

MICORRIZAS VESICULO - ARBUSCULARES EN PARCELAS QUE SE ENCUENTRAN EN SUCESION - REGENERACION EN LOS ANDES TROPICALES

M. Montilla*, R. A. Herrera** y M. Monasterio*

* *Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT).
Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.*

** *Instituto de Ecología y Sistemática. Academia de Ciencias de Cuba.
La Habana, Cuba.*

RESUMEN

En el piso andino de los páramos venezolanos (2.500-3.500 m) algunas comunidades campesinas utilizan en sus cultivos un tipo de manejo tradicional de rotación de parcelas en ciclos sucesionales. En este trabajo se analizan los cambios de la vegetación en términos de cobertura específica, y algunos relativos a la incidencia de las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) (% de incidencia de la micorrización, densidad de ocupación fúngica en el tejido radical, micelio externo), y el porcentaje de raicillas con pelos radicuales, en tres etapas de la regeneración con 1, 6 y 12 años de descanso.

Se comprobó que con el avance de la sucesión hay un incremento de la micotrofia en términos de porcentaje de infección, densidad de ocupación fúngica y micelio externo, junto con una disminución del porcentaje de raicillas con pelos radicuales. La parcela de 1 año muestra la menor diversidad de especies y los valores más bajos de colonización con MVA, está dominada por una especie no micorrizógena: *Rumex acetosella*. En la etapa de 6 años cobran importancia especies micotrofas que muestran un nivel de colonización elevado, lo que le imprimirá mayor capacidad de micorrización al ecosistema. En la fase de 12 años en la cual se observan las mayores cantidades de MVA y micelio externo, predominan las especies típicas de la vegetación natural del páramo andino, las cuales probablemente sean especies micotrofas obligatorias, dependientes de los hongos micorrizógenos para la obtención de nutrientes.

Palabras clave: Micorrizas vesículo-arbusculares. Sucesión vegetal. Agroecosistemas. Páramo. Alta montaña tropical.

SUMMARY

VESICULAR - ARBUSCULAR MYCORRHIZAE IN SUCCESSION - REGENERATION PLOTS OF THE TROPICAL ANDES

Some rural communities of the Venezuelan Andes (2500 - 3500 m) use a traditional rotation management in successional cycles for their crops. Different regeneration stages are found in these areas after the crops has been abandoned. This study analyses a vegetation changes in terms of specific cover, VAM incidence (percent and density of micorrhizal colonization, external mycelium) and percentage of rootlets with root hairs, in three regeneration stages with resting periods of 1, 6 and 12 years.

Increase of mycotrophy and the amount of external mycelium in the VAM as well as a decrease in the percent of rootlets with an increase in succession was confirmed. The one year plots showed a lesser variety of species and the lowest values of VAM colonization. This stage was dominated by a non mycorrhizal species; *Rumex acetosella*. In the 6 year stage, mycotrophic species which showed high colonization degree became more important giving the ecosystem a higher infective capacity. In the twelve year stage, where the highest amount of VAM and external mycelium was found, typical species of the paramo rosette-shrub predominated. These are probably obligate mycotrophic species which depend on mycorrhizogen fungi to obtain nutrients.

Key words: Vesicular-arbuscular micorrhizae. Plant succession. Agroecosystems. Paramo. Tropical high mountains.

INTRODUCCION

Los ecosistemas de páramo ocupan en los andes tropicales, el piso más alto, por encima de los 2.500 msnm hasta aproximadamente 4.800 m., donde comienzan las nieves perpetuas. La situación casi ecuatorial y la altitud, tienen importantes implicaciones ecológicas pues determinan ritmos ambientales que estructuran un tipo de habitat único "El Páramo Tropical" (Monasterio, 1980). Con clima de bajas temperaturas medias diarias a lo largo del año pero con ciclos diarios de temperatura relativamente amplios y fotoperiodismo casi constante (Azocar y Monasterio, 1980).

Los suelos de páramo debido al escaso tiempo de evolución y a las características del material geológico parental, muestran bajo contenido de cationes cambiables y pH ácido. Así mismo, el contenido de materia orgánica es alto, probablemente como consecuencia de la lenta descomposición (Malagón, 1982).

En el piso andino (2.500 - 3.000 m) de los páramos de Venezuela se mantiene todavía, aunque en proceso de transformación, un sistema campesino tradicional de uso de la

tierra que consta de dos fases complementarias: el ciclo de cultivo de papa y cereales, que implica la destrucción de la vegetación natural y su incorporación al suelo como abono verde, iniciándose así el período de cultivo, el cual puede prolongarse por dos o tres ciclos de cosechas consecutivas; y el ciclo de sucesión regeneración que lleva, a través de una secuencia de cambios, al restablecimiento de la vegetación natural con la consecuente recuperación de la aptitud de la parcela para ser sembrada (Sarmiento *et al.*, 1991).

Aunque en los ecosistemas de alta montaña tropical no es bien conocido el papel de la micorrizas (Malloch *et al.*, 1980), es de suponer que debido a las condiciones edáficas extremas mencionadas, las plantas hayan desarrollado mecanismos de adaptación para optimizar el uso de nutrientes, entre los cuales las micorrizas podrían jugar un papel importante.

Las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) se encuentran en gran cantidad en especies vasculares, se ha señalado que influyen en el creci-

miento de las plantas, el ciclado de nutrientes, la composición de las comunidades vegetales y en la regeneración de ecosistemas disturbados, al afectar diferencialmente el desarrollo de las distintas especies (Mosse *et al.*, 1980; Janos, 1984). Janos (1980) postuló que en la sucesión vegetal de ecosistemas tropicales, las especies pioneras no serán micorrízicas, mientras que las especies serales intermedias tienden a ser micotrofas facultativas y micotrofas obligatorias las de etapas serales maduras. Por otra parte, Baylis (1975) sugirió que la dependencia de las especies vegetales de las MVA está correlacionada con la estructura

de las raicillas y la abundancia de los pelos radicales.

En el presente estudio proponemos caracterizar los cambios de cobertura específica de la vegetación en distintas fases sucesionales después de abandonado el cultivo, en un agroecosistema de páramo; determinar la presencia de micorrizas VA en las especies dominantes en cada una de ellas, y comparar la incidencia de tales MVA en dichas etapas de la sucesión y regeneración, a través del análisis del porcentaje de colonización VA, la densidad de dicha colonización micorrízica y el porcentaje de raicillas con pelos radicales.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de estudio

El área de estudio está localizada en el Páramo de Gavidia, Estado Mérida, Venezuela (8° 40' N, 70° 54' W), a una altitud de 3.300 m. El clima de la región muestra un patrón de precipitación bimodal, con aproximadamente 1.100 mm de lluvia y una temperatura media diaria de 8 °C, estimados estos datos a partir de isoyetas e isotermas (Contreras y Terán, 1981).

Los análisis se realizaron en una secuencia de tres parcelas adyacentes con 1, 6 y 12 años de descanso, después de abandonado el cultivo de papas (*Solanum tuberosum subespecie andigenum*). Las parcelas se encontraban sobre un abanico coluvial, con una pedregosidad entre el 15 y 25% y una pendiente entre el 20 y 25%, siendo las características geológicas, geomorfológicas y

edáficas de las mismas muy similares. En la Tabla 1 se observa que en todas las parcelas los suelos son ácidos y los valores de carbono orgánico y nitrógeno son parecidos, el fósforo es el único elemento que se encuentra en concentraciones ligeramente más altas en la parcela de 1 año de reposo, debido posiblemente a los residuos de la fertilización aplicada al cultivo con anterioridad.

Cobertura de la vegetación

Para el análisis de la cobertura de la vegetación se instalaron parcelas permanentes de 100 m² en las fases de regeneración con 1, 6 y 12 años de reposo. En cada parcela se realizaron censos florísticos. La cobertura específica se determinó mediante 100 puntos distribuidos al azar utilizando el método del "cuadrado puntual", con una varilla de

TABLA 1

Características físicas y químicas de los suelos en cada etapa sucesional. N = 5.

Etapa Sucesional	Clase Textural	pH	C. O. (%) (Oxidación)	N (%) (Kjeldahl)	P (mg kg ⁻¹) (Brady)
1	F	4.8 ± 0.1	10.1 ± 0.2	0.59 ± 0.03	27.7 ± 5.4
6	F	4.9 ± 0.1	10.1 ± 0.2	0.57 ± 0.04	19.4 ± 3.5
12	Fa	4.8 ± 0.1	10.2 ± 0.2	0.60 ± 0.03	21.4 ± 5.3

F: Franco, Fa: Franco arenoso, C. O.: Carbono orgánico.

4 mm de diámetro. La cobertura se expresó en porcentaje, usando la metodología de Fariñas (1975).

Microtrofía de las especies

Para el análisis de la colonización micorrízica, se colectaron tres muestras de cada una de las 20 especies dominantes en los estadios de la sucesión. Las raicillas fueron lavadas, cortadas en segmentos, agitadas en agua para garantizar el azar en cada muestra y teñidas por el método de Phillips y Hayman (1970). El análisis de presencia o ausencia de las MVA fue realizado con el microscopio esteroscópico, asignándoseles, 4 categorías: No micotrofas (NM), Micotrofas con poca (Mp), intermedias (Mi) y abundante (Ma) colonización micorrízica VA.

Grado de micorrización del ecosistema

Para conocer el comportamiento de la micotrofia del ecosistema, sin considerar la especie de los hospedantes presentes, así como obtener la información de la distribución vertical de las MVA y de la suce-

sión, se colectaron en cada parcela 5 monolitos al azar de 100 cm² de superficie y se separaron en capas de 0-5, 5-10 y 10-15 cm de profundidad.

Las raicillas fueron separadas, lavadas, cortadas en segmentos de aproximadamente 1 cm y tratadas según el método de Phillips y Hayman (1970). A partir de allí, se determinó el porcentaje de infección por el método de las intersecciones de Giovannetti y Mosse (1980), expresándose el valor final como porcentaje de micorrización de las raicillas y la densidad de la colonización micorrízica, que proporciona una medida de distribución de las MVA a través del sistema radical, por el método de Densidad Visual (Herrera *et al.*, 1984). La cantidad de endófitos por unidad de superficie se calculó a partir del porcentaje de ocupación fúngica y la cantidad de raicillas por metro cuadrado.

Simultáneamente fue determinado el porcentaje de raicillas con pelos radicales en cada muestra utilizando el principio del método Giovannetti y Mosse (1980), y contando con las

intersecciones de los segmentos de raicillas con y sin pelos radicales. Para determinar el micelio externo, se utilizó un método cualitativo microscópico, mediante el cual se

asignaron distintas categorías de micorrización de 0 a 5 asumidas en dependencia de la densidad visual del micelio externo en cada muestra lavada cuidadosamente.

RESULTADOS Y DISCUSION

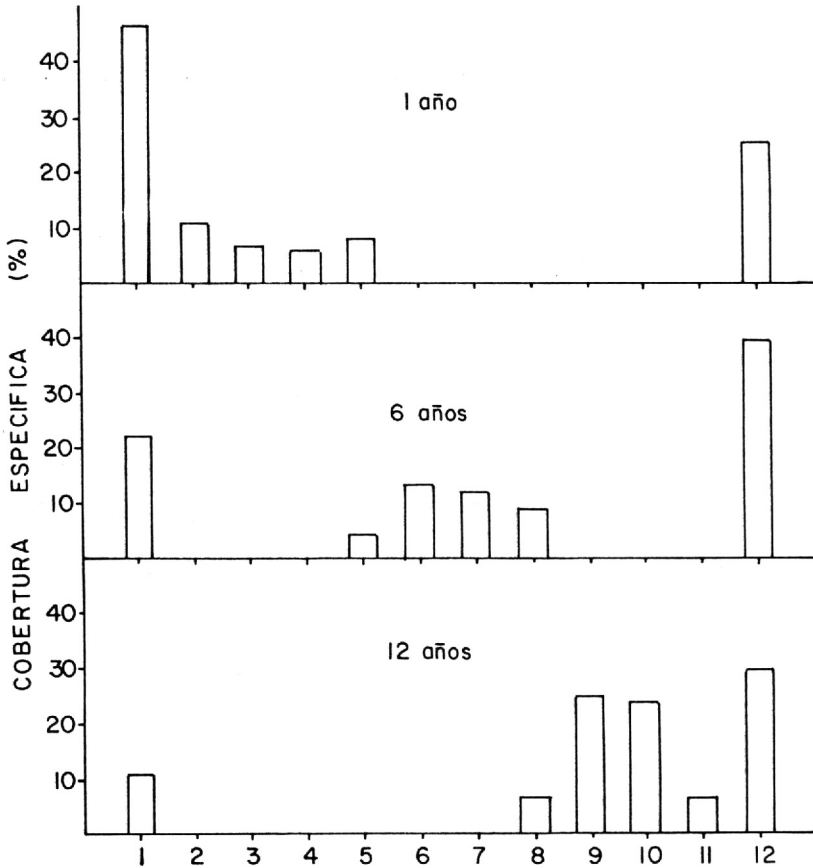
La Figura 1 muestra los cambios en la cobertura relativa de las especies en las distintas fases de la sucesión vegetal, representándose por separado sólo aquéllas especies dominantes que sobrepasan el 5% de cobertura, mientras que las especies que no llegan a este porcentaje se

agrupan en una misma barra. En la etapa temprana de un año de descanso, muestra dominancia una sola especie: *Rumex acetosella*, una hierba perenne que alcanza el 47% de la cobertura específica, seguida por otras herbáceas como gramíneas y especies del género *Lachemilla*.

TABLA 2

Lista de las especies estudiadas y sus familias. NO micotrofas (NM) y micotrofas con poca (Mp), intermedia (Mi), o abundante (Ma) infección micorrízica VA.

FAMILIA	ESPECIE	PRESENCIA AUSENCIA
Compositae	<i>Bacharis prunifolia</i>	Ma
Compositae	<i>Espeletia schultzii</i>	Ma
Compositae	<i>Gnaphalium paramorum</i>	Mp
Compositae	<i>G. purpureum</i>	Mi
Compositae	<i>Stevia elongata</i>	Mi
Compositae	<i>Senecio formosus</i>	Ma
Geraniaceae	<i>Geranium sp.</i>	Mp
Gramineae	<i>Poa annua</i>	Mp
Gramineae	<i>Agrostis jhanii</i>	Mp
Gramineae	<i>Trisetum irazuense</i>	Mi
Guttiferae	<i>Hipericum laricoides</i>	Ma
Iridiaceae	<i>Orthosanthus chimborasensis</i>	Mi
Papilionaceae	<i>Lupinus meridanus</i>	Mp
Poligonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	NM
Rosaceae	<i>Acaena cilindrostachya</i>	Mp
Rosaceae	<i>A. elongata</i>	Ma
Rosaceae	<i>Lachemilla fulvescens</i>	Ma
Rosaceae	<i>L. hirta</i>	Ma
Rosaceae	<i>L. verticillata</i>	Mi
Crassulaceae	<i>Echeverria venezuelensis</i>	Mi



ESPECIES VEGETALES EN LA SUCESION

- | | |
|----------------------------------|---|
| 1.- <i>Rumex acetosella</i> | 7.- <i>Senecio formosus</i> |
| 2.- <i>Agrostis jhanii</i> | 8.- <i>Porotrichum</i> sp. |
| 3.- <i>Poa annua</i> | 9.- <i>Hypericum laricoides</i> |
| 4.- <i>Lachemilla fulvescens</i> | 10.- <i>Espeletia schultzii</i> |
| 5.- <i>L. hirta</i> | 11.- <i>Orthosanthus chimboracensis</i> |
| 6.- <i>Trisetum irazuense</i> | 12.- Otras especies |

FIG. 1.—Cobertura específica de la vegetación (%) en las etapas de la sucesión vegetal. Se representan por separado sólo aquellas especies dominantes que sobrepasan el 5 % de cobertura, y las especies que no llegan a este porcentaje se agrupan en una misma barra.

En la etapa intermedia de 6 años, continua dominando *R. acetosella*, pero su cobertura disminuye hasta alrededor de 20%, comenzando a aumentar la importancia relativa de otras especies. En la parcela de 12 años de descanso, dominan especies típicas de la asociación vegetal denominada por Monasterio (1980) como el rosetal-arbustal paramero: *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricoides*, desplazando a *R. acetosella* al tercer lugar en la dominancia específica.

Debido a los escasos estudios realizados no se tiene un conocimiento claro del tipo, distribución e importancia de las micorrizas en la alta montaña tropical. En este trabajo se ha evidenciado la presencia de MVA, principalmente con especies de hongos del género *Glomus*. De una muestra de 20 especies vegetales (Tabla 2) se obtuvo que el 95% presentó infección, cifra muy alta si consideramos el criterio de Ferrer y Herrera (1988), quienes hacen referencia a una alta micotrofia cuando se encuentra valores superiores al 50%.

Sólo *R. acetosella* no mostró infección con MVA, esta especie

pertenece a la familia Poligonaceae, que según Gerdemann (1975) ha sido considerada tradicionalmente como no micorrízica. También en pastizales de zonas templadas se ha encontrado que esta especie no es micotrofa (Berch *et al.*, 1988).

Se observó que con el avance de la sucesión hay un incremento de la micotrofia, expresada como densidad del hongo VA (Fig. 2a), porcentaje de micorrización (Fig. 2b), cantidad de micelio externo (Fig. 2d), o como cantidad de endófito de MVA por unidad de superficie (Tabla 3), los cuales aumentan notablemente desde el estadio de 1 año hasta el de 6 años, tendiendo a estabilizarse en la etapa de 12 años; junto con una disminución gradual del porcentaje de raicillas con pelos radicales (Fig. 2c). Estos resultados validan la hipótesis de Janos (1980) quien predijo un incremento gradual de hongos micorrizógenos y especies micotrofas durante la sucesión.

En cuanto a la distribución vertical de la colonización micorrízica (Tabla 4), no se observa un patrón definido, ni se encuentran diferencias significativas (Test de Duncan, $p = 0.01$) entre las profundidades

TABLA 3

Cantidad de raicillas y de endófito de MVA por unidad de superficie ($g\ m^{-2}$) en las parcelas de la sucesión vegetal (0-15 cm de profundidad $N = 5$).

	ESTADO SUCESIONAL (AÑOS)		
	1	6	12
Raicilla ($g\ m^{-2}$)	58.30 ± 31.01	87.86 ± 67.12	88.69 ± 76.05
Endofito de MVA ($g\ m^{-2}$)	0.82 ± 0.40	9.76 ± 4.03	11.18 ± 4.85

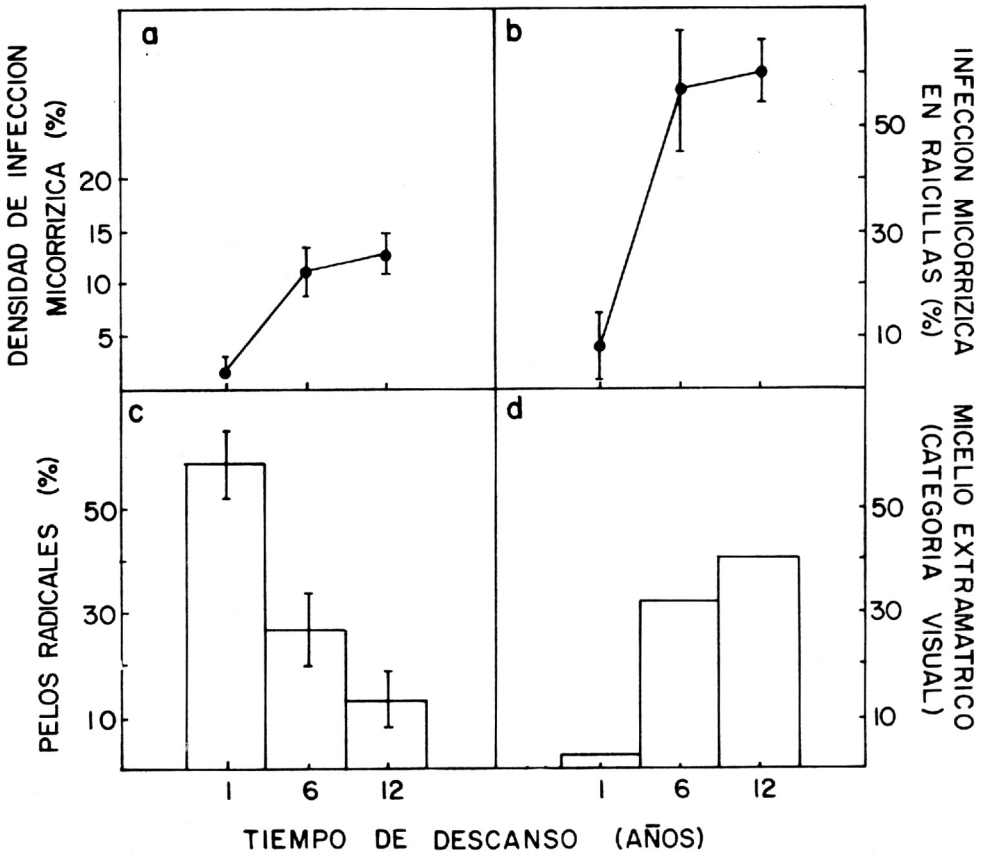


FIG. 2.—a) Densidad de infección micorrízica (% de ocupación fúngica de las raicillas) en las etapas de la sucesión vegetal. $n = 5$ muestras.

b) Infección micorrízica (% de segmentos de raicillas infectados) en las etapas de la sucesión vegetal. $n = 5$ muestras.

c) Porcentaje de raicillas con pelos radicales en los estadios de la sucesión vegetal $n = 5$ muestras.

d) Densidad de micelio externo en las etapas sucesionales. Categorías visuales. $n = 5$ muestras.

en cada etapa sucesional. Mientras que entre parcelas, la de 1 año difiere significativamente con respecto a las de 6 y 12 años, que muestran mayor infección y que son estadísticamente iguales.

La parcela de 1 año de descanso,

muestra los valores más bajos de infección con MVA y los más altos porcentajes de raicillas con pelos radicales, como se señaló, está fuertemente dominada por *R. acetosella*, una especie no micorrizógena, que tiene características de especie pio-

TABLA 4

Distribución vertical de la colonización micorrízica (% de segmentos micorrizados) en las parcelas sometidas a diferentes períodos de descanso. Los números representan porcentajes de segmentos micorrízicos de acuerdo con el método de Giovannetti y Mosse (1980). Las medias ($N = 5$) que no muestran una letra en común difieren significativamente (Test de Duncan $P = 0.01$).

Profundidad (cm)	ESTADO SUCESIONAL (AÑOS)		
	I año	6 años	12 años
	(%) ($x \pm s$)	(%) ($x \pm s$)	(%) ($x \pm s$)
0 - 5	9.87 \pm 8.36 (a)	49.02 \pm 18.8 (b)	58.94 \pm 10.3 (b)
5 - 10	7.29 \pm 7.98 (a)	59.97 \pm 4.8 (b)	60.87 \pm 3.6 (b)
10 - 15	6.04 \pm 4.57 (a)	64.23 \pm 4.3 (b)	62.77 \pm 3.7 (b)
TOTAL	7.99 \pm 7.1	57.28 \pm 12.8	60.56 \pm 6.6

nera y muestra abundantes pelos radicales distribuidos uniformemente en sus raicillas, de acuerdo con Baylis (1975) pertenecería al tipo de plantas con raíces "graminoides", en general capaces de crecer sin micorrizas VA. Chilvers y Daft (1981); Ferrer y Herrera (1988), encontraron una estrecha relación entre la incidencia de pelos radicales y la producción de micorrizas, planteándose que esta relación tiende a ser mutuamente excluyente. En esta etapa temprana, la entrada sucesional de algunas especies micotrofas garantizarán el potencial micorrizógeno del ecosistema.

Reeves *et al.* (1979); Janos (1980) señalan que las plantas no micorrizógenas son colonizadoras efectivas en hábitats disturbados, debido a que las perturbaciones naturales o inducidas por el hombre, pueden causar una notable reducción o pérdida de las poblaciones de MVA, disminuyéndose la probabilidad de mico-

rización. Además, si el agente disturbante es la introducción de cultivos con baja micorrización como podría ser el caso de *S. tuberosum* (Mosse *et al.*, 1980), el espectro de plantas hospedantes se vería notablemente reducido para el inóculo del hongo. Aún así sería necesario caracterizar la micotrofia en la subespecie *andigenum* cultivada en estos páramos.

Por otra parte, la aplicación de fertilizantes químicos durante el cultivo aumenta la disponibilidad de nutrientes y entre ellos el fósforo. Existen evidencias para pensar que altos niveles de este elemento, aunque sean transitorios, pueden afectar el establecimiento de las MVA (Azcón *et al.*, 1978). Para tener un cuadro completo de la situación de los suelos de este agroecosistema se necesitan estudios de esporas y de potenciales de colonización micorrízica de los suelos.

En la etapa seral de 6 años cobran

importancia en la cobertura otras especies micotrofas como *Senecio formosus* y *Trisetum irazuense* que muestran alta infección, esto aumenta la presencia de MVA en el campo con el consiguiente incremento en las cantidades de micelio externo, que le imprimirá mayor capacidad de micorrización al sistema. En el estadio de 12 años donde se incrementa la complejidad estructural y la composición de especies, se observan las mayores cantidades de micelio externo y predominan las especies *Espeletia schultzei* e *Hypericum lauricoides*; que muestran el tipo de raicilla "magnolióide", sin ningún desarrollo de pelos radicales y que, de acuerdo con Baylis (1975), sean probablemente micotrofas obligatorias, dependientes de los hongos micorrizógenos para la obtención de nutrientes.

En ciertos ecosistemas el nivel de algunos nutrientes y especialmente, de fósforo disponible decre-

ce con la sucesión secundaria (Odum, 1969; Reeves, 1984). Bajo tales condiciones las plantas que sobrevivirán estarán más capacitadas para competir por los elementos poco disponibles, por lo que habrá una presión de selección hacia respuestas que optimicen la captación y uso de nutrientes, como podría ser el caso de la micotrofia.

En experimentos recientes de laboratorio y de campo Allen y Allen (1988) observaron que la densidad y cobertura de las especies no micotrofas de las fases tempranas fueron reducidas después de inocular con hongos micorrizógenos. Esta acción de las MVA respondería por los incrementos en las tasas sucesionales que se producen al aumentar la micotrofia, induciendo en las especies serales tardías mayores habilidades competitivas con respecto a las serales tempranas no micotrofas o facultativas.

CONCLUSIONES

En estos suelos de la alta montaña tropical, sometidos a un tipo de manejo agrícola tradicional, que implica un ciclo de cultivo asociado a un largo período de descanso, se pudo observar que durante el avance de la sucesión-regeneración hay un incremento notable de la micotrofia, desde la parcela de un año hasta la de seis años de descanso, con tendencia a estabilizarse en la parcela con doce años de descanso, junto con una disminución de los pelos radicales. En este caso

se da validez a la hipótesis de Janos (1980) que sugiere el incremento de los hongos micorrizógenos y de las especies micotrofas con la sucesión vegetal.

Así mismo, las micorrizas VA, como agentes que optimizan la captación de nutrientes durante la sucesión, contribuirían a la acumulación de los mismos en la vegetación, siendo esta el abono verde que se incorporará al suelo cuando se rompe el ciclo de regeneración y se comienza un nuevo ciclo de cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del Programa "Ecosistemas de Montañas Tropicales: TME-IUBS, MAB-UNESCO. Agradecemos las subvenciones del CDCHT-Universidad de Los An-

des (Proyecto C-314-86), del CONICIT-Región Los Andes (Proyecto S₁-CRA-005) y de ROSTLAC-UNESCO (Contrato 241,768.7). Agradecemos al personal de estas instituciones por la gran colaboración prestada.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, E. and ALLEN, M., 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh sites: Effects of mycorrhizal fungi. *Amer. J. Bot.* 75: 257-266.
- AZCON, R., MARIN, A. and BAREA, J. M., 1978. Comparative role of phosphate in soil or inside the host on the formation and effects of endomycorrhiza. *Plant and Soil*, 49: 561-567.
- AZOCAR, A. and MONASTERIO, M., 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. En: Estudios Ecológicos en Los Páramos Andinos. M. Monasterio (Ed). 207-224, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- BAYLIS, G. T., 1975. The magnolioid mycorrhiza and micotrophy in roots systems derived from it. In: Endomycorrhizas. F. Sanders, B. Mosse and P. Tinker (Eds). 373-389. Academic Press. London.
- BERCH, S., GAMET, S. and DEO, E., 1988. Mycorrhizal status of some plants of south-wettern British Columbia. *Can. J. Bot.*, 66: 1924-1928.
- CHILVERS, M. T. and DAFT, M. F., 1981. Mycorrhizas of the Llundflorae. II. Mycorrhiza formation and incidence of roots hairs in field grown *Narcissus L.*, *Tulipa L.* and *Cuscuta L.* cultivars. *New Phytol.*, 89: 247-261.
- CONTRERAS, N. and TERAN, E., 1981. Clasificación de tierras con propósitos múltiples en el área de Gavidia. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- FARIÑAS, M., 1975. Análisis de la vegetación de páramo, ordenamiento y correlación con factores edáficos-climáticos. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- FERRER, R. and HERRERA, R. A., 1988. Micotrofia en Sierra del Rosario. En: Ecología de Los Bosques Siempreverdes de Sierra del Rosario, Cuba. R. A. Herrera, L. Menéndez, M. Rodríguez y E. García (Eds). Proyecto Mab # 1. La Habana, Cuba.
- GERDEMANN, J. W., 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: The development and function of roots. J. Torrey and D. Clarkson (Eds). Third Cabot Symp., Academic Press. London.
- GIOVANNETTI, M. and MOSSE, B., 1980. An evaluation of techniques for measuring VA-Mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.*, 84: 489-500.
- HERRERA, R. A., FERRER, R. and PRIKRIL, Z. 1984. Determinación colorimétrica de la densidad de infección en micorrizas VA por extracción de azul de tripan. II. Comparación con otros métodos. *Acta Bot. Cubana*, 20: 159-175.
- JANOS, D. P., 1980. Mycorrhizal influence tropical succession. *Biotrópica* (Supple.), 12: 56-64.

- JANOS, D. P., 1984. Methods of VA mycorrhiza research in the lowland wet tropics. In: Physiological ecology of plants of the wet tropics. E. Medina, H. Mooney and C. Vasques-Yanes (Eds). 173-187. Junk, The Hague.
- MALAGON, D., 1982. Evolución de los suelos de los páramos andinos. CIDIAT. Mérida, Venezuela.
- MALLOCH, D., PIROZYSKI, D. and RAVEN, P., 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (A review). Proc. Natl. Academic Sci. U.S.A. 77: 2113-2118.
- MONASTERIO, M., 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. M. Monasterio (Ed). 93-159. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MOSSE, B., STRIBLEY, D. and LETACON, F. 1980. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In: Advances in microbial ecology. M. Alexander (Ed). 137-209. Plenum Press. New York.
- ODUM, E., 1969. The strategy of ecosystem development. Science, 164: 262-270.
- PHILLIPS, J. and HAYMANN, D. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. Mycol. Soc., 55: 158-161.
- REEVES, F., WAGNER, D., MOORMAN, T. and KIEL, J., 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environments. Amer. J. Bot., 66: 6-13.
- REEVES, F. D., 1984. Survival of VA mycorrhizal fungi-interaction of secondary succession, mycorrhizal dependency in plants, and resource competition. Proc. of the 6th North American Conference on Micorrhizae. 110-113. Oregon, U. S. A.
- SARMIENTO, L., MONASTERIO, M. and MONTILLA, M., 1990. Succession, Regeneration, and Stability in high andean ecosystems and agroecosystem: The rest-fallow strategy in the "Páramo de Gavidia", Mérida, Venezuela. Geographica Bernensia, African Studies. Series, A8: 151-157.

Recibido: 28-5-91.
Aceptado: 23-7-91.