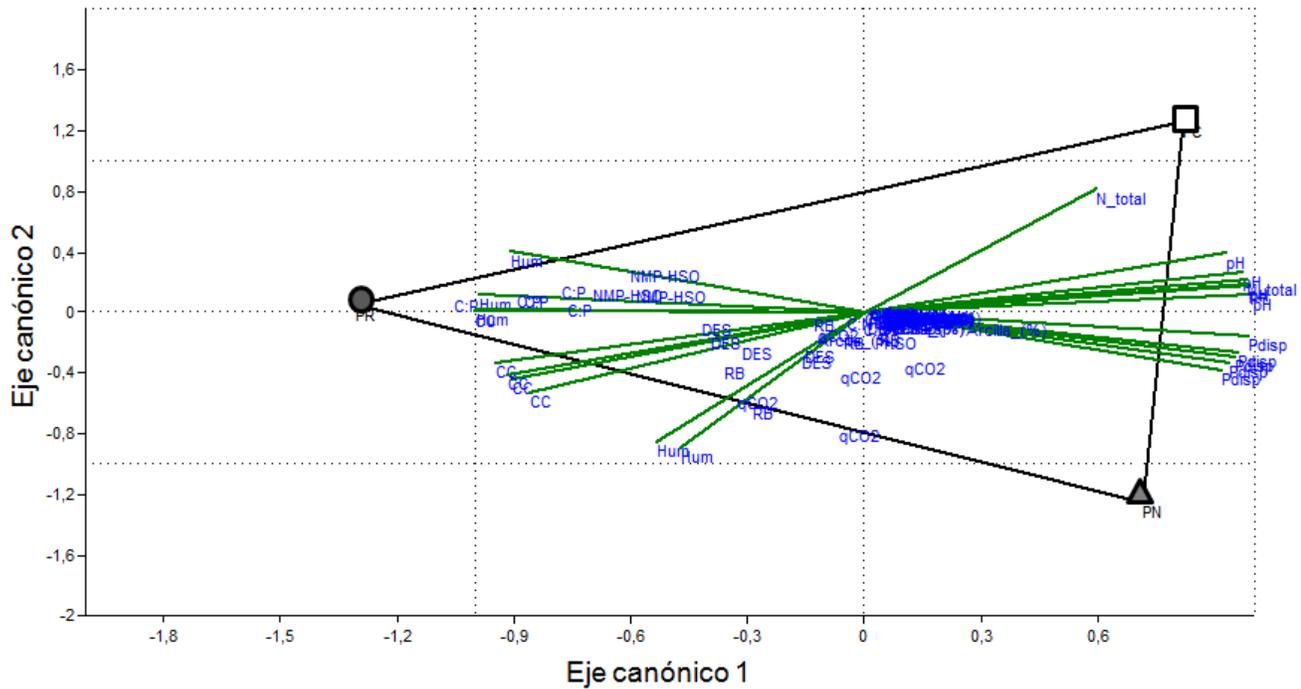


Figura 22. Análisis de correspondencia canónica para los indicadores de calidad de suelo y análisis micorrízico. Círculo: Páramo de referencia. Triángulo: Papas nativas. Cuadrado: Papas comerciales.

PDisp: Fósforo disponible. C.O: Carbono orgánico. M.O: Materia orgánica. DES: Actividad de la deshidrogenasa. FAc: Actividad de la fosfatasa ácida. RB: Respiración basal. C.M: Carbono microbiano. qCO_2 : Coeficiente metabólico. CC: Capacidad de campo. Hum(%): Contenido de humedad. pH. N: Nitrógeno total. C:N Relación carbono-nitrógeno. C:P: Relación carbono-fósforo. PMA: Colonización HMA. P-HSO: Colonización HSO. Dens.Es: Densidad de esporas HMA. NMP-HMA. NMP-HSO.

El análisis de correspondencia canónica (Figura 22) confirma varias de las correlaciones descritas en el análisis de componentes principales, adicionalmente ubica cada localidad respecto a las variables estudiadas. Se evidencia que hay una mayor relación entre los cultivos de papas respecto al páramo sin perturbar, ya que la distancia entre puntos es menor.

El páramo de referencia se correlaciona positivamente tanto con el porcentaje de humedad, la capacidad de campo y en menor medida con el NMP de HSO, la actividad de la enzima deshidrogenasas y el contenido de arcillas. La localidad con cultivo de papas nativas se correlaciona positivamente con el fósforo disponible del suelo, mientras que el suelo del cultivo de papas comerciales se correlacionó de manera positiva con el pH y el nitrógeno total.

En el dendograma representado en la Figura 23, se presentan dos conglomerados, uno conformado por el páramo de referencia y el otro conformado por las localidades postcosecha de las diferentes especies de papas, que presentan la menor distancia entre ellos. Un aspecto a destacar, es que el páramo de referencia está más relacionado con parcela de papas nativas respecto a la de papas comerciales.

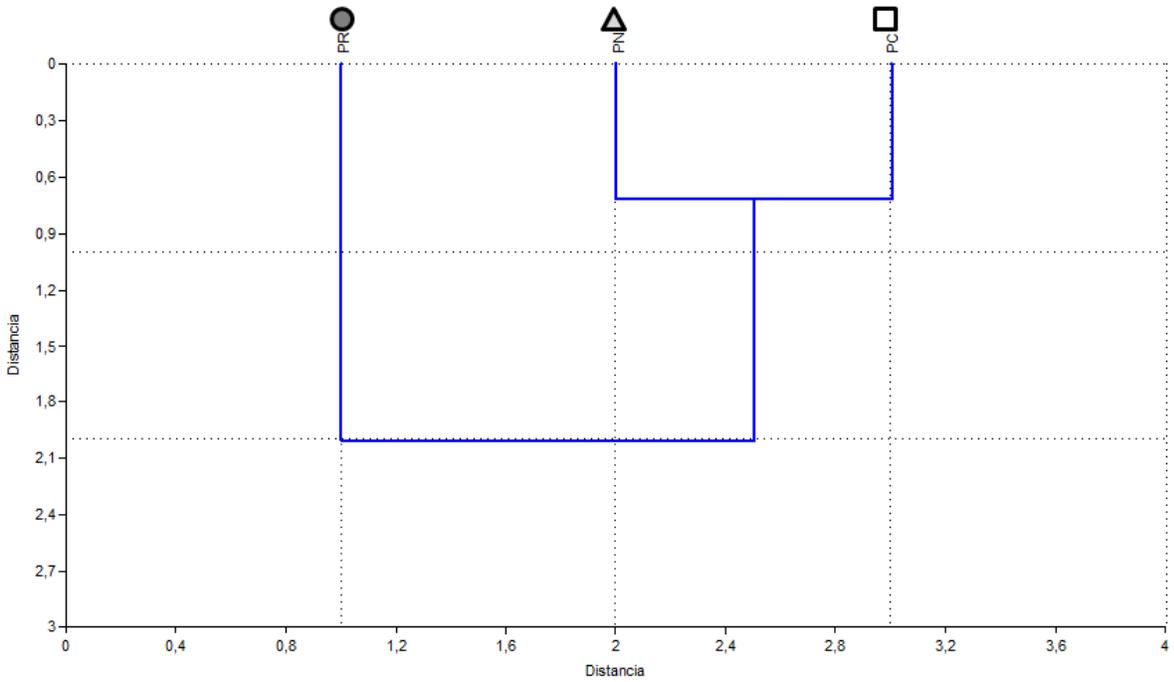


Figura 23. Dendrograma del análisis de conglomerados para las diferentes localidades. Círculo-PR: Páramo de referencia. Triángulo-PN: Papas nativas. Cuadrado-PC: Papas comerciales. Método de Ward.

DISCUSIÓN

El páramo, al ser un ecosistema de acceso rápido y colindante al bosque, ha estado sujeto a modificaciones antrópicas, desde que los humanos llegaron a la región andina hace 12000 años aproximadamente (Llambí y col., 2012). En este sentido, las perturbaciones de índole agrícola, específicamente las asociadas al cultivo de papa de la especie *Solanum tuberosum* spp. *andigenum*, tienen origen desde hace 5000 años (Romero y Monasterio, 2005a).

El impacto negativo generado por estas actividades agrícolas realizada por los indígenas a lo largo del tiempo, no fue preponderante en el páramo venezolano, dada a la baja población indígena asentada en la zona y al manejo agronómico basado en la optimización de los recursos hídricos naturales, períodos de descanso del suelo a fin de regenerar la vegetación y restituir la fertilidad del mismo (Salas, 2003). Pero en la actualidad, los ecosistemas parameros presentan un alto grado de intervención por el avance de diferentes actividades predominantemente con fines de ganancia económica (García y col., 2004), una de ellas es la producción a escala comercial de papas de la especie *Solanum tuberosum* spp. *tuberosum*. Sin embargo, en el páramo de Gavidia, a pesar de la introducción de sistemas de producción papera no acordes al ecosistema circundante, se ha mantenido el desarrollo de sistemas agrícolas basados en el cultivo de papas nativas, siguiendo en mayor parte el manejo agronómico dado por los indígenas, descrito previamente.

Tomando en cuenta los efectos negativos de las perturbaciones de origen antrópico en los ecosistemas, se ha dado un enfoque, denominado sustentable, para una mejor conservación de las comunidades naturales, el cual se basa en el uso de insumos renovables y en la optimización de la utilización de recursos para llegar a una relación equilibrada del medio ambiente (Lal, 1989). Siguiendo esta visión, se ha llevado el concepto a los sistemas antrópicos de producción animal y vegetal, teniendo como objetivos: la producción estable y eficiente de recursos productivos, la seguridad y autosuficiencia alimentaria, la conservación y regeneración de los recursos naturales y la preservación de la cultura local a través participación de la comunidad (FAO, 1994; Altieri y Nicholls, 2000; Jeffries y Barea, 2011).

El suelo es un componente esencial de un ecosistema del cual depende la productividad de plantas y animales, y cuya funcionalidad es indispensable en el mantenimiento de la calidad ambiental (Doran y col., 1999; Astier y col., 2002). Por lo tanto, resulta fundamental conocer el estado del suelo para evaluar la sustentabilidad de un ecosistema. Para ello se evalúan diferentes propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, cuyos datos sirven de indicadores de la calidad del mismo. La sustentabilidad de una práctica de manejo sobre el uso del suelo, en buena parte se fundamenta en las interacciones biológicas que se establecen en él, de tal forma que la dinámica de éstas, tienen la ventaja de servir como una señal temprana de su degradación o mejoría, a través de un incremento, disminución o estabilidad de las poblaciones de diferentes microorganismos (Astier y col., 2002; Ferrera y Alarcón, 2001).

Los resultados presentados, se basan en el uso de indicadores de calidad de suelo, cuya selección se fundamentó tomando aquellos relacionados con la fertilidad del suelo, en vista que de esta fertilidad depende la actividad agrícola.

Indicadores físicos.

Las características físicas del suelo son una parte necesaria en la evaluación de la calidad de este recurso porque no se pueden mejorar fácilmente (Singer y Ewing, 2000). Las propiedades físicas que pueden ser utilizadas como indicadores de la calidad del suelo son aquellas que reflejan la manera en que este recurso acepta, retiene y transmite agua, oxígeno y nutrientes a las plantas, así como las limitaciones que se pueden encontrar en el crecimiento de las raíces, que están relacionadas con las partículas que conforman el suelo (Bautista y col., 2004).

Entre estos indicadores seleccionados, se tiene a la textura del suelo, la cual tiene influencia en muchos procesos físicos, químicos y biológicos; y en propiedades como la capacidad de retención de agua, el movimiento de agua a través del suelo y la fertilidad química (Llambí y col., 2012). La textura entre las localidades estudiadas no mostró diferencias significativas entre sí. La textura del suelo en los tres sitios de muestreo es franco arenosa; textura característica del páramo merideño, resultados que son similares a diversos reportes realizados en la zona (Montilla y col., 1992; Llambí y Sarmiento, 1998; Abadín y col., 2002).

Otro indicador, es la capacidad de campo, el cual está directamente relacionado con el almacenamiento de agua (Pla, 2013). Esta es una

característica del suelo que depende fundamentalmente de la textura, la materia orgánica y la estructura de éste (Llambí y col., 2012). A pesar de que los suelos de las localidades presentan la misma clase textural, se encontraron diferencias en cuanto a la capacidad de campo, siendo mayor en el páramo de referencia ($1,2 \pm 0,04$ g agua.g suelo⁻¹).

El suelo del páramo puede estar más humificado, mientras que en los cultivos hay aportes más recientes de materia orgánica y puede ser que esté menos humificada, en el proceso de la labranza se incrementan las condiciones oxidantes del suelo y en consecuencia hay mayor tasa de descomposición de la M.O (pero esta no se aprecia en el contenido de M.O porque hay constante aporte de gallinaza), principalmente de la fracción alifática de los ácidos húmicos (Madari y col., 1998). El humus forma asociaciones de enlaces con partículas de arcilla, las cuales incrementan la agregación del suelo y la formación de microporos, con los que se eleva la capacidad de retención de agua en él. La capacidad de campo depende de los microporos, los cuales por fuerza de atracción de la superficie de las partículas retienen el agua (Llambí y col., 2012).

Contrastando las parcelas con manejos agronómicos, la capacidad de campo es mayor en donde se cosechó papas nativas ($0,82 \pm 0,04$ g agua.g suelo¹); en sistemas en donde hay poca labranza, se ha reportado mayor contenido de ácidos húmicos (Szajdak y col 2003; Acosta y col., 2004). Mientras que la aplicación de fertilizantes químicos influye en el complejo molecular del carbono húmico, incrementando los grupos alifáticos, con lo que el proceso de humificación se da de forma más lenta, y la capacidad de retención de agua es

menor respecto a zonas tratadas sin fertilizantes químicos. (Galantini y Rosell, 2006).

En los suelos de las localidades bajo manejos agronómicos, la capacidad de campo es 47,8% menor respecto al páramo de referencia. Este resultado difiere a lo señalado por García (2010) en donde reporta un aumento en la capacidad de campo en zonas con cultivo de papas comerciales, ya que los manejos agrícolas, en algunas ocasiones pueden mejorar algunas de las propiedades físicas del suelo.

Los suelos del páramo siempre se mantienen húmedos bajo condiciones naturales y se consideran como los principales responsables de regulación hídrica de estos ecosistemas, dado el estado húmico de los mismos, ya que la materia orgánica absorbe agua a través de una leve carga eléctrica y allí la retiene (Hofstede, 1997; Llambí y col., 2012). La medición de la humedad del suelo, es un indicador complementario en los análisis de calidad de suelo. En el estudio realizado, el páramo de referencia presenta el mayor porcentaje de humedad ($55,8 \pm 1,3$ %), en esta localidad hay mayor cantidad de hojarasca proveniente de las especies circundantes, lo que evita la evaporación del agua contenida en el suelo aun en condiciones de alta insolación como las que se dan en la región.

Las labores de labranza facilitan la evaporación del agua del suelo, de allí que el contenido de humedad sea significativamente menor en las áreas en donde se producen las diferentes especies de papa. En el caso de las papas nativas, donde el proceso de arado en la preparación del terreno se realiza una vez año, el

contenido de humedad presentó valores intermedios ($35,5 \pm 9,5 \%$), mientras que en el cultivo de papas comerciales, donde el arado se realiza al menos 3 veces al año, el contenido de agua fue el menor de las zonas ($23,5 \pm 1,9\%$). En este sentido, Sarmiento (2000) destaca que cuando la vegetación de pasto natural es remplazada por cultivos en páramos venezolanos, hay aumento de la evapotranspiración, constituyendo el 66,0 % de las salidas totales de agua del sistema. Sin embargo esta medición es muy puntual y puede variar, ya sea por los aportes de agua a través de la lluvia o el riego.

Considerando lo anterior, se aprecia que de los tres indicadores físicos analizados, se evidenciaron cambios significativos en la capacidad de campo y el porcentaje de humedad, siendo mayores en el páramo. Por lo tanto, desde el punto de vista físico esta localidad se ve favorecida.

Indicadores químicos.

Respecto a los indicadores químicos utilizados, estos hacen referencia a condiciones en las cuales hay reacciones que afectan las relaciones suelo-planta, ya que las mismas repercuten en la disponibilidad de agua y nutrimentos para las plantas y microorganismos del suelo (Bautista y col., 2004).

El pH es un excelente indicador del estado de fertilidad de un suelo, ya que un cambio de unas pocas unidades, puede inducir cambios significativos en procesos químicos y biológicos, lo que se traduce en la disponibilidad de nutrientes y en la actividad enzimática y la biota del suelo. Entre las fuentes de protones en la solución del suelo se encuentra el ácido carbónico que se produce

a partir de la descomposición de la materia orgánica, respiración de las raíces, la liberación de exudados de las raíces, la reacción de iones de aluminio con agua, la nitrificación del amonio de los fertilizantes y la mineralización de la materia orgánica, entre otros (Smith y Doran, 1996).

En la presente investigación, los diferentes manejos agronómicos en la producción de papas incrementan significativamente el pH del suelo. Dicho parámetro es mayor en el suelo de papa comercial, hecho asociado a las bases incorporadas durante la fertilización química y al agregar abono orgánico (ver Tabla 3), ya que en general el pH de la gallinaza empleada en el proceso de cultivo es de $7,8 \pm 0,05$ (Machado, 2005) y el de humus de lombrices puede alcanzar las 8 unidades (Borges y col., 2014).

Los valores de este estudio son menores a lo reportado para el páramo de Gavidia (pH: 5,0-5,8) por diversos autores (Llambí y Sarmiento, 1998; Montilla y col., 2002). También difieren de lo señalado por García (2010), ya que éste no reporta diferencias en cuanto al pH, en la conversión del páramo a cultivo de papa comercial.

En otro orden de ideas, es importante acotar que los pH de las localidades bajo cultivo de papas nativas, están por debajo de los intervalos reportados para el crecimiento de las mismas, 5,2-5,9 (Ardila, 2001) lo que deja en evidencia la tolerancia de esta especie a desarrollarse en suelos extremadamente ácidos y confirma la amplitud de respuestas que la misma puede tener ante diferentes

valores de pH. El pH de los suelos de papas comerciales, se encuentra dentro de los valores citados en la bibliografía (4,8-7,0) (Arias, 2012).

Otro indicador químico utilizado, fue el contenido de materia orgánica del suelo; el cual es el producto de la descomposición de los organismos que contiene en sus tejidos macronutrientes y micronutrientes y que a través de procesos de mineralización son liberados a la solución del suelo (Theng y col., 1989; Bot y Benites, 2005).

La materia orgánica como indicador de la calidad del suelo, define el estado de la fertilidad del mismo, ya que ésta constituye la fuente principal de liberación de nutrientes para las plantas silvestres a través de su proceso de mineralización (Bautista y col., 2004). Sin embargo, en el caso de los cultivos, la principal fuente de nutrientes pueden ser los abonos orgánicos e inorgánicos. Las variaciones en el contenido de materia orgánica bajo diferentes condiciones suelen ser menos marcadas que las variaciones en las propiedades físicas y biológicas asociadas a ella (Astier y col., 2002; Torres y col., 2006).

Se ha encontrado que cultivos continuos de papas comerciales disminuyen el contenido de materia orgánica del suelo y la rotación de cultivos incrementa el contenido de la misma (Angers y col., 1999). Sin embargo, en las localidades estudiadas, el contenido de materia orgánica no presentó diferencias significativas entre sí. Resultado similar reportaron Llambí y Sarmiento (1998), al indicar que no evidenciaron aumentos de la materia orgánica, cuando compararon parcelas en diferentes edades sucesionales bajo cultivo tradicional de papas. Mientras que

Sarmiento y Bottner (2002) destacan mayor contenido de materia orgánica en el páramo, respecto a un área con tres años consecutivos de cultivos de papas.

En el caso de estudio, el contenido de materia orgánica fue muy alto para las tres localidades hecho que está relacionado a las bajas temperaturas de la región, que limitan la actividad de los microorganismos por lo que el proceso de descomposición de la materia orgánica ocurre lentamente (Hofstede, 1997; Llambí y Sarmiento, 1998). De manera similar ocurre en los suelos bajo cultivos de papa, la materia orgánica aplicada (gallinaza) posee gran parte del carbono en un compartimiento recalcitrante que se incorpora a la materia orgánica del suelo, por lo que tiende a mineralizarse lentamente (Machado, 2005). Respecto a los manejos agronómicos, Angers y col. (1999) indican que en secuencias de cultivo de papas comerciales en Canadá, donde se limita de un 30,0 a 40,0% a las papas y hay una alta frecuencia de forraje perenne como el trébol rojo, conducen a un mayor contenido de materia orgánica del suelo.

Cabe destacar que la materia orgánica está constituida principalmente por el carbono orgánico, por lo que el contenido de éste también es un importante indicador químico de calidad del suelo. La cantidad de C.O no solo depende de las condiciones ambientales locales, sino que es afectada fuertemente por el manejo del suelo. Existen prácticas de manejo que generan un detrimento del C.O en el tiempo, a la vez que hay prácticas que favorecen su acumulación (Martínez y col., 2008). La rotación de cultivos y la baja labranza en parcelas de papas comerciales es ejemplo de ello, ya que se incrementa el C al aplicar estas técnicas. (Angers y col., 1999).

En este sentido, al detallar el contenido de carbono orgánico, los resultados presentan valores que son muy altos, tendencia similar al contenido de materia orgánica al no presentar diferencias significativas en las localidades. Como se mencionó anteriormente, al ser lento el proceso de descomposición, habrá una acumulación de materia orgánica y por ende, de los elementos que conforman la misma. En las áreas bajo manejos agronómicos, la gallinaza constituye una fuente adicional de carbono orgánico, ya que dicho fertilizante tiene un contenido de C.O muy alto (30,7%). Los valores de carbono orgánico obtenidos son similares a unos estudios realizado en la zona (Sarmiento y Llambí, 1998), mientras que difieren con otros, al presentar valores más elevados del indicador en la misma región, hecho que puede estar relacionado a las épocas de cada muestreo o a las diferencias de la cantidad y el tiempo bajo fertilización orgánica. En el estudio de García (2010), el uso de abono orgánico alcanza las 10 t/ha y las parcelas tenían menos de dos años con ciclos de siembra, mientras que en el presente estudio, la aplicación de gallinaza es de 5,6 t/ha pero la historia de cultivo de las parcelas es mayor a dos años.

El nitrógeno también constituye un indicador de la fertilidad del suelo, al ser un macronutriente que se encuentra almacenado principalmente en la materia orgánica, y a través del proceso de mineralización es liberado a la solución del suelo y posteriormente es incorporado por las plantas (Swift y col., 1979). En este sentido, al comparar las localidades estudiadas, el contenido de nitrógeno fue muy alto y difieren entre sí, obteniéndose el menor valor en el suelo del páramo ($0,6 \pm$

0,06 %), seguido del de papas nativas ($0,7 \pm 0,02$ %), mientras que el suelo postcosecha de papas comerciales presentó el valor más elevado ($0,8 \pm 0,03$ %).

Las bajas temperaturas afectan el ciclo del N, ya que el proceso de mineralización de la materia orgánica es más lento, la cantidad de nitrógeno es elevada pero su mineralización puede ser baja (Hervé y col., 2006). Esta tendencia es similar a lo reportado en diversos estudios del mismo páramo, en donde destacan que no hay aumento a lo largo de la sucesión de los nutrientes intercambiables, ya que el alto contenido de materia orgánica incide directamente en el contenido de nitrógeno y carbono. Los cambios en la sucesión solo se aprecian en la etapa de barbecho, el cual es un punto intermedio de la sucesión ecológica (Llambí y Sarmiento, 1998; Abadín y col., 2002).

En torno a las prácticas agronómicas, éstas influyen en el ciclaje de nutrientes, especialmente en la mineralización y en la inmovilización, contribuyendo a un inmediato incremento o pérdida de la productividad del sistema agrícola (Pauletti, 1999). Al respecto, se tiene que el aporte de nitrógeno producto solo de aplicación de gallinaza supera el 2,93% (muy alto) en los cultivos de papas nativas. Estos valores se incrementan al combinarlo con la fertilización química en las áreas con papas comerciales, a fin de evitar la pérdida de la fertilidad durante los primeros años del cultivo (Machado, 2005). Sin embargo, estos aportes extras no se traducen en un aumento de N respecto al páramo, lo cual puede estar relacionado con la mayor demanda y extracción de N por el cultivo de papas y por la volatilización del N en forma de N_2 u óxidos de nitrógeno (Machado, 2005). Hecho similar se reporta en cultivos de papas nativas en Bolivia, en donde los

mayores aportes de estiércol no se traducen siempre en aumento de rendimiento, y el balance de nitrógeno es neutro, dada la lenta mineralización en la región, por lo que el nitrógeno del suelo puede ser alto pero no está mineralizado (Hervé y col., 2006).

Al relacionar los dos indicadores químicos anteriores (carbono orgánico y contenido de nitrógeno) se obtiene un cociente, el cual sirve como indicador del potencial de descomposición de la materia orgánica, con lo que se puede explicar la transferencia de energía entre la microbiota y el suelo (Springob y Kirchmann, 2003; Agren y Bosatta, 1996). Por lo tanto la relación C:N, constituye un buen indicador de calidad del suelo ya que se relaciona directamente con la descomposición y el nitrógeno mineralizado (Janssen, 1996).

En tal sentido, los resultados obtenidos difieren significativamente siguiendo un patrón invertido al contenido de nitrógeno. La relación C:N es muy alta en el páramo ($19,6 \pm 2,8$), mientras que el suelo de la localidad de papas comerciales tiene el menor cociente, la cual va de óptima a alta ($12,4 \pm 0,8$); y en la zona de papas nativas, a pesar de que no difiere de las otras dos, tiene una relación alta ($14,1 \pm 0,8$). Tendencia similar reporta García (2010) en la conversión del páramo a cultivos de papas comerciales con diferentes manejos agrícolas.

Los resultados de este estudio indican que hay un cambio en la calidad de la materia orgánica cuando se convierte un páramo a cultivo de papas (Llambí y Sarmiento, 1998). En el páramo la materia orgánica, es de baja calidad, ya que un cociente muy alto que indica una mayor inmovilización de N por los

microorganismos para producir biomasa celular ante la alta disponibilidad de carbono, mientras que en las zonas bajo cultivo, ejerce una acción la incorporación de enmiendas orgánicas con o sin fertilizantes químicos. La gallinaza es un sustrato que al tener una baja relación C:N ($10,5 \pm 0,3$) libera nitrógeno mineral bajo la forma de NH_4^+ , que aunado al N proveniente de fertilizantes químicos (sulfato de amonio), condiciona la actividad de la comunidad microbiana descomponedora, lo que favorece la mineralización de la M.O (Machado, 2005). Adicionalmente, la labranza incrementa la descomposición, al favorecer la oxidación de la M.O (Martens y col., 2003). Reportes de la misma región, indican que en zonas con cosechas recientes de papas, la relación carbono-nitrógeno es baja producto de la adición de fertilizantes (Abadín y col., 2002).

Basándose en lo anterior, es importante acotar, la ventaja de usar la relación C:N como indicador químico de calidad del suelo, ya que las medidas de materia orgánica y carbono orgánico no presentaron diferencias significativas, con lo cual para cada sitio se puede explicar si los procesos de mineralización o inmovilización son favorecidos en cada sistema de estudio.

El fósforo constituye otro indicador químico de la calidad del suelo, ya que éste es un elemento fundamental en la nutrición mineral de las plantas, tiene un rol central en la transferencia de energía, es esencial en la división celular y el desarrollo de tejidos meristemáticos (Gil, 2002). La disminución de este macronutriente poco móvil, se puede traducir en modificaciones en la glucólisis por ausencia del P en la disponibilidad de ATP, así como un aumento de la

actividad de la fosfatasa ácida en las raíces a nivel intra y extracelular (Duff y col., 1989). En los cultivos de *Solanum tuberosum*, la deficiencia o ausencia de este elemento se refleja en la disminución del área foliar, número de hojas, peso seco de la hoja, tallo y raíz, lo que incide directamente en el rendimiento de los tubérculos (McArthur y Knowles, 1993; Hervé y col., 2006)

En este sentido, los resultados del presente estudio indican que en el páramo de referencia el fósforo disponible fue bajo ($4,1 \pm 0,9$ ppm), los bajos pH contribuyen a la poca disponibilidad de este elemento, ya que en los suelos ácidos el Al y Fe intercambiables pueden reaccionar con los fosfatos, siendo mayor la fijación mientras mayor sea el contenido de óxidos de Al y Fe (Llambí y col., 2012).

En las localidades bajo manejos agronómicos, el fósforo disponible es muy alto (> 30 ppm) y difieren estadísticamente entre sí. La menor disponibilidad en los sistemas agronómicos se obtuvo en el suelo de la parcela de papas comerciales ($37,7 \pm 1,7$ ppm), mientras que el mayor valor corresponde a la localidad de papas nativas ($88,1 \pm 11,6$), resultado diferente a lo esperado, lo cual puede radicar en la historia de cada cultivo: La localidad bajo papas nativas tiene 5 años, en alternancia con otros cultivos en comparación a la zona de papas comerciales que tiene 2 años con ciclos de siembras, por lo tanto el aporte de gallinaza a lo largo del tiempo, ha sido mayor en el área de papas nativas; dicha enmienda orgánica aporta 3180 ppm de fósforo al suelo. Sin embargo, parte del P es inmovilizada por el suelo, dado los valores de pH (Llambí y col., 2012).

La diferencia notoria del contenido de P disponible entre el páramo sin perturbar y las zonas bajo cultivo son similares a lo reportado por diversos autores

en otros estudios realizados en la zona (Llambí y Sarmiento, 1998; Abadín y col., 2002).

Otro aspecto a tomar en cuenta en la calidad del suelo es la relación del fósforo con el carbono orgánico, ya que el equilibrio dinámico de la acción de los microorganismos, genera cambios en la composición de la materia orgánica y una forma de medirlo es a través del cociente C:P (Dick, 1983), por lo que dicha relación es un criterio válido para analizar las características de mineralización de la materia orgánica (Fassbender, 1978).

En este sentido, los resultados para las diferentes localidades, implican que en las tres áreas de estudio se produce la inmovilización del fósforo, ya que los valores se encuentran fuera del intervalo reportado para que ocurra mineralización neta del P (200-300) (Tisdale y Nelson, 1975; Fuentes, 1999). Considerando lo anterior, es importante reiterar que la mineralización de la materia orgánica es lenta y requiere temperaturas de aproximadamente 25,0 a 30,0 °C, por lo tanto, temperaturas inferiores hacen el proceso más lento (Sanzano, 2012), de allí, una de las posibles causas de la alta relación carbono-fósforo. Adicionalmente, el P al estar unido covalentemente al C, ocasiona que la mineralización de éste, obedezca en parte a los mismos factores de los que depende el proceso en la materia orgánica. La mineralización del P también está sujeto a la disponibilidad del mismo en el suelo y a la demanda de las plantas (Meléndez, 2003) y sus simbiontes asociados a este macronutriente, ya que éstos liberan enzimas que participan en la solubilización del fósforo.

Basándose en lo anterior, y tomando en cuenta que la relación entre el fósforo en solución y el fósforo fijado es un ejemplo del balance entre los factores capacidad (cantidad de un nutriente disuelto en la solución del suelo) e intensidad (cantidad del nutriente asociado con la matriz del suelo y en equilibrio con los iones del mismo en solución) en la fertilidad del suelo (Sanzano, 2012). Se podría decir que los suelos del presente estudio son de baja capacidad y baja intensidad, lo cual es característico de suelos ácidos en donde se produce una alta formación de fosfatos de aluminio y de hierro, insolubles y no disponibles para las plantas.

En cuanto a las diferencias significativas entre las localidades, estas se deben directamente a los manejos agronómicos y a la historia previa de cada cultivo. Hay mayor P disponible en la zona que tiene más tiempo con cultivos (papa nativa) respecto a una localidad de poco tiempo de uso (papa comercial), y hay una diferencia notoria al compararla con el páramo de referencia, que tiene 25 años desde el último cultivo de papa nativa que se dio en él. Reportes referentes a conversiones de un ecosistema de referencia a cultivos en diversas regiones, señalan que el cociente C:P puede variar en diferentes tipos de manejo de cultivos; en cultivos de papas comerciales en Xalapa (México), la tasa es menor en áreas cultivadas respecto a un bosque, esto producto de la fertilización química aplicada en esa zona (Ruíz, 2012).

Respecto al páramo de referencia, este tiene el valor más alto de C:P, cuya explicación radica en lo mencionado anteriormente relacionado a la temperatura y a la cobertura vegetal acumulada en esa zona, Aruani y col. (2006) indican que el

proceso de mineralización de P es más lento en las zonas con coberturas perennes respecto a áreas con coberturas vegetales anuales.

Al observar todos los indicadores químicos estudiados, se aprecia como la mayoría varió al pasar de un páramo a zonas cultivadas. En este sentido, se tiene que las localidades con una mejor fertilidad química son las que están bajo manejos agronómicos, dadas las menores relaciones C:N y C:P, producto de los diferentes aportes antrópicos de nutrientes que hay en las mismas.

Indicadores biológicos.

Las propiedades químicas y físicas de los suelos influyen la abundancia, los subproductos y funciones de los micro y macroorganismos, de allí que estas propiedades no deben analizarse de manera independiente (Astier y col., 2002; Cruz y col., 2004). El deterioro de dichas propiedades, repercuten rápidamente sobre la actividad biológica, ya que los mismos son más sensibles en la identificación de cambios en el uso de los suelos, como por ejemplo, cuando se tienen diferentes manejos agronómicos (Consentino y Constantini, 2000), de allí la importancia de usar en el reconocimiento de la calidad del suelo a los indicadores biológicos.

Al respecto, es importante destacar el papel de los microorganismos como componente biótico en la materia orgánica, ya que son partícipes del almacenamiento y liberación de nutrimentos, facilitación de la nutrición de plantas, fijación del N, acumulación, descomposición y estabilización de la materia orgánica (Smith y col., 1993; Beare y col., 1997).

Durante la descomposición de la M.O hay consumo de O_2 y liberación de CO_2 (respiración), resultado del metabolismo de los microorganismos; por lo que la actividad metabólica de éstos, puede ser medida a través del desprendimiento de CO_2 , o el consumo de oxígeno. La medida de respiración microbiana ha sido usada con diversos fines, como marcador de la contaminación, el estudio de los procesos de estabilización de la materia orgánica y en el proceso de uso y conservación de los nutrientes del suelo (Nannipieri y col., 1990). Entonces, a través de este parámetro se puede conocer una fracción del estado biológico del suelo.

En este sentido, los resultados obtenidos indican que la respiración basal es mayor en el páramo y en el suelo postcosecha de papas nativas, quintuplicando aproximadamente el valor reflejado por el suelo con papas comerciales ($7,3 \pm 3,5$ mg C- CO_2 .kg⁻¹. d⁻¹), lo que indica que hay mayor actividad microbiana en el páramo de referencia y la localidad de papas nativas, interpretándose esto como una mayor y continua descomposición en dichas zonas. Esta tendencia es clasificada como buena según la USDA (2001), ya que considera a un suelo de alto contenido de materia orgánica y con una mayor respiración como variable positiva en un análisis de calidad de suelo.

La mayor actividad microbiana radica en parte, en que estos suelos contienen gran cantidad de carbono mineralizable, pero debido a su moderada estabilidad (baja temperatura, y la presencia de complejos órgano-minerales), favorece a dicha actividad a corto y mediano plazo (Machado, 2005). Adicionalmente, se ha reportado que la respiración se incrementa cuando los

suelos están en condición de descanso, ya que se recuperan propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Torres y col., 2009).

Lo anterior es comprensible en el páramo, pero en las áreas con cultivos, el manejo agronómico, juega un rol adicional importante: El suministro de gallinaza incrementa la respiración basal, ya que estimula el metabolismo microbiano y produce mineralización neta del nitrógeno (Sarmiento y Bottner, 2002; Machado, 2005). Este aporte es aplicado en los dos manejos agronómicos, de allí se entiende que el valor obtenido en la zona de papas nativas no haya presentado diferencias significativas con el páramo de referencia. Pero en el suelo en donde se producen papas comerciales hay mayor actividad de labranza anualmente, dado el ciclo corto de estas papas, lo que conlleva a una mayor pérdida de la materia orgánica lábil presente en el suelo, y la actividad de los microorganismos no se incrementa a pesar del aporte de gallinaza.

Los resultados obtenidos son comparables con otros reportes de la región, en donde destacan que no hay cambios significativos en la respiración en la conversión páramo - cultivo tradicional de papa (García, 2010), pero difiere en cuanto a la conversión páramo- cultivo comercial, ya que el autor indica que hay aumento de la respiración, y en la presente investigación se evidenció la disminución de este indicador.

En otro aspecto, la estimación del carbono microbiano es importante en el análisis de la calidad de suelo, ya que constituye una medida de la masa de microorganismos presentes en un área determinada (Albiach y col., 2001). A

diferencia del carbono orgánico, el carbono microbiano responde rápidamente a los cambios en las conversiones de ecosistemas (Cookson y col., 2008). De allí que también sean indicadores de la actividad microbiana, ya que comparado a otros organismos más altos en el nivel trófico, los microorganismos responden de manera rápida al estrés ambiental, porque tienen una estrecha relación con sus alrededores debido a su alta relación superficie-volumen (Pankhurst y col., 1995).

Basándose en los resultados, el carbono microbiano es mayor en el páramo ($933,8 \pm 60,9 \text{ mgC.kg}^{-1}$), respecto a las áreas con manejos agronómicos; sin embargo, esta fracción lábil no implica que se mineraliza más rápido, cabe recordar que las bajas temperaturas retardan el proceso de descomposición. El carbono microbiano también se ve afectado por la cubierta vegetal, la cual se acumula en el páramo, mientras que en las parcelas bajo manejos agronómicos no hay cubierta vegetal, lo que conlleva a una disminución de la biomasa microbiana, por pérdida de biodiversidad (Fraga y col., 2002).

En las áreas cultivadas, las prácticas agronómicas afectan la biomasa microbiana, la cual es menor ($539,0 \pm 18,8 \text{ mgC.kg}^{-1}$) debido a los procesos de labranza (Smith y Conen, 2004), y la acelerada mineralización de la materia orgánica, pese a los aportes de enmiendas orgánicas y la fertilización química (en el caso de las papas comerciales). Respecto a este tipo de fertilización, Cruz y col. (2012) destacan que cuando se aplica sulfato de amonio hay disminución del carbono microbiano ya que existe una modificación de la comunidad microbiana. Por otra parte hay que tomar en cuenta, que el muestreo se realizó en época reciente posterior a la cosecha, durante este proceso hay remoción del suelo, lo

que afecta la dinámica de nutrientes del mismo, y se puede reflejar en la reducción de la biomasa microbiana presente (Chang y Trofymow, 1996).

El contenido de carbono microbiano de esta investigación, es mayor a lo reportado por Sarmiento y Bottner (2002) en parcelas recuperadas luego de un cultivo de papas en el Páramo de Gavidia, y superior a lo reportado por García (2010) en diferentes sistemas de cultivo de papas. En este último trabajo se indica un incremento en el carbono microbiano en una localidad convertida a un cultivo de papa comercial, asociado a un cambio en la dinámica en las poblaciones microbianas.

Con respecto al indicador biológico anterior y considerando también a la respiración basal, estos se relacionan a través del coeficiente metabólico (qCO_2), el cual es una tasa de la respiración microbiana por unidad de biomasa proveniente del carbono microbiano (Anderson y Domsch, 1985). Este se puede emplear como un indicador del estado fisiológico de una comunidad microbiana, del estrés de un ecosistema y la calidad de la materia orgánica que usan los microorganismos como sustrato (Mahía y col., 2008).

Al respecto, los resultados presentados muestran que el páramo de referencia y el suelo postcosecha de papas nativas no presentan diferencias significativas entre sí, la tasa del coeficiente metabólico es mayor en estas localidades respecto al área de papas comerciales. Estos datos, corroboran lo que se ha mencionado en puntos anteriores, en donde se considera que la calidad de la materia orgánica es menor en el páramo de referencia y en el cultivo de papas

nativas, ya que esta es mineralizada de forma más lenta que en la localidad en donde se producen papas comerciales, de allí que esta última, presente una situación de estrés menor, ya que las fuentes de nitrógeno son menos limitadas por el aporte combinado de la fertilización química y la gallinaza. En el páramo y en la zona de papas nativas, una mayor cantidad de carbono debe ser mineralizado para mantener la tasa C:N, dada la falta de fuentes alternativas de nitrógeno y la calidad de la materia orgánica (Sarmiento y Bottner, 2002).

La actividad seguida del arado en el cultivo de papas comerciales, puede ocasionar que disminuya la biomasa microbiana, y la existente luego de la perturbación es más eficiente en el uso del carbono; como ocurre en otras conversiones de la región, ejemplo al pasar de un bosque-cultivo de maíz o selva-cultivo de maíz (García, 2010).

La tendencia del coeficiente metabólico al no variar en una conversión páramo-papa nativa, implica que el manejo agronómico dado para este cultivo de papas incide en menor grado sobre los microorganismos. Dicho resultado es similar a lo reportado por García (2010), en su investigación en otros páramos de la región. De igual forma, los datos son comparables, con lo reportado por Miralles y col. (2012), donde destacan que el qCO_2 es mayor en suelos que presentan arbustos de alta montaña respecto a zonas cultivadas con cereales.

Otro indicador biológico/bioquímico usado en este estudio, fue la determinación de las actividades enzimáticas, que están estrechamente relacionadas con importantes parámetros de la calidad del suelo como el

contenido de materia orgánica, la biomasa y actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes, entre otras (Dick, 1997). Además reflejan cambios más rápidos respecto a otras propiedades del suelo, por su continua liberación al ambiente llevada a cabo en gran medida por los microorganismos y las raíces de las plantas (Burns, 1982), por lo que constituyen indicadores tempranos de los cambios en el suelo ante diferentes manejos (Dick y Tabatabai, 1992). No obstante, la interpretación de los datos también debe ser cuidadosa, ya que algunas enzimas son estabilizadas por la fracción sólida del suelo y en consecuencia pueden no reflejar no solo la condición actual, sino también la situación previa del suelo (Dick y Tabatabai, 1992).

De las enzimas evaluadas, la deshidrogenasa es una endoenzima oxidoreductasa, su actividad es el resultado de la acción sobre el metabolismo respiratorio, en el ciclo del citrato y en el metabolismo del nitrógeno (Tabatabai, 1994). Como no se acumulan extracelularmente en el suelo, su medida refleja la cantidad de microorganismos viables y su capacidad oxidativa sobre la materia orgánica en el momento de la determinación (Trevors, 1984; Dick, 1997; Sierra, 2012).

En este orden de ideas, se tiene que la actividad de la deshidrogenasa disminuye en más de 60,0 y 85,0% en el suelo de papas nativas y de papas comerciales respectivamente, en comparación al páramo de referencia, el cual presentó la mayor actividad, hecho relacionado a que en esta localidad hay mayor biomasa microbiana, la cual está en una lenta pero constante actividad mineralizando C, ya que no hay fuentes alternativas de nitrógeno, dado que las

concentraciones presentes en la zona están inmovilizadas. Estos resultados tienen una tendencia similar a los reportados por Miralles y col. (2012), donde se indica que hay una disminución de la actividad de la enzima deshidrogenasa en un cultivo de cereales respecto al suelo de arbustos de alta montaña.

La actividad de la deshidrogenasa es un indicador de la actividad microbiana del suelo, por lo tanto, si la microbiota se ve afectada por cambios de uso de suelo también se verá afectada la actividad deshidrogenasa (Moyano, 2015). Masciandaro y Ceccanti (1999) destacan que la actividad de esta enzima es menor en suelos con manejos agronómicos (con manejo comercial o tradicional) respecto a un ecosistema no perturbado de referencia.

En las zonas bajo manejo agrícola, la menor actividad de la deshidrogenasa, es indicativo de una menor actividad microbiana, debido a los diferentes manejos agronómicos a los que están sometido el suelo; en el caso del suelo de papas nativas hay aporte de nutrientes, producto de las enmiendas orgánicas por lo que los microorganismos reducen su actividad, dado el suministro extra de nutrientes.

En el caso del suelo de papas comerciales, la actividad de la deshidrogenasa es menor respecto al manejo agronómico y al páramo, ya que la fertilización química afecta esta enzima, dado que hay una modificación de la comunidad microbiana, además los microorganismos agotan de manera más rápida la fuente de carbono fácilmente degradable, por lo que disminuye la producción de esta enzima de acción intracelular (Böhme y col., 2005; Rivero,

1999). Adicionalmente, la actividad de algunos complejos que participan en el ciclo del N son inhibidos por la presencia de formas reducidas de nitrógeno en el ambiente. Al respecto, se ha observado que altas concentraciones de amoníaco o urea inhiben el proceso de mineralización de la materia orgánica presente, mediante la inhibición del transporte de nitrato y la represión de la enzima (Dobao y col., 1993; Fuentes y Massol, 2002), de allí es probable que se produzca un descenso significativo en la actividad de la deshidrogenasa en la localidad de papas comerciales.

Tendencia similar destacan Järvan y col. (2014) al comparar suelos de papa con manejos agronómicos orgánicos (con uso de enmiendas) respecto a suelos tratados con fertilizantes químicos y pesticidas. Con lo que se deduce, en qué grado afecta el uso de fertilizantes químicos la calidad del suelo. Otro aspecto a resaltar, es que la actividad de la deshidrogenasa luego de un cultivo con fertilizantes químicos se recupera es a largo plazo, Zhong y Cai (2007) destacan que la actividad de dicha enzima se incrementa después de 13 años sin usar fertilizantes químicos en cultivos de arroz.

En otro grupo de enzimas, están las extracelulares, cuya mayor producción se le atribuye a los microorganismos debido a su gran biomasa, su alta actividad metabólica y su corto ciclo de vida, en contraste con otros organismos que también las pueden liberar como los animales y las raíces de las plantas (Dick y Tabatabai, 1992).

En este estudio, se hizo la determinación de la actividad de la fosfatasa ácida, las cuales catalizan la hidrólisis de glicerofosfatos (transforman el fósforo orgánico a inorgánico, haciéndolo asimilable por las plantas) y tienen su óptimo a unidades de pH bajas (Trasar y col., 2003). Se empleó esta enzima dado el pH de los suelos de las localidades (pH: 4,1-5,1). Su importancia como indicador de calidad, se fundamenta que durante la mineralización de la materia orgánica por la fosfatasa ácida, influyen tanto las propiedades del suelo, los factores ambientales, así como los sistemas de manejo del suelo (Tabatabai, 1982).

Los resultados destacan, que la actividad es mayor en el páramo respecto a los suelos de los cultivos de papa, los cuales no se diferencian estadísticamente. A bajos pH bajo la disponibilidad de fósforo se reduce, por lo que se incrementa la producción de fosfatasas ácidas por parte de microorganismos y raíces, para elevar la mineralización y contenido de Pi disponible en el suelo (Dalurzo y col., 2005).

Resultados similares destacan Gálviz y col. (2007), quienes encuentran que hay mayor actividad de la fosfatasa ácida en suelos de pradera respecto a suelos de cultivos de papa en medio de la cordillera de los Andes colombiana. He y col. (2012a) detallan que la actividad de esta enzima es mayor en suelos conservados en contraste con suelos con cultivos continuos de papas. En otras investigaciones, Masciandaro y Ceccanti (1999) también reportan mayor actividad de la fosfatasa ácida en suelos no alterados usados como referencia en comparación a suelos bajo cultivo de cereales con manejos agrícolas de bajo o altos insumos.

La menor actividad se registra en las zonas con manejos agronómicos, dada la mayor disponibilidad de P proveniente del aporte de fósforo inorgánico a través de las enmiendas orgánicas y la fertilización química. La mayor disponibilidad de Pi actúa como un retroalimentador negativo que disminuye la actividad de la enzima, ya que el Pi actúa como un inhibidor competitivo (Fernández y Lafuente, 2013). Este resultado es comparable con lo obtenido por Avellaneda y col. (2012) y He y col. (2012a), en Colombia y Estados Unidos respectivamente, donde destacan que la actividad de la fosfatasa ácida disminuye en cultivos de papas que son tratados con fertilización química.

Considerando los indicadores de calidad de suelo presentados hasta el momento, se aprecia como hay cambios más pronunciados al comparar el suelo del páramo de referencia respecto al suelo con cultivo de papas comerciales. Por lo tanto, se puede decir que el páramo posee mejor calidad de suelo desde el punto de vista biológico/bioquímico.

Relación entre los indicadores.

Como resultado de los procesos de la perturbación en un ecosistema, se tienen cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Astier y col., 2002; Jeffries y Barea, 2001).

En el presente estudio, se detalla en el análisis de componentes principales la separación de las localidades, según si han sido intervenidas en una conversión de páramo a cultivo de papa, basándose en indicadores físicos, químicos y biológicos/bioquímicos de la calidad del suelo. Dicha separación en el páramo es

similar a la reportada por García (2010) en otros páramos de la región. Para las zonas postcosecha de papas, los resultados difieren con lo de éste autor, ya que éste no encontró diferencias entre los cultivos con diferentes manejos agronómicos, mientras en el presente trabajo si hay una separación notoria entre las localidades según el manejo agrícola que se les da.

Al observar la tabla de correlaciones entre los diferentes índices, se detalla que la textura no tiene correlación significativa con los demás indicadores, sin embargo, en el análisis de componentes principales se aprecia como las partículas de arcilla se correlacionan positivamente con el contenido de humedad y la capacidad de campo, ya que hay mayor retención de las moléculas de agua. Mientras que las partículas más grandes, arena y limo están correlacionados positivamente con los cultivos de papas comerciales. En este sentido, varios autores destacan la pérdida de la estructura y microagregados del suelo durante diversas actividades antrópicas, como puede ser la práctica agrícola con arado, favorece al predominio de arena en los primeros cm de suelo; y al lavado de arcillas hacia zonas más profundas del perfil (Horn y Baumgartl, 2001; Pagliai y col., 2004; Cothing y Sparrow, 2012).

La capacidad de campo y el porcentaje de humedad están correlacionados positivamente entre sí, y están asociados al suelo del páramo de referencia, el cual se encuentra sin intervención por cultivos desde hace 25 años. En contraste, a menor disponibilidad de agua, menor cantidad de nutrientes en solución, de allí que estos indicadores tengan una correlación negativa con el N total y el P

disponible, lo cual posiblemente relacionado con el hecho que una menor disponibilidad de agua reduce la mineralización de P y N.

Otro factor que ejerce influencia en la disponibilidad de nutrientes es el pH, ya que tiene correlación positiva y significativa con el contenido de P y N del suelo, y cómo dichos elementos son importantes en el desarrollo de los cultivos de papas, ya que los puntos de muestreos de estas localidades se distribuyen cerca de las líneas de pH, P disponible y N. En este caso, la disponibilidad de P y N es menor a medida que disminuye el pH, hecho ya referido sobre la pérdida de sus formas disponibles por formación de fosfatos de hierro y aluminio y volatilización de N en forma de amoníaco.

En el análisis de componentes principales y en la tabla de correlaciones se detalla como el coeficiente metabólico está correlacionado con una mayor actividad en el proceso de descomposición de la materia orgánica, la cual se cuantifica con un aumento de la actividad de la deshidrogenasa. Basándose en el análisis de componentes principales, esta actividad es mayor en el páramo de referencia en comparación con las localidades con cultivo de papas nativas y de papas comerciales.

Así mismo, se detalla cómo el C es el principal constituyente de la materia orgánica y de los microorganismos del suelo, de allí que dicho elemento tenga una correlación positiva y significativa con la M.O. Adicionalmente se puede detallar que el proceso de inmovilización del N y el P esta correlacionado positivamente con el C.O, y cómo estos procesos son mayores en el páramo de referencia.

Respecto a la actividad de la fosfatasa ácida, esta tiene una correlación negativa con la cantidad de fósforo disponible, lo que es de esperarse, dado el carácter de la enzima, la cual es inhibida por la presencia del sustrato. Esta enzima está asociada a la zona con la menor cantidad de P disponible, la cual es el páramo de referencia, sin embargo, en el presente estudio, dicha correlación no fue significativa.

Considerando lo anterior, es importante destacar, que no se debe estudiar un solo indicador por separado, sino que se deben usar e integrar varios indicadores pero precisos, ya que en el suelo hay constante flujo de materia y energía la cual es mediada por diversos procesos físicos y químicos, así como por los microorganismos y las actividades que ellos llevan a cabo.

MICOTROFÍA DEL SISTEMA

Read (1983) señala que los diferentes tipos de micorrizas se distribuyen a lo largo de los biomas terrestres más importantes y están circunscritas a altitudes y latitudes específicas. En este caso las micorrizas arbusculares (MA) disminuyen su abundancia con el incremento de la latitud y altitud. Sin embargo en las últimas décadas se ha encontrado que los HMA se distribuyen en gradientes altitudinales y latitudinales colonizando un sin número de especies vegetales (Barnola y Montilla 1997; Urcelay 2011). Este trabajo es un aporte más a la literatura donde se señala la importancia de esta asociación en ecosistemas de alta montaña.

La interacción en un ecosistema entre las plantas y el suelo se considera sustentable, cuando la utilización de los recursos minerales por las plantas, se equilibra con los ciclos biogeoquímicos de una manera eficiente, lo anterior es la situación normal en ecosistemas no alterados y es la línea de estrategias a seguir en sistemas agrícolas sustentables (Jeffries y Barea, 2011); para ello, es indispensable la comprensión de la actividad y diversidad microbiana del suelo.

La sustentabilidad puede ser facilitada por asociaciones simbióticas que se dan entre las raíces de las plantas y diversos microorganismos, como pueden ser las micorrizas arbusculares y los hongos septados oscuros; los cuales son fundamentales en los ciclos biogeoquímicos y en el mantenimiento de la calidad del suelo (Richardson y col., 2009), ya que la calidad no depende solo de las propiedades físicas y químicas del suelo, también depende de la diversidad y actividad de la biota circundante (Doran y Linn, 1994).

Se ha señalado que los diversos manejos agrícolas pueden causar una disminución de los HMA, debido a los cambios que se suceden en la diversidad de esporas, ruptura del micelio extramátrico entre otros, así que dependerá del tipo de manejo la estabilidad de los componentes principales del hongo para asegurar su permanencia e infectividad (Boddington y Dood, 2000). Es posible que la incidencia del contacto entre las raíces de las plantas y el hongo pueda ser reducido por la perturbación del suelo, dado que la principal concentración de propágulos de HMA se encuentran en los primeros cm de suelo (Ingleby y col., 1997).

En este trabajo la micotrofia de las tres localidades estudiadas no presentaron diferencias significativas entre sí, entendiéndose por micotrofia la capacidad de las plantas de asociarse a los HMA. Estos resultados indican que los diferentes tipos de manejo no afectan la colonización por parte de las HMA. En este sentido, se puede inferir que la micotrofia en estos sistemas está asociada a la alta micotrofia del cultivo (Planchette, y col., 1983; Moreno, 1988; McArthur y Knowles, 1993), que podría estimular el crecimiento del hongo o recuperación del inóculo natural; como ha sido señalado previamente para cultivos como la yuca y el maíz en agricultura de subsistencia (Amazonas), donde después de la tala y quema el establecimiento de conucos incrementa la producción de propágulos (Cáceres, 1989; Cáceres y Kalinhoff, 2003; Kalinhoff y col., 2009) . El tipo de manejo en las parcelas de papas nativas y comerciales, aún cuando varía entre ellas, mantiene los propágulos de micorrizas, que estaría asociado con la rotación de los cultivos con especies micorrízicas (avena, trigo, ajo) que mantienen y reproducen el inóculo nativo (Johnson y col., 1991; Gosling y col., 2006). Estudios previos realizados en la misma zona de estudio destacan que diversas variedades de papas nativas superan el 50,0% de colonización (Márquez y Cáceres, datos sin publicar).

En este punto, se debe considerar que la colonización micorrízica o micotrofia del sistema no es un carácter definitivo, ya que sólo nos proporciona información de la presencia o ausencia más no la funcionabilidad de la simbiosis. Es por ello que se considera que las pocas variaciones en la micotrofia de los sistemas (cultivados vs páramo), podría estar relacionada con factores intrínsecos

de las plantas hospederas que incluyan fases de crecimiento en el momento del muestreo, compatibilidad funcional con el hongo, eficiencia en captura de nutrimentos y desarrollo de mecanismos de tolerancia a situaciones estresantes tanto del hongo como de la planta, entre otras (Picone, 2003).

Cabe destacar, que cuando se mencionan estrategias relacionadas con la eficiencia en la captura de nutrimentos por parte de la microbiota del suelo, en este trabajo, los indicadores químicos de calidad de suelo, como son el contenido de materia orgánica y de nutrientes no varió dependiendo del manejo agronómico. Sin embargo, destaca que hay inmovilización de algunos nutrimentos como el fósforo por parte de los microorganismos, dada la alta relación C:P del suelo de cada parcela.

En el páramo de Gavidia los sistemas agrícolas utilizan la tracción animal como parte del manejo de los cultivos. Este tipo de manejo podría indicarnos que estamos en presencia de un sistema medianamente afectado cuando se compara con sistemas donde la labranza es mecánica (Quine y col., 1999; Sustaita y col., 1999). En la literatura se señala que el efecto de labranza sobre las comunidades de HMA u otros microorganismos del suelo puede producir una reducción drástica de las propiedades infectivas de los hongos o variaciones importantes en las comunidades de microorganismos del suelo, que podrían incidir sobre el éxito en el establecimiento de los cultivos, desde el punto de vista de productividad y el consecuente uso de insumos químicos. En la presente investigación, los indicadores biológicos/bioquímicos de calidad del suelo (respiración basal, carbono microbiano, actividad enzimática), dan como resultado, que la actividad

biológica es mayor en el ecosistema de referencia, seguida de la zona con manejo agronómico tradicional, mientras que la localidad de papa comercial presenta los valores más bajos entre las tres localidades. En este contexto se podría pensar que manejos menos agresivos con el ambiente, donde el disturbio producido por la perturbación no genere cambios marcados en la microbiota del suelo, serían las vías más importante a considerar para el mantenimiento de una agricultura sustentable (Jasper y col., 1989; Bellgard, 1993; Schalamuk y Cabello, 2010).

Este estudio confirma lo anteriormente señalado ya que la labranza con tracción animal no parece haber incidido negativamente sobre la colonización por HMA en las localidades bajo manejos agronómicos respecto al páramo, a pesar de que este proceso se realiza más de 3 veces al año en la producción de papas comerciales. Se podría deducir entonces, que la tracción animal tiene un efecto limitado en términos de profundidad y pérdida del suelo en cultivos de papa, en comparación con procesos mecanizados de labranza (Bernal y col., 2008), que implicarían el mantenimiento de la microbiota del suelo en localidades bajo estos manejos agronómicos.

Adicionalmente, Schalamuk y col. (2004) refieren que en las etapas finales de un cultivo, los niveles de colonización de HMA en zonas con labranza no difieren significativamente de áreas sin labranza, ya que al final del ciclo, la demanda de nutrientes es menor en comparación a etapas del cultivo más demandantes de nutrientes como es la fase de establecimiento y de floración.

Otra variable que influye en el desarrollo de la simbiosis, es la fertilidad natural del suelo y los fertilizantes que se puedan incorporar, tanto orgánicos como químicos. En este estudio, los diferentes cultivos (comerciales y nativos) utilizan gallinaza y se les incorporan los restos vegetales como enmienda orgánica de un mes a dos meses antes de la siembra, dependiendo de la subespecie de papa (Romero y Monasterio, 2005a). La incorporación de éstas puede tener un efecto positivo sobre el crecimiento de HMA asociado a un incremento de nutrientes que estimula el desarrollo de los mismos, en suelos donde estos son bajos, así como al efecto de la materia orgánica sobre la estructura del suelo, la capacidad de retención de agua, la actividad microbiana y exudados químicos liberados de la materia orgánica (Muthukumar y Udaiyan, 2000). Diversos autores explican que el uso de enmiendas afecta indirectamente los HMA, ya que las enmiendas influyen positivamente la estructura del suelo, lo que podría reducir la resistencia mecánica en el desarrollo del micelio extramátrico; la capacidad de retención de agua que garantizaría mayor contenido de ésta para la solubilización de los nutrientes; y a través del proceso de mineralización de la M.O incorporada, se pueden reducir las limitaciones de nutrientes de los HMA (Johnson y Pflieger, 1992; Joner y Jakobsen, 1995; Treseder y Allen, 2002).

Lo anteriormente expuesto, se puede reflejar en una mejora de los cultivos. Rojas y Ortuño (2007) destacan que la combinación de gallinaza con inóculos de HMA incrementa significativamente el rendimiento de papas en Bolivia. En otros cultivos también se aprecia esta tendencia, Alloush y col. (2000) reportaron incrementos significativos tanto en el peso seco de garbanzos (*Cicer areitinum*) así

como en los porcentajes de colonización en tratamientos de enmiendas orgánicas con HMA respecto a un control no inoculado.

En la fertilización química, en general, hay un efecto negativo de la simbiosis con alto P y N disponible, lo que deriva de la respuesta de la planta, al limitar el costo en C de la asociación en situaciones donde el beneficio es mínimo (Azcón y col., 1982; Hayman, 1983). Además la aplicación de fertilizantes fosforados disminuye los carbohidratos exudados por la raíz, de allí que disminuya la colonización (Johnson, 1993).

Lo anterior, no aplica a suelos con un contenido nutricional bajo. En el presente estudio, el PMA es alto tanto en los suelos postcosecha de papas nativas y papas comerciales, y ambos presentan un contenido de fósforo muy alto. Sin embargo, la relación C:P en estas localidades indica que predomina la inmovilización, antes que la mineralización, por lo tanto, en el caso de estudio, las plantas destinan carbono a los HMA.

En suelos muy pobres, las plantas aumentan la inversión de carbono en hongos micorrízicos arbusculares (Treseder y col., 2007) y la adición de una determinada dosis de fertilizantes químicos puede estimular la colonización y esporulación de HMA, de hecho hay óptimos de concentración de P que permite el incremento de la longitud radical, así como el aumento del crecimiento y rendimiento de las plantas (Johnson y Pflieger, 1992; Gosling y Shepherd, 2005). Adicionalmente se ha encontrado que la fertilización balanceada (N-P-K) también

estimula la colonización micorrízica respecto a la aplicación de solo N o solo P (Johnson y Pflieger, 1992;).

En los sistemas agronómicos estudiados, el rendimiento para ambas subespecies de papa fue de 10t/ha. En este sentido, Douds y col. (2007) reportan colonización y aumento del rendimiento de cultivos de papa comercial con suelos que tenían P disponible muy alto (375 ppm), el incremento fue de 33,0% en suelos inoculados con HMA y tratados con fertilizantes químicos, mientras que en los suelos inoculados y tratados con estiércol compostado el rendimiento aumentó 45,0%. Estos casos contradicen lo señalado por Corkidi y col. (2002), en donde indican que con alto P disponible los HMA son menos mutualistas y más parasitarios. En este sentido, resulta importante resaltar que los resultados hasta ahora presentados en la literatura muestran una gama de respuestas que van desde mutualismo a parasitismo de los HMA en presencia de altos contenidos de P. Esto indica que este tipo de respuesta va a estar asociado principalmente con el balance costo: beneficio de la simbiosis, que a su vez va a estar asociado a las diferentes estrategias de crecimiento de las especies las cuales difieren entre especies cultivadas y de sistema naturales (Johnson y Wedin, 1997).

Los beneficios y desarrollo de los HMA derivan también de la interacción con diversos grupos de macro y microorganismos de la rizósfera (Azcón y Barea, 1996). Bajo este contexto, es importante mencionar, que al suelo de papas comerciales se le incorpora *Trichoderma* sp. como biocontroladores que sustituyen a los fungicidas. En este sentido, se ha reportado que hay especies de

Trichoderma que son compatibles con HMA, lo cual puede incrementar el rendimiento y sanidad de diversos cultivos (Paulitz y Linderman, 1991).

García y col. (2012) destacan que el uso de este biocontrolador, incrementa de 5 veces del rendimiento de papas comerciales cv. Andinita, además de disminuir la incidencia por *Rhizoctonia solani*. Mientras que Restrepo y col. (2009) destacan que el uso de *Trichoderma harzianum* y HMA disminuye la incidencia de *Spongospora subterranea* en raíces de papa comercial cv. Diacol Capiro, en este caso, el uso combinado de HMA y *Trichoderma* sp. también incrementa el peso seco de las plantas, lo que incide en el rendimiento de los tubérculos.

En estudios de invernadero, en los cuales se ha aplicado *Trichoderma* sp. antes de la inoculación con HMA, se ha encontrado que este biocontrolador solo afecta la fase presimbiótica de los HMA. Mientras que si hay una población ya establecida de HMA no hay efectos negativos (Sosa y col., 2006), esto último, es el caso de la presente investigación, al haber una población de HMA existente antes de la incorporación de *Trichoderma* sp no hay efecto negativo sobre la simbiosis micorrízica arbuscular, de allí, que no se afecte el porcentaje de colonización en el cultivo de papas comerciales.

Adicionalmente, se ha reportado que uno de los efectos del uso de *Trichoderma* sp. como biocontrolador es el aumento en la formación de hifas y la disminución en la formación de vesículas, ya que estos organismos liberan diversos compuestos (sustancias solubles y compuestos volátiles) en el sustrato, lo que puede influir en el tiempo que le toma a los HMA estabilizarse e iniciar la

acumulación intraradical de sustancias de reserva (McAllister y col., 1994). De modo que un menor número de estas estructuras podría relacionarse con una situación que afecte el establecimiento normal de dicha simbiosis (Sosa y col., 2006). En el caso de estudio, la disminución de la cantidad de vesículas no repercute en la colonización total, ya que hay mayor formación de hifas.

Estas interacciones muestran la complejidad de los HMA al interactuar no solo con las plantas sino que también se conjugan con otros microorganismos del suelo (Sosa y col., 2006).

En cuanto a las estructuras fúngicas de los HMA en las diferentes localidades, los resultados destacan que hay mayor porcentaje de hifas, las cantidades de enrollados hifales y de arbusculos son 4 y 10 veces menores al porcentaje de hifas respectivamente, estas estructuras no presentan diferencias significativas entre los sistemas agronómicos analizados. La presencia de arbusculos y enrollados en las tres localidades, indica funcionalidad de la simbiosis en la incorporación de fósforo desde el hongo a la planta hospedera, ya que estas estructuras se consideran de intercambio nutricional. Sin embargo, hay que considerar que la funcionabilidad de la simbiosis solo puede constatarse a través de métodos bioquímicos que determinan la viabilidad de las estructuras de intercambio de nutrientes (van Aarle y col., 2005; Smith y Smith, 2011). Se ha reportado que ante diversos factores de estrés ambiental o antrópico, los HMA modifican la colonización, aumentando o disminuyendo la cantidad de hifas, vesículas, enrollados hifales y arbusculos, manteniendo así el estado fisiológico de las plantas (Martínez, 2011; Johnson y col., 2013).

Al haber conversión de un ecosistema, Johnson y col. (2013) explican que el hongo asigna mayor cantidad de nutrientes a las redes de hifas de absorción. Estudios evolutivos recientes usando técnicas moleculares, han determinado que las redes hifales pudieran tener la capacidad de adaptarse rápidamente a los cambios ambientales, a través de variaciones genéticas en la constitución de las mismas (Cavagnaro y col., 2011), lo que podría explicar la capacidad de recuperación de las comunidades de HMA ante un cambio de uso de los suelos.

La cantidad de vesículas, es significativamente mayor en el páramo en comparación a las zonas bajo cultivo de papas. Van Aarle y Olsson (2003) indican que estas estructuras de reserva de lípidos y compuestos de carbono se encuentran en estados avanzados del proceso de colonización. Así mismo, Titus y Lepê (2000), refieren que cuando hay mayor C disponible para los HMA, se puede estimular la acumulación de estructuras de almacenamiento como las vesículas.

La interpretación del número más probable de propágulos colonizadores de HMA es una medida apropiada para realizar comparaciones entre sistemas con diferente uso del suelo. Los resultados del presente estudio, indican que el NMP entre las tres localidades es alto y no difirieron significativamente entre sí.

En el páramo los altos valores de NMP (> 52 propágulos.100 g de suelo), sugieren la presencia de especies vegetales altamente micorrízicas y de especies de HMA con alta capacidad de ser colonizadoras, mientras que en los sistemas agrícolas estudiados, al haber dos subespecies de *S. tuberosum*, así como

cultivos previos, los cuales son micotróficos, pueden constituir un factor clave en el mantenimiento de las poblaciones de HMA en los sistemas con manejo agronómico, tanto tradicional como comercial.

La respuesta del NMP de propágulos de HMA en diversas investigaciones, en las cuales se comparan manejos agronómicos respecto a un ecosistema de referencia, es variada. En Santa Bárbara del Zulia (Venezuela), el NMP es significativamente mayor en suelo de un bosque secundario que en suelos de pasto, palma o caoba, pero no difieren significativamente con cultivos de cacao (Rocha y col., 2011). Mientras que en el Amazonas venezolano el NMP de propágulos de HMA es mayor en el conuco y en las etapas de barbecho que en el bosque, situación que es lógica debido a que en zonas de activo crecimiento como son los conucos y barbechos, se producen incrementos en el número de propágulos infectivos, cuando se comparan con bosques sin perturbaciones (Kalinhoff y col., 2009). Cuenca y col. (2003) destacan que el NMP de un inóculo de suelo de un arbustal es significativamente mayor en comparación a un inóculo de sabana natural. Al realizar comparaciones entre diferentes tipos de ecosistemas, ya sean cultivados, naturales o perturbados, puede ofrecer una aproximación a la capacidad infectiva de las comunidades de HMA en esas zonas y mostrar como ante varios tipos de disturbios, existe una recuperación de los propágulos infectivos.

Los resultados de este trabajo en cuanto al número de propágulos infectivos, podrán ser considerados cuando se trate de establecer programas de inoculación de los cultivos presentes en la zona con el fin de aumentar el

rendimiento de las papas nativas y comerciales, para lograr disminuir el uso de fertilizantes químicos en los cultivos de papas comerciales. En este sentido, cabe señalar que son pocas las experiencias realizadas en Venezuela, acerca del posible papel de las micorrizas en la respuesta de los cultivos de papa. Arias (2012) reporta que la inoculación de *Solanum tuberosum* con HMA incrementó significativamente el peso seco de los tubérculos y el diámetro de las papas para semilla, lo que incide en un mayor rendimiento de este rubro.

En torno a los resultados de las esporas como estructuras de propagación de los HMA, éstos indican que la densidad de las mismas disminuyó significativamente 2,3 veces en el suelo postcosecha de papas comerciales respecto al suelo de papas nativas y al del páramo de referencia.

El mayor número de esporas en el páramo no se relaciona con lo señalado por diversos autores, que destacan que en un ecosistema poco perturbado la densidad de esporas es menor (Picone, 2000; Lopes y col., 2009). La mayor diversidad de especies vegetales presentes en el páramo puede favorecer el desarrollo de las comunidades de HMA (Johnson y Wedin, 1997, Jansa y col., 2006). Estos resultados son similares a lo reportado en el Parque Nacional Chingaza en Colombia respecto al páramo El Granizo, en el cual hay fuerte intervención antrópica (García y col., 2004); y es similar a lo reportado por Gai y col. (2006) en las praderas del Tíbet en contraste a zonas aledañas usadas para la agricultura.

Diferentes trabajos reportan el efecto del manejo de los suelos agrícolas sobre el número de esporas. En este caso Douds y col. (1993) reportan los efectos negativos en la esporulación de HMA en suelos bajo labranza de disco respecto a suelos no labrados. Mientras que Jansa y col. (2003) señala la disminución en la densidad de esporas en suelos labrados respecto a suelos sin labranza. A través de otras técnicas para la identificación de microorganismos del suelo, como lo es el perfil de ácidos grasos, se ha encontrado que hay mayor cantidad de HMA en sistemas de cultivos de papas comerciales con bajos insumos, respecto a uno de altos insumos (Larkin y col., 2012).

La disminución del número de esporas en los suelos de manejo agronómico comercial, también puede atribuirse a la poca presencia de vegetación hospedera de estos hongos simbióticos, que no sería el caso de cultivos de papa nativa y comercial (de Cary y Hervé, 2006). Diversos autores reportan que la fertilización química nitrogenada disminuye la diversidad fúngica y la eficiencia mutualista de los HMA (Duchicela y Gonzales, 2003). El efecto de los fertilizantes químicos puede ser tal, que luego de encalar y fertilizar los suelos, la riqueza de algunas especies de HMA disminuye al punto de desaparecer mientras se mantienen estas prácticas (Sieverding, 1990).

La densidad de esporas en el suelo de papa nativa es el doble a lo reportado en la misma región por Márquez y Cáceres (datos sin publicar) en otras variedades de papas, resultado que podría atribuirse a la época de muestreo de los cultivos.

Se puede decir que los cultivares de papa comercial, también podrían influir en el desarrollo de las poblaciones de HMA. Ya que en diversas investigaciones con manejos agronómicos similares a los del páramo de Gavidia para cultivos de papas comerciales, la densidad de esporas de HMA difiere según el cultivar. En el presente estudio (cv. Andinita) la densidad es de 233,3 esporas.100g de suelo⁻¹, Das y Kayang (2010) reportan 405,0 esporas en la rizósfera del cv. Kufri Jyoti, mientras que de Cary y Hervé (2006) cuantificaron 1090 esporas en el cv. Gendarme. A esta tendencia Powell y Bates (1981) le denominaron “efecto cultivar”, en el cual hay variación de la simbiosis de hasta 80,0% dependiendo del cultivar que se tenga de una determinada especie.

Hongos septados oscuros.

Haciendo referencia a otros microorganismos que interactúan con las especies vegetales, como son los HSO, se obtuvo que la colonización por parte de estos fue menor en comparación con la colonización por HMA, y dichos valores difieren en las tres localidades, siendo mayor en el suelo de papas comerciales, seguido del páramo y del suelo de papas nativas. Se debe tomar en cuenta que los HSO presentan hifas hialinas en las primeras etapas de desarrollo (Jumpponen y Trappe, 1998; Barrow y Aaltonen, 2001), las cuales no se aprecian en el proceso de tinción y se podría subestimar la colonización de las raíces.

Los HSO son nutricionalmente importantes en diversas especies de plantas en ecosistemas de baja temperatura, alta montaña y bajo diferentes tipo de estrés nutricional (pH bajo, baja disponibilidad de P y N, baja mineralización, entre otros).

Estos hongos mejoran, al igual que los HMA, la absorción de P y N por la planta a la cual están asociados (Haselwandter y Read, 1982; Jumpponen y Trappe, 1998, Mandyam y Jumpponen, 2005). Los resultados de este trabajo mostraron que el mayor porcentaje de colonización por HSO, se encontró en la parcelas bajo manejo agronómico comercial. Sin embargo se considera que dada la poca información que se tiene de estos hongos en Venezuela, es poco probable llegar a conclusiones que expliquen las diferencias entre parcelas y el páramo de referencia, salvo su preponderancia en condiciones extremas, y que la distribución de la misma depende tanto de la altitud como de la latitud (Routalainen y col., 2004).

En este sentido, diversas investigaciones reportan HSO en las montañas Rocosas, la cordillera de los Andes, las montañas alpinas, así como en zonas Árticas (Schmidt y col., 2008; Urcelay y col., 2011; Read y Haselwandter, 1981; Väre y col., 1992).

En Venezuela, se ha reportado la presencia de HSO únicamente en zonas de condiciones extremas relacionadas a la alta concentración de elementos potencialmente tóxicos para las plantas; como ocurre en el ecotono y la sabana de Loma de Níquel, lo que sugiere que la asociación se ve favorecida bajo condiciones estresantes independientemente de haya colonización por HMA (Aguirre, 2012).

Los manejos agronómicos en la parcela de papa comercial, así como los menores valores de indicadores biológicos/bioquímicos de calidad de suelo, y la

inmovilización de nutrimentos en la localidad, constituyen factores que podrían favorecer a los HSO en esta localidad. Adicionalmente, se ha reportado que los cultivos de papa comercial se caracterizan por ser ineficientes en la adquisición del P del suelo, de allí que tengan adaptaciones simbióticas que mejoran la toma del mismo (Pursglove y Sanders, 1981; Cogliatti y Clarkson, 1983).

En el páramo de referencia, la alta inmovilización de nutrientes puede facilitar el desarrollo de HSO, ya que los mismos solubilizan P, lo que facilita la adquisición por la planta (Barrow y Osuna, 2002). También puede influir la diversidad de plantas presentes en la localidad, ya que se ha relacionado una mayor diversidad con una mayor comunidad de simbioses (Johnson y Wedin, 1997).

La aplicación de enmiendas orgánicas con alto contenido de P por varios años en la localidad de papas nativas, pudo haber disminuido las limitaciones de nutrientes, razón por la cual se cuantificó la menor colonización de HSO. Además, esta subespecie de papa puede que sea más eficiente respecto a la papa comercial en la adquisición de P, de allí los valores obtenidos de colonización por parte de los HSO.

En cultivos, Das y Kayang (2012) también hallaron HSO y HMA en suelos de papa comercial del norte de la India, con lo que se aprecia las diferentes respuestas que puede tener *Solanum tuberosum* en la adquisición de macronutrimentos al desarrollarse en suelos nutricionalmente pobres (P disponible: 5,94 ppm).

A pesar de que hay mayor colonización de HSO en el suelo de papas comerciales al momento del muestreo, el mayor número de propágulos colonizadores se obtuvo en el páramo de referencia. Lo que podría indicar que esta simbiosis se desarrolla más rápido en el suelo del páramo respecto a las áreas bajo cultivos, al menos durante el primer mes de establecer un ensayo de NMP de propágulos de HMA en condiciones de invernadero. El suelo del páramo tiene menor disponibilidad de nutrientes, para el establecimiento de plántulas. En este sentido, las plantas desarrollan estrategias en la captación de los mismos en suelos de ambientes extremos. A fin de complementar lo anterior, se podría realizar un ensayo en el cual se monitoree la colonización pasadas 6 semanas, usando plantas de la zona (en el presente estudio se utilizó *Vigna luteola*) y bajo las condiciones climáticas de la región, ya que el ensayo se llevó a cabo en un invernadero del Instituto de Biología Experimental (Caracas, Venezuela).

La tendencia hasta hace una década era a inferir que en ambientes de fuertes restricciones abióticas predominaban plantas sin asociaciones simbióticas, ya que dichas investigaciones solo se habían realizado en ecosistemas de alta montaña europeos, con características diferentes a otros sistemas montañosos como los Andes, el Himalaya o las Rocallosas (Brundrett, 2009; Newsham y col., 2009). Además se comentaba que los HSO eran más frecuentes en condiciones donde los HMA eran poco habituales (Jumpponen y Trappe, 1998).

Pero el presente estudio, demuestra que la colonización dual en el páramo de Gavidia no es una excepción sino que es algo común, al igual que los reportes de colonización dual en la cordillera andina peruana y boliviana, las montañas

Rocosas, Los Alpes, así como en regiones árticas y antárticas (Schmidt y col., 2008; Urcelay y col., 2011; Ruotsalainen y col., 2002; Laursen y col., 1997).

Los reportes referidos a la correlación entre HMA y HSO es variada, se ha encontrado correlación positiva entre ambas simbiosis en algunos ecosistemas argentinos de condiciones extremas (Lugo y col., 2011). Los HSO pueden proporcionar espacio en la facilitación a otros hongos comunes que habitan en las raíces de las plantas (Jumpponen, 2011), es así como la presencia de ambas simbiosis podrían indicar relaciones de cooperación más que de competencia (Lingfei y col., 2005).

Otra investigación, destaca la relación negativa y significativa entre el cociente HSO:HMA y la proporción de las raíces finas, la cual indica que una menor proporción de raíces finas se compensa con un aumento significativo de HSO sin cambios importantes de la colonización por HMA (Urcelay y col., 2011). También destacan que bajo condiciones estresantes, las implicaciones funcionales entre la raíz y los hongos, se entienden mejor estudiando la relación entre las simbiosis (HMA-HSO) en vez de analizarlas por separado.

Es importante acotar que los resultados del NMP, indican que los HMA tienen propágulos más colonizantes respecto a los HSO, con lo cual se podría deducir que la simbiosis por HMA se mantiene en condiciones de mayor estrés nutricional respecto a los HSO, ya que las micorrizas llegaron a desarrollarse en diluciones de 4×10^{-9} , al menos durante las primeras 6 semanas de establecer una plántula, para investigaciones futuras se debería monitorear qué sucede luego de

este tiempo y apreciar si la tendencia de los HSO se incrementa en los suelos más diluidos.

Micotrofia por especies.

Los resultados obtenidos muestran que de las 9 familias analizadas con un total de 12 especies, la micotrofia fue absoluta, encontrándose una mayor representación de diferentes especies vegetales en el bosque paramero de referencia. De las 13 plantas colectadas, todas presentaron colonización por HMA y por HSO, siendo estos últimos de menor proporción respecto a las micorrizas arbusculares.

En el caso del páramo de referencia, la mayor colonización de HMA se obtuvo en *Baccharis* sp. y *Myrica pubescens* (> 65,0 %) ambas destacadas de la zona altoandina y reportadas en otros estudios también como micotróficas (Urcelay y col., 2011; Rose, 1980; Harley and Harley, 1987; Aristizábal y col., 2004), a pesar de que la familia Myricaceae ha sido catalogada como no micorrízica en diversas investigaciones, en su mayoría proveniente de zonas templadas (Berliner y Torrey, 1989; Wang y Qiu, 2006). *M. pubescens* ha sido asociada a zonas en las cuales hay mayor cantidad materia orgánica en descomposición, resultado que coincide con el alto contenido de M.O encontrada en el páramo de referencia (Aristizábal y col., 2004).

Por otro lado, la presencia de HMA para las especie *Vallea stipularis* y *Myrsine coriacea* y del género *Berberis* coincide con lo reportado en bosques

siempreverdes de Chile y del páramo de Sumapaz en Colombia (Castillo y col., 2006, Siqueira y col., 2001; Wolffhugel y Vargas,2006).

En la mayoría de la literatura (proveniente de zonas templadas), las Ericaceae se presentan como una familia que no forma micorrizas arbusculares (Bonfante y Gianinazzi, 1979; Harley y Smith, 1983), sin embargo esta premisa ha sido cuestionada. St.John (1980) encontró que *Satyria panurensis* a pesar de ser una Ericaceae, presentaba colonización con HMA. Desde hace 10 años se considera a las Ericaceae como una familia con múltiples tipos de micorrizas (Wang y Qiu 2006). Otras investigaciones reportan la presencia de HMA en *Gaultheria poeppigii* en la zona central de Argentina (Urcelay, 2002), en *Vaccinium meridionale* en la cordillera oriental de Colombia (Lancheros, 2012) y en cinco especies del género *Rhododendron* del Himalaya (Chaurasia y col., 2005). A través de estudios genéticos y moleculares, recientemente Obase y col. (2013) determinaron que *Enkianthus* sp. está asociada a especies del género *Glomus*. En este estudio, *Gaultheria prostrata* perteneciente a la familia de las Ericaceae presentó colonización micorrízica arbuscular.

Chaetolepis lindeniana (Melastomataceae) presentó el valor más bajo de colonización MA; esta familia ha sido reportada como micotróficas en zonas a más de 2000 msnm (Matías y col., 2009; Urcelay y col., 2005); sin embargo existe una gran cantidad de trabajos que las referencian como altamente micotróficas (St. John y Uhl, 1983; Cáceres, 1989; Rosales y col., 1997; Siqueira y Saggin, 2001).

En cuanto a la densidad de esporas rizosféricas, el menor valor se registró en *Gaultheria prostrata* (Ericaceae), hecho que puede estar relacionado a las diferentes asociaciones micorrízicas que esta familia presenta (Perotto y col., 2012).

Mientras que *Myrsine coriacea* presentó la mayor cantidad de esporas rizosféricas, seguida de *Berberis goudotti*, *Myrica pubescens*, *Bacchari* sp., *Chaetolepis lindeniana* y *Vallea stipularis*; los valores de esta última son similares a lo encontrado en el páramo de Sumapaz en Colombia (Wolffhugel y Vargas, 2006).

La densidad de esporas en las diferentes familias asociadas al cultivo de papas nativas (Poaceae y Asteraceae) no presentaron diferencias significativas entre sí, adicionalmente el porcentaje de colonización MA fue alto (>55,0%). En otras regiones de páramo bajo perturbación antrópica, se ha señalado que especies de los géneros *Chusquea* y *Espeletia* pertenecientes a Poaceae y Asteraceae respectivamente presentan alta colonización (García y col., 2004).

En la localidad en donde se cosecharon las papas comerciales, *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) y *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) presentaron alta colonización (>50,0%).

La familia de las Brassicaceae se consideran especies no micotróficas (Gendermann, 1968; Tester y col., 1987; Brundrett, 1991), en este estudio *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) presentó alta colonización (57,4%). Este resultado así como reportes de zonas de alta montaña, evidencian la dinámica de

la familia en la adaptación a ambientes de condiciones extremas; Schmidt y col. (2008) reportan colonización micorrízica arbuscular en *Erysimum nivale*, mientras que en otro ambiente contrastante pero de condiciones extremas, Orloswka y col. (2001) encuentran HMA asociados a *Biscutella laevigata* en minas de hemimorfita.

Respecto a *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) se ha señalado que la misma es altamente micotrófica en diversas latitudes (Zubek y Błaszowski, 2009; Urcoviche y col., 2014). La planta denominada en la zona como hierba de gallina (Poaceae) presente en la localidad de papas comerciales, registró baja colonización (35,0%). Urcelay y col. (2011) en estudios realizados en los Andes bolivianos señalan que la familia Poaceae también presentan baja colonización (<20,0%).

La densidad de esporas rizosféricas de la parcela de papa comercial, reflejó un mayor número en la Poaceae en comparación a *M. chamomilla*. Hecho que evidencia que una baja colonización no se relaciona con baja esporulación, ni con un bajo efecto de la simbiosis, ya que los HMA presentan diversas estrategias de colonización, como puede ser la de esporulación rápida y poca inversión en hifas (Klironomos y Hart, 2002; Picone, 2003).

En las 3 especies presentes en el área de papas comerciales, hay predominio de hifas, en la Poaceae se obtuvo el menor porcentaje de vesículas; sin embargo, esta especie junto con *Matricaria chamomilla* presentaron mayor contenido de arbusculos. La presencia de arbusculos y enrollados hifales refieren una buena funcionalidad de la simbiosis.

En la parcela de papa nativa, la Asteracea presenta mayor colonización por HSO respecto a la Poaceae. En el altiplano boliviano también se ha registrado esta tendencia (Urcelay y col., 2011).

Mientras que en la localidad con papas comerciales, *Lepidium virginicum* presenta colonización por parte de los HSO. En las montañas Rocosas también se ha reportado colonización en especies de Brassicaceae, como *Draba aureae*, *Draba nivalis* y *Erysimum nivale* (Schmidt y col., 2011).

La diversa colonización por parte de HMA y HSO, puede proporcionar una visión general, sobre la dinámica de estas asociaciones, bajo las condiciones extremas del páramo de Gavidia.

Morfotipos de HMA.

A pesar de que la determinación de la diversidad de HMA a través de los caracteres morfológicos de las esporas no se encuentra dentro de los objetivos de la investigación, dada la dificultad a corto plazo que representa la taxonomía de los HMA; se aislaron los morfotipos más abundantes en los suelos de cada localidad y en la rizósfera de algunas de las especies de plantas presentes en ellas (realizado con la MsC. Lovera Milagros; IVIC).

La mayoría de los morfotipos son pequeños, no superan los 80µm. Hecho que es de destacar, ya que en otras regiones de alta montaña (Sierra Nevada española) se han aislado morfotipos también con estas medidas (Azcón y col., 2009), lo que podría constituir un carácter a tener en cuenta en próximos estudios relacionados con la diversidad en alta montaña.

Se observó mayor cantidad de morfotipos en el páramo respecto a las otras localidades (10 en total), resultados esperados dada la mayor cantidad de especies vegetales encontradas en dicha localidad, lo que favorece el desarrollo de comunidades de HMA (Johnson y Wedin, 1997). Al respecto, García y col. (2004) destacan la cantidad de morfotipos encontrados en el Parque Nacional Chingaza (>30) en comparación al páramo de El Granizo (<12) en el cual hay una fuerte perturbación antrópica.

El morfotipo común en los tres sistemas (páramo de referencia, y parcelas con manejos agronómicos) fue H2: hialino con hifa. Lo que puede indicar que este morfotipo podría tener una adaptación efectiva ante la presión en la conversión del páramo a una zona con cultivo de papas (Johnson y Pflieger, 1992; Douds y col., 1995; Jansa y col., 2003).

Entre las especies aisladas se encontraron cf. *Pacispora scintillans* presente en el páramo de referencia y en el cultivo de papas comerciales, cf. *Acaulospora delicata* o cf. *Glomus diaphanum* se presentó únicamente en la rizósfera de *Matricaria chamomilla* de la parcela con papas comerciales; y una especie de *Glomus* aislada de *Vallea stipularis*, planta del páramo de referencia.

En cuanto a la diferencia de sistemas (no perturbados o intervenidos), Oehl y col. (2003), reportan la presencia de *Pacispora scintillans* tanto en praderas europeas como en zonas de rotación de cultivos aledañas. En cultivos de papa comercial de la India, Das y Kayang (2010) identificaron 16 morfotipos, entre los

que destacan los géneros *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Pacispora* y *Scutellospora*.

Estudios en los cuales se han empleado secuenciaciones de ADN, han confirmado que hay HMA vulnerables a la perturbación del suelo, encontrándose 8 grupos taxonómicos de HMA en suelos sin labranza en comparación a 5 grupos identificados en zonas con labranza convencional en rotación de cultivos de trigo-triticale-girasol en Portugal (Brito y col., 2012). A través de estas técnicas, se han hechos análisis de componentes principales en los cuales se ha logrado la separación de localidades según su manejo agronómico, obteniéndose una separación entre suelos de maíz no fertilizados frente a suelos tratados convencionalmente en Italia, además señalan las especies de HMA asociadas a cada zona (Boriello y col., 2011). Jansa y col. (2006) han reportado que con la labranza hay disminución de especies de HMA como *Scutellospora* sp.

Respecto a la alta montaña, en el páramo Guerrero en Colombia se han registrado morfotipos de *Glomus* sp. y *Acaulospora* sp. los cuales son tolerantes a pH ácidos (Bernal y col., 2006, Caba y Cogua, 1995). Mientras que en el páramo de Gavidia, los primeros reportes destacaban la presencia de esporas con caracteres de *Glomus* sp., y en el páramo El Banco se describieron esporas de *Glomus tenue* (Montilla y col., 1992; Barnola y Montilla, 1997), esta última similar a lo encontrado en zonas alpinas (Haselwandter y Read, 1980).

En otros ecosistemas de alta montaña, como la estepa y el prado tibetano (3500 msnm) se ha reportado la presencia de *Pacispora scintillans*, *Acaulospora*

delicata y diferentes especies de *Glomus*. (Gai y col., 2006; Gai y col., 2009). En el Parque Nacional Sierra Nevada de España, también se aislaron esporas de *Pacispora scintillans* (Azcón y col., 2009). Con lo que se podría deducir, que esta es una de las especies abundantes en estos ecosistemas.

A pesar de las descripciones anteriores, se requieren estudios más detallados que permitan discernir con profundidad acerca de la tendencia encontrada en los diferentes morfotipos de HMA asociadas a estos suelos con distintos manejos agronómicos respecto al páramo de referencia.

CALIDAD DE SUELO-MICOTROFÍA DE LOS SISTEMAS.

Entre las consecuencias en los procesos del cambio de uso del suelo en un ecosistema, se encuentra, que la alteración en las comunidades vegetales va acompañada por cambios en la calidad del suelo (Jeffries y Barea, 2011).

Al comparar el análisis de componentes principales, respecto al de correspondencia canónica y el dendograma en el análisis de conglomerados, se detalla como en el primero, hay una notoria separación entre las diferentes localidades relacionadas con uno o varios indicadores de suelo. Al incorporar en el análisis de correspondencia canónica, tanto el componente micorrízico arbuscular como los hongos septados oscuros se aprecia como las localidades bajo cultivos son más similares entre sí, y evaluando el dendograma se detalla lo anterior (menor distancia entre los suelos de papas), adicionalmente se observa como la zona con un manejo agronómico tradicional está más cercano al páramo de

referencia, que cuando se compara manejo agronómico comercial vs el páramo de referencia.

Con lo anterior se evidencia como las plantas hacen frente ante diversas tensiones a través de diferentes interacciones con microorganismos en el suelo. En este sentido, la formación de HMA y HSO son consideradas como estrategias adaptativas, que atenúan los cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas, los cuales pueden producir estrés nutricional en diferentes ecosistemas (Jumpponen, 2001; Johnson y col., 2013). Por ejemplo: La contribución de los HMA a la actividad total de fosfatasa suelo puede constituir entre el 1,0 y 10,0%, ya que las enzimas extracelulares procedentes de hifas de los hongos se estabilizan en el suelo. En otro punto, la actividad de esta enzima en suelos con bajo P puede ser inducida en respuesta al sustrato disponible (Joner y Johansen, 2000).

Duan y col. (2011) destacan que los cambios en la calidad del suelo no afectan tanto de manera de negativa a los HMA, producto en parte de la alta adaptabilidad micorrízica, el contexto biótico de los mismos y como las plantas y HMA optimizan los recursos antes diferentes perturbaciones (Johnson y col., 2013).

Resultados similares se han reportado al analizar diferentes manejos agronómicos de papas en otras regiones (Maine, Estados Unidos), Larking y col. (2012) a través de un análisis de correspondencia canónica obtienen que la zona con un sistema agronómico tradicional (compost, labranza limitada, rotación de

cultivos) se encuentra en un eje contrario a los sistemas con manejo intensivo (cultivos continuos, poca rotación).

Otras investigaciones, también destacan una clara separación de sistemas agronómicos con diferentes manejos respecto a una referencia, incluso usando otros análisis multivariados, García y col. (2013), a través de un análisis de redundancia describen como un suelo con cobertura de bosque y uno de cultivo tratado con abono verde (incorporación de paja de avena) se correlacionan positivamente con el CM, RB, CC, C.O, N y C:N, mientras que suelos labrados y tratados con herbicidas se correlacionan negativamente con estos parámetros. Lo cual corrobora, que las practicas agronómicas sustentables mantienen en gran medida la calidad del suelo del ecosistema de referencia.

En síntesis, en el páramo de Gavidia los diferentes manejos agronómicos, así como las propiedades intrínsecas del suelo delinean los cambios en la calidad del mismo. Adicionalmente, el desarrollo de los HMA y HSO permite deducir que las interacciones de los microorganismos de la rizósfera podrían mejorar el estado fisiológico de las plantas y la calidad del suelo, los cuales son puntos críticos para un desarrollo, funcionamiento y mantenimiento de un ecosistema natural o un sistema agrícola sustentable.

CONCLUSIONES

-A través de los indicadores de calidad del suelo se aprecia que el cultivo de papas en el páramo, tanto comerciales como nativas, producen cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, siendo menos marcados en la parcela de papas nativas, y en consecuencia se puede concluir que el manejo agronómico bajo el cual se producen estas papas es más sustentable desde el punto de vista ecológico.

-En general, los tres sistemas evaluados se caracterizan por una alta disponibilidad de N y P, y alto contenido de materia orgánica, sin embargo presenta valores ácidos de pH y altas relaciones C:N y C:P. La actividad enzimática relacionada a la descomposición de la materia orgánica y la mineralización del fósforo es mayor en la localidad sin perturbación antrópica.

-El menor coeficiente metabólico en la localidad de papas comerciales, indica que los microorganismos son más eficientes en el uso del carbono en esta parcela, dado a las perturbaciones constantes en la preparación del terreno y a las fuentes de nutrientes las cuales son menos limitadas en esta zona.

-La micotrofia dada por los hongos micorrízicos arbusculares en los sistemas estudiados no presentaron diferencias entre sí, lo cual indica la existencia de especies altamente micotróficas tanto en el páramo como en las dos zonas bajo manejos agronómicos.

- De las 12 especies analizadas, distribuidas en 9 familias en las diferentes localidades, hubo colonización de HMA y HSO en todas las especies.

- La presencia de HSO fue mayor en la parcela postcosecha de papa comercial, la cual presentó menor calidad del suelo a nivel físico y biológico que la localidad de papa nativa y el páramo.

-Familias asociadas a un solo tipo de simbiosis micorrízica o consideradas como no micorrízicas, presentaron colonización por HMA y HSO, como es el caso de *Myrica pubescens* (Myricaceae), *Gaultheria prostrata* (Ericaceae) y *Lepidium virginicum* (Brassicaceae).

- Se evaluaron 15 morfotipos de HMA, de los cuales, 10 pertenecían al páramo de referencia, 5 a la localidad de producción de papas nativas y 4 a la parcela de papas comerciales. Entre las especies por confirmar se encuentra *Pacispora scintillans*, la cual ha sido reportada en otras regiones de alta montaña.

- Los análisis multivariados detallan que las parcelas de producción de papas se encuentran relacionadas, sin embargo al compararlas con el páramo de referencia, la localidad de papas nativas presenta características más cercanas a éste. Con lo cual se reitera que el manejo agronómico tradicional es más sustentable desde el aspecto ecológico.

RECOMENDACIONES

Para futuras investigaciones, se recomienda:

- 1- Evaluar el estado de agregación del suelo, determinando la cantidad de macro y microagregados del mismo.
- 2- Determinar la cantidad de glomalina presente en las diferentes parcelas y correlacionarlo con el estado de agregación del suelo.
- 3- Realizar el ensayo del NMP de HMA y HSO con especies de la región y bajo las condiciones climáticas de la zona.
- 4- Detallar la caracterización taxonómica de los morfotipos de HMA aislados en las diferentes parcelas.

BIBLIOGRAFÍA

1. Abadín, J., González, S., Sarmiento, L., Villar, M., Carballas, T. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil. Biol. Biochem.* **34**: 1739-1748.
2. Abreu, Z., Sarmiento, L., Bottner, P. 2007. Destino del nitrógeno agregado por fertilización en un cultivo de papa en los Andes de Venezuela. *Rev.Fac.Agron.(LUZ)*. **24**: 203-228.
3. Acosta, V., Zobeck, T., Allen, V. 2004. Soil microbial, chemical and physical properties an continuous cotton and integrated crop-livestock systems. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* **68**: 1875-1884.
4. Acton, D., Gregorich, L. 1995. Understanding soil health. *In*: D. Acton, L. Gregorich (Eds.), *Toward sustainable agriculture in Canada*. Centre for Land and Biological Resources Research. Primera edición. Ottawa, Canadá.
5. Agren, G., Bosatta, E. 1996. Quality: A bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos*. **76(3)**: 522-528.
6. Aguirre, I. 2012. Estudio de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y los hongos septados oscuros (HSO), y su relación con el suelo, en dos litologías diferentes en la localidad de Loma de Hierro, estado Aragua. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

7. Albiach, R., Canet, F., Ingelmo, F. 2001. Microbial biomass content and enzymatic activities after the application of organic amendments to a horticultural soil. *Bioresour. Technol.* **75**: 43-48.
8. Alef, K. 1995. Estimation of microbial activities: Dehydrogenase activity. *In*: K. Alef, P. Nannipieri (Eds.), *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press. Primera edición. Londres, Reino Unido.
9. Alef, K., Nannipieri, P. 1995. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Pr, Inc. Primera edición. Nueva York, Estados Unidos.
10. Allen, S., Grimshaw, H., Parkinson, C. Quarmby, C. 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell. Primera edición. Oxford, Reino Unido.
11. Alloush, G., Zeto,S., Clark, R. 2000. Phosphorus source, organic matter, and arbuscular mycorrhiza effects on growth and mineral acquisition of chickpea grown in acidic soil. *J. Plant. Nutr.* **23(9)**: 1351-1369.
12. Altieri, M., Nicholls, C. 2000. *Agroecología: Teoría y práctica para una agricultura sustentable*. PNUMA. Primera edición. Ciudad de México, México.
13. Alva, S., Oropeza, M. 2013. Comportamiento de la Arbolona Negra ante *Phytophthora infestans*. XXIII Congreso Venezolano de Fitopatología. Caracas, Venezuela.
14. Anderson, J., Domsch, K. 1978. A physiological method for the quantitative a measurement of microbial biomass in soil. *Soil. Biol. Biochem.* **10**: 215-221.

15. Anderson, T., Domsch, H. 1989. Ratios of microbial biomass carbon to total organic carbon in arable soils. *Soil. Biol. Biochem.* **21**: 471-479
16. Anderson, T., Domsch, K. 1985. Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in a dormant state. *Biol. Fertil. Soils.* **1**: 81-89.
17. Angers, D., Edwards, L., Sanderson, J., Bissonnette, N. 1999. Soil organic matters quality and aggregate stability under eight potato cropping sequences in a fine sandy loam of Prince Edward Island. *Can. J. Soil. Sci.* **79**: 411-417.
18. Araujo, Y., Díaz, L., Rodríguez, F., Pargas, L. 2011. Efecto del biofertilizante *Azotobacter* sp. en el cultivo de papa en el estado Mérida. XIX Congreso Venezolano de Ciencias del Suelo. Calabozo, Venezuela.
19. Ardila, 2001. Papa criolla, desarrollo del cultivo en Colombia: Requerimientos de la producción. www.angelfire.com/ia2/ingenieriaagricola/papa_criolla.htm. [Consulta en línea: 20 de Septiembre de 2015].
20. Arias, K., Arnaude, O. 2010. Efecto de la fertilización química, orgánica y combinada sobre el rendimiento de la papa Granola. *Agron. Trop.* **60(3)**: 75-84.
21. Arias, M. 2012. Evaluación de inóculos locales y comerciales de micorrizas sobre semilla pre-básica de papa (*Solanum tuberosum* L.) variedades Andinita, Kennebec y Atlantic en el estado Lara. Tesis de Ingeniería, Universidad Centrooccidental "Lisandro Alvarado", Cabudare, Venezuela

22. Aristizábal, C., Rivera, E., Janos, D. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi colonize decomposing leaves of *Myrica parvifolia*, *M. pubescens* and *Paepalanthus* sp. *Mycorrhiza*. **14**:221-228.
23. Aruani, M., Sánchez, E., Reeb, P. 2006. Cambios en las propiedades de un suelo franco bajo producción orgánica de manzano utilizando coberturas vegetales. *Ci. Suelo (Argentina)*. **24(2)**: 131-137.
24. Astier, M., Maass, M., Etchevers, J. 2002. Derivación de indicadores de calidad de suelos en el contexto de la agricultura sustentable. *Agrociencia*. **36**: 605-620.
25. Avellaneda, L., Malgrejo, L., Naváez, C., Sánchez, J. 2012. Actividades enzimáticas en consorcios bacterianos de suelos bajo cultivo de papa con manejo convencional y bajo pastizal. *Rev. Fac. Nat. Agr. Medellín*. **65(1)**: 6349-6360.
26. Azcón, C., Barea, J. 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens - An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*. **6**:457-464.
27. Azcón, C., Palenzuela, J., Ruiz, M., Ferrol, N., Azcón, R., Iruita, J., Barea, J. 2009. Análisis de la diversidad de micorrizas y hongos micorrízicos asociados a especies de la flora amenazada del Parque Nacional de Sierra Nevada. Proyectos de investigación en Parques Nacionales: 2006-2009. Vol. 3. Ministerio de agricultura, alimentación y medio ambiente. Primera edición. Madrid, España.

28. Azcón, R., Gómez, M., Barea, J. 1982. Comparative effects of foliar or soil-applied nitrate on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in maize. *New. Phytol.* **92**: 533-559.
29. Azócar, A. 1974. Análisis de las características de diferentes hábitats en la formación del páramo. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Primera edición. Mérida, Venezuela.
30. Azócar, A., Rada, F. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. ICAE, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Primera edición. Mérida, Venezuela.
31. Berliner, R., Torrey, J. 1998. Studies on mycorrhizal associations in Harvard Forest, Massachusetts. *Can. J. Bot.* **67**:2245-2251.
32. Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Shackar, Y., Pflieger, P. 2000. El micelio externo de la micorriza arbuscular como puente simbiótico entre la raíz y su entorno. *In*: A. Alarcón, R. Ferrera (Eds.), Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. IRENAT- Colegio de Postgraduados. Mundi Prensa. Primera edición. Montecillo, México.
33. Baker, K. 1976. The determination of organic carbon in soil using a proper colorimeter. *Lab. Practice.* **25**: 82-83.
34. Baležentine, L., Klimas, E. 2009. Effect of organic and mineral fertilizers and land management on soil enzyme activities. *Soil. Enz. Act.* **9**: 191-197.
35. Barea, J., Azcón, R., Azcón-Aguilar, C. 2005. Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria to improve plant nutrient cycling and soil structure. *In*: F. Buscot,

A. Varma (Eds.), *Microrganism in soils: Roles in genesis and functions*. Springer. Primera edición. Berlín, Alemania.

36. Barnola, L., Montilla, M. 1997. Vertical distribution of mycorrhizal colonization, root hairs, and belowground biomass in three contrasting sites from the tropical high mountains, Mérida, Venezuela. *Artic. Alp. Res.* **29(2)**: 206-212.

37. Barrios, R. 2015. Identificación de bacterias patógenas aisladas de tubérculos de papa (*Solanum tuberosum*) con síntomas de pudrición blanda, colectadas en Sanare, estado Lara. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

38. Barrow J., Osuna P. 2002. Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in four wing saltbrush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *J. Arid Environ.* **51**: 449–459.

39. Barrow, J., Aaltonen, R. 2001. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. Roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. *Mycorrhiza*. **11**: 199-205.

40. Bautista, A., Etchevers, J., del Castillo, R., Gutiérrez, C. 2004. La calidad del suelo y sus indicadores. *Ecosistemas*. **13(2)**: 90-97.

41. Beare, M., Hu, S., Coleman, D., Hendrix, P. 1997. Influences of mycelia fungi on aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils. *Appl. Soil. Ecol.* **5(3)**:211-219.

42. Bellgard, S. 1993. Soil disturbance and infection of *Trifolium repens* roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. **3**:25-29.
43. Bernal, E., Celis, S., Galíndez, X., Moratto, C., Sánchez, J., García, D. 2006. Microflora cultivable y endomicorrizas obtenidas en hojarasca de bosque (páramo 133 Guerrero - finca Puente de Tierra) Zipaquirá, Colombia. *Acta. Biol. Colomb.* **11(2)**: 125-130.
44. Bernal, N., Montealegre, G., Ipaz, S., Chaparro, O., Ramírez, L. 2008. Efecto de cuatro métodos de labranza sobre las propiedades físicas y la pérdida de suelo en la rotación papa-pastos en áreas de ladera en una región alto andina de Colombia. *Acta. Agron. (UNC)*. **57(1)**:1050-1563.
45. Boddington, C., Dodd, J. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. Field studies in an Indonesian Ultisol. *Plant. Soil*. **218**:137-144.
46. Böhme L., Langer, U., Böhme, F. 2005. Microbial biomass, enzyme activities and microbial community structure in two European long-term experiments. *Agr. Ecosys. Environ.* **109**: 141-152.
47. Bonfante, P., Gianinazzi, V. 1979. Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae naturally infected hair roots of *Calluna vulgaris* L. Hull. *New. Phytol.* **83**:739-744.

48. Borges, J., Barrios, M., Chávez, A., Avendaño, R. 2014. Efecto de la fertilización foliar con humus líquido de lombriz durante el aviveramiento de la morea (*Morus alba* L.). *Bioagro* **26(3)**: 159-164.
49. Boriello, R., Lumini, E., Girlanda, M., Bonfante, P., Biacchiotto, W. 2011. Effects of different management practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in maize fields by a molecular approach. *Biol. Fertil. Soils*. **48**:911-922.
50. Bot, A., Benites, J. 2005. The importance of soil organic matter: Key to drought-resistant soil and sustained food and production. Boletín 80. FAO Soils. Primera edición. Roma, Italia.
51. Bouyoucos, G. 1962. Hydrometer methods improved for marking particle size analysis of soil. *Agron. J.* **54**: 464-465.
52. Bremner, J. 1982. Inorganic nitrogen. *In*: A. Miller, D. Keeney (Eds.), Methods of soil analysis, part 2. Segunda edición. American Society of Agronomy. Madison, Estados Unidos.
53. Brendrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *In*: A. Macfayden, M. Begon, A. Fitter (Eds.), Advances in ecological research. Vol. 21. Academic Press. Primera Edición. Londres, Reino Unido.
54. Brito, I., Goss, M., de Carvalho, M., Chatagnier, O., van Tuinen, D. 2012. Impact of tillage system on arbuscular mycorrhizal fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. *Soil. Till. Res.* **121**:63-67.

55. Brundrett, M. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* **154**: 275-304.
56. Brundrett, M. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant. Soil.* **320**: 37–77.
57. Burns, R. 1982. Enzyme activity in soil: Location and possible role in microbial ecology. *Soil. Biol. Biochem.* **14**: 423-427.
58. Cáceres, A .1989. Las micorrizas vesículo arbusculares en un bosque húmedo tropical y su evolución luego de la perturbación (conuco) y la sucesión por 60 Años en San Carlos de Río Negro, T.F. Amazonas. Tesis de Maestría. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela
59. Cáceres, A., Kalinhoff, C. 2003. Efecto de la perturbación producida por el establecimiento del conuco sobre las micorrizas arbusculares (MA). Informe Técnico FONACIT ULA-UCV.
60. Caldwell, B., Jumpponen, A., Trappe, J. 2000. Utilization of major detrital substrates by dark-septate, root endophytes. *Mycologia.* **92**:230–232.
61. Cantú, M., Becker, A., Bedano, J., Schiavo, H. 2007. Evaluación de la calidad de suelo mediante el uso de indicadores e índices. *Ci. Suelo (Argentina).* **25(2)**: 173-178.

62. Caravaca, F., Masciandaro, G., Ceccanti, B. 2002. Land use in relation to soil chemical and biochemical properties in a semiarid Mediterranean environment. *Soil. Till. Res.* **68**: 23-30
63. Casiola, L., Klein, D., Santoro, T. 1964. Soil dehydrogenase activity. *Soil. Sci.* **98**: 371-376.
64. Castillo, C., Borie, F., Godoy, R., Rubio, R., Sieverding, E. 2006. Diversity of mycorrhizal plant species and arbuscular mycorrhizal fungi in evergreen forest, deciduous forest and grassland ecosystems of southern Chile. *J. Appl. Bot. Food. Qual.* **80**: 40-47.
65. Cavagnaro, T., Gleadow, R., Miller, R. 2011. Plant nutrient acquisition and utilization in a high carbon dioxide world. *Func. Plant. Biol.* **38**: 87–96.
66. Chang, S., Trofymow, J. 1996. Microbial respiration and biomass (substrate-induced respiration) in soils of old-growth and regenerating forests on northern Vancouver Island, British Columbia. *Biol. Fertil. Soils.* **23**:145-152.
67. Chaurasia, B., Pandey, A., Palni, L. 2005. Distribution, colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central Himalayan rhododendrons. *Forest. Ecol. Managem.* **207(3)**:315-324.
68. Coba, B., Cogua, J. 1995. Reconocimiento de MVA en el páramo y bosque altoandino en la región de Monserrate. *In*: L. Mora, H. Sturm (Eds), Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. Editorial Guadalupe. Segunda edición. Bogotá, Colombia.

69. Cogliatti, D., Clarkson, D. 1983. Physiological changes in, and phosphate uptake by potato plants during development of, and recovery from phosphate deficiency. *Physiol. Plant.* **58**:287–294.
70. Consentino, J., Costantini, A. 2000. Evaluación de algunas formas de carbono como indicadores de degradación en argiudoles vérticos de Entre Ríos, Argentina. *Rev. Fac. Agron (UBA).* **20(1)**: 31-34.
71. Cookson, W., Daniel, V., Murphy, D., Roper, M. 2008. Characterizing the relationships between soil organic matter components and microbial function and composition along a tillage disturbance gradient. *Soil. Biol. Biochem.* **40**:763–777.
72. Coppola, F. 2015. Caracterización bioquímica y molecular de bacterias aisladas de hojas de papa (*Solanum tuberosum* L.) colectadas en el valle del río Chama, Estado Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
73. Corkidi, L., Rowland, D., Johnson, N., Allen, E. 2002. Nitrogen fertilization alters the functioning of arbuscular mycorrhizas at two semiarid grasslands. *Plant. Soil.* **240**:299-310.
74. Cotching, W., Sparrow, L. 2012. Sustainable soil management for potatoes. *In*: H. Zhongqi, R. Larkin, W. Honeycutt (Eds.), Sustainable potato production: Global case studies. Springer Science+Business Media. Primera edición. Nueva York. Estados Unidos.

75. Cruz, A., Cruz, E., Aguilera, L., Norman, H., Maass, S., Nava, G., Dendooven, L y otros. 2012. La biomasa microbiana en suelos de montaña con diferentes usos: un estudio de laboratorio. *Tierra. Lat.* **30(3)**: 221-228.
76. Cuenca, G. 2015. Las micorrizas arbusculares. Aspectos teóricos y aplicados. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Primera edición. Caracas, Venezuela.
77. Cuenca, G., Cáceres, A., Oidobro, G., Hasmy, Z., Urdaneta, C. 2007. Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia.* **22(1)**: 23-29
78. Cuenca, G., De Andrade, Z., Lovera, M., Fajardo, L., Meneses, Milagro Márquez, M., Machuca, R. Pre-selección de plantas nativas y producción de inóculos de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) de relevancia en la rehabilitación de áreas degradadas de la gran sabana, estado Bolívar, Venezuela. *Ecotrópicos.* **16(1)**:27-40.
79. Cuenca, G., Meneses, E. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao in Venezuela. *Plant. Soil.* **183**:315-322.
80. Currah R., Van Dyk M. 1986. A survey of some perennial vascular plant species native to Alberta for occurrence of mycorrhizal fungi. *Can. Field. Nat.* **100**: 330–342.
81. Dalurzo, H., Toledo, D., Vásquez, S. 2005. Estimación de parámetros químicos y biológicos en oxisoles con uso cítrico. *Ci. Suelo (Argentina).* **23(2)**: 159-165.

82. Das, P., Kayang, H. 2010. Association of dark septate endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in potato under field conditions in the northeast region of India. *Mycology*. **1(3)**: 171-178.
83. Davies, F., Calderón, C., Huaman, Z. 2005. Influence of arbuscular mycorrhizae indigenous to Peru and a flavonoid on growth, yield, and leaf elemental concentration of 'Yungay' potatoes. *Hort. Sci.* **40**:381-385.
84. De Cary, R., Hervé, D. 2006. Efecto de leguminosas nativas en terrenos de descanso sobre la microbiota del suelo durante un cultivo de papa (altiplano central boliviano). *Ecol. Bol.* **41(3)**: 154-166.
85. Dessaux, Y., Hisinger, P., Lemanenceau, P. 2010. Rhizosphere: Achievements and challenges. Springer. Primera edición. Berlín, Alemania.
86. Dick, R. 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. *In*: C. Pankhurst, B. Double, V. Gupta. CABI. Primera edición. Wellingford, Reino Unido.
87. Dick, W. 1983. Organic carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and pH in soil profiles as affected by tillage intensity. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* **47**: 102-107.
88. Dick., W., Tabatabai, M. 1992. Potential uses of soil enzymes. *In*: F. Meeting (Ed.), Soil microbial ecology: Applications in agricultural and environmental management. Marcel Dekker. Primera edición. Nueva York. Estados Unidos.

89. Dobao, M., Martiínez, M., Castillo, F., 1993. Nitrate reductase activity in spheroplasts from *Rhodobacter capsulatus* E1F1 requires a periplasmic protein. *Arch. Microbiol.* **160**: 471–476.
90. Doran, J., Jones, A., Arshad, M., Gilley, J. 1999. Determinants of soil quality and health. *In*: L. Rattan (Ed.), Soil quality and soil erosion. CRC Press. Primera edición. Boca Ratón, Estados Unidos.
91. Doran, J., Linn, D. 1994. Microbial ecology of conservation management systems. *In*: J. Hatfield, B. Stewart (Eds.), Soil biology: Effects on soil quality. Adv. In soil sci. Lewis Publishers. Primera edición. Boca Ratón. Estados Unidos.
92. Doran, J., Parkin, T. 1994. Defining and assessing soil quality. *In*: J. Doran, D. Coleman, B. Stewart (Eds.), Defining and assessing soil quality for sustainable environment. Soil Science Society of America. Special Publication 35. Primera edición. Madison, Estados Unidos.
93. Douds, D., Galvez, L., Janke, R., Wagoner, P. 1995. Effect of tillage and farming system upon populations and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Agr. Ecosys. Environ.* **52**:111–118.
94. Douds, D., Janke, R., Peters, S. 1993. VAM fungus spore populations and colonization of roots of maize and soybean under conventional and low-input sustainable agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* **43**:325–335.

95. Douds, D., Nagahashi, G., Reider, C., Hepperly, P. 2007. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases the yield of potatoes in a high P soil. *Biol. Agric. Hortic.* **25**: 67-78.
96. Duan, T., Facelli, E., Smith, S., Nan, Z. 2011. Differential effects of soil disturbance and plant residue retention on function of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis are not reflected in colonization of roots or hyphal development in soil. *Soil. Biol. Biochem.* **43**: 571-578.
97. Duchicela, J. Gonzales, M. 2003. La micorriza arbuscular en el contexto de la agricultura sustentable. Monografía CEINCI -02-03. ESPE. Quito, Ecuador.
98. Duff, S., Moorhead, G., Lefebvre, D., Plaxton, W. 1989. Phosphate starvation inducible "bypasses" of adenylate and phosphate dependent glycolytic enzymes in *Brassica nigra* suspension cells. *Plant. Physiol.* **90**:1275-1278.
99. Dynamics of soil organic carbon and nitrogen associated with physically separated fractions in a grassland-cultivation sequence in the Qinghai- Tibetan plateau. *Biol. Fert. Soils.* **46(2)**: 103-111.
100. FAO. 1994. FESLM: An international framework for evaluating sustainable land management. World soil resources report. Primera edición. Roma, Italia.
101. FAO. 2008. Año internacional de la papa, nueva luz sobre un tesoro enterrado. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Primera edición. Roma, Italia

102. Fariñas, M., Monasterio, M. 1980. La investigación del páramo de Mucubají y su interpretación ecológica. In: M. Monasterio (ed.), Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Primera edición. Mérida, Venezuela.
103. Fassbender, H. 1978. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Primera edición. San José, Costa Rica.
104. Fernández, S., Lafuente, F. 2013. Actividad de la fosfatasa acida y alcalina en un ultisol y en un alfisol fertilizados con diferentes fuentes de fosforo. XX Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. San Juan de los Morros, Venezuela.
105. Ferrer, R., Herrera, R. 1988. Micotrofia en Sierra del Rosario. In: R. Herrera, L. Menéndez, M. Rodríguez, E. García (Eds.), Ecología de los bosques siempreverdes de Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto Mab #1. UNESCO. Primera edición. La Habana, Cuba.
106. Ferrera, R., Alarcón, A. 2001. La microbiología del suelo en la agricultura sustentable. *Ciencia. Ergo. Sum.* **8(2)**: 175-183.
107. Fraga, M., Calvo, L., Baleatto, J. 2002. Comparative study of floristic diversity in sown grasslands and permanent pastures from Galicia (Northwest Spain). In: G. Fisher, B. Frankow (Eds.), Lowlands grasslands of Europe utilization and development. FAO. Primera edición. Roma, Italia.

108. Frito-Lay. 2008. Potato receiving manual. Tercera edición. Topeka, Estados Unidos.
109. Fuch, B., Haselwandter, K. 2004. Red list plants: colonization by mycorrhizal fungi and septate endophytes. *Mycorrhiza*. **14(4)**:272-281.
110. Fuentes, F., Massol, A. 2002. Manual de laboratorio. Ecología de Microorganismos. Universidad de Puerto Rico. Primera edición. Mayagüez, Puerto Rico.
111. Fuentes, J. 1999. El suelo y los fertilizantes. Mundi Prensa. Quinta edición. Madrid, España.
112. Gaceta Oficial de la República Bolivariana de Venezuela. Año CXLIII- mes III. 2015. N° 40.810. Caracas, Venezuela.
113. Gai, J., Christie, P., Cai, X., Fan, J., Zhang, J., Feng, G., Li, X. 2009. Occurrence and distribution of arbuscular mycorrhizal fungal species in three types of grassland community of the Tibetan plateau. *Ecol. Res.* **24**:1345-1350.
114. Gai, P., Cai, X., Feng, G., Christie, P., Li, X. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau. *Mycorrhiza*. **16**: 151-157.
115. Gai, P., Feng, G., Cai, X., Christie, P., Li, X. 2006. A preliminary survey of the arbuscular mycorrhizal status of grassland plants in southern Tibet. *Mycorrhiza*. **16**: 191-196.

116. Galantini, J., Rosell, R. 2006. Long-term fertilization effects on soil organic matter quality and dynamics under different production systems in semiarid pampean soils. *Soil. Till. Res.* **87**: 72-79.
117. Gálviz, C., Burbano, H., Bonilla, C. 2007. Actividad de la fosfatasa ácida en suelos cultivados con papa y praderas del corregimiento de Catambuco, Pasto-Colombia. *Acta. Agron (Colombia)*. **56(1)**: 13-16.
118. García, E. 2010. Efecto de la conversión de ecosistemas naturales en agroecosistemas sobre las comunidades microbianas del suelo en Los Andes venezolanos. Tesis doctoral. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
119. García, F., Morugán, A., Zornoza, R., Scow, K. 2013. Changes in soil microbial community structure influenced by agricultural management practices in a mediterranean agro-ecosystem. *Plos. One*. **8(1)**: e80522.
120. García, J., García, D., Correa, M. 2004. Incidencias de las micorrizas arbusculares y vesículo arbusculares como estrategia adaptativa de especies de páramo y selva altoandina, cordillera oriental de Colombia. *Colomb. Forest.* **8(17)**: 43-59.
121. García, J., Ocampo, C. 2002. Regulation of the plant defense response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exp. Bot.* **53**: 1377-1386.
122. García, R., Arcia, M., Pérez, M., Riera, R. 2012. Efecto de *Trichoderma* sp. sobre el desarrollo de papa y el biocontrol de *Rhizoctonia* sp. bajo tres tiempos de inicio de aplicación. *Agron. Trop.* **62(1-4)**: 77-95.

123. Gendermann, J. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and plant growth. *Annu. Rev. Phytopathology*. **6**:397-418.
124. Gil, R. 2002. Nutrición mineral de las plantas. In: R. Gil (Ed.), Libro Botánica On line. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. www.forest.ula.ve/~rubenhg/nutricionmineral/ [Consulta: 15 de octubre de 2015].
125. González, L., Vargas, A., Niño, L., Salas, J. 2005. Experiencias generales del fitomejoramiento de papa en Venezuela. In: INIA (Ed.), Producción de semilla de papa en Venezuela. 1era Ed. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). Serie Manuales de Cultivo INIA. Primera edición. Mérida, Venezuela.
126. Gosling, P., Hodge, A., Goodlass, G., Bending, G. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agr. Ecosyst. Environ.* **113**: 17-35.
127. Gosling, P., Shepherd, M. 2005. Long-term changes in soil fertility in organic arable farming systems in England, with particular reference to phosphorous and potassium. *Agric. Ecosyst. Environ.* **105**:425-432.
128. Habte, M., Osorio, N. 2001. Arbuscular mycorrhizas: Producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum. CTAHR. Primera edición. Manoa, Estados Unidos.
129. Harley, J., Harley, E. 1987. A check list of mycorrhiza in the British Flora. *New. Phytol.* **105(Suppl.)**:1-102
130. Harley, J., Smith, S. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. Primera edición. Londres, Nueva York. Estados Unidos, Reino Unido.

131. Haselwandter, K., Read, D. 1982. The significance of root-fungus association in two *Carex* species of high alpine plant communities. *Oecologia*. **53**: 352-354.
132. Hayman, D. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.* **61**:944-963.
133. He, Z., Honeycutt, W., Modesto, O., Larkin, P., Halloran, J., Frantz, J. 2012a. Comparison of soil phosphorus status and organic matter composition in potato fields with different crop rotation systems. *In*: Z. He, R. Larkin, W. Honeycutt (Eds.), Sustainable potato production: Global case studies. Springer Science + Business Media B.V. Primera edición. Berlín, Alemania.
134. He, Z., Larkin, R. Honeycutt, W. 2012b. Sustainable potato production: Global case studies. Springer Science + Business Media. Primera edición. Berlín, Alemania.
135. Henríquez, C., Uribe, L., Valenciano, A. 2014. Actividad enzimática del suelo –deshidrogenasa, glucosidasa, fosfatasas y ureasa- bajo diferentes cultivos. *Agron. Costarric.* **38(1)**:43-54.
136. Hernández, G., Cuenca, G., García, A. 2000. Behaviour of arbuscular-mycorrhizal fungi in *Vigna luteola* growth and its effect on the exchangeable (³²P) phosphorous of soil. *Biol. Fertil. Soil.* **31(3-4)**: 232-236.
137. Hernández, T., García, C. 2003. Estimación de la respiración microbiana del suelo. *In*: C. García, F. Gil, T. Hernández, C. Trasar (Eds.), Técnicas de análisis de

parámetros bioquímicos en suelos: Medida de actividades enzimáticas y biomasa microbiana. Mundi Prensa. Primera edición. Murcia, España.

138. Hervé, D., Mita, V., Coüteaux, M. 2006. Construcción de un balance de nitrógeno en cultivos de papa bajo rotación con largo descanso. *Ecol. Bol.* **41(3)**: 133-153.

139. Hofstede, R. 1997. La importancia hídrica del páramo y aspectos de su manejo. Conferencia electrónica " Estrategias para la conservación y desarrollo sostenible de páramos y punas de la Ecorregión Andina": Experiencias y perspectivas.CDCPP.http://infoandina.mtnforum.org/sites/default/files/publication/files/La_Importancia_H_drica_del_P_ramo_y_Aspectos_de_su_Manejo.pdf

[Consulta: 10 de septiembre de 2015].

140. Horn, R., Baumgartl, T. 2001. Dynamic properties of soils. *In*: A.Warrick (Ed.), Soil physics companion. CRC Press. Primera edición. Boca Ratón, Estados Unidos.

141. Ingleby, K., Diagne, O., Deans, J., Lindley, D., Neyra, M., Ducouso, M. 1997. Distribution of roots, arbuscular mycorrhizal colonization and spores around fast-growing tree species in Senegal. *Forest. Ecol. Manage.* **90**:19–27.

142. Insam, H., Haselwandter, R. 1989. Metabolic quotient of soil microflora in relation to plant sucesion. *Oecologia.* **79**: 174- 178

143. Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Anken, T., Ruh, R., Sanders, R., Frossard, E. 2003. Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol. Appl.* **13(4)**:1164-1176.
144. Jansa, J., Wiemken, A., Frossard, E. 2006. The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. *In*: E. Frossard, W. Blum, B. Warkentin (Eds.), *Function of soils for human societies and the environment*. Geological Society. Special Publications. Primera edición. Londres, Reino Unido.
145. Janssen, B. 1996. Nitrogen mineralization in relation to C:N and decomposability of organic materials. *Plant. Soil.* **181**:3-45.
146. Järvan, M., Edesi, L., Alamson, A., Võsa, A. 2014. Soil microbial communities and dehydrogenase activity depending on farming systems. *Plant. Soil. Environ.* **60**:459-463.
147. Jasper, D., Abbott, L., Robson, A. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New. Phytol.* **112**: 93-99.
148. Jaurixje, M., Torres, D., Mendoza, B., Henríquez, M., Contreras, J. 2013. Propiedades físicas y químicas del suelo y su relación con la actividad biológica bajo los diferentes manejos en la zona de Quíbor, estado Lara. *Bioagro.* **25(1)**: 47-56.

149. Jeffries, P., Barea, J. 2001. Arbuscular mycorrhiza a key component of sustainable plant- soil ecosystems. *In: B. Hock (Ed.), The mycota fungal associations. Vol IX. Springer. Segunda edición. Berlín, Alemania.*
150. Jeffries, P., Barea, J. 2011. Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhiza in the sustainability of plant-soil systems. *In: B. Hock (Ed.), Fungal associations, the mycota IX. Springer. Segunda edición. Berlín, Alemania.*
151. Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K., Barea, J. 2003. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol. Fertil. Soil.* **37**: 1-16.
152. Johnson, N. 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae?. *Ecol. Appl.* **3(4)**: 749-757.
153. Johnson, N., Angelard, C., Sanders, I., Kiers, T. 2013. Predicting community and ecosystems of mycorrhizal responses to global change. *Ecol. Letters.* **16**:140-153.
154. Johnson, N., Grahah, H., Smith, F. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New. Phytol.* **135**:575-585.
155. Johnson, N., Pflieger, F. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and cultural stresses. *In: G. Bethlenfalvay y col. (Eds.). Amer. Soc.. of Agronomy. Special publicación N°54. Primera edición. Madison, Estados Unidos.*

156. Johnson, N., Pflieger, F., Kent, R., Simmons, S., Copeland, J. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza respond to corn and soybean cropping history. *New Phytol.* **117(4)**: 657-663.
157. Johnson, N., Wedin, D. 1997. Ecological society of America soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecol. Appl.* **7(1)**: 171–182.
158. Joner, E., Jakobsen, I. 1995. Uptake of ^{32}P from labeled organic matter by mycorrhizal and nonmycorrhizal subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant. Soil.* **172**:221–227.
159. Joner, E., Johansen, A. 2000. Phosphatase activity of external hyphae of two arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res.* **104**: 81-86.
160. Jumpponen, A. 2001. Analysis of ribosomal RNA indicates seasonal fungal community dynamics in *Andropogon gerardii* roots. *Mycorrhiza.* **21**:453–464.
161. Jumpponen, A. 2001. Dark septate endophytes- are the mycorrhizal?. *Mycorrhiza.* **11**: 207-211.
162. Jumpponen, A., Trappe, J. 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root- colonizing fungi. *New. Phytol.* **140**: 295-310.
163. Kalinhoff, C., Cáceres, A., Lugo, L. 2009. Cambios en la biomasa de raíces y micorrizas arbusculares en cultivos itinerantes del Amazonas venezolano. *Interciencia.* **34(8)**: 571-576.

164. Klironomos, J., Hart, M. 2002. Colonization of roots arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*. **12**:181-184.
165. Klute, A. 1986. Water retention: Laboratory methods. *In*: A. Klute (Ed.), Methods of soil analysis, part 1. American Society of Agronomy, Inc. Segunda edición. Madison, Estados Unidos.
166. Lal, R. 1989. Conservation tillage for sustainable agriculture. *Adv. Agron.* **42**: 85-197.
167. Lal, R. 1994. Sustainable landuse systems and soil resilience. *In*: D. Greenland, I. Szabolcs (Eds.), Soil resilience and sustainable land use. CAB International. Primera edición. Wallingford, Reino Unido.
168. Lancheros, O. Caracterización de las micorrizas nativas en agraz *Vaccinium meridionale* Swartz y evaluación sobre el crecimiento plantular. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia
169. Larkin, R., Honeycutt, W., Olanya, O., Halloran, J., He, Z. 2012. Impacts of crop rotation and irrigation on soilborne diseases and soil microbial communities. *In*: H. Zhongqi, R. Larkin, W. Honeycutt (Eds.), Sustainable potato production: Global case studies. Springer Science+Business Media. Primera edición. Nueva York. Estados Unidos.
170. Laursen, G., Treu, R., Seppelt, R., Stephenson, S. 1997. Mycorrhizal assessment of vascular plants from subantarctic Macquarie Island. *Arct. Alp. Res.* **29**:483-491.

171. Lingfei Li, Yang A., Zhao Z. 2005. Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in southwest China. *Microb. Ecol.* **54**: 367–373.
172. Llambí, L., Sarmiento, L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos*. **11(1)**: 1-14.
173. Llambí, L., Soto-W, A., Célleri, R., De Bierre, B., Ochoa, B., Borja, P. 2012. Páramos Andinos: Ecología, hidrología y suelos de páramos. Proyecto páramo andino CONDESAN. Monsalve Moreno. Primera edición. Cuenca, Ecuador.
174. Lopes P., Stürmer S., Siqueira J. 2009. Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Braz. J. Microbiol.* **40**:111-121.
175. Lugo, M., Giordano, P., Urcelay, C., Crespo, E. 2011. Colonización radical por endófitos fúngicos en *Trithrinax campestris* (Arecaceae) de ecosistemas semiáridos del centro de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **46(3-4)**:213-222.
176. Machado, D. 2005. Un enfoque agrosistémico para el manejo eficiente del suministro de nitrógeno en el cultivo de papa en los Andes venezolanos. Tesis doctoral. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
177. Madari, B., Micheli, E., Czinkota, I, Johnston, C., Graveel, J. 1998. Soil organic matter as indicator of changes in the environment. Anthropogenic influences. *Tillage. Appl. Soil. Ecol.* **16**: 251-261.

178. Mahía, J., Cabaneiro, A., Carballas, T., Díaz, M. 2008. Microbial biomass and C mineralization in agricultural soils as affected by atrazine addition. *Biol. Fert. Soil.* **45**: 99-105
179. Malagón, D. 1982. Evolución de suelos en el páramo andino (NE del estado Mérida- Venezuela). Serie: Suelos y clima. CIDHIT. Mérida, Venezuela.
180. Mandyam K., Jumpponen A. 2005. Abundance and possible functions of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Stud. Mycol.* **53**:173-189.
181. Marín, E. 2015. Proteómica de la interacción de *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary con dos variedades de papas cultivadas "in vitro": Una susceptible (Granola) y una resistente (Arbolona Negra). Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
182. Martens, D., Reddy, T., Lewis, D. 2003. Soil organic content and composition of 130-year crop, pasture and forest land-use managements. *Glob. Change. Biol.* **10**:65-78.
183. Martínez, E., Fuentes., E., Acevedo, H. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Rev. Cienc. Suelo. Nutr. Veg.* **8(1)**: 68-96.
184. Martínez, L. 2011. Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos. Respuesta a factores de estrés ambiental. *Ecosistemas.* **20 (2-3)**: 117-120.
185. Masciandaro, G., Ceccanti. B. 1999. Assessing soil quality in different agro-ecosystems through biochemical and chemico-structural properties of humic substances. *Soil. Till. Res.* **1417**: 1-9.

186. Maser, O., Astier, A., López, S. 1999. Sustentabilidad y manejo de recursos naturales: El marco de evaluación MESMIS. GIRA. Mundi Prensa e Instituto de Ecología- UNAM. Primera edición. Ciudad de México, México.
187. Matias, S., Pagano, M., Muzzi, F., Oliveira, A., Carneiro, A., Horta, S., Scotti, M. 2009. Effect of rhizobia, mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing microorganisms in the rhizosphere of native plants used to recover an iron ore area in Brazil. *Eur. J. Soil. Biol.* **45**:259-266.
188. McAllister, C., García, I., Godeas, A., Ocampo, J. 1994. *In vitro* interactions between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae*. *Soil. Biol. Biochem.* **26**:1369-1374.
189. McArthur, D., Knowles, R. 1993. Influence of species of vesicular-arbuscular mycorrhizal phosphorus nutrition on growth, development and mineral nutrition of potato (*Solanum tuberosum*). *Plant. Physiol.* **102**(3): 771-782.
190. McGonigle, T., Miller, M., Evans, D., Fairchild, G., Swan, J. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New. Phytol.* **115**(3): 495-501.
191. Medina, S., López, M., Vilorio, J. 2011. Evaluación de la biofertilización en el cultivo de maíz en suelo del estado Guárico. Memorias XIX Congreso Venezolano de Ciencia del Suelo. SVSC-INIA. Calabozo, Venezuela.

192. Meléndez, G. 2003. Residuos orgánicos y materia orgánica del suelo. Taller abono orgánico del Centro de Investigación Agronómica de la Universidad de Costa Rica. Sabanilla, Costa Rica.
193. Ministerio de Obras Públicas. 1973. Normas y especificaciones para los estudios de suelos en la división de edafología. Dirección de Recursos Hidraulicos. Primera edición. Caracas, Venezuela.
194. Miralles, I., Ortega, R., Almendros, G., Gil, F., Trasar, C., Leirós, M., Soriano, M. 2012. Modifications of organic matter and enzymatic activities in response to change in soil use in semi-arid mountain ecosystems (southern Spain). *Eur. J. Soil. Sci.* **63**: 272-283.
195. Monasterio, M. 1994. Traditional prehispanic ecotechnologies for the management of biodiversity in Latina America. *Biol. Inter. Spec.* **32**:12-22.
196. Monasterio, M. 2002. Evolución y transformación de los páramos de la Cordillera de Mérida: paisajes naturales y culturales de Venezuela. UNESCO Centro de Patrimonio Mundial. Primera edición. Arequipa, Perú.
197. Montilla, M. Herrera, R., Monasterio, M. 2002. Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotrópicos.* **15(1)**: 85-98.
198. Montilla, M., Herrera, R., Monasterio, M. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes tropicales. *Suelo. Plant.* **2**: 59-70.

199. Moreno, P. 1988. Inoculación de micorrizas MVA en papa (*Solanum tuberosum*). Respuesta en el crecimiento y nutrición de plantas inoculadas en invernadero y en campo. *Rev. ALAP*. **1(1)**: 84-103.
200. Mosse, B., Stribley, D., Letacon, F. 1980. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. *In*: M. Alexander (Ed.), *Advances in microbial ecology*. Plenum Press. Primera edición. Michigan, Estados Unidos.
201. Moyano, A. 2015. Estudio de los efectos del herbicida Triasulfurón sobre la estructura y composición de la microbiota edáfica en suelos enmendados con materia orgánica. Tesis de Maestría. Universidad de Salamanca. Salamanca, España.
202. Muthukumar, T., Senthilkumar, M., Rajangam, M., Udaiyan K. 2006. Arbuscular mycorrhizal morphology and dark septate fungal associations in medicinal and aromatic plants of Western ghats, Southern India. *Mycorrhiza*. **17**: 11-24.
203. Muthukumar, T., Udaiyan, K. 2000. Influence of organic manures on arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Vigna unguiculata* (L.) Walp. in relation to tissue nutrients and soluble carbohydrate in roots under field conditions. *Biol. Fertil. Soils*. **31**:114–120.
204. Nannipieri, P., Landi, L., Badalucco, L. 1995. La capacità metabólica e la qualità del suolo. *Agronomia*. **29**: 312-316.

205. Narisawa, K., Ohki, T., Hashiba T. 2000. Suppression of clubroot and *Verticillium* yellows in chinese cabbage in the field by the root endophytic fungus, *Heteroconium chaetospira*. *Plant. Pathol.* **49**:141– 146.
206. Narisawa, K., Tokumasu, S., Hashiba, T. 1998. Suppression of clubroot formation in chinese cabbage by the root endophytic fungus, *Heretoconium chaetospira*. *Plant. Pathol.* **47**:206–210.
207. Narisawa, K., Usuki, F., Hashiba, T. 2004. Control of *Verticillium* yellows in chinese cabbage by the dark septate endophytic fungus LtVB3. *Phytopathology.* **94(5)**:412-418.
208. Newham, K., Upson, R., Read, D. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal. Ecol.* **2**: 10-20.
209. Niemira, B., Safir, G., Hammerschmidt, R., Bird, G. 1995. Production of prenuclear minitubers of potato with peat-based arbuscular myconhizal fungal inoculum. *Agronomy. Lou. Mal.* **87**: 942-946.
210. Obase, K., Matsuda, Y., Ito, S. 2013. *Enkianthus campanulatus* (Ericaceae) is commonly associated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza.* **23**:199–208.
211. Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mäder, P., Boller, T., Wiemken, A. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbusuclar mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Appl. Environ. Microbiol.* **69**:2816-2824.

212. Olsen, R., Cole, V., Watanabe, F., Dean, L. 1954. Estimation of available phosphorous in soils by extraction with sodium bicarbonate. *Circular*. **939**: 1-18.
213. Orłowska, E., Zubek, S., Jurkiewicz, A., Szarek-Łukaszewska, Turnau, K. 2001. Influence of restoration on arbuscular mycorrhiza of *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae) and *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) from calamine spoil mounds. *Mycorrhiza*. **12**:153–160.
214. Ortega, E. 2008. El nematodo quiste de a papa. Gestión integrada de control y protección de la restricción cuarentenaria para la producción y distribución de tubérculo-semilla en el mundo. *INIA. Hoy*. **1**:1-12.
215. Pagliai, M., Vignozzi, N., Pellegrini, S. 2004. Soil structure and the effect of management practices. *Soil. Till. Res.* **79**:131–143.
216. Pankhurst, C., Hawke, B., McDonald, H., Kirkby, C., Buckerfield, J., Michelsen, P., O'Brien, K., y otros . 1995. Evaluation of soil biological properties as potential bioindicators of soil health. *Aus. J. Exp. Agr.* **35(7)**: 1015-1028.
217. Paolini, J. 2011. Modificación de metodologías de enzimas del suelo. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Altos de Pipe, Venezuela.
218. Pauletti, V. 1999. A importância da palha e da actividade biológica na fertilidade do solo. III Curso sobre aspectos básicos de fertilidad e micrbiológica do solo em plantio directo. Passo Fundo, Brasil.

219. Paulitz, T., Linderman, R. 1991. Mycorrhizal interactions with soil organisms. *In: D. Arora (Ed.), Handbook of applied mycology. Soil and plants. Vol. 1. Marcel Dekker. Primera edición. Nueva York, Estados Unidos.*
220. Perotto, S., Martino, E., Abbá, S., Vallino, M. 2012. Genetic diversity and functional aspects of ericoid mycorrhizal fungi. *In: B. Hock (Ed), The mycota IX. Segunda edición. Springer. Berlín, Alemania.*
221. Peterson, R., Bonfante, P. 1994. Comparative structure of vesicular-arbuscular mycorrhiza and endomycorrhiza. *Plant. Soil.* **159**: 79-88.
222. Phillips, J., Hayman, D. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Br. Mycol. Soc.* **55**: 158-161.
223. Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica.* **32**:734-750.
224. Picone, C. 2003. Managing mycorrhizae for sustainable agriculture in the tropics. *In: J. Vondermeer (Ed.), Tropical agroecosystems. CRC Press. Primera edición. Boca Ratón, Estados Unidos.*
225. Pla, I. 2013. Aproximaciones empíricas para la evaluación de la calidad de suelo: Ventajas e inconvenientes. XX Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. San Juan de los Morros, Venezuela.
226. Planchette, C., Fortín, J., Furlan, V. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *Plant. Soil.* **70**: 199-209.

227. Porter, W. 1979. The "most probable number" method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Aust. J. Soil. Res.* **17**: 515-519.
228. Postma, J., Olsson, P., Falkengren, U. 2007. Root colonization by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forest. *Soil. Biol. Biochem.* **39(2)**:400-408.
229. Powell, C., Bates, P. 1981. Ericoid mycorrhizas stimulate fruit yield of blueberry. *Hort. Sci.* **16(5)**: 655-656.
230. Pursglove, J., Sanders, F. 1981. The growth and phosphorus economy of the early potato (*Solanum tuberosum*). *Commun. Soil. Sci. Plant. Anal.* **12**: 1105–1121.
231. Quine, T., Walling, D., Chakela, Q., Mandiringana, O., Zhang, X. 1999. Rates and patterns of tillage and water erosion on terraces and contour strips: evidence from caesium-137 measurements. *Catena.* **36**:15–142.
232. Rada, F., Azócar, A., Rojas, A. 2012. Water relations and gas exchange in *Coespeletia moritziana* (Sch. Bip) Cuatrec., a giant rosette species of the high tropical Andes. *Photosynthetica.* **50(3)**: 429-436.
233. Raich, J., Schlensinger, W. 1992. The global carbon dioxide emission flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus.* **44B**:81-99.
234. Read D., Haselwandter K. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New. Phytol.* **88**:341-352.

235. Read, D. 1983. The biology of mycorrhiza in the Ericales. *Can. J. Bot.* **61**:985-1004.
236. Restrepo, A., Jaramillo, S., Cortes, J. 2009. Efecto de dos microorganismos y un consorcio de micorrizas en combinación con viruta de pino sobre el control de sarna polvosa (*Spongospora subterranea*) en papa. *Rev. Fac. Nac. Agron (Medellín)*. **62(2)**:5047-5054.
237. Rhoades, J. 1982. Soluble salts. *In*: A. Page, R. Miller, D. Keeney (Eds.), *Methods of soil analysis, part 2*. Segunda edición. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Estados Unidos.
238. Rial, L., Flores, I., Abia, E. 2011. Avance sobre el estudio de la composición físico-química de las papas nativas (*Solanum tuberosum* L.) de tierras altas de Los Andes de Venezuela. *Rev. Fac. Farm.* **53(1)**: 13-19.
239. Richardson, A. Barea, J., McNeill, A., Prigent-Combaret, C. 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant. Soil.* **321**:305–339.
240. Rivero, C. 1999. La materia orgánica. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. www.scielo.org.ve/php?scrip=sci_arttext&pid=S0378-78182004000400008 [Consulta: 10 de octubre de 2015].
241. Rocha, I., González, M., Atencio, J. 2011. Potencial micorrízico de suelos sometidos a diferentes usos. XIX Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. Calabozo. Venezuela.

242. Rodríguez, D., Alcalá, D., Escalona, F. 2008. Selección inicial de clones de papa por resistencia a la candelilla tardía y rendimiento. *Bioagro*. **20(1)**:29-35.
243. Rojas, K., Ortuño, N. 2007. Evaluación de micorrizas arbusculares en interacción con abonos orgánicos como coadyuvantes del crecimiento en la producción hortícola del valle alto de Cochabamba, Bolivia. *Acta. Nova*. **3(4)**: 697-719.
244. Romero, L., Monasterio, M. 2005a. Papas negras, papas de páramo. Un pasivo socioambiental de la modernización agrícola en Los Andes de Venezuela ¿Es posible recuperarlos?. *Bol .Antrop*. **23(64)**:107-158.
245. Romero, L., Monasterio, M. 2005b. Semilla, actores e incertidumbre en la producción papera de Los Andes de Mérida. *Cayapa*. **5(9)**: 35-58.
246. Rosales, J., Cuenca, G., Ramírez, N., De Andrade, Z. 1997. Native colonizing species and degraded land restoration in La Gran Sabana, Venezuela. *Rest. Ecol*. **3(5)**:147-155.
247. Rosanov, B. 1994. Stressed soil systems and soil resilience in drylands. XV Congreso Mundial de Ciencias del Suelo. Acapulco, México.
248. Rose, S. 1980. Mycorrhizal associations of some actinomycete nodulated nitrogen-fixing plants. *Can. J. Bot*. **58**:1449-1454.
249. Routalainen, A., Vare, H., Pksanen, J., Tuomi, J. 2004. Root fungus colonization along an altitudinal gradient in north Norway. *Arct. Acnt. Alp. Res*. **36**: 239-243.

250. Ruíz, A. 2012. Cambios del uso del suelo y su efecto en el contenido químico de M.O, C/N y C/P en el Ejido "El Conejo", Perote, Veracruz. Tesis de Ingeniería. Universidad Veracruzana. Xalapa de Enríquez, México.
251. Saini, G., Grant, W. 1980. Long-term effects of intensive cultivation on soil quality in the potato-growing areas of New Brunswick (Canada) and Maine (U.S.A). *Can. J. Soil.* **60**: 421-428.
252. Salas, N. 2003. "Del frailejón a la papa: entre la conservación y la agricultura", entrevista a Maximina Monasterio. *Fermentum.* **13(36)**:153-173.
253. Sanzano, A. 2012. El fósforo del suelo. Química del suelo. Catedra de edafología. FAZ. UNT. Buenos Aires, Argentina.
254. Sarmiento, L. 2000. Water balance and soil loss under long fallow agriculture in the Venezuelan Andes. *Mt. Res. Dev.* **20(3)**: 246-253.
255. Sarmiento, L., Bottner, P. 2002. Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: Indication for fertility restoration. *Appl. Soil. Ecol.* **19(1)**: 79-89.
256. Sarmiento, L., Bowen, W. 2002. Desarrollo de una variedad de papa Andígena en Los Andes venezolanos y su simulación por el modelo Substor. *Ecotrópicos.* **15(1)**: 75-84.
257. Schalamuk, S., Cabello, M. 2010. Effect of tillage systems on the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) propagule bank in soils. *In*: A. Arya, A. Perelló (Eds.),

Management of fungal plant pathogens. CAB International. Primera edición. Wallingford, Reino Unido.

258. Schalamuk, S., Velázquez, S., Chidichimo, H., Cabello, M. 2004. Effect of no-till and conventional tillage on mycorrhizal colonization in spring wheat. *Bolet. Soc. Arg. Bot.* **39**: 13–20.

259. Schmidt, S., Sobieniak, L., Kageyama, S., Halloy, S., Schadt, C. 2008. Mycorrhizal and dark-septate fungi in plant roots above 4270 meter elevation in the Andes and Rocky mountains. *Arct. Acnt. Alp. Res.* **40(3)**: 576-583.

260. Sierra, M. 2012. Caracterización bioquímica y microbiológica de un suelo de pradera de «*Dactylis glomerata*» y «*Medicago sativa*» bajo diferentes proporciones de siembra. Ediciones Universidad de Salamanca. Vol 321. Salamanca, España.

261. Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. GT7.Gmbh. Primera edición. Eschom, Alemania.

262. Sieverding, E., Barea, J. 1991. Perspectiva de la inoculación de sistemas de producción vegetal con hongos formadores de micorrizas VA. *In*: J. López, P. Olivares, J. Barea (Eds.), Fijación y movilización biológica de nutrientes. Vol II. Ed CSIC. Primera edición. Madrid, España.

263. Singer, M., Ewing, S. 2000. Soil quality. *In*: M. Summer (Ed.), Handbook of soil science. CRC Press. Primera edición. Boca Ratón, Estados Unidos.

264. Siqueira, J., Saggin-Júnior, O. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*. **11**:245–255.
265. Smith, J., Doran, J. 1996. Measurement and use of pH and electrical conductivity for soil quality analysis. *In*: Soil Science Society of America (Ed.), Methods for assessing soil quality. Special publications. Madison, Estados Unidos.
266. Smith, J., Papendick, R., Bezdicek, D., Lynch, J. 1993. Soil organic matter dynamics and crop residue management. *In*: F. Meeting (Ed.), Soil microbial ecology. Marcel Dekker, Inc. Primera edición. Nueva York. Estados Unidos.
267. Smith, J., Paul, E. 1990. The significance of soil microbial biomass estimations. *In*: J. Bollag., G. Stotzky (Eds.), Soil Biochemistry. Marcel Dekker. Primera edición. Nueva York, Estados Unidos.
268. Smith, K., Conen, F. 2004. Impacts of land management on fluxes of trace greenhouse gases. *Soil. Use. Manage.* **20**: 255-263.
269. Smith, S., Smith, F. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu. Rev. Plant. Biol.* **62**:227-250
270. Sosa, T., Sánchez, J., Morales, E., Cortés, C. 2006. Interacción micorrizas arbusculares -*Trichoderma harzianum* (Moniliaceae) y efectos sobre el crecimiento de *Brachiaria decumbens* (Poaceae). *Acta. Biol. Colomb.* **11(1)**: 43 – 54.

271. Springof, G., Kirchmann, H. 2003. Bulk soil C to N ratio as a simple measure of net N mineralization from stabilized soil organic matter in sandy arable soils. *Soil. Biol. Biochem.* **35**: 629-632.
272. St. John, T. 1980. Uma lista de espécies de plantas tropicais brasileiras naturalmente infectadas com micorrhiza vesicular. *Acta. Amaz.* **10(1)**: 229-234.
273. St. John, T., Uhl, C. 1983. Mycorrhizae in the rain forest at San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Acta. Cient. Venez.* **34**:233-237.
274. Sustaita, F., Ordaz, V., Ortiz, C., de León, F. 1999. Cambios en las propiedades físicas de dos suelos de una región semiárida debidos al uso agrícola. *Agrociencia.* **34(4)**: 379-386.
275. Swift, M., Heal, O., Anderson, J. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology.* Vol 5. Blackwell Scientific Publications. Primera edición. Oxford, Reino Unido.
276. Szajdak, L., Jezierski, A., Cabrera, M. 2003. Impact of conventional and no-tillage management on soil amino acids, stable and transient radicals and properties of humic and fulvic acids. *Org. Geochem.* **34**: 693-700.
277. Tabatabai, M. 1982. Soil enzymes. *In: American Society of Agronomy, Soil Science Society of America (Ed.), Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties.* American Society of Agronomy, Soil Science Society of America. Primera edición. Madison, Estados Unidos.

278. Tabatabai, M. 1994. Enzyme. *In*: R. Weaver, S. Augle, P. Bottomly, S. Bezdicsek, A. Smith, A. Tabatabai, A. Wollumen (Eds.), *Methods of soil analysis*. Soil Science Society of America. Segunda edición. Madison, Estados Unidos.
279. Tabatabai, M., Bremmer, J. 1969. Use of p-nitrophenylphosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil. Biol. Biochem.* **1**: 301-307.
280. Tester, M., Smith, S., Smith, F. 1987. The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Can. J. Bot.* **65**:419-431.
281. Theng, B., Tote, K., Sollins, P. 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. *In*: D. Coleman, J. Oade, G. Uehora (Eds.), *Dynamics of soil organic matter in Tropical ecosystems*. University of Hawaii. Primera edición. Hawaii, Estados Unidos.
282. Tisdale, S., Nelson, W. 1975. *Soil fertility and fertilizers*. Macmillan Publishing Co, Inc. Primera edición. Nueva York, Estados Unidos.
283. Titus, J., Lepš, J. 2000. The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *Americ. J. Botany.* **87**: 392-401.
284. Torres, D. Aparicio, M., López, M., Contreras, J., Acevedo, I. 2009. Impacto del tipo de uso de la tierra sobre propiedades del suelo en la depresión de Quíbor. *Agronomía. Trop.* **59(2)**: 207-217.

285. Torres, D. Florentino, A., López, M. 2006. Indicadores e índices de calidad del suelo en un ultisol bajo diferentes prácticas de manejo conservacionista en Guárico, Venezuela. *Bioagro*. **18(2)**: 83-91.
286. Trasar, C., Leirós, M., Gil, F. 2003. Consideraciones generales sobre la determinación de las actividades enzimáticas del suelo. *In*: C. García, F. Gil, T. Hernández, C. Trasar (Eds.), Técnicas de análisis de parámetros bioquímicos en suelos: Medida de actividades enzimáticas y biomasa microbiana. Mundiprensa. Primera edición. Madrid. España.
287. Treseder, K., Allen, M. 2002. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytol.* **155**:507–515.
288. Treseder, K., Turner, K., Mack, M. 2007. Mycorrhizal responses to nitrogen fertilization in boreal ecosystems: potential consequences for soil carbon storage. *Glob. Chang. Biol.* **13**: 78-88.
289. Trevors, J. 1984. Dehydrogenase activity in soil: A comparison between the INT and TTC assay. *Soil. Biol. Biochem.* **16**: 673-674.
290. Urcelay, C. 2002. Co-occurrence of three fungal root symbionts in *Gaultheria poeppigii* DC in Central Argentina. *Mycorrhiza*. **12**:89–92.
291. Urcelay, C. Acho, J., Joffre, R. 2011. Fungal root symbionts and their relationship with fine root proportion in native plants from the Bolivian Andean highlands above 3700m elevation. *Mycorrhiza*. **21**: 323-330.

292. Urcelay, C., Tecco, P., Chiarini, F. 2005. Micorrizas arbusculares del tipo Arum. y Paris y endófitos radicales septados oscuros en *Miconia ioneura* y *Tibouchina paratropica* (Melastomataceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* **40(3-4)**:151-155.
293. Urcoviche, R., Castelli, M., Toesca, R., Alberton, O. 2014. Spore density and arbuscular mycorrhizal fungi in medicinal and seasoning plant. *Afr. J. Agric. Res.* **9(16)**:1244-1251.
294. USDA. 1998. Soil quality indicators: pH. USDA. Primera edición. Washington D.C, Estados Unidos.
295. USDA. 2001. Rangeland soil quality-organic matter. Special publication. .Washington D.C, Estados Unidos.
296. USDA. 2005. Soil quality indicators: Available water capacity. In: USDA (Ed.), National soil survey handbook. USDA. Primera edición. Washington D.C, Estados Unidos.
297. Usuki, F., Narisawa, K. 2007. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and a nonmycorrhizal plant, Chinese cabbage. *Mycologia*, **99**: 175–184.
298. van Aarle, I., Cavagnaro, T., Smith, S., Smith, F., Dickson, S. 2005. Metabolic activity of *Glomus intraradices* in Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New. Phytol.* **166(2)**:611-618.

299. van Aarle, I., Olsson, P. 2003. Fungal lipid accumulation and development of mycelial structures by two arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* **69(11)**: 6762-6767.
300. Väre, H., Vestberg, M., S. Euroola, S. 1992. Mycorrhiza and root-associated fungi in Spitsbergen. *Mycorrhiza*. **1**:93-104.
301. Villa, P., Sarmiento, L. 2009. Recomendación alternativa para la fertilización del cultivo de papa en los altos Andes venezolanos. *INIA.Hoy*. **6**:191-200.
302. Wang, B., Qiu, Y. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plant. *Mycorrhiza*. **16**:299-363.
303. West, A., Sparling, G., Wood, J. 1998. Comparison of microbial carbon, nitrogen flux and ATP, and certain enzyme activities of different textural soils subject to gradual drying. *Aus. J. Soil. Res.* **25**: 461-473
304. Wolffhugel, G., Vargas, J. 2006. Evaluación del estado de micorrización de *Vallea stipularis* y *Hesperomeles goudotiana* (Embalse de Chisaca- Usme) y efecto de la aplicación de endomicorrizas en *Vallea stipularis*. *Acta. Biol. Colomb.* **11**:104-111.
305. Wright, S., Upadhyaya, A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant. Soil.* **198**: 97-107.

306. Yu, T., Nassuth, A., Peterson, R. 2001. Characterization of the interaction between the dark septate fungus *Phialocephala fortinii* and *Asparagus officinalis* roots. *Can J. Bot.* **47**: 741–753.
307. Zhong, W., Cai Z. 2007. Long-term effects of inorganic fertilizers on microbial biomass and community functional diversity in a paddy soil derived from quaternary red clay. *Appl. Soil. Ecol.* **36**:84–91.
308. Zubek, S., Błaszowski, J. 2009. Medicinal plants as hosts of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Phytochem. Rev.* **8**:571–580.

Anexo 1 .

Tabla 11 . Matriz de los coeficientes de correlación de Spearman entre los indicadores de calidad de suelo estudiados. Hum: Humedad del suelo. CC: Capacidad de intercambio catiónico. P: Fósforo disponible. N: Nitrogeno total. C.O: Carbono orgánico. M.O: Materia orgánica. DES: Actividad de la deshidrogenasa. FAC: Actividad de la fosfatasa ácida. RB: Respiración basal. CM: Respiración basal. CM: Carbono microbiano. qCO2: Coeficiente metabólico. *p<0,05 **p<0,005 *** p<0,001. ns: No significativo.

	Hum (%)	CC	pH	P	N	C.O	M.O	DES	FAC	RB	C:P	C:N	CM	qCO2	Arena (%)	Arcilla (%)
Hum (%)																
CC	0,78 ***															
pH	-0,73 **	-0,95 ***														
P	-0,68 **	-0,77 ***	0,1 ***													
N	-0,37 ns	-0,68 **	0,70 **	0,40 ns												
C.O	0,38 ns	0,57 *	-0,57 *	-0,59 *	-0,36 ns											
M.O	0,31 ns	0,27 ns	-0,27 ns	-0,51 *	-0,07 ns	0,55 *										
DES	0,62 *	0,80 ***	-0,88 ***	-0,60 ns	-0,48 ns	0,39 ns	0,21 ns									
FAC	0,56 *	0,45 ns	-0,48 ns	-0,41 ns	-0,20ns	0,19 ns	0,16 ns	0,58 *								
RB	0,65 **	0,68 **	-0,64 *	-0,34 ns	-0,50 ns	0,20 ns	0,25 ns	0,62 *	0,37ns							

C:P	0,63*	0,80***	-0,81**	-0,95*	-0,44 ns	0,60*	0,47 ns	0,63**	0,27 ns	0,36 ns							
C:N	0,44 ns	0,76***	-0,77***	-0,56***	-0,92***	0,68**	0,31*	0,51**	0,22 ns	0,44 ns	0,58*						
CM	0,85***	0,73**	-0,73**	-0,75**	-0,34 ns	0,38 ns	0,29 ns	0,64*	0,68*	0,49 ns	0,64*	0,42 ns					
qCO2	0,59*	0,51 ns	-0,42 ns	-0,06 ns	-0,39 ns	0,22 ns	0,13 ns	0,44*	0,39 ns	0,88***	0,80 ns	0,36 ns	0,35 ns				
Arena (%)	-0,22 ns	-0,36 ns	0,22 ns	-0,13 ns	0,14 ns	0,15 ns	0,41 ns	-0,40 ns	-0,21 ns	-0,31 ns	-0,04 ns	0,002 ns	-0,12 ns	-0,41 ns			
Arcilla (%)	0,12 ns	0,22 ns	-0,20 ns	-0,04 ns	0,03 ns	0,22 ns	-0,27 ns	0,27 ns	-0,08 ns	0,19 ns	0,25 ns	-0,0004 ns	-0,04 ns	0,25 ns	-0,56*		
Limo (%)	-0,13 ns	-0,21 ns	0,22 ns	0,26 ns	0,03 ns	-0,37 ns	-0,039 ns	-0,15 ns	0,23 ns	-0,12 ns	-0,46 ns	-0,12 ns	0,06 ns	-0,08 ns	0,21 ns	-0,87***	