

00381

3



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**INVESTIGACIÓN Y DESARROLLO DE LA TECNOLOGÍA
DE BIOFERTILIZACIÓN PARA LA AGRICULTURA
ALTEÑA DE CHIAPAS, MÉXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A

JOSÉ DAVID ÁLVAREZ SOLÍS

México D.F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**INVESTIGACIÓN Y DESARROLLO DE LA TECNOLOGÍA
DE BIOFERTILIZACIÓN PARA LA AGRICULTURA
ALTEÑA DE CHIAPAS, MÉXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A

JOSÉ DAVID ÁLVAREZ SOLÍS

DIRECTOR DE TESIS: DR. RONALD FERRERA CERRATO

DEDICATORIAS

A mi esposa **Silvia** y mis hijos **Jhave David, Silvia Shalom y José Arturo**; por su apoyo, comprensión y paciencia en todo momento.

A mi madre **Rebeca Josefina** y mis hermanos **Roberto Antonio, Ana Elvira, Rubén Martín, Francisco Javier, Hugo Alberto, Rafael Arturo y Rebeca Guadalupe**; por su ejemplo y el apoyo que me han brindado.

In memoriam de mi padre **Roberto**, mi hermano **Fernando de Jesús**, mi abuelita **Pepa** y mi tío **Adán**.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi gratitud a las siguientes personas e instituciones que contribuyeron con la realización del presente trabajo:

A los productores de los parajes Bautista Chico, Tzeteltón y Arvenza, del municipio de Chamula, Chiapas, por la colaboración brindada en sus parcelas.

Al Dr. Ronald Ferrera Cerrato, por su dirección y apoyo constante.

Al Dr. Teófilo Herrera Suárez, Dra. Norma Eugenia García Calderón, Dr. David Flores Román, Dr. José López García, Dr. Diodoro Granados Sánchez y Dr. Felipe Francisco García Oliva, por sus observaciones y revisión del documento.

Al Dr. Peter M. Rosset, Dr. Robert R. Rice, M. en C. Blanca M. Díaz Hernández e Ing. Héctor Plascencia Vargas por su contribución en el desarrollo de algunas partes de esta tesis.

Al Dr. Pablo Liedo Fernández y al Dr. Mario González Espinosa por el apoyo institucional otorgado durante la realización de este trabajo.

Al M. en C. Noé S. León Martínez, al Q.A. Miguel A. López Anaya, al Sr. Conrado Martínez T., al Ing. Juan Carlos Vera Urbina y al Biol. Manuel de J. Anzueto Martínez por su contribución en los análisis físicos, químicos y biológicos del suelo.

A los Técnicos Agrícolas Bilingües José Pérez P., Cándido Díaz P., Carmen Díaz N., Hugo Ruíz F., Wenceslao Gómez V., Marcelo Gómez V. y Cristóbal Ruiz G., por su participación en la toma de información en campo.

A la Fundación México-Estados Unidos para la Ciencia; al Sistema de Investigación Regional Benito Juárez; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología; y a El Colegio de la Frontera Sur, por el financiamiento otorgado para la realización de este trabajo.

A la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México y a El Colegio de la Frontera Sur, por todas las facilidades que me brindaron durante mis estudios de doctorado.

"... se escogen las semillas, se apartan las que están sanas, sin tacha ni mácula, lo más alabastrino de nuestro sustento. Arrojan las semillas pasadas, las podridas, las menudas. Lo mejor escogido se desparrama; se pone en el agua, por dos días, por tres días están en el agua. En la tierra labrada o en lugares así, se siembran. Primeramente se excava la tierra; se mira allí donde se ofrendó el riego, en donde se bañó la tierra. Y si no fuese regada, se humedece. Con moderación se cubre la tierra, se echa tierra muy desmenuzada. Por lo mismo, comienza a transpirar; luego al punto se enmohece, al punto revienta la semilla, al punto se abre paso, sale de lo profundo; luego suda, bien que vuela, enseguida se hace tallo, se va formando; inmediatamente cunde, se esparce. Y así dicen que esta retozando. Allí le echan tierra, se llena de tierra, se cubre bien hasta el cuello, se forman montones de tierra".

"Entonces también se siembran frijoles o bien, se concluye su arreglo. Dizque entonces comienza de nuevo a dar de sí; también entonces comienza a bifurcarse, luego se despereza; al punto se hace redonda la caña, al punto comienza a bambolearse. De nuevo, allí mismo se allega la tierra; luego vienen colgando los cabellos; al punto espiga. Una vez más allí se allega la tierra; dizque comienza a apuntar el jilote, al punto crece la espiga, luego jilotea, brota, surge, viene surgiendo el jilote, su cabellera va cubriendo el jilote, sus cabellos lo van cubriendo; es antojo para la gente, es resplandeciente".

"Luego se dice que ya va muriendo el pelo, que se va chamuscando. Está transpirando. Se dice que ya es nacido. Luego viene a cuajar, a madurar; luego se emparejan las semillas; por lo mismo brotan la nextamalxochiltl, la flor del nixtamal. Entonces se dice chichipelotl, elote que tiene como perlas de agua. Luego al punto cuaja; entonces se dice elotl, mazorca de maíz cuajado. Luego entonces comienza aquí a endurecerse, a tornarse amarillo; luego entonces se dice centli, mazorca de maíz duro, seco"

(Códice Florentino, en Estrada, 1991).

ÍNDICE

	Pág.
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
II.1 Objetivos	7
III. FUNDAMENTOS DE LA FERTILIDAD DEL SUELO	8
III.1 El suelo y su fertilidad	8
III.2 Procesos que inciden en la fertilidad del suelo	12
III.2.1 Complejo de alteración	12
III.2.2 Materia orgánica, nitrógeno y fósforo	15
III.2.3 Complejo de intercambio, cationes intercambiables y acidez del suelo	23
III.2.4 Actividad biológica del suelo	24
III.3 Dinámica nutrimental edáfica	29
IV LA SIMBIOSIS MICORRÍZICA	36
IV.1 Función de la micorriza arbuscular en la sucesión vegetal	38
IV.2 Importancia de la micorriza arbuscular en la producción agrícola	41
IV.3 Manejo de la simbiosis micorrízica arbuscular	46
V. MATERIALES Y MÉTODOS	56
V.1 Área de estudio	56
V.2 Selección de parcelas	59
V.3 Fertilidad del suelo	62
V.3.1 Recolección y procesamiento de muestras de suelos	63
V.3.2 Análisis físicos y químicos	63
V.3.3 Actividad biológica del suelo	64
V.3.4 Bioensayo de fertilidad práctica, fijación biológica del nitrógeno y potencial de inóculo micorrízico de los suelos	64
V.4 Respuesta del germoplasma criollo a la inoculación de micorrizas arbusculares en invernadero	66
V.5 Inoculación de maíz con micorrizas arbusculares en campo	67
V.6 Rendimiento de maíz obtenido por los productores en sus parcelas	69

V.7 Análisis estadísticos	70
V.7.1 Fertilidad del suelo	70
V.7.2 Inoculación con micorrizas arbusculares	73
VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	74
VI.1 Fertilidad física y química	74
VI.1.1 Complejo de alteración	74
VI.1.2 Materia orgánica, nitrógeno y fósforo	78
VI.1.3 Complejo de intercambio	86
VI.1.4 Acidez del suelo	89
VI.2 Actividad biológica del suelo	93
VI.3 Hacia la integración de indicadores de la calidad del suelo	105
VI.4 Manejo del simbiosistema	113
VI.4.1 Respuesta del germoplasma criollo a la inoculación de micorrizas arbusculares en invernadero	116
VI.4.2 Inoculación de maíz con micorrizas arbusculares en campo	126
VI.5 Producción de maíz obtenida por los productores en sus parcelas	136
VI.4.1 Prácticas de manejo	136
VI.4.2 Rendimiento de maíz	144
VII. CONCLUSIONES	153
VIII. LITERATURA CITADA	154

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Parcelas incluidas en cada uno de los sistemas de cultivo estudiados.	60
Cuadro 2. Ubicación de las parcelas en el paisaje cárstico de Chamula.	62
Cuadro 3. Criterios utilizados para establecer las clases de fertilidad del suelo.	70
Cuadro 4. Coeficientes, error estándar y nivel de significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir la distribución relativa de las partículas del suelo.	77
Cuadro 5. Coeficientes, error estándar y nivel de significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir los contenidos de materia orgánica, nitrógeno total y P-Olsen del suelo.	81
Cuadro 6. Coeficientes, error estándar y nivel de significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir los contenidos de cationes básicos intercambiables del suelo.	88
Cuadro 7. Coeficientes, error estándar y nivel de significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para la acidez intercambiable, la capacidad de intercambio de cationes efectiva y el pH del suelo.	91
Cuadro 8. Valor medio y rango de variación de las propiedades físicas y químicas de los suelos en los que se determinó su actividad biológica.	96
Cuadro 9. Coeficientes de correlación de Pearson y nivel de significancia entre actividad biológica y las propiedades físicas y químicas de los suelos.	100
Cuadro 10. Coeficientes de correlación de Pearson y nivel de significancia entre el potencial de inóculo micorrízico y de fijación biológica del nitrógeno en maíz con algunas propiedades químicas de los suelos.	103
Cuadro 11. Coeficientes, error estándar y significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos utilizando variables de ubicación, sistema de cultivo y propiedades físicas y químicas del suelo para predecir la actividad biológica del suelo.	104
Cuadro 12. Coeficientes, error estándar y significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos utilizando variables de ubicación y sistema de cultivo para predecir la producción de biomasa aérea seca de maíz (g planta^{-1}) en invernadero.	107
Cuadro 13. Coeficientes de correlación de Pearson y nivel de significancia entre la producción de biomasa aérea seca de maíz (g planta^{-1}) con algunas propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos.	110

Cuadro 14. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de maíz (<i>Zea mays</i> L. raza Olotón).	117
Cuadro 15. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el contenido nutrimental del follaje de maíz (<i>Zea mays</i> L. raza Olotón).	118
Cuadro 16. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de botil (<i>Phaseolus coccineus</i> subesp. <i>coccineus</i>).	119
Cuadro 17. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de ibes (<i>Phaseolus coccineus</i> subesp. <i>darwinianus</i>).	120
Cuadro 18. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el contenido nutrimental del follaje de botil (<i>Phaseolus coccineus</i> subesp. <i>coccineus</i>) e ibes (<i>P. coccineus</i> subesp. <i>darwinianus</i>).	121
Cuadro 19. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de chilacayote (<i>Cucurbita ficifolia</i>).	122
Cuadro 20. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el contenido nutrimental del follaje de chilacayote (<i>Cucurbita ficifolia</i>).	123
Cuadro 21. Coeficientes de correlación de Pearson y nivel de significancia entre el porcentaje de colonización micorrízica y el contenido de nutrimentos en el follaje de maíz, botil, ibes y chilacayote.	125
Cuadro 22. Propiedades físicas y químicas de los suelos en tres sitios.	127
Cuadro 23. Variables del crecimiento vegetativo de maíz a los 135 días después de la siembra e inoculación con hongos micorrízicos en tres sitios.	129
Cuadro 24. Características de la roturación del suelo en los sistema de cultivo de maíz estudiados.	137
Cuadro 25. Número y frecuencia de parcelas cultivadas con maíz en monocultivo o policultivo y especies asociadas al maíz en los sistemas de cultivo de maíz.	140
Cuadro 26. Insumos de fertilización aplicados al maíz en los sistemas de cultivo.	142
Cuadro 27. Características de la fuerza de trabajo invertida en el manejo del cultivo de maíz.	143
Cuadro 28. Valor medio y error estándar del rendimiento de maíz (kg ha ⁻¹) agrupado por localidad, ubicación y sistema de cultivo.	145
Cuadro 29. Prácticas de manejo y rendimiento de maíz en Tzeteltón y Bautista Chico, municipio de Chamula, Chiapas.	146

Cuadro 30. Coeficientes, error estándar y significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para relacionar el rendimiento de grano de maíz (kg ha^{-1}) con las prácticas de manejo y características edáficas.	147
Cuadro 31. Coeficientes de regresión, error estándar y significancia obtenidos mediante regresión lineal múltiple para el rendimiento de grano de maíz (kg ha^{-1}) en el conjunto de parcelas incluidas en los dos años, utilizando dos indicadores de fertilidad del suelo: (A) las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo obtenidas en el laboratorio, o (B) el índice de fertilidad práctica del suelo obtenido con base en la producción de biomasa aérea seca de maíz en el invernadero.	149
Cuadro 32. Influencia de la fertilización química en el rendimiento de grano de maíz (kg ha^{-1}) en el sistema de año y vez.	150

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización del municipio de Chamula en la región Altos de Chiapas, México.	57
Figura 2. Perfil topográfico y características de las unidades de tierra en donde se ubicaron las parcelas según su posición en el paisaje cárstico de Chamula.	75
Figura 3. Frecuencia de clases de fertilidad del suelo en tres localidades del municipio de Chamula, Chiapas.	79
Figura 4. Valor medio del contenido de materia orgánica, nitrógeno total y fósforo extractable en suelos con diferente historial de uso.	80
Figura 5. Valor medio del contenido de potasio, calcio y magnesio intercambiables en suelos con diferente historial de uso.	87
Figura 6. Valor medio de la capacidad de intercambio de cationes efectiva, acidez intercambiable y pH de suelos con diferente historial de uso.	90
Figura 7. Unidades formadoras de colonias de bacterias, actinomicetos y hongos en suelos con diferente historial de uso.	94
Figura 8. Respiración del suelo, C mineralizado y contenido de materia orgánica de suelos con diferente historial de uso.	99
Figura 9. Valor medio y error estándar del potencial de inóculo micorrízico y de fijación biológica del nitrógeno en invernadero con maíz como planta indicadora en suelos con diferente historial de uso.	102
Figura 10. Índice de fertilidad práctica del suelo con maíz como planta indicadora a los 60 días de crecimiento en invernadero sobre suelos con diferente historial de uso durante el primer año.	106
Figura 11. Índice de fertilidad práctica del suelo con maíz como planta indicadora a los 60 días de crecimiento en suelos con diferente historial de uso durante el segundo año.	108
Figura 12. Incremento en peso seco del follaje de botil por efecto de la inoculación con <i>Rhizobium</i> en relación con el control sin nitrógeno en invernadero.	115
Figura 13. Colonización micorrízica de maíz (%) en tres sitios del municipio de Chamula en función de la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares.	128

Figura 14. Concentración nutrimental foliar de maíz en tres sitios del municipio de Chamula en función de la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares.	131
Figura 15. Peso seco de grano de maíz inoculado con hongos micorrízicos arbusculares en tres sitios del municipio de Chamula.	132
Figura 16. Climograma y calendario de prácticas de manejo en el cultivo de maíz.	138

I. RESUMEN

La agricultura alteña en Chiapas es realizada por campesinos indígenas en condiciones de muy baja disponibilidad de tierras y de capital, que se expresan en el minifundio y pobreza extrema y en la alta dependencia del ambiente edafoclimático. El uso agrícola de la tierra se ha intensificado sobre laderas con alto riesgo de erosión y pérdida de fertilidad de los suelos y ha implicado mayor dependencia de fertilizantes y pesticidas para sostener la producción de maíz para el autoconsumo. Este estudio tuvo como objetivos caracterizar la fertilidad del suelo y la productividad de la tierra en los actuales sistemas de cultivo de maíz, y a la vez, evaluar el efecto de la incorporación de biofertilizante micorrízico en maíz. El trabajo de campo se realizó en 95 parcelas de campesinos tzotziles en el municipio de Chamula, Chiapas. Las parcelas se clasificaron en cuatro sistemas de cultivo de maíz: barbecho largo, barbecho corto, rotación pastizal-cultivo y cultivo anual continuo. Los datos se procesaron mediante análisis de regresión lineal múltiple por pasos. Los suelos bajo cultivo anual continuo presentaron menores contenidos de materia orgánica, N-total y bases intercambiables, pero a su vez, tuvieron un inusitado incremento de P-Olsen, en relación a los sistemas con barbecho. La variación de la fertilidad de los suelos tuvo influencia cuantificable en la cantidad de biomasa aérea de maíz en invernadero y permitió identificar los atributos del suelo que influyen en su capacidad para retener el agua, promover el crecimiento de la raíz, favorecer la disponibilidad de nutrimentos y responder al manejo. En parcelas de productores el rendimiento de maíz tuvo relación positiva con prácticas de manejo (roturación, asociación de leguminosas, fertilización y deshierbes) y características del suelo (CIC, P-Olsen y el potencial de inóculo micorrízico). La influencia positiva de la micorriza arbuscular en el crecimiento y contenido nutrimental de maíz se comprobó en invernadero; sin embargo, en condiciones de campo el maíz expresó su estatus de planta micotrófica facultativa y la incorporación del biofertilizante no mejoró el rendimiento de grano. Por lo anterior, es necesario intensificar los estudios que permitan optimizar la actividad del simbiosistema y avanzar en el desarrollo de la producción agrícola en la región maya alteña de Chiapas

II. INTRODUCCIÓN

En el marco de recursos que manejan los campesinos indígenas de México, y en particular de Chiapas, el suelo ha sido y seguirá siendo en el futuro previsible la principal base material sobre la que se sustenta la producción. Este cuerpo natural que cubre la superficie terrestre, es uno de los recursos naturales más complejos, heterogéneo y frágil, a partir del cual y mediante los procesos de producción de bienes materiales las sociedades indígenas han obtenido los alimentos, fibras e instrumentos de trabajo mínimos necesarios para mantener su subsistencia.

El conocimiento que adquirió la población indígena de su entorno físico y biótico, a través de su constante interacción con la naturaleza, les permitió establecer agroecosistemas con un alto grado de racionalidad ecológica en su diseño y manejo, constituyendo la base del desarrollo de las culturas mesoamericanas (Bonfil, 1990; Estrada, 1991). Los agroecosistemas tradicionales se han convertido en una fuente empírica de la documentación para el diseño del nuevo paradigma del desarrollo agrícola: la agroecología (Gliessman *et al.*, 1981; Altieri, 1987; Trujillo, 1991).

No obstante la racionalidad ecológica que ha caracterizado a la agricultura tradicional, diversos factores han conducido a un proceso de mayor marginación y pobreza bajo las cuales viven las comunidades campesinas de México y particularmente las de Chiapas, provocando la desestabilización de sus sistemas productivos, el deterioro de sus escasos recursos y la creciente dificultad para renovarlos. Esta problemática cobra particular interés en los Altos de Chiapas, región en donde, desde la época de la conquista los campesinos indígenas -tzotziles y tzeltales- han sido orillados a desarrollar la práctica de una agricultura de ladera, bajo condiciones ambientales, tecnológicas y socioeconómicas que presentan fuertes limitantes para la producción.

En esta región la población indígena ha basado su reproducción y sobrevivencia en actividades agrícolas, forestales, pecuarias, la elaboración de artesanías y en la

venta de su fuerza de trabajo (Parra *et al.* 1989). La producción silvoagropecuaria no es homogénea ya que está compuesta de diferentes sistemas, los cuales se interrelacionan a través de complejos flujos de energía y reciclaje de materiales. En los sistemas productivos se encuentran gran diversidad de plantas útiles (Soto, 1990) y alta variabilidad genética de las plantas cultivadas (Arias, 1980), que sugieren el uso y el manejo múltiple de los recursos, y, hasta cierto grado, el control del riesgo de la aleatoriedad de las condiciones ambientales.

Tradicionalmente, los sistemas de cultivo de maíz estuvieron basados en largos periodos de barbecho o descanso de la tierra (Alemán, 1989), como uno de los principales mecanismos para recuperar y mantener la fertilidad de los suelos, lo que en conjunción con el eficiente reciclaje de materiales orgánicos y las prácticas de cultivo asociadas, permitieron cierta permanencia de estos sistemas, subsidiados principalmente por la fuerza de trabajo de tipo familiar. A pesar del amplio uso de mano de obra que requiere la operatividad de estos sistemas, dado el carácter artesanal de la misma, los productores se han visto obligados a emigrar periódicamente a otras regiones del estado, ya sea para rentar tierras para el cultivo o en busca de empleo en actividades agrícolas y en proyectos de desarrollo.

El "boom" petrolero en México de fines de los 70's en el cercano estado de Tabasco y el empleo generado por las actividades relacionadas, como construcción, generación de energía y transporte, hicieron que parte de la población masculina de Los Altos de Chiapas emigrara por periodos de hasta varios años (Collier, 1989, 1990, 1994). Sin embargo, al desaparecer las oportunidades de empleo con la crisis económica de inicios de los 80's ocurre el proceso inverso, el retorno de campesinos a la región, por lo que las actividades agrícolas se revitalizan (Parra, 1993). Este hecho se refuerza ante la declinación de la migración estacional de la población alteña hacia las áreas bajas, o tierra caliente, ya que las posibilidades de encontrar trabajo en la cosecha de caña de azúcar, café y algodón, se vieron reducidas por el gran influjo de refugiados guatemaltecos (Ordóñez, 1985, 1990).

La escasez de fuentes de trabajo y el continuo crecimiento de la población han condicionado una mayor presión sobre los recursos con que cuenta la población indígena, lo que aunado al sistema tradicional de herencia (Collier, 1976), ha repercutido en una cada vez menor superficie de tierras para el desarrollo de las actividades productivas y a un proceso creciente de intensificación en el uso del suelo con fines agropecuarios (Díaz-Hernández, 1996; Nahed, 1999). Los sistemas de cultivo de maíz basados en el barbecho largo (roza-tumba-quema) han evolucionado hacia sistemas con barbecho progresivamente más corto (roza-quema) y a cultivos de año y vez (rotación pastizal-cultivo), hasta aquellos donde el barbecho prácticamente no existe, como son el cultivo anual de maíz y los cultivos de cosecha múltiple, flores y hortalizas, principalmente (Alemán y López, 1989).

Este proceso de intensificación de la agricultura alteña, al actuar sobre una base de recursos y de la producción -el suelo- que por su naturaleza presenta fuertes limitantes, está conduciendo a un mayor uso de insumos agroindustriales, tales como fertilizantes y pesticidas (Villafuerte y García, 1994) y a la pérdida de los horizontes superficiales por procesos erosivos que se manifiestan en el incremento de áreas improductivas, en cuyo caso es necesario invertir altas cantidades de energía para su recuperación e incorporación al cultivo (Villar *et al.* 1991; Álvarez-Solís *et al.* 1998).

La agricultura campesina que se revitaliza es muy diferente a la que existía previamente. Antes, los agricultores prácticamente no utilizaban insumos comprados y cultivaban maíz bajo un sistema de producción en el cual el período largo de descanso de la tierra permitía la recuperación de la fertilidad de los suelos. Un beneficio secundario del ciclo de descanso era el control de la erosión del suelo, ya que sólo una proporción pequeña de la tierra era cultivada cada año y la mayor parte de ésta quedaba protegida por bosque o por vegetación secundaria. El insumo productivo clave era el trabajo para el aclareo y para la preparación de los terrenos, pero especialmente para las limpias durante la estación de crecimiento. Ahora, se utilizan fertilizantes químicos y herbicidas, con lo que el ciclo de descanso de la tierra

que permitía la reposición de la fertilidad del suelo y el control natural de malezas, disminuye o desaparece, haciéndose frecuente el uso continuo de la tierra.

El cambio tecnológico ha sido reconocido como uno de los principales componentes que puede impulsar el desarrollo económico en general, y dentro de éste, al agrícola en lo particular (Perales, 1991; Parra, 1991). El desarrollo de las propuestas de cambio tecnológico deben partir del análisis de las limitantes y potencialidades de los recursos con los que cuenta la población campesina. El suelo es uno de ellos, y su estudio adquiere gran relevancia ya que constituye la base material sobre la que se realiza la producción. De ahí la importancia de intensificar los estudios dirigidos a mejorar la estabilidad y la productividad del suelo a largo plazo, a través de la recuperación constante de su fertilidad.

Existe gran interés por conocer los cambios que se presentan en la fertilidad de los suelos como resultado de los procesos de intensificación en el uso del suelo antes de que se presenten condiciones adversas que puedan limitar severamente el rendimiento de los cultivos. Los procesos primarios de degradación del suelo han sido atribuidos a cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos. Con frecuencia la pérdida de productividad se ha relacionado con la pérdida de materia orgánica y nutrientes almacenados como resultado del cultivo.

Entre las alternativas que se plantean como viables desde una perspectiva agroecológica para recuperar y mantener la fertilidad de los suelos -debido a la constante presión ejercida sobre ellos-, se encuentran las prácticas de manejo en y de los sistemas productivos que aseguren el retorno de la mayor parte de nutrientes tomados por los cultivos y los animales, permitan restablecer los ciclos biogeoquímicos, enmienden las deficiencias nutrimentales que presentan los suelos, mejoren su condición física y la actividad de la microbiota (Álvarez-Solís y León-Martínez, 1997). Ello permitirá contribuir con la identificación y la sistematización de las opciones de cambio e innovación tecnológica en las prácticas de asociación y rotación de cultivos, en el uso racional y simultáneo de fertilizantes químicos, en el

uso y manejo del estiércol, abonos verdes, compostas, biotierras e inóculos microbianos que permitan mejorar la producción y la productividad de la tierra en sistemas agrícolas sostenibles.

Es ampliamente conocido que las raíces de las plantas se encuentran asociadas con una vasta comunidad de microorganismos, algunos de los cuales tienen un efecto directo en la captación de nutrientes, tales como las bacterias simbióticas fijadoras del nitrógeno atmosférico *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* que forman nódulos en las raíces de leguminosas y *Azospirillum* que coloniza la endorrizosfera de gramíneas, así como los hongos micorrízicos que al colonizar las raíces de la mayoría de las plantas forman una extensa red de micelio extramatricial que se extiende en el suelo y mediante el cual mejoran la capacidad de las raíces para aprovechar el agua y los nutrientes del suelo.

Estos microorganismos constituyen fuentes biológicas alternativas para la nutrición de las plantas; sin embargo, las especies o eventualmente aislamientos de una especie, tanto de bacterias fijadoras del nitrógeno como de hongos micorrízicos, difieren en sus efectos sobre las plantas. La efectividad de estos microorganismos para mejorar el crecimiento de las plantas parece estar regulado por la interfase que se establece entre los factores edáficos, el macro y el microsimbionte. Consecuentemente, para que estos microorganismos puedan ser eficazmente utilizados en la agricultura, es necesario entender cómo las poblaciones microbianas responden a las condiciones edáficas locales, qué factores controlan su número y actividad en el agroecosistema y cuándo algunas cepas microbianas favorecen el crecimiento de las plantas. Ello podría contribuir en la identificación de prácticas de manejo alternativo que optimicen el funcionamiento del simbiosistema.

II.1. OBJETIVOS.

Objetivo general:

Identificar y evaluar opciones de cambio e innovación tecnológica en el uso y manejo de los recursos productivos que optimicen el funcionamiento de los sistemas simbióticos que participan en el suministro nutrimental de los cultivos y contribuyan a resolver problemas de fertilidad del suelo, de producción de cultivos y productividad del trabajo en el desarrollo de la agricultura sostenible en la región maya alteña de Chiapas, México.

Objetivos particulares:

1. Caracterizar la fertilidad del suelo en los principales sistemas de cultivo de maíz, que permita conocer sus relaciones, comportamiento y dinámica en el tiempo.
2. Analizar la actividad biológica del suelo y su relación con las características de fertilidad y prácticas de manejo de cultivos.
3. Establecer un índice de la calidad del suelo mediante la integración de sus principales propiedades físicas, químicas y biológicas con la producción de biomasa de maíz.
4. Evaluar prácticas de manejo alternativo que optimicen el ingreso de nitrógeno y fósforo al sistema productivo a través de la actividad de las simbiosis: *Rhizobium*-leguminosa, *Azospirillum*-gramínea y las micorrizas arbusculares.
5. Analizar la influencia de los factores edáficos y de manejo en el rendimiento de maíz en parcelas de productores de la región.

III. FUNDAMENTOS DE LA FERTILIDAD DEL SUELO.

III.1. El suelo y su fertilidad.

Los suelos constituyen uno de los recursos naturales más significativos en la vida del hombre, ya que son la principal base de los recursos y de la producción a partir de los cuales la humanidad ha obtenido los alimentos, fibras, maderas, plantas ceremoniales e instrumentos de trabajo necesarios para mantener su subsistencia. Los suelos realizan muchas funciones clave en los ecosistemas terrestres, tales como el sostenimiento de la productividad biótica, el mantenimiento de la calidad ambiental y la promoción de la salud de las plantas y los animales (Doran y Parkin, 1994). La magnitud de la importancia de la fina capa de suelo para mantener la función de los ecosistemas es tal que la conservación o la destrucción del delicado equilibrio que mantiene sobre la superficie terrestre, puede representar la diferencia entre la sobrevivencia o la extinción de muchas formas de vida en la tierra.

Desde el punto de vista técnico, los suelos han sido definidos como aquellos cuerpos naturales que cubren la superficie terrestre, en algunos lugares modificados o inclusive hechos por el hombre, que contienen materia viva y que sostienen o al menos tienen la capacidad para sostener el crecimiento de las plantas en forma natural (Soil Survey Staff, 1990). A esta capacidad del suelo para sostener el desarrollo de poblaciones de plantas, macro- y microbiota asociadas al mismo o para producir las cosechas de interés, en ecosistemas naturales o bajo uso agrícola, respectivamente, se conoce como fertilidad del suelo (Cooke, 1967).

Sin embargo, es importante reconocer que la producción de las cosechas deseadas no depende exclusivamente de la fertilidad del suelo, sino también del conjunto de condiciones ambientales y del nivel de desarrollo tecnológico. De acuerdo con Young (1976), tanto el suelo como el clima son de igual importancia para determinar el potencial productivo de un sitio y la topografía del terreno puede ejercer una limitante adicional. En este sentido, la producción de los cultivos se

encuentra sujeta tanto a la heterogeneidad edáfica como a la variabilidad climática, pero también a la efectividad de las prácticas de manejo. Las prácticas de manejo tienden a responder a dichos condicionantes físico-ambientales dentro de un ámbito socioeconómico específico.

La fertilidad del suelo es una cualidad que resulta de la interacción de sus atributos físicos, químicos y biológicos, que le confieren la capacidad para mantener una productividad biótica sostenida. Algunas veces el concepto de fertilidad ha sido empleado para referirse a la cantidad de nutrimentos que se encuentran presentes en el suelo en formas disponibles para las plantas (Tisdall y Nelson, 1970; Tamhane *et al.*, 1979; Foth y Elliot, 1988) y como tal, ha conducido a omitir otras propiedades del suelo, como las físicas y las biológicas, que influyen de manera determinante en el desarrollo de las plantas. De acuerdo con King (1990) la fertilidad sostenible del suelo implica que los nutrimentos minerales esenciales para el crecimiento de las plantas se encuentren siempre en formas disponibles en el suelo.

El énfasis en la disponibilidad nutrimental como uno de los principales factores que influyen en la fertilidad de los suelos, encuentra su fundamento teórico en las aportaciones del químico alemán Justus von Liebig a fines del siglo XIX, en donde a través del principio de la Ley del Mínimo establece que el crecimiento de las plantas se encuentra limitado por el nutrimento mineral presente en cantidad insuficiente en el suelo aun cuando los otros elementos esenciales mantengan niveles adecuados en el suelo (Tisdale y Nelson, 1970). Asimismo, Liebig estableció que todo tipo de agricultura implica la extracción a través de la cosecha de una parte de la biomasa de las plantas cultivadas, la cual ha sido elaborada a partir de la energía solar, el agua y los nutrimentos del suelo, y como tal es necesario incorporar al suelo los nutrimentos que de él han sido exportados (Mengel, 1985). Estos conceptos tuvieron una notable influencia en la generación de tecnología productiva, y el manejo de la fertilidad del suelo fue visto en términos de la relación proporcional que se establece entre el rendimiento de los cultivos y la cantidad de substancias minerales presentes en los fertilizantes (Tisdale y Nelson, 1970, Mengel, 1985).

México no estuvo ajeno a esa influencia, y la generación de tecnología agrícola para la recomendación de dosis de fertilización, iniciada con los trabajos de Colwell a fines de la década de los cuarentas (Laird *et al.*, 1993), condujo a una amplia experimentación en campo para evaluar la respuesta de los cultivos a las fuentes, dosis, épocas y formas de aplicación de fertilización química, bajo diferentes enfoques que han sido revisados por Volke (1987) y Etchevers y Volke (1991). Entre los principales enfoques aplicados cabe distinguir aquellos de tipo empírico que visualizaron la respuesta a la fertilización como “una caja negra” en donde hay una entrada de fertilizante y una salida de rendimiento, cuyas relaciones se explican por algún modelo matemático-estadístico; y otros de origen más reciente que se basan en modelos simplificados que enlazan la nutrición de los cultivos y la respuesta a la fertilización dentro de sus interacciones con el suelo y el manejo bajo un enfoque sistémico (Etchevers y Rodríguez, 1987; Flores, 1988; Rodríguez, 1993; Gálvis, 1998).

Actualmente se reconoce que la fertilización química debe proporcionar al cultivo los nutrientes requeridos en complemento a los disponibles en el suelo para lograr los rendimientos esperados; cualquier exceso constituye no sólo un riesgo potencial de contaminación, sino un gasto sin retribución al agricultor (Nuñez-Escobar, 1991). Por lo tanto, siempre será deseable toda medida tendiente a elevar la eficiencia agronómica de los fertilizantes, entendida ésta como el porcentaje del fertilizante aplicado que es absorbido por el cultivo para un incremento en el rendimiento y la calidad de la cosecha (Nuñez-Escobar, 1991). Pero otros más abogan por el establecimiento de una agricultura ecológica, en donde lo que se debe nutrir es al suelo y no a la planta; ya que un suelo activo y biológicamente balanceado puede sostener el crecimiento de plantas saludables (Gershuny y Smillie, 1986; Magdoff, 1990). Ello ha conducido a reconocer la importancia de la calidad del suelo como un componente crítico de la agricultura sostenible y la necesidad de identificar indicadores clave que posibiliten evaluar la salud del suelo (Doran y Parkin, 1994; Larson y Pierce, 1994; Harris y Bezdicek, 1994).

De acuerdo con Larson y Pierce (1994) los suelos se comportan en la naturaleza como sistemas abiertos, con entradas y salidas, y se encuentran limitados (al menos artificialmente) por otros sistemas llamados colectivamente ambiente, con los cuales mantienen relaciones de intercambio de materiales y de energía. Entre los principales componentes del suelo se encuentran: partículas minerales, materia orgánica, agua, gases y seres vivos; mismos que se encuentran estructurados de manera heterogénea y dinámica en las fases sólida, líquida y gaseosa. Entre estas tres fases del suelo se establecen continuos intercambios de elementos, moléculas y bioproductos regulados por procesos físicos, químicos y biológicos.

Las partículas minerales tienen una importante función en la liberación y retención de cationes (através del intercambio iónico), de compuestos orgánicos y aniones (através de reacciones de sorción) y del agua. Las partículas orgánicas constituyen uno de los principales reservorios terrestres de carbono, nitrógeno, fósforo, azufre y otros nutrientes, en donde el ciclaje y la disponibilidad de estos elementos es alterado de manera constante y consistente por los procesos de mineralización e inmovilización microbiana o por reacción con las partículas minerales, mediante el cual también influye en la agregación, en la retención de humedad y en la regulación de gases en el suelo, e indirectamente en el control de la erosión. La vida microbiana en el suelo se desarrolla en discretos microhábitats con propiedades físicas, químicas y biológicas que difieren en el tiempo y en el espacio. Los microorganismos del suelo además de conducir partes esenciales de los ciclos biogeoquímicos, intervienen en la formación de la estructura del suelo y en varios procesos rizosféricos. En este ambiente las plantas obtienen soporte mecánico, nutrientes minerales, agua, calor y gases, pero a su vez proporcionan compuestos orgánicos que mantienen la estructura y función del sistema edáfico.

Entre los indicadores que se han propuesto para evaluar la fertilidad del suelo, de acuerdo con Young (1976) y Doran y Parkin (1994) tienen particular importancia: a) las propiedades físicas que influyen en el desarrollo de la raíz y en la resistencia a la erosión, tales como: la textura, la densidad, la estructura, la profundidad efectiva y la

retención de humedad; b) las propiedades químicas que influyen en la disponibilidad nutrimental, tales como el C, N y P total y disponible, las bases intercambiables, la capacidad de intercambio catiónico y la acidez del suelo; y c) aquellas propiedades biológicas que inciden en el crecimiento de las plantas, en donde la biomasa microbiana, la respiración del suelo y ciertos grupos microbianos rizosféricos han recibido más atención.

III.2. Procesos que inciden en la fertilidad del suelo.

Los suelos se forman a través del impacto del clima, la vegetación, la fauna (incluyendo el hombre) y la topografía sobre el material parental en un lapso de tiempo variable. La importancia relativa de cada uno de estos cinco factores en la fertilidad del suelo varía considerablemente entre sitios y aun dentro de un mismo sitio (Driessen y Dudal, 1989). Con frecuencia las tierras tropicales habían sido caracterizadas por una relativa homogeneidad de suelos altamente intemperizados, ácidos y poco fértiles; sin embargo, los trabajos de Richtter y Babbar (1991) y Sánchez y Logan (1992) han cuestionado fuertemente esta concepción y han brindado evidencias de la presencia de una amplia diversidad de suelos en las tierras altas del trópico. Por lo que con la intención de presentar un bosquejo general de la naturaleza de los suelos, desde una perspectiva biológica y agronómica, a continuación se indican algunos de los principales procesos que inciden en la fertilidad del suelo, entre ellos: a) el complejo de alteración, b) la materia orgánica, el nitrógeno y el fósforo, c) el complejo de intercambio, los cationes intercambiables y la acidez del suelo, y d) la actividad biológica del suelo.

III.2.1. Complejo de alteración.

La acción combinada de los factores de formación del suelo (material parental, clima, organismos, topografía y tiempo) conduce inexorablemente la modificación

progresiva del tamaño y la composición de los distintos tipos de rocas y minerales que forman parte del material parental del suelo. En este proceso intervienen fenómenos de desgaste físico y de transformación química que conducen a la formación de un complejo de alteración integrado por partículas minerales de dimensiones variables. En el complejo de alteración adquieren especial relevancia por su participación en los procesos del suelo las fracciones minerales con tamaño menores de 2 mm, entre las que se encuentran: las arenas (2 a 0.2 mm), los limos (0.2 a 0.002 mm) y las arcillas (< 0.002 mm). La proporción relativa en la que se encuentran estos tres grupos de partículas confiere al suelo sus características texturales.

Las partículas de arenas y limos se encuentran constituidas principalmente de minerales primarios existentes en la roca original y algunos minerales secundarios derivados del material parental; en las arenas predominan minerales resistentes como el cuarzo, mientras que en los limos predominan minerales relativamente más suaves como los feldespatos. Por el contrario, las arcillas consisten principalmente de productos nuevos con propiedades diferentes a los materiales que les dieron origen, entre las que se encuentran los silicatos, óxidos de hierro y de aluminio, y el alofano (Fassbender y Bornemisza, 1987; Aguilar-Santelises *et al.* 1994).

Los silicatos tienen forma cristalina y basan su unidad estructural fundamental en los tetraedros de silicio-oxígeno, los cuales se unen entre sí en una variedad de patrones que permiten su clasificación (FitzPatrick, 1984). Una variante en la estructura de los silicatos lo constituye la sustitución isomórfica de silicio por aluminio o magnesio, mediante el cual se generan cargas eléctricas negativas permanentes en los látices de las arcillas. Las cargas negativas son compensadas con la introducción de cationes (calcio, magnesio, sodio, potasio), sin embargo, la intensidad de las cargas negativas y por consiguiente la capacidad de adsorción de cationes varía ampliamente entre los distintos tipos de arcillas, lo que a su vez se encuentra íntimamente relacionado con el grado de intemperización de los suelos. Entre los silicatos laminares se encuentran: arcillas dimórficas con láminas del tipo

1:1 como la caolinita y la haloisita; arcillas trimórficas con láminas del tipo 1:2 como la montmorillonita y la vermiculita; arcillas tetramórficas de los tipos 2:2 ó 2:1:1 como las cloritas; y las arcillas interestratificadas que resultan de capas entremezcladas de los dos grupos anteriores.

En contraste con los silicatos, los minerales amorfos como el alofano y los óxidos e hidróxidos de hierro y de aluminio, considerados también dentro de la fracción arcillosa del suelo, presentan carga variable dependiente de pH (Uehara y Gillman, 1980). En estos minerales las cargas negativas se generan por la desprotonación de radicales $-OH$ debido al efecto del pH de la solución. En un medio fuertemente ácido predominan las cargas positivas y estos minerales presenta una fuerte capacidad de adsorción de aniones; por el contrario, a pH alto aumenta la carga negativa con lo que se incrementa la capacidad de adsorción de cationes.

Durante el progresivo desgaste de los minerales se liberan nutrimentos que son esenciales para el crecimiento de las plantas, como los cationes (calcio, magnesio, sodio, potasio, manganeso, hierro, cobre, zinc, molibdeno); además, existen algunos minerales que son ricos en aniones, como fósforo (apatita), cloro (halita) y boro (turmalina). Sin embargo, durante los estadios iniciales de la génesis de los suelos las cantidades de carbono y de nitrógeno son limitadas, por lo que los colonizadores primarios del material parental del suelo, generalmente son organismos capaces de realizar la fotosíntesis y la fijación biológica del nitrógeno atmosférico. Conforme los suelos evolucionan y presentan condiciones más favorables, también se establece una mayor diversidad de especies de plantas y microorganismos (Álvarez-Solís y Ferrera-Cerrato, 1994).

Los restos orgánicos de plantas y animales, junto con la biomasa microbiana, contribuyen a incrementar paulatinamente los niveles de materia orgánica del suelo, mediante el cual se establece una parte fundamental de los ciclos del carbono y nutrimentos en el suelo. Las partículas minerales junto con los materiales orgánicos (biomasa microbiana y residuos de plantas y animales) constituyen la fase sólida del

suelo. La cohesión que se establece entre las partículas minerales por efecto de diversos agentes cementantes, tales como los materiales orgánicos, la microbiota o el calcio entre otros, genera la estructuración de la fase sólida en agregados minerales y organo-minerales de diferente forma y tamaño, de los que depende en gran medida el espacio poroso por donde circula el agua y el aire en el suelo, y conforman las fases líquida y gaseosa del suelo, respectivamente. La abundancia y composición de las partículas minerales y orgánicas en la fase sólida imparten al suelo varias de sus propiedades más importantes relacionadas con la dinámica de retención de humedad, la disponibilidad nutrimental, la resistencia a la erosión y el crecimiento de las plantas y la microflora asociada.

III.2.2. Materia orgánica, nitrógeno y fósforo.

El carbono constituye la piedra angular sobre la que se sustenta la estructura celular de los seres vivos en la tierra. Las transformaciones del carbono en el suelo conllevan cambios en la disponibilidad de otros nutrientes para las plantas y los microorganismos, tales como el nitrógeno y el fósforo. Por ello el ciclo del carbono se encuentra estrechamente ligado a la productividad biótica de los ecosistemas naturales y manejados.

El ciclo del carbono gira en torno a la fijación y regeneración del bióxido de carbono, regulado por una serie de interacciones en las que intervienen los componente bióticos y abióticos de los ecosistemas (Alexander, 1980). A través del proceso fotosintético, las plantas utilizan el CO_2 como fuente de carbono. El carbono orgánico sintetizado de esta manera, sirve para abastecer al mundo animal. El metabolismo microbiano ocupa un papel fundamental en la secuencia cíclica de este elemento, mediante el cual, luego de la muerte de las plantas o los animales, los tejidos son descompuestos y transformados en nuevas células microbianas y en un amplio conjunto heterogéneo de compuestos carbonados, que se conocen como la materia orgánica del suelo.

Las estimaciones de los principales reservorios y flujos de carbono sobre la tierra indicados por Paul y Clark (1989), muestran que entre 1850 y 1986 el contenido de carbono en la atmósfera se incrementó de 260 a 360 ppm, lo que representa un cambio de 560×10^9 Mg (un millón de gramos) a 760×10^9 Mg en el reservorio de C en la atmósfera. El C secuestrado en la biota terrestre es ligeramente menor que el de la atmósfera (500×10^9 Mg), mientras que el C en los suelos es cerca de 1500×10^9 Mg. El continuo intercambio biológico de CO_2 entre la atmósfera, las plantas y animales terrestres y el suelo constituye una parte muy dinámica del ciclo global del carbono. Se estima que la producción vegetal anual sobre la tierra es de 70×10^9 Mg de C y que la descomposición de los residuos vegetales es similar al de la producción vegetal; sin embargo, en periodos cortos las diferencias en el balance pueden tender a una acumulación o déficit de C en el suelo.

El estudio del carbono orgánico de los suelos ha recibido gran atención debido a que afecta muchas de las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos, entre las que destacan: la disponibilidad de nutrientes para las plantas, la estructuración del suelo, el almacenamiento y la retención de humedad, la resistencia a la erosión, el mantenimiento de la microbiota edáfica y su capacidad para inhibir la toxicidad de algunos de los varios compuestos químicos incorporados en el suelo (Swift y Woome, 1993; Labrador, 1996).

En el proceso general de transformación de la materia orgánica en el suelo se reconocen dos etapas principales: i) la mineralización, o transformación biológica de compuestos orgánicos en formas inorgánicas aprovechables por las plantas, y ii) la humificación, que conduce a la formación del humus del suelo. Ello indica que en el suelo se encuentran desde los residuos orgánicos recién incorporados en los que todavía es posible observar la estructura del material orgánico, hasta productos coloidales complejos resultantes de la mineralización y humificación.

La materia orgánica de los suelos incluye tanto la materia orgánica no humificada, que corresponde a la biomasa vegetal y animal senescente y la biomasa microbiana,

como el humus que se encuentra constituido por las sustancias no húmicas y las sustancias húmicas (Porta *et al.* 1999). Como sustancias no húmicas se consideran aquellos materiales orgánicos cuyas características químicas resultan todavía identificables, tales como glúcidos, proteínas, péptidos, aminoácidos, grasas, ceras y ácidos orgánicos de bajo peso molecular. Por el contrario, las sustancias húmicas se caracterizan por no presentar propiedades físicas y químicas específicas; para su estudio tres fracciones han sido reconocidas convencionalmente: ácidos fúlvicos, ácidos húmicos y huminas.

Ello conduce a diferenciar al menos dos tipos de fracciones en la materia orgánica del suelo: i) la fracción lábil, que se descompone en unas pocas semanas o meses, y ii) la fracción estable que puede persistir en el suelo por años o aún décadas. Dentro de los constituyentes lábiles se incluyen el mantillo, la materia macroorgánica o fracción ligera, la biomasa microbiana y las sustancias no húmicas. Los constituyentes orgánicos estables en el suelo incluyen las sustancias húmicas y otras macromoléculas orgánicas que son resistentes al ataque microbiano, o que se encuentran físicamente protegidas por adsorción sobre superficies de minerales o atrapadas dentro de las arcillas y agregados minerales (Theng, *et al.* 1989; Porta *et al.* 1999). El material orgánico con mayor resistencia al ataque de la biomasa microbiana y el que se protege físicamente en la matriz arcillosa del suelo contra la actividad de la biomasa microbiana es el que se acumula principalmente en el suelo.

Los materiales orgánicos que se depositan en el suelo son de naturaleza y composición variada y su velocidad de biodegradación se modifica tanto por las características propias de los materiales orgánicos como por aquellos factores que modifican la acción de la biomasa microbiana. Ello hace que la composición de la materia orgánica del suelo se encuentre constituida por una mezcla heterogénea de compuestos orgánicos con diferentes grados de descomposición (Porta *et al.* 1999).

Nascimento *et al.* (1992) mostraron que en Oxisoles de Brasil, el 70% del total de carbono orgánico del suelo estuvo dominado por ácidos fúlvicos y húmicos, y cerca

del 40% de estas sustancias húmicas establecieron asociaciones tremendamente estables con la fracción mineral del suelo. La estabilidad de los complejos organo-minerales se incrementó ligeramente en los sitios cultivados con respecto a la vegetación natural y estuvo asociada con un incremento en el nivel de oxidación y aromaticidad de los ácidos húmicos, lo cual determinó bajas tasas de mineralización del C orgánico en los sitios cultivados. Los autores señalaron que la tendencia hacia la acumulación de materia orgánica humificada en estos suelos puede estar relacionada con la estabilización del C orgánico por interacción con óxidos de hierro y aluminio, y a su vez, con la rápida disminución de las fracciones lábiles de la materia orgánica a través de su mineralización, lixiviación o condensación.

El balance que se establece entre los procesos de acumulación y biodegradación de la materia orgánica conducen paulatinamente a un nuevo equilibrio, cuyo nivel y tiempo en que se alcanza es función de la cantidad, tipo y frecuencia de los residuos orgánicos depositados en el suelo, heterogeneidad edáfica, variabilidad climática y prácticas de manejo (Labrador, 1996; Gálvis, 1998). Sánchez (1976) mediante el uso de ecuaciones empíricas calculó el balance entre depositación y mineralización del carbono orgánico en sistemas en equilibrio. Con base en la literatura disponible este autor establece que la adición anual de materia orgánica en bosques tropicales y templados se encuentra en el orden de 3 a 15 y 1 a 8 ton ha⁻¹ de materia seca, respectivamente. La tasa de conversión de materia orgánica fresca en carbono orgánico del suelo es relativamente constante y se encuentra entre el 30 y 50 % por año. Por lo que las adiciones anuales de carbono orgánico al suelo son alrededor de cuatro veces más altas en bosques tropicales que en bosques templados. Sin embargo, la tasa de descomposición de carbono orgánico del suelo varía considerablemente, entre el 2 al 5 % en bosques tropicales, alrededor de 1.2 % en sabanas tropicales, y de 0.4 a 1 % en bosques templados.

El C orgánico en equilibrio calculado por Sánchez (1976) refleja la interacción entre factores ambientales (temperatura y precipitación), la mineralogía, contenido de arcilla y otros factores del suelo. En general, entre más alto contenido de arcilla y

más alta proporción de óxidos y alofano, la velocidad de mineralización del C orgánico es más baja, y en consecuencia los procesos de la humificación pueden incrementarse. En los bosques tropicales ni la temperatura ni la humedad limitan la acumulación y descomposición de la materia orgánica. Estos bosques producen cerca de cinco veces más biomasa y materia orgánica por año que los bosques templados; sin embargo, la tasa de descomposición de la materia orgánica es también cerca de cinco veces mayor que la de los bosque templados. Por ello, cuando los bosques del trópico son abiertos al cultivo, debido a la cada vez mayor presión sobre el recurso, se incrementa la velocidad de mineralización del carbono orgánico por efecto de la mayor temperatura, humedad, aireación, lixiviación y absorción del cultivo, al tiempo en que se reducen drásticamente las adiciones anuales de materiales orgánicos.

El abatimiento de las reservas orgánicas del suelo también se encuentra asociado con la frecuencia de la labranza, la cual incrementa la proporción de materia orgánica que se desprotege de la matriz arcillosa del suelo y es susceptible a la actividad microbológica (Duxbury y Nkambule, 1994). Por esta razón, hay mayor cantidad de reservas orgánicas edáficas en los sistemas de cultivo donde se laborea menos el suelo (rotación de cultivos con praderas o labranza de conservación), en comparación con los sistemas de producción donde se siembran dos o más cultivos por año y se practica la labranza intensiva (Galvis, 1998). La mineralización de las reservas orgánicas edáficas incrementa la cantidad de nitrógeno disponible para los cultivos en el corto plazo, sin embargo, si no se tiene la precaución de reciclar materiales orgánicos para mantener a las reservas orgánicas edáficas, disminuirá su cantidad y esto a largo plazo favorecerá al proceso erosivo por pérdida de la cohesión de los agregados del suelo (Galvis, 1998).

La dinámica del nitrógeno y del fósforo en el suelo se encuentra estrechamente relacionada con la de la materia orgánica y se expresa en los flujos (entradas y salidas) y en las interacciones que se establecen entre los diferentes componentes en los que se acumulan estos elementos. La dinámica de estos elementos en el

suelo se encuentra regulada por factores relacionados con el suelo, la planta, el manejo y el clima, los cuales influyen en las transformaciones de los componentes y determinan la velocidad de dichas transformaciones. Para estudiar la dinámica del nitrógeno y del fósforo, Rodríguez (1993) propuso un método racional, como base para formular recomendaciones de fertilización. El esquema general plantea que el balance de las entradas y salidas de nutrimentos en el subsistema edáfico da lugar a su acumulación o desacumulación en componentes de distinta labilidad o actividad, desde el punto de vista de la nutrición de las plantas.

Para el nitrógeno, Rodríguez (1993) diferenció los siguientes componentes: i) N inorgánico (NI), ii) N orgánico lábil (NL), iii) N orgánico estabilizado (NE), y iv) N orgánico húmico o pasivo (NP). Los tres primeros conforman el N activo del suelo. El cuarto componente (NP) lo integran materiales muy consolidados que se encuentran en equilibrio con el N orgánico estabilizado en un proceso lento de humificación, por lo que su participación en la nutrición de los cultivos es muy limitada. Entre los componentes del N activo se establecen flujos de N mediados por la actividad microbiana. Tanto el N orgánico lábil como el N estabilizado son mineralizados con distintas tasas y pasan a incrementar el N inorgánico. A partir del N inorgánico las raíces de las plantas extraen el N para su crecimiento, pero no todo el N es absorbido por las plantas y una proporción significativa puede salir del sistema, mediante su volatilización como N_2O y N_2 en el proceso de desnitrificación, o bien por lixiviación (NO_3) al quedar fuera del alcance de las raíces. Un quinto componente que podría adicionarse al esquema sería el N que entra al sistema proveniente de la fijación biológica del nitrógeno atmosférico (NB), el cual podría incrementar tanto el N inorgánico como el N orgánico lábil si en el proceso intervienen microorganismos de vida libre, o pasar directamente a la planta si es de naturaleza simbiótica.

El N orgánico pasivo es inerte a la biodegradación debido a las interacciones moleculares que se establecen entre la materia orgánica y las partículas minerales para formar microagregados muy estables que lo hacen inaccesible para las enzimas u organismos del suelo; por el contrario, el N orgánico estabilizado se encuentra

protegido por su incorporación en agregados de mayor tamaño que son susceptibles de disrupción por varios procesos físicos, tales como los ciclos de humedecimiento/secado, congelación/deshielo o por la labranza del suelo (Duxbury y Nkambule, 1994).

En ecosistemas en equilibrio las reservas de nitrógeno orgánico se encuentran localizadas en la fitomasa, distribuida en los compartimentos de tallos, ramas, hojas, raíces, y de acuerdo a la estructura y la fisionomía del ecosistema, en el sotobosque y en epífitos, así como en la capa de mantillo y el suelo (Grimm y Fassbender, 1981). La magnitud del componente de nitrógeno lábil del suelo es equivalente a la cantidad de residuos que se reciclan en el ecosistema (Galvis, 1998). Por el contrario, en sistemas de cultivo los flujos de nitrógeno se encuentran influenciados por las prácticas de manejo, como lo es la entrada de fertilizante nitrogenado que pasa directamente a incrementar el nitrógeno inorgánico del suelo desde donde puede ser absorbido por el cultivo, pero además, una proporción del nitrógeno del fertilizante es inmovilizado por los microorganismos y enriquece el componente de nitrógeno lábil, o bien puede salir del sistema por desnitrificación, lixiviación o a través de la cosecha.

El nitrógeno orgánico que puede ser transformado a nitrógeno inorgánico se conoce como nitrógeno potencialmente mineralizable. Este proceso describe una función exponencial y en su expresión logarítmica presenta dos rectas bien definidas; la primera con pendiente más acentuada que se establece entre el tiempo 0 y la quinta semana de incubación representa la tasa rápida de mineralización o del componente de nitrógeno lábil, y la segunda que se obtiene después de la quinta semana de incubación presenta una pendiente más atenuada y representa la tasa lenta de mineralización o componente de nitrógeno estabilizado (Galvis, 1998).

Los componentes del fósforo en el suelo, de acuerdo con Rodríguez (1993) son: i) el P de la solución (PS), ii) el P lábil (PL), y iii) el P no lábil (PNL). El P lábil es la proporción del P total que se encuentra relativamente ligada o asociada con la fase sólida del suelo y se encuentra en equilibrio con el P de la solución. El P lábil puede

estar adsorbido a las superficies de los minerales con el aluminio, hierro o calcio, mientras que el P no lábil penetra y queda ocluido en el interior de las partículas de arcillas o de los óxidos de hierro y de aluminio.

En ecosistemas en equilibrio el fósforo lábil o el de la solución del suelo proviene de la intemperización de minerales y de la mineralización de la materia orgánica. En los sistemas de cultivo las entradas de fósforo se establecen en forma preponderante mediante la fertilización fosfórica y en segundo lugar por los residuos de cosecha. El ingreso de fertilizante fosfórico soluble aumenta el tamaño del pool de fósforo en la solución del suelo y se produce un flujo hacia el pool de fósforo lábil. Este flujo tiene una cinética rápida de forma tal que el equilibrio entre ambos pools es inmediato, quedando prácticamente todo el fósforo incorporado a la solución adsorbido en el pool de fósforo lábil. Si se incrementa este último pool, entonces se desarrolla un gradiente de difusión vía intra-partícula y entra en equilibrio con el fósforo no lábil. La salida de fósforo del sistema se da mediante la extracción de la cosecha, y a diferencia del nitrógeno, no se establecen salidas de fósforo por efecto de lixiviación, ya que éste reacciona con la fase sólida del suelo y su movimiento es más limitado.

De esta manera, el fósforo en la solución del suelo constituye solamente una pequeña proporción del fósforo total (< 1 %), sin embargo, es a partir de esta fuente de donde las plantas satisfacen muchos de sus requerimientos inmediatos de fósforo (Bolan, 1991). Gran parte del fósforo inorgánico se encuentra adsorbido en la superficie del suelo o precipitado como fosfatos de hierro y de aluminio en suelos ácidos o como fosfatos de calcio y de magnesio en suelos alcalinos y calcáreos. La distribución y disponibilidad de esas formas de fósforo para las plantas depende principalmente del pH del suelo.

La disminución en la concentración de fósforo en la solución del suelo también ha sido asociada con la inmovilización de fósforo por los microorganismos, especialmente en suelos con bajo estado inicial de fósforo y bajo contenido de materia orgánica. Cuando los suelos son cultivados intensivamente y no se aplican

prácticas de manejo que mantengan la fertilidad del suelo, la materia orgánica declina dramáticamente y suele ser necesaria la aplicación de fertilizantes para construir la materia orgánica (Sánchez, 1976). De los más de 30 compuestos con fósforo orgánico que han sido aislados del suelo, los fosfatos de inositol, los fosfolípidos y los ácidos nucleicos son los compuestos más abundantes (Bolan, 1991). Estos compuestos son susceptibles de rápida biodegradación y el fósforo inorgánico liberado puede entonces ser utilizado por las plantas.

III.2.3. Complejo de intercambio, cationes intercambiables y acidez del suelo.

Las arcillas y el humus son partículas que poseen un cierto número de cargas eléctricas negativas y confieren al suelo la propiedad de intercambiar cationes. Este complejo de intercambio del suelo actúa como un reservorio de los nutrimentos que se liberan durante el desgaste de los minerales y la mineralización de la materia orgánica. Si un suelo tiene baja capacidad de intercambio de cationes por efecto de la presencia de escasos minerales de arcilla y humus, o bien por la presencia de arcillas en cantidades sustanciales pero que han sufrido un fuerte intemperismo y tienen escasas cargas negativas (por ejemplo: caolinita, hematita, gibbsita), entonces muchos de los cationes no van a ser adsorvidos sobre las micelas arcillosas o coloides orgánicos y serán susceptibles de perderse por lavado hacia las capas profundas del suelo donde las raíces de las plantas no podrán utilizarlos. Por el contrario, si la fase sólida del suelo contiene suficientes cargas negativas, entonces los cationes podrán ser intercambiados con otros iones liberados por la raíz en la interfase sólida-líquida y desde ahí ser absorvidos por las plantas.

Las cargas negativas del complejo de intercambio pueden ser paulatinamente ocupadas por cationes básicos como el calcio, magnesio, sodio y potasio, pero también por cationes ácidos como el hidrógeno y aluminio. A estos dos últimos se les denomina cationes ácidos debido a que cuando se encuentran en altas concentraciones en el complejo de intercambio son causa fundamental de la acidez

de los suelos. La presencia de hidrógeno en el complejo de intercambio, eleva, por sí mismo la concentración de hidrógeno en la solución del suelo y acidifica el pH (potencial de hidrógeno). El aluminio es un catión que al igual que el hierro presenta carga eléctrica positiva relativamente grande (+3), y en solución acuosa participan en reacciones de hidrólisis, en donde la ruptura de los enlaces del agua genera iones hidrógeno y la acidez del suelo se incrementa (Aguilar-Santelises *et al.* 1994).

A la concentración de hidrógeno y aluminio en el complejo de intercambio se le denomina acidez intercambiable, y a la concentración de los cationes que no participan en fenómenos de hidrólisis se les conoce como bases intercambiables. El porcentaje de saturación de bases es una medida del grado en que el complejo de intercambio está saturado con cationes básicos. La tendencia general es que la cantidad de bases intercambiables disminuye con un aumento en la precipitación; por lo que la baja saturación de bases se utiliza como un criterio de intensa lixiviación.

En suelos ácidos el aluminio y el hierro se encuentran fuertemente adsorvidos en algunas arcillas y bloquean los sitios con cargas negativas, lo que a su vez reduce la capacidad de intercambio de cationes, desplaza otros cationes de interés en la nutrición de las plantas, y pueden inducir fenómenos de toxicidad para las plantas. Con un aumento del pH, el aluminio y el hierro son removidos y vuelven disponibles a los sitios de intercambio.

III.2.4 Actividad biológica del suelo.

Es ampliamente conocida la función que los microorganismos del suelo tienen en el mantenimiento de la fertilidad del suelo y en la nutrición de los cultivos. Los microorganismos del suelo: a) conducen la descomposición de residuos orgánicos y la liberación de nutrimentos en formas disponibles (Neely *et al.* 1991; Díaz-Raviña *et al.* 1993); b) llevan a cabo la transformación del nitrógeno atmosférico en formas asimilables para las plantas (Kolb y Martin, 1988; Roper y Smith, 1991); c) actúan

como agentes de enlace en el transporte de agua, nutrimentos y sustancias orgánicas entre el suelo y las plantas mediante la simbiosis micorrízica (Ferrera-Cerrato, 1987; Smith y Read, 1997); d) participan en la solubilización de P y K de los minerales del suelo; en procesos de oxidación y reducción que influyen la disponibilidad de Fe y Mn principalmente en suelos alcalinos; en la quelación de Fe, Zn y Cu a través de la producción de sideróforos (Lindemann, 1988); y e) intervienen en la formación de los agregados del suelo (Lynch y Bragg 1985), entre otros procesos.

La biomasa microbiana del suelo se encuentra constituida por cinco grupos de microorganismos: bacterias, actinomicetos, hongos, algas y protozoarios (Alexander, 1980). La biomasa del suelo integra una compleja mezcla de organismos que puede llegar a contener tanto como 10,000 especies diferentes en un simple gramo de suelo (Turco *et al.* 1994). Este conjunto microbiano constituye el único medio de biodegradación de la materia orgánica que se incorpora al suelo en diferentes intervalos de tiempo y a su vez representa un importante reservorio lábil de C, N, P y S; por lo que las fluctuaciones de su tamaño y actividad pueden influir en la productividad de los cultivos (Alexander, 1980; Turco *et al.* 1994). La actividad de los microorganismos del suelo en la mineralización de la materia orgánica cambia algunas de las propiedades físicas y químicas del suelo que pueden favorecer el crecimiento de las plantas. Por lo que es posible asumir que de manera global, existe una simbiosis estricta entre la biomasa microbiana y las plantas superiores, en donde las plantas a cambio de nutrimentos aportan materiales orgánicos creando en conjunto un microambiente con temperatura y humedad más estables y disminuyen los riesgos de degradación del mismo. La actividad biológica del suelo se constituye así en un índice de la calidad del suelo.

Díaz-Raviña *et al.* (1993) estimaron la contribución de la biomasa microbiana en la concentración de nutrimentos disponibles en un amplio rango de suelos forestales. Sus resultados mostraron que la biomasa microbiana tuvo en un gramo de suelo seco, un promedio de 948 μg de C, 142 μg de N, 86 μg de P y 73 μg de K. Ello

demuestra las cantidades de carbono y nutrientes contenidos en la biomasa microbiana del suelo y su potencial contribución en el mantenimiento del pool lábil de nutrientes en el suelo para el desarrollo de las plantas.

En los ecosistemas terrestres, las raíces de las plantas se encuentran asociadas con el ambiente inanimado compuesto de sustancias orgánicas e inorgánicas y con una vasta comunidad de microorganismos metabólicamente activos. La región de la raíz en la que se presenta una estimulación del crecimiento de microorganismos fue definida por Hiltner a principios del siglo XIX con el término rizosfera (Sorensen, 1997). Posteriormente se han incorporado otros términos para diferenciar las partes del tejido radical o los sitios de interacción de ciertos microorganismos con las raíces; entre estos cabe señalar: i) la endorrizosfera, que describe el microambiente multiestratificado de la capa mucilaginosa derivada de polisacáridos de la planta o los microorganismos, la capa epidérmica y la capa cortical (Belandreau y Knowles, 1978); ii) la ectorrizosfera, definida por Lynch (1990) como el suelo circundante bajo la influencia de la raíz, iii) la micorrizosfera, como el lugar donde los hongos micorrízicos se asocian con las raíces, y iv) la actinorrizosfera, para referirse a la asociación particular de algunos actinomicetos como *Frankia* con plantas no leguminosas (Bolton *et al.* 1993).

Una característica de gran interés de la rizosfera es la presencia de altas poblaciones de microorganismos metabólicamente activos en relación con el suelo. Entre la rizosfera y el suelo se presenta una área de transición en donde la influencia de la raíz disminuye con la distancia. Las evidencias indican que la microflora de la rizosfera difiere cuali- y cuantitativamente de aquella que se encuentra más distante de la raíz (Alvarez-Solís, 1992). Ello se debe probablemente a la acción selectiva que las raíces pueden ejercer sobre ciertos grupos microbianos del suelo, resultando en la estimulación de ciertos grupos y en la supresión de otros. La raíz secreta durante su avance a través del suelo una capa mucilaginosa que es un sitio de adhesión microbiana, y su composición ejerce influencia en la adhesión diferencial de los microorganismos. Esta capa mucilaginosa junto con los microorganismos, partículas

de arcillas y materia orgánica, conforman una matriz coherente en donde tanto los microorganismos como las raíces de las plantas obtienen protección contra la desecación (Sorensen, 1997).

La rizodeposición de compuestos orgánicos juega un papel importante en la colonización de la raíz y en el mantenimiento del crecimiento microbiano en la rizosfera. Keith *et al.* (1986), y Martin y Kemp (1986) a través de la exposición de las plantas a $^{14}\text{CO}_2$ y por medición del flujo de ^{14}C al suelo, encontraron que alrededor del 20 % o más del carbono de la fotosíntesis fue depositado en la rizosfera. Meharg y Killham (1989), observaron un incremento gradual en el porcentaje de carbono secretado por las raíces de *Lolium perenne* del 6 al 24 % conforme la temperatura se aumentó de 5 a 25 °C. Asimismo, Jansen y Bruinsma (1989), a través de una serie de experimentos realizados bajo condiciones controladas, midieron el flujo de nitrógeno de la raíz a la rizosfera, observando que a los 58 días de crecimiento las plantas de trigo tuvieron cerca del 50 % del nitrógeno asimilado en las raíces y de éste nitrógeno cerca de la mitad fue secretado por las raíces a la rizosfera. Curl y Truelove (1986) reportaron siete grupos principales de compuestos orgánicos presentes en la rizosfera: azúcares, compuestos aminados, ácidos orgánicos, ácidos grasos y esteroides, vitaminas y factores del crecimiento, nucleótidos y enzimas, y otros compuestos.

La gran cantidad de recursos que las plantas dirigen hacia la rizosfera tiene un alto costo energético, pero es indicativo de la importancia que la población microbiana rizosférica tiene en el desarrollo de las plantas. Entre los beneficios de dicha interacción se encuentran la estructuración del suelo, la nutrición vegetal y la protección contra patógenos. Los exopolisacáridos bacterianos junto con las sustancias húmicas pueden unir los minerales de arcillas en microagregados estables (50-250 μm) y las hifas fúngicas enlazar éstos para formar macroagregados (1-2 mm) (Lynch y Bragg, 1985). Los agregados del suelo pueden constituir microhábitats en donde las bacterias obtienen protección contra predadores, pero al mismo tiempo la agregación del suelo facilita la infiltración del agua y el intercambio

de gases, de gran importancia tanto para las plantas como para los microorganismos (Sorensen, 1997).

En la rizosfera se encuentran microorganismos capaces de realizar la fijación biológica del nitrógeno atmosférico, entre las que se encuentran bacterias de los géneros *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* que establecen simbiosis con leguminosas herbáceas y arbóreas; *Azospirillum* que coloniza la endorizosfera de gramíneas forrajeras y de grano; así como el actinomiceto *Frankia* que establece simbiosis con plantas actinorrízicas, como *Casuarina*, *Myrica*, *Alnus*, entre otras.

Beringer (1984) señaló el potencial que la simbiosis *Rhizobium/Bradyrhizobium*-leguminosa tiene para reemplazar la fertilización química en la mayoría de las leguminosas cultivadas. Algunos de los rizobia en asociación con su macrosimbionte son capaces de fijar 100 kg de N ha⁻¹ año⁻¹ o más, cuando las condiciones son propicias para que se establezca una simbiosis efectiva. Asimismo, el efecto benéfico que las leguminosas pueden tener en la transferencia de nitrógeno hacia las plantas asociadas es de gran importancia. Haystead y Marriot (1979) reportaron que en la asociación de trébol y *Lolium* se registró la transferencia del 1.7 % del N fijado. Ta y Faris (1989) y Brophy *et al.* (1987) encontraron que al menos el 25% del total de N en el pasto *Phleum pratense* fue obtenido de la alfalfa asociada. En ésta misma asociación de cultivos, Burity *et al.* (1989) encontraron que la transferencia de N contribuyó con 26, 46 y 38% del N total del pasto, durante el primer, segundo y tercer año, lo que representó cantidades de 5, 20 y 19 kg de N ha⁻¹, respectivamente. En *Inga jinicuil*, una leguminosa arbórea utilizada con frecuencia como sombra en plantaciones de café, la fijación simbiótica del nitrógeno fue en el orden de 40 kg de N ha⁻¹ año⁻¹ (Roskoski, 1982). En *Alnus glutinosa*, la simbiosis con *Frankia* significó el 80 % de N presente en los tejidos del árbol, mediante el cual se obtuvo un retorno de 70 kg de N ha⁻¹ al suelo con la caída de las hojas (Coté y Camiré, 1985). La importancia de los hongos micorrízicos se revisa en el siguiente capítulo.

A partir de lo antes expuesto, se puede señalar que la rizosfera es un ambiente complejo y dinámico en donde se presentan altas poblaciones microbianas soportadas mediante el flujo de compuestos orgánicos producto de la actividad fotosintética de las plantas. Ello hace a la rizosfera un sitio con gran riqueza en fuentes de carbono y posibilita el establecimiento de una comunidad microbiana. La microbiota rizosférica afecta en forma positiva o negativa el desarrollo de las plantas. Entre los efectos positivos destacan: la estructuración del suelo, la absorción de nutrientes y agua, la protección contra patógenos y la mineralización de compuestos orgánicos ricos en nutrientes. El entendimiento de las interacciones planta-microorganismo-suelo en el ambiente rizosférico puede contribuir a establecer bases firmes para mejorar su actividad en los sistemas de cultivo.

III.3. Dinámica nutrimental edáfica.

Los mecanismos de conservación de nutrientes en los ecosistemas naturales se encuentran estrechamente relacionados con las características de fertilidad natural que presentan los suelos. De acuerdo con Juo y Manu (1996) los bosques en ambientes templados o tropicales se desarrollan tanto sobre suelos fértiles como en suelos con baja fertilidad; sin embargo, la cantidad total de nutrientes que se acumulan en la biomasa vegetal y por lo tanto que se reciclan, varía ampliamente entre ambas condiciones. Los bosques que se establecen sobre suelos poco fértiles generalmente tienen menor productividad biótica y reciclan pequeñas cantidades de nutrientes que aquellos sobre suelos relativamente más fértiles. Adicionalmente, en suelos con baja fertilidad natural las plantas dependen para satisfacer sus requerimientos nutrimentales del ciclaje interno de los nutrientes que se liberan a través de la biodegradación de la hojarasca; mientras que en los bosques que se desarrollan sobre suelos más fértiles, las plantas obtienen un suministro adicional de nutrientes provenientes del desgaste de los minerales del suelo, además del ciclaje interno de los materiales orgánicos

En condiciones naturales las plantas obtienen los nutrientes minerales a partir del suelo. Los nutrientes utilizados para la construcción de biomasa vegetal son a su vez devueltos a la superficie del suelo mediante la depositación de la hojarasca, los exudados radicales, las raíces y otros tejidos muertos. La biodegradación de los materiales orgánicos por la microflora del suelo, permite la liberación de nutrientes y la formación de la materia orgánica del suelo. La materia orgánica es entonces descompuesta por la biota del suelo y de nuevo se liberan nutrientes. Los nutrientes del suelo pueden ser eficazmente tomados por las plantas a través de sus sistemas de raíces mediado por las micorrizas asociadas. Esa transferencia de nutrientes suelo-microorganismo-planta tiene como resultado una eficiente liberación y transferencia de nutrientes dentro del sistema, con escasas pérdidas de nutrientes a través de lavado, escorrentía y erosión o como emisiones gaseosas; y con entradas adicionales a través del desgaste de los minerales primarios del suelo, o por efecto de la precipitación y la fijación biológica del nitrógeno (Palm *et al.* 1996).

La apertura de tierras para el cultivo bajo agricultura de roza, tumba y quema se encuentra acompañada del aprovechamiento de la madera para combustible, para la elaboración de instrumentos de trabajo o para la construcción de la vivienda, mediante el cual se utiliza una parte del reservorio de carbono y nutrientes contenidos en la biomasa vegetal. La fertilidad del suelo depende de la liberación de los nutrientes de la biomasa remanente por efecto de la quema. Las altas temperaturas alcanzadas durante la combustión de la biomasa vegetal ($\cong 200$ °C) son amortiguadas por la humedad del suelo, de forma tal que su impacto sobre el suelo es moderado (Ewel *et al.* 1981). A pesar de ello, dependiendo de la intensidad de la quema de la biomasa, pueden ocurrir salidas de C, N y S hacia la atmósfera o el ingreso de estos elementos en el suelo (Ewel *et al.* 1981; Andriessse y Schelhaas, 1987; Brand y Pfund, 1998), pero las cenizas que se depositan sobre la superficie del suelo después de la quema, son ricas en cationes básicos, principalmente potasio, de manera que se han encontrado incrementos en el pH, en las bases intercambiables, en la capacidad de intercambio de cationes efectiva y en el fósforo

extractable en la superficie del suelo (Ewell *et al.* 1981; Andriesse y Schelhaas, 1987; Kleinman *et al.* 1996; Brand y Pfund, 1998). También se ha encontrado que la incorporación de las cenizas provenientes de la quema tiene un efecto en la disminución de la concentración de aluminio extractable del suelo, con lo que se reduce el riesgo de toxicidad del aluminio hacia las raíces de las plantas cultivadas y se favorece la disponibilidad del fósforo en suelos ácidos (Kleinman *et al.* 1996; Hölscher *et al.* 1997). Asimismo, Ewell *et al.* (1981) no encontraron diferencias en la intensidad de infección micorrizica de soya (*Glicine max*) cuando fue sembrada en suelos derivados del bosque o después de la quema de la biomasa vegetal. Por su parte, Deka y Mishra (1983) observaron que la microflora del suelo mostró una reducción temporal en biomasa en los primeros 2 cm de suelo superficial por efecto de la quema, pero se recuperó un mes después a niveles encontrados previos a la quema y no hubo influencia en la composición de especies fúngicas.

El nivel incrementado de nutrimentos en el suelo, al tiempo en que existe poca vegetación para que la tome, resulta en un desacoplamiento entre los procesos de descomposición y de absorción vegetal, por lo que los nutrimentos son más susceptibles a perderse por lavado hacia fuera del subsistema edáfico. Ewell *et al.* (1981) encontraron la disminución de nitrógeno (16.8%), potasio (9.3%), calcio (5.9%) y magnesio (20%) en el suelo superficial (2-3 cm) dos semanas después de la quema, debido a la presencia de intensas lluvias. Por su parte, Andriesse y Schelhaas (1987) observaron la disminución de potasio y de azufre en los primeros 25 cm del suelo en un sitio donde las muestras fueron tomadas 4 meses después de la quema, presumiblemente debido a pérdidas por lavado. Hölscher *et al.* (1997) encontraron durante los meses iniciales del período de cultivo después de la quema, incrementos de la concentración de los aniones Cl^- y NO_3^- en la solución del suelo a 105 cm de profundidad.

La velocidad de descomposición de la materia orgánica del suelo es otro factor que se modifica durante la fase de cultivo debido a las alteraciones en las condiciones microambientales de humedad y temperatura del suelo, así como por la

diferente cantidad y calidad de los materiales orgánicos que se incorporan al suelo. Ewel *et al.* (1981) encontraron tasas más altas en la respiración del suelo después de la roza y tumba pero antes de la quema en relación al suelo del bosque, aunque después de la quema no hubo diferencias entre ambas condiciones. Kleinman *et al.* (1996) y Palm *et al.* (1996) sugieren que el ingreso de cenizas y la mayor velocidad de biodegradación de la materia orgánica resultan en una mayor disponibilidad de nutrimentos en el suelo, pero la disminución de las entradas de materiales orgánicos y los factores que aceleran su mineralización conducen hacia la disminución de los niveles de materia orgánica del suelo, lo que a su vez determina reducidos ciclajes biogeoquímicos y nutrimentos almacenados y una concomitante disminución de la productividad del sistema.

Mariaca (1988) en un extenso monitoréo realizado en Yaxcabá, Yucatán, durante 6 ciclos consecutivos de cultivo de milpa (roza, tumba y quema), encontró un fuerte abatimiento en los contenidos de materia orgánica, fósforo extractable y potasio intercambiable del suelo después de dos años de haberse realizado la quema; a partir del cual y hasta los seis años del estudio los suelos mantuvieron niveles de nutrimentos relativamente constantes. De acuerdo con el autor, la disminución de la fertilidad del suelo y el incremento cuantitativo de arvenses constituyeron factores de carácter ecológico que limitaron la producción continua de la milpa a dos años. Los rendimientos de maíz obtenidos con los mejores tratamientos durante el segundo año de cultivo representaron el 76 % y 95 % del obtenido durante el primer año; el cual disminuyó durante los siguientes años de cultivo hasta alcanzar el 20 % y 42 % en el sexto año de cultivo continuo en dos sitios, respectivamente. Ello contribuyó a explicar la necesidad de los productores para permitir el rebrote de la vegetación durante las subsecuentes fases de barbecho.

Desde una perspectiva ecosistémica, Juo y Manu (1996) indican que la principal función de la fase de barbecho o descanso de la tierra es la transferencia de nutrimentos minerales del suelo hacia la biomasa vegetal arbustiva y arbórea, así como la regulación de las poblaciones de arvenses y plagas. Sin embargo, las

inevitables pérdidas de materia orgánica y nutrimentos minerales que se presentan durante la fase de cultivo, conducen a que la recuperación de nutrimentos durante los subsecuentes ciclos de barbecho sean progresivamente menores que el nivel encontrado en los bosques originales. Lo que también es una consecuencia de la disminución de las reservas totales del suelo por la progresiva intemperización de los minerales.

En suelos con reservas limitadas de bases intercambiables, la absorción de nutrimentos por la vegetación en barbecho puede conducir a la declinación del pH del suelo por efecto de la disminución de bases intercambiables (calcio, magnesio y potasio) y del incremento en el porcentaje de saturación ácida (hidrógeno y aluminio) en el complejo de intercambio; por el contrario, en suelos de alta fertilidad éstos efectos son menores (Mazzarino *et al.* 1988; Ewell *et al.* 1991). En el caso del fósforo, una cantidad considerable del elemento liberado de la ceniza o a través de la mineralización de la materia orgánica puede ser fijado por los óxidos e hidróxidos de hierro y aluminio en formas no disponibles para las plantas; generalmente los suelos ácidos o aquellos que son derivados de cenizas volcánicas presentan deficiencias de fósforo extractable (Sánchez, 1976; Isbell, 1987). En estas circunstancias, las asociaciones micorrízicas responsables de los mecanismos de movilización y transferencia de fósforo entre el suelo y las plantas realizan una función de gran importancia.

En suelos ácidos fuertemente intemperizados con arcillas tipo caolinitas, Kleinman *et al.* (1996) encontraron mediante funciones de regresión una relación significativa entre el contenido de carbono orgánico y la longitud del período de barbecho. Después de 3 años de barbecho la reserva de carbono orgánico del suelo inició su recuperación de su declinación previa durante la fase de cultivo. Asimismo, ellos obtuvieron relaciones similares, aunque sin significancia estadística, entre la longitud del barbecho y otros indicadores de recuperación de la fertilidad química del suelo, tales como la capacidad de intercambio de cationes, los contenidos de cationes básicos intercambiables, nitrato y fósforo extractable; pero de manera importante, la

recuperación de cationes básicos intercambiables, nitrato y fósforo extractable del suelo se obtuvieron después de 9 y 11 años de barbecho.

Las evidencias experimentales previas conducen a sugerir que la fertilidad del suelo no se agota de manera irreversible por las actividades reiterativas de la agricultura de roza, tumba y quema; por lo que no existe evidencia de que este sistema de producción tienda hacia la degradación del suelo a largo plazo, siempre y cuando se establezcan adecuados períodos de barbecho que permitan la recuperación natural de la fertilidad del suelo. Sin embargo, cuando se rompe el equilibrio de este sistema, mediante la disminución del período de barbecho y la intensificación en el uso del suelo, conduce a una disminución progresiva de la fertilidad del suelo y a la creciente necesidad de inversión de altas cantidades de energía, mediante el trabajo e insumos de producción, que permitan mantener el rendimiento de los cultivos.

El efecto del cultivo continuo en la disminución de la fertilidad del suelo ha sido ampliamente documentado en experimentos de largo plazo (Pallo, 1993; Juo *et al.* 1995; Giampaolo *et al.* 1996; Agbenin y Goladi, 1997). En estos trabajos los efectos más evidentes del cultivo continuo del suelo son la disminución de las reservas orgánicas del suelo (carbono, nitrógeno y fósforo) que se presentan debido al incremento en la oxidación de la fracción lábil de la materia orgánica y la acumulación de las fracciones más estables; lo que a su vez puede conducir a un incremento en la acidez del suelo y a la disminución de la capacidad de intercambio de cationes efectiva, de la respiración microbiana y la disponibilidad de macro y micronutrientes, con excepción de fósforo que en ocasiones tiene un patrón contrario. Asimismo, la continua fertilización inorgánica (N+P ó N+P+K) no contribuye a disminuir las pérdidas en las reservas orgánicas que se presentan en el suelo; sin embargo, la incorporación de abonos orgánicos solos o en combinación con fertilizantes minerales ha mostrado efectividad para mantener la fertilidad del suelo bajo cultivo continuo.

De acuerdo con Pushparajah (1995) las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo se encuentran interrelacionadas en forma tal que la degradación debido a un manejo inadecuado generalmente no afecta sólo a una propiedad del suelo sino al suelo en su conjunto. Este autor indica que la declinación de la materia orgánica puede resultar en un colapso de la estructura del suelo, ocasionando la formación de capas duras e impermeables sobre su superficie, lo que a su vez puede limitar la emergencia de las semillas e impedir la infiltración del agua, resultando en un incremento de la escorrentía del agua con los consecuentes riesgos de erosión acelerada. Si no se aplican prácticas adecuadas de conservación del suelo, la erosión incrementará no sólo la pérdida de la materia orgánica de la superficie del suelo, sino también de la fracción arcillosa y nutrientes almacenados, lo que reduce las posibilidades de sobrevivencia de la vegetación y de construcción de la materia orgánica, generándose un ciclo vicioso que conduce a la degradación del suelo.

Así, para prevenir la degradación del suelo debido a cambios inducidos en sus propiedades, es necesario implementar prácticas de manejo que contribuyan a mantener el delicado equilibrio de la fina capa de suelo que cubre la corteza terrestre. El mantenimiento de un nivel adecuado de fertilidad del suelo puede estar basado en principios biológicos cuando los factores de producción suelo-planta se encuentran en equilibrio, de forma tal que exista un balance favorable entre lo que la planta extrae del suelo, lo que se incorpora y lo que se hace disponible. De esta forma el ciclaje nutrimental tiende a restablecerse. En los sistemas de cultivo más intensivos el ciclaje nutrimental es reducido y hacen necesaria la inyección de energía para su recuperación.

IV. LA SIMBIOSIS MICORRÍZICA.

La micorriza (Gr. *myces*=hongo, *rhiza*=raíz) lo constituye la asociación que se establece entre algunos hongos (*Zygomycotina*, *Ascomycotina*, *Basidiomycotina*) y la mayoría de las plantas vasculares. El origen de la micorriza se remonta al tiempo en el que las plantas colonizaron el ambiente terrestre, entre el Silúrico y el Devónico, hace unos 400 millones de años, como lo evidencia el registro fósil de estructuras tipo *Glomus* en *Asteroxylon* y *Rhynia* (Malloch *et al.* 1980; Taylor *et al.* 1995). Desde entonces, las micorrizas se han mantenido como un elemento de enlace planta-hongo-suelo en los ecosistemas terrestres, mediante el cual, tanto el hongo (micobionte) como la planta (fitobionte) obtienen beneficios recíprocos, por lo que se le considera una simbiosis mutualista.

Las micorrizas fueron clasificadas atendiendo a la forma de penetración del hongo a las células de la raíz, por el tipo de estructuras fúngicas y por los simbiontes involucrados, en siete grupos: endomicorriza, ectomicorriza, ectoendomicorriza, arbutoide, monotrofoide, ericoide y orquidoide (Harley y Smith, 1983). Dentro de éstas, las endomicorrizas y las ectomicorrizas han sido las más ampliamente estudiadas debido a su importancia en cultivos agrícolas y forestales, respectivamente (Smith y Read, 1997). Se conoce que, con excepción de algunas pocas especies de las familias *Amaranthaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, entre otras, que han sido consideradas no micorrízicas (Tester *et al.* 1987), cerca del 95 % de las plantas vasculares establecen algún tipo de simbiosis micorrízica (Trappe, 1981). Así, la formación de micorrizas en las plantas terrestres parece ser más una regla que la excepción.

Hasta hace relativamente poco tiempo, los hongos que forman endomicorrizas vesículo arbusculares fueron incluidos dentro de la Familia *Endogonaceae* en el orden de las *Endogonales*. Más recientemente, Morton y Benny (1990) realizaron la revisión taxonómica del grupo bajo una perspectiva filogenética. En esta nueva clasificación se separa el nuevo orden *Glomales* de las *Endogonales*, y en él se

incluye a los hongos que adquieren el carbono de manera obligada de la planta hospedera a través de los arbusculos intraradicales, a partir de entonces se conocen como hongos micorrízicos arbusculares.

En la clasificación de Morton y Benny (1990) el orden Glomales contiene dos subórdenes: Glomineae y Gigasporineae. El suborden Glomineae comprende la familia Glomaceae, con los géneros *Glomus* (77 especies) y *Sclerocystis* (10 especies) y la familia Acaulosporaceae con los géneros *Acaulospora* (32 especies) y *Entrophospora* (3 especies); en este suborden se incluye a las especies que forman vesículas y arbusculos intraradicales, producen esporas terminales o laterales y carecen de células auxiliares. El suborden Gigasporineae se encuentra integrado por la familia Gigasporaceae con dos géneros: *Gigaspora* (7 especies) y *Scutellospora* (23 especies), cuyas especies son capaces de formar arbusculos pero no vesículas intraradicales, las esporas tienen un bulbo adherido y las células auxiliares se forman sobre las hifas externas. El número de especies indicado entre paréntesis para cada género corresponde al señalado por Walker y Trappe (1993). Recientemente, Morton y Redecker (2001) incorporaron dentro del suborden Glomineae dos nuevas familias: Archeosporaceae y Paraglomaceae, con los géneros *Archeospora* y *Paraglomus*, respectivamente.

La importancia de la micorriza arbuscular en la nutrición y el crecimiento de cultivos agrícolas ha sido el área más ampliamente documentada. Los estudios han enfatizado que entre el micobionte y el fitobionte se establecen flujos recíprocos de transferencia de materiales. El micobionte facilita la absorción de nutrientes, brinda protección contra patógenos e incrementa la longevidad de las raíces de los fitobiontes, a cambio de carbohidratos. Otros beneficios derivados de la micotrofia incluyen una mayor tolerancia de los fitobiontes a la toxicidad por sales y metales pesados, hacia pH extremos y al estrés al trasplante, lo que indirectamente estimula otros procesos rizosféricos, tales como la fijación biológica del nitrógeno (González-Chávez, 1995; Pérez-Moreno, 1995; Álvarez-Solis *et al.* 2000). El costo energético

del fitobionte para mantener al micobionte en sus raíces, ha sido estimado entre el 4 al 20 % de la fotosíntesis neta (Smith y Read, 1997).

IV.1 Función de la micorriza arbuscular en la sucesión vegetal.

Janos (1980) señaló que la mayoría de las plantas dependen en cierta medida de sus relaciones con las micorrizas arbusculares para alcanzar su crecimiento, desarrollo y madurez; sin embargo, entre ellas existen diferencias en su grado de dependencia hacia la micorriza. Este autor agrupó las plantas por su grado de dependencia micotrófica y analizó las relaciones que se establecen entre las comunidades vegetales y las poblaciones micorrizógenas que le acompañan, con especial énfasis en la sucesión vegetal desde la invasión de las especies pioneras hasta la estabilización en la vegetación climax o muy cerca de ella. La clasificación en el grado de dependencia micotrófica incluyó: i) plantas no micorrízicas, para aquellas que típicamente no forman micorrizas, ii) plantas micotróficas facultativas, para aquellas que tienen la capacidad de formar micorrizas o de suprimirlas en respuesta a ciertos estímulos ambientales, tales como las condiciones de fertilidad del suelo, y iii) plantas micotróficas obligadas, para aquellas que no pueden crecer sin micorrizas aún en los suelos más fértiles de su hábitat natural.

La sucesión vegetal según Janos (1980), se corresponde con una sucesión de las especies con diferentes grados de dependencia en las micorrizas. En sitios donde no existe vegetación entran en primer término las especies pioneras que por lo general son no micorrízicas, posteriormente estas plantas preparan el sustrato de manera que puedan entrar especies micotróficas facultativas, con grados cada vez más dependientes de la simbiosis, y al final entran y dominan el ecosistema las especies micotróficas obligadas.

La predominancia de plantas no micorrízicas entre las especies pioneras que colonizan un hábitat fue descrito por Reeves *et al.* (1979, en Trappe, 1981), quienes

al estudiar las relaciones micorrízicas en la sucesión vegetal de ambientes semiáridos severamente perturbados encontraron que las primeras etapas de la sucesión estuvo dominada por plantas no micorrízicas, especialmente miembros de las familias Chenopodiaceae y Cruciferae. Estos autores concluyeron que la severa perturbación empobreció al suelo de propágulos micorrízicos, dando ventaja a las plantas no micorrízicas; asimismo, sugirieron que posiblemente en el transcurso de la sucesión, las especies micotróficas gradualmente desplazarían a las no micorrízicas conforme los hongos micorrizógenos colonizaran el suelo, debido a que las primeras pueden competir con mayor eficacia en la absorción de nutrimentos y agua que las no micorrízicas.

En estadíos intermedios de la sucesión con dominancia de guarumbo (*Cecropia peltata*) de hasta 10 m de altura, Herrera *et al.* (1987) encontraron entre 6 a 16 veces más propágulos micorrizógenos infectivos que en bosques maduros de la Sierra del Rosario, en Cuba. Asimismo, entre sitios con bosque maduro, observaron que el número de propágulos micorrizógenos fue 1.6 veces mayor en ecosistemas esclerófilos y con esteras radicales, que en los bosques hipoesclerófilos y sin esteras radicales, y las menores cantidades de propágulos fueron encontradas en un bosque semideciduo. De acuerdo con los autores, la alta proporción de propágulos micorrizógenos en los sitios con vegetación secundaria en relación con la de bosques maduros sugiere que en los estadíos serales intermedios la simbiosis micorrízica arbuscular es eminentemente propagativa, favoreciendo con ello la entrada de especies de etapas serales más avanzadas a partir del banco de semillas o plántulas que han alcanzado a sobrevivir debido a las mayores posibilidades de infección micorrízica.

La alta dependencia micotrófica de las especies que se encuentran en los ecosistemas en equilibrio o cercanos al climax se reafirma con los resultados obtenidos por Ferrer y Herrera (1987) y Herrera (1987) en bosques maduros de la Sierra del Rosario, Cuba. Ellos encontraron que la mayoría de las especies de estos bosques presentaron raíces del tipo magnolioide, caracterizadas por ser gruesas y

desprovistas de pelos radicales, y por consiguiente, altamente dependientes de la micorriza arbuscular para la absorción nutrimental; mientras que pocas especies presentaron raíces tipo graminoide con pelos radicales largos y numerosos. Asimismo, encontraron que de 27 plántulas de árboles colectados, 26 presentaron micorriza arbuscular y uno ectomicorriza. Únicamente dos urticáceas (*Ureca barcifera* y *Pilea* sp.), una piperácea (*Piperomia alata*) y cinco helechos resultaron no micorrízicas. En general las plantas que no presentaron micorriza tuvieron los pelos radicales más largos, y por el contrario, las plantas que no presentaron pelos radicales tuvieron infección micorrízica relativamente alta. Así, la presencia de las micorrizas (arbuscular, ectomicorriza y orquidoide) en cerca del 87 % de las especies estudiadas constituye una clara evidencia de su importancia en los bosques maduros del trópico húmedo.

Janos (1997) señaló que la independencia de algunas plantas de la micorriza puede ser una consecuencia de los bajos requerimientos de nutrimentos o de la habilidad de las raíces para absorber nutrimentos minerales a través de los pelos radicales, raicillas altamente ramificadas, o mediante su capacidad para excretar sustancias orgánicas que solubilizan los minerales; atributos que parecen tipificar a las especies vegetales de sucesión temprana. Por otra parte, las micotróficas facultativas con capacidad de suprimir la formación de micorrizas en condiciones de alta fertilidad evitan un costo energético para sostener los hongos micorrizógenos cuando no son necesarios, lo que les permite utilizar los fotosintatos para su propio crecimiento y pueden alcanzar mayores tasas de crecimiento que las micotróficas obligadas en condiciones de alta fertilidad. En contraste, las micotróficas obligadas no pueden evitar la formación de micorrizas aun en condiciones de alta fertilidad.

Las interconexiones entre plantas de la misma o de diferentes especies a través de la red micelial de los micobiontes pueden tener gran influencia en el mantenimiento de los ecosistemas. De acuerdo con Smith y Read (1997) las hifas externas constituyen importantes fuentes de inóculo y probablemente explican la rápida colonización de las raíces en muchos hábitats sin disturbio, en particular

cuando las condiciones favorecen el establecimiento de vegetación perenne. Una plántula que crece en una comunidad micotrófica puede ser más rápidamente enlazada y adquirir nutrimentos a través de una red micelial que se ha desarrollado a expensas de fotosintatos de individuos ya establecidos. Ello puede resultar en una ventaja para el establecimiento de las plántulas, en particular donde la sombra puede limitar la capacidad fotosintética debajo del dosel. Cuando las plántulas son exitosas y prosperan, entonces pueden contribuir a esa red micelial en términos del suministro de carbono, pero también utilizarla para la absorción de nutrimentos. Thorn (1997) señaló que el enlace micorrízico entre diferentes especies y generaciones de plantas tiene gran interés ecológico. La inversión que los padres hacen en fotosintatos transferidos hacia las micorrizas para favorecer el éxito de las plántulas, confirma una estrategia de selección K, en la que relativamente poca progenie es producida y el esfuerzo se utiliza para asegurar su sobrevivencia.

Indudablemente la permanencia de los ecosistemas en la tierra se encuentra relacionada con los mecanismos de autoregulación que han desarrollado. Las evidencias parecen sugerir que a medida que la sucesión vegetal avanza hacia un estado de equilibrio dinámico la función de la micorriza adquiere paralelamente una mayor relevancia, llegando a constituir una característica obligada para la sobrevivencia de muchas especies del interior del bosque. Lo que parece ser una estrategia adaptativa a las restricciones impuestas por el propio desarrollo de la vegetación, tales como el efecto de la sombra, o a la relativa disminución de los nutrimentos del suelo debido a que una alta proporción de ellos son retenidos por la biomasa vegetal. Ello conduce al establecimiento de sistemas con una muy alta eficiencia en los flujos de energía y en la circulación de los nutrimentos minerales.

IV.2. Importancia de la micorriza arbuscular en la producción agrícola.

El estudio de la micorriza arbuscular en cultivos agrícolas se ha constituido en una área de investigación de gran importancia en el desarrollo de la agricultura sostenible

(Mosse, 1986; Bethlenfalvay, 1992, 1993; Miller y Jastrow, 1992; Linderman, 1993; Pérez-Moreno y Ferrera-Cerrato, 1997). La relevancia de la micorriza arbuscular en la agricultura se encuentra basada en su función de enlace entre las plantas y el suelo, como agentes de transporte de nutrientes minerales del suelo hacia la planta y de nutrientes orgánicos de la planta al suelo, desde donde influye tanto en la productividad de los cultivos como en la conservación de los suelos.

Una parte substancial de los esfuerzos de la investigación micorrízica han sido dirigidos hacia la comprensión de los beneficios que las plantas cultivadas obtienen a través de la micotrofia. Las evidencias experimentales del efecto que los hongos micorrízicos arbusculares tienen en el crecimiento y desarrollo de las plantas se encuentran ampliamente documentadas en la literatura científica (Menge, 1983; Abbot y Robson, 1984; Ferrera-Cerrato, 1987; Jarstfer y Sylvia, 1993; Smith y Read, 1997). Uno de los aspectos más sobresalientes lo constituye el papel que los hongos micorrízicos arbusculares tienen para facilitar la absorción de nutrientes que son relativamente inmóviles en el suelo, tales como el fósforo, cobre y zinc, en una amplia variedad de plantas cultivadas, tales como maíz (Fitter, 1985; Khalil *et al.* 1994; Subramanian y Charest, 1997; Gavito y Miller, 1998; Kabir *et al.* 1998), frijol (Silveira y Cardoso, 1987a y b) y papa (McArthur y Knowles, 1993).

El incremento en la eficiencia de las plantas micorrízicas para absorber los nutrientes del suelo se encuentra relacionado con tres procesos principales: i) la absorción de nutrientes por el micelio del hongo en el suelo, ii) la translocación de nutrientes desde el micelio extramatricial hacia las estructuras fúngicas intraradicales (hifas y arbusculos), y iii) la transferencia de nutrientes a las células vegetales a través de la compleja interfase que se establece entre ambos simbiosistas (González-Chávez, 1995; Smith y Read, 1997). Ello implica que bajo condiciones de baja disponibilidad nutricional en el suelo las raíces micorrízicas se encuentran más capacitadas que las no micorrízicas para explorar y aprovechar el sustrato edáfico, debido a: i) el micelio extramatricial formado por el hongo micorrízico se extiende desde la raíz hacia el suelo circundante más allá de la zona de agotamiento de

nutrimentos que se desarrolla alrededor de las raíces, ya que la absorción vegetal de fósforo y otros nutrimentos generalmente es más rápida que la difusión de éstos en la solución del suelo hacia la raíz (Bolan, 1991), ii) el menor diámetro de las hifas en relación con el de las raíces, le confiere a las hifas la capacidad para acceder a los microporos del suelo y adicionar mayor área superficial al sistema de absorción (Jarstfer y Sylvia, 1993), y iii) la fosfatasa ácida producida por la micorriza puede hidrolizar fosfatos orgánicos más activamente que las raíces sin micorriza (Cooper, 1984).

Otros beneficios que obtienen las plantas bajo la influencia de la micorriza arbuscular lo constituyen la mayor tolerancia de las plantas a condiciones de estrés ocasionadas por déficit hídrico, altas concentraciones de sales, toxicidad de manganeso y metales pesados en el suelo. Sylvia *et al.* (1993a) encontraron que la inoculación de *Glomus fasciculatum* incrementó la concentración de P y Cu en el follaje y grano de maíz cultivado en campo bajo intensidades crecientes de estrés hídrico. Resultados similares fueron observados por Subramanian y Charest (1997) en maíz inoculado con *G. intraradices* después de tres semanas bajo estrés de sequía, en donde las plantas micorrízicas tuvieron mayor producción de biomasa seca, rendimiento y contenido de N, P, K, Mg, Mn y Zn en el grano que las plantas sin micorriza. Por otra parte, Feng *et al.* (1998) encontraron una reducción en la producción de materia seca de maíz bajo condiciones de estrés salino (1 g NaCl kg⁻¹ de suelo) pero dicha disminución fue más alta en plantas sin micorriza que en las plantas micorrízicas; la respuesta de maíz a la infección micorrízica fue mayor bajo condiciones de estrés salino (61% de incremento de materia seca) que bajo condiciones normales (30% de incremento de materia seca).

A pesar de las evidencias del beneficio que la micorriza confiere a las plantas bajo condiciones de estrés por sequía o toxicidad de sales, el mecanismo mediante el que la micorriza influye en la fisiología de la planta es aun motivo de controversia. Algunos autores apuntan hacia el papel que la micorriza tiene para mejorar la absorción de fósforo como el medio que confiere mayor vigor a la planta, lo que a su

vez mejora la conductividad hídrica y la tasa de transpiración (Nelsen y Safir, 1982). Pero otros indican que bajo condiciones de sequía la micorriza induce cambios en las relaciones hídricas, independientemente de su efecto en la mejoría de absorción de fósforo, que conducen a una mayor tasa de absorción de agua por unidad de longitud de raíz y de tiempo mediado por el transporte hifal, tal como fue observado en maíz por Kothari *et al.* (1990). La mejoría en las relaciones hídricas mediada por la micorriza parece también jugar un papel importante en la resistencia de las plantas al estrés ocasionado por alta concentración de sales en el suelo, como lo evidencia la baja concentración de prolina y el alto potencial hídrico de maíz micorrízico encontrado por Feng *et al.* (1998) en suelo con alta concentración de sales (1 g NaCl kg⁻¹ de suelo).

También se han reportado cambios en el metabolismo de la planta bajo condiciones de sequía que han sido relacionados con una mayor capacidad de las plantas micorrízicas para tolerar las condiciones de estrés impuestas por el déficit hídrico, entre ellas: i) la retención de mayores cantidades de azúcares y proteínas en las hojas (Subramanian y Charest, 1995), y ii) cambios en el metabolismo del nitrógeno que se tradujeron en incrementos de la actividad enzimática (nitrato reductasa, glutamino sintetasa y glutamato sintetasa) y compuestos nitrogenados (Charest y Subramanian, 1998), en ambos casos para un cultivar de maíz sensible a la sequía.

La micorriza arbuscular no sólo favorece el crecimiento y desarrollo de las plantas mediante la captación de nutrimentos y mayor tolerancia a las condiciones de estrés, sino que también protege a las plantas frente al ataque de organismos patógenos (bacterias, hongos y nemátodos). La resistencia de las plantas frente al ataque de patógenos con origen en el suelo resulta de una interacción compleja entre la micorriza, el patógeno y el estado nutricional de la planta (Tilka *et al.* 1991; Ramos-Zapata *et al.* 1998). En este proceso parecen estar involucradas las alteraciones fisiológicas que las micorrizas establecen en las raíces de las plantas, como la mejoría en la nutrición con fósforo y los cambios en la composición de exudados

radicales que influyen en la población microbiana rizosférica (Azcon y Ocampo, 1981; García-Garrido y Ocampo, 1988).

De acuerdo con Reid (1990) la prevención de la penetración y crecimiento de algunos patógenos en las raíces de plantas micorrízicas se encuentran relacionados con: i) el engrosamiento de las paredes celulares de la raíz mediante lignificación y producción de otros polisacáridos, ii) a un sistema vascular más fuerte que incrementa el flujo de nutrimentos con mayor fuerza mecánica, iii) al efecto que la mejoría en la nutrición de fósforo tiene en el mayor vigor de la planta, pero también a su efecto en el incremento de fosfolípidos en la planta, lo que a su vez, disminuye la permeabilidad de las membranas y conduce a cambios en la composición y producción de exudados radicales, iv) al mayor contenido de arginina en las raíces micorrizadas, y v) a la mayor producción de isoflavonoides.

La evidencia experimental generada durante los últimos años ha sido de gran utilidad para demostrar el amplio rango de funciones de la simbiosis micorrízica, pero también la compleja biología de la misma, y las dificultades para su utilización práctica con fines productivos. La respuesta de los cultivos a la inoculación con hongos micorrízicos en campo ha sido menor a la observada utilizando plantas individuales bajo condiciones controladas en invernadero (Fitter, 1985; Jarstfer y Sylvia, 1993; Sylvia, 1994; Smith y Read, 1997). Fitter (1985) considera que la escasa respuesta de los cultivos a la inoculación micorrízica en campo puede ser debido a: i) la naturaleza facultativa de la simbiosis en la mayoría de las plantas cultivadas en función de las características de fertilidad del suelo, ii) la presencia de especies o cepas inefectivas, tales como *Glomus tenue* que no mejora el crecimiento de la planta aun en suelos infértiles, iii) la probable disipación de los beneficios debido a la transferencia de nutrimentos entre plantas a través del micelio micorrízico, iv) la herbivoría del micelio externo por la fauna del suelo, y v) al probable efecto que la longevidad del sistema radical micorrizado puede tener en el balance de los flujos del fósforo y del carbono entre ambos simbioses. Ello ha conducido a sugerir la necesidad de incrementar los estudios sobre la ecología de la

simbiosis micorrízica que conduzcan hacia un mejor entendimiento del efecto que los factores ambientales y de manejo tienen sobre la simbiosis y contribuyan a desarrollar estrategias innovativas para mejorar su actividad en el campo (Jarstfer y Sylvia, 1993; Sylvia, 1994; Smith y Read, 1997).

IV.3 Manejo de la simbiosis micorrízica arbuscular.

Los hongos micorrízicos arbusculares se encuentran ampliamente distribuidos en los suelos y es posible asumir que tanto la producción primaria de la vegetación natural o inducida, así como la de los cultivos es altamente dependiente de los propágulos micorrízicos infectivos presentes en el suelo. Los zygomycetes involucrados en la simbiosis micorrízica arbuscular constituyen un grupo diverso con 152 especies descritas (Walker y Trappe, 1993) y con frecuencia son los hongos más abundantes en el suelo. Sin embargo, tanto la abundancia como la composición de especies de hongos micorrízicos arbusculares es altamente dependiente de las prácticas de manejo agrícola. Schenck *et al.* (1987) encontraron que la incidencia de especies de hongos formadores de micorriza en un ecosistema natural difiere a la de los sistemas de cultivo; ellos observaron que el número de esporas por unidad de suelo fue más alto en suelos bajo cultivo de arroz, trigo, soya y pastos forrajeros (784 esporas kg^{-1} de suelo en promedio) que en un ecosistema (543 esporas kg^{-1} de suelo), pero en el ecosistema hubo mayor diversidad de especies (18 especies) que en los sistemas de cultivo (7 a 15 especies); las especies más abundantes en los sistemas de cultivo fueron: *Glomus diaphanum*, *Gigaspora margarita* y *Acaulospora appendiculata*, mientras que *Glomus clarum*, *Gl. manihotene*, *Scutellospora verrucosa* y *Entrophospora colombiana* fueron encontradas únicamente en el ecosistema.

La composición de especies de hongos micorrízicos en el suelo también se encuentra sujeta al historial de manejo de cultivos, como se constata del trabajo desarrollado por Johnson *et al.* (1991) quienes al comparar la comunidad de hongos

micorrízicos arbusculares en suelos con o sin historial previo de 5 años de cultivo continuo con maíz o soya, encontraron que en una localidad la comunidad de hongos micorrízicos estuvo dominada por esporas de *Glomus aggregatum*, *Gl. leptotichum* y *Gl. occultum* en suelo con historial de cultivo de maíz; por el contrario, las esporas de *Gl. microcarpum* fueron más abundantes en suelo con historial de cultivo de soya; mientras que en otra localidad aproximadamente el 90 % de las esporas recuperadas fueron de *Gl. aggregatum* y no variaron con el historial de cultivo, aunque esporas de *Gl. albidum*, *Gl. mosseae* y *Gl. occultum* fueron más abundantes en parcelas con historial de cultivo de maíz que con soya.

En los policultivos donde las semillas son colocadas al mismo tiempo y en el mismo orificio ocasiona que las raíces al quedar entremezcladas formen una rizosfera con características específicas que difieren a la de los monocultivos. En la rizosfera de un policultivo integrado por maíz, frijol y calabaza en Tlaxcala, Chamizo-Checa *et al.* (1998) encontraron diez especies de hongos micorrízicos arbusculares: 4 de la familia Glomaceae (*Glomus mosseae*, *Glomus sp.*, *Sclerocystis sinuosa* y *Sclerocystis sp.*), 4 de la familia Acaulosporaceae (*Acaulospora laevis*, *A. splendida* y *Acaulospora sp.*) y 2 de la familia Gigasporaceae (*Gigaspora gigantea* y *Scutellospora pellucida*). Las especies de *Glomus* fueron más abundantes en un suelo franco-arcilloso, mientras que las de *Acaulospora* y *Sclerocystis* así como las Gigasporaceae fueron más abundantes en un suelo franco-arenoso. En estas condiciones los autores no encontraron colonización micorrízica en calabaza, pero en frijol y maíz la colonización de la raíz fue de 10 a 61% y 11 a 46%, respectivamente.

El efecto diferencial del historial de manejo en la presencia de propágulos micorrízicos infectivos (potencial de inóculo micorrízico) en los campos de cultivo también se manifiesta cuando en la rotación de cultivos se encuentran presentes plantas no micotróficas. Karasawa *et al.* (1998) encontraron en suelo con bajo nivel de disponibilidad de fósforo que el cultivo previo de mostaza (una planta no micotrófica) disminuyó la colonización micorrízica y el crecimiento de maíz en relación con el obtenido cuando el cultivo precedente fue girasol (una planta

micotrófica); sin embargo, el efecto del estatus micorrízico del hospedero precedente sobre la colonización micorrízica del cultivo subsecuente fue insignificante en suelo con alto nivel de fósforo disponible. Resultados similares fueron obtenidos por Gavito y Miller (1998) cuando el cultivo precedente fue nabo (*Brassica napus*), reconocida también en su estatus no micotrófico, ya que condujo a una disminución subsecuente en la colonización micorrízica de maíz lo que a su vez afectó negativamente la concentración de fósforo foliar, el rendimiento y el índice de cosecha, en relación al obtenido cuando el cultivo previo fue maíz. La mayor absorción de fósforo en los estadios tempranos del desarrollo de maíz fue relacionada con un rápido desarrollo de la micorriza (cultivo previo de maíz) o con una rápida conexión a la red de micelio micorrízico (tratamiento de no-labranza).

El incremento en la absorción de fósforo en las plantas por influencia de la micorriza arbuscular bajo condiciones de no-labranza o labranza reducida, ha sido atribuido a la habilidad del micelio extraradical preexistente para actuar como un sistema de adquisición de nutrimentos para las plantas nuevamente desarrolladas (Kabir *et al.* 1998; Gavito y Miller, 1998). Bajo estas condiciones, el micelio micorrízico extraradical permanece viable y retiene su efectividad como un sistema de adquisición de nutrimentos de un ciclo de cultivo al siguiente y los fragmentos de raíces micorrízicas también pueden ser infectivas sobre periodos de varios meses (Jarstfer y Sylvia, 1993; Sylvia, 1994). Kabir *et al.* (1998) encontraron que tanto la densidad de hifas totales como la proporción de hifas que permanecieron metabólicamente activas en el suelo fue mayor en el sistema de no-labranza, menor bajo labranza convencional e intermedia con labranza reducida; asimismo, el porcentaje de colonización de la raíz y la absorción de fósforo, cobre y zinc de maíz fue menor con la labranza convencional que bajo labranza reducida y no labranza. De esta manera, el disturbio a la red micelial ocasionado por la labranza del suelo parece retardar la infección de la raíz y afectar negativamente el crecimiento de la planta. La significancia de lo anterior, es tal, que bajo labranza reducida o no-labranza, el micelio micorrízico que permanece en el suelo puede facilitar tanto la

rápida infección de la raíz como la mayor efectividad en la captura de nutrimentos en suelos con bajo nivel de fertilidad.

Las raíces de las plantas que son colonizadas por hongos micorrízicos adquieren mayor capacidad para la absorción de fósforo y otros nutrimentos del suelo cuando el nivel de disponibilidad de éstos es bajo, por lo que se incrementa la absorción nutrimental y se mejora el crecimiento de la planta en relación con aquellas plantas cuyas raíces carecen de micorriza. Sin embargo, el grado mediante el cual las plantas cultivadas dependen de la presencia de la micorriza arbuscular para la absorción nutrimental varía ampliamente entre especies, así como por las condiciones del suelo. Algunas especies como la yuca (*Manihot esculenta*) son altamente dependientes de la simbiosis micorrizica en su respuesta a la absorción de fósforo. Howeler *et al.* (1987) indicaron que las plantas de yuca sin micorriza tuvieron un requerimiento externo de 190 ppm de fósforo (Bray-II) en relación a los 15 ppm para las plantas micorrízicas, y en experimentos en macetas fue necesaria la aplicación de dosis muy altas de fertilizante fosfórico para alcanzar un crecimiento equivalente al de las plantas micorrízicas sin suministro externo de fósforo.

Las plantas altamente dependientes de la micorriza, como es el caso de la yuca y algunos pastos tropicales, mantienen su estatus micotrófico aun en suelos con alto contenido de fósforo (Howeler *et al.* 1987). Otros cultivos, tales como maíz, sorgo, frijol y soya, dependen en menor grado de la micorriza para la absorción de fósforo del suelo y han sido considerados como plantas micotróficas facultativas que responden a la presencia de los hongos micorrízicos en suelos con bajo o moderado nivel de fertilidad (Gavito y Varela, 1995; Gavito y Miller, 1998; Karasawa *et al.* 1998), aunque también se ha demostrado que en suelos con bajo nivel de fósforo el grado de dependencia micotrófica de maíz y soya varía ampliamente entre variedades (Khalil *et al.* 1994).

La aplicación de fertilizantes fosfóricos ha mostrado tener efectos variados sobre la simbiosis micorrizica. Asmah (1995) encontró disminución en la colonización de la

raíz de maíz con la aplicación de superfosfato de calcio triple (44 kg P ha^{-1}), pero esta misma dosis aplicada como roca fosfórica resultó en una mayor infección de la raíz que la obtenida en el control sin aplicación de fósforo o cuando se aplicó superfosfato de calcio triple. Gavito y Varela (1995) encontraron respuesta positiva a la inoculación micorrízica de maíz cuando no se aplicó fósforo, sin embargo con la aplicación de K_2HPO_4 en solución (40 kg P ha^{-1}) el maíz fue todavía responsivo a la inoculación con *Glomus mosseae* pero no a la inoculación con *Acaulospora bireticulata* o con la población de endófitos nativos del suelo compuesta por 14 especies. Sin embargo, bajo condiciones de campo Gryndler *et al.* (1989) no observaron disminución en los niveles de colonización de maíz por efecto de la aplicación continua de fertilizante fosfórico (100 kg P ha^{-1}) durante 8 años.

Estudios de largo plazo, como el realizado por Märtensson y Carlgren (1994) durante 28 años en Suecia, demostraron que la aplicación continua de fertilizante fosfórico de rápida solubilización como el fosfato monocálcico en dosis equivalentes a $45 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ disminuyó el número de esporas de hongos micorrízicos del suelo en un 50% y 7% del nivel inicial en dos sitios, respectivamente; sin embargo, dosis moderadas de fertilizante (5 y $15 \text{ kg de P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) no afectaron el número de esporas; por el contrario, en la parcela mantenida sin fertilización fosfórica el número de esporas se incrementó al doble entre 5 y 14 años y al triple al término del experimento. La disminución en el número de esporas del suelo se relacionó con el incremento en los niveles de fósforo lábil del suelo. Asimismo, Johnson *et al.* (1991) encontraron que la densidad de esporas de *Gl. aggregatum* se correlacionó negativamente con el fósforo (Bray-I) y el pH del suelo, pero las de *Gl. geosporum* y *Gl. gigantea* mostraron relación positiva con el pH del suelo. Pero Rathore y Singh (1995) encontraron que el número de propágulos micorrízicos en el suelo tuvo correlación positiva ($r=0.586$, $P<0.05$) con el fósforo disponible y negativa ($r=0.555$, $P<0.05$) con el contenido de arcilla. De esta manera, es evidente que el nivel crítico de disponibilidad de fósforo del suelo y la respuesta a la aplicación de fertilizantes fosfóricos varía ampliamente en función de las plantas cultivadas, el tipo de fertilizante y las especies de hongos micorrízicos arbusculares.

Además de fósforo, la aplicación de altas dosis de fertilizantes nitrogenados ha mostrado disminuir el potencial de inóculo micorrízico del suelo. Baltruschat y Dehne (1988, 1989) a partir de bioensayos de infectividad utilizando maíz como planta indicadora en suelos con varios años bajo monocultivo o en rotación de cultivos, encontraron que el potencial de inóculo del suelo fue relativamente alto aun con dosis de fertilización nitrogenada de 100 kg N ha^{-1} ; sin embargo, el incremento a 180 kg N ha^{-1} resultó en una reducción del potencial de inóculo micorrízico del suelo. El efecto de la alta fertilización nitrogenada fue evidente en monocultivo de cebada y trigo, pero no con avena y centeno. Estos autores sugirieron que el efecto de la alta dosis de fertilización nitrogenada sobre los propágulos micorrízicos infectivos en el campo en función de las plantas cultivadas, pudo estar relacionado con la presencia de diferentes especies de hongos micorrízicos que reaccionaron en forma diferencial a la fertilización con nitrógeno. Aunque también es importante considerar los cambios fisiológicos que pudieron presentar las plantas en respuesta a la mayor absorción nutrimental derivada de la fertilización química.

La disminución de la respuesta a la colonización micorrízica en cultivos micotróficos facultativos cuando el nivel de fósforo del suelo se incrementa por efecto de la aplicación de fertilizantes fosfóricos, es tal que si existe alta concentración de fósforo en el suelo para sostener el crecimiento de la planta, la dependencia hacia la micorriza disminuye y la respuesta a la colonización puede incluso llegar a ser negativa (Kurle y Pflieger, 1994). La disminución en la respuesta a la colonización micorrízica bajo condiciones de alto nivel de disponibilidad de fósforo en el suelo parece estar regulada por el hospedero, ya que el gasto en recursos energéticos derivados de la fotosíntesis que la planta debe dirigir hacia la rizosfera para mantener al micosimbionte es alto (Smith y Read, 1997). Azcon y Ocampo (1981) reportaron que el estatus de fósforo del hospedero afecta el contenido de carbohidratos solubles de las raíces y los exudados radicales, regulando de ese modo el suministro de carbono que puede ser disponible para los hongos micorrízicos. Ello puede tener una fuerte influencia en la colonización radical y por consecuencia en la esporulación de

los hongos micorrízicos (Kurle y Pflieger, 1994). El efecto inhibitorio del fósforo del suelo en la colonización micorrízica parece también estar relacionado con la influencia que este elemento tiene en modificar la permeabilidad del sistema radical de las plantas (Khalil *et al.* 1994) y en la inhibición de la ramificación de las hifas por su efecto en los exudados de la raíz del hospedero (Nagahashi *et al.* 1996).

En este sentido, Khalil *et al.* (1994) llaman la atención respecto al efecto que los programas de mejoramiento genético de las plantas, donde la selección de las variedades se realiza bajo condiciones de alta fertilidad del suelo, pueden tener en la respuesta de las plantas a la presencia de los hongos micorrízicos arbusculares en el suelo. Las variedades de alto rendimiento se comportan como verdaderas esponjas biológicas para absorber los nutrimentos proporcionados y dirigen una alta proporción de sus fotosintatos hacia la producción de biomasa, de forma tal que si en el proceso de mejoramiento genético de las plantas no se consideran las interacciones rizosféricas de las plantas con los microorganismos y el suelo, las plantas seleccionadas pueden ser altamente dependientes del ingreso de insumos externos y carecer de la habilidad para alcanzar su desarrollo bajo condiciones de baja fertilidad del suelo mediado por los beneficios que confieren la micorriza arbuscular y otros microorganismos del suelo.

De esta manera, las evidencias experimentales expuestas con anterioridad, apuntan hacia el efecto que los cambios en el uso de la tierra o del historial de cultivo pueden tener en la composición y abundancia de especies de hongos micorrízicos en el suelo. Las especies de hongos micorrízicos muestran diferencias en su especificidad ecológica, lo que aunado a la efectividad diferencial en los beneficios que proporcionan al hospedero, sugiere que los cambios en la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares en el suelo por efecto del manejo pueden afectar de diferente manera al hospedero y en consecuencia los beneficios derivados de la micotrofia. El cultivo precedente influye tanto en la composición de especies de hongos micorrízicos como en el estatus micorrízico del suelo (potencial de inóculo micorrízico) para el siguiente cultivo, lo que a su vez depende del nivel de fertilidad

del suelo o de diferencias en la respuesta de las especies de hongos micorrízicos a las prácticas de manejo.

Smith y Read (1997) señalaron que existen dos enfoques principales para establecer y mantener altas poblaciones de hongos micorrizógenos en los suelos que son utilizados para la agricultura. Uno de ellos consiste en la inoculación de endófitos seleccionados y el subsecuente manejo que permita favorecer su establecimiento y actividad en los campos de cultivo; mientras que el otro enfoque se orienta hacia la adopción de prácticas de manejo que incrementen el potencial de inóculo de los hongos micorrizógenos nativos.

De acuerdo con Sylvia (1998) la inoculación de hongos micorrízicos es particularmente útil cuando los suelos tienen bajas densidades de propágulos micorrízicos o cuando éstos son inefectivos; su introducción ha mostrado resultados positivos en la recuperación de tierras degradadas, en el establecimiento de leguminosas forrajeras y en la resistencia de maíz a la sequía. Este autor indica que los inoculantes deben ser infectivos y efectivos en el sistema agrícola de interés. La infectividad está referida a la habilidad del hongo para penetrar y colonizar la raíz de la planta hospedera y la efectividad a la habilidad del hongo para mejorar el crecimiento del hospedero. Tanto la infectividad como la efectividad varía ampliamente entre especies y cepas de hongos micorrízicos, por lo que antes de que se realice su propagación masiva con fines de su introducción bajo condiciones de producción, es necesario evaluar la compatibilidad que se establece entre los micobiontes y los fitobiontes. Asimismo, es necesario examinar su comportamiento bajo las condiciones de producción en campo, ya que tanto la población nativa de hongos micorrízicos, como los factores edáficos y las prácticas de manejo pueden influenciar su establecimiento y actividad.

De acuerdo con Smith y Read (1997), para el manejo de las poblaciones nativas de hongos micorrizógenos es esencial la presencia de plantas micotróficas que permitan construir y mantener el potencial de inóculo micorrízico en el suelo. Algunas

estrategias de manejo que pueden mantener altas poblaciones fúngicas incluyen la rotación de cultivos donde dos o más cultivos son crecidos cada año, o el cultivo simultáneo de dos o más especies en donde al menos una de ellas sea altamente micotrófica; los pastizales que combinan plantas micotróficas y bajo nivel de disturbio también tienen alto potencial para elevar el potencial de inóculo del suelo; asimismo, el uso de insumos orgánicos puede incrementar los niveles de colonización tanto en pastizales como en cultivos anuales.

Uno de los atributos clave de la función de la micorriza arbuscular lo constituye la producción de una extensa red de micelio extramatricial soportado por el flujo de carbono de las plantas establecidas. El micelio extramatricial desempeña un papel fundamental en la actividad de la micorriza y conjuntamente con las raíces infectadas constituye uno de los mecanismos mediante los cuales las micorrizas se propagan y mantienen un alto potencial de inóculo en el suelo. Cuando en los campos de cultivo las prácticas de manejo favorecen la permanencia de plantas micotróficas, un bajo nivel de disturbio a través de la siembra directa o labranza mínima del suelo, el uso reducido de insumos químicos y la incorporación de compuestos orgánicos, se favorece el mantenimiento de un alto potencial de inóculo micorrízico en los suelos, mediante el cual las plantas pueden ser infectadas en estadios tempranos de su desarrollo y obtener los beneficios que confiere la simbiosis micorrízica.

Estos atributos parecen tipificar a los sistemas tradicionales de cultivo que han mostrado alta estabilidad y productividad en el tiempo con un mínimo ingreso de insumos externos, tales como la rotación de *Stizolobium*-maíz y calabaza, el marceño y las chinampas que fueron ampliamente documentados por Pérez-Moreno y Ferrera-Cerrato (1997). Sin embargo, bajo agricultura intensiva basada en la labranza mecanizada con la utilización de monocultivos de variedades genéticamente uniformes y dependientes de altos ingresos de fertilizantes y pesticidas, los beneficios de la micotrofia se desvanescen.

Para el manejo práctico de la simbiosis micorrízica, es importante reconocer que las especies de hongos micorrízicos, o eventualmente aislamientos de una especie dada, difieren en sus efectos sobre las plantas. La efectividad de los hongos micorrízicos para mejorar el crecimiento de las plantas se encuentra regulado por la interfase que se establece entre los factores edáficos, la planta hospedera y la cepa de hongo. Consecuentemente, antes de que las cepas de hongos micorrízicos puedan ser seleccionados para su uso en la agricultura, es necesario entender cómo las especies individuales de hongos afectan a las plantas bajo las condiciones edáficas locales y qué factores controlan su población en los sistemas de cultivo. Ello requiere el concurso del conocimiento del efecto que las prácticas de manejo de cultivos pueden tener sobre la población de endófitos nativos, que posibilite generar información para determinar esas situaciones y porqué ocurren.

V. MATERIALES Y METODOS

V.1. Area de estudio.

El estado de Chiapas, con una superficie aproximada de 74,000 km², se encuentra ubicado al sureste de México dentro de la macroregión climática intertropical caracterizada por altas temperaturas y altas precipitaciones, en donde recibe la humedad proveniente de los océanos pacífico y atlántico a través de los vientos alisios del noreste, de las masas frías invernales (nortes), de los alisios del sureste, y eventualmente de huracanes y ciclones (Mauricio *et al.* 1982). La Altiplanicie Central constituye una de las siete regiones naturales que integran el territorio chiapaneco (Müllerried, 1982). La Altiplanicie Central, conocida también como Altos de Chiapas, se encuentra compuesta por altiplanos escalonados de altitud variable, entre los que sobresalen: a) un altiplano central de mayor altitud que se extiende por arriba de los 2000 msnm, en donde se localizan dos formaciones volcánicas: el Tzontehuitz (2860 msnm) y el Huitepec (2660 msnm); b) al sureste se extiende un altiplano intermedio en altitud (1500-1600 msnm) conocido como llanura comiteca en alusión a la ciudad de Comitán de Domínguez, y c) el altiplano más bajo que se extiende hacia el poniente con una variación altitudinal entre 1000 y 1400 msnm, llamado también llanos de Ixtapa (Díaz-Hernández, 1996).

El presente trabajo se realizó en el municipio de Chamula, ubicado en el altiplano central de Los Altos de Chiapas (Figura 1). La población campesina es indígena de la étnia tzotzil que basa su reproducción y sobrevivencia en actividades agrícolas y forestales, cría de pequeños hatos de ovinos, elaboración de artesanías y venta de su fuerza de trabajo. La producción agrícola se realiza bajo sistemas anuales, de año y vez y de roza-quema; el aprovechamiento forestal se realiza mediante la extracción de leña para autoconsumo y madera para construcción de aperos de trabajo o vivienda (Alemán y López, 1989; Alemán, 1989). La cobertura vegetal arbórea principal fue de bosque de pino y encino, ahora sólo presentes a manera de reductos

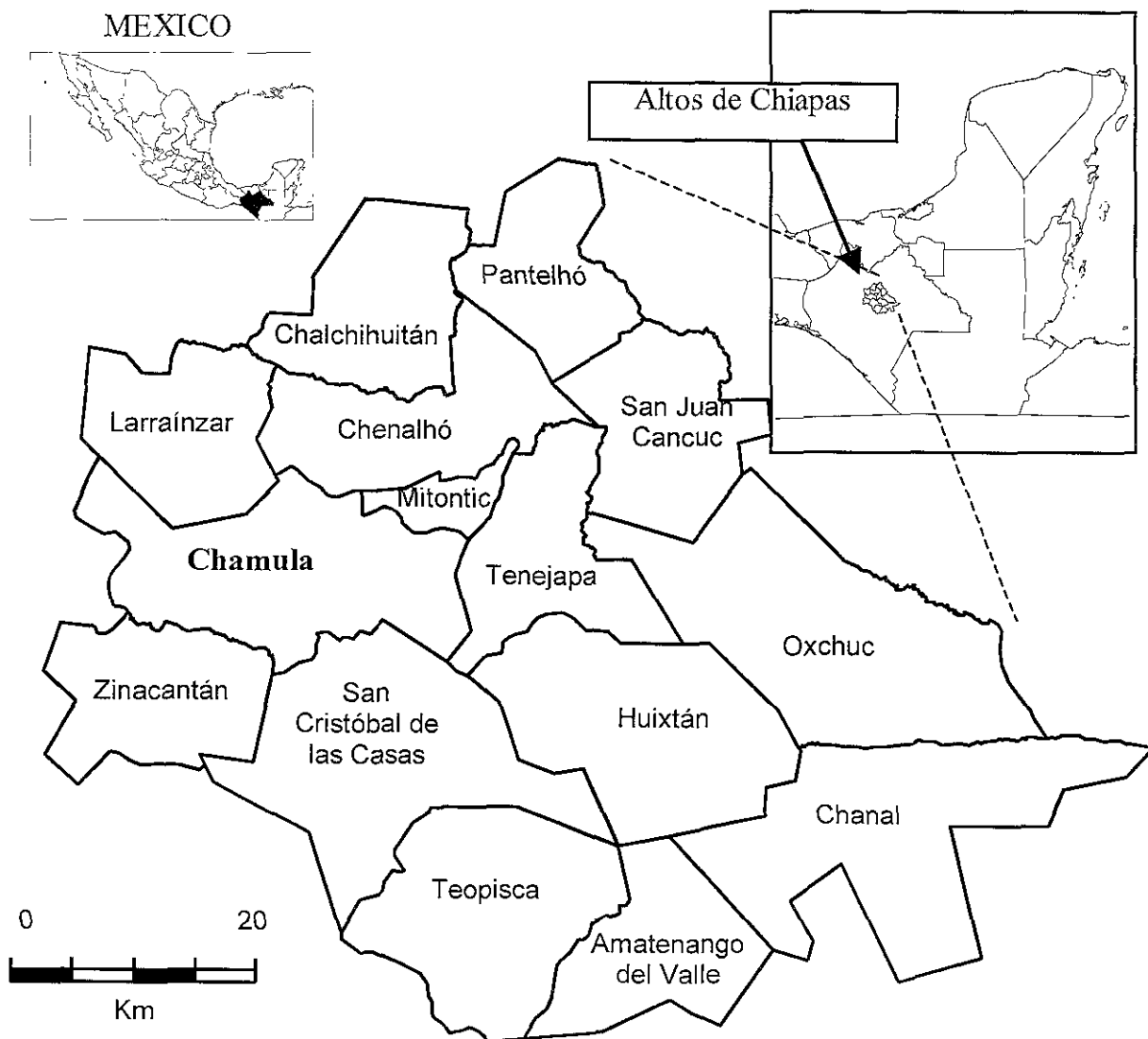


FIGURA 1. LOCALIZACIÓN DEL MUNICIPIO DE CHAMULA EN LA REGIÓN ALTOS DE CHIAPAS, MÉXICO.

aislados en las partes más altas y escabrosas del paisaje. Estos bosquetes se alternan en complejos mosaicos sucesionales con acahuales, pastizales y campos de cultivo, en los que se ha documentado una simplificación estructural y pérdida de biodiversidad (González-Espinosa *et al.* 1991, 1992, 1993). El maíz (*Zea mays* L.) es el cultivo principal en los sistemas de producción agrícola y su manejo se realiza junto con la incorporación de abonos orgánicos, fertilizantes y herbicidas, bajo monocultivo o en asociación con otras especies. Entre las especies que comúnmente se asocian con el maíz se encuentran leguminosas como botil (*Phaseolus coccineus* subesp. *coccineus*), ibes (*P. coccineus* subesp. *darwinianus*), frijol común (*P. vulgaris*), haba (*Vicia faba*) y otras especies no leguminosas como chilacayote (*Cucurbita ficifolia*), calabazas (*Cucurbita* spp.) y papa (*Solanum tuberosum*).

En el municipio de Chamula se presenta un paisaje cárstico que se extiende más allá de los límites municipales en una superficie total de 1225 Km² y comprende a siete de los 15 municipios que integran la subregión San Cristóbal (Mera, 1989). El relieve cárstico se circunscribe dentro del sistema terrestre conocido como Carst-Chamula (Mera, 1989). El sustrato geológico se encuentra constituido por calizas del Cretácico Superior y en algunas áreas existen depositaciones de material ígneo extrusivo del Terciario Superior (cenizas volcánicas ácidas) (INEGI, 1985a). El relieve cárstico se caracteriza por la presencia de pequeños cerros en forma cónica (conos) de laderas con declives suaves y empinados, y de pequeñas depresiones en forma circular o elíptica, más amplias que profundas, con fondo plano (dolinas) en diferentes grados de evolución (Lugo, 1989). El drenaje es subterráneo por la naturaleza caliza del área. En los lugares donde se presenta la influencia de las cenizas volcánicas se distinguen algunas microáreas que han sido denotadas por la presencia de una extensa ladera disectada por cañadas angostas (Díaz-Hernández, 1996) y lomeríos de suave declive con mayor resurgencia de la red hidrológica subterránea en pozos de agua o *Bo'* (por su nombre en tzotzil) donde la población se abastece del preciado líquido (Cervantes, 1997). El clima predominante es templado subhúmedo (C(w₂)w) con lluvias en verano y época seca de noviembre a mayo (clasificación de Köppen modificado por García, 1988).

Los suelos en la clasificación de la FAO/UNESCO corresponden a una asociación de Leptosol réndzico, L. lítico, Luvisol crómico y Acrisol húmico (INEGI, 1985b). Los campesinos indígenas de Chamula identifican nueve clases de suelos con base en criterios observables en la capa laborable, entre ellos color y textura. En la clasificación tzotzil de suelos el sustantivo "lum" (suelo) se califica con un primer vocablo que indica el color del suelo y en seguida por la clase de textura, mediante el cual se tienen: i) suelos de textura pesada *lc'al Cham'lum*, *C'anal Cham'lum* y *Tsajal Cham'lum* (negro, amarillo y rojo, respectivamente); ii) suelos de textura media *lc'al Cuc lum*, *C'anal Cuc lum*, *Tsajal Cuc lum* y *Chacxic'al lum* (negro, amarillo, rojo y gris, respectivamente), y iii) suelos de textural ligera *Sakil lum* (blanco) (Pool *et al.* 1991; Cervantes, 1997).

V.2. Selección de parcelas.

Se identificaron microcuencas con diferente grado de intensificación en el uso del suelo en las localidades de Tzeteltón, Bautista Chico y Arvenza del municipio de Chamula. En estas localidades se obtuvo la autorización de diez familias de productores tzotziles para realizar el trabajo en 62, 95 y 95 parcelas en producción durante los años 1994, 1995 y 1996, respectivamente. Las parcelas, que cubren una gama de condiciones altitudinales y de formas de manejo, se clasificaron con base en el historial de uso y por la cobertura vegetal en cuatro sistemas de cultivo (Cuadro 1). En los sistemas con barbecho de la tierra se incluyeron tanto las parcelas que en el momento estaban en barbecho, como aquellas que se encontraban en cultivo.

Las parcelas con monte y las cultivadas que provinieron de una condición de monte fueron incluidas en el sistema de barbecho largo, aun cuando en las primeras no hubo evidencias de cultivo previo y para las segundas es difícil suponer que se dejen en barbecho nuevamente después del período de cultivo hasta alcanzar una condición de monte, debido a la presión sobre la tierra que existe actualmente. En las parcelas con monte los productores realizan extracción selectiva de madera para

leña, materiales de construcción, plantas medicinales y ceremoniales; las especies arbóreas más abundantes encontradas en ellas fueron: tulán (*Quercus rugosa*), kantulán (*Q. segoviensis*), chiquinib (*Q. laurina*), tilil (*Rapanea juergensenii*), satin (*Myrica cerifera*), ontec (*Arbutus xalapensis*), ch'a te (*Eupatorium semialatum*), c'oxox te' (*Cleyera theaeoides*), pits'ots (*Monnina xalapensis*), pomox (*Holodiscus argenteus*), nok (*Alnus acuminate* var. *arguta*), isbom (*Cornus excelsa*).

Cuadro 1. Parcelas incluidas en cada uno de los sistemas de cultivo estudiados.

Sistemas	Uso actual	Barbecho ¹ (años)	Cultivo (años)	Año 1 (n)	Año 2 (n)	Año 3 (n)
Barbecho largo	Acahual arbóreo	> 30		8	9	8
	Maíz	> 30	1 – 2	4	4	5
Barbecho corto	Acahual arbustivo	> 4 < 15		6	11	8
	Maíz	> 4 < 10	1 – 5	7	8	11
Año y vez	Pastizal	< 4		9	11	12
	Maíz	>1 < 4	1 – 4	15	19	18
Anual continuo	Maíz		6 – 30	13	33	33
Localidades						
	Tzeteltón			35	35	35
	Bautista Chico			27	27	27
	Arvenza			<i>n.i.</i>	33	33
Posición						
	Parte alta			10	15	15
	Parte media			29	50	50
	Parte baja			18	21	21
	Fondo de dolina			5	9	9
Total				62	95	95

¹Se consideró como barbecho el número de años que los terrenos permanecieron sin que se haya sembrado algún cultivo n = número de parcelas; *n.i.* = no incluido

En el sistema de barbecho corto se incluyeron tanto aquellas parcelas que en su condición en barbecho presentaron cobertura vegetal dominada por mesté (*Baccharis vaccinioides*), como aquellas dominadas por jovel (*Mulhembergia* sp.), aunque ambas fueron diferenciadas en los análisis estadísticos. Otras plantas comunes en este sistema fueron: satín (*Myrica cerifera*), nok (*Alnus acuminata* var. *arguta*), ocote (*Pinus* sp.), pomox (*Holodiscus argenteus*), yisimbé (*Cyperus* sp.), chixté (*Acacia pennatula*), chilinjovel (Gramínea), victaljovel (Gramínea), anajovel (Gramínea); estas parcelas son utilizadas para el pastoreo extensivo de ovinos, extracción de zacates para la elaboración de adobes en la construcción de las casas, y utilización de plantas medicinales.

En el sistema de año y vez (AyV) se incluyeron las parcelas en cultivo y barbecho que presentaron una rotación cultivo-barbecho de pocos años (1 a 4 años). En la condición en barbecho la cobertura vegetal estuvo dominada por acanjovel (Gramínea), anajovel, victaljovel, yisimbé (*Cyperus* sp.), mata'sh (*Videns bicolor*), potzemjovel, pujal noctzilej, y son utilizadas con frecuencia para el pastoreo extensivo de ovinos. Finalmente, el sistema de cultivo anual continuo correspondió a aquellas parcelas que en los últimos 6 y hasta 30 años estuvieron bajo cultivo anual continuo con maíz u hortalizas.

Las parcelas cultivadas, independientemente del sistema de cultivo, fueron sembradas con maíz raza Olotón (*Zea mays* L.) en monocultivo o en policultivo. El policultivo incluyó la asociación de maíz con ibes (*Phaseolus coccineus* subesp. *darwinianus*), botil (*P. coccineus* subesp. *coccineus*), calabaza (*Cucurbita* sp.), papa (*Solanum tuberosum*) y frijol común (*Phaseolus vulgaris*) en diversas combinaciones que se detallan en la sección de resultados.

Con base en la carta topográfica del área seleccionada (escala 1:50000, INEGI, 1984) y mediante recorridos de campo se diferenciaron unidades mínimas del paisaje con base en la toposecuencia que describe el sistema cárstico: partes alta, media y baja del declive de las laderas y fondo de dolina. Las parcelas fueron ubicadas en las

areas correspondientes con objeto de diferenciar tanto los efectos debidos a su posición en el paisaje como los efectos del sistema de cultivo en el que fueron incluidas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de parcelas incluidas en los sistemas de cultivo estudiados según su ubicación en el paisaje cárstico de Chamula.

Localidad	Posición	Sistemas de cultivo				Total
		B. largo	B. corto	A y V	Anual	
Tzeteltón	Alta	5	<i>n.i.</i>	2	3	10
	Media	3	3	9	3	18
	Baja	2	1	3	1	7
B. Chico	Media	<i>n.i.</i>	5	3	3	11
	Baja	2	3	4	2	11
	Fondo	<i>n.i.</i>	1	3	1	5
Arvenza	Alta	<i>n.i.</i>	1	2	2	5
	Media	1	3	4	13	21
	Baja	<i>n.i.</i>	<i>n.i.</i>	<i>n.i.</i>	3	3
	Fondo	<i>n.i.</i>	2	<i>n.i.</i>	2	4

n.i. = no incluido.

V.3. Fertilidad del suelo.

Para analizar los cambios en la fertilidad del suelo en las parcelas bajo producción agrícola, pecuaria y forestal ordenadas en un continuo de intensificación en el uso del suelo, se emplearon tres métodos complementarios: i) se realizaron análisis físicos y químicos convencionales de suelo, que proporcionan un perfil preciso de su variación en las parcelas, ii) se evaluó la actividad biológica del suelo, a través de la medición de la evolución del CO₂, la fijación biológica del nitrógeno atmosférico y el

grado de colonización micorrízica de maíz, y iii) se realizó un bioensayo de fertilidad “práctica” del suelo como un complemento a los análisis efectuados y como una variable sintética del grado de fertilidad de los suelos.

V.3.1. Recolección y procesamiento de muestras de suelos.

Al inicio del ciclo agrícola de 1994, 1995 y 1996, en cada una de las parcelas se realizó un muestreo sistemático de suelos a intervalos regulares en dos ejes perpendiculares entre sí, tomándose 30 submuestras a una profundidad de 0-20 cm. Para cada parcela se elaboró una muestra compuesta de suelo; se secó al aire y luego se tamizó (a través de una malla de 2 mm para todos los análisis y 0.5 mm para materia orgánica y nitrógeno total).

V.3.2. Análisis físicos y químicos.

Las muestras de suelos fueron procesadas en el laboratorio para determinar algunas de sus principales propiedades físicas y químicas mediante métodos analíticos de rutina indicados en el Anteproyecto de Norma Oficial Mexicana de Procedimientos de Análisis de Suelos (Universidad Autónoma Chapingo, 1996). Se realizaron los siguientes análisis: textura (hidrómetro de Bouyoucos); densidad aparente (probeta); pH (utilizando una relación suelo:solución de CaCl_2 0.01M de 1:2.5); materia orgánica (digestión húmeda de Walkley y Black); nitrógeno total (microKjeldahl con ácido salicílico); fósforo extractable (utilizando NaHCO_3 0.5M, pH 8.5); K, Ca y Mg intercambiables y capacidad de intercambio de cationes (acetato de amonio 1N, pH 7; los cationes se determinaron por espectrofotometría de absorción atómica); acidez intercambiable ($\text{H}^+\text{+Al}$, extracción con KCl 1N y titulación), capacidad de intercambio de cationes efectiva (obtenida mediante la suma de K, Ca, Mg y la acidez intercambiables). A 25 muestras de suelo colectadas en 1995 se les

determinó el Al y Fe extractables en oxalato ácido y la capacidad relativa de fijación de fósforo (van Reeuwijk, 1993).

V.3.3. Actividad biológica del suelo.

El número de unidades formadoras de colonias (UFC) de bacterias, actinomicetos y hongos se obtuvo por duplicado para cada una de las muestras compuestas de suelo colectadas en el primer año, mediante la técnica de dilución seriada y vaciado en placa con medio "selectivo". Para el crecimiento de bacterias se utilizó el medio extracto de suelo-glucosa-agar modificado para estudios de rizosfera (Echegaray, 1991) y para actinomicetos el medio agar Czapeck-Dox (Merck), ambos con $40 \mu\text{g ml}^{-1}$ de actidiona (ciclohexamida, Sigma Co.); para hongos se utilizó el medio papa-dextrosa-agar (Difco) con $50 \mu\text{g ml}^{-1}$ de estreptomicina y rosa de bengala 1:30,000.

La respiración microbiana se midió mediante la cuantificación del CO_2 producido a las 24, 72, 120 y 168 horas de incubación, siguiendo el procedimiento de Stotzky (1965). Se incubaron tres repeticiones de 50 g de suelo de cada parcela en frascos de cristal con tapa de rosca a 29°C . El CO_2 producido se adsorbió en NaOH 1N y el carbonato se precipitó con cloruro de bario al 2%, entonces el exceso de NaOH se tituló con ácido clorhídrico, empleando fenolftaleína como indicador. La cantidad total de CO_2 producido se calculó de acuerdo a la fórmula de Stotzky (1965) y se expresó en mg de C- CO_2 por g^{-1} de suelo.

V.3.4. Bioensayo de fertilidad práctica, fijación biológica del nitrógeno y potencial de inóculo micorrízico de los suelos.

El potencial de inóculo micorrízico de los suelos se midió mediante un bioensayo con maíz en invernadero (Moormann y Reeves, 1979). El uso del bioensayo para determinar el potencial de inóculo micorrízico de los suelos se fundamentó en la

relación proporcional que se establece entre la densidad de propágulos infectivos y la colonización de la raíz en estadíos tempranos del desarrollo de la planta hospedera; por lo que se supone que la intensidad de la colonización micorrízica de la raíz (% colonización de la raíz) corresponde al potencial de infección natural o densidad de propágulos fúngicos infectivos presentes en el suelo (Baltruschat y Dehne, 1988, 1989; Johnson *et al.* 1991).

Los suelos obtenidos de cada parcela fueron tamizados a través de malla de 5 mm de diámetro con objeto de eliminar piedras y fragmentos orgánicos (raíces y troncos); después se depositaron 2 kg de suelo en bolsas de polietileno negro en donde se sembraron tres semillas de maíz raza Olotón (*Zea mays* L.). Las unidades experimentales se distribuyeron sobre las mesas del invernadero bajo un diseño completamente al azar con cinco repeticiones y se mantuvieron bajo condiciones estándar, sin uso de fertilizantes, durante 60 días.

La actividad fijadora del nitrógeno atmosférico se midió por el método de reducción de acetileno. Para ello, las raíces fueron incubadas durante 24 h en frascos cerrados de 1 Lt con 10 % del volumen ocupado por acetileno. La cantidad de acetileno reducido a etileno se analizó en un cromatógrafo de gases (Hardy *et al.* 1977). Para medir la colonización micorrízica las raíces fueron lavadas con agua para eliminar el suelo adherido, aclaradas con KOH y H₂O₂ y teñidas con azul tripano en lactoglicerol (Phillips y Hayman, 1970). El porcentaje de colonización micorrízica se determinó con un microscopio compuesto (100x) en una muestra de raíces finas, mediante el registro de la frecuencia de segmentos de raíz con estructuras micorrízicas: hifas, arbusculos y vesículas (Giovannetti y Mosse, 1980).

La biomasa aérea seca de maíz (70 °C durante 48 h en horno) producida a los 60 días de desarrollo en el invernadero se utilizó como un índice de fertilidad práctica; el suelo que promovió la mayor biomasa aérea seca de maíz se consideró como el que tuvo la mayor fertilidad práctica.

V.4 Respuesta del germoplasma criollo a la inoculación de micorrizas arbusculares en invernadero.

Con objeto de conocer el efecto que los endófitos micorrízicos tienen en el crecimiento y contenido nutrimental de maíz, botil, ibes y chilacayote se estableció un experimento en invernadero dentro de las instalaciones de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad-San Cristóbal de las Casas, Chiapas, ubicado a una altitud de 2130 msnm. El suelo utilizado se colectó en una parcela bajo cultivo anual de maíz en las inmediaciones del volcán Tzontehuitz, municipio de Chamula, Chiapas. El suelo se tamizó a través de malla con diámetro de 5 mm y se dividió en dos partes, una de las cuales se esterilizó en autoclave (18 lb/cm^3 durante 3 horas). El suelo tamizado sin esterilizar presentó textura franco-areno-arcilloso, pH 5.5 (en CaCl_2 0.01M, relación suelo:solución 1:2.5), 9.9 % de materia orgánica (digestión húmeda de Walkley y Black), 11.3 ppm de fósforo extractable (Olsen), 3.0, 14.5 y 4.5 meq/100 g de K, Ca y Mg, respectivamente (acetato de amonio 1N, pH 7) y 25.9 meq/100 g de capacidad de intercambio catiónico (acetato de amonio 1N, pH 7).

Los tratamientos se aplicaron mediante un diseño factorial que incluyó la esterilización o no del suelo y la inoculación de tres cepas de hongos micorrízicos: *Glomus intraradix*, *G. fasciculatum* y *Glomus* sp. Zac-19 (complejo integrado por *Glomus albidum*, *G. claroides* y *G. diaphanum*, Chamizo-Checa *et al.* 1998) y un testigo sin inocular. La unidad experimental quedó integrada por bolsas de polietileno color negro con 3 kg de suelo, las que se ordenaron en las mesas del invernadero bajo un diseño experimental de bloques al azar con cinco repeticiones. Los cultivos utilizados fueron: maíz raza Olotón (*Zea mays*), botil (*Phaseolus coccineus* subesp. *coccineus*), ibes (*P. coccineus* subesp. *darwinianus*) y chilacayote (*Cucurbita ficifolia*) Las semillas fueron adquiridas de un campesino en Bautista Chico, municipio de Chamula, Chiapas. Los hongos micorrízicos fueron proporcionados por el Laboratorio de Microbiología del Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas

Las semillas se esterilizaron superficialmente por inmersión durante 5 minutos en bicloruro de mercurio acidificado al 0.05 %, seguido de cinco lavados con agua destilada estéril. Se hizo un agujero de 3-4 cm de profundidad en el suelo, se adicionaron 10 g de inóculo micorrízico sobre el que se depositaron tres semillas y se cubrió con suelo de la misma bolsa. Después de la emergencia se aplicó fertilizante para alcanzar una dosis de 50-30-30 kg ha⁻¹ de N-P-K, respectivamente, y la superficie del suelo se cubrió con una capa de 0.5 cm de tezontle estéril.

A los 60 días después de la siembra se obtuvo para cada especie: el peso seco del follaje (en horno a 70 °C durante 72 horas), el volumen de la raíz (por diferencia del volumen desplazado en probeta) y el porcentaje de colonización micorrízica (Phillips y Hayman, 1970; Giovannetti y Mosse, 1980). Adicionalmente, para botil e íbes se obtuvo el número y peso seco de los nódulos de la raíz. El follaje de las plantas se molió hasta malla 40 y se determinó el contenido de N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Cu y Zn por espectrofotometría de absorción atómica después de la digestión en una mezcla de ácido perclórico y ácido nítrico.

V.5 Inoculación de maíz con micorrizas arbusculares en campo.

Se evaluó el efecto de la inoculación de maíz con tres cepas de hongos micorrízicos arbusculares en tres parcelas de campesinos indígenas en las localidades de Tzeteltón, Bautista Chico y Arvenza del municipio de Chamula, Chiapas. El trabajo se condujo con la tecnología de producción convencional del campesino, en el que se incluyeron unidades experimentales con la incorporación del biofertilizante micorrízico. Las cepas de micorrizas arbusculares utilizadas fueron proporcionados por el Laboratorio de Microbiología de Suelos del Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas.

Los tratamientos se aplicaron mediante un diseño de parcelas divididas en el que se incluyó la ubicación de las parcelas en Tzeteltón, Bautista Chico y Arvenza

(parcelas mayores) y la inoculación de tres cepas de hongos micorrízicos: *Glomus intraradix*, *G. fasciculatum* y *G. sp. Zac-19* (complejo integrado por *G. albidum*, *G. claroides* y *G. diaphanum*, Chamizo-Checa *et al.* 1998) y un testigo sin inocular (parcelas menores). La unidad experimental quedó integrada por un surco de siembra con 6 matas de maíz, los que se ordenaron bajo un diseño experimental de bloques al azar con cinco repeticiones.

En las parcelas de Tzeteltón y Bautista Chico la roturación del terreno se realizó con azadón en forma mateada al momento de la siembra, mientras que en la de Arvenza se hizo roturación uniforme del terreno dos meses previos a la siembra. La siembra de maíz (*Zea mays* L. raza Olotón) se realizó con una diferencia de dos días entre parcelas a fines de marzo de 1999; la densidad de siembra osciló entre 3 a 5 plantas por mata con una distancia entre matas de 1 m. En las tres parcelas se utilizaron fertilizantes químicos con diferente formulación, dosis y época de aplicación. En las parcelas de Tzeteltón y Arvenza hubo una sola aplicación de fertilizante, en el primer caso con sulfato de amonio a razón de 25 kg por parcela, y en el segundo con una mezcla de sulfato de amonio y 18-46-00 a razón de 110-40-00 kg ha⁻¹ de N-P-K (tres meses después de la siembra), por el contrario, en el sitio de Bautista Chico la aplicación de fertilizante químico se realizó en dos oportunidades, la primera con 18-46-00 a razón de 25 kg por parcela y la segunda con uréa a razón de 25 kg por parcela. Las labores de control de malezas se realizaron con azadón en una sola ocasión en Tzeteltón y Arvenza, pero en Bautista Chico hubo un segundo control de malezas mediante la aplicación de gramoxone. Finalmente se realizó la dobla de la planta de maíz en Bautista Chico y Arvenza.

A los 135 días después de la siembra e inoculación se realizaron mediciones del diámetro del tallo (con vernier), altura de la planta desde la superficie del suelo hasta la base de la inflorescencia masculina (con flexómetro) y el número de láminas foliares expuestas. Asimismo, en todas las plantas se obtuvieron muestras de raíces y de láminas foliares de maíz. Las muestras de raíces se tomaron con un tubo de PVC de 3 cm de diámetro a escasos 3 cm de la base del tallo y a una profundidad de

10 cm, a partir de las cuales se elaboraron muestras compuestas y se transportaron en bolsas de plástico. En el laboratorio las raíces se lavaron con agua corriente a través de un tamiz y se conservaron en FAA. Posteriormente las raíces fueron cortadas en segmentos de 10 a 15 mm, aclaradas en KOH y H₂O₂ y teñidas con azul tripano en lactoglicerol (Phillips y Hayman, 1970). La colonización micorrízica fue examinada con un microscopio compuesto en una submuestra de raíces finas (Giovannetti y Mosse, 1980). La recolección de láminas foliares de maíz se realizó obteniendo aquellas que se encontraron en sentido opuesto a la inflorescencia femenina, las cuales fueron transportadas en bolsas de papel. Una vez en el laboratorio se lavaron las láminas foliares con agua destilada, se secaron (en horno a 70 °C durante 72 horas) y se molieron (malla 40); posteriormente se determinó la concentración de P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, B, Cu y Zn por espectrofotometría de absorción atómica después de la digestión en ácido perclórico/nítrico. Al final del ciclo agrícola se midió la producción de grano de maíz en todas las plantas inoculadas y el testigo.

V.6. Rendimiento de maíz obtenido por los productores en sus parcelas.

A través de observación directa en las parcelas y mediante la aplicación de entrevistas estructuradas a los productores se obtuvo información referente al tipo de uso predominante de las parcelas, se registró el calendario y las características de las prácticas agrícolas realizadas en ellas y el destino de la producción. Al final del ciclo agrícola se midió el rendimiento de maíz en cuadrantes de 10 x 10 m ubicados en la parte central de las parcelas cultivadas (24 parcelas en 1994 y 28 parcelas en 1995). Para ello se cosecharon las mazorcas de 10 matas seleccionadas al azar dentro de cada cuadrante y el grano se secó en horno a 75 °C durante 48 horas. Con base en el número de matas presentes en los cuadrantes de 10 x 10 m se obtuvo el rendimiento de grano de maíz en kg ha⁻¹.

V.7. Análisis estadísticos.

V.7.1. Fertilidad del suelo.

La variación de las propiedades físicas y químicas de los suelos fue analizada, en un primer momento, con base en la metodología del levantamiento nutrimental de suelos (Etchevers *et al.* 1985; Hernández, 1997). Este método provee una base empírica para dirigir las necesidades prioritarias de investigación, así como para formular prácticas correctivas que enmienden las deficiencias nutrimentales que presentan los suelos. Con la información obtenida en 1995 y con base en criterios establecidos por diversos autores, como se indica en el Cuadro 3, se establecieron las frecuencias de clases de fertilidad del suelo para cada una de las tres localidades.

Cuadro 3. Criterios utilizados para establecer las clases de fertilidad del suelo.

Variables	niveles				
	muy bajo	bajo	medio	alto	muy alto
¹ Materia orgánica (%)	< 4.0	4.1 - 6.0	6.1 - 10.9	11 - 16	> 16
² Nitrógeno total (%)		< 0.2	0.21 - 0.5	> 0.5	
³ Fósforo (mg kg ⁻¹ , Olsen)		< 5.5	5.51 - 11	> 11	
¹ Potasio (meq/100 g)	< 0.2	0.21 - 0.3	0.31 - 0.6	0.61 - 1.3	
¹ Calcio (meq/100 g)	< 2.0	2.1 - 5	5.1 - 10	> 10	
¹ Magnesio (meq/100 g)	< 0.5	0.51 - 1.3	1.31 - 3.0	> 3	
⁴ CIC (meq/100 g)	< 5.0	5.1 - 15	15.1 - 25	25.1 - 40	> 40
⁴ CICE (meq/100 g)	< 5.0	5.1 - 15	15.1 - 25	25.1 - 40	> 40
⁵ pH	Muy fuertemente ácido:	Fuertemente ácido:	Medianamente ácido:	Ligeramente ácido:	Muy ligeramente ácido:
	4.6 - 5.19	5.2 - 5.59	5.6 - 6.19	6.2 - 6.59	6.6 - 6.79

¹Etchevers *et al.* 1971; ²Landom, 1991; ³CSTPA, 1980; ⁴Cottenie, 1980; ⁵Moreno, 1978.

Por otra parte, para diferenciar el efecto de la ubicación de las parcelas en el paisaje y del sistema de cultivo sobre los parámetros físicos, químicos y biológicos del suelo, así como del bioensayo de fertilidad práctica y el rendimiento de maíz en las parcelas de los productores, se utilizaron análisis de regresión lineal múltiple por pasos, con objeto de crear los “mejores” modelos, basados en el coeficiente de correlación múltiple (R^2) y nivel de significancia ($P \leq 0.05$) (Draper y Smith, 1981; Stroup *et al.* 1991). Entre las ventajas que presenta el análisis de regresión múltiple se encuentra su naturaleza de herramienta predictiva, capaz de extrapolación e interpolación, la habilidad para incluir términos de interacción, la posibilidad de asignar pesos o contribuciones marginales (los coeficientes de regresión) a las diferentes variables independientes de interés y para evaluar los efectos de variables predictivas (Johnson y Wichern, 1992). Los análisis de regresión múltiple han sido reconocidos como una herramienta eficaz para la investigación en campos agrícolas (Stroup, *et al.* 1991), con la posibilidad de muestrear una amplia gama de valores a lo largo de un gradiente para cada factor (Draper y Smith, 1981).

En el presente trabajo se utilizaron variables indicadoras que se agruparon por la localidad, la posición de la parcela en la toposecuencia y el sistema de cultivo, las cuales tomaron valores de 1 ó 0; por ejemplo: 1 para la localidad Tzeteltón, 0 para otras localidades; 1 para las parcelas ubicadas en el fondo de dolina, 0 para otras posiciones en la toposecuencia; 1 para las parcelas del sistema de barbecho largo, 0 para otros sistemas de cultivo; 1 para las parcelas cultivadas, 0 para las parcelas en barbecho, etcétera. Cada regresión por pasos se inició con variables independientes de localidad, posición y sistema de cultivo para cada año; posteriormente se construyeron modelos globales con datos de los tres años para los parámetros físicos y químicos del suelo; con datos de los dos primeros años para el bioensayo de fertilidad práctica y el índice de productividad de maíz, y con datos del primer año para la actividad biológica del suelo.

En los análisis de regresión lineal múltiple se utilizaron como variables auxiliares los años de estudio, con objeto de incluir la varianza asociada a los errores inherentes de las fases de muestreo y de análisis de los suelos. El análisis estadístico de fósforo extractable y de calcio intercambiable se realizó con datos transformados mediante el raíz cuadrada y logaritmo natural, respectivamente, para ajustar la normalidad.

Un ejemplo genérico del modelo es $Y = f(l, p, s, \text{error estándar})$,

donde Y (fertilidad del suelo) es función de l (localidad), p (posición en la toposecuencia), s (sistema de cultivo).

Una vez que la ecuación de regresión múltiple por pasos se efectuó, el modelo resultante tuvo una función similar al siguiente ejemplo hipotético:

$$Y = \beta_0 + \beta_{li}X_{li} + \beta_{pi}X_{pi} + \beta_{si}X_{si} + \beta_m X_m + \dots + \beta_{i's}X_{i's} + (\text{iib's}) + \text{error, donde:}$$

- Y = respiración del suelo,
- β_0 = intercepto
- $\beta_{x's}$ = coeficientes de regresión
- x_l = variables indicadoras de la localidad (valores de 0 ó 1),
- x_p = variables indicadoras de la posición de la parcela en la toposecuencia (valores de 0 ó 1),
- x_s = variable indicadora del sistema de cultivo (valores de 0 ó 1),
- x_m = contenido de materia orgánica (variable continua),
- $x_{i's}$ = otras variables que resultaron ser importantes en el transcurso del estudio (ejemplo, en descanso o en cultivo),
- iib's = interacciones (ejemplo, posición de la parcela en la toposecuencia de una localidad),

Todas las ecuaciones de regresión fueron examinadas por significancia total mediante prueba de F ($P \leq 0.01$), por significancia de cada uno de los β -coeficientes mediante prueba de t ($P \leq 0.05$) y por interdependencia de las variables (coeficiente de intercorrelación ≥ 0.7). Las funciones se expresaron en términos lineales y en algunos casos se incluyeron las interacciones que en el curso del análisis resultaron lógicas y estadísticamente razonables. En las ecuaciones de regresión múltiple que se obtuvieron al utilizar variables indicadoras agrupadas por localidad, posición en la toposecuencia o sistema de cultivo, un β -coeficiente negativo indicó que la variable dependiente en cuestión tuvo valores más bajos en esa condición, por el contrario, un β -coeficiente positivo indicó que la variable dependiente en cuestión tuvo valores más altos en esa condición, respecto a las otras condiciones dentro de cada grupo en particular.

La influencia de los parámetros edáficos en los indicadores de la actividad biológica del suelo y la producción de biomasa aérea de maíz se verificó mediante análisis de correlación bivariada de Pearson, $P \leq 0.05$. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS/PC v. 6.1.2.

V.7.2. Inoculación con micorrizas arbusculares.

Los datos de los experimentos de inoculación micorrízica en invernadero y campo se procesaron a través de análisis de varianza y las medias se sometieron a una prueba de DSH de Tukey $P \leq 0.05$. La influencia de la micorriza arbuscular en la absorción nutrimental de los cultivos se verificó mediante análisis de correlación bivariada de Pearson, $P \leq 0.05$. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS/PC v. 6.1.2.

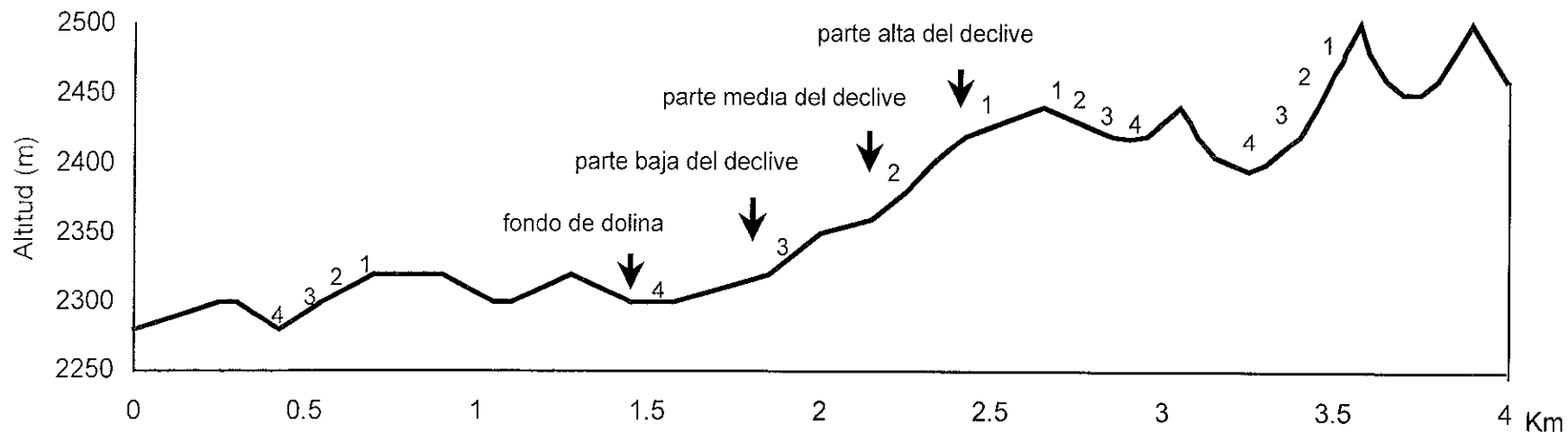
VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

VI.1. Fertilidad física y química.

VI.1.1. Complejo de alteración.

La distribución relativa de las partículas del suelo: arenas, limos y arcillas, es importante ya que influye decisivamente en el comportamiento físico, químico y biológico de los suelos. Los suelos presentaron, dentro de la capa laborable (20 cm), rangos de variación en el contenido de arcillas entre 10.4 a 54.8 % en Tzeteltón, desde 9.4 hasta 45.8 % en Bautista Chico y de 11.6 a 55.8 % en Arvenza, con una media de 23.2, 22.3 y 29.6 % para las tres localidades, respectivamente, lo que sugiere una aceptable retención de agua y de nutrimentos para algunos suelos cuando la pendiente del terreno o la profundidad y grado de pedregosidad de los suelos no son condiciones limitantes.

En la Figura 2 se representa la variación en las condiciones topográficas y del relieve de los terrenos y el grado de obstrucción por pedregosidad o profundidad de los suelos en las tres localidades. Las parcelas que se ubicaron en los declives de las laderas presentaron terrenos con pendientes de 3 a 40% en Arvenza, de 3 a 35% en Bautista Chico y desde 4 hasta 61% en Tzeteltón; con una disminución gradual en el grado de inclinación de la pendiente desde las partes altas hacia abajo de las laderas. En los fondos de dolina las parcelas tuvieron en promedio 4% de inclinación de la pendiente, con un rango de variación del uno al 8%. Asimismo, en las parcelas de Arvenza y Bautista Chico se encontró uniformidad respecto a la ausencia de obstrucción por pedregosidad y al nivel de profundidad de los suelos, que fue mayor de 50 cm; sin embargo, en Tzeteltón hubo la presencia de piedras y rocas en las parcelas que se ubicaron en las partes alta y media del declive de las laderas en donde la profundidad de los suelos llegó a ser menor de 50 cm.



Posición	Arvenza					Bautista Chico					Tzeteltón				
	pend ¹ (%)	pedr ²	prof ³ (cm)	nombre del suelo ⁴	tzotzil tex- tura ⁵	pend. (%)	pedr	prof. (cm)	nombre del suelo	tzotzil tex- tura	pend (%)	pedr	prof. (cm)	nombre del suelo	tzotzil tex- tura
1	18.8 (4-40)	sp	> 50	<i>Cuc lum, ic'al cuc lum, Chaj chaj lum</i>	fr, arc, fr/arc				no incluido		29.6 (12-61)	p, lp	< 50 > 50	<i>Cuc lum, ic'al cuc lum, cham lum</i>	fr, fr/arc
2	16.9 (3-35)	sp	> 50	<i>C'anal lum, Cuc lum, ic'al cuc lum</i>	fr, arc, fr/arc	14.8 (10-23)	sp	>50	<i>Cuc lum, ic'al cuc lum, ic'al + c'anal lum</i>	fr, fr/lim	24.5 (5-40)	p, lp	>50 < 50	<i>cuc lum, ic'al cuc lum, chab lum</i>	fr, fr/arc
3	8.7 (6-11)	sp	> 50	<i>Chaj chaj lum, Cham lum</i>	fr, fr/arc, fr/ar	19.2 (3-35)	sp	>50	<i>Cuc lum, ic'al + c'anal cuc lum, Cham lum</i>	fr, fr/lim, fr/arc	19.7 (4-37)	sp, lp	> 50 < 50	<i>cuc lum, c'anal + sakil cuc lum, chaj cuc lum</i>	fr, fr/arc, arc
4	3.7 (1-8)	sp	> 50	<i>Cham lum, Chaj chaj lum</i>	arc, larc, fr/arc	3.7 (2-7)	sp	>50	<i>Cham lum, Cuc lum</i>	fr, fr/arc				no incluido	

FIGURA 2. PERFIL TOPOGRÁFICO Y CARACTERÍSTICAS DE LAS UNIDADES DE TIERRA EN DONDE SE UBICARON LAS PARCELAS SEGÚN SU POSICIÓN EN EL PAISAJE CÁRSTICO DE CHAMULA. ¹inclinación de la pendiente (valor medio y rango de variación); ²pedregosidad (sp = sin piedras, lp = ligeramente pedregoso, p = pedregoso); ³profundidad del suelo, ⁴se indica en primer término el suelo más frecuente y en *itálicas* el menos representado; ⁵clase textural (fr = franco, fr/arc = franco arcilloso, arc = arcilloso, fr/lim = franco limoso, fr/arc = franco arenoso, larc = limo arcilloso).

del porcentaje de arcillas y disminución del porcentaje de arenas desde las partes altas del declive de las laderas hacia los fondos de dolina; asimismo, las parcelas del fondo de dolina o con terrazas en Arvenza presentaron porcentajes más altos de arcillas y menores de arenas, pero en las parcelas con terrazas de Tzeteltón el porcentaje de arcillas disminuyó y se incrementó el de limos. Los suelos *Cham lum* (que para el productor son equivalentes a suelos duros y pesados) tuvieron más arcillas y menos arenas que las otras clases tzotzil de suelos, mientras que los *lc'al cuc lum* (suelos negros y suaves) presentaron el patrón inverso y un incremento del porcentaje de limos.

Cuadro 4. Coeficientes (b), error estándar (es) y nivel de significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir la distribución relativa de las partículas del suelo.

Variables explicativas	Arcilla (%)			Arena (%)			Limo (%)		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad									
Arvenza							2.8	1.27	0.027
Bautista Chico	- 6.9	1.17	0.000				6.8	1.25	0.000
Posición									
Parte alta	- 3.5	1.23	0.005	3.4	1.47	0.022			
Parte baja	3.3	1.09	0.003	- 2.6	1.30	0.043			
Fondo de dolina	5.6	2.15	0.009	- 5.5	2.45	0.026	3.0	1.49	0.044
Suelo Tzotzil									
<i>Cham lum</i>	6.4	1.55	0.000	- 7.0	1.85	0.000			
<i>lc'al cuc lum</i>	- 6.2	1.20	0.000	2.9	1.45	0.050	3.3	1.23	0.007
Interacciones									
Arvenza•F. dolina	12.0	3.01	0.000	-17.5	3.36	0.000			
Arvenza•Terraza	4.7	1.49	0.002	- 4.5	1.69	0.008			
B. Chico•Terraza				3.2	1.46	0.031			
Tzeteltón•Terraza	- 3.2	1.18	0.007				4.6	1.33	0.001
Año									
Año 3	4.2	0.85	0.000	9.5	1.03	0.000	-13.8	0.89	0.000
Intercepto	23.9	1.00	0.000	40.6	0.99	0.000	33.7	1.01	0.000
R ²	0.54			0.50			0.54		
Durbin-Watson	1.75			1.41			1.46		

VI.1.2. Materia orgánica, nitrógeno y fósforo.

Los suelos presentaron rangos de variación en el contenido de materia orgánica desde 2.3 hasta 19.9 % en Tzeteltón, de 2.0 a 13.8 % en Bautista Chico, y entre 2.0 a 12.1 % en Arvenza, con una media general de 10.1, 7.8 y 5.9 % en las tres localidades respectivamente. Los contenidos de materia orgánica de los suelos se ubicaron en niveles desde muy altos hasta muy bajos; no obstante, tanto en Tzeteltón como en Bautista Chico el mayor número de parcelas presentó niveles medios de materia orgánica (rango 6.1-10.9) en 45 y 79 % de parcelas, y de nitrógeno total (rango 0.21-0.5) en 74 y 79 % de parcelas, respectivamente; mientras que en Arvenza predominaron los niveles bajos de materia orgánica (rango 4.1-6.0) y de nitrógeno total (rango <0.2) en 51 y 54 % de parcelas, respectivamente (Figura 3).

Aún cuando, en general, los suelos presentaron con mayor frecuencia niveles medios de materia orgánica y nitrógeno total, se observó la tendencia hacia su declinación en los sistemas de cultivo de maíz con uso más intensivo. Los contenidos de materia orgánica fueron más altos en suelos de parcelas con barbecho largo, un lugar intermedio ocuparon las de barbecho corto y de año y vez, de manera independiente a su condición en cultivo o en barbecho, mientras que los valores más bajos se encontraron en las parcelas bajo cultivo anual continuo. Asimismo, el nitrógeno total del suelo tuvo valores más altos en parcelas cultivadas que derivaron de una condición de monte (acahual arbóreo) y más bajos en aquellas bajo cultivo anual continuo (Figura 4; Cuadro 5). El modelo de regresión lineal múltiple constata adicionalmente la variación en el contenido de materia orgánica y nitrógeno total de los suelos en función de la ubicación de las parcelas en el paisaje cárstico; ambos parámetros fueron menores en los suelos de Arvenza en relación con los de Tzeteltón, como se describió anteriormente, aunque en Tzeteltón hubo una disminución de materia orgánica y nitrógeno total en las parcelas con terrazas (Cuadro 5). Estos resultados sugieren que al acortarse el periodo de barbecho disminuyen las posibilidades de mejorar los contenidos de materia orgánica y nitrógeno total del suelo y de que bajo cultivo anual continuo ocurre una declinación en ambos parámetros de la fertilidad del suelo.

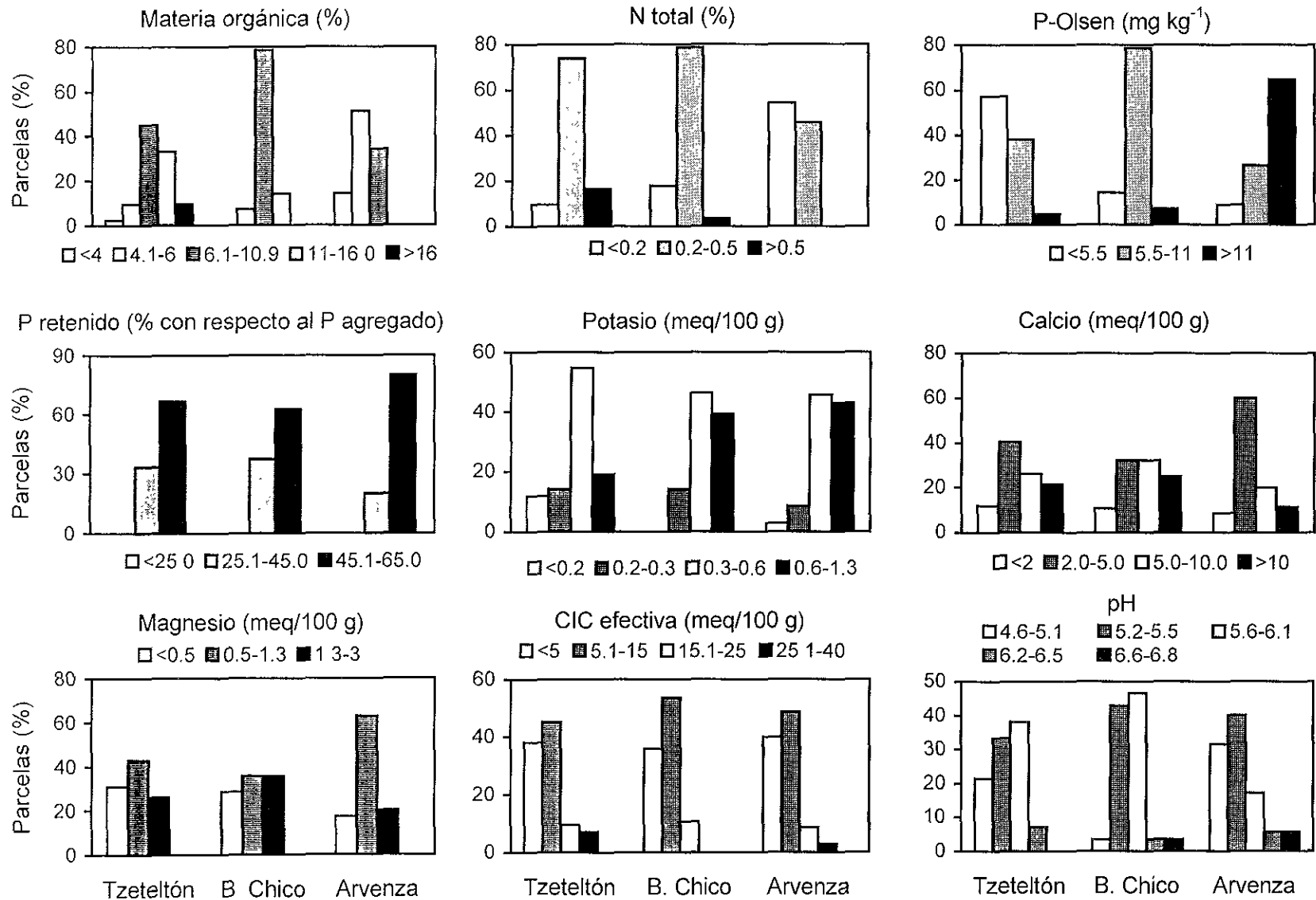


FIGURA 3. FRECUENCIA DE CLASES DE FERTILIDAD DEL SUELO EN TRES LOCALIDADES DEL MUNICIPIO DE CHAMULA, CHIAPAS.

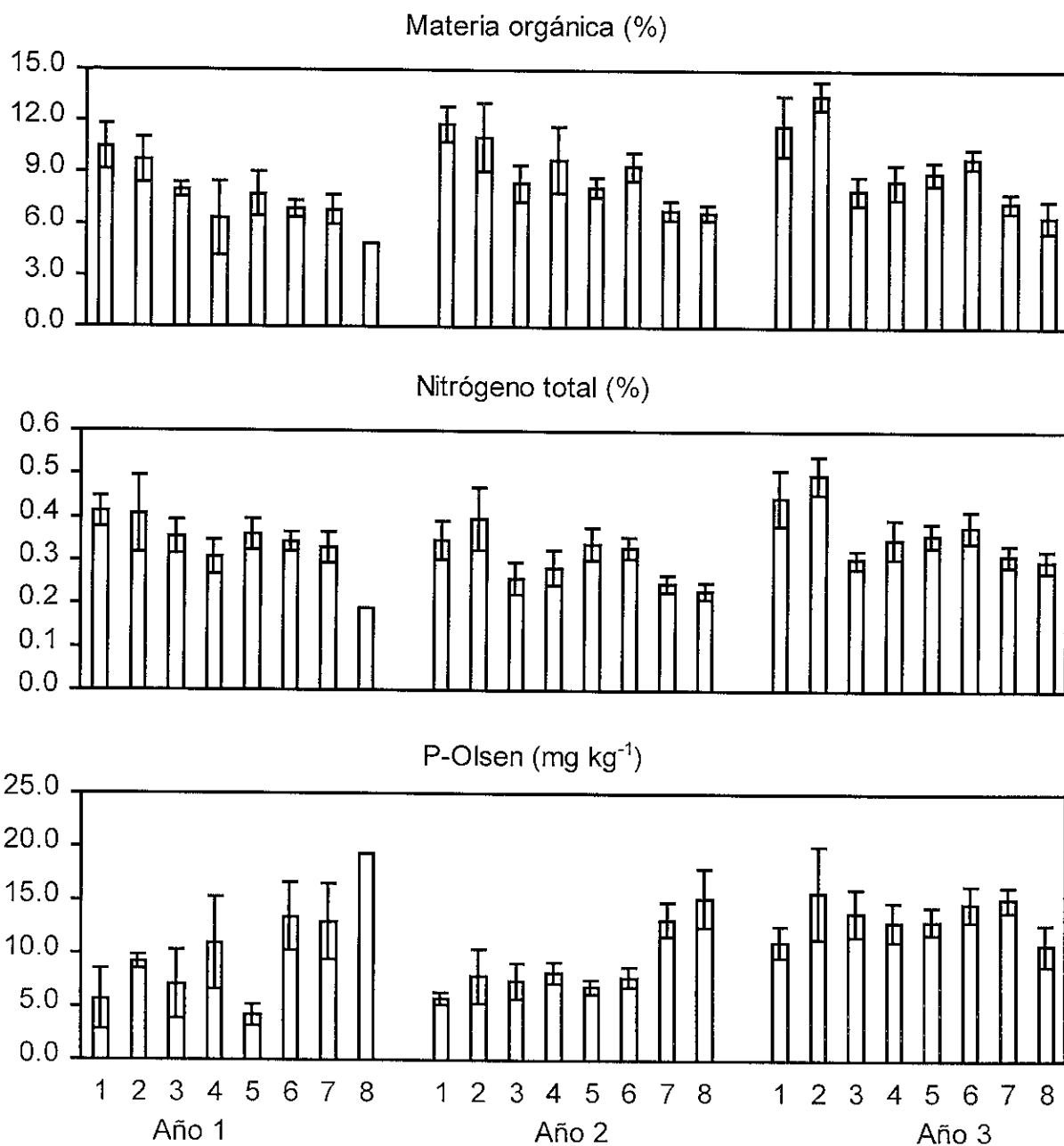


FIGURA 4. VALOR MEDIO DEL CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA, NITRÓGENO TOTAL Y FÓSFORO EXTRACTABLE EN SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO EN TRES LOCALIDADES DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS). 1 = acahual arbóreo, 2 = maíz (barbecho largo), 3 = acahual arbustivo, 4 = maíz (barbecho corto), 5 = pastizal, 6 = maíz (año y vez), 7 = maíz (anual continuo), 8 = hortalizas.

Cuadro 5. Coeficientes (b), error estándar (es) y nivel de significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir los contenidos de materia orgánica (MO), nitrógeno total (N) y P-Olsen (P) del suelo.

Variables	MO (%)			N (%)			P (mg kg ⁻¹)		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad									
Arvenza	- 4.01	0.484	0.001	- 0.14	0.017	0.001	1.16	0.196	0.001
Bautista Chico	- 2.98	0.453	0.001				0.67	0.143	0.001
Posición									
Parte alta				0.07	0.016	0.001			
Parte media	0.94	0.314	0.003				0.33	0.119	0.006
Sistema de cultivo									
Barbecho largo	1.04	0.451	0.022						
Maíz (b. largo)				0.06	0.027	0.041			
Barbecho corto	0.92	0.361	0.011				- 0.55	0.218	0.012
Maíz (b. corto)									
Maíz (continuo)	- 0.70	0.338	0.038	- 0.04	0.014	0.012			
Maíz							0.40	0.171	0.021
Suelo Tzotzil									
<i>C´anal lum</i>	- 2.62	0.678	0.001	- 0.08	0.030	0.008			
<i>Ic´al cuc lum</i>	3.12	0.362	0.001	0.06	0.016	0.001			
Interacciones									
Maíz•Año1							0.56	0.206	0.007
Maíz (continuo)•Año2							0.54	0.228	0.018
Maíz (continuo)•Año3							- 0.48	0.226	0.034
Arvenza•Terraza							- 0.57	0.237	0.017
B. Chico•P. media				- 0.06	0.019	0.001			
B. Chico•P. baja	2.87	0.502	0.001						
B. Chico•F. dolina				- 0.13	0.023	0.001			
Tzeteltón•P. alta	3.36	0.499	0.001						
Tzeteltón•Terraza	- 1.38	0.426	0.001	- 0.05	0.016	0.004			
Año									
Año 1	- 2.46	0.305	0.001						
Año 3				0.05	0.012	0.001	1.02	0.153	0.001
Intercepto	9.64	0.448	0.001	0.36	0.012	0.001	1.88	0.149	0.001
R ²	0.68			0.50			0.36		
Durbin-Watson	1.69			1.88			1.52		

La importancia de la longitud del período de barbecho en el mantenimiento de la materia orgánica del suelo ha sido demostrada previamente por Kleinman *et al.* (1996) en Kembera, Indonesia; y en forma contraria, Juo *et al.* (1995) observaron la declinación en los niveles de C orgánico del suelo por efecto del cultivo continuo en Nigeria. Por otra parte, Ewel *et al.* (1991) encontraron una disminución en los contenidos de materia orgánica y nitrógeno total del suelo en una secuencia de monocultivos (maíz, yuca y laurel) en relación con tres condiciones de sucesión vegetal (vegetación sucesional, vegetación sucesional enriquecida e imitación de la vegetación sucesional) después de cinco años, no obstante la marcada estabilidad de la materia orgánica y el nitrógeno total en suelos derivados de cenizas volcánicas en Costa Rica.

Asimismo, Juo *et al.* (1995) encontraron que después de 7 años bajo cultivo continuo de maíz, el contenido de C orgánico del suelo alcanzó un estado estable con cerca del 65 % del nivel mantenido en el matorral en barbecho. En el presente estudio, los datos indicaron que las parcelas bajo cultivo anual continuo mantuvieron el 59 y 72 % de materia orgánica y nitrógeno total, respectivamente, en relación al que presentaron las parcelas con monte consideradas dentro del sistema con barbecho largo.

En forma contraria al comportamiento de la materia orgánica y el nitrógeno total, las cantidades de fósforo extractable (Olsen) fueron predominantemente bajas (rango < 5.5) en 57 % de las parcelas de Tzeteltón, medias (rango 5.5-11.0) en 79 % de las parcelas de Bautista Chico y altas (rango > 11.0) en 65 % de las parcelas de Arvenza (Figura 3). En el modelo de regresión lineal múltiple por pasos se encontró que las cantidades de fósforo extractable fueron mayores en las parcelas cultivadas, independientemente del sistema de cultivo en el que fueron incluidas, con excepción de las que provinieron de un barbecho corto o las que se ubicaron en parcelas con terrazas de Arvenza en donde se registró una disminución en las cantidades de fósforo extractable del suelo (Cuadro 5). Las diferencias más notables en los contenidos de fósforo extractable entre parcelas cultivadas y en barbecho se

observaron en el primer año; en los dos años siguientes hubo escasa variación entre parcelas cultivadas y en barbecho, con excepción de las de cultivo anual continuo que registraron valores altos en los dos primeros años para luego disminuir en el tercer año (Figura 4).

La capacidad relativa de fijación de fósforo, analizada en 25 muestras de suelo, mostró que 32 % de ellas tuvieron mediana capacidad de fijación y 68 % alta capacidad de fijación, con valores entre 0.56-1.00 y 1.01-1.40 mg de fósforo fijado g⁻¹ de suelo, respectivamente (Figura 3). El porcentaje de fijación de fósforo en los suelos osciló entre 30 a 65 %, con un promedio general de 50 %. La capacidad relativa de fijación de fósforo se encontró relacionada de manera directa con el Al extractable en oxalato ácido (Al_o) y en forma inversa con el pH, de acuerdo a la siguiente función:

$$P \text{ fijado (\%)} = 69.8 + 9.07 (\% \text{ Al}_o) - 5.9 (\text{pH}), r^2 = 0.65, P \leq 0.01, n = 25.$$

La tendencia hacia un mayor contenido de materia orgánica y nitrógeno total en los suelos de Tzeteltón y en forma contraria una mayor cantidad de fósforo extractable (Olsen) en los de Arvenza reviste gran importancia. Este comportamiento puede estar relacionado por una parte con el efecto que la intensificación en el uso del suelo está teniendo sobre la base de recursos, ya que estas localidades responden a áreas con menor a mayor intensificación en el uso del suelo, respectivamente, y en consecuencia al uso de fertilizantes químicos. En efecto, los modelos de regresión múltiple por pasos, mostraron que los suelos de las parcelas bajo cultivo anual continuo presentaron menores contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, pero más altos de fósforo extractable, en relación a los sistemas con barbecho.

Pero también, es importante considerar que los suelos del área de estudio se han desarrollado sobre calizas del Cretácico Superior con deposiciones de cenizas

volcánicas ácidas del Terciario Superior (INEGI, 1985a) y otras más recientes producto de la erupción del volcán Chichonal en 1982. La influencia de las cenizas volcánicas ácidas, aunado al efecto del clima, predominantemente templado-subhúmedo, hacen que los suelos manifiesten propiedades ándicas, las cuales influyen de manera importante en la dinámica de los suelos.

De acuerdo con Driessen y Dudal (1989) la formación de los suelos con influencia volcánica depende esencialmente del rápido desgaste químico del material parental en presencia de materia orgánica, y en función de la intensidad de la lixiviación, los cationes básicos liberados se lavan mientras que los iones Al y Fe, y de manera más importante el primero, se une en complejos estables con el humus. El aluminio que no forma complejos puede coprecipitar con sílice para formar alofano. La formación de complejos humus-Al y las asociaciones del alofano protegen a la materia orgánica contra la biodegradación. Asimismo, la movilidad de esos complejos es limitada, por lo que la combinación de baja movilidad y alta resistencia contra la biodegradación promueven la acumulación de materia orgánica en el suelo. Como grupo, los Andosoles tienen el más alto contenido de materia orgánica de los suelos minerales (Sánchez, 1976).

Los factores que en los suelos volcánicos protegen a la materia orgánica contra su biodegradación y promueven una baja tasa de mineralización y alta tasa de humificación, incluyen, de acuerdo con Shoji *et al.* (1996), la toxicidad de Al hacia los microorganismos, la sorción de enzimas de degradación por el Al y Fe activo, el impedimento estérico de grupos funcionales debido a la sorción y complexación, y la deficiencia de fósforo causada por la alta retención de fósforo. Como resultado de estas interacciones la materia orgánica tiende a acumularse en las capas superficiales. De esta manera, los niveles relativamente altos de materia orgánica y nitrógeno total encontrados en los suelos estudiados pueden estar relacionados con una baja tasa de mineralización, debido a la alta estabilidad de la materia orgánica al formar complejos con el aluminio que la protegen contra la biodegradación y a su posible sorción en el alofano.

Ayanaba *et al.* (1976) encontraron que la fracción de N lábil del suelo disminuyó más rápidamente que el N total durante el periodo de cultivo después del barbecho, de forma tal que la capacidad de los suelos para suministrar N disminuyó más rápidamente que la reserva de N total del suelo. Esto sugiere que no obstante los altos niveles de N total encontrados en los suelos de este estudio, el N disponible es muy escaso, lo que determina la necesidad de que los productores adicionen fertilizantes químicos para asegurar la producción de sus cultivos.

El incremento en las cantidades de fósforo extractable en las parcelas cultivadas, independientemente del sistema en el que fueron incluidas, se debe probablemente a la influencia de la aplicación de fertilizantes químicos. Las diferencias más notables entre parcelas cultivadas y en barbecho se observaron en el primer año; en ese año las muestras de suelo fueron tomadas inmediatamente después de la siembra, cuando las plantas habían sido fertilizadas. En los dos años siguientes hubo escasa variación entre parcelas cultivadas y en barbecho, con excepción de las de cultivo anual continuo donde hubo valores altos en los dos primeros años. Al respecto, García *et al.* (1991) observaron que la materia orgánica y el nitrógeno total del suelo bajo cultivo anual continuo en el Carst-Chamula no varió significativamente en relación a las parcelas cultivadas bajo el sistema de año y vez, pero los contenidos de P extractable fueron más altos en las parcelas bajo cultivo anual continuo y sugirieron su posible relación con las aplicaciones de fertilizantes fosfóricos. Kang (1993) encontró incrementos constantes en los niveles de fósforo extractable del suelo en parcelas con aplicación continua de fertilizante fosfórico durante 10 años en un suelo con baja capacidad de retención de fósforo.

Así, es notable el efecto residual que la fertilización química pudo haber tenido en el fósforo extractable del suelo en las parcelas bajo cultivo anual continuo, no obstante la capacidad de fijación de fósforo que presentaron los suelos del área de estudio. Shoji *et al.* (1996) con base en las relaciones entre la fijación de fósforo y la influencia de la fertilización fosfórica en el rendimiento de los cultivos, indicaron

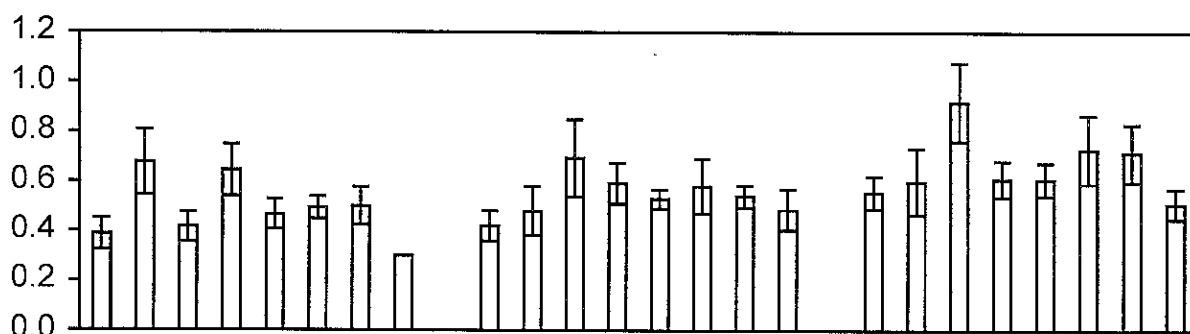
que en suelos que tienen una capacidad de fijación de fósforo menor del 70 % no son necesarias altas aplicaciones de fertilizante fosfórico. Las muestras de suelo del Carst-Chamula analizadas presentaron un porcentaje de retención de fósforo menor de 70 %. Además, dicha retención estuvo relacionada con el Al pero no con el Fe extractables en oxalato ácido, lo que es más común en suelos ácidos con baja o moderada capacidad de fijación de fósforo (Etchevers, comunicación personal).

VI.1.3. Complejo de intercambio.

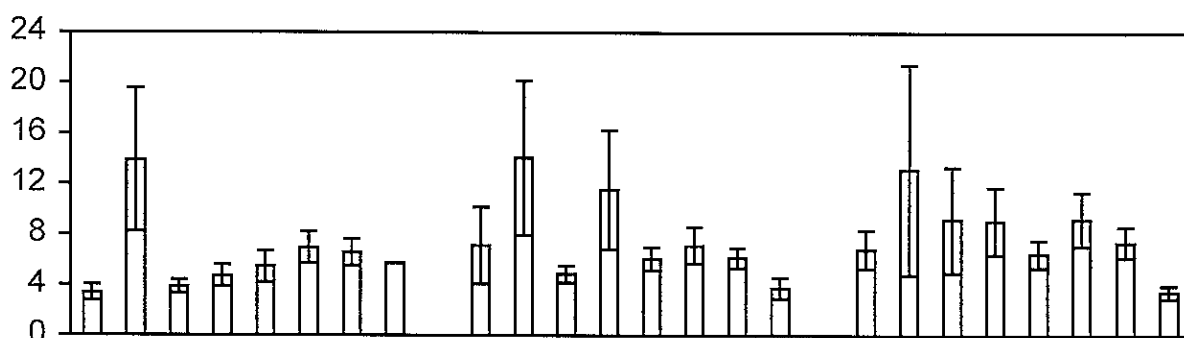
En las tres localidades del Carst-Chamula predominaron niveles medios (rango 0.3-0.6) de potasio intercambiable en cerca del 50 % de las parcelas. No obstante, tanto en las parcelas de Arvenza (43 %) como en las de Bautista Chico (39 %) y en menor grado en las de Tzeteltón (19 %) se encontraron niveles altos (rango 0.61-1.3) de potasio intercambiable, mientras que únicamente en 12 y 3 % de las parcelas de Tzeteltón y de Arvenza, respectivamente, se encontraron niveles muy bajos (rango < 0.2) de potasio intercambiable. Por el contrario, en la mayoría de parcelas predominaron niveles bajos de calcio y magnesio intercambiable (rangos 2.0-5.0 y 0.5-1.3, respectivamente), con excepción de las de Bautista Chico en donde hubo similar número de parcelas con niveles bajos y medios (Figura 3).

El modelo de regresión lineal múltiple por pasos obtenido para potasio intercambiable, mostró que la concentración de este elemento fue menor en los suelos de Tzeteltón o en las partes bajas de las laderas y fondos de dolina, con excepción de las partes bajas de laderas en Tzeteltón donde hubo valores más altos (Cuadro 6). El potasio mostró una tendencia significativa hacia su disminución en las parcelas del sistema anual continuo que fueron cultivadas con hortalizas, y marginalmente significativa hacia su incremento en las parcelas del sistema de barbecho largo que fueron cultivadas durante el primer año. En estas últimas parcelas también se observaron incrementos significativos en los niveles de calcio durante los tres años y de magnesio durante los dos primeros años (Figura 5 y Cuadro 6).

Potasio (meq/100 g)



Calcio (meq/100 g)



Magnesio (meq/100 g)

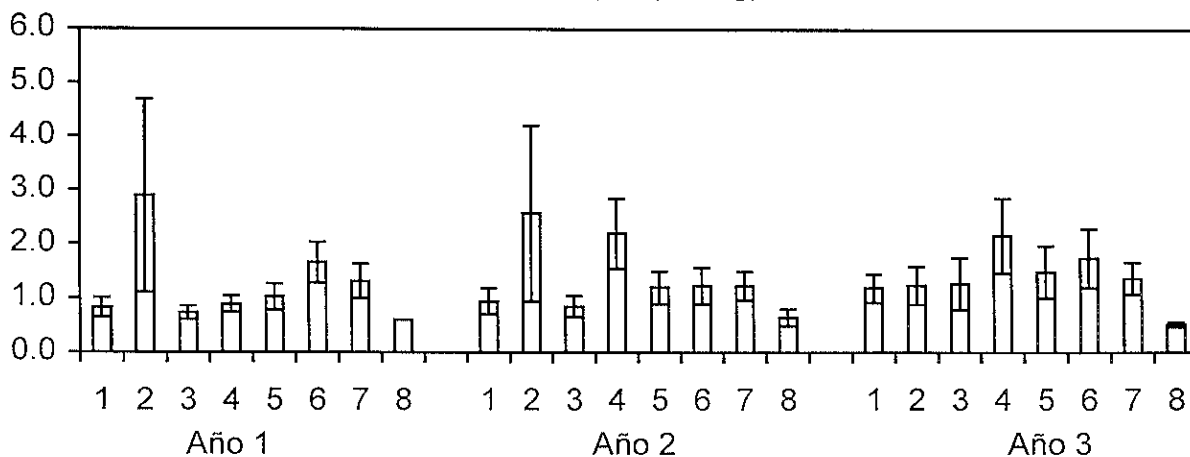


FIGURA 5. VALOR MEDIO DEL CONTENIDO DE POTASIO, CALCIO Y MAGNESIO INTERCAMBIABLES EN SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO EN TRES LOCALIDADES DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS). 1 = acahual arbóreo, 2 = maíz (barbecho largo), 3 = acahual arbustivo, 4 = maíz (barbecho corto), 5 = pastizal, 6 = maíz (año y vez), 7 = maíz (anual continuo), 8 = hortalizas.

Cuadro 6. Coeficientes (b), error estándar (es) y nivel de significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir los contenidos de cationes básicos intercambiables (meq/100 g) del suelo.

Variables explicativas	Potasio			Calcio			Magnesio		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad									
Tzetzitón	- 0.33	0.054	0.001				0.61	0.196	0.002
Posición									
Parte baja	- 0.30	0.068	0.001						
Fondo de dolina	- 0.36	0.094	0.001	0.70	0.135	0.001	2.28	0.289	0.001
Sistema de cultivo									
Maíz (b. largo)				0.53	0.187	0.005	1.59	0.419	0.001
Maíz (continuo)									
Hortalizas	- 0.19	0.086	0.024						
Suelo Tzotzil									
<i>C'anal lum</i>	- 0.19	0.103	0.066						
<i>Cham lum</i>	0.27	0.077	0.001						
<i>lc'al cuc lum</i>				- 0.46	0.114	0.001			
<i>lc'al cham lum</i>				0.61	0.187	0.001			
Interacciones									
Maíz (b. largo)•Año1	0.29	0.168	0.090						
Maíz (b. largo)•Año3							- 1.74	0.654	0.008
Arvenza•P. baja				- 0.72	0.261	0.006			
Arvenza•F. dolina							1.67	0.479	0.001
Arvenza•Terraza				- 0.49	0.130	0.001			
B. Chico•P. baja				- 0.39	0.127	0.002			
B. Chico•F. dolina									
Tzeteltón•P. media							- 0.49	0.221	0.025
Tzeteltón•P. baja	0.22	0.105	0.040						
Año									
Año 3	0.14	0.043	0.001	0.17	0.082	0.041	0.26	0.152	0.081
Intercepto	0.74	0.045	0.001	1.63	0.064	0.001	0.74	0.119	0.001
R ²	0.24			0.33			0.41		
Durbin-Watson	1.94			1.94			1.56		

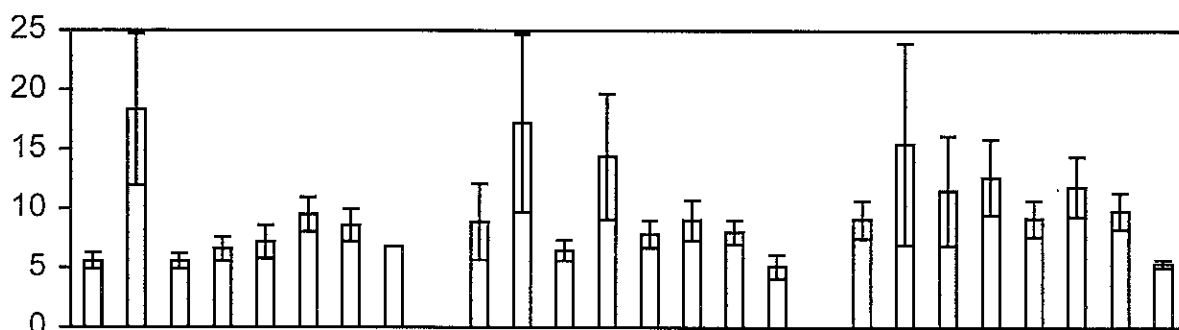
En todas las muestras de suelo se encontró que la capacidad de intercambio de cationes, determinada con acetato de amonio 1N y pH 7, fue mayor a la suma de los cationes intercambiables (básicos y ácidos, capacidad de intercambio de cationes efectiva, CICE), lo que sugiere la presencia de cargas variables dependientes de pH que se encuentran relacionadas con la acidez de los suelos o la presencia de alofano y/o de óxidos de hierro y aluminio (Sánchez, 1976). La CIC es una medida de las cargas eléctricas negativas en la superficie de los minerales y humus del suelo. Las cargas variables que son dependientes del pH se forman por la desprotonación de estos materiales al aumentar el pH en las soluciones básicas utilizadas comúnmente en su análisis, de ahí que con fines de interpretación sea más útil utilizar la CICE (Sánchez, 1976; Isbell, 1987). En las tres localidades se encontró mayor frecuencia de parcelas con niveles bajos de CICE (Figura 3), la cual mostró un incremento en los suelos de las parcelas recién cultivadas a partir de una condición de monte y en los fondos de dolina (Figura 6 y Cuadro 7).

VI.1.4. Acidez del suelo.

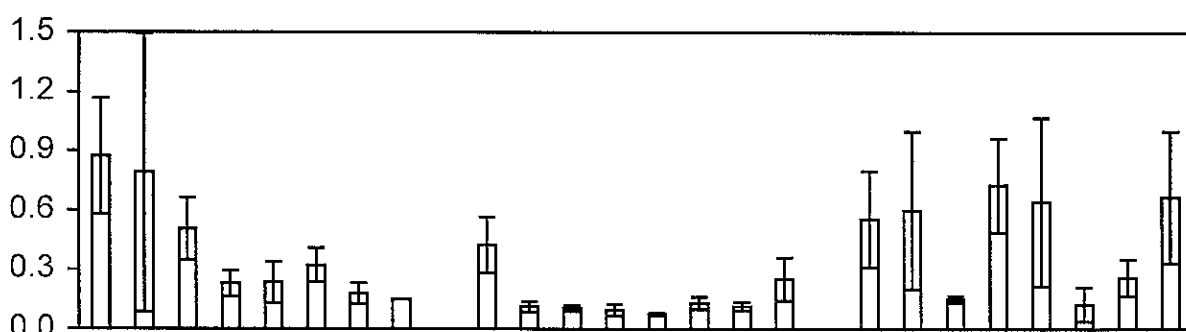
Los suelos de las parcelas estudiadas presentaron pH desde muy fuertemente ácido hasta muy ligeramente ácido. Los suelos muy fuertemente ácidos se presentaron con mayor frecuencia en parcelas de Tzeteltón (21 %) y Arvenza (31 %) que en las de Bautista Chico (4 %); sin embargo, la mayor frecuencia de parcelas presentó pH medianamente ácido en Tzeteltón (38 %) y en Bautista Chico (46 %) y fuertemente ácido en Arvenza (40 %) (Figura 3).

El análisis de regresión lineal múltiple por pasos mostró que, en efecto, la acidez de los suelos fue mayor en Arvenza, así como en las partes bajas del declive de las laderas y menor en los fondos de dolina. El análisis estadístico también indicó que los suelos de parcelas con monte fueron más ácidos y que dicha acidez disminuyó en las parcelas cultivadas que provinieron de una condición de monte, ambos conjuntos de parcelas incluidos en el sistema con barbecho largo (Cuadro 7).

Capacidad de intercambio de cationes efectiva (meq/100 g)



Acidez intercambiable (meq/100 g)



pH

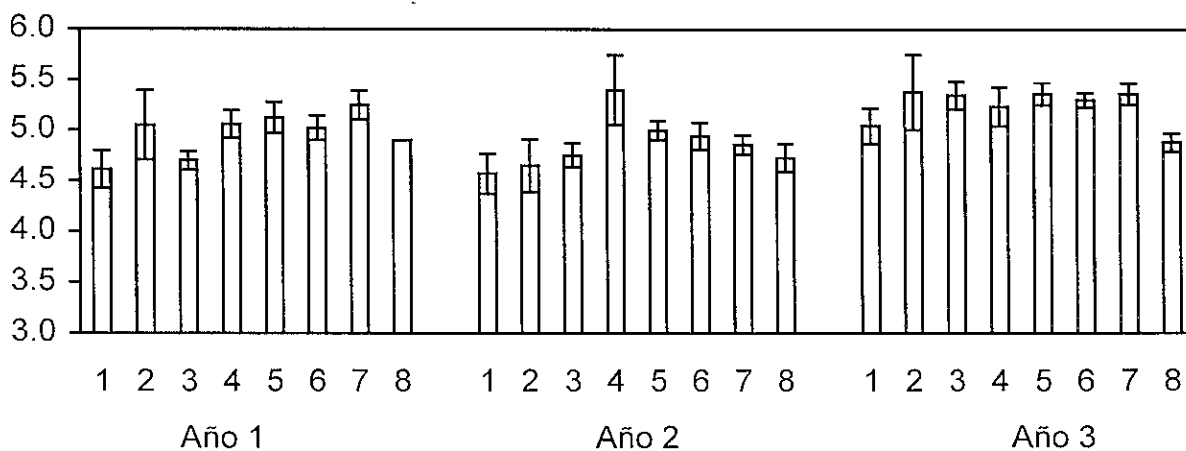


FIGURA 6. VALOR MEDIO DE LA CAPACIDAD DE INTERCAMBIO DE CATIONES EFECTIVA, ACIDEZ INTERCAMBIABLE Y pH DE SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO EN TRES LOCALIDADES DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS). 1 = acahual arbóreo, 2 = maíz (barbecho largo), 3 = acahual arbustivo, 4 = maíz (barbecho corto), 5 = pastizal, 6 = maíz (año y vez), 7 = maíz (anual continuo), 8 = hortalizas.

Cuadro 7. Coeficientes (b), error estándar (es) y nivel de significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para la acidez intercambiable (H+Al), la capacidad de intercambio de cationes efectiva (CICE) y el pH del suelo.

Variables explicativas	H+Al (meq/100 g)			CICE (meq/100 g)			pH		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad									
Arvenza				- 2.52	1.001	0.012	- 0.26	0.066	0.001
Posición									
Parte baja				- 2.86	1.004	0.004	- 0.23	0.069	0.001
Fondo de dolina				3.14	1.736	0.071	0.71	0.094	0.001
Terraza				- 2.51	0.864	0.004			
Sistema de cultivo									
Barbecho largo	0.38	0.098	0.001				- 0.32	0.095	0.001
Maíz (b. largo)				8.44	1.890	0.001	0.34	0.152	0.027
Suelo Tzotzil									
<i>Ic´al cham lum</i>				5.97	1.907	0.002			
<i>Ic´al cuc lum</i>				- 3.14	1.141	0.006			
Interacciones									
Maíz(b.corto)•Año 3	0.44	0.173	0.011						
Arvenza•F. dolina				12.52	2.843	0.001			
Arvenza•P. baja	0.80	0.229	0.001						
Año									
Año 2	- 0.20	0.073	0.005						
Año 3				2.12	0.835	0.011	0.37	0.058	0.001
Intercepto	0.28	0.049	0.001	9.98	0.887	0.001	4.99	0.047	0.001
R ²	0.14			0.36			0.37		
Durbin-Watson	2.25			1.75			1.93		

El incremento en los contenidos de cationes básicos y de la CICE en las parcelas recién cultivadas a partir de una condición de monte se relaciona probablemente con el aporte de estos elementos durante la quema de la biomasa vegetal, como ha sido observado en otros estudios (Ewell *et al.* 1981, 1991; Kleinman *et al.* 1996; Hölscher *et al.* 1997). Ello contribuye a explicar la disminución en las condiciones de acidez del suelo de las parcelas cultivadas que derivaron de una condición de monte. En estas parcelas, los cationes básicos del suelo mostraron un comportamiento esperado de acuerdo con el grado de su retención en el suelo durante los tres años: $Ca > Mg > K$. El potasio y el magnesio fueron los elementos más móviles, ya que mientras el calcio permaneció alto durante los tres años, el magnesio disminuyó en el tercer año y no se encontraron diferencias significativas en el contenido de K entre los sistemas de cultivo. Ello sugiere que el K y el Mg son elementos más susceptibles a los procesos de lixiviación o lavado del suelo durante la temporada lluviosa. La mayor CICE en los fondos de dolinas puede estar relacionada con su mayor capacidad de retención de cationes debido a los mayores contenidos de arcilla, pero también por la acumulación de estos cationes provenientes de las partes más altas por efecto del lavado en los procesos erosivos del suelo.

VI.2 Actividad biológica del suelo.

La función que los microorganismos del suelo tienen para mantener su fertilidad y mejorar la nutrición de los cultivos es ampliamente conocida. Los microorganismos del suelo conducen la biodegradación de los residuos orgánicos y a la liberación de nutrientes (Neely *et al.* 1991; Díaz-Raviña *et al.* 1993); asimismo, llevan a cabo la transformación del nitrógeno atmosférico a formas asimilables por las plantas (Fallik *et al.* 1988; Okon *et al.* 1988; Roper y Smith, 1991; Kolb y Martin, 1988) y actúan como agentes de enlace en el transporte de agua, nutrientes y sustancias orgánicas entre el suelo y las plantas mediante la simbiosis micorrízica (Ferrera-Cerrato, 1987; Sylvia *et al.* 1993; Khalil, *et al.* 1994; Gavito y Miller, 1998). Estos procesos mediados por la microbiota edáfica son de gran importancia en el desarrollo de la agricultura sostenible.

La actividad de la microflora edáfica se encuentra regulada por el ambiente físico y químico del suelo, por la composición de los materiales orgánicos y por la naturaleza de la comunidad microbiana (Alexander, 1980). La importancia relativa de esos factores puede variar entre diferentes sistemas de cultivo y aun dentro de un sistema (Palm *et al.* 1996). Varios estudios han mostrado la estrecha dependencia que se establece entre el número y la actividad de los microorganismos del suelo con las características de fertilidad del suelo (Verstraete y Voets, 1977), con las prácticas de manejo de cultivos (Álvarez-Solís, 1992; Balstruschat y Dehne, 1989; Johnson *et al.* 1991; Kurle y Pflieger, 1994) y con los cambios en el uso de la tierra (Schenk *et al.* 1987; Deka y Mishra, 1983).

En los suelos de Tzeteltón y Bautista Chico, municipio de Chamula, el número de unidades formadoras de colonias de los tres grupos microbianos (bacterias, actinomicetos y hongos) no varió significativamente por efecto del historial de uso del suelo, pero sí entre localidades (Figura 7). En Bautista Chico hubo mayor número de poblaciones bacterianas que en Tzeteltón, mientras que las poblaciones de actinomicetos y propágulos fúngicos fue similar en ambas localidades. La tendencia

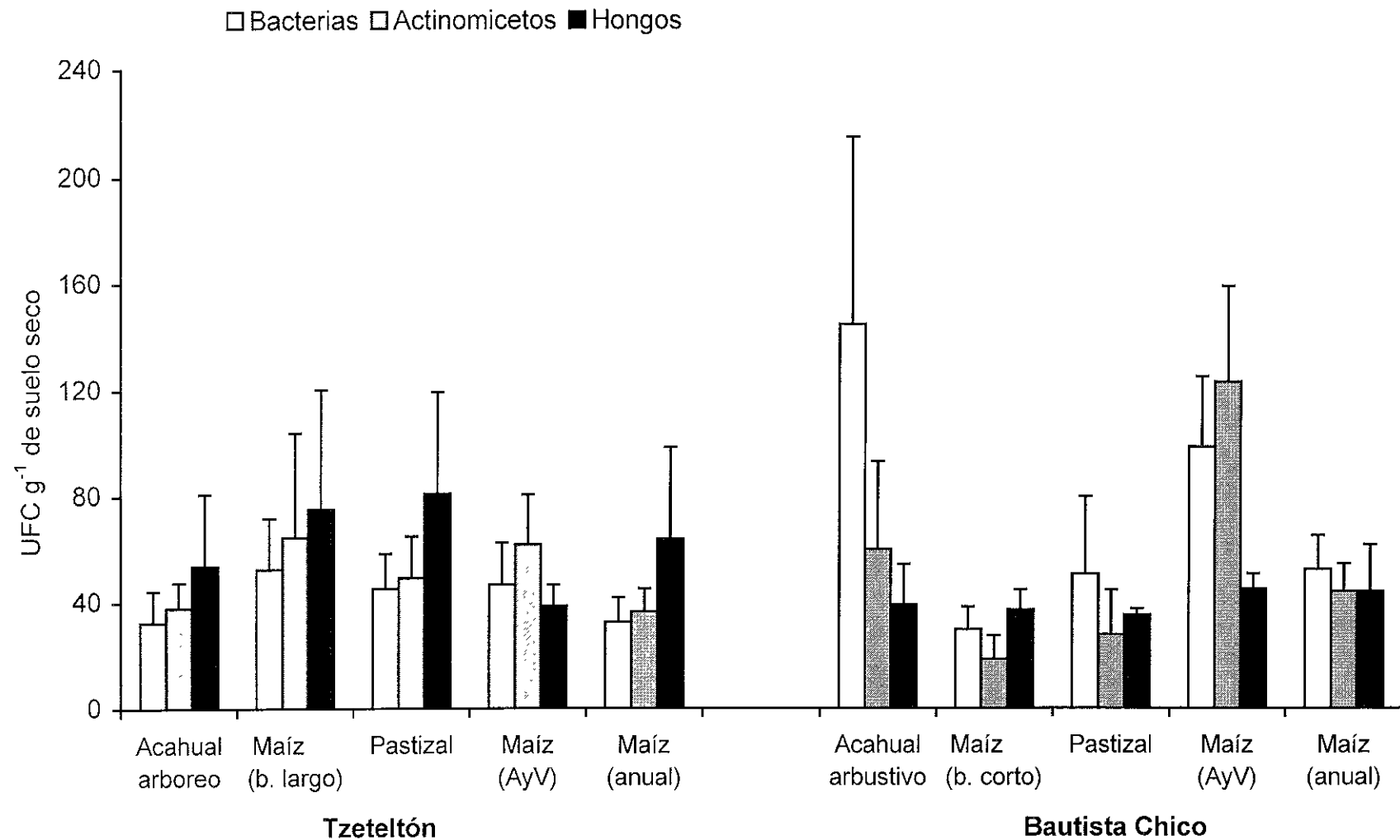


FIGURA 7. UNIDADES FORMADORAS DE COLONIAS (UFC) DE BACTERIAS ($\times 10^5$), ACTINOMICETOS ($\times 10^5$) Y HONGOS ($\times 10^3$) EN SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS).

central que presentaron los datos dentro de cada clase de uso de suelo considerado mostró que la mayoría de las parcelas en Tzeteltón tuvieron similar número de bacterias y actinomicetos, mientras que en las parcelas de Bautista Chico hubo la tendencia hacia la predominancia de bacterias sobre actinomicetos, con excepción de las parcelas cultivadas con maíz bajo el sistema de año y vez donde hubo un notable incremento en el número de actinomicetos.

La alta variabilidad que mostraron las poblaciones microbianas al interior de cada grupo de parcelas puede ser debido al efecto diferencial de las prácticas de manejo de cultivos tales como la roturación del terreno, la asociación de cultivos y el uso de insumos de producción, mismos que se describen posteriormente; pero también con las características edáficas. La magnitud en la variación de los parámetros físicos y químicos que presentaron los suelos en estas dos localidades (Cuadro 8) permitió caracterizar los factores edáficos que estuvieron relacionados con las poblaciones microbianas y la actividad biológica del suelo. El análisis de correlación bivariada de Pearson indicó que en los suelos de Bautista Chico tanto el número de bacterias como el de actinomicetos mostraron correlación positiva con el porcentaje de arcillas ($r^2= 0.67$, $P \leq 0.01$ y $r^2= 0.48$, $P \leq 0.05$, respectivamente) y el Mg intercambiable ($r^2= 0.48$, $P \leq 0.05$ y $r^2= 0.75$, $P \leq 0.01$, respectivamente); adicionalmente, para bacterias hubo también correlación positiva con la acidez intercambiable ($r^2= 0.70$, $P \leq 0.01$) y negativa con el porcentaje de arenas ($r^2= -0.58$, $P \leq 0.05$). En Tzeteltón no hubo correlación significativa entre las características físicas y químicas de los suelos con las poblaciones de microorganismos.

La correlación positiva encontrada entre el número de bacterias y actinomicetos con el porcentaje de arcillas del suelo coincide con las observaciones de Roper y Smith (1991) respecto a la protección que las partículas de arcillas pueden brindar a estas poblaciones microbianas frente a la desecación o la depredación por el ataque de protozoarios del suelo, pero también posiblemente debido a una estimulación del crecimiento microbiano resultante de la mayor concentración de nutrientes en las superficies de las arcillas. Por otra parte, la observada predominancia de bacterias

en Bautista Chico respecto a Tzeteltón, puede estar relacionada con la disponibilidad de materiales orgánicos fácilmente biodegradables ocasionada por diferencias en la cantidad y la naturaleza de los materiales orgánicos incorporados al suelo, y que, como se describe más adelante, contribuye a explicar los valores más altos de carbono orgánico mineralizado en los suelos de dicha localidad.

Cuadro 8. Valor medio y rango de variación de las propiedades físicas y químicas en los suelos de las localidades Tzeteltón (n = 30) y Bautista Chico (n = 26), Chamula, Chiapas, en los que se determinó su actividad biológica.

Propiedades físicas y químicas	Tzeteltón			Bautista Chico.		
	media	min.	max.	media	min.	max.
Arcilla (%)	21.1	10.4	42.4	20.8	9.4	36.4
Arena (%)	45.4	25.6	63.6	40.7	10.0	53.2
Limo (%)	33.2	20.0	40.0	38.5	32.0	57.6
Densidad aparente (g ml ⁻¹)	1.03	0.84	1.17	1.00	0.93	1.08
pH (H ₂ O)	4.9	4.1	5.8	5.2	4.5	6.3
Materia orgánica (%)	9.4	4.9	17.1	5.2	2.0	8.7
Nitrógeno total (%)	0.4	0.2	0.7	0.3	0.2	0.5
Relación C:N	14.1	9.9	23.6	10.2	4.2	19.1
Fósforo-Olsen (mg kg ⁻¹)	7.6	0.2	32.7	13.9	1.0	39.3
Potasio (meq/100 g)	0.4	0.2	0.9	0.6	0.3	1.1
Calcio (meq/100 g)	6.8	1.2	27.3	5.7	2.2	13.1
Magnesio (meq/100 g)	1.3	0.2	8.2	1.3	0.4	4.4
Acidez intercambiable (meq/100 g)	0.5	0.03	2.9	0.2	0.04	1.0
Saturación ácida (%)	10.2	0.2	52.7	3.9	0.3	24.2
CICE (meq/100 g)	9.2	2.4	30.5	7.9	3.1	15.9
CIC (meq/100 g)	22.7	12.4	37.6	24.0	13.0	40.6

También es importante señalar que la cuenta viable por dilución en placa presenta algunas dificultades técnicas para recuperar cuantitativamente las poblaciones de microorganismos del suelo. Alexander (1980) ha enfatizado que el uso de medios selectivos y las condiciones de cultivo pueden afectar la expresión de ciertas poblaciones de microorganismos dificultando la recuperación cuantitativa de la población microbiana total del suelo; adicionalmente, Wollum y Paul (1989) y Thompson (1989 a,b,c) señalaron los problemas derivados de la dispersión del suelo y de la adhesión diferencial de los microorganismos en las pipetas durante las diluciones sucesivas (fenómeno de no proporcionalidad), y la dificultad para conocer si las colonias formadas sobre las placas proceden de una espora o de un trozo de hifa (Burgess, 1968). Estos inconvenientes son causa de que en ocasiones la cuenta viable en placa tienda a subestimar las poblaciones microbianas del suelo.

La respiración microbiana, mediante la cuantificación de CO_2 , ha sido utilizada como un índice de la actividad biológica (Verstraete y Voets, 1977) y de la velocidad de mineralización de la materia orgánica en los suelos (Harris y Riha, 1991). Se ha sugerido que tanto la evolución de CO_2 durante periodos cortos de incubación en el laboratorio (Harris y Riha, 1991) como la determinación de la biomasa microbiana (Swift y Woomeer, 1993) constituyen índices tempranos de la cantidad de C orgánico lábil del suelo, o de cambios a largo plazo de la materia orgánica total del suelo. Estos indicadores responden rápidamente a tensiones ambientales y prácticas de manejo, tales como la incorporación de materiales orgánicos. En este sentido, Swift y Woomeer (1993) señalaron que la proporción que se establece entre el C de la biomasa microbiana y el C de la materia orgánica del suelo puede bajo ciertas circunstancias, dar un índice más estable de los cambios a largo plazo que alguno de los dos índices por separado, ya que en él se reflejan la respuesta diferencial de cada componente a las perturbaciones en el tiempo y en donde las condiciones inmediatas previas al tiempo de medición influyen fuertemente al numerador de dicha proporción.

Con base en lo anterior, en la Figura 8 se muestran los resultados encontrados tanto en la producción de C-CO₂ total acumulado después de 7 días de incubación de los suelos, así como de la proporción del C de la materia orgánica que se mineralizó durante dicho período. En el conjunto de muestras analizadas hubo cerca de 30 % más actividad respiratoria en los suelos de Tzeteltón que en los de Bautista Chico, pero la proporción de C mineralizado fue cerca de 26 % más alta en los de Bautista Chico que en los de Tzeteltón. La respiración microbiana fue significativamente menor en las parcelas bajo cultivo anual continuo; un lugar intermedio ocuparon los suelos del pastizal o con acahual arbustivo, mientras que los valores más altos correspondieron a los suelos de parcelas con barbecho largo, indistintamente de su condición en cultivo o con monte (Cuadro 11).

El análisis de correlación bivariada de Pearson mostró que la producción de C-CO₂ tuvo correlación positiva altamente significativa con los contenidos de materia orgánica y N-total en ambas localidades; en Tzeteltón hubo también correlación significativa con el pH, los contenidos de K, Ca y Mg intercambiables y la capacidad de intercambio de cationes (Cuadro 9). Así, la disminución en la respiración del suelo observada en el espectro de intensificación en el uso del suelo parece ser una consecuencia directa de la disminución de los contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, pero adicionalmente, la respiración microbiana se vió favorecida en suelos menos ácidos y más fértiles, lo que coincide con lo reportado por Verstraete y Voets (1977) y Ewel *et al.* (1981).

Pero contrario al comportamiento de la respiración microbiana, la proporción del C orgánico que se mineralizó durante la incubación de las muestras fue ligeramente más alta en los suelos de Bautista Chico que en los de Tzeteltón, principalmente en las parcelas cultivadas con maíz que provinieron de un barbecho corto a pesar de que tuvieron los menores contenidos de materia orgánica (Cuadro 11). Ello sugiere que en los suelos de esas parcelas, ya sea porque la cantidad de C orgánico lábil fue más alta o porque existieron condiciones edáficas más favorables, hubo mayor susceptibilidad hacia la biodegradación de la escasa materia orgánica.

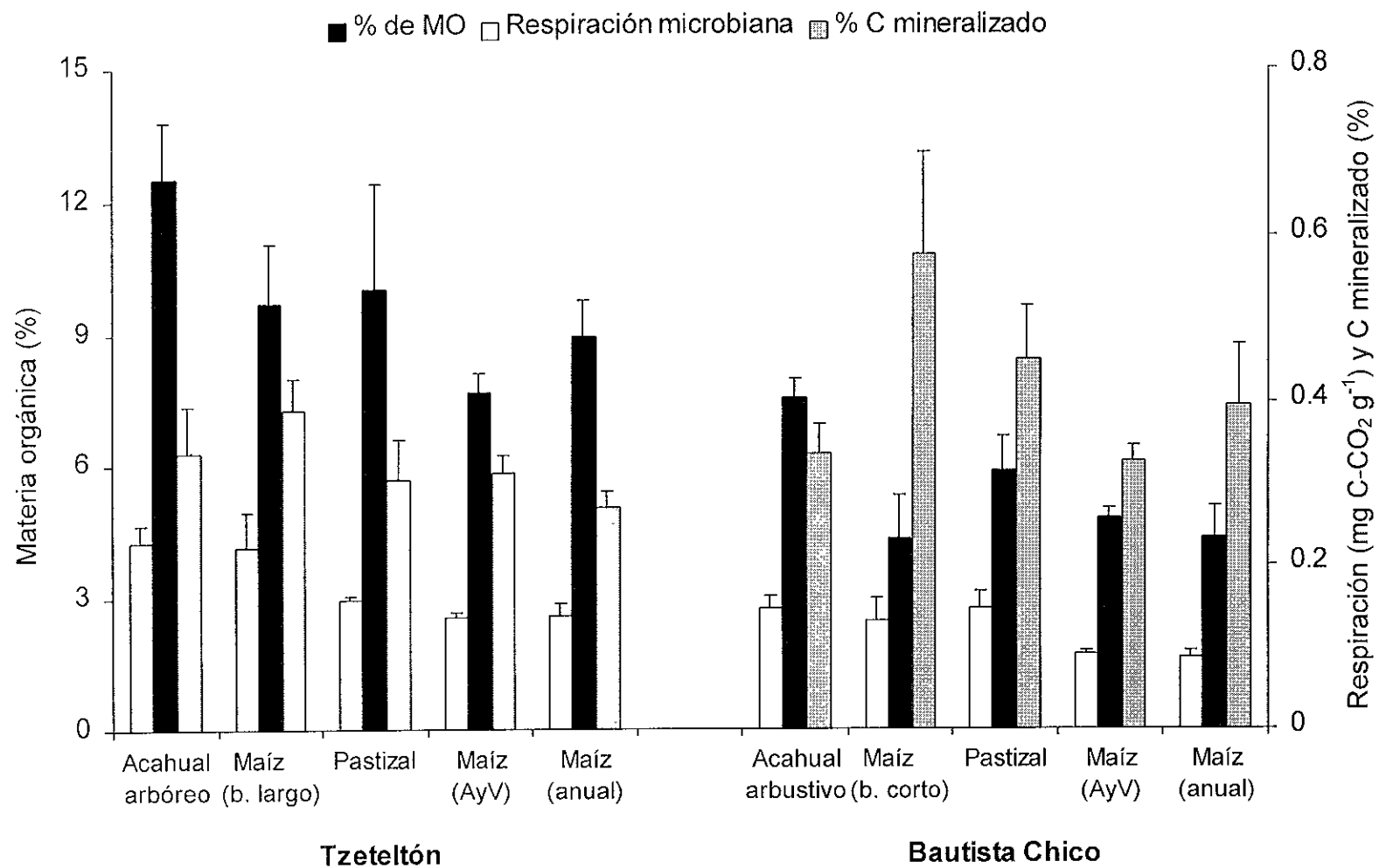


FIGURA 8. RESPIRACIÓN DEL SUELO, C MINERALIZADO Y CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA DE SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO EN CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS).

Cuadro 9. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y nivel de significancia (P) entre actividad biológica y las propiedades físicas y químicas de los suelos en Tzeteltón y Bautista Chico, Chamula, Chiapas.

	Respiración microbiana (mg C-CO ₂ g ⁻¹)				C mineralizado (%)			
	Tzeteltón		B. Chico		Tzeteltón		B. Chico	
	r	P	r	P	r	P	r	P
D. A.					0.41	0.025		
Limo			-0.44	0.025				
pH (en H ₂ O)	0.44	0.015			0.49	0.006	0.40	0.046
Materia orgánica	0.50	0.005	0.51	0.008	-0.37	0.042	-0.50	0.009
N-total	0.56	0.001	0.54	0.004				
Rel C:N							-0.59	0.001
K intercambiable	0.51	0.004			0.51	0.004	0.56	0.003
Ca intercambiable	0.42	0.019						
Mg intercambiable	0.47	0.008						
CICE	0.50	0.005						
CIC	0.71	0.000						
Σ Bases	0.47	0.008						

El comportamiento observado en la proporción de C orgánico mineralizado en los suelos de Bautista Chico tiene gran importancia, ya que la mayor susceptibilidad hacia la biodegradación que presentó la materia orgánica de esos suelos es indicativo de los riesgos de su declinación con mayor rapidez. Alexander (1980), indicó que la velocidad con la que la materia orgánica se oxida depende de su composición química y de las condiciones edáficas y climáticas del ambiente circundante. En general, los materiales ricos en lignina son utilizados con menor rapidez por los microorganismos que los productos pobres en lignina; además, la disponibilidad de agua y oxígeno, el pH del suelo, la temperatura, la relación C:N y el estado físico del material orgánico son también factores que afectan la velocidad de mineralización. En el presente trabajo la proporción de C orgánico mineralizado tuvo correlación positiva con el pH y el potasio

intercambiable en ambas localidades, pero negativa con el contenido de materia orgánica y la relación C:N de los suelos en Bautista Chico (Cuadro 9). Esto último indica que a pesar de los menores contenidos de materia orgánica en algunos suelos de Bautista Chico, la oxidación del C fue similar o ligeramente mayor a la de aquellos con más materia orgánica, y que la reducida mineralización del C en los suelos con más materia orgánica se debió a las altas relaciones C:N.

Por otra parte, tanto el potencial de inóculo micorrízico como el de fijación biológica del nitrógeno de los suelos, utilizando maíz como planta indicadora, tuvieron una fuerte asociación con la localidad (Cuadro 11). Las cantidades de acetileno que fueron reducidas a etileno en las raíces de maíz, llevada a cabo por bacterias diazotróficas del género *Azospirillum*, fueron más altas en suelos de Bautista Chico que en los de Tzeteltón, mientras que el porcentaje de colonización micorrízica de maíz tuvo el comportamiento contrario. Para Tzeteltón hubo un ligero incremento en los valores de acetileno reducido, aunque sin significancia estadística, en los suelos de parcelas bajo cultivo de maíz en relación con los de parcelas en descanso de manera independiente al sistema de cultivo; mientras que para Bautista Chico tanto los suelos de parcelas cultivadas con maíz como las del pastizal mostraron la tendencia hacia una mayor actividad reductora de acetileno en relación con los del acahual arbustivo (Figura 9).

La actividad reductora de acetileno de las raíces de maíz tuvo correlación negativa con el N total del suelo en ambas localidades (Cuadro 10), lo que muestra el efecto inhibitorio del N del suelo en la actividad de la enzima nitrogenasa y por consiguiente en la fijación biológica del nitrógeno, como ha sido encontrado en otros estudios (Eaglesham *et al.* 1981; Fallik *et al.* 1988; Kolb y Martin, 1988). Este efecto puede ser explicado por una inhibición de la actividad nitrogenasa a través de la sustitución del N atmosférico por N mineral como la fuente de N para los diazótrofos, pero también por una supresión competitiva de las bacterias fijadoras del N₂ debido al efecto que los contenidos de materia orgánica y N total del suelo tuvieron en el incremento de la población de microorganismos heterótrofos, como se evidenció en su correlación positiva con la respiración del suelo descrito previamente.

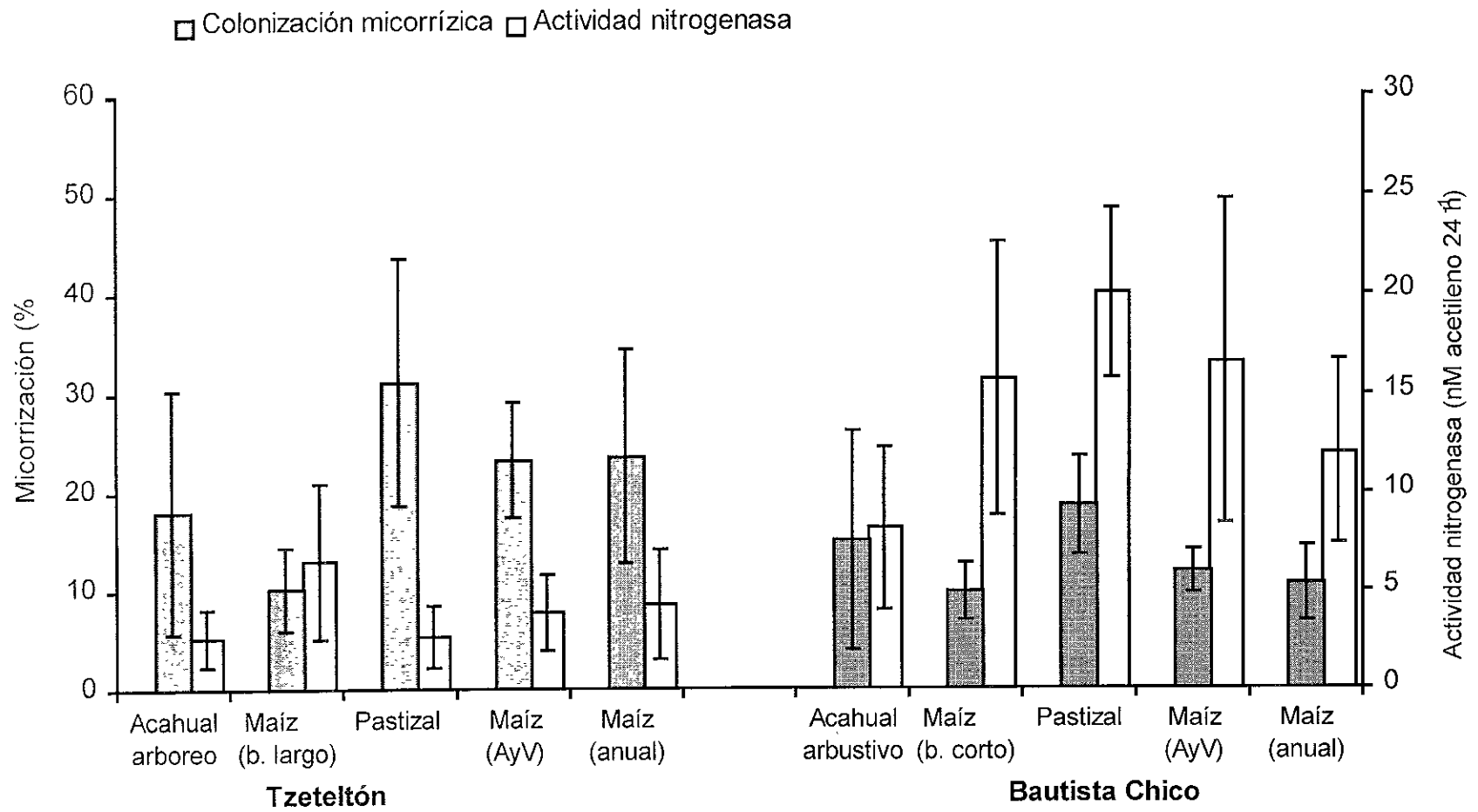


FIGURA 9. VALOR MEDIO Y ERROR ESTÁNDAR DEL POTENCIAL DE INÓCULO MICORRÍZICO Y DE FIJACIÓN BIOLÓGICA DEL NITRÓGENO EN INVERNADERO UTILIZANDO MAÍZ COMO PLANTA INDICADORA EN SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO DE CHAMULA, CHIAPAS.

Cuadro 10. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y nivel de significancia (P) entre el potencial de inóculo micorrízico y de fijación biológica del nitrógeno en maíz con algunas propiedades químicas de los suelos en Tzeteltón y Bautista Chico en Chamula.

	Infección micorrízica (%)				Fij. biol. del N ₂ (nM CH≡CH)			
	Tzeteltón		B. Chico		Tzeteltón		B. Chico	
	r	P	r	P	r	P	r	P
pH (en H ₂ O)	0.51	0.004						
N-total					-0.31	0.091	-0.49	0.011
Relación C:N					0.37	0.043		
K intercambiable	0.35	0.057						
% de sat. ácida	-0.40	0.029						
CIC	0.44	0.016	0.39	0.060				

Los niveles de colonización micorrízica de maíz mostraron la tendencia hacia una mayor cantidad de propágulos micorrízicos infectivos en los suelos del pastizal de ambas localidades y menor en los suelos bajo cultivo de maíz de los sistemas de barbecho largo o corto (Figura 9). Asimismo, el porcentaje de colonización micorrízica de maíz tuvo correlación positiva con la capacidad de intercambio de cationes en ambas localidades, y en Tzeteltón hubo además un efecto positivo del pH y negativo del porcentaje de saturación ácida (H+Al) (Cuadro 10). La mayor cantidad de propágulos fúngicos en los suelos con pastizal sugiere que en esta fase sucesional de la vegetación en barbecho, la simbiosis micorrízica es eminentemente propagativa y puede estar relacionada con la naturaleza del sistema radical graminoide que facilita eficientemente la propagación de los endófitos micorrízicos (Jarstfer y Sylvia, 1993; Sylvia, 1994).

Los modelos de regresión lineal múltiple por pasos obtenidos con el conjunto de suelos estudiados, en los que se relaciona las características biológicas de los suelos con variables indicadoras de la ubicación, el sistema de cultivo y los parámetros físicos y químicos del suelo, se presentan en el Cuadro 11. En ellos es evidente la recapitulación de lo señalado con anterioridad, y sugieren la importancia y utilidad de la actividad biológica como indicadora de cambios en la fertilidad de los suelos.

Cuadro 11. Coeficientes (b), error estándar (es) y significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos utilizando variables de ubicación, sistema de cultivo y parámetros físicos y químicos del suelo para predecir la actividad biológica del suelo en Chamula, Chiapas.

Variables Explicativas	Respiración			C mineralizado			Infección micorrízica			Fij. biol. de N ₂		
	(µg C-CO ₂ g ⁻¹)			(%)			(%)			(nM CH≡CH 24 h ⁻¹)		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad												
Bautista Chico							- 9.79	2.041	0.001	16.8	5.883	0.006
Sistema de cultivo												
Maíz				- 0.11	0.031	0.001						
Acahual arbóreo	40.9	14.38	0.006									
Maíz (b. corto)				0.19	0.046	0.001						
Maíz (continuo)	- 31.1	9.99	0.003									
Variables edáficas												
Limo	- 3.7	0.94	0.001									
Densidad aparente				0.75	0.209	0.001						
pH	36.1	11.07	0.002									
Materia orgánica	8.4	1.82	0.001									
N total										- 62.2	25.83	0.019
Relación C:N				- 0.01	0.004	0.007						
K intercambiable	66.9	25.54	0.012	0.29	0.069	0.001						
Mg intercambiable							- 4.58	0.943	0.001			
Relación Mg:K	- 5.9	2.48	0.021									
Relación Ca:Mg							- 1.11	0.395	0.007			
CIC							0.75	0.140	0.001			
% saturación ácida							- 0.56	0.108	0.001			
Intercepto	11.4	62.41		- 0.34	0.215		12.01	4.58		32.3	11.1	
R ²	0.78			0.68			0.55			0.34		
Durbin-Watson	1.81			2.03			1.84			2.23		

VI.3. Hacia la integración de indicadores de la calidad del suelo.

La calidad del suelo ha sido definida como la capacidad del suelo para funcionar dentro de los límites de un ecosistema, natural o manejado, para sostener la productividad biótica, mantener la calidad ambiental y promover la salud de plantas y animales (Doran y Parkin, 1994). La calidad del suelo es un componente crítico de la agricultura sostenible (Larson y Pierce, 1994). La evaluación y el monitoreo de la calidad de los suelos se complica por la necesidad de considerar las múltiples funciones del suelo y por la necesidad de integrar los atributos físicos, químicos y biológicos que definen la calidad del suelo. De acuerdo con Doran y Parkin (1994), los suelos tienen varios niveles de calidad que se encuentran relacionados con las características inherentes derivadas de los factores de formación del suelo y a los cambios dinámicos inducidos por las prácticas de manejo; por lo que detectar los cambios en los componentes dinámicos de la calidad del suelo es esencial para evaluar el desempeño y la sostenibilidad de los sistemas de manejo del suelo. Varios autores han señalado la necesidad de identificar indicadores específicos de calidad del suelo que puedan ser utilizados para evaluar la sostenibilidad de los sistemas agrícolas (Swift y Woome, 1993; Doran y Parkin, 1994; Pushparajah, 1995). De acuerdo con Olson *et al.* (1996) es posible definir la calidad del suelo sólo cuando se haya medido dentro del contexto de la función que describe el suelo; una medida particularmente importante para los suelos agrícolas es su capacidad para soportar el crecimiento de las plantas.

El bioensayo de fertilidad práctica con maíz en invernadero se condujo con objeto de utilizar la producción de biomasa de la planta como una variable sintética de la fertilidad de los suelos, a partir de la cual fue posible conocer el efecto del historial de uso del suelo e identificar atributos específicos del suelo que regulan su capacidad para la producción de biomasa. La respuesta de maíz al gradiente de intensificación en el uso del suelo observado en el bioensayo mostró que en el primer año los suelos de Tzeteltón y los que se ubicaron en las partes bajas del declive de las laderas presentaron menor índice de fertilidad práctica, en relación con los suelos de

Bautista Chico o los de las otras facetas del Carst-Chamula, respectivamente; asimismo, los suelos de las parcelas de cualquier sistema productivo que estuvieron en cultivo mostraron la tendencia hacia un incremento marginalmente significativo en la producción de biomasa aérea seca de maíz en relación con las que se mantuvieron en barbecho, y hubo un incremento altamente significativo en aquellas parcelas cultivadas que derivaron de un barbecho largo en relación con los otros sistemas de cultivo (Figura 10, Cuadro 12).

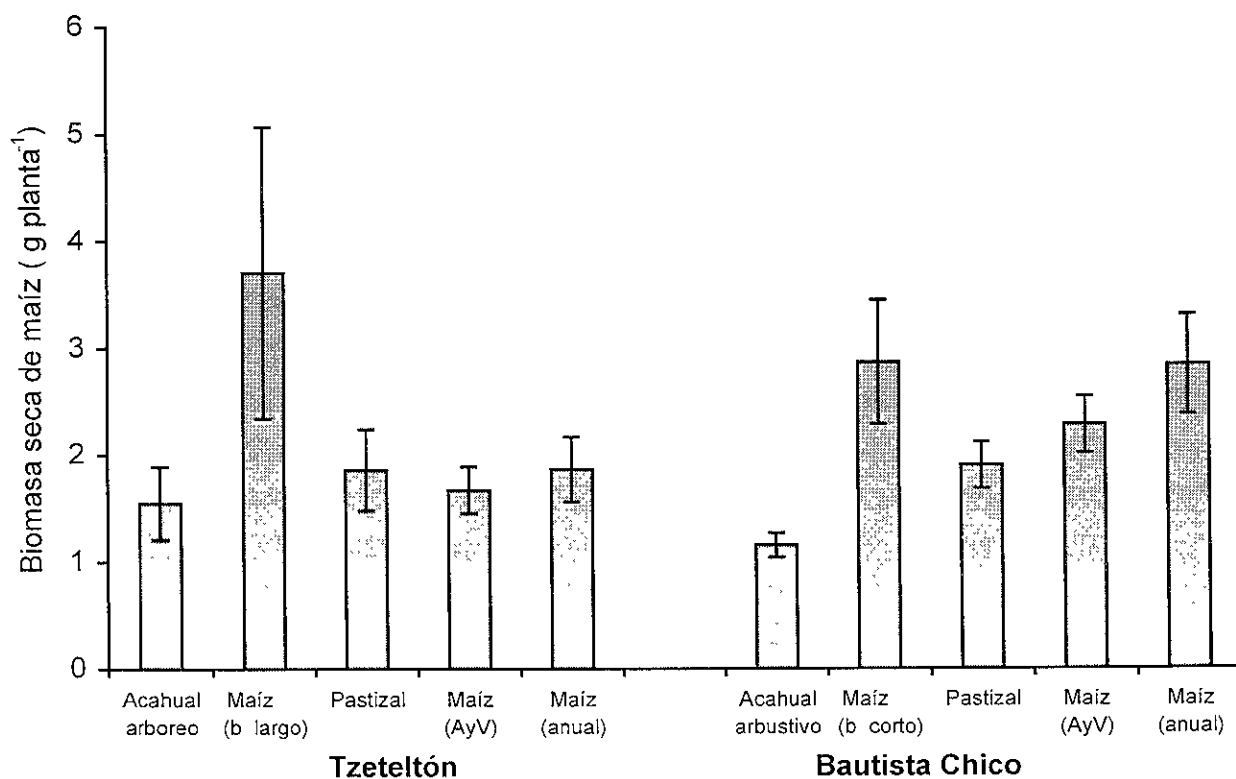


FIGURA 10. ÍNDICE DE FERTILIDAD PRÁCTICA DEL SUELO CON MAÍZ COMO PLANTA INDICADORA A LOS 60 DÍAS DE CRECIMIENTO EN INVERNADERO SOBRE SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO COLECTADOS DURANTE EL PRIMER AÑO DE ESTUDIO EN CHAMULA, CHIAPAS.

En el segundo año se incorporaron al estudio parcelas en producción de la comunidad Arvenza; el análisis de regresión múltiple mostró que además del incremento en biomasa aérea seca de maíz en suelos de parcelas cultivadas del sistema con barbecho largo observado en el año previo, hubo también incrementos

significativos en biomasa seca de maíz en los suelos de parcelas que se cultivaron después de un barbecho corto, y marginalmente significativo en aquellos de parcelas que estuvieron bajo cultivo en relación con las que se mantuvieron en barbecho, de manera independientemente al sistema de cultivo (Figura 11; Cuadro 12). En este año, el análisis estadístico reveló adicionalmente que el índice de fertilidad práctica del suelo fué más alto en Arvenza, respecto a las otras dos localidades.

Cuadro 12. Coeficientes (b), error estándar (es) y nivel de significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos utilizando variables de ubicación y sistema de cultivo en la producción de biomasa aérea seca de maíz (g planta⁻¹) en invernadero.

Variables	Año 1			Año 2			Años 1 y 2		
	b	es	p	b	es	p	b	es	p
Localidad									
Tzeteltón	- 0.78	0.26	0.004				- 0.57	0.15	0.001
Arvenza				0.34	0.17	0.049			
Posición									
Parte baja	- 0.76	0.29	0.013				- 0.43	0.17	0.012
Sistema de cultivo									
Maíz	0.47	0.27	0.094	0.33	0.17	0.058			
Maíz (b. largo)	1.94	0.53	0.001	0.96	0.39	0.017			
Maíz (b. corto)				0.77	0.28	0.008			
Interacciones									
Arvenza•Terraza							- 0.53	0.26	0.042
Maíz•Año1							0.64	0.19	0.001
Maíz•Año2							0.27	0.16	0.099
Maíz (b. largo)•Año1							1.81	0.45	0.001
Maíz (b. largo)•Año2							1.07	0.45	0.018
Intercepto	2.26	0.29	0.001	1.31	0.13	0.001	1.92	0.16	0.001
R ²	0.36			0.22			0.29		

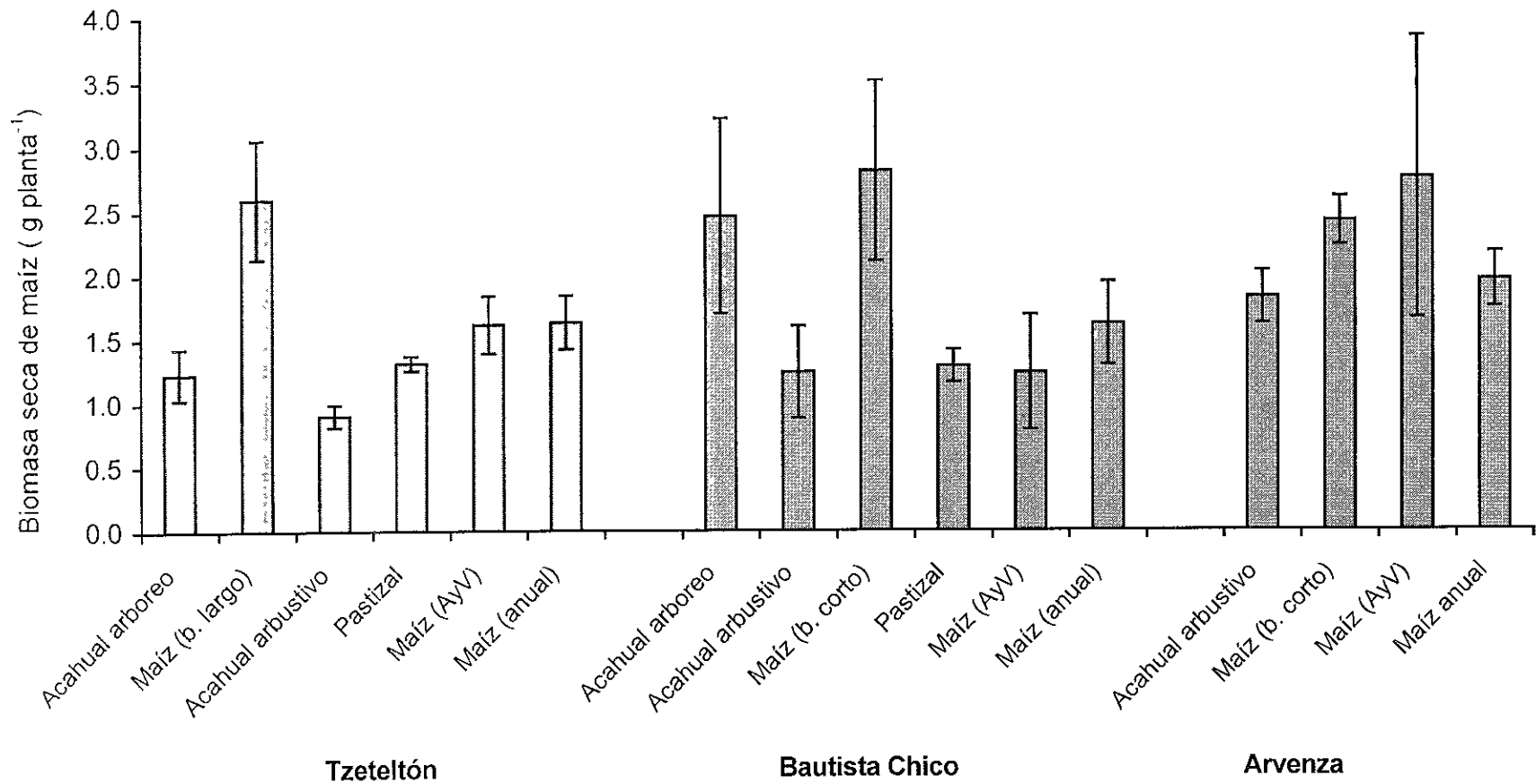


FIGURA 11. ÍNDICE DE FERTILIDAD PRÁCTICA DEL SUELO CON MAÍZ COMO PLANTA INDICADORA A LOS 60 DÍAS DE CRECIMIENTO EN INVERNADERO SOBRE SUELOS CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO COLECTADOS DURANTE EL SEGUNDO AÑO DE ESTUDIO EN CHAMULA, CHIAPAS.

El modelo obtenido con el conjunto de datos para los dos años, confirmó los resultados obtenidos para cada uno de ellos (Cuadro 12). Así, el efecto del historial de uso del suelo sobre la producción de biomasa de maíz fue consistente y con significancia estadística. La magnitud de las diferencias en la producción de biomasa de maíz constituyó una oportunidad para caracterizar los atributos físicos, químicos y biológicos del suelo responsables de dicha variación, lo que se realizó mediante el análisis de la influencia de parámetros individuales a través de correlación bivariada de Pearson y posteriormente, mediante análisis de regresión múltiple por pasos, se establecieron funciones integradas que definen los atributos del suelo y su manejo relacionados con la producción de biomasa aérea seca de maíz.

Durante el primer año la biomasa aérea seca de maíz en suelos de Tzeteltón mostró correlación positiva significativa con la velocidad de infiltración del agua en el suelo, con los contenidos de K, Ca y Mg intercambiables, con la capacidad de intercambio de cationes, y con la respiración microbiana de los suelos; y sólo marginalmente significativa con el pH de los suelos. Mientras que en Bautista Chico hubo correlación positiva marginalmente significativa con fósforo extractable (Olsen) y el porcentaje de C orgánico mineralizado durante 7 días de incubación de los suelos en el laboratorio, así como una tendencia negativa con altas relaciones C:N y con el número de bacterias totales de los suelos (Cuadro 13). En el segundo año no se midió la velocidad de infiltración del agua ni se realizaron análisis biológicos a las muestras de suelo, por lo que únicamente se utilizaron los parámetros físicos y químicos del suelo. Los análisis de correlación bivariada de Pearson mostraron que hubo consistencia respecto al efecto de pH y cationes básicos en los suelos de Tzeteltón, en donde adicionalmente se encontró efecto positivo del fósforo extractable (Olsen) y negativo del incremento de limo en el complejo de alteración y de la saturación ácida en el complejo de intercambio (Cuadro 13). Arvenza fue la única localidad donde se encontró correlación significativa entre la biomasa aérea seca de maíz y el contenido de materia orgánica del suelo y en donde hubo mejor correlación con fósforo extractado mediante el procedimiento de Bray y Kurtz (1945) que con el procedimiento de Olsen *et al* (1954).

Cuadro 13 Coeficientes de correlación de Pearson (r) y nivel de significancia (P) entre la producción de biomasa aérea seca de maíz (g planta⁻¹) con algunas propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos en Tzeteltón, Bautista Chico y Arvenza en Chamula, Chiapas.

	Año 1				Año 2					
	Tzeteltón		B. Chico		Tzeteltón		B. Chico		Arvenza	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
Limo					-0.34	.033			0.44	.010
Densidad aparente							-0.39	.044		
Infiltración de agua	0.44	.015								
pH (en H ₂ O)	0.36	.049			0.47	.002			0.40	.020
Materia Orgánica									0.44	.011
N-total										
Relación C:N			-0.50	.010						
P-Olsen			0.40	.047	0.41	.010	0.39	.047		
P-Bray 1									0.47	.006
K intercambiable	0.47	.009			0.53	.001			0.50	.003
Ca intercambiable	0.45	.012			0.50	.001			0.40	.020
Mg intercambiable	0.74	.000			0.48	.002				
Σ Bases	0.55	.002			0.52	.001			0.42	.015
Relación Mg:K	0.50	.005								
% de sat. ácida					-0.41	.010				
CICE	0.56	.001			0.52	.001			0.42	.015
CIC	0.50	.005								
No. de bacterias			-0.52	.032						
Respiración	0.45	.013								
% C mineralizado			0.35	.084						

Los resultados previos son muy interesantes, ya que revelan que entre las localidades, la ubicación y el sistema de cultivo en el que fueron incluidas las parcelas, existieron diferencias en la fertilidad práctica del suelo y en los parámetros individuales del suelo que se relacionaron con la producción de biomasa de maíz. El efecto de los cationes básicos en la producción de biomasa aérea seca de maíz en suelos de Tzeteltón, se debe probablemente a la incorporación de estos elementos en el sistema con barbecho largo durante la quema de la biomasa vegetal, como ha sido descrito previamente y explica la mayor biomasa aérea seca de maíz en los suelos de las parcelas cultivadas de ese sistema; de manera que son evidentes los beneficios que el barbecho de la tierra tiene en la fertilidad y la actividad biológica del suelo. Sin embargo, en las parcelas cultivadas de barbecho corto o de la rotación pastizal-cultivo (año y vez) no hubo tal efecto, lo que sugiere que la quema de la cobertura vegetal en los sistemas con barbecho reducido no mejoró los contenidos de cationes básicos intercambiables. La relación observada entre biomasa seca de maíz y fósforo extractable en Bautista Chico y Arzenza puede estar relacionada con el efecto residual de la fertilización fosfórica que se aplica en los sistemas más intensivos como ha sido señalado anteriormente.

Estos resultados demuestran que la variación en la fertilidad del suelo tiene una influencia cuantificable en productividad biológica y sugieren su uso complementario hacia un acercamiento en la identificación de criterios de la calidad del suelo. El modelo de regresión lineal múltiple por pasos obtenido para el conjunto de datos de los dos años ($n=161$), con $R^2=0.44$ y $P\leq 0.01$, definido en la siguiente función:

$$\begin{aligned} \text{Fertilidad práctica} = & 0.066 + 0.278 (\text{condición en cultivo}) + 0.618 (\text{cultivo con} \\ & \text{barbecho corto}) + 1.039 (\text{cultivo con barbecho largo}) + 1.522 (\% \\ & \text{de N total}) + 0.027 (\text{ppm de P-Olsen}) + 1.104 (\text{meq/100 g de K}) \\ & + 0.123 (\text{meq/100 g de Mg}) \pm 0.742 (\text{error estándar}), \end{aligned}$$

muestra que los suelos que estuvieron bajo cultivo tuvieron mayor fertilidad que los suelos en barbecho, con un incremento notable en los suelos cultivados con

barbecho corto y aun más en los de barbecho largo, el cual fue positivamente influido por los contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio y magnesio del suelo. Para obtener dicho modelo no fueron incluidas las variables biológicas del suelo, debido a que éstas fueron determinadas sólo en las muestras del primer año. Por lo que, incluyendo los parámetros biológicos y con datos del primer año (n= 62), se obtuvo el siguiente modelo de regresión múltiple con $R^2= 0.42$ y $P \leq 0.01$:

$$\text{Fertilidad práctica} = 5.221 + 0.674 (\text{condición en cultivo}) + 1.645 (\text{cultivo con barbecho largo}) - 4.828 (\text{densidad aparente}) + 0.016 (\text{velocidad de infiltración del agua}) + 0.022 (\text{ppm de P Olsen}) + 2.148 (\% \text{ de C orgánico mineralizado durante 7 días de incubación a } 29 \text{ }^\circ\text{C}) \pm 0.966 (\text{error estándar}).$$

En este modelo, que ayuda a explicar el 42% de la variación encontrada en la producción de biomasa aérea seca de maíz en el conjunto de suelos del primer año, resulta evidente la integración de los parámetros físicos, químicos y biológicos del suelo que mostraron significancia estadística en la productividad de los mismos. De acuerdo con Pushparajah (1995), entre las cualidades y atributos del suelo que afectan la productividad y eventualmente la sostenibilidad, adquieren especial relevancia aquellos que influyen en su capacidad para retener y suministrar el agua, promover y sostener el crecimiento de la raíz, favorecer la biodegradación y disponibilidad de nutrimentos, mantener un hábitat favorable para la biota del suelo, responder al manejo y resistir a la degradación. Atributos que proveen una composición de la calidad del suelo; varios de ellos incluidos en la función de respuesta de maíz a los factores edáficos y de manejo que fue obtenida con los suelos del Carst-Chamula.

VI.4. Manejo del simbiosistema.

Como se indicó en capítulos anteriores, la intensificación del uso del suelo en la agricultura alteña de Chiapas acelera la absorción de nutrimentos por los cultivos y su extracción mediante la cosecha, de forma tal que los suelos bajo cultivo continuo frecuentemente se encuentran limitados en su fertilidad natural. El interés por el estudio de los sistemas simbióticos que participan en el suministro nutrimental de las plantas se fundamenta en el potencial que la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa tiene para reemplazar la fertilización química nitrogenada en la mayoría de las leguminosas cultivadas (Beringer, 1984) y en el beneficio adicional que obtienen las plantas asociadas (Burity, *et al.*, 1989). Los hongos micorrízicos arbusculares son de interés debido a que mejoran la producción de los cultivos a través de un incremento en la absorción de agua y de nutrimentos que son relativamente inmóviles en el suelo, tales como fósforo, cobre y zinc, así como por sus efectos benéficos en el balance hormonal vegetal y en el control de enfermedades con origen en el suelo (Mosse, 1986; Gavito y Miller, 1998); la hifa extraradical formada por el hongo micorrízico se extiende desde la raíz de la planta hacia el suelo circundante en la zona de agotamiento de nutrimentos que generalmente se desarrolla alrededor de las raíces, debido a que la absorción de fósforo y otros nutrimentos por la planta normalmente es más rápida que la difusión de éstos hacia la raíz (Bolan, 1991).

Sin embargo, las especies o eventualmente diferentes cepas de microorganismos, tanto de bacterias fijadoras de nitrógeno como de hongos micorrízicos, difieren en sus efectos sobre las plantas. La efectividad de estos microorganismos para mejorar el crecimiento de las plantas se encuentra regulada por la interfase que se establece entre los factores edáficos, el macro y el microsimbionte (Schenck *et al.* 1987; Sylvia *et al.* 1993b; Kurle y Pflieger, 1994). Consecuentemente, para que los microorganismos puedan ser eficazmente utilizados en la agricultura, es necesario entender cómo las poblaciones microbianas responden a las condiciones edáficas locales, qué factores controlan su número y actividad en el agroecosistema y cuándo algunas cepas microbianas afectan favorablemente el crecimiento de las plantas. Ello podría

contribuir con la identificación de prácticas de manejo alternativo que optimicen el funcionamiento del simbiosistema.

De las leguminosas presentes en la región de estudio destacaron por la superficie que ocupa su cultivo el frijol botil (*Phaseolus coccineus* subsp. *coccineus*), ibes (*P. coccineus* subsp. *darwinianus*) y haba (*Vicia faba*), las cuales generalmente se cultivan asociadas con el maíz, aunque también suelen cultivarse en los solares y huertos cercanos a las viviendas. Estas especies de leguminosas presentan características de interés, tanto desde el punto de vista biológico como por su implicación en la producción agropecuaria regional, entre las que es posible destacar: i) su cultivo como componentes de los sistemas de producción de maíz, ii) constituyen un complemento en la alimentación de la población indígena, ya sea la semilla que presenta un alto contenido proteico o la raíz, en el caso de botil, que es rica en carbohidratos, iii) presentan características deseables para su uso como abonos verdes y como forraje para ovinos debido a su alta producción de biomasa y contenido de nitrógeno, iv) el botil presenta un ciclo de vida semiperenne que posibilita su producción continuada hasta por más de 10 años, v) tienen buena adaptación a las condiciones ambientales de la región y resistencia a enfermedades. Por lo anterior, es claro que estas especies presentan potencial para una gran variedad de usos; sin embargo, se conoce poco sobre sus características simbióticas con microorganismos del suelo.

Álvarez-Solís *et al.* (1988) en un diagnóstico cualitativo realizado en la región, encontraron alta variación en la nodulación inducida por *Rhizobium* y en la producción de biomasa de botil cultivado por los productores en sus parcelas. Estas diferencias mostraron la variabilidad en la simbiosis nativa, que fue hipotéticamente explicada debida a: i) la ausencia o presencia limitada de cepas de rizobia en las parcelas muestreadas, ii) diferencias en la capacidad simbiótica de las bacterias nativas y/o del germoplasma local, y iii) las condiciones ecológicas y de manejo bajo las que se desarrolló el cultivo. Por otra parte, la presencia de algunas plantas

prolíficamente noduladas y con alta producción de biomasa sugirió que esta especie establece simbiosis altamente efectiva y que es susceptible de mejoramiento.

Posteriormente, Álvarez-Solís y León-Martínez (1991) y Álvarez-Solís *et al.* (1991) aislaron cepas de rizobia de nódulos radicales de plantas de botil colectadas en las parcelas de los productores y las caracterizaron por su efectividad simbiótica en invernadero. Sus resultados mostraron la existencia de un gradiente de efectividad entre las cepas nativas de rizobia, desde cepas parásitas e inefectivas que no promovieron el crecimiento de la planta, hasta cepas efectivas que incrementaron significativamente la producción de materia seca y el contenido de nitrógeno de la planta (Figura 12); la eficacia de las cepas de rizobia se encontró relacionada con su habilidad para inducir la nodulación en la raíz y con la síntesis de leghemoglobina en los nódulos radicales. La respuesta favorable de la leguminosa a la inoculación con *Rhizobium* en invernadero sugirió que la reintroducción de las cepas de rizobia más efectivas podría mejorar la fijación biológica del nitrógeno y el desarrollo de botil en campo.

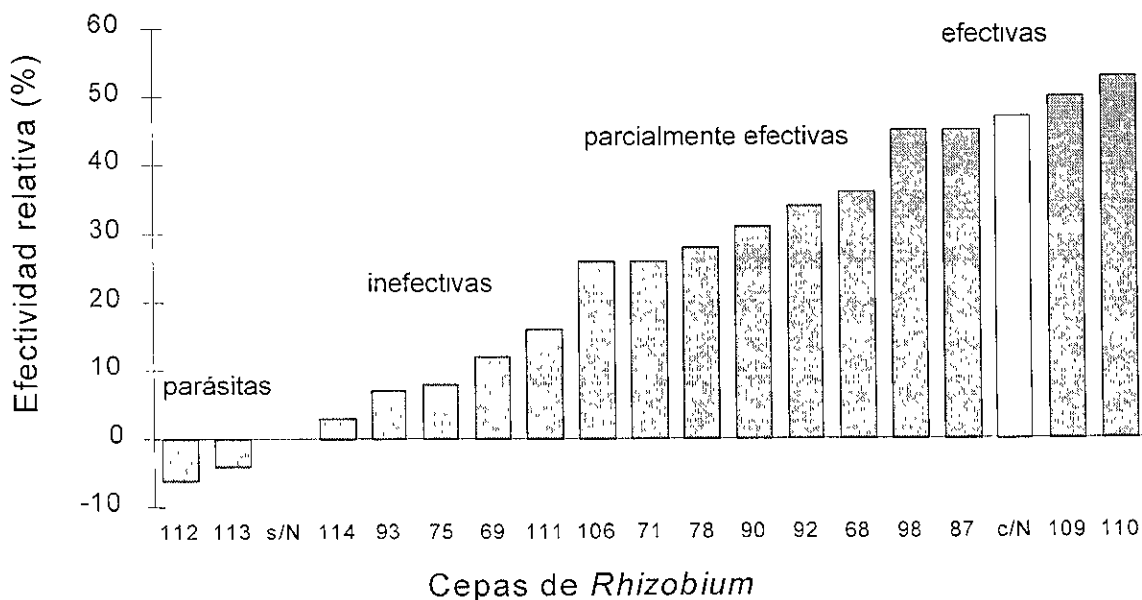


FIGURA 12. INCREMENTO EN PESO SECO DEL FOLLAJE DE BOTIL (%) POR EFECTO DE LA INOCULACIÓN CON *RHIZOBIUM* NATIVO CON RELACIÓN AL CONTROL SIN NITRÓGENO (S/N) A LOS 120 DÍAS EN INVERNADERO.

En este capítulo se presentan los resultados obtenidos de la evaluación del efecto de la inoculación de micorrizas arbusculares en maíz, botil, ibes y chilacayote bajo condiciones de invernadero en suelo esterilizado y sin esterilizar, así como la respuesta de maíz a la introducción de los endófitos en campo bajo manejo convencional realizado por los productores en sus parcelas.

VI.4.1 Respuesta del germoplasma criollo a la inoculación de micorrizas arbusculares en invernadero.

La esterilización del suelo en autoclave es un procedimiento utilizado con frecuencia para eliminar las poblaciones de microorganismos del suelo en bioensayos dirigidos hacia la evaluación del efecto de la inoculación de microorganismos rizosféricos promotores del crecimiento de las plantas (Antunes *et al.* 1988; Hernández, 1994). Sin embargo, es conocido que la esterilización del suelo con vapor a presión también cambia algunas propiedades químicas del suelo, destaca el incremento de Mn intercambiable (Williams-Linera y Ewell, 1984).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo mostraron que la esterilización del suelo no tuvo efecto significativo en el peso seco del follaje y volumen de la raíz de maíz. Sin embargo, con excepción de P y Cu, el contenido de nutrimentos en el follaje varió significativamente entre ambas condiciones de suelo. El follaje de maíz presentó contenidos más altos de N, K, Ca, Mg, Mn, Fe y Zn en suelo esterilizado que en suelo sin esterilizar ($P \leq 0.01$). En suelo esterilizado la biomasa aérea seca de maíz fue mayor con la inoculación de *Glomus fasciculatum* y *Glomus* sp. Zac-19, mientras que en suelo sin esterilizar ésta fue mayor con *G. fasciculatum*, en ambos casos con relación al testigo. En las dos condiciones de suelo *G. fasciculatum* indujo más alta colonización micorrízica (Cuadro 14).

Cuadro 14. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de *Zea mays* L. raza Olotón.

Tratamientos		volumen de	colonización	peso seco de
Suelo	Micorriza	la raíz (cm ³)	micorrízica (%)	follaje (g)
Esterilizado	Testigo	74.2 ab ¹⁾	0.0 e	18.71 ab
	<i>G. intraradix</i>	33.4 b	33.9 ab	10.76 b
	<i>G. fasciculatum</i>	82.2 ab	41.6 a	28.30 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	85.6 a	8.6 de	29.27 a
Sin esterilizar	Testigo	49.5 ab	19.7 cd	12.37 b
	<i>G. intraradix</i>	58.7 ab	19.9 cd	15.08 ab
	<i>G. fasciculatum</i>	66.8 ab	29.9 abc	27.66 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	50.5 ab	23.0 bc	15.67 ab

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

En suelo esterilizado *G. fasciculatum* y *Glomus sp. Zac-19* incrementaron los contenidos de N, P, K, Ca, Mn, Fe y Cu y en las inoculadas con *G. fasciculatum* hubo incrementos adicionales en los contenidos de Mg y Zn en el follaje de maíz, respecto a las plantas sin inocular. En suelo sin esterilizar hubo incremento en los contenidos de P y Cu en el follaje de las plantas inoculadas con *G. fasciculatum* y de Mn en las inoculadas con *G. sp. Zac-19*, con relación al testigo sin inocular (Cuadro 15).

En botil y en ibes se encontró un efecto negativo de la esterilización del suelo en la mayoría de las variables evaluadas. En suelo esterilizado las plantas presentaron menor producción de biomasa aérea seca, volumen de la raíz y contenido nutrimental en el follaje (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu y Zn) que las del suelo sin esterilizar; con excepción de Mn que fue significativamente mayor en suelo esterilizado y de N en ibes que no presentó diferencias entre ambas condiciones de suelo ($P \leq 0.01$). La inoculación de los hongos micorrizicos no tuvo efecto significativo en la producción de biomasa aérea seca pero sí en los niveles de colonización micorrízica y en el contenido nutrimental del follaje, tanto en botil como en ibes en ambas condiciones de suelo.

Cuadro 15. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el contenido nutrimental del follaje de *Zea mays* L. raza Olotón.

Tratamientos		N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Cu	Zn
Suelo	Micorriza	----- (mg planta ⁻¹) -----								
Esterilizado	Testigo	192.7 c ¹⁾	18.7 c	791.4 b	28.1 c	50.5 bc	1.94 c	1.79 c	0.02 e	0.43 b
	<i>G. intraradix</i>	239.9 bc	32.3 bc	815.6 b	67.8 bc	54.9 bc	7.95 bc	1.90 c	0.12 cde	0.53 b
	<i>G. fasciculatum</i>	404.7 ab	67.9 a	2097.0 a	209.4 a	107.5 a	28.72 a	4.02 a	0.28 ab	1.24 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	512.2 a	43.9 ab	2019.6 a	234.2 a	96.6 ab	39.37 a	3.75 ab	0.32 a	0.76 b
Sin esterilizar	Testigo	117.5 c	28.4 bc	505.9 b	48.2 bc	37.1 c	1.78 c	1.17 c	0.07 de	0.31 b
	<i>G. intraradix</i>	143.3 c	36.2 bc	867.1 b	40.7 bc	46.7 c	1.52 c	1.42 c	0.12 cde	0.38 b
	<i>G. fasciculatum</i>	221.3 bc	66.4 a	1300.0 ab	71.9 bc	80.2 abc	2.38 c	2.82 abc	0.22 abc	0.66 b
	<i>G. sp. Zac-19</i>	211.5 bc	14.1 c	857.1 b	117.5 b	54.8 bc	15.36 b	2.01 bc	0.17 bcd	0.53 b

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

El porcentaje de colonización micorrízica en botil fue mayor con *G. fasciculatum* en suelo esterilizado y no hubo diferencias significativas en suelo sin esterilizar (Cuadro 16). En suelo esterilizado el contenido de Mn en el follaje de botil disminuyó con la inoculación de *G. fasciculatum* o *G. intraradix* y el de P se incrementó con *G. sp. Zac-19* o *G. fasciculatum*, con relación al testigo sin inocular. En suelo sin esterilizar el contenido de P en el follaje no varió significativamente, pero botil inoculado con *G. sp. Zac-19* presentó mayores contenidos de Cu y Zn en el follaje. No se encontraron efectos significativos de la inoculación micorrízica en los contenidos de N, K y Mg en el follaje de botil (Cuadro 18). Asimismo, botil inoculado con *G. fasciculatum* presentó mayor número de nódulos en la raíz inducidos por *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* nativo del suelo (Cuadro 16).

Cuadro 16. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de botil (*Phaseolus coccineus* subesp. *coccineus*).

Tratamientos		volumen de la raíz (cm ³)	colonización micorrízica (%)	número de nódulos	peso seco (g planta ⁻¹)	
Suelo	Micorriza				nódulos	follaje
Esterilizado	Testigo	22.0 abc ¹⁾	0.0 d	0.0 c	0.0 c	3.18 c
	<i>G. intraradix</i>	14.8 c	22.5 c	0.0 c	0.0 c	2.77 c
	<i>G. fasciculatum</i>	19.6 abc	57.1 a	0.0 c	0.0 c	4.67 bc
	<i>G. sp. Zac-19</i>	15.4 bc	30.4 bc	0.0 c	0.0 c	3.19 c
Sin esterilizar	Testigo	26.9 a	58.2 a	238.3 b	0.225 ab	7.50 a
	<i>G. intraradix</i>	22.9 ab	49.9 ab	283.0 ab	0.188 b	6.59 ab
	<i>G. fasciculatum</i>	23.4 a	54.4 a	321.8 a	0.207 ab	6.34 ab
	<i>G. sp. Zac-19</i>	26.1 a	53.3 ab	290.6 ab	0.241 a	6.97 ab

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

El porcentaje de colonización micorrízica en ibes no difirió significativamente entre tratamientos en ambas condiciones de suelo; sin embargo, en suelo esterilizado *G. fasciculatum* indujo niveles de colonización similares a los encontrados en suelo con micorriza nativa (Cuadro 17). En suelo esterilizado ibes inoculado con *G. fasciculatum* presentó mayor contenido de P, K, Ca, Cu y Zn que en los otros tratamientos, y de Mg y Fe que el testigo sin inocular. En suelo sin esterilizar el volumen de la raíz fue menor en ibes inoculado con *G. sp. Zac-19* respecto a *G. fasciculatum*, aunque sin significancia respecto al testigo sin inocular; en esta condición de suelo las plantas inoculadas tuvieron menores contenidos de Mn en el follaje y las que se inocularon con *G. sp. Zac-19* mayores contenidos de P, K y Mg en el follaje, en relación con el testigo sin inocular (Cuadro 18).

Cuadro 17. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de ibes (*Phaseolus coccineus* subesp *darwinianus*).

Tratamientos		volumen de la raíz (cm ³)	colonización micorrízica (%)	número de nódulos	peso seco (g planta ⁻¹)	
Suelo	Micorriza				nódulos	follaje
Esterilizado	Testigo	45.4 ab ¹⁾	0.0 c	0.0 b	0.0 b	4.62 b
	<i>G. intraradix</i>	43.0 b	27.3 b	0.0 b	0.0 b	4.01 b
	<i>G. fasciculatum</i>	41.4 b	38.5 ab	0.0 b	0.0 b	6.32 ab
	<i>G. sp. Zac-19</i>	41.6 b	25.2 b	0.0 b	0.0 b	4.18 b
Sin esterilizar	Testigo	56.9 ab	59.2 a	654.5 a	0.456 a	7.29 a
	<i>G. intraradix</i>	66.8 ab	44.9 ab	557.2 a	0.526 a	7.72 a
	<i>G. fasciculatum</i>	76.4 a	38.8 ab	646.0 a	0.577 a	8.05 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	38.8 b	45.9 ab	592.5 a	0.463 a	7.68 a

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

Cuadro 18. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrizica en el contenido nutrimental del follaje de botil (*Phaseolus coccineus* subesp. *coccineus*) e ibes (*P. coccineus* subesp. *darwinianus*).

Tratamientos		N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Cu	Zn
Suelo	Micorriza	----- (mg planta ⁻¹) -----								
		botil								
Esterilizado	Testigo	129.1 b ¹⁾	5.09 d	118.6 b	68.7 c	18.4 b	7.42 a	0.82 cd	0.07 b	0.16 bc
	<i>G. intraradix</i>	123.5 b	5.82 d	84.2 b	52.1 c	14.1 b	4.41 b	0.79 cd	0.04 b	0.10 c
	<i>G. fasciculatum</i>	148.5 ab	8.87 cd	141.9 b	87.8 bc	15.4 b	4.77 b	1.10 cd	0.06 b	0.13 bc
	<i>G. sp. Zac-19</i>	129.5 b	14.04 bc	113.2 b	68.6 c	17.9 b	6.24 ab	0.67 d	0.04 b	0.12 bc
Sin esterilizar	Testigo	208.5 a	23.25 a	352.5 a	141.7 ab	41.2 a	1.42 c	2.19 a	0.11 b	0.22 b
	<i>G. intraradix</i>	178.6 ab	23.06 a	330.2 a	138.4 b	38.9 a	1.33 c	1.33 bc	0.11 b	0.18 bc
	<i>G. fasciculatum</i>	182.6 ab	17.75 ab	306.2 a	135.0 b	39.3 a	1.22 c	1.19 cd	0.10 b	0.19 bc
	<i>G. sp. Zac-19</i>	177.7 ab	21.61 ab	365.9 a	201.4 a	43.9 a	1.83 c	1.92 ab	0.42 a	0.35 a
		ibes								
Esterilizado	Testigo	183.9 a	5.5 c	98.4 c	60.5 cd	15.2 d	2.62 c	0.45 c	0.04 c	0.15 c
	<i>G. intraradix</i>	143.5 a	7.6 c	99.8 c	29.7 d	17.2 d	2.77 c	1.39 ab	0.02 c	0.15 c
	<i>G. fasciculatum</i>	185.8 a	17.7 b	187.7 b	185.2 b	31.6 bc	6.02 bc	1.41 ab	0.07 b	0.28 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	163.0 a	8.4 c	103.7 c	120.8 c	22.6 cd	8.21 ab	0.99 b	0.04 c	0.17 bc
Sin esterilizar	Testigo	162.5 a	16.8 b	147.9 bc	262.3 a	24.8 bcd	10.73 a	1.63 a	0.09 a	0.27 a
	<i>G. intraradix</i>	184.5 a	19.3 ab	177.6 b	240.9 ab	30.9 bc	2.23 c	1.19 ab	0.08 ab	0.26 ab
	<i>G. fasciculatum</i>	185.9 a	22.5 ab	216.5 ab	247.1 ab	37.0 ab	2.13 c	1.50 ab	0.08 ab	0.27 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	195.9 a	26.1 a	279.7 a	230.5 ab	45.3 a	2.24 c	1.25 ab	0.07 b	0.28 a

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra en cada cultivo no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

En chilacayote, la esterilización del suelo incrementó el volumen de la raíz y modificó el contenido nutrimental del follaje. En suelo esterilizado las plantas presentaron mayores contenidos de N y Mn, pero menor contenido de P y no hubo diferencias significativas en los de K, Ca, Mg, Fe, Cu y Zn entre ambas condiciones de suelo ($P \leq 0.01$). En suelo esterilizado el porcentaje de colonización micorrízica fue más alto en chilacayote inoculado con *G. fasciculatum* y hubo una disminución significativa en el contenido de Zn en las inoculadas con cualquiera de las tres cepas de hongos micorrízicos y de Ca y Mn en aquellas que se inocularon con *G. fasciculatum*, con relación al testigo sin inocular. En suelo sin esterilizar no hubo efecto significativo de la inoculación en el contenido nutrimental del follaje (Cuadros 19 y 20).

Cuadro 19. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrízica en el desarrollo de raíz y follaje de chilacayote (*Cucurbita ficifolia* Fouché).

Tratamientos		volumen de	Colonización	peso seco
Suelo	Micorriza	la raíz (cm ³)	Micorrízica (%)	de follaje (g)
Esterilizado	Testigo	32.8 a ¹⁾	0.0 c	25.8 a
	<i>G. intraradix</i>	18.5 bc	10.7 bc	21.0 a
	<i>G. fasciculatum</i>	30.6 ab	33.7 a	21.1 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	25.4 abc	10.2 bc	18.3 a
Sin esterilizar	Testigo	17.2 c	33.8 a	16.6 a
	<i>G. intraradix</i>	13.7 c	34.1 a	16.3 a
	<i>G. fasciculatum</i>	19.3 abc	33.3 a	20.5 a
	<i>G. sp. Zac-19</i>	14.2 c	22.8 ab	19.4 a

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

Cuadro 20. Efecto de la esterilización del suelo e inoculación micorrizica en el contenido nutrimental del follaje de chilacayote (*Cucurbita ficifolia* Fouché).

Tratamientos		N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Cu	Zn
Suelo	Micorriza	----- (mg planta ⁻¹) -----								
Esterilizado	Testigo	389.9 ab ¹⁾	67.1 abc	916.6 a	1012.1 a	154.9 a	50.5 a	6.14 ab	0.33 a	1.29 a
	<i>G. intraradix</i>	384.3 ab	56.7 abc	905.1 a	657.3 ab	144.9 a	47.6 a	4.43 ab	0.29 a	0.78 b
	<i>G. fasciculatum</i>	352.4 ab	46.4 bc	915.7 a	502.2 b	111.8 a	24.2 b	4.59 ab	0.29 a	0.72 b
	<i>G. sp. Zac-19</i>	437.4 a	38.4 c	732.0 a	636.8 ab	109.8 a	41.6 a	3.37 b	0.26 a	0.62 b
Sin esterilizar	Testigo	264.7 ab	73.3 abc	745.9 a	646.0 ab	109.9 a	3.3 c	3.09 b	0.25 a	0.67 b
	<i>G. intraradix</i>	207.0 b	86.4 ab	645.5 a	653.6 ab	143.4 a	3.9 c	5.72 abc	0.26 a	0.73 b
	<i>G. fasciculatum</i>	244.3 ab	100.6 a	835.7 a	811.1 ab	147.8 a	6.6 c	7.66 a	0.31 a	0.90 ab
	<i>G. sp. Zac-19</i>	199.6 b	98.8 a	693.8 a	937.9 ab	156.9 a	3.1 c	5.83 abc	0.35 a	0.99 ab

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente entre sí (DSH de Tukey, $P \leq 0.05$).

Los resultados expuestos con anterioridad indican que la esterilización del suelo afectó en forma diferencial el crecimiento de los cultivos, mostrando que éstos varían en su sensibilidad a la acción de la esterilización del suelo. Las cuatro especies tuvieron en común un notable incremento en la concentración de Mn en el follaje cuando crecieron en suelo esterilizado, con valores de 328 a 801, de 211 a 1,725, de 353 a 1,269 y de 230 a 1,912 ppm en maíz, botil, ibes y chilacayote, para suelo sin esterilizar y esterilizado, respectivamente. No obstante, es posible diferenciar dos tendencias en la respuesta de los cultivos a la esterilización del suelo: la primera en maíz y chilacayote donde la esterilización del suelo no tuvo efecto en la producción de biomasa aérea seca e incrementó el contenido de algunos nutrimentos en el follaje, y la segunda para botil e ibes donde hubo un efecto negativo de la esterilización del suelo, tanto en la producción de biomasa como en el contenido nutrimental del follaje. Ello sugiere una mayor tolerancia de maíz y chilacayote y, a su vez, mayor susceptibilidad de botil e ibes a altas concentraciones de Mn en el follaje, debido a que los niveles alcanzados en el suelo esterilizado pueden considerarse tóxicas para el desarrollo de varios cultivos (Benton *et al.* 1991).

El porcentaje de colonización micorrízica se correlacionó en forma positiva con el contenido de P del follaje en las cuatro especies, de Cu en maíz, botil e ibes y de Zn en maíz y botil, en tanto que se presentó correlación negativa con el contenido de Mn en el follaje de botil, ibes y chilacayote. Los otros nutrimentos se encontraron correlacionados con la intensidad de la colonización micorrízica en botil e ibes, con excepción de N y Zn en ibes. Adicionalmente, en chilacayote se encontró correlación negativa con el contenido de N (Cuadro 21).

La intensidad de la colonización micorrízica en los cuatro cultivos presentó un patrón similar; sin embargo su actividad varió en función del cultivo y de la condición del suelo. En suelo esterilizado *G. fasciculatum* indujo más alta colonización micorrízica que *G. intraradix* y *G. sp. Zac-19* en los cuatro cultivos y alcanzó niveles de colonización similares (en botil, ibes y chilacayote) o superiores (en maíz) al testigo sin inocular del suelo sin esterilizar (con micorriza nativa). Ello sugiere que

bajo condiciones de mínima competencia *G. fasciculatum* pudo establecerse en la raíz de las plantas, a pesar de los efectos que la esterilización del suelo tuvo en el incremento de Mn intercambiable, y aunque en esta condición no mejoró la producción de biomasa seca, tuvo efecto significativo en la absorción nutrimental de maíz e ibes y aminoró la absorción de Mn en las especies más susceptibles, botil e ibes. La reducción en la absorción de Mn ha sido observada en plantas micorrízicas de maíz (Posta *et al.* 1994, Asmah, 1995; Weissenhorn *et al.* 1995; Azaizeh *et al.* 1995) y ha sido atribuido al efecto de la micorriza arbuscular en la disminución del número de microorganismos reductores de Mn y cambios en la liberación de exudados radicales solubilizadores de Mn (Posta *et al.* 1994; Azaizeh *et al.* 1995).

Cuadro 21. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y nivel de significancia (P) entre el porcentaje de colonización micorrízica y el contenido de nutrimentos en el follaje de maíz, botil, ibes y chilacayote.

Nutrimento	maíz		botil		ibes		chilacayote	
	r	P	r	P	r	P	r	P
N			0.59	0.000			-0.36	0.032
P	0.59	0.000	0.67	0.000	0.54	0.001	0.34	0.039
K			0.64	0.000	0.40	0.014		
Ca			0.62	0.000	0.55	0.001		
Mg			0.57	0.000	0.61	0.000		
Mn			-0.62	0.000	-0.44	0.007	-0.73	0.000
Fe			0.61	0.000	0.53	0.001		
Cu	0.36	0.021	0.32	0.045	0.41	0.011		
Zn	0.46	0.003	0.41	0.008				

En suelo sin esterilizar los hongos micorrízicos introducidos no incrementaron los niveles de colonización de la raíz en los cuatro cultivos más allá del obtenido en el testigo sin inocular, lo que sugiere una alta población de endófitos nativos en el suelo

utilizado. No obstante, en suelo con micorriza nativa reforzado con *G. fasciculatum* se propició incrementos en la producción de biomasa y en la absorción total de P y Cu en maíz, o con *G. sp. Zac-19* de Cu y Zn en botil y de P, K y Mg en ibes.

Khalil *et al.* (1994) encontraron incrementos en la absorción total de N, P, K, Ca, Mg y Zn en plantas micorrízicas de maíz, y Azaizeh *et al.* (1995) de P, Cu y Zn. Varios estudios han enfatizado que el fósforo es el nutrimento más importante involucrado en la respuesta de los cultivos a la inoculación micorrízica (Bolan, 1991), y que el incremento o disminución en la absorción de otros nutrimentos puede resultar de un efecto directo de la colonización de los hongos micorrízicos o de uno secundario resultante de la limitación o suficiencia de fósforo en la planta (Khalil *et al.* 1994). Las correlaciones obtenidas entre la intensidad de la colonización micorrízica y la absorción nutrimental en los cultivos mostraron efectivamente que hubo mayor consistencia con la absorción de P seguido por Cu y Zn, pero en forma notable hubo correlación negativa con la absorción de Mn en los cultivos más susceptibles, sugiriendo que la micorriza arbuscular favorece selectivamente la absorción de nutrimentos por las plantas.

La estimulación de la nodulación de botil por efecto de la inoculación de *G. fasciculatum* puede ser debida a una mejoría en la nutrición de la planta con fósforo mediado por la micorriza arbuscular como fue observado en *Cajanus cajan* por Olsen y Habte (1995), pero también a la disminución en la absorción de Mn por la planta, creando condiciones más favorables para la colonización de la raíz por *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* nativo.

VI.4.2. Inoculación de maíz con micorrizas arbusculares en campo.

En los tres sitios donde se introdujeron los hongos micorrízicos arbusculares existieron diferencias apreciables en las propiedades físicas y químicas de los suelos; mientras que en Tzeteltón y Bautista Chico los suelos presentaron texturas

francas, pH cercano a la neutralidad y contenidos medios de fósforo extractable, en Arvenza hubo textura arcillosa, pH muy fuertemente ácido y contenido alto de fósforo extractable (Cuadro 22).

Cuadro 22. Propiedades físicas y químicas de los suelos en tres sitios del municipio de Chamula.

Sitios	Textura	pH (H ₂ O) Rel 1:2.5	M. O. (%)	N-total (%)	P-Olsen (mg kg ⁻¹)	CIC (meq/100 g)
Tzeteltón	franco	7.2	10.4	0.4	13.1	22.3
B. Chico	franco	6.9	4.7	0.2	13.1	14.3
Arvenza	arcilloso	4.8	4.3	0.2	47.8	13.7

El porcentaje de colonización micorrízica total en las plantas de maíz inoculadas con los hongos micorrízicos varió desde 32 hasta 68 %. El análisis estadístico mostró diferencias altamente significativas en el porcentaje de estructuras fúngicas entre sitios ($P \leq 0.01$). Los valores más bajos de hifas y arbuscúlos se encontraron en raíces de maíz del sitio de Arvenza en relación con los de Bautista Chico y Tzeteltón. En Arvenza no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de estructuras micorrízicas entre plantas inoculadas y el testigo sin inoculación. Por el contrario, tanto en Bautista Chico como en Tzeteltón hubo diferencias significativas entre plantas inoculadas y el testigo: en Bautista Chico hubo mayor porcentaje de arbuscúlos en maíz inoculado con *Glomus fasciculatum*, mientras que en Tzeteltón tanto el porcentaje de hifas como el de arbuscúlos fue mayor en maíz inoculado con *Glomus* sp. Zac-19 (Figura 13).

El diámetro del tallo, la altura y el número de hojas por planta de maíz varió significativamente entre sitios ($P \leq 0.01$). Las tres variables presentaron valores más altos en plantas de maíz de Bautista Chico, un lugar intermedio ocuparon las de

■ G. intraradix ■ G. fasciculatum ■ G. sp. Zac-19 □ Testigo

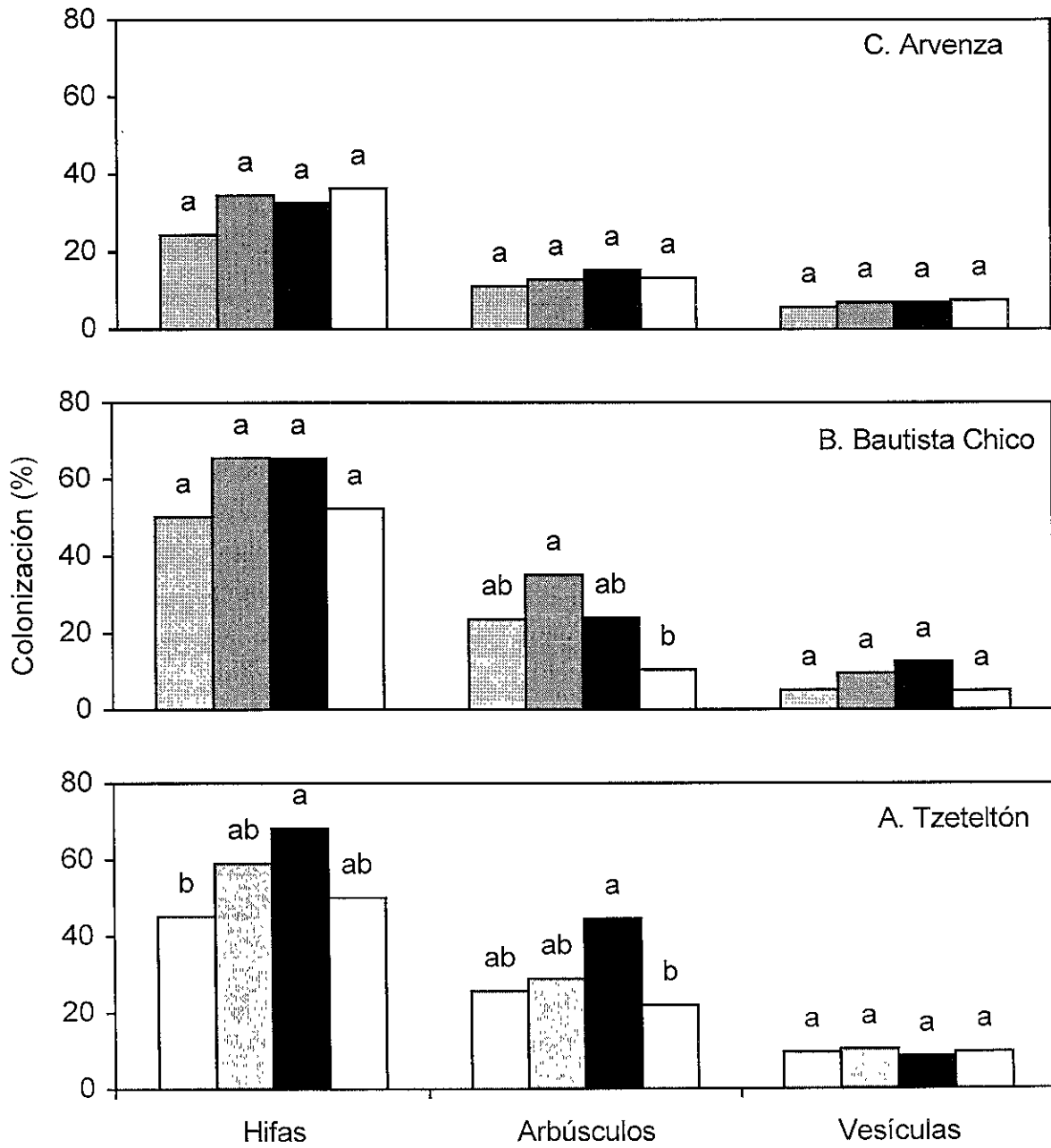


FIGURA 13. COLONIZACIÓN MICORRÍZICA DE MAÍZ (%) EN TRES SITIOS DEL MUNICIPIO DE CHAMULA, EN FUNCIÓN DE LA INOCULACIÓN DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (LAS COLUMNAS CON LA MISMA LITERAL PARA CADA COMBINACIÓN ENTRE SITIO Y ESTRUCTURA FÚNGICA NO DIFIEREN SIGNIFICATIVAMENTE ENTRE SÍ DE ACUERDO A LA DMS, $P \leq 0.05$).

Arvenza y los valores más bajos las de Tzeteltón. En Tzeteltón se observó un efecto significativo ($P \leq 0.05$) hacia un incremento en el diámetro del tallo y altura de maíz en aquellas plantas que se inocularon con *G. fasciculatum* o con *Glomus* sp. Zac-19 en relación al testigo, pero en Arvenza las plantas inoculadas con *G. fasciculatum* presentaron menor diámetro del tallo y altura que las inoculadas con *G. intraradix* aunque sin significancia respecto al testigo (Cuadro 23).

Cuadro 23. Variables del crecimiento vegetativo de maíz a los 135 días después de la siembra e inoculación con hongos micorrízicos en tres sitios del municipio de Chamula.

Tratamientos	Diámetro de tallo (cm)	Altura (cm)	No. de hojas
Sitio Tzeteltón			
<i>G. intraradix</i>	1.44 ab	150.4 ab	10.4 a
<i>G. fasciculatum</i>	1.46 a	155.9 a	10.8 a
<i>G. sp. Zac-19</i>	1.46 a	147.5 ab	10.6 a
Testigo	1.32 b	140.5 b	10.4 a
Sitio B. Chico			
<i>G. intraradix</i>	2.08 a	246.1 a	11.8 a
<i>G. fasciculatum</i>	2.03 a	250.3 a	11.7 a
<i>G. sp. Zac-19</i>	2.07 a	249.9 a	11.5 a
Testigo	2.08 a	252.5 a	11.8 a
Sitio Arvenza			
<i>G. intraradix</i>	1.87 a	238.8 a	11.9 a
<i>G. fasciculatum</i>	1.75 b	223.8 b	11.7 a
<i>G. sp. Zac-19</i>	1.76 ab	228.9 ab	11.7 a
Testigo	1.79 ab	236.9 ab	11.8 a

¹⁾ Los valores seguidos por la misma letra dentro de cada sitio no difieren significativamente entre sí de acuerdo a la DMS ($P \leq 0.05$).

En la Figura 14 se presenta la concentración de los nutrimentos que fueron analizados en el tejido foliar de maíz. Los análisis estadísticos indicaron que con excepción del potasio, la concentración de los otros macro- y micro-elementos variaron significativamente entre sitios pero no entre plantas inoculadas y el testigo ($P \leq 0.01$). Las concentraciones de fósforo, calcio, manganeso, hierro y cobre fueron más altas en las plantas de Arvenza que en las de Bautista Chico y Tzeteltón; por el contrario, las de magnesio, boro y zinc fueron mayores en las plantas de Tzeteltón que las de Bautista Chico y Arvenza. Únicamente las concentraciones de potasio en el tejido foliar de maíz se encontraron influenciadas significativamente por la inoculación de los hongos micorrízicos en Bautista Chico y Arvenza, pero no en Tzeteltón; en los dos primeros sitios la concentración de potasio fue mayor en plantas inoculadas con *G. fasciculatum* en relación al testigo. No se encontró correlación significativa entre la intensidad de la colonización micorrízica y el contenido nutrimental foliar de maíz ($P \leq 0.05$).

El número de mazorcas por mata varió significativamente entre sitios pero no entre plantas inoculadas y el testigo ($P \leq 0.01$). La cantidad promedio de mazorcas por mata fue menor en Tzeteltón (2.5) que en Bautista Chico (4.0) y Arvenza (3.9). El peso de grano de maíz (seco al aire) obtenido tanto por mazorca como por mata fueron significativamente ($P \leq 0.01$) más bajos en Tzeteltón que en Bautista Chico y Arvenza, y no se encontraron diferencias significativas entre plantas inoculadas y el testigo (Figura 15). En Tzeteltón hubo la tendencia hacia un incremento en la producción de grano en las plantas que se inocularon con *G. fasciculatum*, pero en el de Arvenza hubo la tendencia hacia su disminución en aquellas que se inocularon con *Glomus* sp. Zac-19.

Los resultados descritos revelan varios aspectos de interés en relación con la influencia que la introducción de los micobiontes tuvo en el comportamiento de las variables evaluadas en el cultivo de maíz bajo manejo convencional realizado por los productores en los tres sitios. El punto de partida lo constituye las diferencias observadas en la intensidad de la colonización micorrízica de maíz entre sitios. Las

□ *G. intraradix* □ *G. fasciculatum* ■ *G. sp. Zac-19* □ Testigo

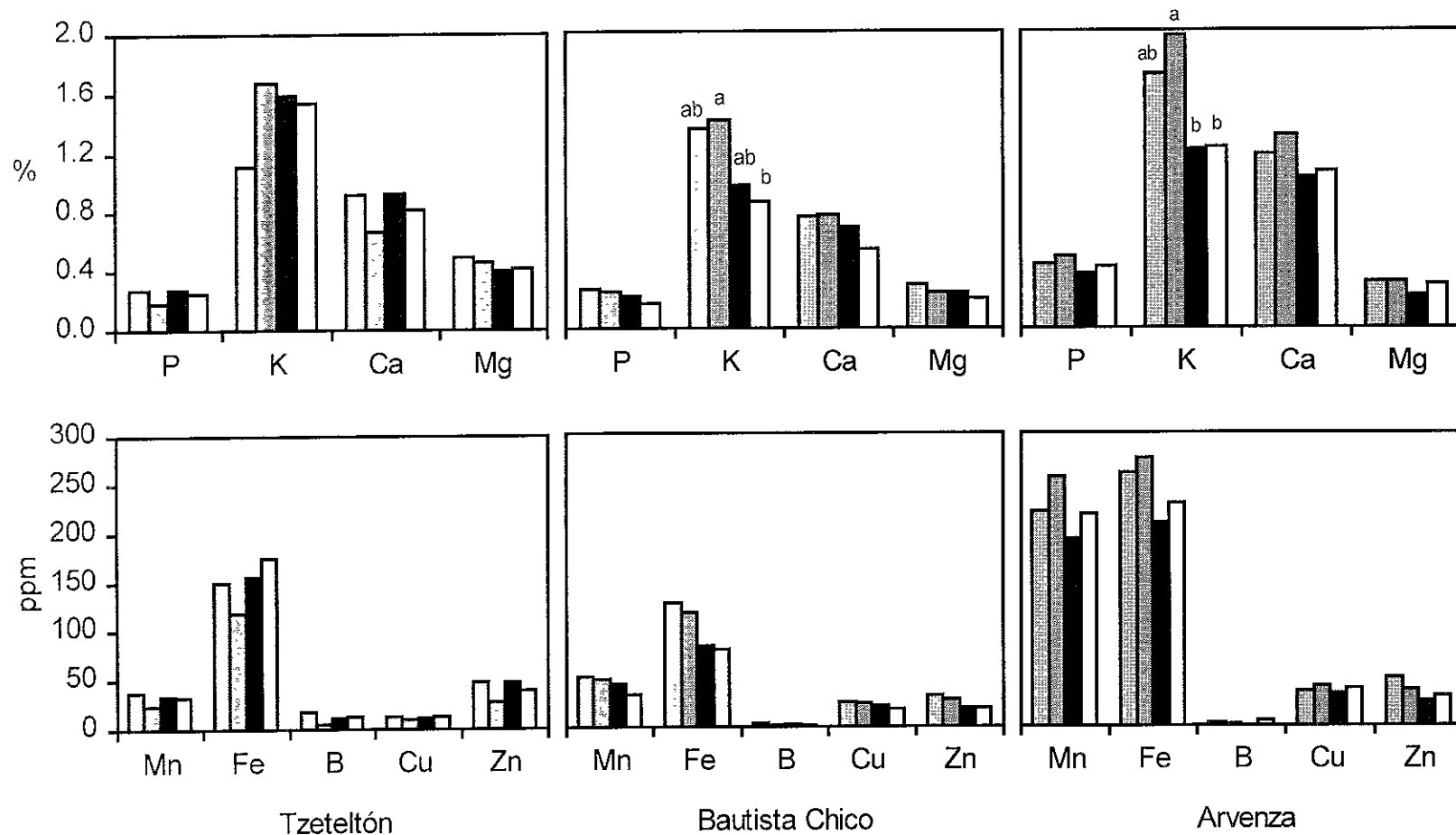


FIGURA 14. CONCENTRACIÓN NUTRIMENTAL FOLIAR DE MAÍZ INOCULADO CON MICORRIZAS ARBUSCULARES EN TRES LOCALIDADES DEL MUNICIPIO DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS COLUMNAS SIN LITERAL Ó CON LA MISMA LITERAL PARA CADA COMBINACIÓN ENTRE SITIO Y ELEMENTO NO DIFIEREN SIGNIFICATIVAMENTE ENTRE SÍ DE ACUERDO A LA DMS, $P \leq 0.05$).

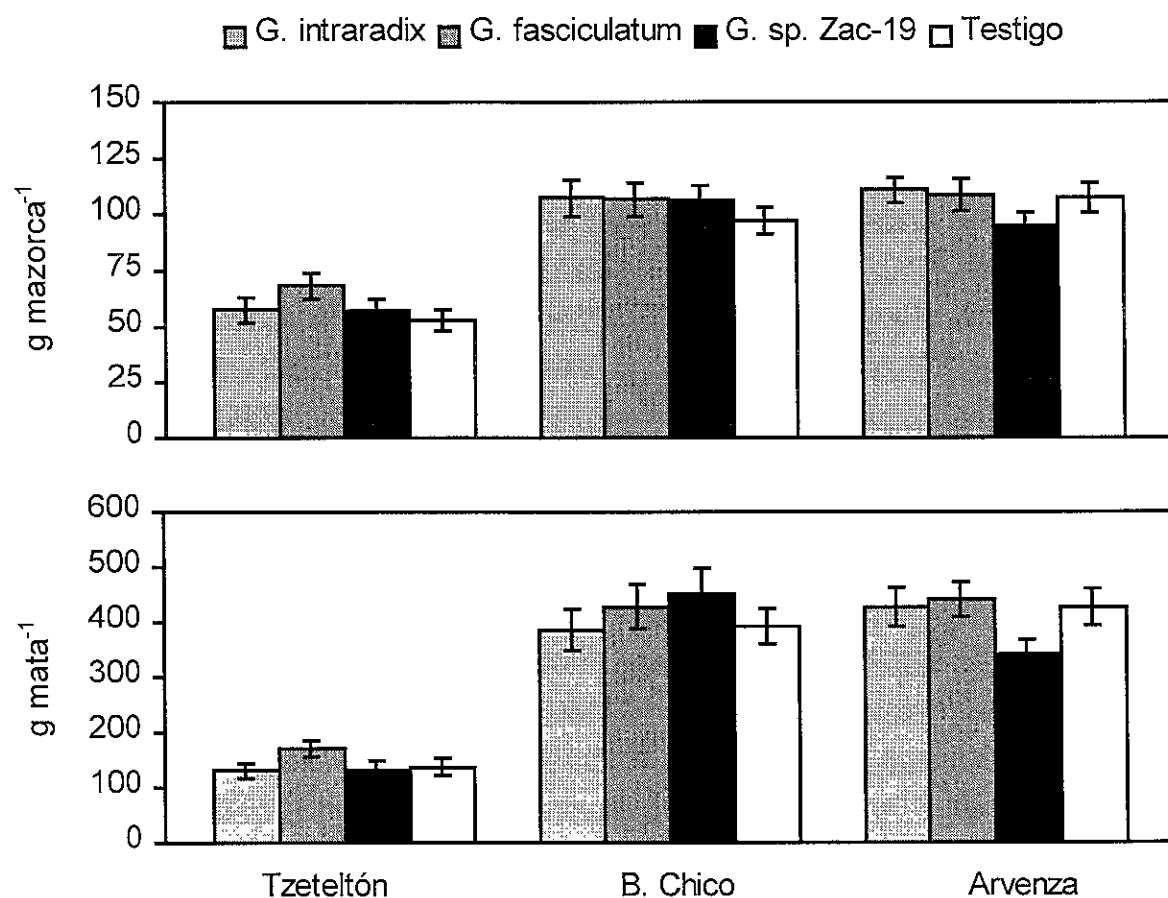


FIGURA 15. PESO SECO DE GRANO DE MAÍZ INOCULADO CON HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN TRES SITIOS DEL MUNICIPIO DE CHAMULA, CHIAPAS (LAS BARRAS INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS).

plantas de Arvenza presentaron menor colonización micorrízica que las de Bautista Chico y Tzeteltón. Este comportamiento pudo estar influido posiblemente por las altas cantidades de fósforo presentes en el suelo en forma disponible y por la incorporación de fertilizante fosfórico. En la parcela de Arvenza el suelo tuvo cerca de 3.5 veces más fósforo extractable que los suelos de las parcelas de Bautista Chico y Tzeteltón, adicionalmente el productor aplicó una mezcla de sulfato de amonio y fosfato diamónico a razón de 110-40-00 kg ha⁻¹ de N-P-K (tres meses después de la siembra), a diferencia de la de Tzeteltón en donde no se aplicó fósforo y únicamente se utilizó sulfato de amonio. Varios estudios soportan las evidencias previas respecto

al efecto negativo que las altas concentraciones de fósforo del suelo o la fertilización fosfórica tienen en la colonización micorrízica de las plantas (González-Chávez y Ferrera-Cerrato, 1994; Olalde-Portugal *et al.* 1994; Asmah, 1995), y de acuerdo con Kurle y Pflieger (1994) las concentraciones de fósforo en niveles como el encontrado en el sitio de Arvenza puede suprimir la esporulación y la colonización de los hongos arbusculares. El efecto inhibitorio del fósforo del suelo en la colonización micorrízica, parece estar relacionado con la influencia que este elemento tiene en modificar la permeabilidad del sistema radical de las plantas (Khalil *et al.* 1994), en afectar la cantidad y el contenido de carbohidratos solubles y exudados radicales que pueden ser disponibles para los hongos micorrízicos (Azcón y Ocampo, 1981) o en la inhibición de la ramificación de las hifas (Nagahashi *et al.* 1996).

Las diferencias en infectividad observadas entre las cepas de hongos micorrízicos introducidas en campo mostraron un comportamiento similar al obtenido en el experimento en el invernadero. En ambos casos hubo respuesta en la infección micorrízica de maíz por efecto de la inoculación con *G. fasciculatum* o *Glomus* sp. Zac-19 y no fue evidente con *G. intraradices*. Ello hace suponer que entre las especies de hongos micorrízicos utilizadas existieron diferencias en su capacidad para establecerse en el suelo e infectar la raíz de la planta. Gavito y Varela (1995) encontraron respuesta positiva de maíz en campo a la inoculación con *Glomus mosseae*, pero no a la inoculación con *Acaulospora bireticulata* o con una mezcla de endófitos nativos cuando utilizaron dosis moderadas de fertilización con fósforo.

Sin embargo, a pesar de la influencia que la introducción de los micobiontes *G. fasciculatum* y *Glomus* sp. Zac-19 tuvieron en los niveles de colonización micorrízica de maíz, no se encontraron diferencias entre plantas inoculadas y el testigo en la concentración de los nutrimentos analizados en el tejido foliar, con excepción del potasio que se incrementó en las que se inocularon con *G. fasciculatum*. La ausencia de diferencias significativas en la concentración de la mayoría de los nutrimentos que fueron analizados en el tejido foliar de maíz pudo estar relacionada con la dilución en la concentración de nutrimentos que ocurre en el tejido foliar debido a una más

rápida tasa de crecimiento de las plantas micorrízicas, como ha sido observado en otros estudios (Kabir *et al.* 1998) y que se evidencia en el presente trabajo por la tendencia hacia el incremento en el diámetro del tallo, altura y producción de grano de las plantas de maíz que fueron inoculadas con *G. fasciculatum* en Tzeteltón.

Las observaciones anteriores adquieren mayor relevancia si consideramos los modelos que se obtuvieron en el monitoreo de los cambios en la fertilidad del suelo, que fueron descritos en los capítulos previos, y los resultados que han sido obtenidos por otros autores respecto a la respuesta de maíz a la inoculación con micorrizas en campo. En los modelos que se obtuvieron fue evidente una menor concentración de potasio intercambiable y una menor fertilidad práctica en los suelos de la localidad Tzeteltón, respecto a las de Bautista Chico y Arvenza. De esta manera, la respuesta positiva obtenida con *G. fasciculatum* en maíz del sitio Tzeteltón, coincide con lo señalado por Gavito y Varela (1995) y Gavito y Miller (1998) respecto al estatus que el maíz tiene como una planta micorrízica facultativa que responde a la inoculación con micorrizas arbusculares en suelos con bajo nivel de fertilidad. Por otra parte, en los modelos obtenidos también fue evidente la mayor concentración de fósforo extractable en suelos de la localidad Arvenza en relación con las de Bautista Chico y Tzeteltón, ello contribuye a explicar la tendencia negativa observada en el diámetro y altura de las plantas inoculadas con *G. fasciculatum* o en la producción de grano con *Glomus* sp. Zac-19 observadas en el sitio de Arvenza, ya que de acuerdo con Kurle y Pflieger (1994) la colonización micorrízica en suelos con alto nivel de fósforo deprime el crecimiento de maíz.

La respuesta observada en las plantas de maíz a la inoculación con las cepas de hongos micorrízicos en los tres sitios sugiere que entre ellas existieron diferencias en su capacidad de adaptación a las condiciones edáficas y en su habilidad para afectar el crecimiento de la planta; lo que coincide con resultados encontrados en otros cultivos respecto al rango limitado de adaptación que presentan las diferentes cepas de hongos micorrízicos (Sylvia *et al.* 1993b). Las cepas de hongos micorrízicos que fueron evaluadas provienen de otras regiones y su introducción bajo las condiciones

edáficas y de manejo que presentaron las parcelas en los tres sitios de estudio no incrementó la producción de grano de maíz mas allá del que se obtuvo en las plantas que no se inocularon.

Lo anterior conduce a destacar la importancia de la función que la población de micobiontes nativos tienen en el mantenimiento de la producción de maíz, pero también en la necesidad de identificar aquellas prácticas de manejo que por sus efectos en las propiedades físicas y químicas del suelo mejoren la actividad del simbiosistema y permitan avanzar hacia el desarrollo de alternativas para disminuir la creciente dependencia en insumos externos. De acuerdo con Gavito y Varela (1995) la población de hongos micorrízicos nativos constituye la suma de todas las posibles interacciones de diferentes habilidades infectivas, fisiológicas y competitivas, la cual estuvo representada en su trabajo, al pié de la Malinche en Tlaxcala, por más de 14 especies fúngicas.

La aplicación de fertilizantes químicos representa beneficios que son de interés práctico para los productores. Sin embargo, más allá de los resultados que de manera práctica e inmediata brinda el empleo de fertilizantes, es importante considerar que dada la naturaleza de los suelos, existen áreas con problemas de fijación de fósforo en el suelo, y por ende, una disponibilidad baja de este elemento esencial para las plantas, el cual no se resuelve del todo con la introducción de fertilizantes químicos. El empleo de fertilizantes orgánicos es una modalidad de reposición de fertilidad de los suelos que algunos productores realizan en sus parcelas. Esta estrategia de fertilización orgánica ha mostrado efectos favorables en la actividad del simbiosistema y en la producción de los cultivos (Álvarez-Solís y León-Martínez, 1997) por lo que es necesario intensificar los estudios que permitan optimizar su uso y manejo en la agricultura de la región.

VI.5. Producción de maíz obtenida por los productores en sus parcelas.

Los sistemas de producción de maíz de la subregión San Cristóbal de Los Altos de Chiapas fueron descritos en sus fundamentos ecológicos, técnicos y socio-económicos por Alemán y López (1989) y Alemán (1989). A poco más de una década de haberse realizado dicho estudio, resulta conveniente una descripción y revisión de los cambios en las prácticas agrícolas y niveles de rendimiento en los principales sistemas de cultivo de maíz en Chamula, pero sobre todo, hacia un acercamiento en el análisis de los factores edáficos y de manejo que inciden en el rendimiento de maíz en el área de estudio.

VI.4.1. Prácticas de manejo.

En el paisaje cárstico de Chamula se presentan condiciones ambientales que limitan en menor o mayor grado la producción agrícola. El relieve, representado por la presencia de conos y dolinas, hace que los suelos varíen desde aquellos con baja productividad natural en condiciones de pendientes abruptas y con afloramientos rocosos, hasta suelos profundos de texturas pesadas y drenaje lento en el fondo de las dolinas. Estas condiciones bajo las que los campesinos tzotziles realizan la agricultura ha propiciado prácticas diferenciadas de manejo de cultivos que exigen a la unidad familiar la dedicación de gran parte de su tiempo al cuidado de la milpa durante todo el año (Figura 16; Cuadro 27).

En el conjunto de parcelas de las tres localidades estudiadas, se reconocieron cuatro tipos principales de labranza del suelo con técnicas manuales, que en términos del trabajo invertido y de alteración al sustrato edáfico, fueron clasificadas en: a) siembra directa, donde se utilizó la macana o palo sembrador como el medio para depositar las semillas dentro del suelo sin que mediara alguna alteración adicional al suelo; b) mateado, donde la roturación se realizó con azadón alrededor del lugar donde se depositaron las semillas y tuvieron su posterior desarrollo las

matas del cultivo; c) surcado, que incluyó la roturación con azadón de la hilera o surco de siembra (particularmente representada en la comunidad Arvenza durante el segundo año); y d) uniforme, cuando la roturación con azadón abarcó toda la superficie laborable de la parcela.

La frecuencia con la que se realizaron los diferentes tipos de labranza del suelo en los sistemas de cultivo de maíz reveló que la roturación del suelo fue mínima en las parcelas con barbecho largo y máxima en las de cultivo anual continuo; un lugar intermedio ocuparon las de barbecho corto y las de año y vez. En las parcelas con barbecho largo se utilizó únicamente la siembra directa con macana o mateado con azadón; mientras que en las de barbecho corto y de año y vez la roturación fue principalmente mateado. En las parcelas bajo cultivo anual continuo hubo mayor frecuencia de roturación mateado en el primer año y roturación uniforme en el segundo año, seguidos por la roturación uniforme y mateado, respectivamente (Cuadro 24).

Cuadro 24. Características de la roturación del suelo en los sistema de cultivo de maíz estudiados en el Carst-Chamula, Chiapas.

Sistema	parcelas (n)		tipo de roturación (%)							
	año1	año2	uniforme		surgado		mateado		s. directa	
			año1	año2	año1	año2	año1	año2	año1	año2
B. largo	4	4	0.0	0.0	0.0	0.0	25.0	50.0	75.0	50.0
B. corto	7	7	28.6	42.9	0.0	0.0	71.4	57.1	0.0	0.0
A y V	15	16	20.0	31.3	0.0	0.0	80.0	56.3	0.0	12.5
Anual	12	26	33.3	46.2	0.0	19.2	66.7	30.8	0.0	3.8
Total	38	53	23.7	37.7	0.0	9.4	68.4	43.4	7.9	9.4

Estos datos parecen indicar que en el espectro de intensificación en el uso del suelo, los sistemas más intensivos estuvieron acompañados de una mayor exigencia en la intensidad de preparación del suelo para la siembra y en consecuencia de la

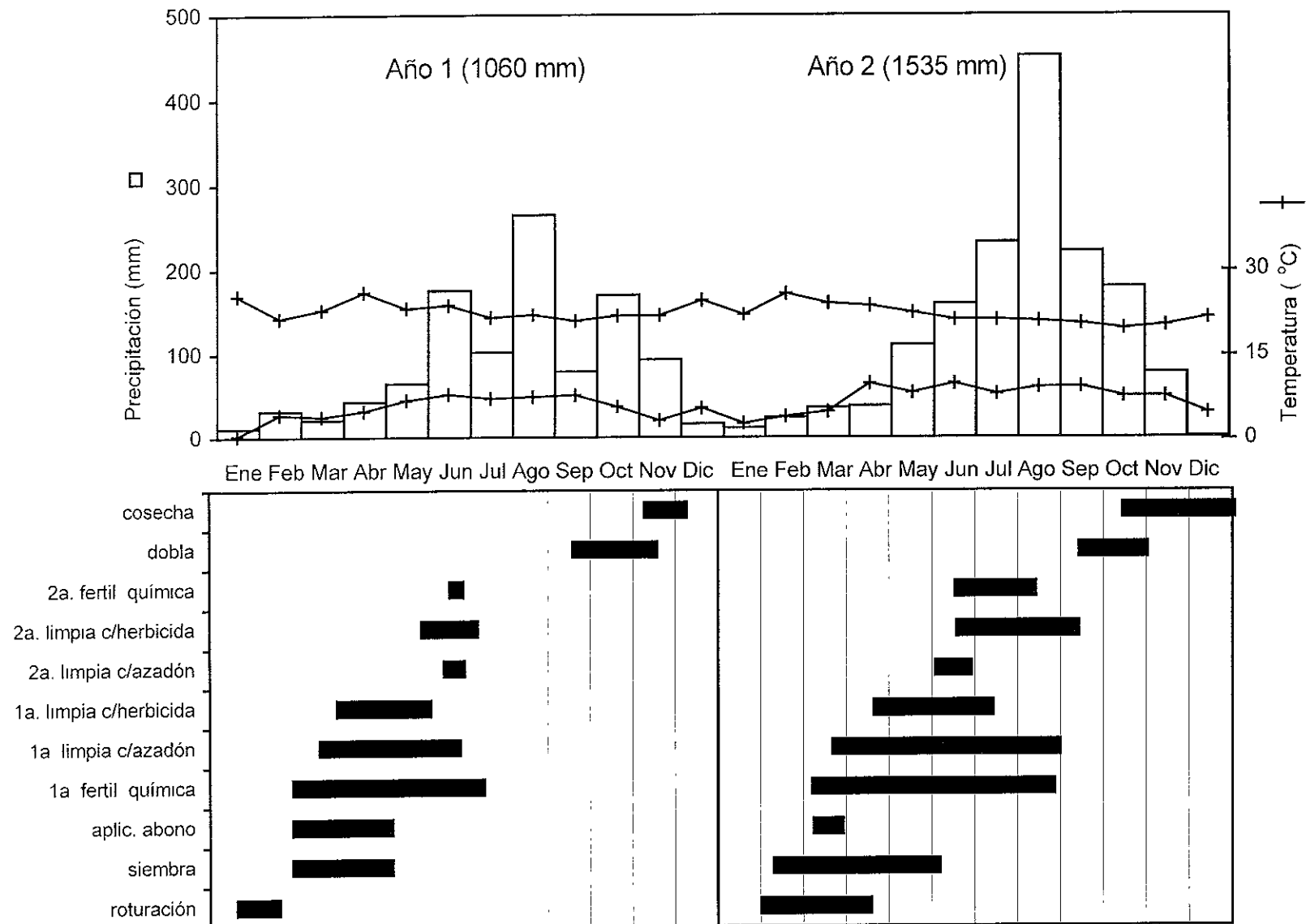


FIGURA 16. CLIMOGRAMA Y CALENDARIO DE PRÁCTICAS DE MANEJO EN EL CULTIVO DE MAÍZ.

necesidad de mayor inversión de trabajo en la parcela. La actividad de labranza del suelo fue realizada previo a la entrada de las primeras lluvias, entre mediados de enero y febrero durante el primer año, aunque con la inclusión de las parcelas de Arvenza en el segundo año, ésta se extendió hasta mediados de marzo. La roturación uniforme del terreno fue conducida principalmente por el productor con ayuda de sus hijos, y en algunos pocos casos hubo la necesidad de realizar la contratación de trabajadores eventuales (Cuadro 27), revelando que se trata de una actividad preponderantemente de carácter familiar.

La dependencia del agua de la lluvia para la producción agrícola en esta región, común denominador de la agricultura en México, determina las fechas de siembra y los cultivares más adecuados que han de utilizarse en función de las características del temporal (Alemán, 1989); una actividad en la que participaron además del productor y sus hijos, la esposa, y en la que para algunas parcelas estuvo acompañada de la incorporación de abono orgánico o de la primera fertilización química (Figura 16; Cuadro 27).

En todos los sistemas de cultivo predominó la siembra de maíz en asociación con otras especies, en relación con el monocultivo de maíz. Los cultivos que se asociaron con mayor frecuencia al maíz variaron ligeramente en los dos años, tal es el caso de papa y frijol común que se encontraron como cultivos asociados únicamente en el segundo año principalmente en parcelas de la localidad Arvenza; no obstante, en los dos años hubo consistencia en la predominancia de ibes e ibes-calabaza y en menor grado el maíz se asoció con botil-calabaza o ibes-botil (Cuadro 25). En general, los cultivos que se asociaron a maíz mostraron alta heterogeneidad en su distribución espacial y temporal en las parcelas; por lo regular, ibes y frijol común se encontraron en la misma cepa de siembra que maíz, papa estuvo imbrincado entre los surcos de siembra de maíz, mientras que botil y calabaza tuvieron distribución agregada en manchones dentro de la parcela.

Cuadro 25. Número y frecuencia de parcelas cultivadas con maíz en monocultivo o policultivo y especies asociadas al maíz durante dos años en cuatro sistemas de cultivo de maíz en el Carst-Chamula, Chiapas.

Cultivos	B. largo		B. corto		A y V		Anual		Total	
	año1	año2	año1	año2	año1	año2	año1	año2	año1	año2
Monocultivo (n)	0	1	3	2	6	4	3	9	12	16
Policultivo (n)	4	3	4	5	9	12	9	17	26	37
especies en el policultivo (%)										
ibes	0.0	33.3	25.0	40.0	22.2	0.0	44.4	47.1	26.9	29.7
ibes-calabaza	75.0	33.3	25.0	20.0	11.1	33.3	11.1	5.9	23.1	18.9
botil	0.0	0.0	50.0	0.0	22.2	0.0	11.1	0.0	19.2	0.0
botil-calabaza	25.0	33.3	0.0	0.0	11.1	16.7	11.1	0.0	11.5	8.1
ibes-botil	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	8.3	11.1	5.9	7.7	5.4
ibes-botil-calabaza	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	11.1	0.0	7.7	0.0
calabaza	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	16.7	0.0	11.8	3.8	10.8
papa	0.0	0.0	0.0	40.0	0.0	16.7	0.0	29.4	0.0	24.3
frijol común	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3	0.0	0.0	0.0	2.7

Entre los mecanismos de incorporación de nutrimentos al suelo se diferenciaron tres estrategias principales: a) eminentemente química, b) basada en abonos orgánicos, y c) una combinación de las dos anteriores. De ellas, la fertilización química predominó en la mayoría de parcelas, independientemente del sistema de cultivo (66 y 77 % en los dos años, respectivamente); la fertilización orgánica, principalmente estiércol de borrego, se utilizó en menor grado (23 y 16 % en los dos años) principalmente en las parcelas bajo cultivo anual continuo, de año y vez y con barbecho corto; en el resto de parcelas (11 y 7 % en los dos años) hubo aplicación simultánea de mezclas de fertilizantes químicos y abonos orgánicos.

Entre los fertilizantes químicos utilizados con mayor frecuencia al momento de la siembra destacaron urea y fosfato diamónico aplicados solos o en combinación con otros productos químicos o con abonos orgánicos (Cuadro 26). Los otros fertilizantes químicos utilizados, aunque con menor frecuencia, fueron sulfato de amonio y triple-17 aplicados principalmente a las plantas de papa en el policultivo. Durante la floración de maíz se realizó una segunda fertilización eminentemente química, basada en la aplicación de uréa en 16 y 32% de las parcelas en los dos años, respectivamente, principalmente en las de año y vez y cultivo anual continuo.

Es de destacar el hecho de que en todos los sistemas de cultivo al menos una parcela no tuvo aplicación de alguno de los tres tipos de fertilización antes indicados; no obstante, es importante considerar que en todas las parcelas bajo cultivo estuvo presente una fuente adicional de materia orgánica y nutrimentos al suelo derivado del manejo de los residuos de cosecha, de la vegetación espontánea y del estiércol aportado por pequeños hatos de ovinos en pastoreo. Durante el ciclo agrícola se realizaron dos limpiezas en la mayoría de parcelas; la primera de ellas generalmente con azadón (92 y 85 % en los dos años, respectivamente) y la segunda eminentemente química mediante la aplicación de herbicida *Gramoxone* (94 y 53 %, en los dos años). Únicamente en el segundo año se registró la aplicación de insecticida *Tamarón* en un porcentaje reducido de parcelas del sistema de año y vez (6 %) dirigido hacia la papa intercalada entre las hileras de maíz.

Cuadro 26. Insumos de fertilización aplicados al maíz en los sistemas de cultivo durante dos años en el Carst-Chamula, Chiapas (porcentaje de parcelas).

	B. largo		B. corto		A y V		Anual		Total	
	año 1	año 2	año 1	año 2	año 1	año 2	año 1	año 2	año 1	año 2
Fertilizantes	(n=4)		(n=7)		(n=15)	(n=16)	(n=12)	(n=26)	(n=38)	(n=53)
Urea	50.0	50.0			33.3	25.0	16.7	42.3	23.7	32.1
Fosfato diamónico	25.0	25.0	28.6	28.6	20.0	31.3	25.0	19.2	23.7	24.5
Urea + Fosfato diamónico			28.6		13.3		8.3		13.2	
Urea + Sulfato de amonio								11.5		5.7
Sulfato de amonio + Superfosfato de calcio triple				28.6				7.7		7.5
Sulfato de amonio + Triple-17						12.5				3.8
Fosfato diamónico + Estiércol					13.3	6.3	8.3	7.7	7.9	5.7
Urea + Composta			14.3						2.6	
Urea + Estiércol		25.0								1.9
Composta			14.3		6.7				5.3	
Estiércol			14.3	28.6	6.7	18.8	33.3	11.5	15.8	15.1
Sin fertilizante	25.0			14.3	6.7	6.3	8.3		7.9	3.8

Cuadro 27. Características de la fuerza de trabajo invertida en el manejo del cultivo de maíz en 1995 (%).

Prácticas	Familiar					Con ayuda externa		
	productor	hijos	esposa	productor e hijos	productor y esposa	asalariado	productor y asalariado	productor, hijos y asalariado
roturación total	53.3	26.7	0.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0
siembra	53.5	9.3	0.0	13.9	2.3	9.3	7.0	4.7
1a. fertilización	59.5	19.0	4.8	0.0	2.4	14.3	0.0	0.0
abono	41.7	8.3	8.3	25.0	0.0	0.0	0.0	16.7
2a. fertilización	53.3	46.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1a. limpia	62.0	14.0	0.0	4.0	0.0	12.0	8.0	0.0
2a. limpia	58.4	22.2	0.0	0.0	0.0	19.4	0.0	0.0
insecticida	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
dobla	88.9	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0
cosecha	20.0	4.0	0.0	28.0	28.0	8.0	12.0	0.0

Otras prácticas realizadas en el cultivo de maíz, aunque con menor frecuencia, fueron el aporque y la dobla. La primera de ellas consistió en la formación de pequeños montículos con materiales provenientes del primer deshierbe mediante azadón, alrededor de las matas de papa de 6 parcelas con el policultivo maíz-papa durante el segundo año en la localidad Arvenza. La dobla, una práctica que tiene como objetivo acelerar el proceso de secado de la mazorca de maíz, se realizó en poco menos de la mitad de parcelas (45 y 47% en los dos años). Finalmente se realizó la cosecha del grano.

VI.4.2. Rendimiento de maíz.

El rendimiento de grano de maíz se midió en las localidades de Tzeteltón y Bautista Chico, en 24 y 28 parcelas durante dos años, respectivamente. En el conjunto de parcelas destacó la alta variabilidad en el rendimiento de maíz obtenido bajo manejo convencional realizado por los productores en sus parcelas. En el primer año se encontró un rendimiento promedio de 1,845 kg ha⁻¹, con rango de variación de 400 a 4,005 kg ha⁻¹; mientras que en el segundo año el rendimiento promedio disminuyó a 1,329 kg ha⁻¹, con rango de 342 a 2,795 kg ha⁻¹. En los dos años hubo la tendencia hacia un mayor rendimiento de grano en Tzeteltón respecto a Bautista Chico, así como una asociación del mismo a través de la toposecuencia que describe el paisaje cárstico (Cuadro 28). El análisis de regresión múltiple con variables de ubicación y sistema de cultivo mostró efectos significativos de la ubicación ($P \leq 0.05$) y marginalmente significativos ($P \leq 0.10$) del sistema de cultivo para el rendimiento de maíz obtenido en el segundo año; los valores más altos correspondieron a parcelas ubicadas en los fondos de dolina respecto a las otras unidades de tierra y para las de año y vez en relación con los otros sistemas de cultivo. Sin embargo, es importante señalar que la inclusión de las prácticas de manejo y las características edáficas de las parcelas en el modelo, modificó la respuesta del rendimiento de maíz en dicho sistema, como se describe más adelante.

Cuadro 28. Valor medio y error estándar del rendimiento de maíz (kg ha⁻¹) agrupado por localidad, ubicación y sistema de cultivo.

	Ciclo agrícola	
	Año 1	Año 2
Localidad		
Tzeteltón	2,118 ± 425 (n= 8)	1,366 ± 148 (n=20)
Bautista Chico	1,708 ± 128 (n=16)	1,237 ± 289 (n= 8)
Unidad de tierra		
parte alta del declive	1,626 ± 274 (n= 3)	1,024 ± 95 (n= 6)
parte media del declive	1,953 ± 260 (n=14)	1,230 ± 186 (n=16)
parte baja del declive	1,567 ± 338 (n= 4)	1,756 ± 329 (n= 3)
fondo de dolina	1,928 ± 141 (n= 3)	2,042 ± 420 (n= 3)
Sistema de cultivo		
barbecho largo	2,053 ± 118 (n= 2)	1,305 ± 326 (n= 3)
barbecho corto	1,887 ± 292 (n= 5)	1,188 ± 548 (n= 4)
año y vez	1,803 ± 346 (n= 9)	1,613 ± 223 (n=11)
anual continuo	1,813 ± 281 (n= 8)	1,080 ± 141 (n=10)

La alta variación en el rendimiento de maíz encontrado en las parcelas en los dos años indicado anteriormente, se encontró relacionada con las prácticas diferenciadas de manejo que se realizaron al interior de cada una de las parcelas, así como por la fertilidad natural de los suelos. En el Cuadro 29 se presentan las características del manejo realizado por los productores y el rendimiento obtenido en sus parcelas. En dicho cuadro es evidente la extraordinaria heterogeneidad del manejo aplicado en la producción de maíz, de forma tal que en muy pocos casos fue posible agrupar las parcelas que presentaron características de manejo relativamente más homogéneo. Ello hace difícil cualquier predicción dirigida hacia el esclarecimiento de los factores que influyeron en el rendimiento de maíz.

Cuadro 29. Prácticas de manejo y rendimiento de maíz en las localidades de Tzeteltón y B. Chico, municipio de Chamula, Chiapas.

Roturación	Siembra	Fertilización		Limpias		Dobla	Rendimiento (kg ha ⁻¹)
		1a.	2a.	1a.	2a.		
Primer Año							
total	policultivo	química	química	azadón	azadón	sí	4004.7 (n=1)
total	policultivo	química	química	azadón	herbicida	no	1394.6 (n=1)
total	policultivo	química	no	azadón	herbicida	no	2097.8 (n=4)
total	monocultivo	química	no	azadón	herbicida	no	1959.2 (n=2)
mateado	policultivo	química	química	azadón	herbicida	sí	2803.0 (n=2)
mateado	policultivo	química	no	azadón	herbicida	sí	1566.8 (n=1)
mateado	policultivo	química	no	azadón	herbicida	no	1614.8 (n=4)
mateado	policultivo	química	no	herbicida	no	no	1935.4 (n=1)
mateado	policultivo	orgánica	no	azadón	herbicida	sí	400.4 (n=1)
mateado	policultivo	no	no	azadón	azadón	sí	1642.1 (n=1)
mateado	monocultivo	química	no	azadón	herbicida	no	1640.0 (n=2)
mateado	monocultivo	quím-org	no	herbicida	herbicida	no	1324.3 (n=1)
mateado	monocultivo	orgánica	no	herbicida	herbicida	sí	1317.1 (n=1)
mateado	monocultivo	no	no	no	no	no	864.9 (n=1)
macana	policultivo	no	no	azadón	no	sí	2170.7 (n=1)
Segundo Año							
total	policultivo	orgánica	no	azadón	herbicida	no	931.7 (n=4)
total	monocultivo	química	no	azadón	herbicida	si	1183.4 (n=1)
total	monocultivo	quím-org	no	azadón	no	si	1223.7 (n=1)
total	monocultivo	no	no	azadón	no	no	587.4 (n=1)
mateado	policultivo	química	química	azadón	azadón	si	1586.7 (n=4)
mateado	policultivo	química	química	herbicida	no	no	2794.9 (n=1)
mateado	policultivo	química	no	azadón	azadón	sí	1222.8 (n=4)
mateado	policultivo	quím-org	química	azadón	herbicida	sí	773.7 (n=1)
mateado	policultivo	quím-org	química	azadón	no	sí	1519.7 (n=1)
mateado	policultivo	orgánica	no	azadón	herbicida	no	908.4 (n=1)
mateado	monocultivo	química	química	azadón	azadón	sí	2473.3 (n=1)
mateado	monocultivo	química	química	herbicida	no	no	1987.8 (n=1)
mateado	monocultivo	orgánica	no	herbicida	no	no	436.8 (n=1)
mateado	monocultivo	orgánica	no	azadón	herbicida	no	1043.2 (n=1)
mateado	monocultivo	orgánica	no	no	no	no	8.9 (n=1)
mateado	monocultivo	no	no	azadón	azadón	no	553.6 (n=1)
macana	policultivo	química	química	azadón	azadón	sí	1901.7 (n=3)
macana	monocultivo	química	no	azadón	no	sí	1053.4 (n=1)

No obstante lo anterior, y en un intento por acercarse en tal dirección, se corrieron análisis de regresión lineal múltiple por pasos, en donde, además de las prácticas de manejo convencional realizadas por los productores en sus parcelas, se incluyeron

los parámetros físicos, químicos y biológicos que presentaron los suelos de las parcelas para cada uno de los dos años (Cuadro 30), posteriormente se construyeron dos modelos globales para el conjunto de datos de los dos años mediante el uso de la información obtenida de los análisis de suelos en el laboratorio ó con base en la biomasa aérea seca de maíz producida a los 60 días de desarrollo en invernadero sobre los mismos suelos, referido en este trabajo como fertilidad práctica del suelo (Cuadro 31).

Cuadro 30. Coeficientes (b), error estándar (es) y significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para relacionar el rendimiento de maíz (kg ha^{-1}) con las prácticas de manejo y características edáficas.

	Año 1			Año 2		
	b	es	p	b	es	p
Prácticas de manejo						
Roturación uniforme	483.9	238.9	0.059	402.5	183.7	0.040
1a fert. (18-46-0+estiércol)	719.2	426.1	0.095			
2a fert. (urea)				763.3	206.8	0.001
2a limpia				285.1	159.8	0.089
Propiedades edáficas						
Arcilla (%)				34.3	10.5	0.004
Materia orgánica (%)	178.7	64.9	0.014			
Relación C:N				- 48.4	18.8	0.018
Fósforo (ppm, Olsen)	19.0	10.4	0.086			
Fósforo (ppm, Bray-I)				255.2	39.8	0.001
Relación Mg:K	- 186.0	97.4	0.074			
CIC (meq/100 g)	64.7	24.1	0.016	52.9	16.1	0.003
PIM ¹	57.7	18.7	0.007			
Intercepto	-1019.1	681.2		- 838.3	611.7	
R ²	0.73			0.84		
Durbin-Watson	2.36			2.25		

¹PIM= potencial de inóculo micorrízico, representa el porcentaje de infección micorrízica de maíz obtenido en el invernadero a los 60 días de desarrollo en los mismos suelos.

Respecto a las prácticas de manejo que se relacionaron de manera significativa con el rendimiento de maíz, se encontró que en los dos años hubo efecto positivo de la roturación uniforme del terreno; de la primera fertilización basada en mezclas organo-minerales (fosfato diamónico + estiércol de ovino) para el primer año ó de la segunda fertilización química (urea) para el segundo año, en el que además hubo efecto marginal de la segunda limpia aplicada al cultivo independientemente de su realización con azadón o herbicidas. Asimismo, en relación con las variables de fertilidad del suelo, los análisis de regresión múltiple mostraron que tanto el fósforo extractable del suelo como la capacidad de intercambio de cationes tuvieron relación positiva con el rendimiento de maíz en los dos años; sin embargo, mientras que en el segundo año hubo efecto positivo del contenido de arcilla y negativo de las altas relaciones C:N de los suelos, en el primer año se encontró relación positiva con la materia orgánica y negativa con el magnesio intercambiable, pero adicionalmente hubo relación positiva entre el potencial de inóculo micorrízico que presentaron los suelos con el rendimiento de maíz obtenido en las parcelas de los productores (Cuadro 30).

Por otra parte, con base en el conjunto de datos obtenido durante los dos años, se obtuvieron dos modelos globales que enlazan la producción de grano de maíz obtenida por los productores en sus parcelas con variables de ubicación, sistema de cultivo, prácticas de manejo y características edáficas de las parcelas. El primero de ellos, que utiliza los análisis de suelos obtenidos en el laboratorio referido como A en el Cuadro 31, mostró que tanto las partes más altas y escabrosas del paisaje como el sistema de año y vez presentaron condiciones limitantes para la producción de maíz, ya que en ellas se obtuvo una disminución marginal del rendimiento de maíz en relación a las otras unidades de tierra y sistemas de cultivo. La aparente discrepancia de menor rendimiento en el sistema de año y vez obtenido en este modelo con aquel basado en el promedio general señalado anteriormente (Cuadro 28), se explica por el efecto positivo que la aplicación de la primera y la segunda fertilización química, o ambas, tuvieron en el rendimiento del cultivo (Cuadro 31, modelo A). En el Cuadro 32

se presenta el rendimiento de maíz obtenido sin o con la utilización de estos insumos de producción.

Cuadro 31. Coeficientes de regresión (b), error estándar (es) y significancia (p) obtenidos mediante regresión lineal múltiple por pasos para predecir el rendimiento de grano de maíz (kg ha^{-1}) en el conjunto de parcelas incluidas en los dos años ($n=52$), utilizando variables indicadoras de ubicación, sistema de cultivo, prácticas de manejo y dos indicadores de fertilidad del suelo: (A) las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo obtenidos en el laboratorio, o (B) el índice de fertilidad práctica del suelo obtenido con base en la producción de biomasa aérea seca de maíz en el invernadero.

	(A)			(B)		
	b	es	p	b	es	p
Ubicación						
parte alta del declive	- 390.6	202.3	0.0602			
Sistema de cultivo						
año y vez	- 285.9	168.9	0.0977			
Prácticas de manejo						
policultivo (maíz-calabaza)	- 552.1	322.8	0.0944	- 559.9	338.5	0.1053
policultivo (maíz-ibes-calab)	529.5	229.0	0.0256	546.6	233.5	0.0238
1a fert. química	357.7	158.6	0.0292	549.6	180.0	0.0038
1a fert. (18-46-0+estiércol)				810.7	496.5	0.1096
2a fert. (urea)	1158.1	199.2	0.0000	762.1	225.2	0.0015
Parámetros edáficos						
Índice de fertilidad práctica ¹				119.6	65.2	0.0737
CIC ²	31.5	12.6	0.0165			
Año 2	- 689.3	168.5	0.0002	- 562.4	188.9	0.0047
Intercepto	839.0	319.9	0.0120	955.9	256.1	0.0005
R ²	0.62			0.58		

¹ El índice de fertilidad práctica del suelo representa la producción de biomasa aérea seca de maíz (g planta^{-1}) obtenida en invernadero a los 60 días de desarrollo en los mismos suelos; ² Unidades de CIC en meq/100 g.

producción. La aplicación de fertilizantes inorgánicos, como alternativa de reposición de la fertilidad del suelo muestra algunas bondades que son para el productor de interés práctico. Sin embargo, más allá de los resultados que de manera práctica e inmediata brinda el empleo de fertilizantes químicos, es importante considerar que dada la naturaleza de los suelos existe un problema importante de fijación de fósforo en el suelo, y por ende, una disponibilidad baja de este elemento esencial para las plantas, el cual no se resuelve del todo con la incorporación de fertilizante químico. El empleo de abonos orgánicos combinado con fertilizantes químicos es una modalidad de reposición de fertilidad de los suelos que algunos productores realizaron en sus parcelas, lo que también tuvo efectos positivos en la producción de maíz en las parcelas estudiadas. Pool *et al.* (2000) encontraron que las aplicaciones de gallinaza, fertilizante químico o la interacción de ambos mejoraron la fertilidad del suelo y el rendimiento de maíz en suelos del área de estudio.

El cultivo simultáneo de más de una especie (policultivo) en las parcelas estudiadas, mostró efectos favorables en el rendimiento de maíz. El rendimiento promedio de maíz (en kg ha⁻¹) durante el primer año fue 1,975 (± 205) en las parcelas con policultivo frente a 1,529 (± 245) en aquellas con monocultivo, y en el segundo año fue de 1,404 (± 163) en policultivo frente a 1,172 (± 225) en monocultivo. En los modelos estadísticos obtenidos para cada uno de los dos años, tuvo significancia positiva únicamente la asociación de maíz con íbes y calabaza, pero negativa cuando no se incluyó la leguminosa. Las ventajas del policultivo sobre el monocultivo han sido explicadas en términos de la optimización del uso de los escasos recursos que disponen los productores en la región y para disminuir los riesgos de pérdidas totales (Alemán, 1989). El hecho de que las leguminosas sean usualmente uno de los componentes de tales policultivos, conduce a pensar que otro factor asociado que influye en su permanencia en los sistemas de cultivo de la región, sea su habilidad para fijar el nitrógeno atmosférico y que los compuestos nitrogenados sintetizados en simbiosis con bacterias diazotróficas del suelo (*Rhizobium* y *Bradyrhizobium*) sean excretados por la leguminosa y utilizados por el maíz, como ha sido observado por otros autores (Haystead y Marriot 1979; Ta *et al.*

1989; Brophy *et al.* 1987; Burity *et al.* 1989). Castillejos (2001) encontró en Chamula que ibes y botil asociadas al maíz presentaron en el período de floración tasas de reducción de acetileno de 113.9 y 297.2 $\mu\text{M h}^{-1} \text{mata}^{-1}$, respectivamente.

La transferencia de N de las leguminosas noduladas hacia los cultivos asociados ha sido relacionada con las interconexiones micorrízicas que se establecen entre las plantas (Newman y Eason, 1989). Eaglesham *et al.* (1981) utilizando ^{15}N , encontraron que la excreción de N por *Vigna unguiculata* L. incrementó el contenido de N foliar de maíz asociado cuando se sembró en condiciones de bajo contenido de N mineral del suelo, pero no en condiciones de alto contenido de N en el suelo (fertilización con 100 kg N ha^{-1}) debido a una disminución en la nodulación y actividad reductora de acetileno. Asimismo, Bethlenfalvay *et al.* (1991) determinaron el flujo de nutrientes a través de los micelios de hongos micorrízicos arbusculares entre las raíces de maíz y soya. Ellos observaron que la transferencia de nitrógeno a través de la micorriza varía con la fuente de nitrógeno y que la transferencia de otros nutrientes, además del nitrógeno, es variable y puede ser significativa y bidireccional; la dirección del flujo está relacionada con el balance que se establece entre la fuente y la demanda.

De esta manera, las interconexiones micorrízicas que se establecen entre las plantas, por su función en el transporte nutrimental, pueden tener implicaciones en la adaptación, sobrevivencia, coexistencia y rendimiento de las plantas asociadas, así como en la diversidad, productividad y estabilidad de los sistemas de cultivo (Álvarez-Solís y Ferrera-Cerrato, 1994). De ahí la importancia de la relación positiva encontrada entre el potencial de inóculo micorrízico de los suelos y el rendimiento de grano de maíz obtenido en las parcelas de los productores; lo que conduce a reconsiderar al suelo, principal base de los recursos y de la producción, como un continuo biológico dotado de gran complejidad y que a través de su estudio es posible establecer elementos útiles en el diseño y manejo de sistemas agrícolas sostenibles.

VII. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos permiten establecer las siguientes conclusiones:

1) Los suelos bajo cultivo anual continuo presentaron menores contenidos de materia orgánica, nitrógeno total y potasio intercambiable, pero a su vez, una mayor concentración de fósforo extractable del suelo en relación a los sistemas con barbecho.

2) La actividad microbiana fue menor en los suelos bajo cultivo anual continuo en relación con los suelos del barbecho largo, indistintamente de su condición en cultivo (maíz) o en descanso (acahual arbóreo). La actividad microbiana tuvo relación positiva con la materia orgánica, N total, pH, CIC, K, Ca y Mg del suelo.

3) La variación de la fertilidad de los suelos tuvo influencia cuantificable en productividad biológica. La cantidad de biomasa aérea seca de maíz en invernadero se encontró relacionada con características y cualidades del suelo que favorecen o limitan su capacidad para retener y suministrar el agua, promover el crecimiento de la raíz, favorecer la disponibilidad de nutrientes y responder al manejo.

4) Para mantener la producción de maíz los productores hacen uso integral y diversificado de sus recursos, construyen interacciones biológicas benéficas e introducen insumos de producción. El rendimiento de grano de maíz tuvo relación positiva con prácticas de manejo (roturación, asociación de leguminosas, fertilización y deshierbes) y con características del suelo (CIC, P-Olsen y potencial de inóculo micorrízico).

5) La inoculación de micorrizas arbusculares tuvo efecto positivo en la producción de biomasa y contenido nutrimental foliar de maíz en el invernadero; sin embargo, bajo condiciones de campo el maíz expresó su estatus de planta micotrófica facultativa y la introducción del biofertilizante no tuvo efecto en el rendimiento de grano.

VIII. LITERATURA CITADA

- Abbot, L.K. y Robson, A.D. 1984. The effect of mycorrhizae on plant growth. In: VA Mycorrhiza, C.L. Powell y D.J. Bagyaraj (eds.). CRC Press, Boca Raton, pp. 113-130.
- Agbenin, J.O. y Goladi, J.T. 1997. Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics under continuous cultivation as influenced by farmyard manure and inorganic fertilizers in the savanna of northern Nigeria. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 63(1): 17-24.
- Aguilar-Santelises, A., Alcantar, G.G. y Etchevers, B.J. 1994. Acidez del suelo y encalado en México. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. 56 p.
- Alemán S., T. 1989. Los sistemas de producción forestal y agrícola de roza. In: El subdesarrollo de la producción silvoagropecuaria en Los Altos de Chiapas. Parra, V.M.R. (ed.). Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, México. pp. 83-151.
- Alemán S., T. y López, M.M.L. 1989. Los sistemas de producción agrícola. In: El subdesarrollo de la producción silvoagropecuaria en Los Altos de Chiapas. Parra, V.M.R. (ed.). Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, México. pp. 153-237.
- Alexander, M. 1980. Introducción a la microbiología del suelo. AGT Editor, SA.
- Altieri, M.A. 1987. Agroecology: The scientific basis of alternative agriculture. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Álvarez-Solís, J.D., León-Martínez, N.S. y Arredondo, P.R. 1988. Fijación simbiótica del nitrógeno en Los Altos de Chiapas. Informe Académico. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (inédito).
- Álvarez-Solís, J.D. y León-Martínez, N.S. 1991. Inoculation of *Phaseolus coccineus* L. with *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* strains under glasshouse conditions. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 68(3): 219-224.
- Álvarez-Solís, J.D., León M.N.S. y Solís F. R.R. 1991. Interacción planta-bacteria-suelo en el establecimiento y actividad de la simbiosis frijol botil-*Rhizobium*. Memorias del Primer Seminario sobre Manejo de Suelos Tropicales en

Chiapas. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. pp 52-55.

Álvarez-Solís, J.D. 1992. Manejo agroecológico y actividad microbiana en la recuperación de tepetates. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. México.

Álvarez-Solís, J.D. y Ferrera-Cerrato, R. 1994. Los microorganismos del suelo en la estructura y función de los agroecosistemas. Cuaderno de Edafología 25. Instituto de Recursos Naturales, Programa de Edafología, Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Montecillo, Estado de México, México.

Álvarez-Solís, J.D. y León-Martínez, N.S. 1997. Fertilidad del suelo y sistemas simbióticos. *In*: Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural. Parra, V.M.R. y Díaz, H.B.M. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. pp. 43-64.

Álvarez-Solís, J.D., Rosset, P.M., Díaz-Hernández, B.M., Plascencia-Vargas, H. y Rice, R.R. 1998. El impacto de la transformación del paisaje sobre la base productiva de los Altos de Chiapas, México –avances preliminares-. *In*: Memorias del Seminario sobre Manejo de Suelos Tropicales en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. pp. 65-82.

Álvarez-Solís, J.D., Pérez-Luna, Y.C., Vera-Urbina, J.C. y Ferrera-Cerrato, R. 2000. Respuesta de maíz, botil, ibes y chilacayote a la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares bajo condiciones de invernadero. *In*: Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. A. Alarcón y Ferrera-Cerrato, R. (eds.). Mundi Prensa, México. pp. 228-238.

Andriessse, J.P., Schelhaas, R.M. 1987. A monitoring study of nutrient cycles in soils used for shifting cultivation under various climatic conditions in tropical Asia. III. The effects of land clearing through burning on fertility level. *Agriculture Ecosystems and Environment* 19, 311-332.

Antunes, V., Silveira, A.P. y Cardoso, E.J. 1988. Interacão entre diferentes tipos de solo e fungos micorrízicos vesículo-arbusculares na produção de mudas de café (*Coffea arabica* L.). *Turrialba* 38: 117-122.

- Arias R., L.M. 1980. Relación entre agrohábitats y variantes del complejo *Phaseolus coccineus* L. en la Mesa Central de Chiapas, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Escuela de Biología. Tesis Profesional.
- Asmah, A.E. 1995. Effect of phosphorus source and rate of application on VAM fungal infection and growth of maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* 5(3): 223-228.
- Ayanaba, A., Tuckwell, S.B., Jenkinson, D.S. 1976. The effects of clearing and cropping on the organic reserves and biomass of tropical forest soils. *Soil Biol. and Biochem.* 8: 519-525.
- Azaizeh, H.A., Marschner, H., Römheld V. y Wittenmayer L. 1995. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and other soil microorganisms on growth, mineral nutrient acquisition and root exudation of soil-grown maize plants. *Mycorrhiza* 5: 321-327.
- Azcon, R. y Ocampo, J.A. 1981. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *New Phytol.* 87: 677-685.
- Baltruschat, H. y Dehne, H.W. 1988. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in agro-ecosystems. I. Influence of continuous monoculture and crop rotation, green manure and nitrogen fertilization in inoculum potential with winter wheat. *Plant and Soil* 107: 279-284.
- Baltruschat, H. y Dehne, H.W. 1989. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in agro-ecosystems. II. Influence of nitrogen fertilization and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter barley. *Plant and Soil* 113: 251-256.
- Belandreau J. y Knowles, R. 1978. Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants. Elsevier, Amsterdam. 243 p.
- Benton, J.J., Wolf, B. y Mills, H.A. 1991. *Plant Analysis Handbook*. Micro-Macro Publishing, Inc.
- Beringer, J.E. 1984. The significance of symbiotic nitrogen fixation in plant production. *CRC Critical Review in Plant Science* 2: 269-286.

- Bethlenfalvay, G.J., Reyes-Solis, M.G., Camel, S.B. y Ferrera-Cerrato, R. 1991. Nutrient transfer between the root zones of soybean and maize plants connected by a common mycorrhizal mycelium. *Physiologia Plantarum* 82: 423-432.
- Bethlenfalvay, J.G. 1992. Mycorrhizae and crop productivity. *In: Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. ASA Special Publication No. 54. pp. 1-27
- Bethlenfalvay, J.G. 1993. The mycorrhizal plant-soil system in sustainable agriculture. *In: Agroecología, Sostenibilidad y Educación*. Ferrera-Cerrato, R. y Quintero-Lizaola, R. (eds.). Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México. pp 127-137.
- Bolan, N.S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134: 189-207.
- Bolton, H., Fredrickson J.K. y Elliot L.F. 1993. Microbial ecology of the rhizosphere. *In: Soil microbial ecology: applications in agricultural and environmental management*. Metting, F.B. Jr. (ed.). Marcel Dekker, Inc. pp 27-64.
- Bonfil, B.G. 1990. México profundo. Editorial Grijalbo, S.A.
- Brand, J. y Pfund, J.L. 1998. Site- and watershed-level assessment of nutrient dynamics under shifting cultivation in eastern Madagascar. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 71: 169-183.
- Bray, R.H. y Kurtz, L. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soil. *Soil Science* 59: 39-45.
- Brophy, L.S., Heichel, G.H. y Russel, M.P. 1987. Nitrogen transfer from forage legume to grass in a systematic planting design. *Crop Science* 27: 753-758.
- Burges, N.A. 1968. *Microorganisms in the soil*. Hutchinson University Library, Londres.
- Burity, H.A., Ta, T.C., Faris, M.A. y Coulman, B.E. 1989. Estimation of nitrogen fixation and transfer from alfalfa to asociated grasses in mixed swards under field conditions. *Plant and Soil* 114: 249-255.
- Castillejos C., F. 2001. Microorganismos promotores del crecimiento de maíz, botil e ibes en Chamula, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutierrez, Chiapas.

- Cervantes T., E. 1997. La clasificación tzozil de suelos. *In: Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural.* Parra, V.M.R. y Díaz, H.B.M. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. pp. 23-42.
- Chamizo-Checa, A. Varela, L. y Estrada-Torres, A. 1998. Abundancia y composición de especies de hongos micorrízicos arbusculares en un sistema de policultivo. *In: Avances de la Investigación Micorrízica en México.* R. Zulueta R., M.A. Escalona A. y D. Trejo A. (eds.). Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. pp. 97-107.
- Chamizo-Checa, A.; Ferrera-Cerrato R. y Varela L. 1998. Identificación de especies de un consorcio del género *Glomus*. *Rev. Mex. Micol.* 14: 37-40.
- Charest, C. y Subramanian, K.S. 1998. Effect of AM-colonization on nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L.) under drought stress. 2nd International Conference on Mycorrhiza. Uppsala, Suiza.
- Collier, G. A. 1976. Planos de interacción del mundo tzotzil. Bases ecológicas de la tradición en Los Altos de Chiapas. Instituto Nacional Indigenista.
- Collier, G. A. 1989. Estratificación indígena y cambio cultural en Zinacantán, 1950-1987. *Mesoamérica* 18:427-40.
- Collier, G. A. 1990. Seeking food and seeking money: changing productive relations in a Highland Mexican Community. Discussion paper II. United Nations Research Institute for Social Development, Genova.
- Collier, G. A. 1994. Basta' Land and the Zapatista Rebellion in Chiapas. Oakland, CA: Food First Books.
- Cooke, G.W. 1967. The control of soil fertility. Crosby Lockwood and Sons, LTD, London, England.
- Cooper, K.M. 1984. Physiology of VA mycorrhizal associations. *In: VA Mycorrhiza,* Powell, C.L. y Bagyaraj, D.J. (eds.). CRC Press, Boca Raton, Fla. pp. 155.
- Coté, B. y Camiré, C. 1985. Nitrogen cycling in dense planting of hibrid poplar and black alder. *Plant and Soil* 87: 195-208.
- Cottenie, A. 1980. Los análisis de suelos y plantas como base para formular recomendaciones sobre fertilizantes. Boletín de suelos de la FAO 38/2. FAO, Roma, Italia.

- CSTPA. 1980. Handbook on reference methods for soil testing (Revised edition).
Concil Soil Testing and Plant Analysis. Athens Georgia. USA.
- Curl, E.A. y Truelove, B. 1986. The rhizosphere. Springer-Verlag, London.
- Deka, H.K. y Mishra, R.R. 1983. The effect of slash burning on soil microflora. *Plant and Soil* 73: 167-175.
- Díaz-Hernández, B.M. 1996. Ordenamiento en el uso del suelo en una comunidad Tzotzil de la región Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México.
- Díaz-Raviña, M., Acea, M.J. y Carballas, T. 1993. Microbial biomass and its contribution to nutrients concentrations in forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 25(1): 25-31.
- Doran, W.J. y Parkin, B.T. 1994. Defining and assessing soil quality. *In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment* Doran, J.W., D.C. Coleman, D.F. Bezdicek, y Stewart, B.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 35. pp 3-21.
- Draper, N. R. y Smith, H. 1981. *Applied Regression Analysis*. Wiley and Sons, New York.
- Driessen, P.M. y Dudal, R. 1989. Lecture notes on the geography, formation, properties and use of the major soils of the world. Agricultural University Wageningen, Katholieke Universiteit Leuven.
- Duxbury, J.M. y Nkambule, S.V. 1994. Assessment and significance of biologically active soil organic nitrogen. *In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment* Doran, J.W., D.C. Coleman, D.F. Bezdicek, y Stewart, B.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 35. pp 125-146.
- Eaglesham, A.R.J., Ayanaba, A., Ranga-Rao, V. y Eskew, D.L. 1981. Improving the nitrogen nutrition of maize by intercropping with cowpea. *Soil Biol. Biochem.* 13: 169-171.
- Echegaray A., A. 1991. Prácticas del Curso: Microbiología del Suelo. Centro de Edafología. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 47 p. (mimeo.)

- Estrada, E. 1991. Notas sobre agricultura prehispánica en el Códice Florentino. *In*: La Agricultura y la Agronomía en México. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 69-77.
- Etchevers B., J. y Volke H.V. 1991. Generación de tecnologías mejoradas para pequeños agricultores. Serie Cuadernos de Edafología 17. Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Méx., México.
- Etchevers B., J., Espinoza, G. y Riquelme E. 1971. Manual de fertilidad y fertilizantes. Segunda Edición. Universidad de Concepción, Facultad de Agronomía. Chillan, Chile.
- Etchevers, B.J. y Rodríguez, J.S. 1989. Generación de normas de fertilización mediante un enfoque sistémico. Reunión sobre Investigación en el Colegio de Postgraduados y sus Perspectivas. Montecillo, Estado de México, México.
- Etchevers B., J., Trinidad, S.A., Guerrero, M.S., Pérez, G.A., García, D. y Molina, R.G. 1985. Levantamiento nutricional de maíz en la Sierra Tarasca de Michoacán. *Agrociencia* 28:
- Hernández, C.G. 1997. Levantamiento nutricional del cultivo de maíz en la subprovincia fisiográfica de Mil Cumbres correspondiente al Estado de México. XXVIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Villahermosa, Tabasco. pp 201.
- Ewell, J., Berish, C., Brown, B., Price, N., Raich, J. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62(3): 816-829.
- Ewell, J.J., Mazzarino, M.J., Berish, C.W. 1991. Tropical soil fertility changes under monocultures and successional communities of different structure. *Ecological Applications* 1(3): 289-302.
- Fallik, E., Okon Y., y Fischer, M. 1988. Growth response of maize roots to *Azospirillum* inoculation: effect of soil organic matter content, number of rhizosphere bacteria and timing of inoculation. *Soil Biol. Biochem.* 20(1): 45-49.
- Fassbender, H.W. y Bornemisza, E. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. IICA, San José, Costa Rica.

- Feng, G., Li X., Zhang, F. y Li S. 1998. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on P nutrition and the growth of corn under NaCl stress conditions. 2nd. International conference on Mycorrhiza. Uppsala, Suiza.
- Ferrer R., L. y Herrera, A.R. 1987. Micotrofia en Sierra del Rosario. *In*: Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. Herrera, R.A., Menendez, L., Rodríguez, M.E. y García E.E. (eds.). Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba. pp. 473-488.
- Ferrera-Cerrato, R. 1987. La endomicorriza (V-A) en la producción agrícola, frutícola y forestal. *Revista Mexicana de Fitopatología* 5: 150-158.
- Fitter, A.H. 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytol.* 99: 257-265.
- FitzPatrick, E.A. 1984. Suelos, su formación, clasificación y distribución. CECSA, México.
- Fores M., J.P. 1988. Determinación de dosis de fertilización nitrogenada para maíz y cebada en el Estado de Tlaxcala mediante un modelo simplificado. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México.
- Foth, H.D. y Elliot, B.G. 1988. Soil fertility. John Wiley and Sons, New York.
- Galvis S., A. 1998. Diagnóstico y simulación del suministro de nitrógeno edáfico para cultivos anuales. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados, Montecillo. México.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García B., L., Soto P.L., Pool N.L., Meza, D.S. 1991. Efectos agroecológicos de la rotación pastizal-cultivo y la roturación del suelo en los sistemas de producción de maíz del Carst Chamula, Altos de Chiapas, México. *Agroecología Neotropical* 2(1): 14-21.
- García-Garrido, J.M. y Ocampo, J.A. 1988. Interacción entre micorrizas VA y organismos patógenos de plantas. *An. Edafol. Agrobiol.* 1233-1245.

- Gavito, E.M. y Varela, L. 1995. Response of "criollo" maize to single and mixed species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 176: 101-105.
- Gavito, M.E. y Miller, M.H. 1998. Early phosphorus nutrition, mycorrhizae development, dry matter partitioning and yield of maize. *Plant and Soil* 199: 177-186.
- Gershuny, G. y Smillie, J. 1986. *The soul of soil: A guide to ecological soil management*, 2a. Ed. GAIA Services, Canadá.
- Giampaolo, S., Pardo, M.T. y Almendros, G. 1996. Effect of cultivation on chemical characteristics and respiratory activity of crusting soil from Mazowe (Zimbawe). *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 27 (9-10): 2111-2124.
- Giovannetti M. y Mosse B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500.
- Gliessman, S.R., García, E.R. y Amador, A.M. 1981. The ecological basis for the application of traditional agricultural technology in the management of tropical agroecosystems. *Agro-ecosystems* 7: 173-185.
- González-Chávez, M.C. y Ferrera-Cerrato, R. 1994. Interacción de la micorriza VA y la fertilización fosfatada en diferentes portainjertos de cítricos. *Terra* 12(3): 338-344.
- González-Chávez, M.C. 1995. Interacción de la simbiosis endomicorrizica y la fijación biológica de nitrógeno. *In: Agromicrobiología, elemento útil en la agricultura sustentable.* Ferrera-Cerrato, R. y Pérez-Moreno, J. (eds.). Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, Montecillo, Estado de México. pp. 166-183.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N. y Quintana-Ascencio, P.F. 1993. Current land use trends and conservation of old growth forest habitats in the higlands of Chiapas, México. *In: Conservation of neotropical migratory birds in Mexico.* UNAM-U. Maine-USFWS/NBS.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. y Ramírez-Marcial, N. 1992. La demanda de recursos naturales y la alteración de la estructura y diversidad de los bosques tropicales. *Ciencia* 43 (Número especial): 53-55.

- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2, 351-360.
- Grimm, U. y Fassbender, H.W. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela, I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba* 31(1): 27-37.
- Gryndler, M., Lestina, J. Moravec, V. Prikriř, Z. y Lipavsky, J. 1989. Colonization of maize roots by VAM-fungi under conditions of long-term fertilization of varying intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 29: 183-186.
- Hardy, R.N.F ; Burns, R.C. Holsten, R. 1977. Applications of the acetilene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation. *Soil Biol. Biochem.* 5:47-81.
- Harley, J.L. y Smith, S.E. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. London.
- Harris, M.M. y Riha, S.J. 1991. Carbon and nitrogen dynamics in forest floor during short-term laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem.* 23(11): 1035-1041.
- Harris, R.F. y Bezdicek, D.F. 1994. Descriptive aspects of soil quality/health. *In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment* Doran, J.W., D.C. Coleman, D.F. Bezdicek, y Stewart, B.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 35 pp. 23-35.
- Haystead, A. y Marriot, C. 1979. Transfer of legume nitrogen to associated grass. *Soil Biol. Biochem.* 11: 99-104.
- Hernández A., E. 1994. Hongos micorrízicos vesículo-arbusculares en cuatro variedades de café (*Coffea arabica* L.) a nivel semillero y vivero. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. Fac. de Ciencias Agrícolas, Zona Xalapa. México.
- Herrera A., R. 1987. Los sistemas radicales en los bosques tropicales. *In: Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba.* Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. Herrera, R.A., Menendez, L., Rodríguez, M.E. y García E.E. (Eds.), Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba. pp. 407-433.

- Herrera A., R., Rodríguez, E.M., Orozco, O.M., Furrázola, E. y Ferrer, R.L. 1987. Las micorrizas y el funcionamiento de los bosques tropicales. *In: Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987.* Herrera, R.A., Menendez, L., Rodríguez, M.E. y García E.E. (Eds.), Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba. pp. 627-670.
- Hölscher, D., Ludwig, B., Möller, R.F., Fölster H. 1997. Dynamic of soil chemical parameters in shifting agriculture in the Eastern Amazon. *Agriculture Ecosystems and Environment* 66, 153-163.
- Howeler, R.H., Sieverding, E. y Saif, S. 1987. Practical aspects of mycorrhizal technology in some tropical crops and pastures. *Plant and Soil* 100: 249-283.
- INEGI, 1984. Carta Topográfica. Bochil (E15D51). Escala 1: 50 000. Secretaría de Programación y Presupuesto, Subdirección de Geografía, México, D.F.
- INEGI, 1985a. Carta Geológica. Tuxtla Gutiérrez (E15-11). Escala 1: 250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, Subdirección de Geografía. México, D.F.
- INEGI, 1985b. Carta Edafológica. Tuxtla Gutiérrez (E15-11). Escala 1: 250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, Subdirección de Geografía. México, D.F.
- Isbell, R.F. 1987. Pedological research in relation to soil fertility. *In: Management of acid tropical soils for sustainable agriculture: proceedings of an IBSRAM inaugural workshop.* Bangkok, Thailand, pp. 131-146.
- Janos, D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12 (Supplement): 56-64.
- Janos, D.P. 1997. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. *In: Fungi and environmental change.* Frankland, J.C., Magan, N. y Gadd, G.M. (eds.). Cambridge University Press. pp. 129-162.
- Jansen. H.H. y Bruinsma, E. 1989. Methodology for the quantification of root and rhizosphere nitrogen dynamics by exposure to ¹⁵N labeled ammonia. *Soil Biol. Biochem.* 21: 189-196.

- Jarstfer, A.G. y Sylvia, D.M. 1993. Inoculum production and inoculation strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *In*: Soil Microbial Ecology, Metting, F.B. (ed.). Marcel Dekker, Inc. pp. 349-377.
- Johnson, N.C., Pflieger, F.L., Crookston, R.K., Simmons, S.R. y Copeland P.J. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytol.* 117: 657-663.
- Johnson, R.A. y Wichern, D.W. 1992. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, Inc.
- Juo, A.S.R., Franzluebbers, K., Dabiri, A., Ikhile, B. 1995. Changes in soil properties during long-term fallow and continuous cultivation after forest clearing in Nigeria. *Agriculture Ecosystems and Environment* 56, 9-18.
- Juo, A.S.R. y Manu, A. 1996. Chemical dynamics in slash-and-burn agriculture. *Agriculture Ecosystems and Environment* 58, 49-60.
- Kabir, Z., O'Halloran, I.P., Fyles, J.W. y Hamel, C. 1998. Dynamics of the mycorrhizal symbiosis of corn (*Zea mays* L.): effects of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extra-radical mycorrhizal hyphae in the field. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 68: 151-163.
- Kang, B.T. 1993. Changes in soil chemical properties and crop performance with continuous cropping on an Entisol in the humid tropics. *In*: Soil organic matter dynamics and sustainability of Tropical Agriculture. Mulongoy K. y Merckx R. (eds.). IITA/U.K.U. Leuven, pp 297-305.
- Karasawa, T., Kasahara, Y. y Takebe, M. 1998. Effects of previous crops on growth and arbuscular mycorrhizal colonization of maize plants under different soil types. 2nd. International Conference on Mycorrhiza. Uppsala, Suiza.
- Keith, H., Oades, J.M., y Martin, J.K. 1986. Input of carbon to soil from wheat plants. *Soil Biol. Biochem.* 18: 445-449.
- Khalil, S., Loynachan, T.E. y Tabatabai, M.A. 1994. Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. *Agronomy Journal* 86: 949-958.

- King, L.D. 1990. Sustainable soil fertility practices. *In: Sustainable Agriculture in Temperate Zones*. Francis, Ch.A., Butler, F.C. y King, L.D. (eds.). John Wiley and Sons, Inc. pp. 144-177.
- Kleinman, P.J.A., Bryant, R.B., Pimentel D. 1996. Assessing ecological sustainability of slash-and-burn agriculture through soil fertility indicators. *Agronomy Journal* 88, 122-127.
- Kolb, W. y Martin, P. 1988. Influence of nitrogen on the number of N₂-fixing and total bacteria in the rhizosphere. *Soil Biol. Biochem.* 20(2): 221-225.
- Kothari, S.K., Marschner, H. y George, E. 1990. Effect of AM fungi and rhizosphere organisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol.* 116: 303-311.
- Kurle, J.E. y Pflieger, F.L. 1994. Arbuscular mycorrhizal fungus spore populations respond to conversion between low-input and conventional management practices in a corn-soybean rotation. *Agronomy Journal* 86:467-475.
- Labrador, M.J. 1996. La materia orgánica en los agrosistemas. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación-MundiPrensa. Madrid, España.
- Laird R., J., A. Turrent F., V. Volke H., y J.I. Cortés F. 1993. La investigación en productividad de agrosistemas. Cuaderno de Edafología 18. Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México.
- Landom, J.R. 1991. Booker tropical soil manual. Booker Tate Limited. Inglaterra.
- Larson, W.E. y Pierce, F.J. 1994. The dynamics of soil quality as a measure of sustainable management. *In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment* Doran, J.W., D.C. Coleman, D.F. Bezdicek, y Stewart, B.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 35. pp. 37-51.
- Lindemann, W.C. 1988. Present and future importance of soil microbiology in crop production. *Terra* 6(2): 161-165.
- Linderman, G.R. 1993. Effects of microbial interactions in the micorrhizosphere of plant growth and health. *In: Agroecología, Sostenibilidad y Educación*. Ferrera-Cerrato, R y Quintero-Lizaola, R. (eds.) Centro de Edafología,

Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México. pp 138-152.

Lugo H., J. 1989. Diccionario geomorfológico. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.

Lynch, J.M. 1990. Introduction: some consequences of microbial rhizosphere competence for plant and soil. *In: The rhizosphere.* Lynch, J.M. (ed.). John Wiley and Sons, pp 1-10.

Lynch, J.M. y Bragg, E. 1985. Microorganisms and soil aggregate stability. *In: Advances in Soil Science, Vol. 2.* Stewart B.A. (ed.). Springer-Verlag, New York Inc. pp 133-171.

Magdoff, F. 1990. Building soils for better crops. University of Nebraska Press. Lincoln and London.

Malloch, D.W., Pirozynski, K.A. y Raven, P.H. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (A Review). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 77(4): 2113-2118.*

Mariaca M., R. 1988. Análisis estadístico de 6 años de cultivo continuo experimental de una milpa bajo roza-tumba-quema en Yucatán, México (1980-1986). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. México.

Mårtensson, A.M. y Carlgren, K. 1994. Impact of phosphorus fertilization on VAM diaspores in two Swedish long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems and Environment 47: 327-334.*

Martin, J.K. y Kemp, J.R. 1986. The measurement of C transfers within the rhizosphere of wheat grown in field plots. *Soil Biol. Biochem. 18: 103-108.*

Mauricio L., J.M., García, J.H. y Valladares, A.R. 1982. La producción agrícola en Chiapas. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. Serie Documentos 8. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Mazzarino, M., Ewel, J., Berish, C. y Brown, B. 1988. Efectos de una sucesión de cultivos en la fertilidad de suelos volcánicos respecto a la sucesión natural. *Turrialba 38(4): 345-351.*

McArthur D.A.J. y Knowles, N.R. 1993. Influence of VAM and phosphorus nutrition on growth, development, and mineral nutrition of potato. *Plant Physiol* 102: 771-782.

Meharg, A.A. y Killham, K. 1989. Distribution of assimilated carbon within the rhizosphere of wheat grown in field plots. *Soil Biol. Biochem.*

Menge, J.A. 1983. Utilization of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Can. J. Bot.* 61: 1015-1024.

Mengel, K. 1985. Dynamic and availability of major nutrients in soils. *In: Advances in Soil Science Vol 2.* Stewart B.A. (ed.). Springer-Verlag New York Inc. pp 65-131.

Mera O., L.M. 1989. Condiciones naturales para la producción. *In: El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas.* Parra, V.M. (ed.). Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, México. pp 21-82.

Miller, R.M. y Jastrow, J.D. 1992. The role of mycorrhiza fungi in soil conservation. *In: Mycorrhizae in Sustainable Agriculture.* ASA Special Publication No. 54. pp 29-44.

Moormann T.N. y Reeves B. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *Am. J. Bot.* 66: 14-18.

Moreno, D.R. 1978. Clasificación de pH del suelo, contenido de sales y nutrimentos asimilables. INIA-SARH. México, D.F.

Morton, J.B. y Benny, G.L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporimeae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.

Morton, J.B. y Redecker, D. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93(1): 181-195.

- Mosse, B. 1986. Mycorrhiza in a sustainable agriculture. *In: The role of Microorganisms in a Sustainable Agriculture*. Lopez-Real, J.M. y Hodges, R.D. (eds.). A.B. Academic Publishers, London. pp 105-123.
- Müllerried, F. 1982. Geología de Chiapas. Colección Libros de Chiapas. Publicaciones del Gobierno del Estado. Chiapas, México.
- Nahed T., J. 1999. Alternativas para el desarrollo de sistemas de producción ovina sostenibles en Los Altos de Chiapas. Tesis Doctoral. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM. México.
- Nagahashi, G., Douds, D.D. y Abney, G.D. 1996. Phosphorus amendment inhibits hiphal branching of the VAM fungus *Gigaspora margarita* directly and indirectly throuht its effect on root exudation. *Mycorrhiza* 6 (5): 403-408.
- Nascimento, V.M., Almendros, G. y Fernáendes, F.M. 1992. Soil humus characteristics in virgin and cleared areas of the Paraná river basin in Brazil. *Geoderma*, 54: 137-150.
- Neely L.C., Beare, H.M., Hargrove, L.W. y Coleman C.D. 1991. Relationships between fungal and bacterial substrate-induced respiration, biomass and plant residue decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 23 (10): 947-954.
- Nelsen, C.E. y Safir, G.R. 1982. Increase drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition. *Planta*: 154: 407-413.
- Newman, E.I. y Eason, W.R. 1989. Cycling nutrients from dying roots to living plants, including the role of mycorrhizas. *Plant and Soil* 115: 211-215.
- Nuñez-Escobar, R. 1991. El manejo de los fertilizantes en la conservación del suelo y del agua. *In: Memorias del Primer Simposio Nacional de Agricultura Sostenible: una opción para el desarrollo sin deterioro ambiental*. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. pp 322-331.
- Okon, Y., Fallik E., Sarig, S., Yahalom E. y Tal S. 1988. Plant growth promoting effects of *Azospirillum*. *In: Nitrogen Fixation: hundred years after*. Bothe, Brujin y Newton (eds). Nueva York. pp 741-746.
- Olalde-Portugal, V., Frias, H.J., Aguilera G.L.I., Alvarado, B.M.J. 1994. Efecto de la endomicorriza vesiculo-arbuscular en la fijacion biologica de nitrogeno en frijol aplicando diferentes niveles de fosforo. *Terra* 12(3): 323-328.

- Olsen, S.R., Cole, C.V., Watanabe, F.S. y Dean, L.A. 1954. Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium bicarbonate. U.S. Dept. of Agric. Cir. 939.
- Olsen, T. y Habte, M. 1995. Mycorrhizal inoculation effect on nodulation and N accumulation in *Cajanus cajan* at soil P concentrations sufficient or inadequate for mycorrhiza-free growth. *Mycorrhiza* 5: 395-399.
- Olson, B.M., Janzen, H.H., Larney, F.J. y Selinger, J.L. 1996. A proposed method for measuring the effect of soil quality on productivity. *Agronomy Journal* 88: 497-500.
- Ordoñez M., C. E. 1985. Rasgos del mercado de trabajo en la Sierra Madre de Chiapas. CIES, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
- Ordoñez M., C. E. 1990. Consideraciones sobre el mercado internacional de la fuerza de trabajo en la zona fronteriza de Chiapas y Guatemala. *Revista de Difusión Científica, Tecnológica y Humanística* 1(1): 79-83.
- Palm, A.C., Swift, J.M. y Woomer, L.P. 1996. Soil biological dynamics in slash-and-burn agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58: 61-74.
- Pallo, F.J.P. 1993. Evolution of organic matter in some soils under shifting cultivation practices in Burkina Faso. *In: Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture*. Mulongoy K. y Merckx, R. (eds.). John Wiley and Sons. pp 109-120.
- Parra V., M. R. 1993. Estructura económica y desarrollo rural en Los Altos de Chiapas. Tesis Doctoral. Facultad de Economía, UNAM, México.
- Parra V., M. R., Alemán, S. T., Mera, L. M., López, A. M. y Nahed, T. J. 1989. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México.
- Parra V., M.R. 1991. El agroecosistema: un concepto básico para entender el cambio tecnológico. *In: Memorias del Primer Simposio Nacional de Agricultura Sostenible: una opción para el desarrollo sin deterioro ambiental*. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. pp 51-70.
- Paul, E.A. y Clark, F.E. 1989. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, Inc.

- Perales, M.A. 1991. Clasificación científica y empírica de los recursos naturales. *In*: La Agricultura y la Agronomía en México. Universidad Autónoma Chapingo. pp 99-105.
- Pérez-Moreno, J. 1995. La simbiosis ectomicorrízica y su importancia ecológica. *In*: Agromicrobiología, elemento útil en la agricultura sustentable. Ferrera-Cerrato, R. y Pérez-Moreno, J. (eds.). Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, Montecillo, Estado de México. pp 200-233.
- Pérez-Moreno, J. y Ferrera-Cerrato, R. 1997. Mycorrhizal interactions with plants and soil organisms in sustainable agroecosystems. *In*: Soil Ecology in Sustainable Agricultural Systems. Brussaard, J. y Ferrera-Cerrato, R. (eds.). Lewis Publishers CRC. pp 91-112.
- Phillips, J.M. y Hayman, S.D. 1970. Improve procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assesment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158-161.
- Pool-Novelo, L., Cervantes, T.E. y Meza, D.S. 1991. La clasificación tzotzil de suelos en el paisaje cárstico de la subregión San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Terra* 9(1): 11-23.
- Pool-Novelo, L., Trinidad-Santos, A., Etchevers-Barra, J., Pérez-Moreno, J. y Martínez-Garza, A. 2000. Mejoradores de la fertilidad del suelo en la agricultura de ladera de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 34(3): 251-259.
- Porta, J., López-Acevedo, M. y Roquero, C. 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Ediciones Mundi-Prensa.
- Posta K., Marschner, H. y Römheld, V. 1994. Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza* 5: 119-124.
- Pushparajah, E. 1995. Soil conservation in sustainable agriculture: A framework for evaluation. *In*: Strategies for sustainable agriculture and rural development. Pongsomlee, A. (ed.). Faculty of Environment and Resource Studies, Mahidol University at Salaya, Thailand. pp 76-100.

- Ramos-Zapata, J., Alexander, J.I. y Leifert, C. 1998. Efecto de hongos micorrízicos vesículo-arbusculares (VA) en el desarrollo del patógeno *Fusarium culmorum* en plantas de maíz. *In: Avances de la Investigación Micorrízica en México*. R. Zulueta R., M.A. Escalona A. y D. Trejo A. (eds.). Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. pp. 273-283.
- Rathore, V.P. y Singh, H.P. 1995. Quantification and correlation of vesicular-arbuscular mycorrhizal propagules with soil properties of some mollisols of northern India. *Mycorrhiza* 5(3): 201-203.
- Reid, C.P. 1990. Mycorrhizas. *In: The rhizosphere*. Linch, J.M. (ed.). John Wiley and Sons, New York. pp 281-316.
- Richter, D.D. y Babbar, L.I. 1991. Soil diversity in the tropics. *Advances in Ecological Research* 21:315-389.
- Rodríguez, S.J. 1993. La fertilización de los cultivos: un método racional. Colección de Agricultura, Facultad de Agronomía, Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Roper, M.M. y Smith A.N. 1991. Straw decomposition and nitrogenase activity (C_2H_2 reduction) by free-living microorganisms from soil: effects of pH and clay content. *Soil Biol. Biochem.* 23(3): 275-283.
- Roskoski, J.P. 1982. Nitrogen fixation in a Mexican coffee plantation. *Plant and Soil* 67: 283-291.
- Sánchez, P.A. 1976. Properties and management of soils in the tropics. John Wiley and Sons, Inc.
- Sánchez, P.A. y Logan, T.J. 1992. Myths and science about the chemistry and fertility of soils in the tropics. *In: Myths and Science of soils of the tropics*. Lal, R. y Sanchez, P.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 29. pp 35-46.
- Schenck, N.C., Siqueira, J.O. y Oliveira, R. 1987. Changes in the incidence of VA mycorrhizal fungi with changes in ecosystems. *In: Interrelationships between Microorganisms and Plants in Soils*. Vancura, V. y Kunc, F. (eds.). Proceedings of an International Symposium. Liblice, Checoslovaquia. pp 125-129.

- Shoji, S., Nanzyo, M., Dahlgren, R.A., Quantin, P. 1996. Evaluation and proposed revisions of criteria for andosols in the world reference base for soil resources. *Soil Science* 161(9), 604-615.
- Silveira, A.P.D. y Cardoso, E.J.B.N. 1987a. Efeito do fosforo e da micorriza vesiculo-arbuscular na simbiose *Rhizobium*-feijoeiro. *Rev. Bras. Ci. Solo* 11:31-36.
- Silveira, A.P.D. y Cardoso, E.J.B.N. 1987b. Influencia do tipo de solo e do fungo micorrizico vesiculo-arbuscular no desenvolvimento de tres cultivares de feijao. *Rev. Bras. Ci. Solo* 11: 37-43.
- Smith, S.E. y Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Soil Survey Staff. 1990. *Keys to Soil Taxonomy*. Technical Monograph Num. 6. Soil Management Support Services. Virginia, USA.
- Sorensen, J. 1997. The rhizosphere as a habitat for soil microorganisms. *In: Modern Soil Microbiology*. van Elsas, J.D., Trevors, J.T. y Wellington, E.M.H. (eds.). Marcel Dekker, Inc. pp 21-45.
- Soto P., M.L. 1990. Plantas útiles de cuatro comunidades de Chiapas: perspectivas en el uso sostenible de la tierra. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 13(2): 149-168.
- Stotzky, G. 1965. Microbial respiration. *In: Methods of Soil Analysis, Part 2. Chemical and Microbial Properties*. Black, C.A., Evans, D.D., White, J.L., Ensminger, L.E. y Clark, F.E. (eds.). Society of Agronomy, Madison. pp 1550-1572.
- Stroup, W.W., Hildebrand, P.E., Francis, C.A. 1991. Farmer participation for more effective research in sustainable agriculture. Food and Resource Economics Department, University of Florida. Staff Paper SP91-32, 1-36.
- Subramanian, K.S. y Charest, C. 1995. Influence of arbuscular mycorrhizae on the metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza* 5(4): 273-278.
- Subramanian, K.S. y Charest, C. 1997. Nutritional, growth and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. *Mycorrhiza* 7(1): 25-32.
- Swift, M. J., Woome, P. 1993. Organic matter and the sustainability of agricultural systems: Definition and measurement. *In: Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*. Mulongoy, K., Merckx, R. (eds.). John Wiley and Sons. pp 3-18.

- Sylvia, D.M., Hammond L.C., Bennet J.M., Has, J.H. y Linda S.B. 1993a. Field response of maize to a VAM fungus and water management. *Agronomy Journal* 85: 193-198.
- Sylvia, D.M., Wilson, D.O., Graham, J.H., Maddox, J.J., Millner, P., Morton, J.B. Skipper, H.D., Wright, S.F. y Jarstfer, A.G. 1993b. Evaluation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in diverse plants and soils. *Soil Biol. Biochem.* 25: 705-713.
- Sylvia, D.M. 1994. Vesicular-Arbuscular mycorrhizal fungi. *In: Methods of Soil Analysis. Part 2. Microbiological and Biochemical Properties. SSSA Book Series, No. 5.* pp 351-378.
- Sylvia, D.M. 1998. Applications and technologies for AM fungi. *In: Avances de la Investigación Micorrízica en México.* R. Zulueta R., M.A. Escalona A. y D. Trejo A. (eds.). Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. pp. 21-26.
- Ta, T.C. y Faris, M.A. 1989. Evaluation of ^{15}N methods to measure nitrogen transfer from alfalfa to companion timothy. *Plant and Soil* 114: 243-247.
- Tamhane, R.V., Motiramani, D.P., Bali, Y.P. y Donahue, R.L. 1979. Suelos: su química y fertilidad en zonas tropicales. Diana, 2a. Imp., México.
- Taylor, T.N., Remy, W., Hass, H. y Kerp, H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* 87(4): 560-573.
- Tester, M., Smith, S.E. y Smith, F.A. 1987. The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Can. J. Bot.* 65:419-431.
- Theng, B.K.G., Tate, K.R. y Sollins P. 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. *In: Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems.* Coleman, D.C., Oades, J.M. y Uehara, G. (eds.). Niftal Project. Univ. Hawaii Press. pp 5-32.
- Thompson, J.P. 1989a. Counting viable *Azotobacter chroococcum* in vertisols. I. Methods for preparation of soil suspension. *Plant and Soil* 117: 9-16.
- Thompson, J.P. 1989b. Counting viable *Azotobacter chroococcum* in vertisols. II. Comparison of media. *Plant and Soil* 117: 17-29

- Thompson, J.P. 1989c. Counting viable *Azotobacter chroococcum* in vertisols. III. The non-proportionally phenomenon. *Plant and Soil* 117: 31-40.
- Thorn, G. 1997. The fungi in soil. *In: Modern Soil Microbiology*. van Elsas, J.D., Trevors, J.T. y Wellington, E.M.H. (eds.). Marcel Dekker, Inc. pp 63-127.
- Tilka, G.L., Hussey, R.A. y Roncadori, R.W. 1991. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus and *Heterodera glycines* on soybean. *Journal of Nematology* 23(1): 122-133.
- Tisdale, S.L. y Nelson, W.L. 1970. Soil fertility and fertilizers. 2a. Ed. The MacMillan International Editions.
- Trappe, J.M. 1981. Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. *In: Advances in food producing systems for arid and semiarid lands*. pp 581-599.
- Trujillo, J. 1991. Evolución de la agronomía: ruta ecológica o genética. *In: La Agricultura y la Agronomía en México*. Universidad Autónoma Chapingo. pp 305-308.
- Turco, R.F., Kennedy, A.C. y Jawson, M.D. 1994. Microbial indicators of soil quality. *In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. Doran, J.W., D.C. Coleman, D.F. Bezdicek, y Stewart, B.A. (eds.). SSSA Special Publication Number 35. pp 73-90.
- Uehara, G. y Gillman, G.P. 1980. Charge characteristics of soils with variable and permanent charge minerals. I. Theory. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44(2): 250-252.
- Universidad Autónoma Chapingo. 1996. Anteproyecto de Norma Oficial Mexicana de Procedimientos de Análisis de Suelos y Certificación de Laboratorios. Dirección General de Restauración y Conservación de Suelos, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México.
- van Reeuwijk, L.P. 1993. Procedures for soil analysis. International Soil Reference and Information Centre. Tech. Pap. 9, ISRIC-FAO, Wageningen.
- Verstraete, W. y Voets, J.P. 1977. Soil microbial and biochemical characteristics in relation to soil management and fertility. *Soil Biol. Biochem.* 9: 253-258.
- Villafuerte S., D. y García A., M.C. 1994. Los Altos de Chiapas en el contexto del neoliberalismo: causas y razones del conflicto indígena. *In: A propósito de la*

insurgencia en Chiapas. Asociación para el Desarrollo de la Investigación Científica y Humanística en Chiapas. pp 83-119.

Villar S., B., J. López M. y J. L. Arellano M. 1991. Caracterización de la erosión hídrica actual en el estado de Chiapas. *In*: Memorias del primer seminario sobre manejo de suelos tropicales en Chiapas. Anaya G. (ed.). Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. pp 39-41.

Vincent, J.M. 1975. Manual práctico de rizobiología. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.

Volke H., V. 1987. Enfoques para generar tecnología agrícola. Serie Cuadernos de Edafología 11. Centro de Edafología. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

Weissenhorn, C. Leyval, G. Belgy y Berthelin J. 1995. Arbuscular mycorrhizal contribution to heavy metal uptake by maize (*Zea mays* L.) in pot culture with contaminated soil. *Mycorrhiza* 5: 245-251.

Williams-Linera, G. y Ewell, J.J. 1984. Effect of autoclave sterilization of a tropical andept on seed germination and seedling growth. *Plant and Soil* 82: 263-268.

Wollum, A.G. y Paul, E.A. 1989. Microscopic methods for soil microorganisms. *In*: Methods of Soil Analysis, Part 2, Chemical and Microbiological properties. Page, A.L. (ed.). Agronomy Monograph No. 9. pp 781-802.

Walker, C. y Trappe, J.M. 1993. Names and epithets in the Glomales and Endogonales. *Mycol. Res.* 97(3): 339-344.

Young, A. 1976. Tropical soils and soil survey. Cambridge University Press.