

EFFECTO DEL USO ANTERIOR DE LA TIERRA SOBRE LA NODULACION DE *Pentaclethra macroloba*¹

Douglas Boucher *
Catherine Bach **
Diane DeSteven ***
Jean Stout ****
John Vandermeer **

ABSTRACT

Effect of the previous land use on the nodulation of *Pentaclethra macroloba*. An experiment with seedlings of the tree *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze tested the hypothesis that extended periods without growth of legumes will reduce subsequent nodulation due to a lowered population of *Rhizobium* bacteria in the soil. The percentage of seedlings forming nodules was lower in soils from peyibaye palm plantations, than in soils from adjacent rainforest, while the weight and number of nodules showed no significant difference. "Nodulation" should be separated into at least two different parameters: probability and degree of nodulation.

INTRODUCCION

La fuente más importante del nitrógeno fijado para la biosfera es el mutualismo entre las leguminosas y bacterias del género *Rhizobium* (5). Aunque cualquiera de los miembros del mutualismo puede sobrevivir solo bajo ciertas condiciones ambientales, en general cada población crece mejor en asociación. Específicamente las poblaciones de *Rhizobium* suelen bajar en forma exponencial en suelos que carecen de las especies apropiadas de

leguminosas (9). Estas bacterias permanecen en el suelo como saprófitas, en densidades reducidas, cuando no están asociadas, y sus números incrementan rápidamente cuando se plantan las leguminosas apropiadas. En estudios con el trébol y otras especies cultivadas se ha mostrado que incrementos en la densidad de *Rhizobium* pueden favorecer una mayor nodulación (10). Esto sugiere la posibilidad de que la nodulación de plántulas puede verse reducida si el suelo en el cual se siembran no ha sostenido una población de leguminosas por mucho tiempo.

Se hizo un experimento piloto para explorar esta última posibilidad, utilizando la especie leguminosa (Mimosoideae) *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze (gavilán). Este árbol es un elemento común de los bosques tropicales desde Nicaragua hasta Brasil, y puede tener un valor de importancia cercano al 30%. Es una especie maderable importante en algunas regiones y ha sido estudiado en detalle por Hartshorn (6).

El experimento se hizo entre febrero y mayo de 1977, en la estación de investigaciones "La Selva" de la Organización para Estudios Tropicales (O.T.S), cerca de Puerto Viejo de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica (Fig. 1). Este sitio,

1/ Recibido para publicación el 5 de diciembre de 1983.

* Département des Sciences biologiques, Université du Québec à Montréal C.P. 8888, Succ. "A" Montréal, Québec H3C 3 P8. Canada.

** Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109. Estados Unidos

*** Department of Botany, Duke University, Durham, N.C. 27706. Estados Unidos

**** Department of Entomology, Michigan State University, East Lansing, Michigan 48824. Estados Unidos

Fig. 1 -Localización de la estación de investigación "La Selva" en Costa Rica.

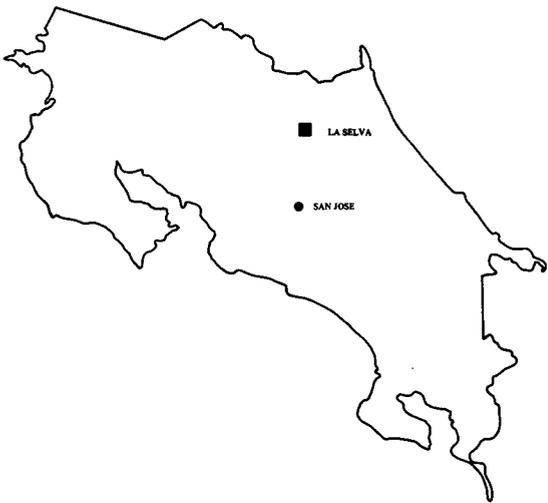
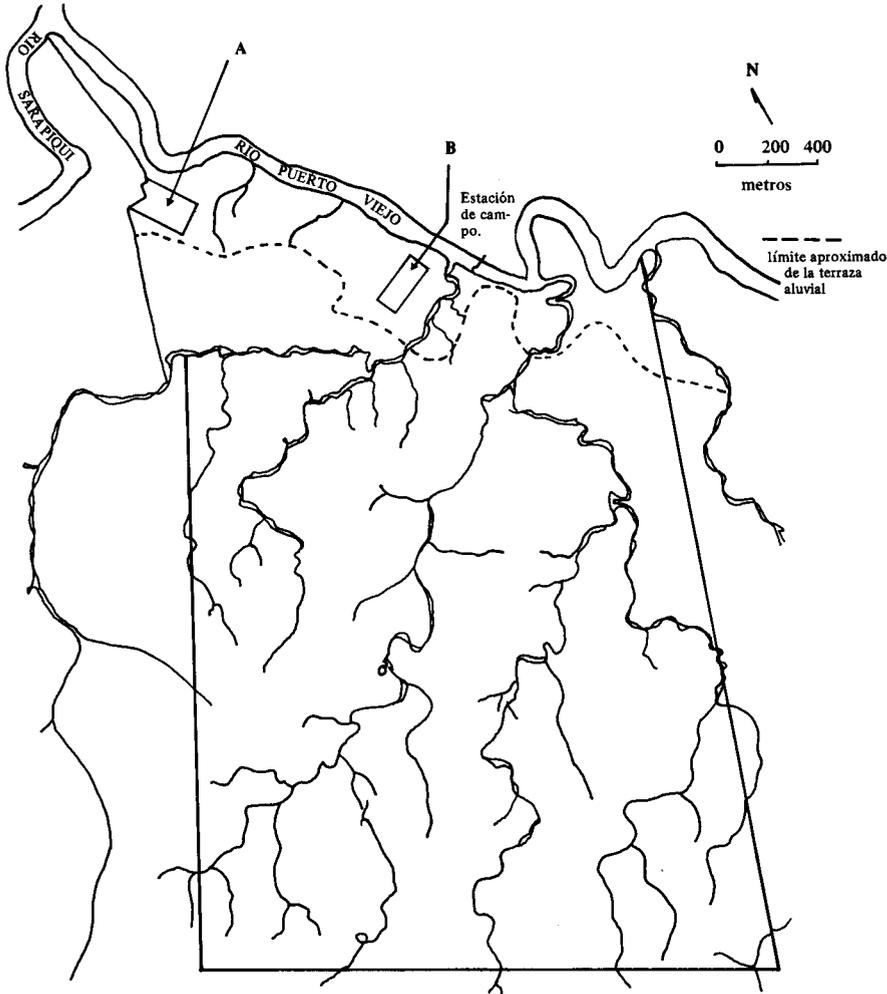


Fig. 2 -Mapa de la estación de investigación "La Selva", mostrando las áreas A y B. Fuente: Bourgeois *et al.*, (3).

**FINCA LA SELVA
PUERTO VIEJO DE SARAPIQUI**



ubicado a latitud 10°26'N., longitud 83°59'O., y a una altitud de 100 m, recibe aproximadamente 4000mm de lluvia por año y su vegetación corresponde al Bosque Húmedo Tropical de acuerdo con Holdridge *et al.*, (7). Los árboles maduros de *Pentaclethra* que dominan este bosque tienen nódulos abundantes y grandes en sus raíces. Sus semillas son grandes y germinan rápidamente después del desprendimiento; las plántulas alcanzan la altura de 50 cm, en pocos meses. Plántulas de este tamaño, en el bosque natural, invariablemente muestran una nodulación abundante.

Se establecieron dos plantaciones de palma de pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K., Palmae) en la finca "La Selva" en los años 1958-1959 (8). Estas plantaciones, una de las cuales ("B", Figura 2) contiene también árboles de laurel (*Cordia alliodora* Ruiz y Pavon, Boraginaceae) y cacao (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae), tienen una cobertura herbácea baja de gramíneas y ciperáceas. Ya que todas las plantas dominantes de estas plantaciones son miembros de familias no leguminosas, se anticipaba que las poblaciones de *Rhizobium* en sus suelos podrían estar bastante reducidas en comparación con el bosque adyacente, dominado por *Pentaclethra macroloba*. Estas poblaciones reducidas de *Rhizobium* podrían dar como resultado una nodulación reducida de plántulas de *Pentaclethra* sembradas en suelos de plantación, comparadas con plántulas sembradas en suelos de bosque.

MATERIALES Y METODOS

Los suelos en ambas áreas de estudio ("A" y "B" Figura 2) se formaron de aluvión reciente, y pertenecen a la misma serie, La Selva I. Son arcillosos y de color oscuro; los datos físico-químicos se presentan en el Cuadro 1 (3). Las dos áreas difieren en su elevación sobre el Río Puerto Viejo, y por consecuencia tienen diferentes frecuencias de

inundación. El área en el límite oeste de la propiedad, A, está en la terraza mas baja del río, y se inundó dos veces en diez años (1969-1978). El área B tiene una elevación un poco mayor, y nunca se inundó durante este período. Además, los suelos de las dos áreas muestran diferencias de color y textura. Así, sólo pueden compararse válidamente los suelos de plantación y bosque de una sola área.

Se tomaron muestras de suelo de las dos plantaciones y de los bosques adyacentes, y se llenaron latas de aluminio tamaño No. 2 con suelo hasta una profundidad de 50 cm, (2 litros); se hicieron huecos en el fondo de las latas para drenaje. Se hicieron siete repeticiones de cada uno de los cuatro tipos de suelo. Se colectaron semillas de *Pentaclethra macroloba* en el bosque maduro, las cuales son suaves y planas y miden aproximadamente 3 cm de diámetro; se escogieron únicamente semillas que no habían germinado o cuya radícula no había penetrado en el suelo. Las semillas se sembraron en la superficie del suelo, una en cada lata, el 16 de febrero 1977 y las latas se pusieron a pleno sol en la plantación B. Aparte de mantenerlas libre de malas hierbas, las latas no fueron perturbadas durante el período experimental. También se sembró otro grupo de 28 latas con semillas de calabaza (*Cucurbita pepo* L.), con 3 semillas por lata. Se hizo esto como un "ensayo biológico" crudo de diferencias entre suelos de plantación y bosque que no están relacionadas a sus poblaciones respectivas de *Rhizobium*.

Se cosecharon todas las plantas el 27 de mayo. Se midió las alturas de las plántulas de *Pentaclethra* y se sacaron de las latas cuidadosamente. Se lavó el suelo de las raíces sobre un tamiz para evitar la pérdida de nódulos. Se quitaron los nódulos de las raíces y se obtuvo su peso fresco en una microbalanza "Mettler"; también se determinó el peso húmedo total de la plántula y la longitud total de sus raíces primarias y secundarias. En el

Cuadro 1. Datos físico-químicos del suelo de la serie La Selva

Horizonte	Profundidad (cm)	pH	%C	%N	C.C.I. (meq/100 g)	P total (%)	K total (%)	% Arena	% Lima	% Arcilla
A ₁₁	0-15	4,0	3,80	0,49	23,7	0,10	0,07	5,0	18,5	76,5
A ₁₂	15-70	4,6	0,70	0,14	13,7	0,09	0,06	5,1	18,2	76,7
B ₂₁	70-120	4,9	0,30	0,05	10,7	0,08	0,07	4,5	18,5	77,0
B ₂₂	120-150	5,2	0,00	0,00	9,4	0,11	0,04	4,6	25,2	70,2
B ₂₃	150 +	5,4	0,00	0,00	12,1	0,12	0,01	5,6	33,6	60,8

FUENTE: Bourgeois *et al.*(3).

caso de la calabaza, se midieron las longitudes de los últimos cuatro entrenudos de cada planta.

RESULTADOS

Los porcentajes de plántulas de *Pentaclethra* que formaron nódulos, se muestran en el Cuadro 2. El porcentaje de plantas con nódulos fue más alto en el suelo de bosque en cada una de las comparaciones. La diferencia tiene significancia estadística en el área A ($p < 0,05$ según la prueba de G con Corrección de Yates para continuidad 11, pero no en el área B. La diferencia también tiene

significancia estadística si se combinan los datos de las dos áreas.

El Cuadro 3 muestra los promedios y desviaciones típicas de los datos siguientes de plántulas de *Pentaclethra*: número de nódulos, peso total de nódulos, peso por nódulo, y altura de la planta. No hay diferencia significativa entre bosque y plantación para ninguna de estas medidas. Tampoco se refleja el incremento en porcentaje de nodulación de *Pentaclethra* en suelos de bosque en la comparación de sobrevivencia y crecimiento de calabaza en las dos áreas (Cuadro 4).

Cuadro 2. Efecto del uso de la tierra sobre la probabilidad de nodulación de plántulas de *Pentaclethra*¹.

Area	Porcentaje de plántulas noduladas	
	Suelo de plantación	Suelo de bosque
A	29	100
B	29	57
Combinado	29	79

¹ Ensayo realizado en latas de aluminio.

Cuadro 4. Efecto del uso de la tierra sobre el crecimiento de la calabaza¹.

Area	Uso anterior de la tierra	
	Plantación	Bosque
A	19,1 (8,4)	15,5 (3,0)
B	15,6 (4,8)	... ²

1/ Datos: promedio (desviación típica en paréntesis) de la longitud total de las últimas cuatro distancias internodulares de la planta.

2/ Todas las plantas murieron.

Cuadro 3. Efecto del uso de la tierra sobre el grado de nodulación de plántulas de *Pentaclethra*¹

Parámetros	Area A		Area B	
	Plantación	Bosque	Plantación	Bosque
Número de nódulos/plántula	105,2 (150,4)	34,4 (27,2)	7,2 (11,5)	15,9 (23,8)
Peso total de nódulos por plántula (mg)	235 (317)	76 (85)	4 (6)	61 (110)
Peso por nódulo (mg)	2,4 (0,4)	1,7 (1,1)	0,6 (0,2)	2,8 (1,6)
Altura de la plántula (cm)	46,2 (13,0)	44,4 (9,1)	42,2 (7,4)	37,4 (9,8)

1/ Datos: promedio (desviación típica en paréntesis) de cada parámetro.

DISCUSION

Un porcentaje mayor de plantas de *Pentaclethra* formaron nódulos en los suelos del bosque dominado por *Pentaclethra*, que en los suelos de plantación. Esta diferencia no parece deberse a diferencias en factores edáficos que favorecen el crecimiento, ya que no hubo ventaja en el crecimiento en suelo de bosque ni para *Pentaclethra* ni para calabaza. Así, parece razonable atribuir las diferencias en porcentaje de nodulación a una población mayor de *Rhizobium*.

Sin embargo, esta diferencia en porcentaje de nodulación no parece traducirse en una diferencia en el número o el peso de nódulos formados. Es evidente que no debe considerarse la nodulación como un solo parámetro. Al menos deben separarse la probabilidad de nodulación (medida por el porcentaje de plantas que forman nódulos) y el grado de nodulación (medido por el número o peso de nódulos). En este experimento, aparentemente la población de *Rhizobium* afectó la probabilidad, pero no el grado de nodulación.

Se puede explicar esta situación fácilmente, dado el conocimiento del funcionamiento del mutualismo leguminosa-*Rhizobium*. Los nódulos pueden formarse únicamente si hay *Rhizobium* en el suelo, pero sólo hacen falta unas pocas bacterias, ya que estas se reproducen muy rápidamente como respuesta al crecimiento de raíces de la leguminosa. No obstante, una vez iniciado el proceso de nodulación, el crecimiento de nódulos puede estar controlado por la planta; por ejemplo, mediante la cantidad de carbohidratos que se suministra a los *Rhizobium*, que son dependientes de la planta para sus requisitos de energía.

Así, la planta puede regular su grado de nodulación según sus necesidades (1,2,4). Es razonable que la probabilidad de nodulación se vea afectada sobre todo por la población de *Rhizobium* en el área inmediata a la semilla, mientras que el grado de nodulación depende también de otros factores ambientales que afectan el crecimiento de la planta.

Los datos del presente experimento indican que en un período prolongado sin leguminosas, se puede reducir la probabilidad de la nodulación cuando se siembran leguminosas posteriormente. A este respecto la nodulación es parecida al mutualismo entre plantas y hongos micorrizas. Sin embargo, debe notarse que en el presente caso el período sin leguminosas fue, al menos, de casi 20 años,

y no sabemos cuánto tiempo se necesita para que se manifiesten tales diferencias.

RESUMEN

Se hizo un experimento con plántulas del árbol *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, para probar la hipótesis de que períodos prolongados sin crecimiento de leguminosas, causan una reducción de la nodulación, debido a la baja población de bacterias *Rhizobium* en el suelo. El porcentaje de plántulas que formaron nódulos fue más bajo en suelos de plantaciones de palma de pejobaye, comparado con suelos del bosque adyacente; el peso y número de nódulos no mostraron diferencia significativa. Debe separarse el concepto "nodulación" al menos en dos parámetros: probabilidad de nodulación y grado de nodulación.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos el apoyo del personal de la O.T.S. y de la estación de investigación "La Selva". David Janos nos proporcionó las latas, Daniel Janzen, Deborah Rabinowitz y Beverly Rathcke nos proporcionaron sugerencias útiles. Jean-Pierre Simon ayudó con la traducción. Agradecemos a todas estas personas su valiosa cooperación. Esta investigación fue apoyada por una beca de la National Science Foundation (N.S.F.) a Douglas Boucher y subvenciones de la Universidad de Michigan y la N.S.F. a John Vandermeer.

LITERATURA CITADA

1. BARTHOLOMEW, W.V. El nitrógeno del suelo: procesos de abastecimiento y requerimientos de los cultivos. North Carolina State University, International Soil Fertility Evaluation and Improvement Program, Boletín Técnico No. 6. 1972.
2. BOUCHER, D.H. La nodulación del frijol en policultivo: el efecto de la distancia entre plantas de maíz y frijol. Agricultura Tropical (C.S.A.T.) 1: 276-285. 1979.
3. BOURGEOIS, W.W., COLE, D.W., RIEKERK, H., GESSEL S.P. y COTTRELL, N. Inventory of Geology and Soils. O.T.S. Comparative Ecological Study of Tropical Lowland Forest Communities, Interim Report. College of Forest Resources, University of Washington. 1972. 55 p., mimeografiado.

4. BURNS, R.C. y HARDY, R.W.F. Nitrogen fixation in bacteria and higher plants. New York, Springer-Verlag. 1975.
5. DELWICHE, P.R. Legumes -past, present and future. *Bioscience* 28: 565-571. 1978.
6. HARTSHORN, G.S. A matrix model of tree population dynamics. *In: Golley, F.B. y Medina, E., eds. Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research.* New York, Springer-Verlag. 1975.
7. HOLDRIDGE, L.R., GRENKE, W.C., HATHEWAY, W.H., LIANG, T., y TOSI, J.A., Jr. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study.* Oxford and New York. Pergamon Press. 1971.
8. JOHANNESSEN, C.L. Pejibayes in commercial production. *Turrialba* 16: 181-187. 1966.
9. NUTMAN, P.S. Factors influencing the balance of mutual advantage in legume symbiosis. *In: Nutman, P.S. y Mosse, B., eds., Symbiotic associations. 13th Symposium of the Society for General Microbiology.* Cambridge University Press, Cambridge. 1963.
10. PURCHASE, H.F. y NUTMAN, P.S. Studies on the physiology of nodule formation VI. The influence of bacterial numbers in the rhizosphere on nodule initiation. *Annals of Botany* 21: 439-454. 1957.
11. SOKAL, R.R. y ROHLF, F. J. *Introduction to biostatistics.* San Francisco, W. H. Freeman and Co., 1973.