



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

**CALIDAD DE SUELO Y MICOTROFIA EN TRES AGROECOSISTEMAS CON  
MANEJOS CONTRASTANTES DEL PÁRAMO ANDINO DE MUCUCHÍES.**

Tutores:

Prof. Alicia Cáceres

Prof. Ismael Hernández

Presentado por:

Br. Frank Zarraga

Marzo-2019

**DEL EXAMEN PÚBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO  
DEL Br. FRANK JESÚS ZARRAGA BARCO.**

Quienes suscribimos, 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 del **Br. FRANK JESÚS ZARRAGA BARCO. CI: 23691051**, titulado “**CALIDAD DE SUELO Y MICOTROFÍA EN TRES AGROECOSISTEMAS CON MANEJOS CONTRASTANTES DEL PÁRAMO ANDINO DE MUCUCHÍES. EDO. MÉRIDA**”, para optar al título de Licenciado 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 la Ciudad de Caracas, a los seis días del mes de marzo del año dos mil diecinueve.



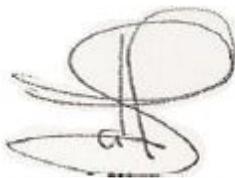
---

Dra. Alicia Cáceres  
(Tutora)



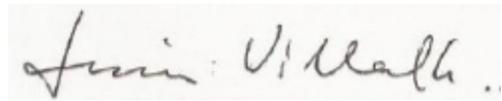
---

Dr. Ismael Hernández  
(Tutor)



---

M.Sc. Milagros Lovera  
(Jurado)



---

M.Sc. Luisa Villalba  
(Jurado)

## **DEDICATORIA**

Este trabajo va con dedicatoria especial a mi madre y a mi padre, a mi tío “Mundo” y mi abuela Florelia, que siempre la tengo presente conmigo.

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres por siempre brindarme su apoyo, su cariño y sus enseñanzas, todo lo que soy es gracias a ellos.

A mi tío “Mundo” por su gran apoyo y preocupación desde la distancia.

A mi tutora Alicia Cáceres por todas sus peleas, regaños, consejos y ayudas, me han enseñado mucho durante mi tiempo en el laboratorio y estaré eternamente agradecido por eso.

A mi tutor Ismael Hernández por todas sus enseñanzas a lo largo del desarrollo de este proyecto.

A mi gran compañera y jefa de laboratorio Maoly Márquez por su incalculable apoyo, guía y regaños a lo largo del desarrollo de este trabajo.

A mi otra gran compañera y jefa del laboratorio Karla Cáceres, por sus consejos.

A la Profa. Ana López y Jessy del laboratorio de Ecología de Agroecosistemas por su apoyo en el procesamiento de muestras.

A la Profa. Milagros Lovera por su gran colaboración en el Laboratorio de Ecología de Suelos del IVIC, para el análisis de los morfotipos de HMA aislados.

Al CODECYT por su apoyo logístico y financiero que permitieron el desarrollo de la presente Tesis.

A los profesores Edith Vargas, Héctor Blanco, Ernesto González y Maribe Raymunde por su apoyo.

A todos mis amigos que han formado parte de este proceso por su gran amistad a lo largo de este camino.

Eternas gratitudes a todos.

## RESUMEN

Una manera de evaluar la viabilidad de las diferentes prácticas agrícolas, es a través del estudio de los suelos mediante la utilización de los indicadores de calidad de suelo y hongos micorrízicos arbúsculares (HMA), los cuales permiten evaluar las condiciones del suelo producto de las distintas actividades agrícolas. En Mucuchíes, edo Mérida, se estudiaron diferentes tipos de manejo agrícola encontrándose que las distintas prácticas agrícolas, pueden incidir más en algunos indicadores de calidad de suelo que en otros y que dependiendo de la capacidad adaptativa de los microorganismos, su respuesta a los cambios del uso del suelo puede variar. Los resultados mostraron que la parcela con manejo agroecológico (AG) presentó los mayores valores en los indicadores biológicos, bioquímicos y los parámetros micorrízicos evaluados con respecto a las parcelas con un manejo agrícola convencional cultivados con ajo (AJ) y zanahoria (ZA) respectivamente.

La conservación de ecosistemas frágiles, como los que se presentan en la zona de Páramos Andinos, debe ser enfocada a través de cambios de paradigma, que incluya opciones más cónsonas con el ambiente al mejorar las propiedades químicas físicas y microbiológicas de los suelos como una alternativa agrícola sustentable que disminuirá la degradación de los ecosistemas.

**Palabras clave:** micotrofia, micorrizas, calidad de suelo, agroecología, hongos septados oscuros

## ÍNDICE

ÍNDICE	Pág.
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>ANTECEDENTES</b> .....	12
<b>HIPÓTESIS</b> .....	22
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	23
Objetivos específicos.....	23
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	23
<b>MATERIAL VEGETAL</b> .....	26
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	28
1. Muestreo.....	28
2. Indicadores de calidad de suelo.....	28
<b>2.1 Indicadores físicos</b>	
a) Contenido de humedad .....	29
b) Capacidad de campo.....	29
c) Textura.....	29
<b>2.2 Indicadores químicos</b>	
a) Determinación del pH del suelo.....	29
b) Carbono orgánico del suelo.....	29
c) Materia orgánica.....	29
d) Nitrógeno total del suelo.....	30
e) Fósforo disponible del suelo.....	30
<b>2.3 Indicadores biológicos</b>	
a) Respiración basal.....	30

b)	Carbono microbiano.....	31
c)	Coefficiente metabólico (qCO <sub>2</sub> ).....	31
<b>2.4 Indicadores bioquímicos</b>		
a)	Actividad de la enzima deshidrogenasa .....	31
b)	Actividad de la enzima fosfatasa ácida. ....	32
3.	<b>Parámetros micorrízicos.....</b>	32
a)	Colonización de HMA y HSO.....	32
b)	Densidad de esporas de HMA.....	32
c)	Montaje de esporas aisladas.....	33
d)	Glomalina total en suelos.....	33
e)	Glomalina fácilmente extraíble.....	33
4)	<b>Análisis estadístico. ....</b>	34
<b>RESULTADOS.....</b>		
1.	<b>INDICADORES FÍSICOS.....</b>	34
1.1-	Textura.....	34
1.2-	Contenido de humedad.....	35
1.3-	Capacidad de campo.....	35
2.	<b>INDICADORES QUÍMICOS.....</b>	36
2.1-	pH.....	36
2.2-	Nitrógeno total.....	36
2.3-	Carbono orgánico.....	37
2.4-	Materia orgánica.....	37
2.5-	Fósforo disponible.....	37
2.6-	Relación C:P.....	37
2.7-	Relación C:N.....	38
3.	<b>INDICADORES BIOLÓGICOS.....</b>	39

3.1-Carbono microbiano.....	39
3.2-Respiración basal.....	40
3.3-Coeficiente metabólico.....	40
<b>4. INDICADORES BIOQUÍMICOS.....</b>	<b>41</b>
4.1-Actividad de la enzima deshidrogenasa.....	41
4.2-Actividad de la enzima fosfatasa ácida.....	41
<b>5. MICOTROFÍA.....</b>	<b>42</b>
5.1-Glomalina fácilmente extraíble.....	43
5.2-Glomalina total.....	43
5.3-Densidad de esporas.....	43
5.4- Porcentaje de colonización.....	42
5.5 Morfotipos de HMA.....	46
<b>6. HONGOS SEPTADOS OSCUROS.....</b>	<b>50</b>
<b>7. RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES.....</b>	<b>51</b>
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>54</b>
<b>CONCLUSIÓN.....</b>	<b>89</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>91</b>

<b>ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>Pág.</b>
<b>Tabla 1.</b> Textura del suelo.....	35
<b>Tabla 2.</b> Número de morfotipos de HMA evaluados en cada suelo.....	47
<b>Tabla 3.</b> Descripción de los morfotipos de HMA evaluados en cada suelo.....	47-48
<b>Figura 1.</b> Imágenes de las parcelas evaluadas en el presente estudio.....	25-26
<b>Figura 2.</b> Indicadores físicos.....	36
<b>Figura 3.</b> Indicadores químicos.....	39

<b>Figura 4.</b> Indicadores biológicos.....	40-41
<b>Figura 5.</b> Indicadores bioquímicos.....	42
<b>Figura 6.</b> Parámetros micorrízicos.....	44-45
<b>Figura 7.</b> Estructuras de HMA.....	46
<b>Figura 8.</b> Morfotipos de HMA obtenidos de los suelos aislados.....	49-50
<b>Figura 9.</b> Porcentaje de HSO.....	50
<b>Figura 10.</b> Estructuras de HSO.....	51
<b>Figura 11.</b> Análisis de componentes principales (ACP).....	53



## INTRODUCCIÓN

El desarrollo agrícola a nivel mundial se ha enfocado principalmente en una agricultura dirigida a la sobreutilización de los recursos, dando una marcada prioridad al aspecto financiero y rentista sobre las prácticas de conservación de los suelos como recursos naturales no renovables (Mendoza, 2005). Ello ha ocasionado problemas de degradación de suelos ocasionando la pérdida desde un punto de vista cuantitativo o cualitativo, de su productividad, a través de varios procesos como la erosión hídrica o eólica, el deterioro de la estructura del suelo, la salinización, y la acidificación entre otros. Esto implica el desmejoramiento del suelo en su capacidad inherente de producir bienes y servicios y para realizar sus funciones de regulación ambiental (Pla Sentis, 1990).

Las prácticas agrícolas actuales son esencialmente del tipo extractivo, por lo tanto, el rendimiento agrícola, aunque puede mantenerse por un tiempo, termina por declinar fuertemente al irse degradando el suelo. Esto implica no solo la disminución del rendimiento agrícola sino que generalmente se acrecienta el uso de insumos (mecanización, fertilizantes, etc.) para tratar de mantener altos rendimientos, con una eficiencia cada vez más baja y costos elevados. Con ello las consecuencias más inmediatas de la degradación de suelos agrícolas han sido los incrementos de los precios de los alimentos a nivel de consumidor, debilitamiento de la economía nacional y deterioro del nivel de vida (Pla Sentis, 1990).

La sustentabilidad agrícola y la producción de alimentos para las generaciones futuras es una preocupación mundial establecida en las políticas y acuerdos internacionales, entendiéndose como sustentabilidad agrícola al sistema integrado de prácticas de

producción de plantas y animales que permitan una producción de alimentos estable a lo largo del tiempo, provocando el menor impacto sobre los recursos naturales, esto con la finalidad de satisfacer las necesidades de las generaciones presentes, sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades (Altieri, 1999; Gutiérrez y col., 2008). Se considera que actualmente hay unas 3600 millones de ha (25% de los suelos a nivel mundial) afectadas por diferentes tipos e intensidades de degradación de suelos, incluyendo suelos bajo riego, con agricultura de secano y de pastoreo, obteniéndose que anualmente, millones de hectáreas de suelo pierdan su productividad agrícola afectando directamente unas 2600 millones de personas (Altieri, 2006). En los últimos 50 años se estima que 2/3 de los suelos agrícolas del mundo han sido afectados por la degradación (Altieri, 2006). Aún con los nuevos desarrollos agrícolas, el área de suelo cultivada por habitante en el mundo ha bajado a 0,24 ha, muy cerca de lo mínimo necesario que es 0,20 ha para alimentar a una persona. Para ello se requieren altos rendimientos agrícolas, que requieren del uso intensivo de insumos, como fertilizantes, pesticidas y mecanización del suelo, entre otros (Altieri, 2006), ya que se están superando los límites de sostenibilidad por parte del recurso suelo, debido a estas prácticas agrícolas intensivas. En este sentido, el uso racional del suelo y los recursos hídricos se vuelve crucial; sin embargo, se está imponiendo cada vez más presión en áreas sin vocación agrícola, como los ecosistemas de páramos andinos. Estos ecosistemas están en el corazón de la gestión de los recursos hídricos en los Andes sudamericanos porque desempeñan funciones ecológicas claves en términos de captación de agua, regulación y suministro de recursos hídricos prístinos para diferentes usos (Otero, 2011).

La agricultura en las zonas andinas venezolanas representa una diversidad de culturas y sistemas de cultivo que se remontan a varios milenios. Hoy en día, estos agroecosistemas, los cuales se definen como ecosistemas naturales alterados producidos por el hombre, en función de la producción de diferentes cultivos (Gliessman y col., 2007), son manejados principalmente por pequeños agricultores de comunidades rurales que cultivan una combinación de cultivos antiguos y nuevos en una variedad de entornos socioeconómicos y ambientales. Aunque la papa (*Solanum sp*) ha dominado durante mucho tiempo la producción de alimentos en la región, otros cultivos importantes, incluyen granos (maíz, quinua, cebada, avena), legumbres (habas, guisantes, lupino tarwi), otros tubérculos nativos (cuíba, mashua y ruba) y una amplia variedad de hortalizas (zanahoria, ajo, repollo, entre otros) (Fonte y col., 2012).

En los últimos 30 años se ha intensificado la degradación de los suelos, agua y vegetación en las zonas de los Andes de Venezuela debido a la carencia de políticas que permitan el uso racional de los recursos naturales (Pineda y col., 2016). En términos generales, existe un gradiente altitudinal de intensidad agrícola, con un manejo más intensivo y producción de cultivos más diversos en altitudes más bajas y sistemas más extensivos en altitudes más elevadas. En esta región se emplean diversas estrategias de cultivo y una amplia gama de manejos agrícolas, desde sistemas de barbecho sectorial de bajos insumos a estructuras permanentes gestionadas con mayor intensidad (Fonte y col., 2012).

Los periodos de producción de cultivos (1-4 años) se alternan con barbechos que se extienden de 7 a más de 20 años, en donde ocurre una sucesión ecológica, hasta que hay formación arbustiva (Montilla y col., 1992). Cuando el agricultor considera que un campo

ha perdido su fertilidad, lo abandona y comienza el período de sucesión-regeneración. Durante esta fase, se producen una serie de cambios que conducen a la recuperación de la fertilidad, obteniéndose como consecuencia de este ciclo agrícola que el paisaje esté muy diversificado (Sarmiento y col., 1993).

Las limitaciones ambientales juegan un papel crítico, ya que la precipitación, temperatura y el tipo de suelo son muy variables en toda la región y determinan en gran medida los cultivos que se pueden desarrollar. De dichas limitaciones el clima quizás juega el papel más importante, ya que gran parte de la actividad agrícola se realiza en la época de lluvia. Las bajas temperaturas, especialmente a altas elevaciones, limitan el crecimiento y aumentan el riesgo de daño a los cultivos de interés antrópico (Fonte y col., 2012).

Estos sistemas tradicionales utilizados en los páramos venezolanos tienen un interés particular ya que minimizan la utilización de insumos externos y al mismo tiempo mantienen una alta diversidad natural. Esto parece ser un modelo exitoso de agricultura sustentable en los entornos frágiles de las altas montañas tropicales (Sarmiento y col., 1993), sin embargo, este tipo de agricultura tradicional no puede proporcionar un excedente adecuado para el mercado porque requiere un número bastante grande de campos por agricultor, con una mayoría que permanece sin producir rubros de interés durante mucho tiempo para restaurar la fertilidad del suelo. Por esta razón se ha ido sustituyendo a lo largo de los años este tipo de práctica agrícola por una más intensiva, aumentando la frontera agrícola, donde se han incorporado zonas de ecosistemas frágiles, desarrollándose la horticultura de altos insumos en laderas con pendientes mayores al 30%, con altos requerimientos de agua para riego y uso indiscriminado de agroquímicos (Pineda y col.,

2016), esto con la finalidad de satisfacer la demanda alimenticia producto del crecimiento de la población (Fonte y col., 2012).

El comportamiento de un agroecosistema depende básicamente de la interacción de los diversos componentes bióticos y abióticos. La presencia de una biodiversidad funcional, hace posible iniciar una sinergia que dé paso a procesos ecosistémicos mediante ciertas funciones ecológicas, tales como la activación biológica del suelo y el reciclaje de nutrientes. Las tecnologías agroecológicas no se concentran en la estimulación de la productividad bajo condiciones óptimas, como lo hacen las tecnologías actuales de la agricultura, sino que más bien aseguran la continuidad de producción bajo una amplia gama de condiciones climáticas y de suelo. Lo que importa, sin embargo, no es enfocarse en tecnologías específicas, sino en una gama de técnicas que incorporen diversos cultivos y rotación a base de leguminosas (Rosset, 1998).

Los componentes básicos para que un agroecosistema sea sustentable, incluyen: (1) una cubierta como medida eficaz para la conservación de suelo y agua, (2) una fuente constante de materia orgánica que permita la promoción de la actividad biótica del suelo, (3) mecanismos de reciclaje de nutrientes, (4) el control de plagas por medio de un aumento de la actividad de los agentes de control biológico, (5) diversificación del agroecosistema en el espacio y en el tiempo (Altieri y Rosset, 1995). Para lograr esto, los sistemas de producción deben: (1) reintroducir niveles funcionales de biodiversidad al sistema, (2) reducir el uso de energía y recursos, y regular la cantidad total de energía que ingresa al sistema, de manera que se tenga una relación de alta productividad con bajo uso de energía, (3) reducir la pérdida de nutrientes a través de uso de leguminosas, abono orgánico, compostas, y otros mecanismos adecuados de reciclaje; (4) fomentar la producción local de

alimentos adaptados al contexto natural y socioeconómico; (5) mantener una producción estable al conservar los recursos naturales (por medio de la minimización de la degradación de los suelos); y (6) reducir los costos e incrementar la eficacia y viabilidad económica de las pequeñas o medianas fincas, de tal forma que se promueva un sistema agrícola diverso y resistente (Altieri, 1995).

En general, las tecnologías agroecológicas son económicamente viables y ambientalmente acertadas, ya que por una parte reducen los costos de producción al enfocarse en los recursos locales y, por otra, promueven una estructuración biológica eficiente, lo cual, a su vez asegura el funcionamiento del sistema (Rosset, 1998).

Recientemente se ha enfatizado el papel del suelo tanto para la producción como para la calidad ambiental, lo que ha originado diversas definiciones de la calidad del suelo, entre las cuales está la propuesta por Karlen y col. (1997), quien la define como “la capacidad de un tipo específico de suelo para funcionar, dentro de los límites del ecosistema natural o de administración, para mantener la productividad de las plantas y los animales, mantener o mejorar la calidad del agua y del aire y la salud de los individuos”, por lo que estimar la calidad de los suelos es importante puesto que contribuye a establecer la sostenibilidad de los diferentes sistemas de manejo. Los suelos con máxima calidad son capaces de mantener alta productividad y causar el mínimo disturbio ambiental (Ferrerías, 2009). Si aceptamos que la calidad de suelo se refiere a un adecuado funcionamiento, la degradación o la restauración de los suelos podrían ser evaluadas a través del análisis de las propiedades que determinan las principales funciones del suelo, en particular las propiedades que respondan a los cambios en el manejo (Lal, 1999; Doran y Zeiss, 2000). Para estimar la calidad de los suelos, es necesario encontrar las medidas que proporcionen

dicha información. La dificultad de esta tarea radica en que el suelo es una entidad dinámica con multitud de procesos biológicos y geoquímicos que muestran una elevada heterogeneidad espacial y temporal, y con mecanismos de control que cambian según la escala espacio-temporal (Ochoa, 2007). Los indicadores candidatos a cuantificar la calidad de suelo deben ser: fácilmente medibles, sensibles al estrés, responder de forma predecible, ser anticipatorios y tener una baja variabilidad “natural” en su respuesta. (Landres y col., 1988).

Usualmente los indicadores usados para medir la productividad del suelo son los que están basados en las propiedades físico-químicas del suelo (Ochoa, 2007). Actualmente, se han acumulado evidencias que las propiedades biológicas de un suelo son indicadores tempranos de estrés, haciéndolas idóneas para su uso en los diferentes programas de evaluación de la calidad de los suelos (Dick, 1999).

En tal sentido, las propiedades microbiológicas del suelo, especialmente aquellas relacionadas con el flujo de energía y el reciclaje de nutrientes responden de forma rápida y sensible a los cambios de las condiciones del suelo (Paolini, 2018).

En la mayoría de los suelos, los microorganismos dominan el componente biológico de los mismos y responden rápidamente a los cambios del ambiente. Ellos son esenciales en las múltiples funciones del suelo, ya que participan en casi todas las reacciones metabólicas conocidas (mediadas por las enzimas) y constituyen las fuerzas motrices del suministro de energía y nutrientes (Paolini, 2018).

Las enzimas son proteínas que catalizan las reacciones químicas en los sistemas vivos; actúan sobre sustratos específicos transformándolos en productos de los ciclos

biológicos. En el suelo, los microorganismos y las raíces liberan enzimas al suelo a través de secreción y lisis celular. Un bajo porcentaje de estas proteínas quedan inmovilizadas y estabilizadas con diferentes componentes de la fase sólida del suelo, como las arcillas, moléculas orgánicas y complejos órgano minerales (Joinville y col., 2004).

Al igual que en los otros sistemas vivos, la velocidad de la reacción catalizada por una enzima en el suelo es dependiente del pH, fuerza iónica, temperatura y presencia o ausencia de inhibidores (Burns, 1982).

En este sentido, Visser y Parkinson (1992) han sugerido que las propiedades biológicas y bioquímicas más útiles para determinar la calidad del suelo desde una perspectiva funcional, son aquellas relacionadas más íntimamente con el ciclaje de nutrientes, porque proporcionan información sobre las condiciones del suelo. Entre los indicadores microbiológicos, cabe destacar que la actividad enzimática relacionada con los ciclos del N, P, C y S, nos proporcionan información sobre el estado microbiológico del suelo, y sobre sus propiedades fisicoquímicas. Según su funcionalidad, las enzimas del suelo más estudiadas son las oxidorreductasas (en particular, deshidrogenasas, catalasas y peroxidasas), y las hidrolasas (fosfatasas, proteasas y ureasa).

En el suelo, existen microorganismos (los endofíticos), que colonizan internamente los tejidos radicales y desarrollan actividades dentro de la planta que influyen la promoción del crecimiento y protección vegetal. Algunos de ellos son simbioses mutualistas de las plantas y entre los más importantes se incluyen a las bacterias fijadoras de nitrógeno y a los hongos micorrízicos arbusculares (Barea y col., 2005).

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son microorganismos del suelo que establecen simbiosis con aproximadamente el 90% de las plantas vasculares en las regiones tropicales (Ferrer y Herrera, 1985). Su distribución además de amplia, puede ser muy heterogénea en un mismo sitio en cuanto a la variedad y a la cantidad, por lo que la planta puede obtener el máximo beneficio de la asociación (Sieverding, 1986). Es importante destacar que estos microorganismos se pueden encontrar en varios tipos de suelo y climas, teniendo un patrón de distribución mundial, lo cual indica que están adaptados aparentemente a diversos hábitats, sin embargo, los factores físicos y químicos del suelo pueden restringir su distribución (Read, 1991).

Se conoce también que las especies de HMA pueden presentar compatibilidad funcional según la especie de planta que son capaces de colonizar, debido a los estudios en los cuales se han demostrado las diferencias en los efectos que las especies de HMA causan sobre el crecimiento de los individuos de especies vegetales (van der Heijden y col., 1998). La simbiosis micorrízica no solo influye en el ciclado de nutrientes en el sistema suelo-planta, sino que también mejora la sanidad vegetal a través de una protección incrementada contra el estrés (Barea y col., 2005), por lo que ocurren cambios fisiológicos en la planta. Cuando ocurre la colonización en la planta, los HMA presentan crecimiento intra e intercelular en la corteza de la raíz y por formas estructuras del tipo arbusculo, vesícula y enrollados (Quilambo, 2003).

Siguiendo este orden de ideas, se puede definir a la micotrofia como el grado en que las plantas vasculares se asocian con los HMA (Baylis, 1972), en donde el efecto más evidente de los HMA en las plantas se da en la absorción de nutrientes que tienen baja movilidad en el suelo, especialmente el P, pero también sucede con el K, S, el N, el Zn y el

Cu (Johansen y Jensen 1996; Buscher, 2007). Aun cuando los sistemas simbióticos de transporte de P inorgánicos hacia la planta vía micorriza sean principalmente en forma polifosfatos, se han presentado algunos estudios que demuestran que los HMA producen enzimas que proveen a la planta el potencial para acceder a formas de P orgánico que son normalmente inaccesibles para las plantas no micorrizadas (Buscher, 2007).

En base a esto, la importancia de los HMA en la agricultura radica en su extenso micelio extra radical y las enzimas que hacen disponibles elementos de poca movilidad como el P para la planta produciéndose un mayor desarrollo con respecto a las plantas no micorrizadas (Blanco y Salas, 1997), por lo que es necesario implementar prácticas agrícolas que fomenten la presencia y asociación con HMA. El uso continuo de fertilizantes y otros agroquímicos causan problemas de contaminación y riesgo para la salud (Aggarwal y col., 2011). Se sabe que el uso de un gran número de fungicidas tienen efectos perjudiciales sobre los hongos micorrízicos arbusculares (Trappe y col., 1984), ya sea de manera directa a través del suelo o indirectamente mediante respuestas sistémicas en la planta (Kjoller y Rosendahl, 2000).

La rotación de cultivos en una secuencia repetida definida, en donde se sabe que el cultivo anterior afecta el crecimiento del cultivo siguiente; conociéndose como “efecto de rotación” (Aggarwal y col., 2011). Se ha establecido que la actividad de los HMA disminuye por las plantas hospedantes de hongos no micorrízicos y el cultivo altamente micorrizado aumenta el potencial de inóculo de los hongos micorrízicos arbusculares del suelo y la colonización de los cultivos subsiguientes (Karasawa y col., 2002). El efecto del micelio de los hongos que forman las micorrizas en la agregación del suelo fue evidenciado en numerosas situaciones ecológicas mediante la participación de la glomalina, una

glicoproteína producida por las hifas externas de los hongos que favorece la iniciación y estabilización de los agregados del suelos (Aggarwal y col., 2011). La glomalina tiene una vida media de 6 a 42 años, lo cual conlleva una lenta velocidad de degradación que depende del suelo de origen (Rillig y col., 2001), aunque se desconoce su estructura química, se sabe que contiene un alto porcentaje de carbono (27,9-43,1%) (Rillig y col., 2003).

El almacén de glomalina en el suelo se deriva de la proteína producida directamente por las hifas de los HMA, la presente en las raíces colonizadas y la excretada al suelo. Para su cuantificación, el análisis se basa en la determinación de proteínas totales, glomalina fácilmente extraíble (GFE) y glomalina total (GT). Los valores de proteínas totales se utilizan como un parámetro confiable, debido a que los extractos crudos representan en su mayoría el contenido de glomalina. Para la GFE, la glomalina se libera fácilmente por extracción y calentamiento en autoclave; esta fracción considera proteína de recién producción. La GT involucra a la proteína que se produce, excreta y acumula por un período mayor, por lo que se requiere de numerosas extracciones para obtener el mayor rendimiento de proteína (González y col., 2004).

Se conoce que algunos hongos endofíticos de raíces pueden formar asociaciones mutualistas, mientras que otros se pueden comportar como patógenos de plantas, dentro del grupo de los mutualistas, aparte de los HMA, se pueden incluir a los hongos septados oscuros (HSO), ya que se conoce que son organismos que viven y colonizan tejido vivo en el interior de las plantas sin ocasionar efecto negativo (Hirsch y Braun, 1992), son comunes en las raíces de por lo menos 600 especies de plantas que crecen en ambientes terrestres naturales, siendo especialmente comunes en hábitats alpinos y polares. Estos hongos

adquieren gran importancia en ambientes fríos y secos, donde los HMA están prácticamente ausentes (Newsham, 2011) y son un grupo del phylum *Ascomycota*, descritos así por poseer hifas melanizadas septadas que colonizan tejidos internos de la raíz (Jumpponen y Trappe, 1998).

Los HSO han sido comparados con los HMA por el nicho que ocupan, el hábitat y el amplio rango de hospedantes que tienen, pero a diferencia de los HMA que son biotrofos obligados, es decir, que no pueden vivir sin la asociación con las plantas hospedantes. Los HSO pueden presentar un hábito saprófito en donde pueden producir o no estructuras reproductivas (Jumpponen y Trappe, 1998). Las estructuras observadas en las raíces colonizadas por HSO se caracterizan por la formación de apresorios con los que se inicia la colonización de la raíz (Uma y col., 2012). Las hifas son septadas y hialinas en su desarrollo temprano, pero cuando maduran presentan melanina; penetran los espacios intercelulares de la raíz formando en algunos casos estructuras poco diferenciadas denominadas microesclerocios (Jumpponen, 2001). Estos microesclerocios han sido descritos como estructuras de almacenamiento y contienen sustancias de reserva que son utilizadas durante su germinación, además contienen proteínas y gránulos de polifosfato, y son resistentes a condiciones extremas como la sequía, el congelamiento y el descongelamiento (Yu y col., 2001; Brenn y col., 2008).

## **ANTECEDENTES**

Con el paso de los años, se ha demostrado que la agricultura convencional ha aumentado la producción de alimentos por un número reducido de agricultores, teniendo grandes consecuencias para el medio ambiente, especialmente para el recurso suelo (FAO,

2000). Esto se puede evidenciar en el trabajo de Di Ciocco y col. (2014), en donde se evaluó la actividad microbiológica en suelos agrícolas de la provincia de Buenos Aires que fueron sometidos a diferentes tipos de manejo y pastizales naturalizados con poco impacto antrópico. En esta investigación se encontró que la mayor actividad microbiana estuvo presente en los pastizales naturales, indicando una mayor estabilidad del ambiente edáfico, que favorece la asociación entre la comunidad bacteriana y de las plantas. Adicionalmente destacó el efecto negativo que tienen los plaguicidas sobre la actividad microbiológica del suelo. En este sentido, las mediciones de la microbiota edáfica cumplen muchos de los criterios de indicadores útiles para la evaluación sostenible del suelo, debido a su abundancia, diversidad estructural y funcional y dado que además se correlacionan con funciones beneficiosas para el suelo (Brussaard y col., 2007). Por su parte, estos parámetros son sensibles a pequeñas modificaciones que puede experimentar el suelo en presencia de cualquier agente degradante (Klein y col., 1985; Nannipieri y col., 1990) por lo tanto, siempre que se deba evaluar la sostenibilidad total de las funciones naturales del suelo y sus diferentes usos, los indicadores clave deben incluir parámetros biológicos y bioquímicos (Gil-Sotres y col., 2005).

En los últimos 10 años, la calidad del suelo ha sido uno de los temas de mayor interés en la ciencia del suelo, hasta tal punto que una base de datos como SoilScience suministra más de 1500 publicaciones que usan el término “calidad de suelo” como palabra clave, con la finalidad de conceptualizar la calidad del suelo y encontrar formas de evaluar la misma (Gil-Sotres y col., 2005) debido a la importancia del suelo tanto para la producción agrícola como para la calidad ambiental.

Una de las características del desarrollo agrícola actual es que el cultivo depende casi exclusivamente de la intervención humana, ya que carecen de mecanismos estrictamente naturales que le permitan un desarrollo favorable, esto con el fin de aumentar sustancialmente la producción de los mismos (Molina y Rosa, 2012). Esto ha hecho que se imponga la aplicación de técnicas de explotación que involucran el uso de tecnologías de avanzada que utilizan productos químicos (pesticidas y fertilizantes), muchas veces con alta toxicidad provocando impactos adversos sobre la calidad del suelo que en algunos casos son irreversibles, atentando adicionalmente contra la salud de los productores (Aponte, 1993). Se han realizado numerosos estudios sobre el impacto de estos agroquímicos en el suelo, demostrándose que muchos de ellos son de carácter residual, es decir, que son difíciles de degradar llegando incluso a tener problemas para volver a cultivar durante la zona en un determinado tiempo, pero cuando éste no se encuentra en altas concentraciones los microorganismos presentes en el suelo lo pueden degradar, como ocurre en el caso del bromometano (Pedraza, 2011). Alvear y col. (2006), evaluaron el efecto de la aplicación de distintos herbicidas sobre la actividad biológica del suelo, obteniendo como resultado que las actividades biológicas se vieron afectadas negativamente por un tiempo prolongado, siendo más afectada la actividad de la enzima deshidrogenasa, la cual está involucrada directamente con la descomposición de la materia orgánica. El tiempo y la intensidad del impacto sobre dichas actividades varió según el tipo de herbicida utilizado, lo cual coincide con los resultados obtenidos por Gonzáles y col. (2011), en el que estudiaron el impacto de cuatro herbicidas de marca reconocida sobre los microorganismos en suelos rizosféricos de plantas de *Solanum tuberosum*, obteniendo una disminución de la densidad poblacional de bacterias y hongos, enfatizándose el efecto sinérgico de las mezcla o la acción fito-tóxica y micro-tóxica de los aditivos en la microbiota del suelo.

Las bacterias y los hongos participan de una manera fundamental en procesos que aumentan la disponibilidad de fósforo para las plantas, a través de la mineralización del fósforo orgánico mediante las fosfatasas extracelulares, la cual es una enzima inducible que puede verse afectada según la cantidad de fósforo disponible en el suelo (Oberson y col., 1996). Yoshioka y col. (2006), en suelos con tres tipos de manejo agrícola cultivados con plátano midieron la actividad de la enzima fosfatasa ácida, obteniendo una mayor actividad enzimática, los suelos con sistema de manejo orgánico en donde no hubo implementación de fertilización química.

El uso indiscriminado de los fertilizantes químicos aunado al hecho de que los cultivos los usan en forma deficientes, puede representar también un riesgo de contaminación ya que lo que no es usado por la planta, puede tomar diferentes vías, como el lavado hacia las aguas subterráneas y superficiales, la formación de compuestos insolubles, la volatilización de óxidos de azufre y nitrógeno hacia la atmósfera y exceso de nutrientes en el suelo con consecuencias tóxicas para la biota. Otras vías de transferencia de nutrientes son la formación de compuestos insolubles en el suelo o inmovilización por parte de los microorganismos (Brady, 1984). En los Estados Unidos, se estima que más del 25% de los pozos de agua potable con contenidos de nitratos están muy por encima del nivel de seguridad que es 45 partes por millón, siendo peligroso para la salud humana (Conway y Pretty, 1991) y según resultados reportados por McGuinness(1993), su uso excesivo está muchas veces ligado a la salinización de los suelos y a la alta incidencia de las plagas.

El desarrollo de agroquímicos junto con la mecanización permiten el cambio hacia el monocultivo (Altieri, 2009); este último afecta de manera importante la estabilidad de los agregados del suelo, esencial para garantizar una alta producción agrícola (Carpenedo y

Mielniczuck, 1990). Suelos desestructurados y compactados, generalmente presentan bajos valores de porosidad que dificultan la penetración de las raíces y la difusión del oxígeno, disminuyendo a su vez la infiltración favoreciendo la formación de escorrentía. Taboada y Taboada (2003), obtuvieron que en suelos con mayor actividad agrícola, los agregados estables formados eran de menor diámetro y más sensibles a la desagregación mecanizada, lo que a largo plazo provoca la erosión de los suelos. Por su parte, Báez y col. (2010), evaluaron el contenido de glomalina en suelos con dos tipos de manejo agrícola, obteniendo que el contenido de glomalina fue mayor en suelos de rotación de cultivo en comparación al monocultivo, aunado al hecho de que este último tuvo una menor cantidad de carbono orgánico en el suelo con respecto al otro tipo de manejo en un período de más de 10 años de cultivo.

Con la implementación de técnicas que reemplacen el sistema de laboreo convencional se pueden obtener rendimientos productivos mayores o similares que en la utilización del laboreo convencional según lo reportado por Pastor y col. (2000) en su estudio de sistemas de manejos del suelo en un Olivar de Andalucía, España, en donde obtuvo mayores rendimientos productivos en parcelas donde se realizaron prácticas de mínima labranza, preservando la estabilidad estructural de los suelos.

Frente a este escenario, es de suma importancia el empeño de la comunidad científica en la búsqueda constante de alternativas posibles para que el aumento de la producción agrícola esté garantizado, manteniendo la calidad de los suelos (Pedraza y col., 2010), ya que como se sabe, la mayoría de procesos que ocurren en los agroecosistemas tienen al suelo como el centro regulador crítico. En esta percepción confluyen aspectos ligados con

su vulnerabilidad, con su lenta formación y renovación y con el reconocimiento de los múltiples servicios que presta el suelo al ser humano (Labrador, 2008).

La capacidad productiva de los suelos está directamente asociada con su contenido de materia orgánica que es la principal reserva del carbono orgánico y principal fuente de nutrientes para las plantas (Studdert y col., 1997; Grandy y col., 2006). La principal fuente de carbono lábil en el suelo son las plantas, cuyos constituyentes principalmente son polímeros como la celulosa, hemicelulosa, lignina y proteínas, además de los microorganismos del suelo (Horwath, 2007). Estos compuestos vegetales constituyen la principal fuente de energía y carbono para los microorganismos del suelo. Los hongos, los actinomicetes y muchas bacterias son capaces de producir enzimas extracelulares que hidrolizan dichos polímeros (Paul y Clark, 1989) y dan lugar a compuestos más sencillos que pueden ser utilizados por ellos y por otros que no poseen capacidad celulolítica o proteolítica, y expanden el uso de los compuestos carbonados a un grupo más amplio de organismos del suelo (Pedraza y col., 2010). El producto final de la degradación aerobia de compuestos carbonados, son la biomasa de los organismos que oxidan estos compuestos y el dióxido de carbono, producto de la oxidación completa del carbono (Pedraza y col., 2010), realizándose de esta manera el ciclaje del carbono en el suelo en los agroecosistemas, En este sentido, Paolini y col. (2018), encontraron que los agroecosistemas con una adición constante de enmiendas orgánicas y prácticas agrícolas sin utilización de agroquímicos, tienen una mayor actividad microbiana lo que resulta en un manejo más sustentable ya que hay una mayor conservación de los recursos naturales, permitiendo igualmente una elevada producción. Adicionalmente Sarmiento y col. (1993), destacan que el mantenimiento de altos niveles de materia orgánica en los páramos andinos

parece ser crucial para el sistema de cultivo, ya que influye positivamente en las proporciones de infiltración, retención de agua y nutrientes y en la estabilidad estructural del suelo.

Para aumentar la eficiencia en el uso del N, entendida ésta como la relación entre la cantidad de N utilizada por el cultivo y la cantidad de N aplicada, una de las alternativas planteadas es lograr la mejor sincronización entre la disponibilidad de N en el suelo y la demanda de N por el cultivo durante su desarrollo (Swift, 1984). Machado (2005) destaca la importancia de la calidad de las enmiendas orgánicas y en como un suministro combinado de éstas, genera un efecto sinérgico en la mineralización de carbono debido a que distintos tipos de microorganismos metabolizan diferentes tipos de sustratos estimulando la diversidad de la microbiana y por ende, también el flujo de energía en el agroecosistema.

El sistema agrícola tradicional utilizado en la región de páramo de los Andes, se conoce como agricultura de barbecho con paisajes característicos en mosaico de parcelas cultivadas, parcelas en diferentes etapas de barbecho y áreas nunca cultivadas (Sarmiento y col, 2003). Este sistema se caracteriza por una rápida disminución de la fertilidad del suelo después de cortos períodos de cultivo (1-3 años) y una restauración lenta posterior durante largos períodos de barbecho (3-20 años) (Cabaneiro y col., 2007). Durante ese tiempo de descanso del suelo, se van dando sucesiones en la vegetación, acompañado a un incremento de la entrada de la materia orgánica al agroecosistema, por consiguiente, hay una estimulación de la actividad microbiana produciéndose la descomposición y entrada de nutrientes, siendo la acumulación de nitrógeno en la biomasa microbiana un mecanismo

importante de restauración de la fertilidad en los páramos de Gavidia (Sarmiento y col., 1993; Cabaneiro y col., 2007).

Entre las comunidades de microorganismos que habitan el suelo, los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) son clave para garantizar la sostenibilidad del sistema suelo-planta (Oehl y col., 2004). La simbiosis entre los HMA y la planta, puede ser utilizada como bio-inoculante para reducir la carencia de nutrientes (fósforo y nitrógeno) en las plantas y para participar en procesos de agregación y retención del suelo por medio de mecanismos físicos y químicos (glomalina), los cuales disminuyen los efectos causados por la erosión (Jaizme y Rodríguez, 2008).

Las investigaciones sobre el papel de los HMA en la calidad del suelo y en la agricultura sustentable se han enfocado, principalmente, en suelos de las zonas templadas; sin embargo, dado que el funcionamiento de la asociación micorrízica depende de la interacción entre planta-hongo y el ambiente abiótico se hace necesario evaluar el rol que desempeñen las micorrizas en la fertilidad de los suelos tropicales (Cardoso y Kuyper, 2006) que usualmente son pobres en nutrientes. Los procesos intensivos de arado y fertilización con insumos químicos, provocan reducción en la fertilidad del suelo al disminuir las comunidades de especies de HMA y el efecto en las funciones ecológicas que cumplen estos organismos en la matriz edáfica, en especial la retención de agregados y prevención de la erosión (Beare y col., 1997). Por esta razón los HMA se pueden utilizar como parámetros microbiológicos de indicadores de calidad de suelo, tal como hicieron Sánchez y col. (2015) en donde evaluaron la estabilidad estructural de los suelos y estimaron la diversidad y la densidad de esporas de HMA en suelos con manejos agrícolas convencionales y otros sin utilización de agroquímicos ni mecanización. Los resultados

determinaron que este último presentó una mayor diversidad de esporas y una mayor estabilidad de los agregados, por lo que dichos suelos presentan las características necesarias para el desarrollo de los distintos HMA con respecto al manejo agrícola convencional.

Por su parte, Johnson y col. (1990), evaluaron el efecto de la rotación de cultivos en las comunidades de HMA, encontrando que cada especie de HMA estudiada puede verse afectada de manera particular, según sea el tipo de manejo agrícola y el cultivo utilizado en el suelo, destacando el hecho de que las prácticas agrícolas convencionales ejercen una fuerte presión selectiva en la comunidad de HMA, proliferando aquellas especies capaces de tolerar el estrés, resultando en una disminución de la diversidad de HMA (Johnson y Pflieger, 1992).

En este sentido, Márquez (2016) obtuvo en suelos de Páramo de Gavidia que la densidad de esporas de HMA fue mayor en el páramo de referencia con respecto a los suelos cultivados con papa nativa y papa comercial respectivamente, demostrando que los HMA son sensibles a los distintos tipos de manejos del suelo. Por su parte, Montilla y col. (2002) evaluaron en suelos del Páramo de Gavidia el efecto de los sistemas de barbechos en la micotrofia del suelo, obteniendo que a mayor período de descanso del suelo, mayor fue la tasa de colonización en las raíces de las plantas.

Cabe destacar la importancia de tomar en cuenta este parámetro, ya que, en muchos cultivos, la simbiosis planta-hongo es esencial para la absorción de los nutrientes (fósforo principalmente) y aumento de la producción. Esto se puede apreciar en el trabajo de Cuenca

y col. (2008), en el que cultivos de plátanos tuvieron un mayor rendimiento productivo cuando fueron inoculados con HMA con respecto a los cultivos no inoculados.

Por otra parte, las raíces de las plantas pueden ser colonizadas por un grupo diverso de hongos, entre los que destacan los HSO, cuyo nivel de asociación puede variar desde patógeno hasta mutualista (Jumpponen, 2001) y dicha colonización sigue un patrón común en la mayoría de las plantas, encontrándose en una gran variedad de hábitats (Jumpponen y Trappe, 1998)

En el caso de los HSO, existen estudios que demuestran que estos microorganismos son sensibles a las perturbaciones que puedan ocurrir en el suelo producto de la actividad antrópica e incrementan el desarrollo de las plantas que colonizan. En este sentido Alberton y col. (2009) investigaron en Holanda el efecto de diferentes HSO en el crecimiento y la adsorción de nutrientes en plantas de semillero de *Pinus sylvestris* en bajas concentraciones de N y ambientes con elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub>, midiendo la longitud extra radical de hifas, la colonización interna, la biomasa vegetal, la distribución de C y la asimilación de N. Los resultados mostraron que la biomasa de las plántulas colonizadas por HSO aumentó un 17% en comparación con las plantas control, por otro lado, el aumento de las concentraciones de CO<sub>2</sub> produjo en el sub-suelo un aumento en la respiración, generando que la eficiencia de carbono disminuyera significativamente. Por otro lado, generó una reducción en las concentraciones de N en un 57%, a pesar de esto, las concentraciones de C y N aumentaron en las plantas con presencia de HSO demostrando que incrementan la eficiencia en el uso de nutrientes, bajo altas concentraciones de CO<sub>2</sub>.

Por su parte, Sadowsky y col. (2012), evaluaron la colonización de micorrizas ericoides y hongos septados oscuros en campos de arándanos orgánicos y convencionales en diferentes tipos de suelos; los resultados mostraron que aunque el nivel de colonización de HSO estuvo entre 0,3% y 11%, ésta fue mayor en suelos arenosos y franco-arenosos, viéndose influenciada por el tipo de manejo agrícola realizado.

Es importante señalar que pocos son los trabajos realizados de los HSO en las zonas tropicales, sin embargo, Aguirre (2012) reportó en la localidad de Loma de Hierro, estado Aragua (Venezuela), una mayor presencia de HSO en zonas con altas concentraciones de metales pesados, por lo que estos microorganismos pueden verse favorecidos en condiciones estresantes. Siguiendo este orden de ideas, Márquez (2016) en suelos agrícolas cultivados con papa nativa y papa comercial del Páramo de Gavidia, estado Mérida (Venezuela), obtuvo una mayor colonización de HSO en la parcela cultivada con papa comercial, en donde el manejo agrícola es de mayor intensidad; por lo que la colonización de estos microorganismos en las raíces de las plantas, puede verse favorecido en condiciones estresantes.

## **HIPÓTESIS**

La calidad y micotrofia de los suelos puede verse afectada según el cultivo y tipo de manejo agrícola que se implemente. En consecuencia, los suelos sometidos a un manejo agroecológico, en donde no hay utilización de agroquímicos y hay más de un tipo de

cultivo, será menos afectado que los suelos en donde hay utilización de agroquímicos e implementación del monocultivo.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar el efecto de un manejo agroecológico en los indicadores de calidad de suelo y en la micotrofia con respecto a dos parcelas con manejos agrícolas convencionales cultivados con ajo (*Allium sativum*) y zanahoria (*Daucus carota*) respectivamente.

### **Objetivos específicos.**

- Analizar y comparar los cambios en los indicadores de calidad de suelo físicos y químicos.
- Analizar y comparar los cambios de los indicadores de calidad de suelo biológicos y bioquímicos en parcelas con un manejo agroecológico y manejo convencional.
- Evaluar los cambios en el porcentaje de colonización micorrízica y de HSO de las raíces en parcelas con un manejo agroecológico y manejo convencional.
- Cuantificar e identificar las esporas HMA de las parcelas con un manejo agroecológico y manejo convencional.
- Evaluar el contenido de glomalina total y glomalina fácilmente extraíble en parcelas con un manejo agroecológico y un manejo convencional.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

El área de estudio se ubica en la ciudad de Mucuchíes, situada a 8°, 45' de latitud Norte y a 70°,55' de longitud Oeste, a una altitud de 2983 msnm, tiene temperaturas diarias que alcanzan entre 4,4 y 17,5 °C (Walter y Medina, 1967). Las precipitaciones anuales son

de 823 mm. Las formaciones vegetales naturales son heterogéneas e incluyen desde arbustales, hasta bosque paramero (Monasterio, 1980).

El estudio se realizó en 3 parcelas de la misma localidad, una cultivada con zanahoria (*Daucus carota*), otra sembrada con ajo (*Allium sativum*), ambas con manejos agrícolas convencionales y una última parcela en donde se siembran plantas medicinales, leguminosas comestibles (habas, lupinus), cereales como quinoa, avena, trigo y algunos tubérculos nativos (cuibas, rubas, papas nativas, entre otros) y no hay implementación de ningún tipo de agroquímicos.

La parcela con un manejo convencional cultivada con ajo (AJ), consta de 1 ha sembrada. Antes del cultivo se realizó labranza mecanizada y luego se le agregaron enmiendas orgánicas (gallinaza). Los insumos químicos utilizados son: nematicidas, fungicidas (triazoles), herbicidas (*Koltac regent* antes de la siembra y *Gramonxone* dos semanas después de cultivar el ajo). Se le realizaron 12 aplicaciones de fertilizante foliar triple 15 y 700 kg de fertilizante químico N:P:K 12:12:18, fueron encalados y durante el desarrollo del cultivo, los suelos fueron regados.

Por su parte, la parcela con un manejo convencional cultivada con zanahoria (ZA) constó de 1 ha de cultivo con aproximadamente de 1000 a 1200 plantas/ha; se realizó un arado con la utilización de tractor, no se le aplicó enmiendas orgánicas ya que se sembró inmediatamente después de cosechar el ajo. Los insumos químicos utilizados fueron: herbicida post-emergente (300 kg de linurón y atrazina), fungicidas (triazoles). Se realizaron 8 aplicaciones de fertilizante foliar y 1500 kg/ha de fertilizante químico N:P:K 12:12:18. Estos suelos fueron encalados y se implementó el riego.

La parcela agroecológica (AG), constó de 1 ha, compost producido a partir de leguminosas, sin manejo convencional de agroquímicos durante 15 años. Presenta diversos cultivos, donde luego de la cosecha, se le da entrada al ganado para que pastoree. Se utilizó el encalamiento y se aplicó el riego de la parcela durante el desarrollo de los cultivos.

En la figura 1 se observan las distintas parcelas evaluadas en el presente estudio.





**Figura 1.** Imágenes de las parcelas evaluadas en el presente estudio. **A-A.1:** parcela AJ. **B-B.1:** parcela ZA. **C-C.1:** parcela AG.

## MATERIAL VEGETAL

El ajo (*Allium sativum*), es una especie de planta perteneciente a la familia de las Amarilidáceas. Es una planta perenne con hojas planas y delgadas, de hasta 30 cm de longitud. Las raíces alcanzan fácilmente profundidades de 50 cm o más. Requiere de un período frío para que concluya el proceso de dormancia, el que se define como el estado en el que el crecimiento se encuentra temporalmente suspendido, pero durante el que se presentan cambios fisiológicos importantes (Stahlschmidt, 1989). Tiene una primera etapa de desarrollo vegetativo que puede durar entre cinco y siete semanas, dependiendo de la época del inicio del cultivo. Posteriormente ocurre la fase de bulbificación, la cual se inicia como consecuencia del estímulo de los días con mayor temperatura y fotoperíodo. Por lo tanto, las plantas de ajo inician esta segunda etapa en el mismo momento, independiente de la fecha de plantación (Mardones, 1997).

Los suelos más adecuados son aquellos de textura media (francos), que presentan buen drenaje y una buena fertilidad química y un pH sobre 5,6. (Mardones, 1997).

El ajo es una planta cuyo producto comercial tiene una gran importancia en el consumo cotidiano de las masas populares, bien sea en forma fresca, como condimento en la preparación de numerosas salsas o deshidratados; tiene una gran demanda a nivel mundial.

En Venezuela, se siembra principalmente en la zona andina y en los estados Miranda, Lara y Distrito Federal (Mujica, 2012). Según datos reportados por la FAO, para el año 2016, la superficie cosechada de este rubro fue de 1560 hectáreas, con una producción de 13897 toneladas. Es considerado junto con la cebolla, la hortaliza que experimenta mayor presión de consumo, porque a diferencia de otros cultivos, la oferta en el país de estos productos no satisface la demanda exigida, ocasionando un aumento del precio no comparable con el resto de las hortalizas (Mujica, 2012).

En el caso de la zanahoria (*Daucus carota L.*) pertenece a la familia botánica Apiaceae, en la cual el género *Daucus* incluye unas 60 especies. Para el cultivo existen dos tipos de zanahorias, anuales y bianuales, esta última es la comúnmente utilizada para la siembra y producción, produciendo el follaje y la raíz engrosada en el primer ciclo de crecimiento y luego de un período de inducción produce los órganos reproductivos en el segundo ciclo. Comercialmente sólo se completan los dos ciclos cuando se requieren obtener semillas (Goites, 2008). En Venezuela para el año 2016, la superficie cosechada fue de 7403 ha con una producción de 21402 toneladas (FAO, 2016); siendo el primer rubro con mayor producción en todo el país.

Es un rubro con altas exigencias de potasio, seguido por el nitrógeno y el fósforo, (Goites, 2008). Soporta bien las sequías por lo que no requiere de tantos volúmenes de agua durante su desarrollo. Se le considera un mal competidor con las malezas por lo que en la primera etapa de su desarrollo usualmente es necesaria la aplicación de herbicidas químicos para eliminar los mismos.

De 18 a 25 °C es la temperatura óptima para la germinación, de 16 a 22 °C es la temperatura óptima para el crecimiento de la raíz engrosada, mientras que el follaje crece mejor a una temperatura entre 23 y 25 °C (Goites, 2008).

Los mejores suelos para cultivar zanahoria son los fértiles, ligeros, con pH de 5,5 a 6,8, libres de piedras, ricos en materia orgánica, con buen drenaje, textura franca, franco-arenosa o arcillo-arenosa (Goites, 2008).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **1. Muestreo.**

Se realizó un muestreo aleatorio simple a lo largo de toda la parcela, en el que se tomaron de cada suelo cultivado con ajo (*Allium sativum*), zanahoria (*Daucus carota*) y con un manejo agroecológico, 25 porciones de suelo con una pala, los primeros 10 cm de profundidad, antes de la cosecha de los rubros. De las 25 porciones de suelo se prepararon 5 muestras compuestas provenientes de 5 porciones escogidas al azar. Los suelos recolectados fueron almacenados a una temperatura de 4°C.

### **2. Indicadores de calidad de suelo.**

#### **2.1 Indicadores físicos**

- a) Contenido de humedad: se realizó a través de una relación entre el peso fresco y el peso seco de cada muestra, para esta última se secó una muestra de suelo húmedo en una estufa por tres días a 80° C (Rhoades, 1982).
- b) Capacidad de campo: se realizó midiendo la diferencia del volumen de agua agregado y colectado en un cilindro graduado a una cantidad de suelo conocido de suelo previamente secado (Klute, 1986).
- c) Textura: se realizó a través de la sedimentación diferencial de las diferentes partículas del suelo, pesando 50 g de suelo seco en un beacker, se le agregaron 50 mL de pirofosfato de sodio (0,02N) y se transfirieron a una licuadora agitándose durante 15 minutos. Luego el contenido se trasvasó en un cilindro graduado y se completó con agua destilada hasta 1L. Posteriormente se tapó la boca del cilindro con un papel plástico y se invirtió para unir todo el contenido. Se midió la temperatura y la densidad con un termómetro e hidrómetro respectivamente en los primeros 45 s y luego a las 5 h(Bouyucos, 1962).

## 2.2 Indicadores químicos.

- a) Determinación del pH del suelo: se realizó con la utilización de un pH-metro, con una porción de suelo:agua de 1:2,5 (gramos) (Allen y col, 1974).
- b) Carbono orgánico del suelo: Se pesaron 0,5 g de suelo seco y se pasaron por un tamiz de 0,15 mm, luego se agregaron 1 mL de H<sub>2</sub>O destilada, 2 mL de K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> y 4 mL de HSO<sub>4</sub>, se dejó enfriar y se agregaron 25 mL de H<sub>2</sub>O destilada. Luego de 24 h se midió la absorbancia a 620 nm (Baker, 1976).
- c) Materia orgánica: se utilizó la relación de porcentaje de materia orgánica (%MO) y porcentaje de carbono orgánico (%CO)  $\%MOS = \%CO \times 1,724$  (Baker, 1976).

- d) Nitrógeno total del suelo: se realizó con la digestión en condiciones ácidas de las muestras de suelo en donde se pesaron 0,2 g de suelo seco y se agregaron en un tubo de digestión con 3 mL de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, luego de 15 minutos se agregaron 2 mL de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y se dejó enfriar. Posteriormente se calentó a 360 °C en un digestor durante 2 horas, dejando enfriar el tubo de digestión luego de ese tiempo. Después, se tomaron 15 mL de muestra y se le agregaron 7 mL de NaOH (40%) y se ubicaron en un destilador Kjeldalh. En una fiola que contenía 5 mL de ácido bórico y 5 gotas de indicador (rojo de metilo y verde bromocresol) se colectaron 50 mL de muestra y por último se tituló con HCl (0,01 N) hasta alcanzar una coloración rosa (Bremner, 1982).
- e) Fósforo disponible del suelo: se pesaron 2 g de suelo en un tubo de polietileno de 50 mL y se agregaron 25 mL de NaHCO<sub>3</sub> (0,5M), posteriormente se tapó y se agitó durante 30 min. Luego se tomaron 10 mL de muestra y se trasvasaron a un balón aforado de 50 mL donde se le agregó una gota de p-nitrofenol y HCl hasta que la solución se puso transparente, después de esto, se agregaron 4 mL de reactivo B (1,056 g de ácido ascórbico con 200 mL de solución A), preparado a partir de una solución A (12 g de molibdato de amonio en 250 mL de H<sub>2</sub>O con 0,2908 g de tartrato de potasio y antiamonio en 100 mL de H<sub>2</sub>O y H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) y 25 mL de H<sub>2</sub>O destilada, se esperó durante 1 hora hasta que se desarrolló el color y se leyó en un espectrofotómetro a 880 nm (Olsen y col.,1954).

### 2.3 Indicadores microbiológicos.

- a) Respiración basal: las muestras se llevaron al 50% de su capacidad de campo para estandarizar el método y se realizó la cuantificación del CO<sub>2</sub> desprendido y atrapado en una solución de álcali (Alef y Nannipieri, 1995, modificado por Paolini, 2011)

pesando 25 g de suelo tamizado, agregándolo luego en un beacker. Posteriormente en otro beacker se agregan 10 mL de NaOH (0,5M) y ambos recipientes se colocan dentro de un envase hermético por 24 horas. Pasado ese tiempo se agregaron 3 mL de BaCl<sub>2</sub> (0,5M) en el beacker con NaOH (0,5M) y una gota de fenolftaleína para luego titular en una bureta de precisión con HCl (0,5M) hasta que la solución se volvió transparente.

- b) Carbono microbiano: se pesaron 25 g de suelo tamizado y se agregaron en un beacker con 1 mL de glucosa (40%) dejándolo durante 1 hora. En otro beacker se agregaron 10 mL de NaOH (0,5M) y se pusieron a incubar en un envase hermético durante 1 hora. Luego de eso, se detuvo la reacción agregando 3 mL de BaCl<sub>2</sub> en la solución de NaOH y se adicionó una gota de fenolftaleína. Por último se tituló la solución con HCl (0,5M) hasta que el color se volvió transparente (Anderson y Domsch, 1978).
- c) Coefficiente metabólico (qCO<sub>2</sub>): se realizó una relación de la respiración basal entre el carbono microbiano (Anderson y Domsch, 1985).

#### 2.4 Indicadores bioquímicos.

- a) Actividad de la enzima deshidrogenasa: se pesó 1,5 g de suelo tamizado (< 2 mm) y se agregó en un tubo de ensayo con 0,010 g de CaCO<sub>3</sub>, 0,25 de TTC y 2,5 mL de H<sub>2</sub>O destilada y se utilizó un control por cada muestra en donde no se añadió TTC y se le agregó 3,5 mL de H<sub>2</sub>O destilada. Luego se mezcló, se tapó y se puso a incubar a 37°C durante 24 horas. Posteriormente se adicionó 2,5 mL de metanol y se mezcló por 1 minuto para luego filtrarlo hacia un balón de 25 mL que luego se aforó a 25 mL con metanol. Por último, se midió la absorbancia a 485 nm usando metanol

como blanco y restando la medición del control con la muestra (Casiola y col., 1964; modificado por Paolini, 2011).

- b) Actividad de la enzima fosfatasa ácida: se pesó 1g de suelo (tamizado < 2 mm) en un tubo de centrifuga de 50 mL, se le agregaron 4 mL de buffer modificado para fosfatasa ácida y 1 mL de solución tamponada de p-nitrofenilfosfato, se incubó a 37 °C por 30 minutos. Posteriormente se añadió 1 mL de CaCl<sub>2</sub> (0,5M) y 4 mL de NaOH (0,5M), se agitaron los frascos y se centrifugaron por 10 minutos a 5000 rpm para luego medir la absorbancia del sobrenadante a 420 nm. En el caso del control utilizado, la solución tamponada de p-nitrofenilfosfato se agregó luego del CaCl<sub>2</sub> y el NaOH (Tabatabai y Bremmer, 1969; modificado por Paolini, 2011).

### **3. Parámetros micorrízicos.**

- a) Colonización de HMA: la colonización de HMA se cuantificó mediante el coloreado con KOH al 10%, acidificación con HCl al 10% y tinción con azul 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) en 100 campos.
- b) Colonización de HSO: La colonización de HSO se cuantificó con el mismo procedimiento utilizado en la colonización de HMA (Phillips y Hayman, 1970; Mc.Gonigle y col., 1990) con observaciones realizadas en un microscopio óptico (200X) en 100 campos.
- c) Densidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares: se aislaron las esporas a partir de 50 g de suelo de cada muestra, las cuales fueron 15 en total, 5 réplicas por

localidad, según el método de tamizado húmedo, decantado y centrifugación con sacarosa (Sieverding, 1991). Se contaron las esporas vivas con un microscopio esteroscópico a 40X. Los resultados se expresaron en N° de esporas 100 g<sup>-1</sup> de suelo seco.

- d) 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 Biología de Organismos del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, con la asesoría de la MsC. Lovera Milagros, para lograr una aproximación a su identificación taxonómica.
- e) Glomalina total en suelos: se pesó 1g de suelo tamizado de 2 mm y se agregó en un tubo de centrifuga resistente, luego se le agregaron 8 mL de citrato pH 8,0, se agitó y se colocó a autoclavar por 60 min a 121°C y 1 atm; se enfrió y se centrifugó a 3000 rpm durante 15 minutos, el sobrenadante se transfirió a un balón aforado de 50 mL y se volvió a repetir el procedimiento con el mismo sedimento que queda, hasta que la solución adquiriera un color marrón claro. Luego se aforó a 50 mL con citrato pH 8, se extrajo 1 mL del mismo y se centrifugó a 10000 g durante 15 minutos. Posteriormente, se extrajo 50 µL y se le agregó en un tubo eppendorf con 750 µL de agua destilada y 200 µL de Bradford y se midió en un espectrofotómetro a 595 nm. (Rillig, 2004).
- f) Glomalina fácilmente extraíble: se pesaron 1g de suelo tamizado de 2 mm y se agregó 8 mL de citrato pH 7,0 en un tubo de centrifuga, se autoclavó una vez a 121 °C y 1 atm; luego, se centrifugó a 3000 rpm durante 15 minutos, se tomó el sobrenadante y se colocó en un balón aforado de 50 mL y se aforó hasta 50 mL con citrato pH 7,0. Posteriormente se extrajo 1 mL y se agregó a un eppendorf, éste se

centrifugó a 10000 g durante 15 minutos y se tomaron 50  $\mu\text{L}$  de la muestra y se colocaron en otro eppendorf con 750  $\mu\text{L}$  de agua destilada y 200  $\mu\text{L}$  de Bradford y se midió en un espectrofotómetro a 595 nm. (Rillig, 2004).

#### **4) Análisis estadístico.**

Los resultados se procesaron estadísticamente mediante ANOVA de una vía utilizando el programa *SigmaPlot 12.0*, tomando en cuenta los suelos con un manejo agroecológico, con un manejo convencional cultivado con zanahoria y con un manejo convencional cultivado con ajo, con el fin de determinar diferencias significativas entre cada una de las parcelas evaluadas. Para determinar las relaciones entre los parámetros de calidad de suelo estudiados y, evaluar si había separación o no de los suelos en función de los parámetros ya mencionados, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), con valores centrados y estandarizados usando el programa *Past3*.

Es importante destacar, que para el análisis estadístico utilizado en el presente estudio, los parámetros evaluados en porcentaje, fueron transformados con la utilización de la siguiente fórmula:  $(\arccos \sqrt{p})$ , siendo p el valor proporcional de los datos originales (los porcentajes se dividieron entre 100).

## **RESULTADOS**

### **1. INDICADORES FÍSICOS.**

#### **1.1 -Textura.**

En la tabla 1 se muestran los resultados del análisis de textura, en los cuales no hay diferencia significativa entre las parcelas evaluadas entre sí, y en general presentan altos

contenido de arena, seguido de arcilla y de limo respectivamente, por lo que estos suelos se clasifican como arenosos francosos.

**Tabla 1.** Textura del suelo. Promedio  $\pm$  ES. Letras diferentes indican diferencia estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ).

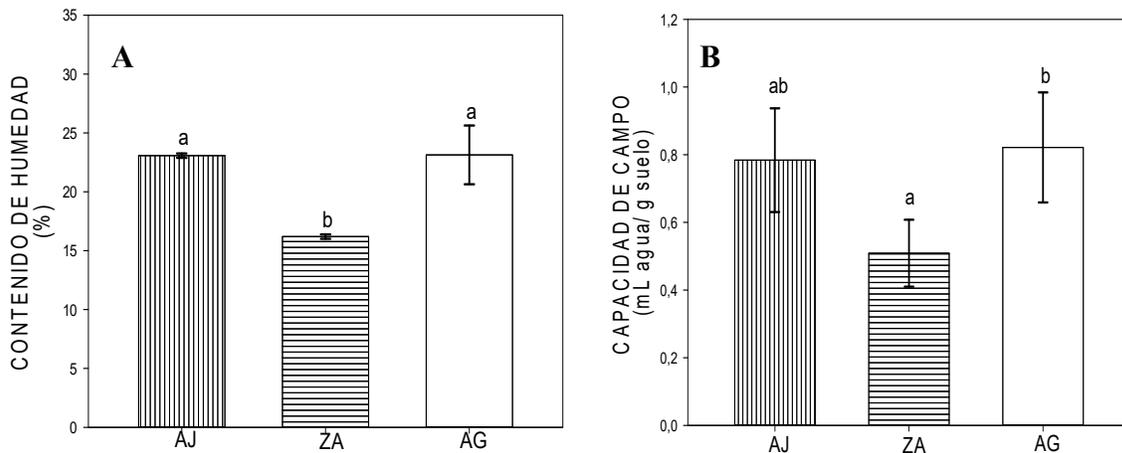
	<b>Manejo convencional cultivado con ajo</b>	<b>Manejo convencional cultivado con zanahoria</b>	<b>Manejo agroecológico</b>	<b>Clasificación</b>
<b>% arena</b>	90,8 $\pm$ 0,3 a	92,05 $\pm$ 0,05 a	91,85 $\pm$ 0,05 a	Arenoso francoso
<b>% limo</b>	2,85 $\pm$ 0,15 b	2,2 $\pm$ 0,14 b	1,9 $\pm$ 0,05 b	
<b>% arcilla</b>	6,35 $\pm$ 0,17 c	5,75 $\pm$ 0,17 c	6,25 $\pm$ 0,05 c	

### 1.2- Contenido de humedad.

En la figura 2 se observa que en el contenido de humedad no se presentaron diferencias significativas entre las parcelas AG (23,134 $\pm$ 2,497%) y AJ (23,075 $\pm$ 0,188%), pero el suelo ZA (16,196 $\pm$ 0,192%) fue significativamente menor con respecto al resto (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### 1.3--Capacidad de campo.

La capacidad de campo en la parcela AG (0,984 $\pm$ 0,00927 mL agua/ g suelo), no presentó diferencias significativas con respecto a la parcela AJ (0,936 $\pm$ 0,0225 mL agua/ g suelo), pero fue significativamente mayor que la parcela ZA (0,604 $\pm$ 0,0331 mL agua/ g suelo) (figura 2) (ANOVA  $p < 0,05$ ).



**Figura 2.** Indicadores físicos.Promedio± ES. A: contenido de humedad. B: capacidad de campo. AJ: parcela con manejo convencional cultivado con ajo. ZA:parcela con manejo convencional cultivado con zanahoria. AG:parcela con manejo agroecológico. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

## 2. INDICADORES QUÍMICOS.

### 2.1- pH.

Los valores de pH no presentaron diferencias significativas entre las parcelas AG ( $6,280 \pm 0,0735$ ) y ZA ( $6,140 \pm 0,0748$ ), siendo clasificado como ligeramente ácido, en cuanto a la parcela AJ ( $5,480 \pm 0,049$ ) fue significativamente menor al resto, siendo clasificada como moderadamente ácido (MOP, 1972) (Figura 3) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### 2.2- Nitrógeno total.

En la figura 3 se puede observar que el contenido de nitrógeno total en el suelo AJ ( $0,314 \pm 0,013\%$ ) es considerado alto. Por su parte, la parcela AG ( $0,202 \pm 0,093\%$ ) presenta un contenido de nitrógeno total mediano siendo significativamente menor con respecto al primero, mientras que la parcela ZA ( $0,1288 \pm 0,0068\%$ ) es significativamente menor siendo su valor considerado como bajo (MOP, 1972) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### **2.3- Carbono orgánico.**

El contenido de carbono orgánico, como se observa en la figura 3 es considerado alto (MOP, 1972) para la parcela AJ ( $3,57\pm 0,060\%$ ) y AG ( $3,04\pm 0,095\%$ ) en donde no hubo diferencia significativa entre ambos, sin embargo, fueron significativamente mayor que la parcela ZA ( $1,88\pm 0,095\%$ ), considerándose un suelo con bajo contenido de carbono orgánico (MOP, 1972) (ANOVA  $p<0,05$ ).

### **2.4- Materia orgánica.**

En el caso del contenido de la materia orgánica, se observa la misma tendencia que en el contenido de carbono orgánico (figura 3), en donde las parcelas AJ ( $6,15\pm 0,104\%$ ) y AG ( $5,25\pm 0,16\%$ ) no tuvieron diferencias significativas entre sí, considerándose suelos con alto contenido de materia orgánica (MOP, 1972) y son significativamente mayores que la parcela ZA ( $3,25\pm 0,16\%$ ), siendo éste, un suelo con bajo contenido de materia orgánica (MOP, 1972) (ANOVA  $p<0,05$ ).

### **2.5- Fósforo disponible.**

La parcela ZA ( $12,172\pm 0,0945$  ppm) presenta un contenido medio de fósforo disponible y es significativamente mayor que las parcelas AJ ( $8,349\pm 0,104$  ppm) y AG ( $8,628\pm 0,154$  ppm), los cuales contienen un contenido bajo de fósforo disponible (MOP, 1972) (figura 3) (ANOVA  $p<0,05$ ).

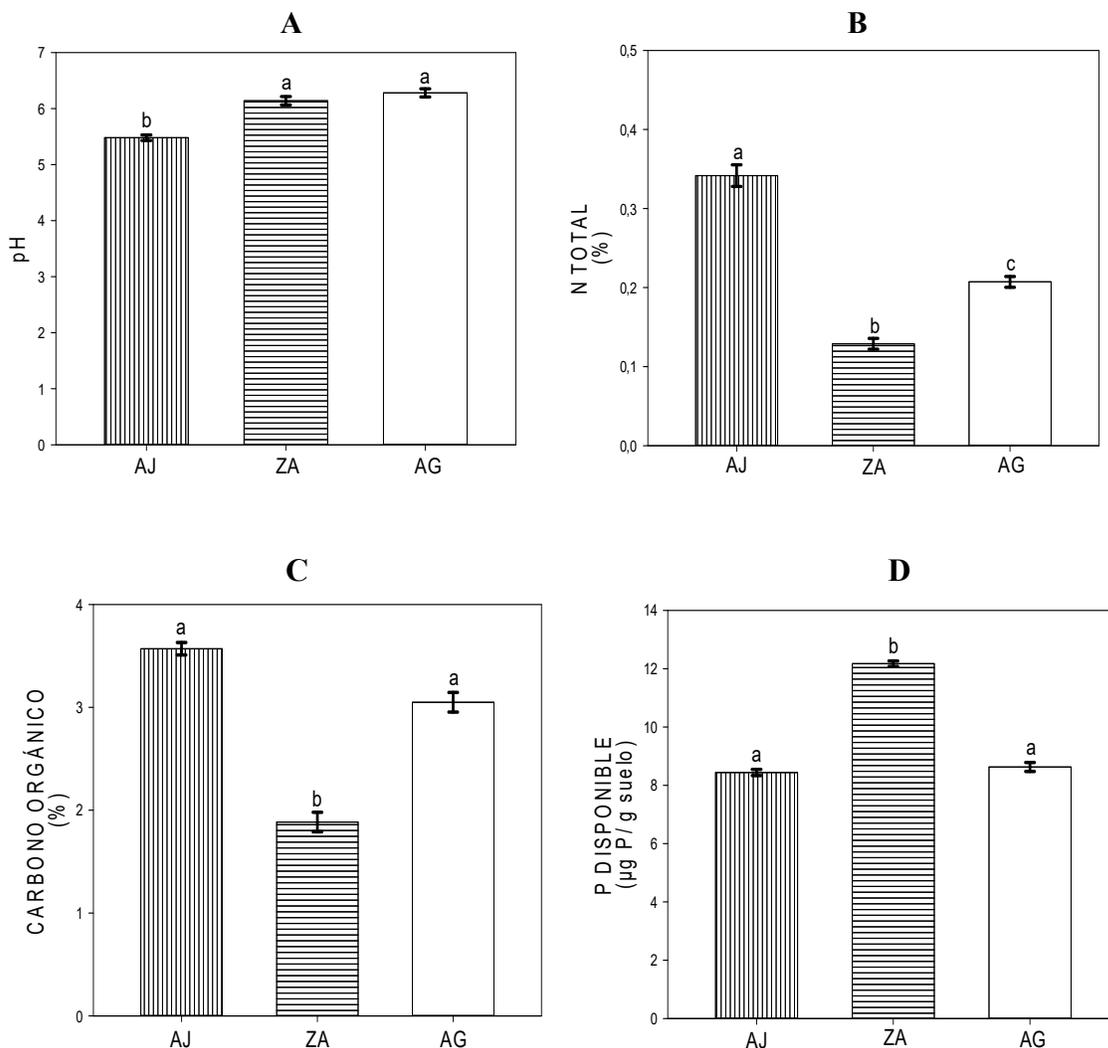
### **2.6- Relación C:P.**

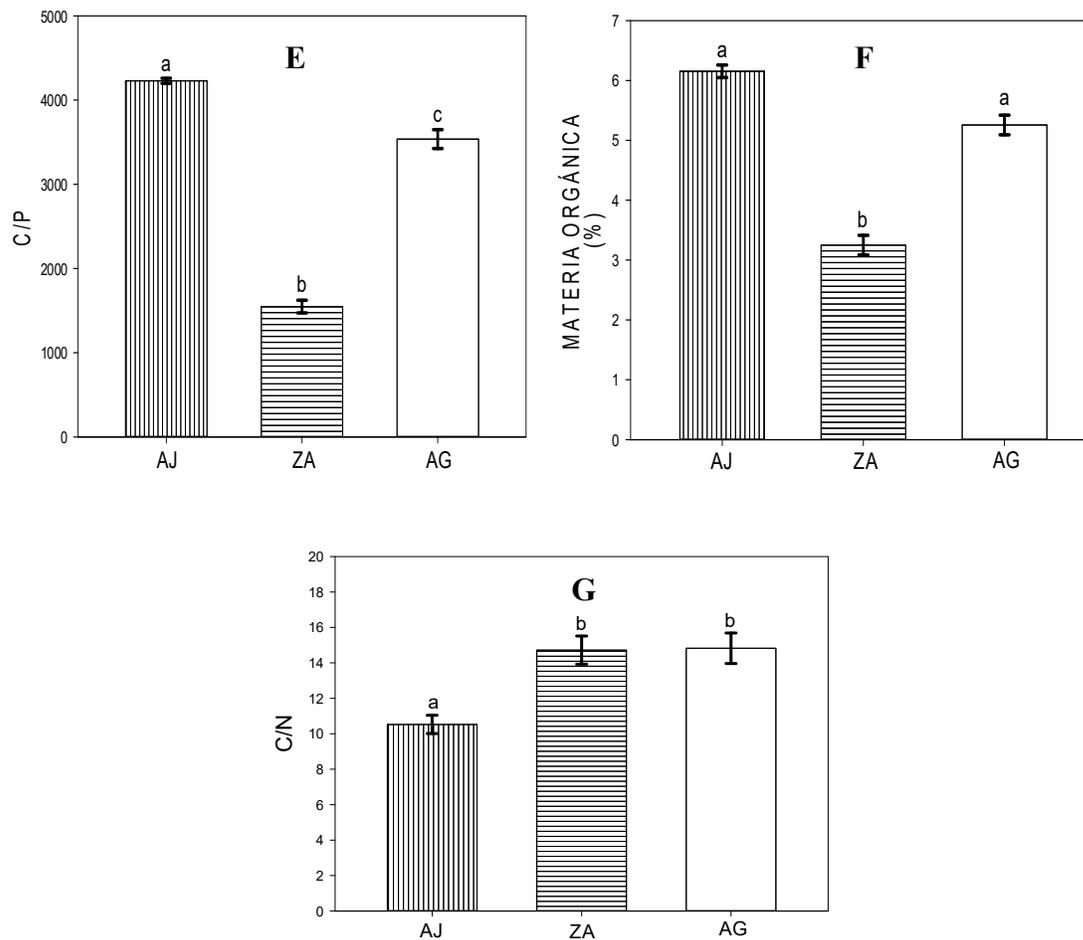
En el caso de la relación C:P, la parcela AJ ( $4228\pm 30$ ) es significativamente mayor que la parcela AG ( $3536\pm 111$ ) y éste a su vez es significativamente mayor que la parcela

ZA ( $1547 \pm 75$ ) (Figura 3). Estos resultados se encuentran por encima de los reportados para que ocurra la inmovilización del fósforo ( $> 300$ ) (Stevenson, 1986) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### 2.7- Relación C:N.

La relación C:N no tuvo diferencias significativas entre la parcela ZA ( $14,72 \pm 0,79$ ) y AG ( $14,84 \pm 0,86$ ), lo cual se considera una relación alta (MOP, 1972). En relación a la parcela AJ ( $10,53 \pm 1,16$ ), fue significativamente menor que las parcelas anteriormente señalados y se clasifican como suelos que tienen una relación C/N óptima (MOP, 1972) (figura 3) (ANOVA  $p < 0,05$ ).





**Figura 3.** Indicadores químicos. Promedio  $\pm$  ES. **A:** pH. **B:** N total. **C:** carbono orgánico. **D:** Materia orgánica. **E:** P disponible. **F:** relación C/P. **G:** relación C/N. **AJ:** parcela con manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con manejo agroecológico. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

### 3. INDICADORES BIOLÓGICOS.

#### 3.1-Carbono microbiano.

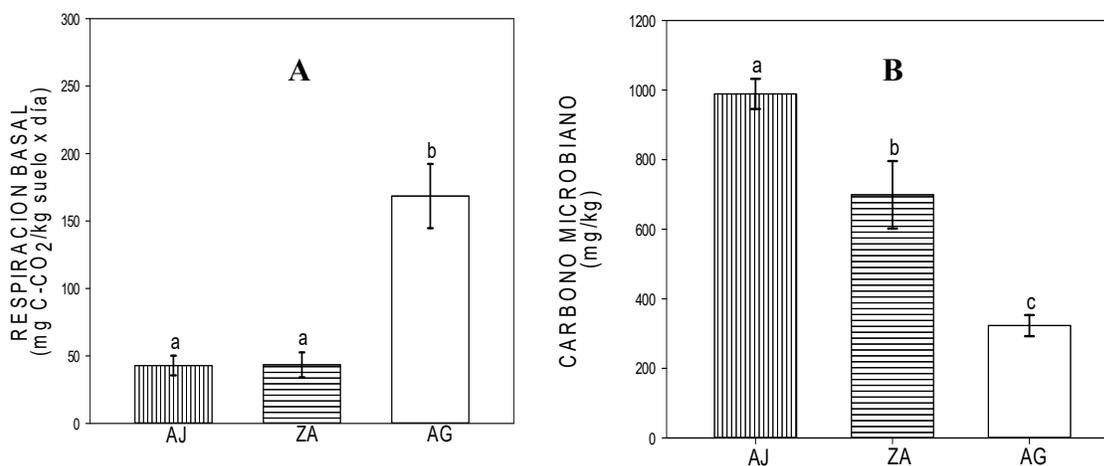
El carbono microbiano de la parcela AJ ( $988,8 \pm 43,3$  mg/kg) fue significativamente mayor, seguido de la parcela ZA ( $698,9 \pm 96,8$  mg/kg) que a su vez fue significativamente mayor que la parcela AG ( $322,8 \pm 30,4$  mg/kg) (figura 4) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

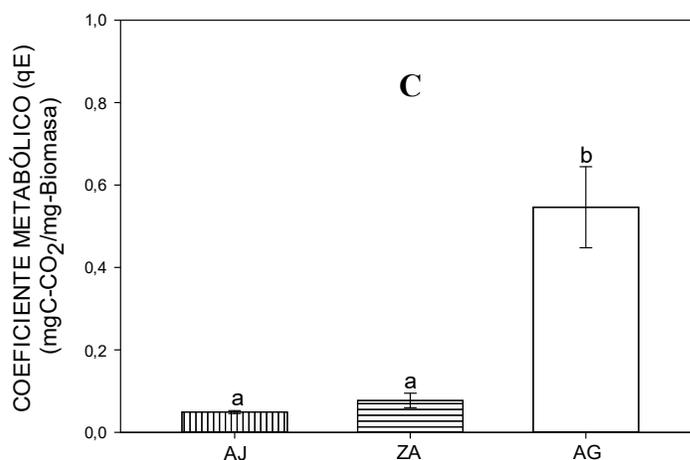
### 3.2-Respiración basal.

La parcela AG ( $168,493 \pm 23,786$  mgC-CO<sub>2</sub>/kg suelo x día) presentó una respiración basal significativamente mayor a las parcelas AJ ( $48,701 \pm 4,356$  mgC-CO<sub>2</sub>/kg suelo x día) y ZA ( $49,699 \pm 6,701$  mgC-CO<sub>2</sub>/kg suelo x día), donde estos dos últimos no tuvieron diferencias significativas entre sí (figura 4) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### 3.3-Coeficiente metabólico.

Se observó un mayor coeficiente metabólico en parcela AG ( $0,54611 \pm 0,09846$  mgC-CO<sub>2</sub>/mgC-biomasa), el cual fue significativamente mayor que la parcela AJ ( $0,04915 \pm 0,0034622$  mgC-CO<sub>2</sub>/mgC-biomasa) y la parcela ZA ( $0,077220 \pm 0,017657$  mgC-CO<sub>2</sub>/mgC-biomasa) (figura 4) (ANOVA  $p < 0,05$ ).





**Figura 4.** Indicadores biológicos. Promedio  $\pm$  ES **A:** Respiración basal. **B:** Carbono microbiano. **C:** Coeficiente metabólico. **AJ:** parcela con manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con manejo agroecológico. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

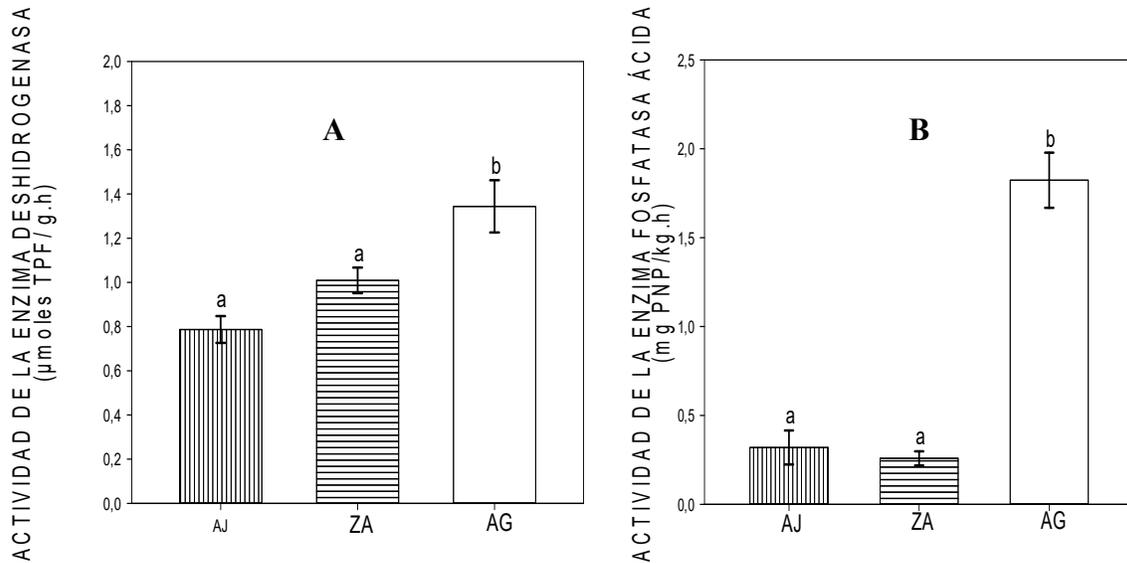
#### 4. INDICADORES BIOQUÍMICOS.

##### 4.1-Actividad de la enzima deshidrogenasa.

La parcela AG presentó una actividad de la enzima deshidrogenasa significativamente mayor ( $1,3439 \pm 0,1079$   $\mu$ moles TPF/ g.h) que las parcelas AJ ( $0,768 \pm 0,0553$   $\mu$ moles TPF/ g.h) y ZA ( $1,0093 \pm 0,0528$   $\mu$ moles TPF/ g.h) (figura 5) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

##### 4.2-Actividad de la enzima fosfatasa ácida.

En la figura 5 se observa que la parcela AG tuvo una actividad de la enzima fosfatasa ácida significativamente mayor ( $1,823 \pm 0,155$  mg PNP/kg.h) que las parcelas AJ ( $0,319 \pm 0,0956$  mg PNP/kg.h) y ZA ( $0,258 \pm 0,0399$  mg PNP/kg.h), donde no hubo diferencia significativa entre estos dos últimos (ANOVA  $p < 0,05$ ).



**Figura 4.** Indicadores bioquímicos. Promedio  $\pm$  ES. **A:** actividad de la enzima deshidrogenasa. **B:** actividad de la enzima fosfatasa ácida. **AJ:** parcela con un manejo agrícola convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con un manejo agrícola convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

## 5. MICOTROFÍA.

### 5.1- Porcentaje de colonización.

Se observa que en la figura 6 el porcentaje de colonización micorrízica (PCM) fue significativamente mayor en la parcela AG ( $68,8 \pm 7,2\%$ ) seguido de la parcela AJ ( $36,2 \pm 4,9\%$ ), el cual presentó valores de PCM significativamente mayores que la parcela ZA ( $10 \pm 1,6\%$ ) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

Dentro de las estructuras observadas y cuantificadas están las hifas en donde no se obtuvo diferencias significativas entre las parcelas AG ( $31,68 \pm 8,8\%$ ), AJ ( $20,4 \pm 6,2\%$ ) y ZA ( $4,6 \pm 1,3\%$ ) como se observa en la figura 6. Mientras las vesículas solo estuvieron presentes en la parcela AG ( $23,3 \pm 1,9\%$ ) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

En el caso del porcentaje de enrollados observados, no se presentaron diferencias significativas entre las parcelas AJ ( $1,16 \pm 0,4\%$ ) y AG ( $2,9 \pm 2,19\%$ ), mientras que esta estructura no se observó en la parcela ZA (figura 6) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

Para el porcentaje de arbusculos, no se observaron diferencias significativas entre las parcelas AG ( $14,3 \pm 3,9\%$ ) y AJ ( $12,5 \pm 7,01\%$ ), pero éstas fueron significativamente mayores que la parcela ZA ( $2,2 \pm 2,10\%$ ) (figura 6) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### **5.2-Densidad de esporas.**

En la figura 6 se observa que la parcela AG presentó valores de densidad de esporas significativamente mayores ( $339,757 \pm 26,187$  número de esporas/100 g suelo), con respecto a las parcelas AJ ( $144,747 \pm 21,9407$  número de esporas/100 g suelo) y ZA ( $95,469 \pm 17,096$  número de esporas/100 g suelo), en donde no se observaron diferencias significativa entre estos dos últimos (ANOVA  $p < 0,05$ ).

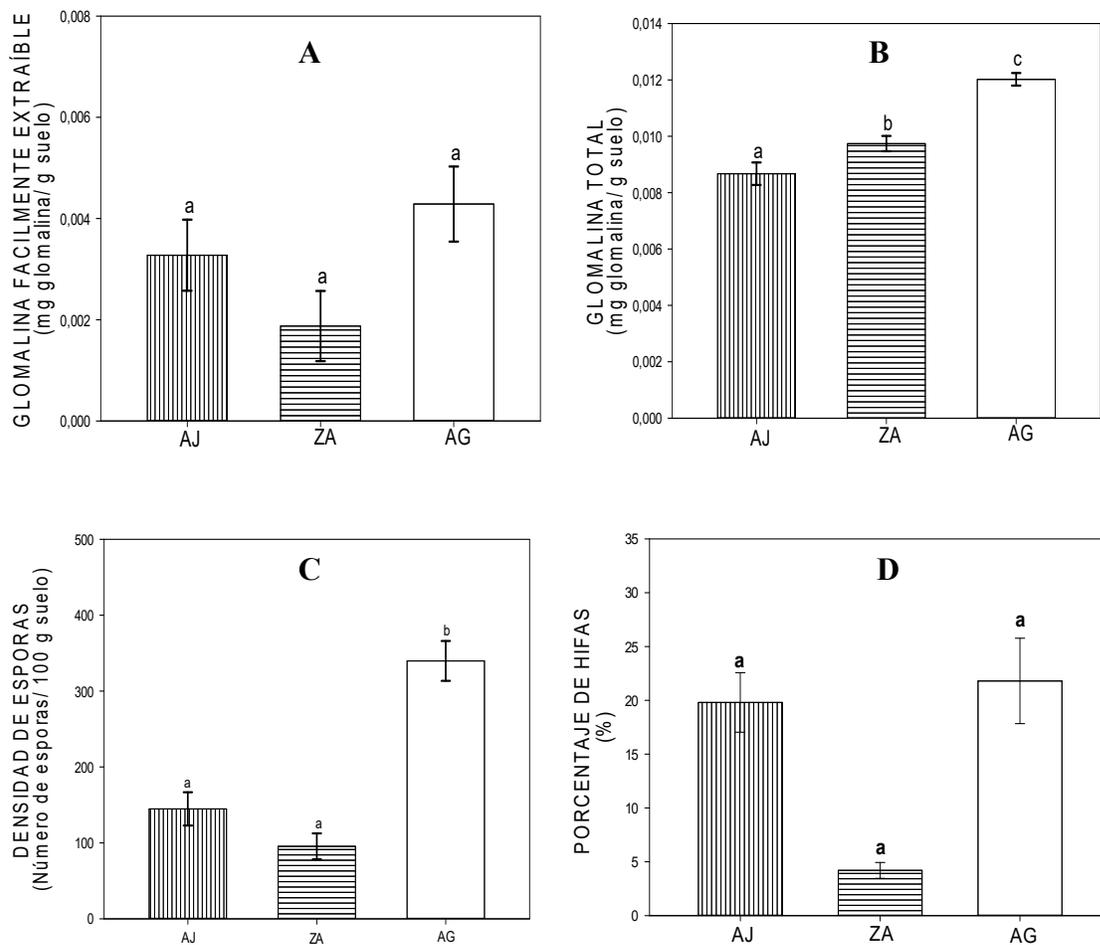
### **5.3-Glomalina fácilmente extraíble.**

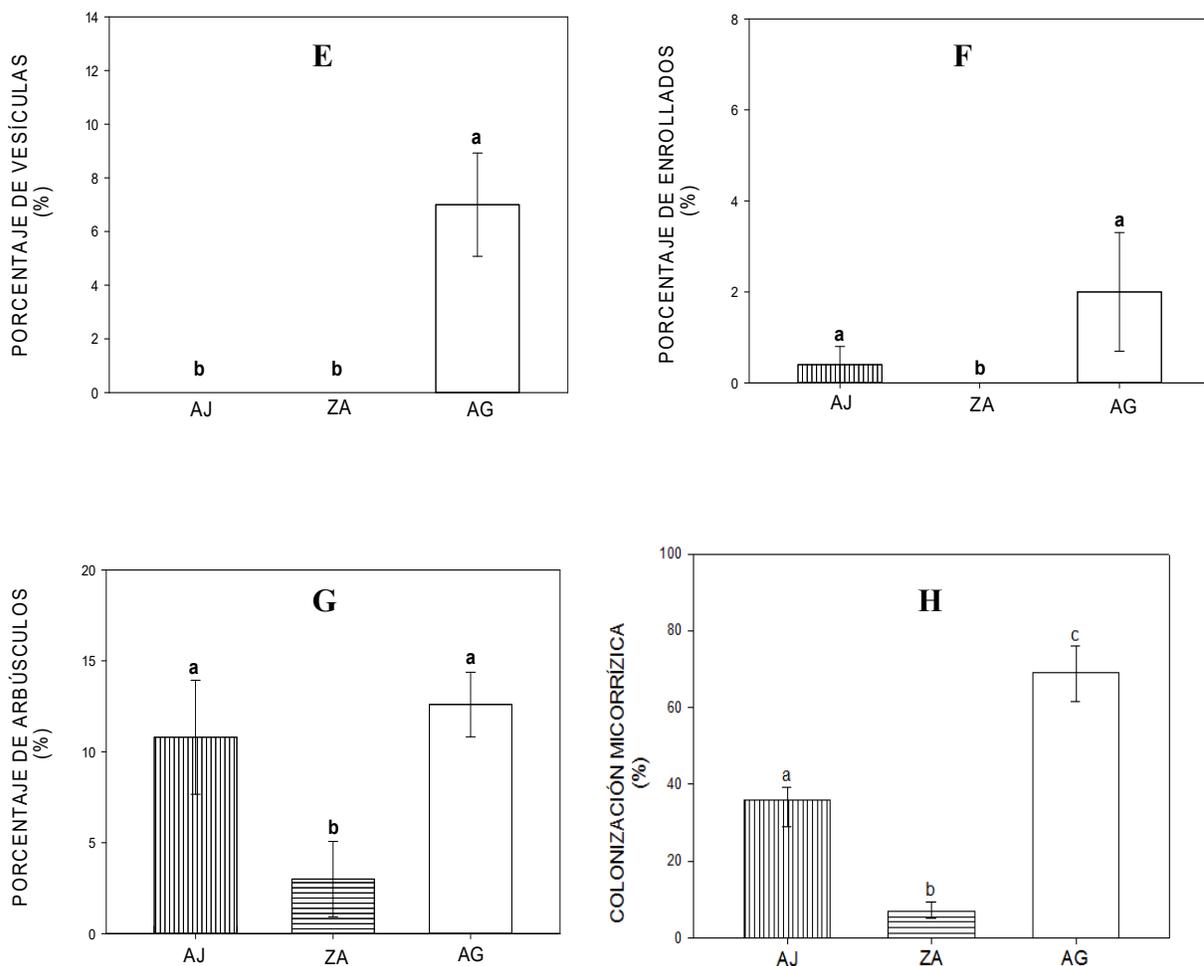
En el caso de la glomalina fácilmente extraíble, no se observaron diferencias significativas entre las parcelas AG ( $0,004286 \pm 0,0007425$  mg glomalina/ kg peso seco suelo), AJ ( $0,003275 \pm 0,0007021$  mg glomalina/ kg peso seco suelo) y ZA ( $0,001876 \pm 0,0006934$  mg glomalina/ kg peso seco suelo) (figura 6) (ANOVA  $p < 0,05$ ).

### **5.4-Glomalina total.**

Existe diferencias significativas entre los tres suelos evaluados en donde la parcela AG ( $0,01202 \pm 0,000224$  mg glomalina/ kg peso seco suelo) presentó un mayor contenido de glomalina total, seguido de la parcela ZA ( $0,009740 \pm 0,00269$  mg glomalina/ kg peso seco

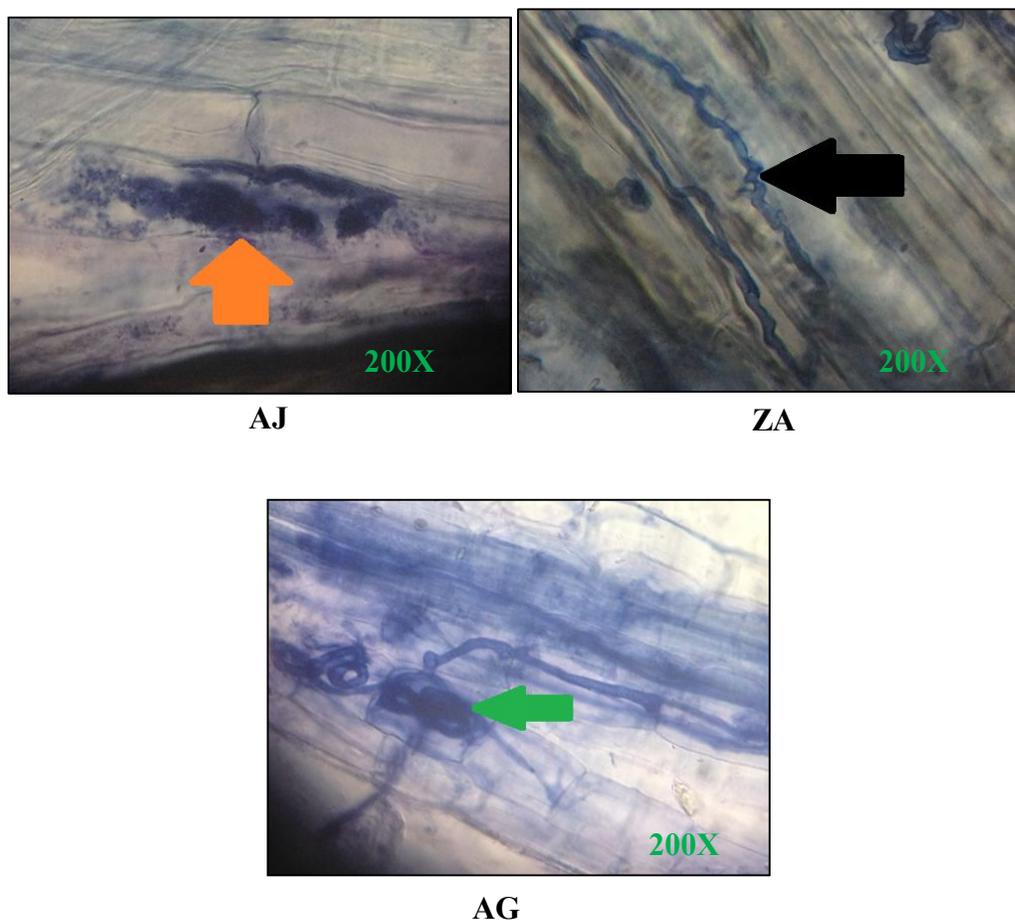
suelo) y por último, la parcela AJ ( $0,008672 \pm 0,0004$  mg glomalina/ kg peso seco suelo) (figura 6) (ANOVA  $p < 0,05$ ).





**Figura 6.** Parámetros micorrízicos. Promedio  $\pm$  ES. **A:** contenido de glomalina fácilmente extraíble. **B:** contenido de glomalina total. **C:** densidad de esporas. **D:** porcentaje de hifas. **E:** porcentaje de vesículas. **F:** porcentaje de enrollados. **G:** porcentaje de arbúsculos. **H:** colonización micorrízica. **AJ:** parcela con un manejo convencional de ajo. **ZA:** parcela con un manejo convencional de zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

En la figura 7 se observan las diferentes estructuras de HMA de cada parcela evaluada.



**Figura 7.** Estructuras de HMA. **AJ:** parcela con un manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con un manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico. La flecha de color naranja indica la presencia de arbusculos. La flecha de color negro indica la presencia de hifas. La flecha de color verde indica la presencia de enrollados.

### 5.5. MORFOTIPOS DE HMA.

Entre las tres parcelas evaluadas, se aislaron un total de 11 morfotipos diferentes. Se encontró una mayor presencia de esporas de coloración marrón, con respecto a aquellas de coloración más clara (amarillo y hialino). Los tamaños observados en los distintos

morfotipos fueron muy variables, pero hubo mayor presencia de aquellos con un tamaño mediano a pequeño entre 69-75  $\mu\text{m}$  y 90-83  $\mu\text{m}$ .

En la parcela AG se aislaron 10 morfotipos, 3 de los cuales eran marrones, 4 amarillos y 3 hialinos. Por su parte, en la parcela ZA se aislaron 3 morfotipos marrón, mientras que en parcela AJ se describieron 2 morfotipos marrones y 1 hialino. En las tablas 2 y 3 se resumen los resultados obtenidos.

**Tabla 2.** Número preliminar de morfotipos de HMA agrupados de acuerdo al color encontrado en cada suelo. **AJ:** parcela con un manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con un manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico.

SUELO	MORFOTIPO MARRÓN	MORFOTIPO AMARILLO	MORFOTIPO HIALINO	MORFOTIPOS TOTALES
AJ	2	0	1	3
ZA	3	0	0	3
AG	3	4	3	10

**Tabla 3.** Descripción de los morfotipos de HMA evaluados en cada suelo. **AJ:** parcela con un manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con un manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico.

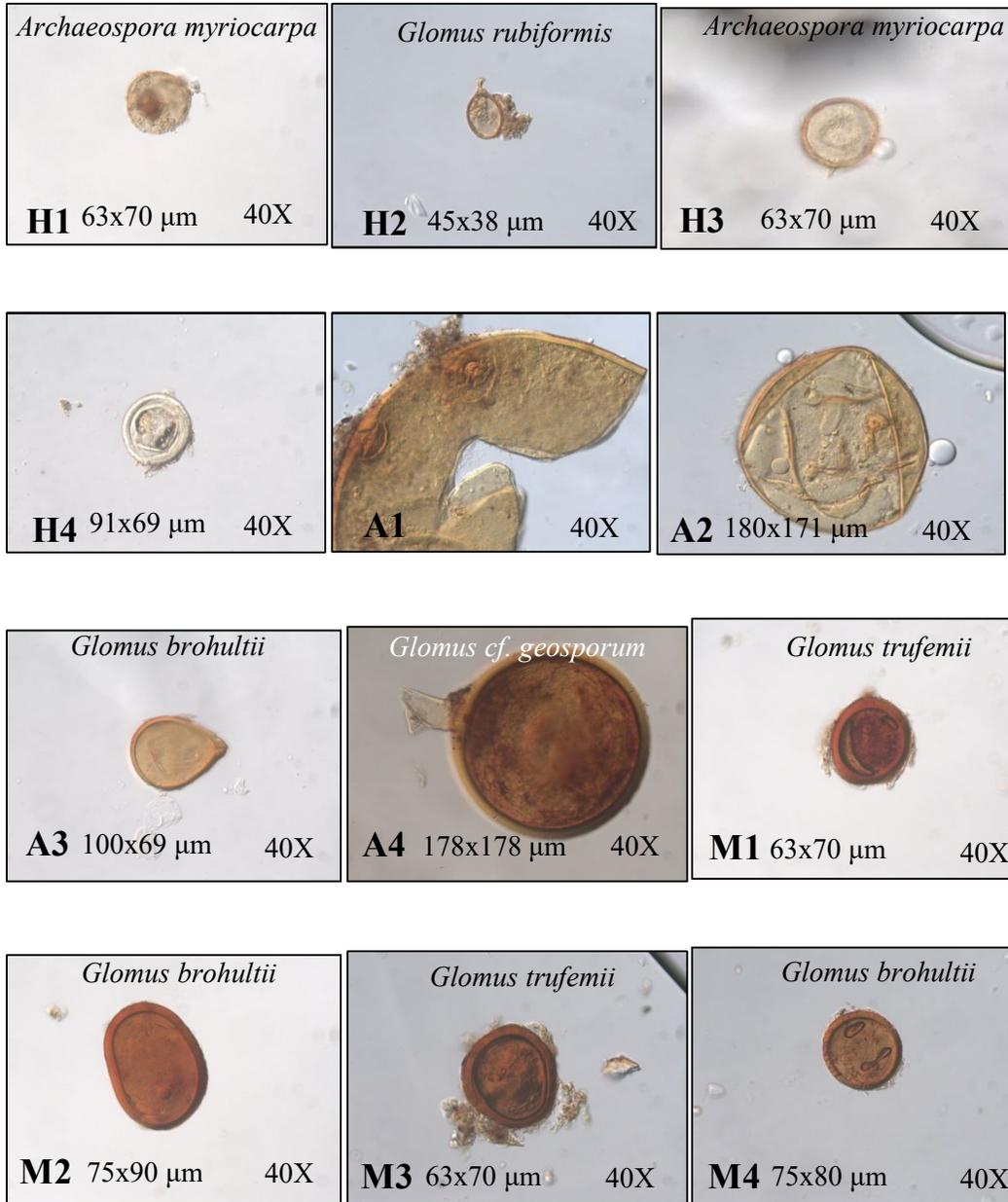
MORFOTIPO	DESCRIPCIÓN	IDENTIFICACIÓN	SUELO
H1	Hialina, glomoide. Pared delgada y con cicatriz.	<i>Archaeospora myriocarpa</i>	AJ
M1	Ambar, glomoide. Pared gruesa con hifa.	<i>Glomus trufemii</i>	AJ
M2	Ambar. Pared gruesa.	<i>Glomus brohultii</i>	AJ
M3	Ambar, glomoide. Pared gruesa.	<i>Glomus trufemii</i>	ZA
M4	Ambar, glomoide. Pared gruesa.	<i>Glomus brohultii</i>	ZA

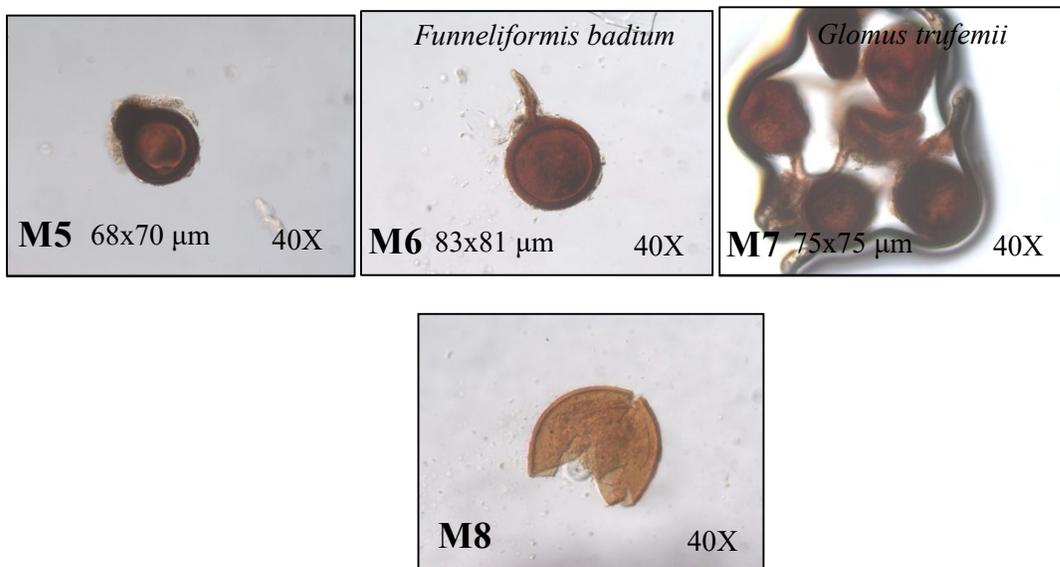
M5	Ambar, globosa. Pared gruesa.	-	ZA
A1	Amarilla. Pared delgada.	-	AG
A2	Amarilla. Pared delgada.	-	AG
A3	Amarilla, ovalada. Pared delgada.	<i>Glomus brohultii</i>	AG
A4	Amarilla-anaranjada, globosa. Pared gruesa con hifa.	<i>Glomus cf. geosporum</i>	AG
M6	Ambar, globosa. Pared gruesa con hifa.	<i>Funneliformis badium</i>	AG
M7	Ambar, globosa. Pared gruesa, formación de esporocarpo.	<i>Glomus trufemii</i>	AG
M8	Ambar, acaulosporoide. Pared delgada, con posibles membranas.	-	AG

En la parcela AJ se pudieron identificar tres morfotipos, los cuales corresponden a *Archaeospora myriocarpa*, *Glomus trufemii* y *Glomus brohultii*, estos dos últimos se encontraron también en la parcela ZA junto con el morfotipo M5 el cual no pudo ser identificado. Por su parte, en la parcela AG también se encontraron las especies de *Glomus trufemii* y *Glomus brohultii* aunque con ciertas variaciones fenotípicas: *Glomus brohultii* presentaba una coloración más clara (amarilla) y *Glomus trufemii* se encontró formando esporocarpos. En esta parcela AG la riqueza de HMA fue mayor, encontrándose en total 10 morfotipos. Entre los morfotipos hialinos identificados en este suelo se tiene a *Glomus rubiformi* y *Archaeospora myriocarpa*, esta última también encontrada en la parcela AJ. En el caso de H4 no se pudo realizar la identificación. Para los morfotipos amarillos A1 y A2 no se pudo determinar con certeza si pertenecen al grupo glomoide o acaulosporoide, pero se determinó que A4 corresponde a *Glomus cf. geosporum*. Con los morfotipos de color

ambar cabe destacar la identificación de *Funneliformis badium* y la descripción de M8 que pertenece al grupo Acaulosporoide.

En la figura 8 se observan los distintos morfotipos de HMA obtenidos en los suelos evaluados.

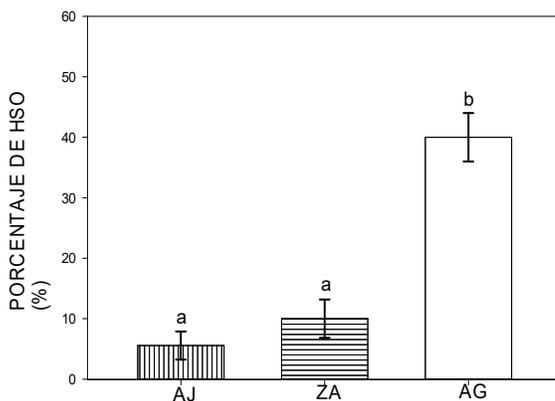




**Figura 8.** Morfotipos de HMA obtenidos de los suelos aislados. **A:** amarillo. **H:** hialino. **M:** ambar.

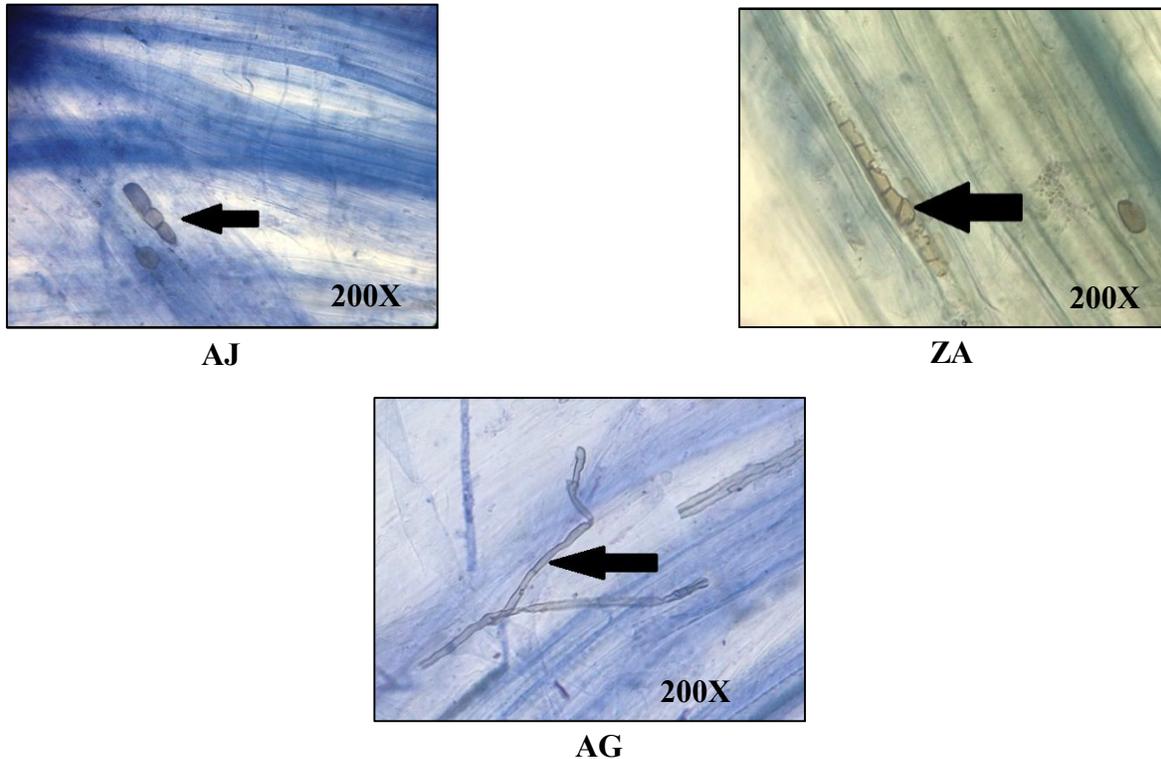
## 6. HONGOS SEPTADOS OSCUROS.

Las raíces de la parcela AG ( $34,5 \pm 2,73\%$ ) presentaron porcentajes de colonización de HSO significativamente mayores que las parcelas AJ ( $5,5 \pm 0,83\%$ ) y ZA ( $10 \pm 0,31\%$ ), estos últimos no presentaron diferencias significativas entre sí (figura 9).



**Figura 9.** Porcentaje de HSO. Promedio  $\pm$  ES. **AJ:** suelo con un manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** suelo con un manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** suelo con un manejo agroecológico. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

En la figura 10 se observan las diferentes estructuras de HSO en cada parcela evaluada



**Figura 10.** Estructuras de HSO. **AJ:** parcela con un manejo convencional cultivado con ajo. **ZA:** parcela con un manejo convencional cultivado con zanahoria. **AG:** parcela con un manejo agroecológico. Las flechas negras indican la estructura de HSO.

## 7. RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES.

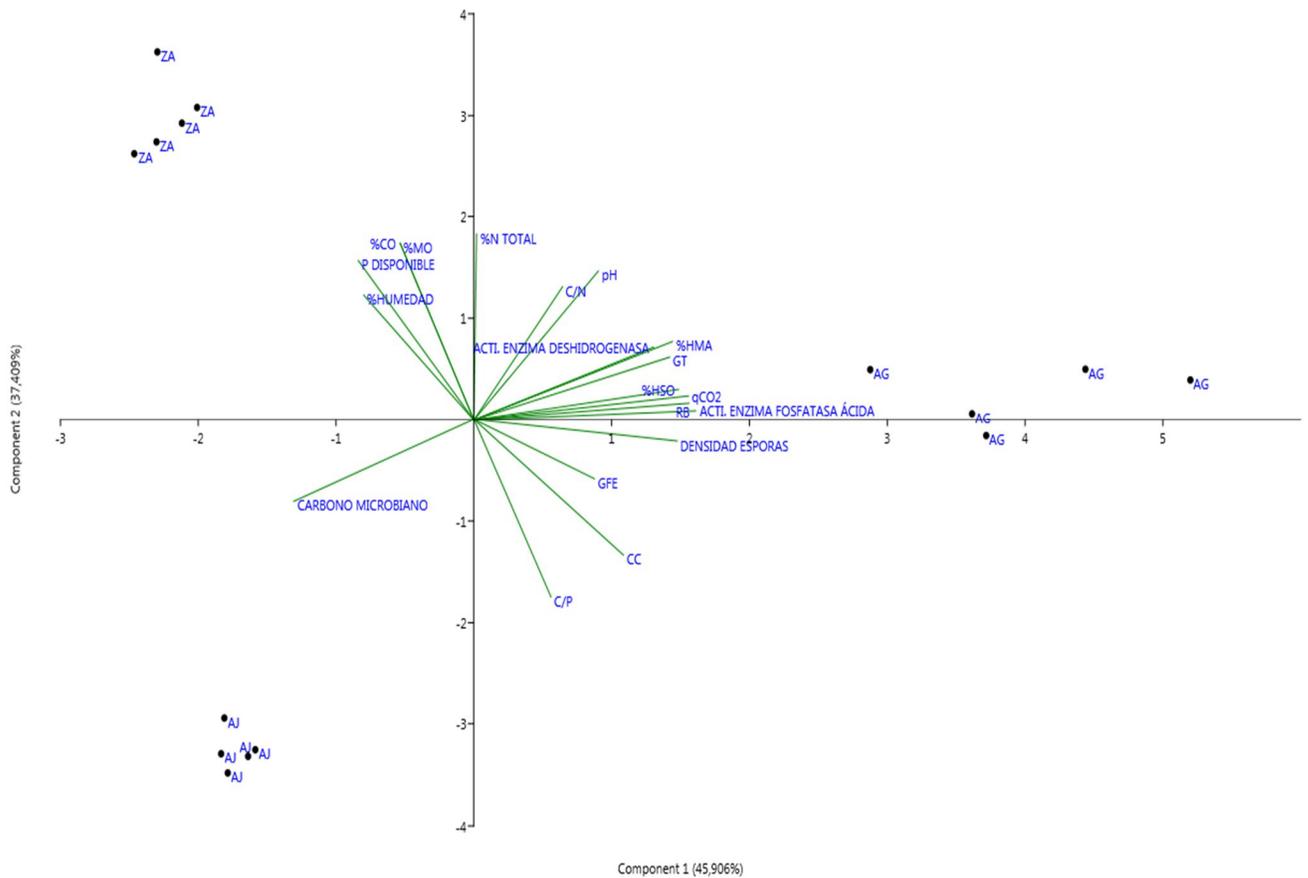
En la figura 11, se observan las relaciones positivas y negativas de cada uno de los indicadores de calidad de suelo, con respecto a cada una de las diferentes parcelas estudiadas y la ubicación de cada uno de los diferentes puntos de muestreos en los

cuadrantes, en donde la parcela ZA se ubica en el primer cuadrante, la parcela AG en el segundo y tercer cuadrante y la parcela AJ se encuentra en el cuarto cuadrante.

La parcela AG presentó una correlación positiva con la mayoría de los indicadores biológicos de calidad de suelo, con todos los parámetros micorrízicos y algunos indicadores químicos y físicos los cuales fueron: actividad de la fosfatasa ácida, coeficiente metabólico ( $qCO_2$ ), respiración basal, actividad de la enzima deshidrogenasa, contenido de glomalina total, glomalina fácilmente extraíble, porcentaje de colonización de HMA y HSO, densidad de esporas, %N total, C/N, pH, C/P y capacidad de campo.

Por su parte, la parcela ZA tuvo una correlación positiva con la mayoría de los indicadores químicos de calidad de suelo y algunos indicadores físicos como lo son: % humedad, P disponible, %MO y %CO.

Con respecto la parcela AJ, solo tuvo correlación positiva con el carbono microbiano.



**Figura 11.** Análisis de Componentes Principales (ACP). El primer y segundo componente contiene el 42,794% y 38,826 de la varianza respectivamente. Los puntos corresponden a las diferentes parcelas evaluadas. **AJ:** parcela con un manejo convencional cultivado con ajo. **AG:** parcela con un manejo agroecológico. **ZA:** parcela con un manejo convencional cultivado con zanahoria.

**%CO:** porcentaje de carbono orgánico. **%MO:** porcentaje de materia orgánica. **%N total:** porcentaje de nitrógeno total. **pH.** **C/N:** relación carbono:nitrógeno. **C/P:** relación carbono:fósforo. **ACT.DESH:** actividad de la enzima deshidrogenasa. **ACT.FA:** actividad de la enzima fosfatasa ácida. **RB:** respiración basal. **CM:** carbono microbiano. **qCO<sub>2</sub>:** coeficiente metabólico. **%HMA:** porcentaje de colonización micorrízica. **GFE:** glomalina fácilmente extraíble. **GT:** glomalina total. **DE:** densidad de esporas. **%HU:** porcentaje de humedad. **C.C:** capacidad de campo. **P DISP:** fósforo disponible. **%HSO:** porcentaje de hongos septados oscuros.

## DISCUSIÓN

Los ambientes de páramo han sido considerados entre los ecosistemas más frágiles de Venezuela (MARN, 2000). Se han identificado una serie de actividades humanas que producen impactos en este tipo de ecosistemas destacándose la expansión e intensificación de la agricultura en zonas naturales protegidas, junto con la introducción de especies agrícolas de fuerte impacto tales como el ajo (*Allium sativum*) que producen contaminación generalizada de los suelos (Monasterio 1980b; Molinillo 1992; Molinillo y Monasterio 1997a y 2001; Sarmiento 2000; Monasterio y Molinillo 2002).

En el núcleo central de la cordillera de Mérida la agricultura de hortalizas y tubérculos, orientada hacia las preferencias del mercado nacional, ha venido enfrentando un proceso de intensificación en el piso agrícola inferior y en áreas de mayor altitud donde es posible el riego, desplazando los sistemas con descanso, donde la frontera agrícola de la papa tiende a rebasarse con cultivos de gran capital de inversión como el ajo (*Allium sativum*), caracterizada por una fuerte dinamización y presencia de una serie de desequilibrios, entre los cuales está una mayor dependencia de los agroquímicos, de alto costo energético y delicadas consecuencias sobre la calidad de los suelos (Monasterio y Smith, 2002).

Una de las principales amenazas de estas actividades agrícolas poco sostenibles es la expansión de la frontera agrícola, ya sea por la búsqueda de nuevos suelos menos afectados por plagas o por el agotamiento de los suelos utilizados tradicionalmente (Hofstede y col, 2003).

Considerando las graves consecuencias que tienen las prácticas agrícolas convencionales sobre los suelos de páramo, se han venido desarrollando alternativas como lo es la agroecología con la finalidad de producir el menor impacto en el ambiente, obteniendo rendimientos sustentables, a través de una fertilidad del suelo obtenida biológicamente y una regulación natural de plagas a través del diseño de agroecosistemas diversificados y el uso de tecnologías de bajos insumos (Gliessman, 1998). Para lograr esto, primero es necesario considerar al suelo como uno de los recursos más importantes para la producción de alimentos, donde la productividad del mismo depende del uso que se les dé (Martin y Adad, 2006). Para ello, es necesario evaluar la sustentabilidad de los sistemas de producción mediante indicadores que permitan evaluar la calidad y salud de los suelos, los cuales pueden ser físicos, químicos y biológicos, donde cabe destacar que una correcta evaluación de los suelos necesita de la integración de cada uno de estos indicadores (Doran y Parkin, 1994).

Las características físicas del suelo son una parte necesaria en la evaluación de la calidad del recurso suelo, ya que no se pueden mejorar fácilmente. (Singer y Ewing, 2000). La calidad física del suelo se asocia con el uso eficiente del agua y los nutrientes por parte de la planta (Navarro y col, 2008), así como las limitaciones que se pueden encontrar en el crecimiento de las raíces, la emergencia de las plántulas, la infiltración o el movimiento del agua dentro del perfil del suelo, además de estar relacionadas con el arreglo de las partículas y los poros (Bautista y col, 2004) que conllevan a un incremento de la producción agrícola (Lal, 1998).

El suelo está constituido por una matriz sólida de materiales orgánicos e inorgánicos que ocupa alrededor de la mitad de su volumen total. La otra mitad está ocupada por

espacios llamados poros que, a su vez, pueden contener agua y aire en distintas proporciones. Una característica de la matriz sólida que determina muchas de las propiedades físicas de los suelos y puede usarse como un indicador físico de la calidad de suelo es su distribución de tamaños de partículas, denominada textura (Fernandez y Trillo, 2005), la cual tiene una gran importancia desde el punto de vista de distribución de agua. La textura evaluada en las tres parcelas corresponde a un suelo del tipo arenoso franco, la cual coincide con lo reportado por Pineda y col. (2016), en zonas de la subcuenca de Alto Motatán, en el edo. Mérida, más no coincide por otros reportes en el Páramo de Gavidia en donde clasifican la textura del suelo como franco arenoso (Montilla y col, 1992; Llambí y Sarmiento, 1998; Márquez, 2016).

Otro de los indicadores físicos de calidad de suelo corresponde a la capacidad de campo, la cual se define como "la cantidad de agua contenida en el suelo después de que el exceso de agua ha drenado" (Veihmeyer y Hendrickson, 1931) y está directamente relacionada con la textura, la materia orgánica y la estructura del suelo (Llambí y col., 2012). Cuando las condiciones originales de los suelos de páramo son cambiadas por las prácticas agrícolas, Martínez (2004) señala que el aumento de la frontera agrícola está relacionado con la reducción de la cantidad de agua de los suelos, ya que para la preparación del suelo que se va a cultivar, se elimina toda la vegetación que sirve como fuente de materia orgánica, la cual al humificarse, le brinda una mayor estabilidad estructural a los suelos; ya que los ácidos húmicos son productos muy estables de la descomposición biológica de la materia orgánica. Estos compuestos orgánicos producidos interactúan con la fracción de arcilla del suelo, formando complejos que retienen una mayor cantidad de agua en el suelo (Swaby, 1949). Debido a que la materia orgánica es capaz de

formar gran cantidad interacciones con las moléculas de agua por su composición química, se espera una mayor capacidad de campo en suelos con un mayor contenido de materia orgánica como ocurre en la parcela AG donde hay ausencia de labranza mecánica. Sin embargo, no tuvo diferencia significativa con la parcela AJ, debido a que en esta localidad, hay incorporación de enmiendas orgánicas a través de la gallinaza antes de realizar la siembra, difiriendo de los resultados obtenidos por Márquez (2016), en donde los suelos que fueron cultivados con papa nativa tuvieron una capacidad de campo significativamente mayor que las parcelas con papa comercial en el páramo de Gavidia cuando en estas parcelas se introdujeron enmiendas orgánicas.

Por su parte, la parcela ZA fue significativamente menor con respecto a las otras parcelas estudiadas y esto se debe a que la utilización de labranza mecánica incrementa la aireación del suelo (Balesdent y col., 1998) y rompe los macroagregados (Six y col., 2000) lo que resulta en una mayor oxidación de la MO por parte de los microorganismos, produciéndose posteriormente una disminución de la capacidad de campo (Lal, 1989). Es importante señalar que a esta parcela no se le agrega enmiendas orgánicas como en el caso de las parcelas AJ y AG, sino que luego de que se realiza la cosecha del ajo, inmediatamente se cultiva de zanahoria sin ningún tipo de incorporación de materia orgánica, pudiendo ser otra explicación de los resultados obtenidos en esta parcela.

Los suelos de páramo siempre se mantienen húmedos bajo condiciones naturales y se consideran como los principales responsables del mecanismo de regulación hídrica en estos ecosistemas, estos suelos son capaces de retener el 90% del agua que cae por efecto de la lluvia y la neblina (Llambí y col., 2012). Además, se conoce que la cobertura vegetal ayuda a mantener la humedad de los suelos, ya que evita los altos niveles de evaporación

que se pueden dar por la alta capacidad térmica de los suelos del páramo y la alta radiación que se experimenta en los ecosistemas de alta montaña (Buytaert y col., 2006).

Todas las prácticas agrícolas tienen como consecuencia la desaparición de la capa vegetal durante un determinado período de tiempo. Cuando el suelo es arado antes de la siembra de algún cultivo, se remueve la cobertura vegetal protectora que causa una exposición del suelo al aire y aumenta la evaporación en su superficie lo que tiene un efecto altamente significativo ya que los suelos de páramo, por sus características recuperan su morfología original cuando se vuelven a humedecer, teniendo como resultado un suelo seco, arenoso y sin partes orgánicas (Hofstede, 1995), esto puede explicar los resultados del contenido de humedad obtenidos, pues la parcela AG fue significativamente mayor con respecto a la parcela ZA. Sin embargo, no se obtuvo diferencias significativas con la parcela AJ, debido a que en este tipo de cultivo hay utilización de riego, además de la utilización de gallinaza, permite conservar la humedad del suelo.

En base a lo obtenido, se observaron diferencias significativas entre las parcelas estudiadas, viéndose favorecido desde el punto de vista físico las parcelas AG y AJ, las cuales tienen incorporación de materia orgánica.

Por su parte, los indicadores químicos de calidad de suelo incluyen propiedades que afectan las relaciones suelo-planta, la calidad del agua, la capacidad amortiguadora del suelo y la disponibilidad de agua y nutrientes para plantas y microorganismos (De la Rosa, 2005). Entre estos indicadores se encuentra el pH, que es una medida de determinación de la acidez del suelo y es considerado como indicador que refleja un estándar de fertilidad, el cual es importante en términos de productividad de cultivos (De la Rosa, 2005) porque

afecta el desarrollo de las plantas, debido a que la disponibilidad de los nutrientes que intervienen en su desarrollo están controlados por el pH del suelo (Jaramillo, 2002). Es importante destacar también que muchas de las actividades enzimáticas (principalmente las hidrolasas) de los microorganismos del suelo están influenciadas también por el pH del suelo (Dick y Tabatabai, 1993).

Entre las fuentes de protones se tiene a la MO que cuando se descompone a través de los microorganismos, se produce una liberación de  $\text{CO}_2$  que luego se transforma en bicarbonato, aportando protones. La materia orgánica del suelo contiene grupos carboxílicos y fenólicos que cuando se disocian liberan  $\text{H}^+$  a la solución del suelo. De igual manera, las reacciones del agua con  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  y  $\text{NO}_3$ , el proceso de nitrificación, liberación de exudados por parte de las raíces de las plantas y los procesos metabólicos de los microorganismos producen la acidificación del suelo (Fassbender y Bornemisza, 1994; Espinosa y Molina, 1999; Ji y col., 2014).

El pH de los suelos de páramo se encuentra, por lo general, en un rango entre 4,6 y 5 debido a la presencia de un alto contenido de Al (USDA, 2015), lo cual no coincide con lo obtenido en el presente trabajo, cuyo pH de los suelos evaluados es mayor a 5. En los resultados obtenidos por Toro (2008), el pH en suelos del páramo de Mucuchíes con más de 20 años de descanso de la actividad agrícola fue de 4,5, mientras que en zonas donde se practicaba la agricultura el pH alcanzó valores de 7,37, debido al encalado con  $\text{CaCO}_3$ , lo cual podría explicar los valores de pH obtenidos en la presente investigación para las parcelas AJ, ZA y AG. Además, Machado (2005) reporta que el pH de la gallinaza implementada como enmienda orgánica en los cultivos, puede alcanzar un valor de  $7,8 \pm$

0,05 sin embargo, en el presente estudio parece no haber tenido influencia en los valores de pH de la parcela AJ.

La materia orgánica (MO), al igual que el pH es considerado un indicador que refleja un estándar de fertilidad de los suelos (De la Rosa, 2005), definiéndose como un conjunto de residuos orgánicos de origen animal y/o vegetal, que están en diferentes etapas de descomposición, y que se acumulan tanto en la superficie como dentro del perfil del suelo (Rosell, 1999). Además de incluir la biota que habita en el suelo, que participa en la descomposición y transformación de los residuos orgánicos (Aguilera, 2000).

En MO se distingue una fracción lábil, disponible como fuente de energía, que mantiene las características químicas de su material de origen (hidratos de carbono, ligninas, proteínas, taninos, ácidos grasos), y una fracción húmica, más estable, constituida por ácidos fúlvicos, ácidos húmicos y huminas (Aguilera, 2000;Galantini, 2002).

La descomposición de la MO en los suelos del páramo es restringida debido a que las bajas temperaturas disminuyen la actividad microbiana. Por esta razón, los procesos de formación de humus y la mineralización de los restos orgánicos ocurren de forma lenta y esto hace que la materia orgánica tienda a acumularse, parcialmente descompuesta, y que esté conformada por sustancias húmicas. De esta forma se generan horizontes superficiales espesos de color negro o de tonos muy oscuros (Malagón, 1991). Sin embargo, dependiendo del manejo agrícola al que es sometido el suelo, esta tendencia puede cambiar. En el presente estudio se observó un alto contenido de MO en las parcelas AG y AJ, mientras que fue bajo en la parcela ZA. En el caso de la parcela AJ, es importante destacar la incorporación de gallinaza como materia orgánica antes de cultivar las plantas de ajo, el

cual tiende a mineralizarse lentamente (Machado, 2005). En el caso de la parcela AG, se realizan compostajes a base de leguminosas que también es una fuente de MO para el suelo, que puede incrementar gradualmente las concentraciones de carbono y nitrógeno del suelo (Dick y McCoy, 1993). Además, realizan rotaciones de cultivos que contribuyen al aumento del contenido de MO del suelo (Lacasta y col., 2006). Posterior a la cosecha, hay introducción del ganado para el pastoreo de la parcela, esto produce una entrada adicional de MO al agroecosistema por medio de los productos de desechos producido por los animales. Con respecto a la parcela ZA, al ser cultivado previamente con ajo y luego de la cosecha se cultiva inmediatamente la zanahoria sin adicionar ningún tipo de MO, podría explicar su bajo contenido de MO observado en el presente estudio.

El carbono orgánico del suelo (CO) se encuentra en forma de residuos orgánicos poco alterados de vegetales, animales y microorganismos, en forma de humus y en formas muy condensadas de composición próxima al C elemental, es decir, es la principal composición de MO presente en el suelo (Jackson, 1964) y representa un indicador clave en suelos agrícolas, debido a que está ampliamente documentada su relación positiva con la productividad de los cultivos (Karlen y col., 2001). Al igual que la MO, el contenido de CO del suelo depende del tipo de manejo que se le dé al mismo.

En el presente trabajo el contenido de CO de las distintas parcelas estudiadas, siguieron la misma tendencia que el contenido de MO, donde la parcela AJ presentó un contenido alto de CO producto de la utilización de gallinaza como enmienda orgánica. Para la parcela AG es importante destacar que la rotación de cultivos, utilización de compostas a base de leguminosas e introducción del ganado para el pastoreo luego de la cosecha tienen influencia en el hecho de que este suelo tenga un alto contenido de CO. En el caso de la

parcela ZA, al no introducir MO al suelo al momento de la siembra explica el bajo contenido de CO observado en el mismo, pues proporciona recursos energéticos para los organismos del suelo, que son mayoritariamente heterótrofos, en forma de carbono lábil (hidratos de carbono o compuestos orgánicos de bajo peso molecular) (Borie y col., 1999), por lo que si no se reponen antes, durante o después de cada ciclo de cultivo su contenido tiende a disminuir. Además, este proceso de degradación del CO puede verse acelerado al realizar la labranza mecanizada como ocurre en este suelo, ya que facilita el contacto de los organismos heterótrofos del suelo con el oxígeno presente, siendo una de las mayores causas de la disminución de MO y CO del suelo y de exposición del suelo a los principales agentes erosivos (agua y viento) (Singer y Munns, 1996); sin embargo, el efecto de la labranza mecanizada no se percibe en la parcela AJ por la introducción de gallinaza al mismo. Los valores obtenidos en el presente estudio son bajos con respecto a los reportados por Márquez (2016) en localidades del páramo de Gavidia cultivadas con papa nativa y papa comercial respectivamente y a los reportados por Llambí y Sarmiento (1998) en suelos esa misma localidad que se encontraban en estadios de sucesión secundaria luego de haber sido sometidos a prácticas agrícolas.

El nitrógeno es un elemento fundamental, considerado como un indicador de fertilidad química ya que es uno de los nutrientes que más limita la producción de biomasa vegetal, el crecimiento de los microorganismos y la tasa de degradación de la MO (Woomer y Swift, 1994; Ferrera y Alarcón, 2001), donde esta última está determinada en gran medida por la temperatura del ambiente, debido a que la actividad de los microorganismos del suelo puede disminuir entre un tercio a la mitad por cada aumento de 10°C, lo cual explicaría un mayor contenido de Nt relacionado directamente a un mayor

contenido de MO en los páramos Andinos (Toro, 2008). En cuanto a las zonas agrícolas de Mucuchíes, Toro (2008) reporta valores de 0,28% en lugares donde se practica una agricultura intensiva, en la que se cultiva papa en rotación con cultivo de hortalizas como ajo y zanahoria, lo cual coincide con los valores reportados en el presente trabajo, en el que la parcela AG tiene valores medios y la parcela AJ tiene un contenido alto, debiéndose esto a que el carbono desempeña un papel central en el control de la tasa del ciclaje del nitrógeno. Suelos en los que el suministro de carbono coincide estrechamente con el ingreso de nitrógeno vía ciclaje, mantienen el nitrógeno dentro del sistema (Goulding y col., 2001). En el caso de la parcela ZA, como no existe esta estrecha relación de carbono y nitrógeno suministrado, debido a la alta fertilización química que hay en este suelo y a la ausencia de suministros de enmiendas orgánicas, es posible que haya una volatilización de N en forma de  $N_2$  u óxidos de nitrógenos (Machado, 2005), además de las altas demandas nutricionales de la zanahoria (Sosa y col., 2013).

Es importante destacar que la magnitud y velocidad de descomposición de la materia orgánica está condicionada por la calidad de la misma (Myers y col., 1994). Una manera de poder evaluar dicha calidad es a través de la relación C/N la cual es uno de los indicadores más utilizados para evaluar la descomposición (Taylor y col., 1989; Myers y col., 1994; Springob y Kischman, 2003) y para explicar los procesos más importantes de transferencia de N entre la microbiota y el suelo (Myers y col., 1994). Valores bajos en esta relación, indican que los microorganismos serán más eficientes en la descomposición de la materia orgánica (Gamarra, 2017).

En el caso del presente estudio la parcela AJ presentó una relación C:N óptima debido a la utilización de gallinaza la cual tiene una alta concentración de N, que al ser

descompuesta por la microbiota del suelo hay una rápida mineralización de los nutrientes (Machado, 2005), además del proceso de fertilización química al cual son sometidos. Con respecto a la parcela AG, el cual presentó una alta relación C:N, se deba posiblemente a la utilización de compost a base de leguminosas, el cual puede presentar incluso valores de 128,4 (Cabeza y col., 2013) o valores de 9,14 (Arango y col., 2016) dependiendo de la manera en que es preparada dicha enmienda orgánica. Sin embargo, la parcela ZA en la que no se realizó ningún tipo de adición de materia orgánica durante todo el ciclo del cultivo de la zanahoria y hay aplicación de fertilización química, la relación C:N fue muy similar a la parcela AG, pero en este caso se debe a que en el N de la MO hay una fracción donde está el N orgánico de lenta mineralización, los cuales son complejos orgánicos que son resistentes a la descomposición microbiana y que pueden tomar años para ser mineralizados (Chescheir y col., 1986), dicha fracción N puede provenir de la MO más recalcitrante presente en la parcela ZA.

El estudio de la dinámica de P en los suelos y su ciclado en los agroecosistemas es de gran interés debido a su contribución a los temas ambientales, agronómicos y económicos actuales (Sharpley y Tunney, 2000), ya que el fósforo (P) es considerado el más importante de los nutrientes del suelo después del nitrógeno (N) en el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que es vital para su estructura y en la transformación de la energía mediante el ATP (Suñer, 2015), y que dependiendo de su concentración en el suelo induce la producción de fosfatasas por parte de las plantas y los microorganismos para mineralizar el fósforo orgánico presente en la MO (Tibbett y Sanders, 2002).

En las parcelas evaluadas en el presente trabajo se observaron valores bajos en comparación a los reportados por Márquez (2016) en suelos del Páramo de Gavidia

cultivados con papa nativa y papa comercial cuyos valores fueron de 37,7 ppm y 88,1 ppm respectivamente. En suelos ácidos, la disponibilidad de P puede verse limitada, ya que con un aumento de la acidez, el P inorgánico forma complejos con el  $Al^{+3}$  presente en el suelo (Goldberg y co.l, 1996), a dicho complejo se le denomina P ocluido el cual es recalcitrante y tiene disponibilidad limitada para plantas y microorganismos del suelo (Cross y Schlesinger, 1995). La movilización de Al aumenta dramáticamente cuando el pH disminuye por debajo de 6 (Thomas y Hargrove, 1984), lo que se traduce en una importante disminución en la disponibilidad de P inorgánico (McGill y Cole, 1981), esto podría explicar que en laparcela AJ haya menor P disponible que en la parcela ZA, ya que en ambos cultivos hay aplicación de fertilizantes químicos pero el pH de la parcela AJ es más ácido, además de que en este último hay menor cantidad de fertilizantes químicos aplicados en el suelo y es probable que el fósforo contenido en la gallinaza, esté en forma orgánica. Con respecto a la parcela AG, a pesar de tener un pH similar al de la parcela ZA, el P disponible es significativamente menor con respecto a este último, debido al hecho de que en esta parcela no hay fertilización química y además, la utilización de compostaje a base de leguminosa tiene un aporte pobre de P (0,29%) (Alfaro, 2016).

Por su parte, del 15 al 80% del fósforo total del suelo, está presente en formas orgánicas (Po), esto dependiendo de la naturaleza del material parental, el grado de precipitación, las pérdidas del mismo, entre otros. La principal fuente de compuestos orgánicos de fósforo (Po) la constituyen residuos de plantas, animales y microorganismos, que liberan compuestos como ácidos nucleicos, fosfolípidos y ésteres (Cerón y Aristizábal, 2012), que son transformados por los microorganismos donde se incluyen bacterias y hongos principalmente, los cuales dinamizan el ciclo del P a través de procesos de

mineralización, inmovilización y solubilización, que están relacionados con su metabolismo nutricional (Patiño y Sanclemente, 2014) y generan cambios en la composición de la materia orgánica pudiéndose evaluar a través de la relación C/P. De acuerdo a Stevenson (1986), en una relación  $<$  a 200 prevalecerá la mineralización, en donde la planta incorpora P de la solución del suelo y  $>$  a 300 prevalecerá la inmovilización por parte de los microorganismos. Sin embargo, dicha inmovilización por parte de los microorganismos no tiene larga duración y en el balance puede ser beneficioso para la planta, ya que se libera a la matriz del suelo el contenido de P de los microorganismos cuando culmina su ciclo de vida (Stevenson, 1986).

En las parcelas evaluadas en el presente trabajo, los valores C/P indican un proceso de inmovilización de P en el suelo, siendo similares a los resultados obtenidos por Márquez (2016) en suelos del Páramo de Gavidia debiéndose probablemente al lento proceso de mineralización de la MO por las bajas temperaturas de los páramos. Además de que el proceso de mineralización de P por parte de los microorganismos puede verse influenciado por la concentración de P disponible en el suelo, ya que las enzimas que hidrolizan la MO son inducibles (McGill y Cole, 1981). En el caso de la parcela ZA, presentó el menor valor debido a que es el suelo en donde aplicó la mayor cantidad de fertilizantes químicos, lo cual no ocurre en el caso de la parcela AG. Por su parte, la parcela AJ tuvo un mayor valor en dicha relación y probablemente se deba a que haya una influencia del pH que tiende a ser ácido (Sanzano, 2012).

En base a lo explicado anteriormente, se pueden evidenciar distintos efectos en los indicadores químicos de calidad de suelo dependiendo del tipo de manejo al que son

sometidos los suelos, teniendo una mayor fertilidad química la parcela AJ al tener una menor relación C/N y la parcela ZA al tener una menor relación C:P.

En general, los parámetros físicos y químicos de los suelos son necesarios evaluarlos en conjunto con los indicadores biológicos ya que estos primeros se alteran cuando el suelo sufre perturbaciones drásticas (Filip, 2002), mientras que, los indicadores biológicos de calidad de suelo son sensibles a las pequeñas modificaciones que el suelo puede sufrir en presencia de cualquier agente degradante (Klein y col., 1985). Adicionalmente los procesos de descomposición de la MO, el ciclado de nutrientes, entre otros servicios ecosistémicos dependen de manera crítica de la estructura de la comunidad de los microorganismos presentes en el suelo (Beare y col., 1997)

La respiración basal es un indicador muy útil de la labilidad de la materia orgánica del suelo y del estado fisiológico de las comunidades microbianas edáficas, el cual está influenciado por las características fisicoquímicas de la MO, manejo y uso de agroquímicos en el suelo (Zimmermann y Frey, 2002).

Estos agroquímicos disminuyen la actividad de los microorganismos del suelo, ya que pueden influir en la mayoría de las reacciones bioquímicas, entre ellas: mineralización de la M.O, la nitrificación, desnitrificación, la amonificación, las reacciones redox y la metanogénesis (Hussain y col., 2009), demostrándose de esta manera, la estrecha relación que existe entre la actividad biológica de un suelo y su fertilidad química (Ajwa y col., 1999). Esto podría explicar que en el presente estudio, la parcela AG, en donde no hay utilización de ningún tipo de agroquímicos hay una mayor respiración basal con respecto a las parcelas AJ y ZA en donde hay utilización de agroquímicos.

La calidad material del vegetal es definida por los constituyentes orgánicos y los contenidos de nutrientes. La calidad del carbono de un material orgánico depende de las proporciones del carbón soluble, la celulosa (hemicelulosa) y la lignina; en este caso la calidad se refiere a la energía disponible para los organismos descomponedores (Sánchez y col., 2008), por lo que un material vegetal, necesita una mayor energía por parte de los microorganismos para degradarla, por lo que puede provocar una mayor respiración de los mismos, esta podría ser otra explicación de los resultados obtenidos en el presente trabajo, ya que en la parcela AG hay utilización de compostaje a base de leguminosas, el cual puede requerir de gran energía por parte de los microorganismos para su descomposición debido a la alta relación C/N que puede tener (Cabezas y col., 2013), en comparación a la gallinaza implementada en parcela AJ que según Machado (2005) es de fácil descomposición por parte de los microorganismos. En el caso de la parcela ZA, como no hay adición de materia orgánica, la actividad microbiana puede verse disminuida.

La biomasa microbiana se considera el principal agente para la descomposición de la materia orgánica del suelo (MO), las transformaciones de nutrimentos y la estabilidad estructural, así indicador de contaminación del suelo (Brookes y col., 2008; Wright y Islam, 2006). Por su parte, la cantidad de la misma puede verse influida por la cantidad y la calidad de la materia orgánica del suelo, por factores climáticos, uso del suelo y por las características físico-químicas del suelo, lo que lo convierte en un indicador altamente sensible (Dalal, 1998). La biomasa microbiana representa el componente vivo de la MO del suelo, excluyendo animales y raíces de plantas y suele suponer menos del 5% de la MO y es considerado tanto una fuente como un sumidero de nutrientes (Dalal, 1998)

Al evaluarse el carbono microbiano de las distintas parcelas en el presente estudio, se obtuvo que la parcela AJ presentó el mayor valor, seguida de la parcela ZA y por último la parcela AG. Belay y col. (2001) reportaron que en suelos sometidos únicamente a fertilización química hubo un mayor aumento del carbono microbiano que los suelos en donde se implementaron enmiendas orgánicas debiéndose a que los microorganismos son capaces de absorber fácilmente los nutrientes provenientes de la fertilización con N:P:K, en cambio, en el suelo con estiércol tienen que invertir una mayor cantidad de energía para obtener los nutrientes, lo cual podría explicar el hecho de mayores valores en la parcela ZA con respecto a la parcela AG en donde no hay utilización de agroquímicos y hay utilización de compostaje a base de leguminosas, que puede liberar del 46 al 62% de su contenido de C y N en un año en comparación a otras enmiendas orgánicas como residuos de estiércol verde, que libera más del 80% de su contenido de C y N luego de un año de aplicación (Lupwayi y Pronto, 2015). En el caso de la parcela AJ, la utilización de gallinaza, es considerada una enmienda orgánica de alta calidad, en donde los microorganismos obtienen los nutrientes sin tanto costo energético (Machado, 2015). Además de la utilización de labranza mecánica que puede provocar un aumento de la actividad biológica, específicamente de los grupos celulolíticos, que ocasiona una rápida mineralización de los sustratos carbonados de la MO (Alvarez y col., 1988) y la aplicación de fertilizantes químicos como fuente de nutrientes fáciles de absorber, podría explicar los resultados obtenidos en esta parcela.

El coeficiente metabólico ( $qCO_2$ ) también denominado respiración específica, se define como la tasa de respiración (medida como  $CO_2$  desprendido) por unidad de biomasa microbiana (Anderson y Domsch, 1990) y por lo tanto podría evaluar la eficiencia de la

biomasa microbiana en la utilización del carbono disponible para la biosíntesis (Wardle y Ghani, 1995). Este coeficiente ha demostrado ser sensible a cambios en el manejo y uso de suelos y por lo general se encuentra que el  $qCO_2$  es elevado mientras más alto es el estrés del ecosistema ya que los microorganismos emplean una mayor energía en el mantenimiento que en la biosíntesis.

La parcela AG presentó un valor 11 veces mayor con respecto a la parcela AJ y 7 veces mayor con respecto a la parcela ZA, lo cual puede estar relacionado directamente con la facilidad en que los microorganismos obtienen los nutrientes y ocurre la formación de biomasa. En este sentido, la calidad de la materia orgánica en la parcela AG es menor, además de no haber aplicación de fertilizantes químicos, lo que provoca una mayor inversión de energía por parte de la microbiota en el mantenimiento de su estructura. En cambio, en las parcelas ZA y AJ, es posible que la utilización de fertilización química tenga una influencia marcada en la microbiota del suelo ya que al presentar los menores valores, indica que los microorganismos son eficientes en la utilización de carbono con respecto a la otra parcela, debiéndose esto, a la facilidad que tienen los microorganismos en la obtención de nutrientes producto de la fertilización química. Resultados similares fueron obtenidos por Márquez (2016), en donde reporta un coeficiente metabólico menor en cultivos de papa comercial donde hay utilización de fertilizantes químicos con respecto a los suelos cultivados con papa nativa, cuyo valor es mayor.

La mayoría de los procesos de transformación de energía y ciclaje de nutrientes están mediados por las enzimas, las cuales son proteínas catalizadoras que se combinan con sustratos específicos y puede verse influenciada por la temperatura y el pH (Alexander, 1980; Coyne, 2000; Paul y Clark, 2007). Las enzimas son producidas por plantas, animales

y microorganismos pudiendo estar presentes en células muertas y restos celulares que son absorbidos por arcillas e incorporados en sustancias húmicas (Balezientiené y Klimas, 2009). En relación con la mineralización, las enzimas participan en la transformación de compuestos orgánicos complejos a sustancias asimilables por las plantas que catalizan las etapas limitantes en la mineralización de nutrientes razón por la cual su actividad se relaciona con la liberación de nutrientes inorgánicos procedentes de la materia orgánica (Dick y Tabatabai, 1993; Coyne, 2000).

La determinación de la actividad de la deshidrogenasa es un reflejo de las actividades oxidativas de la microbiota del suelo (Ladd, 1978; Skujins, 1978). Esta enzima intracelular está asociada a los microorganismos proliferantes, y no es estabilizada por los coloides inorgánicos (arcillas) y orgánicos (sustancias húmicas) del suelo (Rossel y col., 1997). Además, por medio de la misma ocurre la oxidación biológica de los compuestos orgánicos mediante el proceso de deshidrogenación (Trevors, 1984).

La enzima deshidrogenasa ha sido propuesta como un indicador de la actividad biológica de un suelo (Skujins, 1976), ya que presenta una alta correlación con otros parámetros involucrados con la actividad biológica del suelo tales como: carbono microbiano y la respiración basal (Reddy y Faza, 1989) haciendo más confiable su utilización como indicador biológico de calidad de suelo.

En el presente estudio se observó una mayor actividad de la enzima deshidrogenasa en la parcela AG con respecto a la parcela AJ y ZA que no tuvieron diferencias significativas entre sí. Esto probablemente se deba al efecto negativo de la labranza sobre la actividad de esta enzima, coincidiendo con lo reportado por Toresani y col. (2009) en donde obtuvieron

una disminución de la actividad de la enzima deshidrogenasa en suelos sometidos a labranza convencional, con respecto a suelos en donde se practicó un sistema de siembra directa, debido a que no se realizó una remoción de la MO lo que pudo estimular la actividad de la enzima. Por su parte, una alta disponibilidad de nutrientes en el suelo provenientes de la fertilización química puede reducir la actividad de la enzima hasta en un 13,8 % (Trevors, 1984). Además, la utilización de biocidas, como ocurrió en el caso de las parcelas ZA y AJ (donde hubo utilización de herbicidas, fungicidas, insecticidas y nematocidas), alteran las funciones vitales de los microorganismos y así, indirectamente puede modificar la actividad enzimática del suelo e incluso puede incidir en la síntesis de las mismas (Gimenez, 1987), lo que podría explicar la menor actividad de la enzima deshidrogenasa en estas parcelas con respecto a la parcela AG, coincidiendo con los resultados obtenidos por Alvear y col. (2006), en donde hubo una disminución de la actividad de la enzima deshidrogenasa de hasta un 66% con la utilización de atrazinas (herbicida utilizado en las parcelas AJ y ZA), concluyendo que la durabilidad del efecto de los herbicidas en el suelo, depende de su naturaleza química.

Entre otras enzimas presentes en el suelo, se encuentran las fosfatasa, las cuales son otro grupo importante de exoenzimas del suelo, ya que participan en la mineralización del P orgánico hidrolizando mono, di y tri ésteres de fosfatos y es producidas por plantas y microorganismos, destacando de este último a los HMA que son críticas en la disponibilidad de P para muchas plantas (Graham y Miller, 2005), ya que estos microorganismos utilizan una combinación eficiente de translocación del P acompañada de actividades fosfatasa y fitasa (cuando se encuentra asociada a la planta) (Graham y Miller, 2005).

La actividad de las fosfatasas del suelo son buenos indicadores ya que se relacionan con el suelo y con las condiciones de la vegetación (Herbien y Niel, 1990), responde a cambios en el manejo del suelo y refleja la estructura de la comunidad microbiológica del suelo (Speir y Cowlin, 1991; Sinsabaugh y col., 2002; Lellei-Kovács y col., 2011). Las fosfatasas son ácidas o alcalinas de acuerdo a su pH óptimo de acción (Tarafdar y col., 2001), ya que su máxima actividad ocurre a un rango de pH bajo (6,5) y pH alto (11) respectivamente. La fosfatasa ácida es producida por microorganismos y plantas superiores, pero la alcalina es producida solo por microorganismos (Tarafdar y col., 2001).

En el presente estudio, la actividad de la fosfatasa cuantificada corresponde a la ácida, debido al rango de pH obtenido en los suelos, destacando una mayor actividad en la parcela AG con respecto a AJ y ZA, lo cual se debe a que en estas parcelas con manejo intensivo, la fertilización química incrementa el P disponible del suelo, pudiéndose reprimir la síntesis de la fosfatasa porque inhibe la expresión de los genes PHO (Oshima y col., 1996), para el caso de la parcela ZA lo que coincide con los resultados reportados por Márquez (2016), en donde obtuvo una mayor actividad de la enzima en suelos cultivados con papa en donde no había ningún tipo de fertilización química. En el caso de los resultados obtenidos en la parcela AJ, es posible que los biocidas utilizados durante el ciclo de cultivo disminuyan la actividad de la enzima (Alvear y col., 2006)

En base a lo explicado anteriormente, los indicadores biológicos y bioquímicos de calidad de suelo evaluados en el presente estudio, demuestran una alta sensibilidad según sea el manejo que se le den a los suelos, teniendo una mayor calidad desde este punto de vista las parcelas AG y AJ.

Por su parte, las poblaciones microbianas del suelo están inmersas en un marco de interacciones que afecta el desarrollo de las plantas y la calidad del suelo. Ellas están involucradas en actividades fundamentales que aseguran la estabilidad y la productividad, tanto de los agroecosistemas como de los ecosistemas naturales (Richardson y col., 2009).

Los procesos de renovación y servicios de los ecosistemas son en gran parte microbiológicos, por lo tanto, su persistencia depende del mantenimiento de la biodiversidad microbiana nativa o exógena del suelo (Altieri, 1994), cuyo factor determinante está relacionado en la complejidad de las interacciones microorganismos-suelo y microorganismos-plantas (Garbeva y col., 2004).

Entonces, un análisis de sustentabilidad requiere de un conocimiento detallado de las interrelaciones que se presentan entre los microorganismos que habitan en un suelo con la finalidad de mantener la viabilidad, diversidad de la población y el funcionamiento de las comunidades microbianas siendo esto esencial para la agricultura sustentable (Naiman y col., 2009).

Como se ha venido explicando anteriormente, muchas de las transformaciones físico-químicas del suelo están mediadas por los microorganismos, de los cuales se destacan los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), que establecen asociaciones con las raíces de la mayoría de las plantas vasculares, conociéndose dicha asociación como micorrizas, la cual representa una de las simbiosis más extendidas e importantes sobre el planeta. En esta relación mutualista, altamente interdependiente, el hongo a través de su red de micelio incrementa notablemente el acceso de la planta a nutrientes de escasa movilidad en el suelo (principalmente fósforo) y recibe compuestos carbonados derivados de la

fotosíntesis (Smith y Read, 1997). El papel beneficioso de esta simbiosis tiene un carácter multifuncional confiriéndole además a la planta una mayor resistencia a patógenos y toxinas del suelo, así como un mejor balance hídrico. Además, la presencia de una amplia red de micelio extendida más allá de la rizósfera promueve la estabilización de los agregados del suelo, mejorando su estructura y disminuyendo el riesgo de erosión (Newsham y col., 1995).

Al igual que el resto de los microorganismos del suelo, la comunidad de HMA de un suelo puede verse afectada según el tipo de manejo agrícola al que son sometidos. Cuando ecosistemas naturales son transformados en sistemas de bajos insumos que tienen poca perturbación en el suelo, generalmente no hay una disminución a largo plazo en la diversidad y abundancia de este hongo, a diferencia de cuando se sustituye por sistemas de altos insumos, que puede generar una disminución drástica en la comunidad del mismo. Por lo que evaluar los parámetros micorrízicos, pueden servir como indicadores para evaluar las condiciones de un suelo (Howeler y col., 1987; Wilson y col., 1992; Cuenca y Meneses, 1996) y como una herramienta útil para acercarnos a una agricultura sustentable (Cuenca y col., 2007).

Siguiendo este orden de ideas, en la presente investigación, se observó una mayor micotrofia en la parcela AG, seguida de la parcela AJ y por último la parcela ZA. En el caso de la parcela AG, es importante mencionarla presencia de cultivos de habas y *Lupinus*, los cuales son considerados abonos verdes (Costa y col., 1992), ya que son leguminosas herbáceas que forman la simbiosis tripartita: 1) leguminosa-rizobios, que permite que el sistema se enriquezca en nitrógeno a través del tiempo, mediante la fijación biológica de N<sub>2</sub> y, 2) leguminosa-hongos micorrízicos arbúsculares, por lo que este tipo de plantas son

altamente micotróficas (Sánchez de Prager y col., 2007), denominándose simbiosis tripartita. La colonización de raíces por HMA es estimulada por *Rhizobium* y a la vez el hongo favorece la nodulación (Azcon-Aguilar y Barea, 1992), lo que pudiera ser una explicación de la alta colonización en las raíces estudiadas con respecto al resto de los suelos, además de las otras especies de plantas presentes en este suelo, lo cual indica una mayor diversidad de hospederos. Por su parte, Uchida y col. (2011) señalan que el trigo es un cultivo eficiente para mantener la densidad de esporas y aumentar las tasas de colonización por parte del HMA, el cual es usado en la siembra del presente suelo. Los propágulos fúngicos aumentan con la utilización de hospederos micorrízicos resultados que concuerda con los señalado por Arihara y Karasawa, (2000). El efecto de los HMA en plantas con alta colonización puede variar debido a las diferencias en la efectividad e infectividad de los HMA asociados a las diferentes especies de plantas (Abbott y Robson, 1981).

El compost, usado cada vez más como fertilizante orgánico (Cavagnaro, 2014), puede liberar lentamente nutrientes para plantas y microorganismos ayudando a mantener una disponibilidad de nutrientes media-alta (Scotti y col., 2016; Yang y col., 2017), que puede ser beneficioso para los HMA. Trabajos previos han demostrado que la adición de compost produce un aumento de la colonización de HMA en raíces de las plantas al igual que en la esporulación de los mismos (Labidi y col., 2007; Tanwar y col., 2013; Cavagnaro, 2015), debiéndose posiblemente a varias razones. Primero, el compost usualmente es rico en ácido húmico, el cual estimula el crecimiento de las hifas y mantiene niveles moderados de P disponible en el suelo (Yang y col, 2017) que permiten el crecimiento del HMA, pero no es suficiente para el desarrollo del cultivo (Traseder y Allen, 2002), por lo que se facilita el

establecimiento de la simbiosis, siendo esto una posible explicación de que el compostaje a base de leguminosa utilizado en la parcela AG, tenga un efecto positivo en la colonización de los HMA.

Un impedimento importante para la colonización del HMA en los sistemas agrícolas es que la asociación de micorrizas tiende a disminuir cuando aumenta la concentración de P en el suelo (Menge y col., 1978; Lu y col., 1994). En cambio, cuando disminuye la concentración de P en el suelo, las raíces de las plantas exudan moléculas señalizadoras que estimulan la colonización por parte de los HMA (Nagahashi y col., 1996; Nagahashi y Douds, 2000). Por lo tanto, aumentando la concentración de P de la raíz producto de la fertilización química puede reducir la secreción de estas moléculas señalizadoras, reduciéndose la colonización por parte del hongo. En este sentido, en las parcelas AJ y ZA los resultados mostraron una reducción de la colonización micorrízica. En cuanto a la actividad de labranza mecanizada, en ambos suelos puede influir negativamente en la colonización del hongo, ya que esta actividad produce la ruptura de la red de micelio extraradical (Jasper y col., 1989; Kurlle y Pflieger, 1994) y la consecuente reducción de la colonización de los HMA.

En relación a las estructuras de los HMA, observadas en el presente trabajo, el porcentaje de hifas fue similar entre las tres parcelas evaluadas, sin embargo, fue la estructura con mayor presencia en comparación a los arbuscúlos, enrollados hifales y vesículas, las cuales se originan a partir del desarrollo de las hifas. En cuanto a los arbuscúlos y enrollados son la interfase principal para la incorporación de azúcares por parte del hongo y la transferencia de iones fosfato desde el hongo hasta las células corticales de las raíces de las plantas hospederas (Gianizzi-Pearson, 1991; Smith y Read,

1997), lo que podría indicar una mayor funcionalidad de la simbiosis en la parcela AG, sin embargo es necesario evaluar, a través de métodos bioquímicos la viabilidad de las estructuras de intercambio de nutrientes (van Aarle y col., 2005; Smith y Smith, 2011).

Los hongos micorrízicos producen esporas de origen asexual, caracterizadas por contener un gran número de núcleos y de glóbulos lipídicos (Hepper, 1981), además de carbohidratos y pueden tener diversos tamaños (hasta 500  $\mu\text{m}$  de diámetro), de paredes gruesas y resistentes que contienen quitina (Smith y Read, 2008). Las esporas son producidas rápidamente en presencia de una planta hospedera, de manera que a los 4 a 6 meses se producen miles de esporas del mismo tipo, pudiéndose formar en el micelio extraradical (Gerdemann y Trappe, 1974; Mosse y col., 1981).

El número de esporas presentes en el suelo no siempre está relacionado con la colonización del hongo en la raíz, ya que esto va a depender de las estrategias de colonización de los distintos géneros de HMA y de la producción de diversos tipos de propágulos infectivos como son, los fragmentos de raíces colonizadas por HMA y las hifas que se encuentran en el suelo formando parte de la red de micelio externo de las plantas previamente colonizadas en el ecosistema (Smith y Read, 1997). En este sentido, Klironomos y Hart (2002) encontraron que especies de *Gigaspora* y *Scutellospora* colonizan raíces solo a partir de esporas, en cambio especies de *Glomus* y *Acaulospora* colonizan a partir de hifas, fragmentos de raíz colonizada y esporas. Por su parte, Hart y Reader (2002) encontraron que especies de *Glomus* colonizaron raíces de plantas con mayor rapidez presentando a su vez un mayor desarrollo de micelio interno, en cambio, especies de *Acaulospora* y *Gigasporaceae* desarrollaron poco micelio en el interior de las raíces, pero una amplia red extra-radical. En este contexto, cabe destacar que un número

alto de esporas en el suelo no es criterio suficiente para asegurar una colonización eficiente dentro de la raíz (Abbot y Robson, 1984; Ebbers y col., 1987), y que dependiendo del manejo agrícola (utilización de labranza mecanizada y agroquímicos), el contenido de esporas de HMA en el suelo, puede verse afectado negativamente (Kruckelmann, 1975).

En el presente estudio, la densidad de esporas en la parcela AG, fue significativamente mayor que en la parcela AJ y ZA debido al tipo de manejo agrícola convencional que se realiza en estos últimos. El uso de fertilizantes con P tiene un impacto significativo en la relación entre la planta y el hongo, ya que las cantidades aplicadas superan los requerimientos de los cultivos, resultando en una acumulación de P en el suelo o formación de óxidos de Fe y AL (Boehm y Anderson, 1997; Withers y col., 2001). Ante este escenario, se podría señalar que la asociación simbiótica bajo este tipo de manejo, no estaría prestando beneficios para las plantas desde el punto de vista de la incorporación de P, al promoverse asociaciones menos mutualistas (Cuenca 2015). Es importante destacar que la fertilización disminuye el flujo de carbono hacia las raíces, en cuyo caso sólo los HMA más agresivos serán capaces de colonizar las raíces, además se señala que la aplicación de fertilizantes por largo tiempo puede seleccionar HMA que son menos mutualistas (Johnson 1993). En este sentido, Martensson y Carlgren (1994) encontraron que cantidades moderadas de fertilizantes con P (45 kg P/ ha x año) redujeron el número de esporas hasta en un 50% en cinco años, siendo una posible explicación de la baja densidad de esporas en los suelos mencionados en comparación la parcela AG.

En un trabajo realizado por Cuenca y Meneses (1996) en cultivos de cacao fertilizados, señalan la disminución de la diversidad de HMA en comparación con cultivos sin fertilización. En este trabajo, consideramos necesario realizar estudios más detallados y

enfocados a evaluar los cambios de diversidad de HMA en sistemas agrícolas con diferentes tipos de manejo. Después de la cosecha de las parcelas de ajo y zanahoria, los suelos son colonizados por múltiples malezas las cuales podrían ser hospederos no micorrízicos, además son competitivamente más exitosas, en comparación con las plantas más dependientes de las MA, en un suelo con escaso inóculo (Cuenca 2015).

Además, la utilización de labranza mecanizada, ha sido demostrada que reduce las poblaciones de esporas (Kabit y col., 1998; Boddington y Dodd, 2000), cuyo efecto en los HMA se deba probablemente a la ruptura física del micelio del hongo. Cuando el suelo se disgrega en pequeños fragmentos (6-40 mm), la población de esporas se puede reducir dramáticamente en comparación a un suelo con fragmentos más grandes (>70 mm) (Bellgar, 1993; Picone, 1999).

En el caso de la parcela AG, la utilización de policultivos altamente micotróficos y la ausencia de agroquímicos junto con la eliminación de la labranza mecanizada permiten un mantenimiento de la población de esporas de HMA considerablemente alta a lo largo del tiempo con respecto al resto de las parcelas evaluadas. Estudios realizados por Jansan y col. (2003) estudiaron los efectos de la labranza en un cultivo de maíz y encontraron que esta práctica produce una dramática reducción de HMA del género *Scutellospora*, mientras que las especies que resistieron los diversos tipos de labranza pertenecían al género *Glomus*

Además de los efectos conocidos que tienen los HMA en las plantas, estos pueden mejorar la estructura del suelo y juegan un papel importante en el almacenamiento de carbono en el suelo, todo esto a través de la acción combinada de las hifas extraradicales, y los exudados que son liberados al suelo a través de las mismas (Tisdall y Oades, 1982;

Gupta y Germida, 1988; Miller y Jastrow, 1990). Uno de los compuestos que es liberado en el suelo es la glomalina, una glicoproteína que inicialmente se pensaba que era exudada por la hifa del hongo vivo (Wright y Upadhyaya, 1996) hasta que Driver y col. (2005) encontraron que la glomalina solo es liberada por los HMA en el suelo durante el recambio de hifas luego de la muerte del hongo. Esta proteína está compuesta de 3 a un 5% de N y de un 36 a un 59% C (Lovelock y col., 2004), pudiendo representar hasta un 5% del C y N del suelo (Rillig y col, 2003). La glomalina es un compuesto estable, insoluble al agua, resistente a la degradación por calor y capaz de formar complejos con las partículas del suelo (Wright y col., 1996), la cual se cree que tiene una función celular similar a las chaperoninas, que son proteínas que permiten el plegamiento de otras proteínas (Purin y Rillig, 2007). Al igual que los HMA se ha sugerido usar a la glomalina como indicador biológico del suelo (Rillig y col., 2003; Fokom y col., 2012), ya que se ha encontrado relación con el contenido de carbono en el suelo, micotrofia del sistema, actividades enzimáticas y manejos del suelo (Bai y col., 2009).

En el presente estudio, el contenido de glomalina fácilmente extraíble no tuvo diferencias significativas entre las parcelas evaluadas, sin embargo se observa una tendencia a disminuir cuando el manejo del suelo es más intensivo, siendo mayor en la parcela AG, seguida de la parcela AJ y por último la parcela ZA. Las prácticas de labranza mecanizada producen la ruptura de los agregados del suelo, reducen la abundancia de propágulos de los HMA y expone a la glomalina al ataque microbiano el cual puede reducir su contenido del suelo en un 50% luego de 400 días (Rillig y col., 2003), además, se produce un desplazamiento de aquellas comunidades de hongos que invierten una mayor energía en el desarrollo de micelio extraradical y por ende en una mayor producción de

glomalina, por aquellas especies menos efectivas en la agregación del suelo (Wright y col., 1996), lo que explicaría un mayor contenido de glomalina fácilmente extraíble en la parcela AG con respecto a las parcelas AJ y ZA. Es importante destacar que la utilización de enmiendas orgánicas aumentan el contenido de glomalita total y glomalina fácilmente extraíble, ya que podrían mejorar el microhábitat en el que se desarrollan los microorganismos, facilitando así, el crecimiento microbiano y mejorando la densidad y eficacia de las hifas (Mikha y Rice, 2004; Helgason y col., 2010), lo que podría explicar un mayor contenido de glomalina fácilmente extraíble en la parcela AJ con respecto a la parcela ZA, en donde no hay implementación de MO. Por su parte, el contenido de glomalina total del suelo fue significativamente mayor en la parcela AG, seguido por la parcela ZA y AJ respectivamente. Cabe destacar que la posible razón de que la parcela ZA tuviera un mayor valor que la parcela AJ, en donde hay implementación de enmiendas orgánicas, se deba a que en el proceso de extracción de la glomalina, también se aislen otros tipos de proteínas presentes en el suelo. En este sentido, Rosier y col. (2006) mostraron que tanto la albúmina de suero bovino (una proteína de tamaño similar a la glomalina) y mezclas contenidas en hojarasca no se eliminaron del proceso de extracción.

Debido a la importancia de los HMA en los agroecosistemas, las investigaciones usualmente se enfocan en la forma de aumentar la abundancia por medio de las esporas, colonización de raíces o hifas del suelo, recibiendo poco énfasis la calidad de la comunidad de estos microorganismos (Johnson y col., 1992). Dependiendo de la especie de HMA, pueden ser beneficiosas, tener poco efecto en el crecimiento de las plantas e incluso pueden ser parásitos funcionales en determinadas ocasiones (Johnson y col., 1997). La disminución de diversidad de plantas y determinadas prácticas de manejo del suelo puede llevar a la

reducción de la diversidad de HMA (Cuenca y col., 1998), lo puede indicar el nivel de afectación de un suelo. Por lo que, considerando la comunidad de HMA desde un punto de vista de agricultura sustentable, es necesario promover prácticas agrícolas que permitan una comunidad de HMA diversa, que provoca una mayor resiliencia y productividad de los agroecosistemas (Van der Heijden y col., 1998).

En el presente estudio, los morfotipos observados corresponden a los géneros *Archaeospora*, *Glomus*, *Funneliformis* y *Acaulospora*, siendo la parcela AG la que presentó una mayor cantidad de especies de HMA, con respecto a las parcelas ZA y AJ. En este sentido, Lovera y Cuenca (2007), encuentran que los ecosistemas naturales presentan una mayor cantidad de géneros de HMA en comparación a cuando son perturbados, prevaleciendo en estos últimos los géneros *Glomus*, *Entrophospora* y *Acaulospora*. Esto coincide con lo encontrado en la presente investigación, destacando que en el caso de *Archaeospora myriocarpa* es una especie que se separó del género *Acaulospora* (Oehl y col., 2011). En este sentido, esta especie puede encontrarse en diversos hábitats, ya que se han encontrado reportadas en suelos tropicales de sabana en Brasil (Jobim y col., 2016) y en suelos agrícolas de Suiza, en donde se observó que la actividad de la labranza continua en el suelo, produce el desplazamiento de la especie (Maurer y col., 2014).

Por su parte, la comunidad de HMA puede verse influenciada según la diversidad vegetal micotrófica que se pueda desarrollar en un suelo, siguiendo esta idea, existen reportes que muestra un alto nivel de asociación micorrízica de *G. rubiformis*, por especies vegetales de leguminosas en zonas del Amazonas (Peña y col., 2006), lo que podría explicar su presencia únicamente en la parcela AG, en donde hay distintos cultivos de leguminosas. Sin embargo, también existen reportes de que puede presentar asociaciones

con el ají comercial (*Capsicum sp*) y se encuentra en ecosistemas naturales muy diversos, desde bosques tropicales y no tropicales, hasta ecosistemas desérticos, áridos, de suelos arenosos (Bhatia y col., 1996). Por su parte, la especie *Glomus cf. geosporum*, presenta la misma tendencia de asociación micorrízica con especies leguminosas, esto lo demostró Kjoller y Rosendahl (2001), en donde evaluó la diversidad molecular de hongos Glomeromycota de distintas raíces cultivadas en el campo. Por su parte, también se ha demostrado que la inoculación de plantas de soya con esta especie de HMA, aumenta el desarrollo de la planta (Brewer y Heagle, 1983). En lo que respecta a *F. badium*, se ha reportado en bosques de alta montaña de Argentina, dependiendo de la perturbación del suelo (Soteras y col., 2014) y se ha evidenciado que su presencia está relacionada con la estabilidad de los microagregados del suelo (Carneiro y col., 2015). Es importante resaltar que las especies comentadas anteriormente solo están presente en la parcela AG, pudiéndose inferir que las especies de HMA descritas son efectivas para el desarrollo de los cultivos y la estabilidad de los agregados del suelo.

La menor cantidad de especies de HMA en las parcelas ZA y AJ probablemente se deba a distintos factores, entre los cuales está la fertilización química, en donde es importante destacar que cada especie responde de forma particular a las distintas concentraciones de nutrientes disponibles en el suelo que son captados por la planta, pudiéndose dar un proceso de selección en el que prevalecen las especies de HMA menos efectivas (Jhonson, 1991), lo cual puede ser el caso de *G. brohultii* y *G. trufemii*, que se encontraron en las tres parcelas evaluadas, habiendo aplicación de fertilización química en dos de ellas.

Por su parte, la labranza mecanizada, como se ha mencionado anteriormente tiene efectos negativos en la comunidad de HMA ya que rompen las hifas extraradicales de los hongos, produciéndose un desplazamiento de aquellas especies que invierte una mayor cantidad de energía en la producción del micelio extraradical y son de esporulación lenta (Sieverding, 1991). Ambos factores podrían explicar una menor cantidad de especies identificadas en las parcelas AJ y ZA. Con respecto a la parcela AG, al no utilizar fertilización química ni labranza mecanizada de los suelos, además de la utilización de diversos cultivos micotróficos, permite la estabilidad de la comunidad de HMA a lo largo del tiempo en el agroecosistema (Harinikumar y Bagyaraj, 1988).

Según los parámetros micorrízicos evaluados en el presente estudio, en la parcela AG se encuentra en mejores condiciones desde el punto de vista de estos microorganismos con respecto a las parcelas ZA y AJ.

Entre los microorganismos capaces de formar asociaciones con las raíces de las plantas, se puede encontrar un grupo de *Ascomycetes* anamórficos dematiáceos que colonizan intra e intercelularmente los tejidos de las raíces formando asociaciones que pueden ir desde el mutualismo al parasitismo, dependiendo de la especie que coloniza a la planta. (Jumpponen, 2001). Estos microorganismos son denominados hongos septados oscuros (HSO), los cuales están ampliamente distribuidos desde los trópicos hasta el Polo Norte (Read y Haselwandter, 1981; Currah y Van Dyk, 1986) y han sido encontrados en más de 600 especies de plantas, siendo 59 especies de plantas tropicales (Mandyam y Jumpponen, 2005) y se encuentran a menudo en las plantas micorrizadas, como ocurre en el presente estudio.

Estos microorganismos además de formar microesclerocios pigmentados, de estructura hifal apretada y sinuosa, presentan hifas hialinas y delgadas con cuerpos lipídicos en su interior, denominadas SEF-(systemic endophytic fungi), que colonizan de forma sistémica al hospedante (Barrows, 2003) constituyendo zonas potenciales de transferencia de carbono, pudiendo causar problemas de estimación al evaluar la colonización en las raíces por parte de este hongo (Barrow y Aaltonen, 2001).

El conocimiento que se tiene hasta ahora del papel de los HSO 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, ya que incrementan la disponibilidad de los nutrientes para las plantas (Mandyam y Jumpponen, 2005) y se ha evidenciado que aumenta la biomasa y concentraciones de N y P en plantas superiores, dependiendo de la especie de HSO que colonice la raíz de la planta (Newsham, 2011). Toda esta capacidad está asociada se encuentra asociada a la presencia de una serie de enzimas extracelulares producidas por estos hongos, como son amilasas, celulasas, pectinasas, proteasas y xinalasas encontradas en cepas de HSO como *Pialophora Finlandia* y *Phialocephala fortinii* (Cadwell y col., 2000; Barrow y Aaltonen, 2001; Mandyam y col., 2010).

El suelo AG del presente estudio tuvo un mayor porcentaje de colonización de HSO en las raíces, con respecto a los suelos ZA y AJ, siendo diferente a lo reportado por Márquez (2016), en donde obtuvo una mayor colonización de estos hongos en las parcelas con manejo agronómico comercial, en suelos del Páramo de Gavidia, donde se podría decir que este microorganismo es preponderante en condiciones extremas (Routalainen y col., 2004).

En este sentido, existen reportes de mayor asociación de HSO con las raíces, en zonas con altas concentraciones de metales pesados (Aguirre, 2012). Por su parte, Jumpponen y col. (1998b), obtuvieron que la fertilización con N aumentó la colonización por parte del HSO, a diferencia de cuando no se agregó ningún fertilizante químico. Igualmente existe evidencia de que los HSO se correlacionan positivamente cuando el P se encuentra disponible en el suelo (Jumpponen, 2001; Barrow y Osuna, 2002; Das y Kayang, 2010), lo cual es contrario a lo obtenido en la parcela ZA y AJ, en donde hay alta aplicación de fertilización química.

En el caso de la parcela AG, es posible que la diversidad de plantas presentes pueda influenciar positivamente a la comunidad de HSO, además, es conocido que la utilización de compostas, los cuales tienen una alta estabilidad química ya que pueden poseer compuestos orgánicos complejos difíciles de descomponer por parte de la planta, puede estar estimulando de alguna manera la colonización de estos microorganismos en las raíces de las plantas en este suelo.

Al evaluar el análisis de componentes principales en el presente estudio, se observa una clara separación entre las distintas parcelas evaluadas. Por lo que el manejo agrícola implementado en la parcela AG influye positivamente los indicadores biológicos, algunos indicadores físicos y químicos y todos los parámetros micorrízicos del suelo tales como la respiración basal, el coeficiente metabólico ( $qCO_2$ ), C.C, C/P, N total, C/N, pH, %HSO, %HMA, GT, GFE y densidad de esporas. En este sentido, Stevenson (1982) explica que la incorporación de MO ejerce efectos beneficiosos sobre la fertilidad del suelo y el crecimiento de las plantas, en el que parte del carbono es asimilado en los tejidos microbianos (biomasa microbiana), mejorando las propiedades físicas, químicas y

biológicas del suelo, además de la implementación de diversos cultivos que promueven el desarrollo y diversidad de la comunidad microbiana incluyendo a los HMA y HSO.

En este orden de ideas, las actividades enzimáticas evaluadas en el presente estudio, presentaron una correlación positiva con el manejo agrícola implementado en la parcela AG. Estudios realizados en zonas de pastoreo y de cultivo de papa ubicados en el Páramo altoandino de Colombia (Avellaneda-Torres y col., 2018), con uso convencional de agroquímicos pero sin utilización de labranza mecanizada, obtuvieron una correlación positiva en el PCA realizado, de las actividades enzimáticas y el CO, en las zonas de Páramo, las cuales tenían un menor impacto antrópico por lo que la pérdida de MO era menor. Otros estudios, han demostrado que los sistemas de cultivos afectan de manera diferencial el comportamiento de las enzimas del suelo, por lo que las actividades de las enzimas deshidrogenasa, fosfatasa ácida, carbono microbiano, coeficiente metabólico ( $qCO_2$ ) y niveles de Nt en el suelo, han presentado correlaciones negativas en sistemas de monocultivo en comparación a sistemas orgánicos en donde no hay utilización de agroquímicos y hay rotación de cultivos (Benintende y col., 2008; Karaca y col., 2011). Por otra parte, se ha reportado que la utilización de compost en parcelas agrícolas presentaron un aumento de la actividad de la enzima deshidrogenasa y fosfatasa ácida y alcalina, con respecto a parcelas fertilizadas inorgánicamente (Melero y col., 2007), siendo esto una posible explicación a los resultados obtenidos en la parcela AG.

En otro sentido, las prácticas agrícolas implementadas en la parcela ZA se correlaciona positivamente con algunos indicadores químicos y físicos del suelo, debiéndose esto principalmente a las actividades de fertilización química, la cual contiene nutrientes fácilmente disponibles para las plantas y que su excesivo uso aumenta su concentración en

los suelos (Jaramillo, 2011). Sin embargo, se esperaría que en los suelos donde hay incorporación de MO, como es en el caso de las parcelas AJ y AG, tuviesen una correlación positiva con la MO y CO, pero en el presente estudio se obtuvo una correlación positiva de dichos indicadores químicos con la parcela ZA. En lo que respecta al manejo agrícola implementado en la parcela AJ tuvo una correlación positiva con el carbono microbiano, lo cual podría estar relacionado con la fácil formación de biomasa por parte de los microorganismos, debido a la obtención de nutrientes fácilmente disponibles producto de la fertilización química y la utilización de enmiendas orgánicas de óptima calidad.

Todo indica a partir de lo explicado anteriormente, que las distintas prácticas agrícolas a la que fueron sometidos los suelos del presente estudio, pueden incidir más en algunos indicadores de calidad de suelo que en otros y que dependiendo de la capacidad adaptativa de los microorganismos, su respuesta a los cambios del uso del suelo puede variar, por lo que es importante señalar que la calidad y micotrofia de los suelos pueden verse afectadas según el tipo de manejo agrícola implementado, pero que desde el punto de vista de una agricultura sustentable que permita la conservación de ecosistemas frágiles como los presentes en los Páramos, es necesario la utilización de prácticas agroecológicas que favorezcan la actividad de la microbiota del suelo y permita la conservación de las propiedades químicas y físicas del suelo a lo largo del tiempo.

## CONCLUSIÓN

- Los indicadores de calidad de suelo evaluados en el presente trabajo, presentan cambios según sea el tipo de manejo implementado en los suelos, presentando una correlación positiva con los indicadores biológicos, bioquímicos y los parámetros

micorrízicos, la parcela AG, lo que indica que este tipo de manejo agrícola estimula la actividad de la biota del suelo.

- Los indicadores físicos y químicos de calidad de suelo, se correlacionaron positivamente con las parcelas AJ y ZA, las cuales presentan un tipo de manejo agrícola convencional con la utilización de grandes cantidades de agroquímicos.
- Los parámetros micorrízicos evaluados en el presente estudio, resultaron ser sensibles a los diferentes manejos agrícolas implementados en el suelo, por lo que pueden ser utilizados como indicadores de calidad de suelo.
- Los HMA y los HSO se vieron beneficiados por la actividad agrícola realizada en la parcela AG, con la utilización simultánea de diversos cultivos micotróficos, sin utilización de agroquímicos. Las especies de HMA disminuyeron con la actividad agrícola realizada en las parcelas AJ y ZA, lo que indica un proceso de selección de especies probablemente menos efectivas en la nutrición de las plantas y en la estabilidad de los suelos.
- El número de morfotipos de HMA fue mayor en el suelo AG, producto de la actividad agrícola implementada en este suelo, siendo probable que las mismas sean especies efectivas en la nutrición de las plantas y estabilidad de los suelos, aspectos esenciales para el desarrollo de una agricultura sustentable.
- Desde el punto de vista de agricultura sustentable, el efecto de las diversas prácticas agrícolas en los diferentes indicadores de calidad de suelo y parámetros micorrízicos evaluados en el presente estudio, demostraron que las prácticas agroecológicas de la parcela AG, disminuyen el impacto al ecosistema, teniendo una producción agrícola estable a lo largo del tiempo,

## BIBLIOGRAFÍA

1. Abbot L y Robson A. 1984. The effect of root density, inoculum placement and infectivity of inoculum on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytologist*. **97**. 285-299.
2. Abbot L y Robson A. 1981. Infectivity and effectiveness of five endomycorrhizal fungi: competition with indigenous fungi in field soils. *Australian Journal of Agricultural Research*. **32**. 621-630.
3. Aggarwal A., Kadian N., Tanwar A., Yadav A y Guopta K. 2011. Role of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in global sustainable development. *JANS*. **2**. 340-351.
4. Aguilera, S., 2000. Importancia dela protección de la materia orgánica ensuelos. Simposio Proyecto Ley Protección de Suelo. Boletín N° 14. p. 77–85. Valdivia, Chile.
5. 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.
6. Ajwa, H. A., C. J. Dell, and C. W. Rice. 1999. Changes in enzyme activities and microbial biomass of tallgrass prairie soil asrelated to burning and nitrogen fertilization. *Soil Biol. Biochem*. **31**.769-777.
7. Alberton, O., Kuyper, T., y Summerbell, R. C. 2009. Dark septate root endophytic fungi increase growth of Scots pine seedlings under elevated CO<sub>2</sub> through enhanced nitrogen use efficiency. *Plant and Soil*, **328(1-2)**. 459–470.

8. Alef, K., y Nannipieri, P. 1995. Methods in applied soil microbiology and biochemistry. *London Academic Press*. Londres, Reino Unido.
9. Alexander M. 1980. Introduction to Soil Microbiology. 2ª Ed. John Wiley and Sons, Inc. New York, USA. 467 p.
10. Alfaro J. 2016. Suelos y los abonos orgánicos. INTA. San José, Costa Rica. 106p.
11. Allen, S., Grimshaw, H., Parkinson, C. Quarmby, C. 1974. Chemical analysis of ecological materials. *Blackwell*. Primera edición. Oxford, Reino Unido.
12. Altieri M. 1994. Biodiversity and pest management in agroecosystems. Haworth Press, New York, 185 p.
13. Altieri M. 1995. Agroecology: the science of sustainable agriculture. Boulder, CO: Westview Press.
14. Altieri M y Rosset P. 1995. Agroecology and the conversion of large-scale conventional systems to sustainable management. In press, *International Journal of Environmental Studies*.
15. Altieri M. 1999. AGROECOLOGÍA. Bases científicas para una agricultura sustentable. *Editorial Nordan-Comunidad*. Montevideo.
16. Altieri M. 2009. Agricultura moderna: impactos ecológicos y la posibilidad de una verdadera agricultura sustentable. *Revisión mensual*. **61**. 102-111.
17. Alvear M, López R, Rosas A y Espinoza N. 2006. Efecto de la aplicación de herbicidas en condiciones de campo sobre algunas actividades biológicas. *Soil. Biol. Biochem.* **6**. 64-76.
18. Anderson, J. y Domsch, K. 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soil. *Soil. Biol. Biochem.* **10**. 215-221.

19. Anderson, T y Domsch, K. 1990. Application of ecophysiological quotients ( $qCO_2$  and  $qD$ ) on microbial biomass from soils of different cropping histories. *Soil Biol. Biochem.* **22**. 251-255.
20. Aponte, A. 1993. Alternativa ecológica ante el desastre agropecuario de la región andina costera. *Fonaiap Divulga*, 44 Disponible: [http://sian.inia.gob.ve/repositorio/revistas\\_tecFonaiapDivulga/fd44/texto/alterna.html](http://sian.inia.gob.ve/repositorio/revistas_tecFonaiapDivulga/fd44/texto/alterna.html) (Consultado: abril 2018).
21. Arango S, Montoya J, Vásquez Y y Flor D. 2016. Análisis fisicoquímico y microbiológico del proceso de compostaje a partir de biomasa de leguminosa y ruminaza. *Rev. Colombiana. De.Cienc.hort.* **10**. 345-354.
22. Arihara, J y Karasawa T. 2000. Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Science and Plant Nutrition* **46**. 43-51.
23. Avellaneda-Torres, L., León T., y Torres E. 2018. Impact of potato cultivation and cattle farming on physicochemical parameters and enzymatic activities of Neotropical high Andean *Páramo* ecosystem soils. *Science of the Total Environment*. **30**. 1600-1610.
24. Azcón-Aguilar C y Barea J. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. In: *Mycorrhizal functioning and integrative Plant-Fungal Process*. Ed. By M.F. Allen, Chapman and Hall, New York p. 163-198.
25. Báez A., González A., Etchevers J., Preat C. y Hidalgo C. 2010. Glomalina y secuestro de carbono en tepetates cultivados. *Agrociencias*. **44**. 517-529.
26. Bai C, He X, Tang H, Shan B., y Zhao L. 2009. Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus*

- adsurgens Pall. in the Mu Us sandland, China. *Soil Biology and Biochemistry* **41**. 941–947
27. Baker, 1976. The determination of organic carbon in soil using a probe colorimeter. *Lab, Practice*. **25**. 82-83.
28. Balesdent J, Besnard E, Arrouays D, Chenu C. 1998. The dynamics of carbon in particle-size fractions of soil in a forest-cultivation sequence. *Plant Soil* **201**. 49-57.
29. Balezênteiné L. y Klimas E. 2009. Effect of organic and mineral fertilizers and land management on soil enzyme activities. Effect of organic and mineral fertilizers and land management on soil enzyme activities (Special issue I) **9**. 191-197.
30. Barea J, Azcón R, Azcón C. 2005. Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria to improve plant nutrient cycling and soil structure. *Springer-Verlag*. **30**. 195-212.
31. Barrow J. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern U.S.A. rangelands. *Mycorrhiza*. **13(5)**. 239 - 247.
32. Barrow, J., y 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*, **4**. 199-205.
33. Barrow J y Osuna P. 2002. Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *Journal of Arid Environments*. **51**. 449-459
34. Bautista, A., Etchevers, J., del Castillo, R., Gutiérrez, C. 2004. La calidad del suelo y sus indicadores. *Ecosistemas*. **13(2)**. 90-97.
35. Baylis, S. 1972. Fungi, phosphorus, and the evolution of root systems. *Search* **3**. 257-258.

36. Beare, M, Vikram, M, Tiam, G y Srivastava, S. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of decomposer biota. *Appl. Soil Ecol.* **6**. 87– 108.
37. Belay A, Claassens A y Wehner F. 2002. Soil nutrient contents, microbial properties and maize yield under long-term legume-based crop rotation and fertilization: a comparison of residual effect of manure and NPK fertilizers, *South African Journal of Plant and Soil*, **19 (2)**. 104-110
38. Bellgard S. 1993. Soil disturbance and infection of *Trifolium repens* roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. **3**. 25-29.
39. Benintende, S., Benintende, M., Sterren, M., De Battista, J. 2008. Soil microbiological indicators of soil quality in four rice rotations systems. *Ecol. Indic.* **8 (5)**, 704–708.
40. Bhatia N, Sundari K y Adholeya A. 1996. Diversity and selective dominance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Handbook of vegetation science. H. Lieth, Academic Publishers. p 133-178.
41. Blanco F, Salas E. 1997. Micorrizas en la agricultura: contexto mundial e investigación realizada en Costa Rica. *Agron. Cost.* **1**. 55-67.
42. Boehm M y Anderson D. 1997. A landscape-scale study of soil quality in three prairie farming systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **61**. 1147–1159.
43. Borie G, Aguilera S y Peirano P. 1999. Actividad biológica de los suelos. *Front. agrí.* **5**. 29-32.
44. Bouyoucos, G. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils. *Agron. J.* **54**. 464-465.

45. Boddington C y Dodd J. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol, *Plant Soil*. **218**. 137-144.
46. Brewer P y Heagle A. 1983. Interactions between *Glomus geosporum* and exposure of soybeans to ozone or simulated acid rain in the field. *Phytopathology*. **73**. 1035-1040.
47. Bremmer J., 1982. Inorganic nitrogen. En: A. Miller, D. Keeny (Eds). *Methods of soil analysis*. Part 2. Segunda edición. American Society of Agronomy. Madison, USA.
48. Brookes P., Cayuela M., Contin M., De Nobili M., Kemmitt S., Mondini C. 2008. The mineralization of fresh and humified soil organic matter by the soil microbial biomass. *Waste Management*. **28(4)**. 716-722.
49. Brussaard L, de Ruiter P y Brown G. 2007. Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems y Environment*. **121**. 233-244.
50. Burns, R. 1982. Actividad enzimática en la ubicación del suelo y un posible papel en la ecología microbiana. *Soil. Biol. and Bioch.* **14**. 423-427.
51. Buscher, M. 2007. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist*. **173**. 11-26.
52. Buytaert, W., Céleri, R., De Bievre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. y Hofstede, R. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Eart-Science*. **79**. 53-72.
53. Cabaneiro N, Fernandez I, Pérez L y Carballas T. 2007. Soil CO<sub>2</sub> Emissions from Northern Andean Páramo Ecosystems: Effectsof Fallow Agriculture. *Env. Sci. tech.* **42**. 115-125.

54. Cadwell, B., Jumpponen, A., & Trappe, J. M. 2000. Utilization of major detrital substrates by dark-septate, root endophytes. *Mycologia*.**2**. 230-232.
55. Carneiro M, Ferreira D, Damacena E, Paulino H, Junior O y Siqueira J. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregates from fields of “murundus” converted to agriculture. *Pesq. Agropec. Bras.***50(4)**. 313-321.
56. Carpenedo V y Mielniczuck. 1990. Estado de agregación y calidad de los agregados de latosoles rojos, sometidos a diferentes sistemas de manejo. *Rev. bras.Cienc. suelo*. **14**. 99-105.
57. Casiola, L., Klein, D., Santoro, T. 1964. Soil dehydrogenase activity. *Soil. Sci.* **98**. 371-376.
58. Cavagnaro T. 2014. Impacts of compost application on the formation and functioning of arbuscular mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.* **78**. 38–44.
59. Cavagnaro T. 2015. Biologically regulated nutrient supply systems: compost and arbuscular mycorrhizas-a review. *Adv. Agron.* **129**. 293–321.
60. Cerón L y Aristizábal F. 2012. Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Rev. Colomb. Biotecnol.***14**. 285-295.
61. Chescheir G, Westerman P y Safley L. 1986. Laboratory methods for estimating available nitrogen in manures and sludges. *Agricultural Wastes***18**.175-195.
62. Conway G y Pretty J. 1991. Cosecha no deseada: agricultura y contaminación. *Earthscan*. **28**. 478.
63. Costa M, Calegari A, Mondardo A, Bulisani E, Wildner L, Alcântara P, Miyasaka S y Amado T. 1992. Adubação verde no sul do Brasil. Rio de Janeiro, ASPTA.
64. Coyne M. 2000. Microbiología del suelo: un enfoque exploratorio. Editorial Paraninfo, España. 416 p.

65. Cuenca G. 2015. Las micorrizas Arbusculares: aspectos teóricos y aplicados. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas-432pp
66. Cuenca G y Meneses E. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao in Venezuela. *Plant Soil*. **183**. 315-322.
67. Cuenca G, De Andrade Z, Escalante G. 1998. Diversity of Glomerospores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil. Biol. Bioc.* **30**. 711–719.
68. Cuenca G, Cáceres A, Oirdobro G, Hasmy Z y Urdaneta C. 2007. Las micorrizas arbusculares como alternativa para agricultura sustentable en áreas tropicales. *SciELO*. **32**. 23-29.
69. Cuenca G, Cáceres A y González M. 2008. AM inoculation in tropical agriculture: field results. *Springer*. **3**. 403-417.
70. Currah R y Van Dyk M. 1986. A survey of some perennial vascular plant species native to Alberta for occurrence of mycorrhizal fungi. *Canadian. F. Natur.* **100**. 330–342.
71. Dalal, R.C. 1998. Soil microbial biomass. What do the numbers really mean? *Aust. J. Exp. Agric.* **38**. 649-665.
72. Das P y Kayang H. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophyte colonization in bamboo from Northeast India. *Frontiers of Agriculture in China*, **4(3)**. 375–382.
73. De Clerck F, Singer M y Lindert P. 2003. A 60-year history of California soil quality using paired samples. *Geoderma*. **114**. 215–230.
74. De la Rosa, D. 2005. Soil quality and monitoring based on land evaluation. *Land Degradation & Development*, **16**. 551-559.

75. Di Ciocco C, Sandler R, Falco L y Coviella C. 2014. Actividad microbiológica de un suelo sometido a distintos usos y su relación con variables fisicoquímicas. *Rev. FCA UNCUYO*. **46**. 73-85.
76. Dick W. y Tabatabai M. 1993. Significance and potential uses of soil enzymes. *Soil microb. ecol.* Blain (ed). 95-127.
77. Dick. 1999. Enzyme activities as integrative indicators of soil health. *Bioindic. Soil. Health*. **10**. 121-156.
78. Dick, W. y McCoy, E. 1993. Enhancing soil fertility by addition of compost. *Science and Engineering of composting*:
79. Doran, J y Parkin. 1994. Defining soil quality for a sustainable environment. Soil Science Society of America, Inc. Special Publication No. 35. Madison, Wisconsin, USA. 244 p.
80. Doran, J y Zeiss M. 2000. Soil quality response to long-term nutrient and crop management on a semi-arid Inceptisol. *Appl. Soil Ecol.* **15**. 3-11.
81. Driver J, Holben W y Rillig M. 2005. Characterization of glomalin and hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* **37**. 101-106.
82. Ebberts B, Anderson R y Liberta A. 1987. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie drop seed. *Sporobolus heterolepis* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* **74**. 564-573.
83. Espinosa, J y Molina E. 1999. Acidez y encalado de los suelos. *IPNI*. Primera edición. Quito. Ecuador.
84. FAO. 2000. Actualización profesional en manejo de recursos naturales, agricultura sostenible y pobreza rural. Universidad Nacional de Colombia y Fundación para la investigación y el desarrollo agrícola (FIDAR).

85. FAO. 2016. Estadísticas agrícolas (Venezuela). En: <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>. Consulta: 20 de agosto de 2018.
86. Fassbender, H., y Bornemiza, E. (1994). Química de suelos: con énfasis en América Latina (2.a Ed.). San José, Costa Rica: IICA
87. Fernández R y Trillo N. 2005. Textura del suelo como fuente de heterogeneidad; sus efectos sobre la oferta de agua para las plantas. *UBA-CONICET*. Trabajo de licenciatura. Ciudad de Buenos Aires. Argentina.
88. Ferrer L. y Herrera R. 1985. Especies micorrízicas cubanas. *Rev. Jar. Bot. Nac.* **6**: 75-82.
89. Ferrera, R. y A. Alarcón, A. 2001. La microbiología del suelo en la agricultura sostenible. *Ciencia ergo* **8**. 175-183.
90. Ferreras L, Toresani S, Bonel B, Fernández E, Bacigaluppo S, Faggiolo V y Beltrán C. 2009. Parámetros químicos y biológicos como indicadores de calidad del suelo en diferentes manejos. *Soil. Biol. Bioc.* **21**. 103-114.
91. Filip, Z., 2002. International approach to assessing soil quality by ecologically-related biological parameters. *Agric. Ecos. Env.* **8(8)**. 169–174.
92. Fokom R, Adamou S, Teugwa M, Begoude Boyogueno A, Nana W, Ngonkeu M, Tchameni N, Nwaga D, Tsala Ndzomo G y Amvam Zollo P. 2012. Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil. Till. Res.* **120**. 69–75.
93. Fonte, J., Vanek J, Oyarzun P, Parsa S, Quintero D, Idupulapati M., y Lavelle P, 2011. Avances en agronomía. Primera edición. Cali. Colombia.

94. Galantini A., 2002. Contenido y calidad de las fracciones orgánicas del suelo bajo rotaciones con trigo en la región semiárida pampeana. INTA, Argentina. *RIA*, **30**, 125–146.
95. Gamarra C, Díaz M, Vera M, Galeano M y Cabrera A. 2017. Relación carbono-nitrógeno en suelos de sistemas silvopastoriles del Chaco paraguayo. *Rev. Mex. De Cien. Fores.* **9**. 4-26.
96. Garbeva P, Van Veen J y Van Elsas J. 2004. Microbial diversity in soil: Selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Ann. Rev. Phytop.* **42**. 243-270.
97. 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.
98. Gerdermann J y Trappe J. 1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoir.* **5**. 76
99. Gil-Sotres F., Cepeda C., Leirós M., Seoane S. 2005. Different approaches to evaluating soil quality using biochemical properties. *Soil. Bio. Bioch.* **37**. 877-887.
100. Gimenez V. 1987. Evolución de los biocidas en el suelo. *Bol. San. Veg. Plagas.* **13**. 99-116.
101. Gliessman S. 1998. Agroecology: ecological processes in sustainable agriculture. Ann Arbor Press, Michigan.
102. Gliessman S y col. 2007. Agroecología: promoviendo una transición hacia la sostenibilidad. *Ecos.* **18 (1)**. 13-23.
103. Goites E. 2008. Manual de cultivos para la huerta orgánica familiar. INTA 1ra edición. Buenos Aires. Argentina.

104. González L., Sánchez M., Zapana P., Goncalves M. y González H. 2011. Impacto de herbicidas sobre microorganismos disolventes de fosfatos en suelo rizosférico de plantas de *Solanum tuberosum*. *Teoría y praxis investigativa*. **5**. 11-20.
105. González M, Gutiérrez M y Wright S. 2004. Hongos micorrízicos arbusculares en la agregación y estabilidad del suelo *TERRA latinoamericana*. **5**. 507-514
106. Goulding, T, Murphy D, Macdonald A, Stockdale E, Gaunt L, Blake L, Ayaga L y Brookes P. 2001. The role of soil organic matter and manures in sustainable nutrient cycling. Sustainable management of soil organic matter. CAB International. Edinburgh, UK. 221-342.
107. Graham J, Leonard R y Menge J. 1981. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* **68**. 548–552.
108. Graham J y Miller R. 2005. Mycorrhizas: gene to function. *Plant and Soil*. **274**. 79–100.
109. Grandy A, Robertson G y Thelen K. 2006. Do productivity and environmental trade-offs justify periodically cultivating No-tillcropping systems? *Agron. J.* **98**. 1377-1383.
110. Gupta, V y Germida, J. 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil. Biol. Bioch.* **20**. 777–786.
111. Gutiérrez J, Aguilera L y Gozález C. 2008. Agroecología y sustentabilidad. *Conv. Rev. Cien. Soc.* **46**. 51-87.

112. Harinikumar K y Bagyaraj D. 1988. Effect of crop-rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *Plant Soil*. **110**. 77-80.
113. Hart M y Reader R. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **153**. 335-344.
114. Helgason B, Walley F y Germida J.2010. No-till soil management increases microbial biomass and alters community profiles in soil aggregates. *Appl. Soil Ecol.***46**. 390–397.
115. Hepper C. 1981. Techniques for studying the infection of plants by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under axenic conditions. *New Phytol.***88**. 641-647.
116. Herbien, S y Neal, J. 1990. Soil pH and phosphatase activity. *Comm. Soil Scien. Plant Anual.* **21(5-6)**. 439-456.
117. Hirsch, G. y Braun, U. 1992. Communities of parasitic microfungi. *Fung. Veg. Scien.***19**. 225–250.
118. Hofstede, R. 1995. Effects of Livestock farming and recommendations for management and conservation of paramo grasslands. *Land. Degrad. Reh.* **6**. 133–147.
119. Hofstede, R, Segarra P y Mena P. 2003. Los Páramos del Mundo. Proyecto Mundial de los Páramos. Global Peatland initiative. *ECOCIENCIA*. Quito.
120. Horwath W. 2007. Carbon cycling and formation of soil organic matter. En: Paul, EA (ed.). *Soil microbiology, ecology, and biochemistry*. New York, USA.
121. Howeler R, Sieverding E y Saif S. 1987. Practical aspects of mycorrhizal technology in some tropical crops and pastures. *Plant Soil.***100**. 249-283.

122. Jackson L. 1964. Análisis químico de suelos. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 662 p.
123. Jaizme, V. y Rodríguez, A. 2008. Integración de microorganismos benéficos (hongos micorrízicos y bacterias rizosféricas) en agrosistemas de las Islas Canarias. *Agroec.* **3.** 33 - 39.
124. Jaramillo, F. 2001. Introducción a la Ciencia del Suelo. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. ICNE. p 435–437.
125. Jaramillo J. 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Medellín: Publicaciones Universidad Nacional de Colombia – Medellín. 595 p.
126. Jasper D, Abbott L y Robson A. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **112.** 93-99.
127. Ji, C., Yang, Y., Han, W., He, Y., Smith, J., y Smith, P. (2014). Climatic and edaphic controls on soil pH in alpine grasslands on the Tibetan Plateau, China: A quantitative analysis. *Pedosphere.* **24(1).** 39-44.
128. Jobim K, Oliveira B y Goto B. 2016. Checklist of the *Glomeromycota* in the Brazilian Savanna. *Mycotaxon.* **131.** 255.
129. Johansen, A. y Jensen, ES. 1996. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil. Biol. Bioch.* **28.** 73-81.
130. Johnson N, Pflieger F, Crookston R, Simmons S y Poland P. 1990. Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phyto.* **117.** 657-663

131. Johnson N y Pflieger F. 1992. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae and cultural stresses. *Amer. Soc. Of Agronomy*. **54**. 71-99.
132. Johnson N y col. 1992. Mycorrhizae- possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean. *Agron. J.***84**. 387-390.
133. Johnson N, Graham J y Smith F. 1997 Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.* **135**. 575-586.
134. Joinville S., Revault M., Quiquampoix H, Baron M. 2004. Structural Effects of Drying and Rehydration for Enzymes in Soils: Kinetics-FTIR Analysis of Chymotrypsin Adsorbed on Montmorillonite. *J. Col. Interface Scien.***273**. 414–425.
135. Jumpponen, A., y Trappe, J. 1998. Dark septate endophytes: A review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist*.**140**. 295-310.
136. Jumpponen A, Mattson K y Trappe J. 1998b. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii*: interactions with soil nitrogen and organic matter. *Mycorrhiza***7**. 261–265
137. Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes? Are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* **11**. 207-211.
138. Kabir Z y col. 1998. Vertical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi under corn (*Zea mays L.*) in no-till and conventional tillage systems. *Mycorrhiza*. **8**. 53-55.
139. Karaca, A., Cetin, S., Turgay, O y Kizilkaya, R. 2011. Soil enzymes as indication of soil quality. In: Shukla, G., Varma, A. (Eds.), Soil Enzymology. vol. 22. Springer, Berlin Heidelberg, pp. 119–148.

140. Karasawa, T, Kasahara, M y Takebe. 2002. Differences in growth responses of maize to preceding cropping caused by fluctuation in the population of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil. Biol. Bioch.* **34**. 851-857.
141. Karlen, L., Mausbach, J., Doran, W., Cline, R, Harris, R. y Schuman, G. 1997. Soil quality: a concept, definition and framework for evaluation. *Soil. Scien. Soc. America J.* **61**. 4-10.
142. Karlen, D, Andrews, S y Doran, J. 2001. Soil quality: current concepts and applications. *Advances in Agronomy*, **74**. 1-40.
143. Kjoller, R y Rosendahl, S. 2000. Effects of fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi: differential responses in alkaline phosphatase activity of external and internal hyphae. *Biolo. Fert. Soil.* **31**. 361-365.
144. Kjoller R y Rosendahl S. 2001. Diversidad molecular de hongos glomaleanos (micorrizas arbusculares) determinadas como secuencias de AADN específicas de *Glomus* de distintas raíces de guisantes cultivados en el acampo. *CambridgeCore.* **105(9)**. 1027-1032.
145. Klein A., Sorensen L y Redente E. 1985. Soil enzymes: a predictor of reclamation potential and progress, in: Tate, R.L., Klein, D.A. (Eds.), *Soil Reclamation Processes. Microbiological Analyses and Applications*, 273–340.
146. Klironomos J y Hart M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza.* **12**. 181-184.
147. Klute, A. 1986. Water retention: laboratory methods. *Methods of Soil Analysis: Part 1—Physical and Mineralogical Methods*, 635-662.
148. Kruckelmann, H.W., 1975. Effects of fertilizers, soils, soil tillage, and plant species on the frequency of *Endogonechlamydo* spores and mycorrhizal infection in

- arable soils. In: F.E. Sanders, B. Mosse and P.B. Tinker (Editors), *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, pp. 511-525.
149. Kurle J y Pflieger F. 1994. The effects of cultural practices and pesticides on VAM fungi. In. *Mycorrhizae and plant health*. Ed. FL. Pflieger and R.G Linderman. Minnesota. APS. Press. p. 101-132.
150. Labidi S, Nasr H, Zouaghi M y Wallander H. 2007. Effects of compost addition on extra-radical growth of arbuscular mycorrhizal fungi in *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* savanna in a pre-Saharan area. *Appl. Soil Ecol.* **35** 184–192.
151. Labrador J. 2008. Manual técnico de manejo del suelo en los sistemas de producción ecológica. *SEAE*. Valencia. España.
152. Lacasta C, Benítez M, Maire N, Meco R. 2006. Las rotaciones de cultivos en los agroecosistemas de cereales y su influencia sobre diferentes parámetros bioquímicos. *SEAE*. Toledo. España.
153. Ladd, J. 1978. Origin and range of enzymes in soils. *Soil Enzymes*. R. Burns (Ed.). Academic Press Inc., New York. pp. 51-96.
154. Lal, R. 1989. Conservation tillage for sustainable agriculture: Tropic vs temperate environments. *Adv. Agron.* **42**: 1073-1082.
155. Lal, R. 1998. Soil quality and agricultural sustainability. In: *Soil quality and agricultural sustainability*. (Ed. R. Lal). Ann Arbor Press, Chelsea, MI. p. 3
156. Lal, R. 1999. *Soil Quality and Soil Erosion*. Soil and Water Conservation Society, CRC Press, Boca Raton, 329.
157. Lampkin N. 1990. *Agricultura ecológica*. Tercera edición. Nueva York. USA.

158. Landres, P., Verner J, y Thomas W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conserv. Biol.* **2**. 316–328.
159. Lellei-Kovács, E., Kovács-Láng, E., Botta-Dukát, Z., Kalapos, T., Emmett, B y Beier, C. 2011. Thresholds and interactive effects of soil moisture on the temperature response of soil respiration. *Europ.J. Soil. Biol.* **47(4)**. 247-255.
160. Llambí, L., Sarmiento, L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos*. **11(1)**. 1-14.
161. Llambí, L., Soto-W, A., Céleri, 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.
162. Lovelock C, Wright S, Clark D y Ruess R. 2004. Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *J Ecol.* **92**. 278–287.
163. Lovera M y Cuenca G. 2007. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and soil mycorrhizal potential of natural savanna savannah disturbed the great plains, Venezuela. *Interciencia*. **32**. 108-114.
164. Lu S, Braunberger P y Miller M. 1994. Response of vesicular-arbuscular mycorrhizae of maize to various rates of P addition to different rooting zones. *Plant Soil*. **158**. 119–128.
165. Lupwayi N y Pronto Y. 2015. Liberación de carbono y nitrógeno a partir de residuos de cultivos de leguminosas para tres cultivos subsiguientes. *ACSESS*. **76. 6**. 1650-1659.

166. Machado D. 2005. Un enfoque agroecosistémico 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.
167. Malagón D. 1991. Génesis y taxonomía de los andisoles colombianos. Bogotá. Colombia.
168. Mandyam K. y Jumpponen A. 2005. Abundance and possible functions of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Stud. Mycol.* **53**. 173-189.
169. Mandyam, K., Loughin, T., y Jumpponen, A. 2010. Isolation and morphological and metabolic characterization of common endophytes in annually burned tallgrass prairie. *Mycologia*, **102**, 813-821.
170. Mardones A. 1997. Normas técnicas para el cultivo del ajo en la zona sur. *INIA REMEHUE*. Boletín técnico N°: 240.
171. MARN. 2000: Primer informe de Venezuela sobre Diversidad Biológica. Caracas, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales.
172. Márquez M. 2016. 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. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
173. Martensson A y Carlgren K. 1994. Impact of phosphorus fertilization on VAM diaspores in 2 Swedish long-term field experiment. *Agric. Ecosyst. Environ.* **47**. 327–334.

174. Martin, N. y Adad, I. 2006. Generalidades más importantes de las ciencias del suelo. En: *Disciplina Ciencias del Suelo. Tomo I. Pedología*. Universidad Agraria de La Habana. Cuba. 504 p.
175. Martínez, C. 2004. Los misioneros salesianos y el movimiento indígena de Cotopaxi, 1970-2004. *Debate Análisis*. Ecuador Debate No. 63.
176. Maurer C, Rüdy M, Chervet A, Sturny W, Flisch R y Oehl F. 2014. Diversité des champignons mycorhiziens arbusculaires sous semis direct et sous labour. *Envir.* **10**. 398-405.
177. McGill W y Cole C. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma*. **26**. 267-286.
178. 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**. 495-501.
179. McGuinness, H. 1993. Living soils: sustainable alternatives to chemical fertilizers for developing countries. (Manuscrito sin publicar) New York: Consumers Policy Institute.
180. Melero, S., Madejón, E., Ruiz, J., y Herencia, J. 2007. Chemical and biochemical properties of a clay soil under dryland agriculture system as affected by organic fertilization. *Eur. J. Agron.* **26 (3)**. 327-334.
181. Mendoza, J. 2005. Análisis causa-efecto del deterioro agroecológico y ambiental en cuatro comités de riego, subcuenca Alto Motatán, municipio Miranda, estado Mérida. Tesis de licenciatura. Trujillo. Venezuela.

182. Menge J, Steirle D, Bagyaraj J, Johnson L y Leonard R. 1978. Phosphorus concentration in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytol.* **80**. 575–578.
183. Mikha M y Rice C. 2004. Tillage and manure effects on soil and aggregate-associated carbon and nitrogen. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **68**. 809–816.
184. Miller R y Jastrow J. 1990. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry.* **22**. 579–584.
185. Molina P y Rosa O. 2012. Impacto ambiental de agroquímicos en los altos Andes merideños. *Visión gerencial.* **2**. 326-340.
186. Molinillo, M. 1992: Pastoreo en ecosistemas de páramo: Estrategias Culturales e Impacto sobre la Vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida.
187. Molinillo, M. y M. Monasterio. 1997: Pastoralism in paramo environments: practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain. Resear. Devel.* **17(3)**. 197-211.
188. Molinillo, M. y M. Monasterio. 2001: Uso del espacio en sistemas pastorales andinos: una Comparación Mediante SIG y EMC. IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable en Los Andes. La Estrategia Andina para el Siglo XXL Universidad de Los Andes. Mérida.
189. Monasterio M. 1980. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. 93-158, in M. Monasterio(ed.): Estudios ecológicos en los Páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
190. Monasterio, M. 1980b. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas.

- En: Monasterio, M. (ed.), Estudios ecológicos en los páramos andinos. Universidad de los Andes. Mérida.
191. Monasterio, M., y M. Molinillo. 2002: Integrando el desarrollo agrícola y la conservación de áreas frágiles en los páramos de la cordillera de Mérida, Venezuela. Memorias del Congreso Mundial de Páramos. Paipa.
192. Monasterio, M. y J. Smith. 2002: Distribución de los sistemas agrícolas con descansos largos y el proceso de intensificación productiva en la cuenca alta del Río Chama, cordillera de Mérida. Presentación Final del Proyecto: Fertilty Management in the Tropical Andean Mountains: Agrecological Bases for a Sustainable Fallow Agriculture (Tropandes).
193. Montilla M, Herrera R, and Monasterio M. 1992. Micorrizas vesiculo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesion-regeneracion en los Andes tropicales. *Sueloy planta*.**2**. 59-70.
194. Montilla M, Herrera R, y Monasterio M. 2002. Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en Páramos Andinos venezolanos. *ECOTROPICOS*. **15**. 85-98.
195. Mortola N y Lupi, A.M. 2011. Indicadores de calidadde suelo para el manejo sustentable de losagroecosistemas productivos en Argentina. VI Congreso Iberoamericano de Física y QuímicaAmbiental. México.
196. Mosse B, Stribley D y Le Tacon F. 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. *Advanc. Microb. Eco*. **5**. 137-210.
197. Mujica H. 2012. Crecimiento, desarrollo, producción y calidad del ajo (*Alliumsativum*L.) en respuesta a la densidad de siembra y la nutrición potásica. Universidad de Carabobo.Tesis de licenciatura. Maracay. Venezuela.

198. Myers R, Palm C, Cuevas E, Gunatilleke I y Brossard M, 1994. The synchronization of nutrient demand. The biological management of tropical soil fertility. John Wiley and Sons, Inc, pp. 81-116.
199. Nagahashi G, Douds D, y Abney G. 1996. Phosphorus amendment inhibits hyphal branching of the VAM fungus *Gigaspora margarita* directly and indirectly through its effect on root exudation. *Mycorrhiza*. **6**. 403–408.
200. Nagahashi G y Douds D. 2000. Partial separation of root exudate components and their effects upon the growth of germinated spores of AM fungi. *Mycol. Res.* **104**. 1453–1464.
201. Naiman A, Latronico A y García de Salamone E. 2009. Inoculation of wheat with *Azospirillum brasilense* and *Pseudomonas fluorescens*: impact on the production and rhizospheric microflora. *Eur. J. Soil Biol.* **45**. 44-51.
202. Nannipieri, P., Ceccanti, B., Grego, S., 1990. Ecological significance of biological activity in soil, in: Bollag, J.M., Stotzky, G. (Eds.), *Soil Biochemistry*, **6**. 293–355.
203. Navarro, A. y col. 2008. Indicadores físicos del suelo bajo labranza de conservación y su relación con el rendimiento de tres cultivos. *Agricultura Técnica en México*. **34(2)**. 151
204. Newsham K, Fitter A y Watkinson AR. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizae. *TREE*. **10**. 407-411.
205. Newsham, K. 2011. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytol.* **190**: 783– 793

206. Oberson, A; JM Bessonm; N Maire y H Sticher. 1996. Microbiological processes in soil organic phosphorus transformations in conventional and biological cropping systems. *Biol Fertil Soils*. **21**. 138-148.
207. Ochoa V, Belén H, Gómez B, García R. 2007. Actividades enzimáticas como indicadores de calidad del suelo en agroecosistemas ecológicos. *Ini Inv*. **2**.
208. Oehl F, Sieverding E, Mäder P, Dubois D, Ineichen K, Boller T, Wiemken A. 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecos. Ecol*. **138**. 574 - 583.
209. Oehl F, Da Silva G, Goto B y Sieverding E. 2011. New recombinations in *Glomeromycota*. *Mycotaxon*. **117**. 429-434.
210. Olsen, R., Cole, V., Watanabe, F., Dean, L. 1954. Estimation of available phosphorous in soils by extraction with sodium bicarbonate. *Circular*. **939**. 1-18.
211. Oshima Y, Ogawa N y Harashima S. 1996. Regulation of phosphatase synthesis in *Saccharomyces cerevisiae* – a review. *Gene*. **179**. 171–177
212. Otero J., Figueroa A., Muñoz F., Peña M. 2011. Loss of soil and nutrients by surface runoff in two agro-ecosystems within an Andean paramoárea. *ELSEVIER*. **37**. 2035-2043.
213. Oyetunji, O.J., and O. Osonubi. 2007. Assessment of influence of alley cropping systems and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on cassava productivity in derived savanna zone in Nigeria. *World. J. Agric. Scien*. **3(4)**. 489-497.
214. Paolini J. 2018. Actividad microbiológica y biomasa microbiana en suelos cafetaleros de los Andes venezolanos. *Terra Latinoamericana*. **36**. 13-22.
215. Pastor M, Castro J., Humanes M y Muñoz J. 2000. Sistemas de manejo del suelo en olivar de Andalucía. *Edafología*. **8**. 75-98.

216. Patiño C y Sanclemente O. 2014. Los microorganismos solubilizadores de fósforo (MSF): una alternativa biotecnológica para una agricultura sostenible. *Entramado*. **10**. 288-297.
217. Paul E y Clark F. 1989. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press. San Diego, USA.
218. Paul E y Clark F. 2007. Soil Microbiology and Biochemistry. Academic Press. 275 p.
219. Pedraza Y. 2011. Caracterización general de suelos afectados por bromometano. *GAlA*. Curricular de ingeniería ambiental.
220. Pedraza R, Teixeira K, Scavino A, García I., Baca B, Azcón R, Baldani L, Bonilla R.2010. *Rev.Corpoica*.**11**. 155-164.
221. Peña C, Cardona G, Mazorra A, Arguellez J, Arcos A. Micorrizas arbusculares de la amazonia colombiana. Catálogo Ilustrado. Instituto Amazónico e Investigaciones Científicas. *SINCHI*. 90 p.
222. Phillips, J., Hayman, D. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Br. Mycol. Soc.* **55**. 158-161.
223. Picone C. 1999. Comparative Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Lowland Tropical Forest and Pasture. Ph.D. Thesis. University of Michigan, Ann Arbor, MI.
224. Pineda N., López R., Jaimes E., Colmenares C. 2016. Variabilidad fisiográfica y morfológica de suelos ocupados por sistemas hortícolas, subcuena Alto Motatán, estado Mérida, Venezuela. *Rev.Fac. Agron. (LUZ)*.**33**. 265-291.

225. Pla, I.1990. La degradación y el desarrollo agrícola de Venezuela. *Agron. trop.* **40.** 43-48.
226. Pla, I.2006. Problemas de degradación de suelos en el mundo: causas y consecuencias. X Congreso Ecuatoriano de la Ciencia del Suelo.
227. Porta Jy col. 2003. Edafología: para la agricultura y el medio ambiente. 3ra. ed. Mundi-Prensa. Madrid, España. 929.
228. Purin S y Rillig M. 2007. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *ELSEVIER.* **51.** 123-130.
229. Quilambo, R. 2003. The vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Africa J. Biotech.* **2.** 539-546.
230. Read D. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, **47.** 376-391.
231. Read D y Haselwandter K. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytol.* **88.** 341-352.
232. Reddy, G., Faza A y Bennet R. 1987. Activity of enzymes in rhizosphere and non-rhizosphere soils amended with sludge. *Soil Biol. Biochem.* **19.** 203-205.
233. Rhoades, J. 1982. Soluble salts. *Methods. Soil. Anal.* **2.** 167-178.
234. Richardson A, Barea J, McNeill A y Prigent C. 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil.* **321.** 305-339
235. Rillig M, S Wright, K Nichols, W Shmith y M Torn. 2001. Large contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil.* **233.** 167-177.

236. Rillig M, P Ramsey, S Morris, E Paul. 2003. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to soil-use change. *Plant Soil* **253**. 293-299.
237. Rillig, M. 2004. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* **84**. 355–363.
238. Rosell, R.A., 1999. Materia orgánica, fertilidad de suelos y productividad de cultivos. Proceed. XIV Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo. Pucón, Chile.
239. Rosier C, Hoye A y Rillig M. 2006. Glomalin related soil protein: assessment of current detection and quantification tools. *Soil Biol. Biochem.* **38**, 2205–2211.
240. Rossel, D., J. Tarradellas, G. Bitton y Morel J. 1997. Use of enzymes in soil ecotoxicology: a case for dehydrogenase and hydrolytic enzymes. In: Soil Ecotoxicology. J. Tarradellas, G. Bitton and D. Rossel (Eds.). Lewis Publishers. Boca Raton, Florida. pp. 179-206.
241. Rosset P. 1998. La crisis de la agricultura convencional, la sustitución de insumos, y el enfoque agroecológico. Oakland, California, EUA.
242. Routalain A, Vare H, Pksanen J y Tuomi, J. 2004. Root fungus colonization along an altitudinal gradient in north Norway. *Arct. Acnt. Alp. Res.* **36**. 239-243.
243. Sadowsky, J., Hanson, J., y Schilder, C. 2012. Root colonization by ericoid mycorrhizae and dark septate endophytes in organic and conventional blueberry fields in Michigan. *Intern. J. Fruit Scien.* **12**. 169–187.
244. Sánchez de Prager M, Posada R, Velásquez D y Narvaez M. 2010. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Universidad Nacional de Colombia, Palmira.

245. Sánchez, S., Crespo G, Hernández M y García Y. 2008. Factores bióticos y abióticos que influyen en la descomposición de la hojarasca en pastizales. *Pastos Forrajes*. **31**. 99-108.
246. Sánchez J., Armbrrecht I y Montoya J. 2015. Hongos formadores de micorrizas arbusculares y su efecto sobre la estructura de los suelos en fincas con manejos agroecológicos e intensivos. *Agroec. Soil. Use. Syst.* **64**. 289-296.
247. Sanzano, A. 2012. El fósforo del suelo. Química del suelo. Cátedra de edafología. FAZ. UNT. Buenos Aires, Argentina.
248. Saña J, Moré J, Cohí A. 1996. La gestión de la fertilidad de los suelos. Madrid, España.
249. Sarmiento I, Monasterio M, Montilla M. 1993. Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agricultura in the venezuelan high Andes. *JSTOR*. **13**. 167-176.
250. Schwab S, Menge J y Tinker P. 1991. Regulation of nutrient transfer between host and fungus in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* **117**. 387–398.
251. Scotti R, Pane C, Spaccini R, Palese A, Piccolo A, Celano, G, y col. 2016. On-farm compost: a useful tool to improve soil quality under intensive farming systems. *Appl. Soil Ecol.* **107**. 13–23.
252. Sharpley, A.N.; Tunney, H. 2000. Phosphorus research strategies to meet agricultural and environmental challenges of 21st century. *J. Environ.* **29**. 176-181.
253. Sieverding, E. 1986. El papel de las micorrizas en la agricultura. *Suelos Ecuatoriales*. **16**. 52-59.

254. Sieverding E. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agroecosystems, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), Eschborn, Germany.
255. Singer J. y Munns N., 1996. Soils. An introduction. Third edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. 480 p.
256. Singer M., y Ewing, S. 2000. Soil quality. In: M. Summer (Ed.), Handbook of soil science. CRC Press. Primera edición. Boca Ratón, Estados Unidos.
257. Sinsabaugh, R, Carreiro M y Repert, D. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, **60(1)**, 1-24.
258. Six J, Paustian K, Elliot E y C Combrink. 2000. Soil structure and organic matter. Distribution of aggregate-size classes and aggregate associated carbon. *Soil Sci.* **64**. 681-689.
259. Skujins, J. 1978. History of abiotic soil enzyme research. Soil Enzymes. Burns R.G. (Ed.). Academic Press, Inc., London. pp.1-49.
260. Smith, S y Read D. 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizas. Mycorrhizal Symbiosis 2da edición, *Academic Press*. London. 9-160.
261. Smith S y Read D. 2008. Mycorrhizal symbiosis, Third edition. Academic, London.
262. Smith, S y 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

263. Sosa A, Ruiz G, Barzante I, Mendoza A, Etchevers J, Padilla J y Castellanos J. 2013. Absorción de nitrógeno, fósforo y potasio en zanahoria (*Daucus carota* L.) cultivada en el Bajío de México. *IAH*. **11**. 27-30.
264. Soteras F, Grilli G, Cofré M, Marro N y Becerra A. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal composition in high montane forests with different disturbance histories in central Argentina. *App. Soil. Ecol.* **85**. 30-37.
265. Speir, T y Cowling J. 1991. Phosphatase activities of pasture plants and soils: relationship with plant productivity and soil P fertility indices. *Biol. Fert. Soils*. **12(3)**. 189-194.
266. Springob G y 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.
267. Stahlschmidt, O. 1989. Manejo de la dormancia/brotación en bulbos de ajo. *INTA*. La Consulta, Argentina.
268. Stevenson J. 1982. Humus Chemistry. Genesis, Composition, Reactions. John Wiley and Sons. New York. 443 pp.
269. Stevenson J. 1986. Cycles of soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrient. John Wiley & Sons. New York.
270. Studdert, G., Echeverría H., Casanovas, E. 1997. Crop pasture rotation for sustaining the quality and productivity of a Typic Argiudol. *Soil. Scien. Soc. Amer. J.* **61**. 1466-1472.
271. Suñer L. 2015 Formas de fósforo edáfico como indicadores del efecto de las prácticas de manejo en la región Pampeana Argentina. Tesis doctoral. La Coruña. Argentina.

272. Swift M. 1984. Soil biological processes and tropical soil fertility. *Biology International*. **5**. 1-35
273. Tabatabai, M., Bremmer, J. 1969. Use of p-nitrophenylphosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil. Biol. Biochem.***1**. 301-307
274. Taboada M y Taboada M. 2003. Estabilidad estructural de horizontes superficiales de suelos de prado y cultivo de la provincial de Coruña. *Edafología*. **10**. 131-137.
275. Tanwar A, AggarwalA, Yadav A, y Parkash V. 2013. Screening and selection of efficient host and sugarcane bagasse as substrate for massmultiplication of *Funneliformis mosseae*. *Biol. Agric. Hortic.* **29**. 107–117.
276. Tarafdar, J., Yadav, R. & Niwas, R (2001). Relative efficiency of fungal intraand extracellular phosphatases and phytase. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **165**. 17-19
277. Taylor B, Parkinson D y Parsons W. 1989. N and lignin as predictors of litter decay rates: a microosm experiment. *Ecology*. **70**, 97-104.
278. Tibbett M y Sanders F. 2002. Ectomycorrhizal symbiosis can enhanceplant nutrition through improved access to discrete organic nutrientpatches of high resource quality. *Ann. Bot.* **89**. 783–789.
279. Tisdall J y Oades J. 1982. Organic matter and water stable aggregates in soil. *J. Soil. Scien.***33**. 141–163.
280. Toresani S, Bonel B, Ferreras L, Magra G, Dickie M, Galarza C y Faggioli V. 2009. Indicadores biológicos, físicos y químicos del suelo en sistemas de labranza y fertilización. *INTA EEA OLIVEROS*. **42**. 77-81.

281. Toro, J. 2008. Efecto del suministro de gallinaza sobre el proceso de nitrificación en suelos agrícolas de los Páramos de Mérida. Universidad de Los Andes. Tesis de licenciatura. Mérida. Venezuela.
282. Trappe J, Molina R y Castellano M. 1984. Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Ann. Rev. Phytopath.* **22**. 331-359.
283. Treseder K y Allen F. 2002. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytol.* **155**. 507–515.
284. Trevors, J. 1984. Dehydrogenase activity in soil. A comparison between the INT and TTC assay. *Soil Biol. Biochem.* **16**. 673-674.
285. Uchida, T., Kobayashi H y Yoshino N. 2011. Effects of arbuscular mycorrhizal colonization on soybean nutrient uptake during ripening period with barley covercropping. *Japan. J. Crop. Scien.* **80**. 277-283.
286. Uma E., Sathiyadash K., Loganathan J. y Muthukumar T. 2012. Tree species as hosts for arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungi. *J. For. Research.* **23**. 641-649.
287. United States Department of Agriculture USDA. (2015). Clases agrológicas. Revisado: 12 de noviembre de 2018. <http://www.edafologia.net/evaluacion/tema2/agrologicas.htm>
288. Van Aarle I., Cavagnaro T., Smith S., Smith F y Dickson, S. 2005. Metabolic activity of *Glomus intraradices* in Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New. Phytol.* **166(2)**. 611-618.
289. Van der heijden y col. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plants biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**. 69-72.

290. Veihmeyer, F. J., and A. H. Hendrickson. 1931. The moisture equivalent as a measure of the field capacity of soils, *Soil Sci.*, **32**. 181–194
291. Visser, S. y D. Parkinson. 1992. Soil biological criteria as indicators of soil quality. *Soil Microorg.* **7**. 25-31.
292. Wardle D y Ghani A. 1995. Critique of the microbial metabolic (qCO<sub>2</sub>) as indicator of disturbance and ecosystem development. *Soil Biol. Biochem.* **27**. 1601-1610.
293. Wilson J y col. 1992. Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Côte d'Ivoire. *Mycorrhizas in Ecosystems*. CAB International, Egham, Surrey, U.K. p. 268-275.
294. Withers P, Edwards A y Foy R. 2001. Phosphorus cycling in UK agriculture and implications for phosphorus loss from soil. *Soil Use Manage.* **17**. 139–149.
295. Wooster L y Swift J. 1994. The Biological Management of Tropical Soil Fertility. *John Wiley and Sons Inc*, UK, 242p.
296. Wright S, Franke-Snyder M, Morton J y Upadhyaya A. 1996. Time course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant Soil*. **181**. 193–203
297. Wright S y Islam K. 2005. Microbial biomass measurement methods, pp. 1067-1070. In: R. Lal (ed.). *Encyclopedia of Soil Science*, Second Edition. Taylor and Francis Group, New York.
298. Wright S y Upadhyaya A. 1996. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein from arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.* **161**. 575–586.

299. Yang W, Guo Y, Wang X, Chen C, Hu Y, Cheng L, y col. 2017. Temporal variations of soil microbial community under compost addition in black soil of Northeast China. *Appl. Soil Ecol.* **121**. 214–222.
300. Yoshioka I., Sánchez M, Bolaños M. 2006 Actividad de fosfatasas ácida y alcalina en suelo cultivado con plátano en tres sistemas de manejo. Universidad Nacional de Colombia Palmira, Colombia. *Ac. Agron.***55**. 2-10.
301. Zimmermann S y Frey B. 2002. Soil respiration and microbial properties in an acid forest soil: effects of wood ash. *Soil Biol. Biochem.* **34**. 1727-1737.