

DINÁMICA DEL CRECIMIENTO DE PAPAYA POR EFECTO DE LA INOCULACIÓN MICORRÍZICA Y FERTILIZACIÓN CON FÓSFORO

Evangelina Esmeralda Quiñones-Aguilar¹; Luis López-Pérez²;
Gabriel Rincón-Enríquez^{1*}

¹Biotecnología Vegetal, Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco. Av. Normalistas núm. 800, Colinas de la Normal. C. P. 44270. Guadalajara, Jalisco, MÉXICO.

Correo-e: grincon@ciatej.mx (*Autor para correspondencia).

²Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. km 9.5 Carretera Morelia-Zinapécuaro, col. El Trébol. C. P. 58880. Tarímbaro, Michoacán, MÉXICO.

RESUMEN

En México, la papaya es un fruto importante de exportación; sin embargo, este mercado exige calidad bio, constituyendo un reto en la producción con el uso de tecnologías bio-ecológicas y sostenibles. Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) pueden contribuir significativamente en la nutrición vegetal, en especial en la obtención de fósforo (P). El empleo de los HMA en papaya es alentador, pero falta definir aspectos sobre el manejo agronómico de productos a base de HMA. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del HMA *Glomus* sp. Zac-2 y la fertilización con P, sobre el crecimiento de papaya var. Cera, durante la etapa de vivero. Para ello, se realizó un experimento trifactorial 2 x 3 x 4 (inoculación HMA, fuente y dosis de P) en un diseño completamente al azar. Las variables evaluadas fueron altura de planta (AP) y diámetro de tallo (DT), cada 15 días; biomasa seca (BS) y densidad de esporas (DE), al final del experimento (90 días). A partir de la BS de plantas con y sin micorrizar, se calculó el índice relativo de dependencia micorrízica (IRDM). Las variables AP, DT y BS fueron diferentes ($P \leq 0.05$) entre plantas con y sin HMA, independientemente de la dosis y fuente de P. A los 75 días, las plantas con HMA incrementaron su crecimiento más de 500 % con respecto a las no inoculadas; el IRDM fue 99 %. Estos resultados sugieren que la inoculación de HMA en papaya durante la fase de vivero puede beneficiar su crecimiento posterior en campo.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: *Carica papaya* L., superfosfato, roca fosfórica, micorrizas, simbiosis micorrízica, absorción de fósforo.

GROWTH DYNAMICS OF PAPAYA DUE TO MYCORRHIZAL INOCULATION AND PHOSPHOROUS FERTILIZATION

ABSTRACT

Papaya is a major fruit export for Mexico; however, the international market is increasingly demanding bio quality, representing a significant production challenge due to the need for bio-ecological and sustainable technologies. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can contribute significantly to plant nutrition, particularly in phosphorous (P) uptake. The use of AMF in papaya is yielding encouraging results, but there is a need to define certain aspects regarding agronomic management of AMF-based products. The aim of this study was to evaluate the effect of AMF *Glomus* sp. Zac-2 and P fertilization on the growth of Cera var. papaya during the nursery stage. For this, a 2 x 3 x 4 tri-factorial experiment (AMF inoculation, P source and P dose) was conducted in a completely randomized design. The variables plant height (PH) and stem diameter (SD) were evaluated every 15 days; dry biomass (DB) and spore density (SD) were assessed at the end of the experiment (90 days). From the DB of plants with and without mycorrhizal inoculation, the relative mycorrhizal dependency index (RMDI) was calculated. Data analysis showed significant differences ($P \leq 0.05$) between papaya plants with and without AMF for PH, SD and DB, regardless of the P dose and source. At 75 days, growth increases of more than 500 % were recorded in plants with AMF compared to the non-inoculated plants; the RMDI was 99 %. These results suggest that AMF inoculation in papaya during the nursery phase can benefit further growth in the field.

ADDITIONAL KEYWORDS: *Carica papaya* L., superphosphate, phosphate rock, mycorrhizae, mycorrhizal symbiosis, phosphorus uptake.

INTRODUCCIÓN

La papaya (*Carica papaya* L.) es uno de los principales cultivos frutícolas de las regiones tropicales y subtropicales. México ocupa el quinto lugar como productor y el primero como exportador de este cultivo (Anónimo, 2013). La productividad es afectada por problemas fitosanitarios y por la dependencia de la planta a la fertilización química. El conocimiento de cómo esta especie vegetal responde a diversos factores ambientales proporciona las bases para el manejo de estrategias que permitan mejorar la producción y la calidad del fruto (Campostrini y Glenn, 2007). En México, muchos huertos comerciales de papaya son establecidos en suelos de baja fertilidad, por lo que los fruticultores necesitan aplicar fertilizantes, principalmente a base de fósforo (P) para mejorar la productividad (Alarcón *et al.*, 2002). Se ha observado que, durante la etapa reproductiva, las variedades de alto rendimiento tienen demanda alta de P que excede la capacidad del sistema radical (Dunne y Fitter, 1989). El problema radica en que aunque la concentración de P en el suelo sea alta, el elemento no está disponible o solo es aprovechable fuera de la rizosfera. Pocos suelos sin fertilizar liberan el P lo suficientemente rápido para sostener las tasas altas de crecimiento de las plantas de papaya. En muchos sistemas agrícolas donde la aplicación de P es necesaria para asegurar la productividad de los cultivos, las plantas recuperan poco nutriente debido a que en el suelo más de 80 % de dicho elemento se inmoviliza o no está disponible para que la planta pueda absorberlo (Holford, 1997).

La mayoría de las plantas terrestres forman simbiosis con hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Esta asociación contribuye a la absorción de nutrimentos, especialmente de P. De esta forma, las raíces micorrizadas tienen dos vías para llevar a cabo la absorción de nutrimentos, directamente a través de la epidermis radical y pelos radicales, y a través de la vía micorrízica; es decir, por medio de las hifas fúngicas presentes en las células corticales de la raíz. Las investigaciones fisiológicas y moleculares señalan que la vía micorrízica proporciona grandes cantidades de P a las plantas, incluso en las que no muestran crecimiento suficiente (Smith y Smith, 2011). La formación de simbiosis micorrízica arbuscular es una de las estrategias más comunes que las plantas utilizan para incrementar la absorción de P e involucra aproximadamente 80 % de las plantas terrestres. El hongo simbiótico proporciona una ruta efectiva a la planta para la absorción de P, la exploración de grandes volúmenes de suelo y para superar el agotamiento del elemento en la rizosfera cuando la absorción directa de la raíz es más rápida que el reemplazo de P en el suelo. Los HMA confieren beneficios a diversas especies vegetales de importancia agrícola (Ochoa-Meza *et al.*, 2009; Montero *et al.*, 2010; Vázquez-Hernández *et al.*, 2011; Quiñones-Aguilar *et al.*, 2012a). Entre los principales beneficios se incluyen una mejor nutrición al aumentar la absorción de elementos poco móviles como el P y absorción de micronutrientes; mayor resistencia a factores adversos

INTRODUCTION

Papaya (*Carica papaya* L.) is one of the major fruit crops in tropical and subtropical regions. Globally, Mexico ranks fifth as a producer and first as an exporter of this crop (Anónimo, 2013). Productivity is affected by phytosanitary problems and by the plant's dependence on chemical fertilization. Knowledge of how this plant species responds to various environmental factors provides the basis for management strategies to improve fruit production and quality (Campostrini and Glenn, 2007). In Mexico, many commercial papaya orchards are established on soils with low fertility, so growers need to apply fertilizers, mainly based on phosphorus (P), to improve productivity (Alarcón *et al.*, 2002). It has been observed that, during the reproductive stage, high-yielding varieties have high P demand that exceeds the capacity of the root system (Dunne and Fitter, 1989). The problem is that although the concentration of P in the soil is high, the element is not available or is only usable outside the rhizosphere. Few unfertilized soils release P fast enough to sustain the high growth rates of papaya plants. In many agricultural systems where the application of P is necessary to ensure crop productivity, the plants recover little nutrient because more than 80 % of that element in the soil is immobilized or not available for the plant to absorb (Holford, 1997).

Most terrestrial plants form symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). This association contributes to nutrient uptake, especially of P. Mycorrhizal roots have two ways to perform nutrient uptake, directly through the root epidermis and root hairs, and through the mycorrhizal pathway; that is, by means of the fungal hyphae present in the cortical cells of the root. Physiological and molecular research indicates that the mycorrhizal pathway provides large amounts of P to plants, even those which do not show sufficient growth (Smith and Smith, 2011). The formation of arbuscular mycorrhizal symbiosis is one of the most common strategies used by plants to increase P uptake and involves about 80 % of terrestrial plants. The symbiotic fungus provides the plant with an effective pathway to absorb P, to explore large volumes of soil and to overcome the depletion of the element in the rhizosphere when direct uptake by the root is faster than the replacement of P in the soil. AMF confer benefits on various plant species of agricultural importance (Ochoa-Meza *et al.*, 2009; Montero *et al.*, 2010; Vázquez-Hernández *et al.*, 2011; Quiñones-Aguilar *et al.*, 2012a). Key benefits include better nutrition by increasing the absorption of relatively immobile elements such as P and micronutrient absorption, greater resistance to adverse factors such as drought and salinity, and protection against diseases transmitted by phytopathogenic soil microorganisms (Gallou *et al.*, 2011; Jung *et al.*, 2012). Some studies show the importance of mycorrhizal symbiosis in papaya in low-fertility soils (Martins *et al.*, 2000). Regarding increased P uptake due to mycorrhization, it is reported that the application of P-based fertilizers in papaya plants inoculated with AMF decreases by up to 50 % in field conditions (Mamatha

como la sequía y salinidad, además de protección contra enfermedades transmitidas por microorganismos fitopatógenos del suelo (Gallou *et al.*, 2011; Jung *et al.*, 2012). Algunos estudios muestran la importancia de la simbiosis micorrízica en papaya en suelos de baja fertilidad (Martins *et al.*, 2000). Respecto al aumento en la absorción de P como efecto de la micorrización, se reporta que la aplicación de fertilizantes a base de este nutriente en plantas de papaya inoculadas con HMA disminuye hasta 50 % en condiciones de campo (Mamatha *et al.*, 2002). Se ha demostrado que en plantas de papaya micorrizadas y cultivadas en suelos ácidos y deficientes de P, la actividad fosfatasa incrementa por efecto de la interacción HMA-papaya. Lo anterior indica que si el P es deficiente en el medio, el nutrimento podrá ser captado por las hifas fúngicas extrarradicales de los HMA. Las hifas ayudan a que el P sea transportado y translocado pasivamente por medio de las hifas intrarradicales o que sea transferido activamente a las plantas a través de los arbusculos del hongo (Khade *et al.*, 2010).

La mayoría de las plantas terrestres, entre ellas la papaya, son colonizadas de manera natural por los HMA; sin embargo en el suelo existe diversidad y abundancia de microorganismos que compiten por un hábitat (Whipps, 2001). De esta forma, las plantas pueden ser colonizadas por diversos tipos de hongos entre los que se incluyen algunos fitopatógenos, restándole a los HMA parte de sus efectos benéficos. Por ello, es importante que las plantas que sean trasplantadas a campo se desarrollen en sustratos libres de microorganismos patógenos y sean inoculadas con HMA con la finalidad de proporcionar la bioprotección adecuada antes del trasplante definitivo a campo. Así, los HMA además de proporcionar bioprotección contra microorganismos patógenos de la raíz a las plantas de papaya, proporcionarán una mejora en su nutrición. Existen estudios en papaya cuyos resultados sugieren que esta especie depende de la micorrización para mejorar su nutrición (Vázquez-Hernández *et al.*, 2011; Quiñones-Aguilar *et al.*, 2012a; 2012b). En tal contexto, el objetivo de este estudio fue determinar el efecto del HMA *Glomus* sp. Zac-2, en presencia de distintas fuentes y dosis de fertilizantes fosfatados, sobre el crecimiento de plantas de papaya en etapa de vivero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico y condiciones de crecimiento de las plantas

El experimento se estableció con plántulas de papaya bajo condiciones de invernadero en la Unidad de Capacitación para el Desarrollo Rural en Coatepec, Veracruz. Se emplearon semillas de papaya variedad "Cera" y la cepa de *Glomus* sp. Zac-2 (HMA), aislada y caracterizada en el área de microbiología del Colegio de Postgraduados. Las semillas se tomaron de frutos maduros y sanos, provenientes de plantas madre de un huerto del municipio de Emiliano Zapata, Veracruz. Las semillas se lavaron y la sarcotesta (capa de consistencia carnosa y jugosa) se eliminó a presión; poste-

et al., 2002). It has been shown that in papaya plants mycorrhized and grown in acidic and P-deficient soils, phosphatase activity increases due to AMF-papaya interaction. This indicates that if P is deficient in the medium, the nutrient may be captured by the extraradical AMF hyphae, which help the P to be passively transported and translocated by the intraradical hyphae, or to be actively transferred to the plants through the arbuscules of the fungus (Khade *et al.*, 2010).

Most terrestrial plants, including papaya, are naturally colonized by AMF; however, in the soil there is a diversity and abundance of organisms competing for habitat (Whipps, 2001). Thus, plants may be colonized by different types of fungi, including some phytopathogens, which reduce the flow of some of the beneficial effects of the AMF. It is therefore important that plants that are transplanted to the field develop in substrates free of pathogenic microorganisms and are inoculated with AMF in order to provide adequate bioprotection before transplantation to the field. Thus, in addition to providing papaya plants with bioprotection against pathogenic microorganisms of the root, AMF also provide improved nutrition. Studies on papaya suggest that this species depends on mycorrhization to improve its nutrition (Vázquez-Hernández *et al.*, 2011; Quiñones-Aguilar *et al.*, 2012a; 2012b). In this context, the aim of this study was to determine the effect of AMF *Glomus* sp. Zac-2, in the presence of different sources and doses of phosphate fertilizer, on the growth of papaya plants during the nursery stage.

MATERIALS AND METHODS

Biological material and plant growth conditions

The experiment was established with papaya seedlings under greenhouse conditions at the Training Unit for Rural Development in Coatepec, Veracruz. "Cera" variety papaya seeds and the *Glomus* sp. Zac-2 (AMF) strain, isolated and characterized in the microbiology area at the Colegio de Postgraduados, were used. The seeds were taken from mature, healthy fruits, which came from mother plants in an orchard in the municipality of Emiliano Zapata, Veracruz. The seeds were washed and the sarcotesta (layer of fleshy, juicy consistency) was removed under pressure; they were subsequently dried and Benomyl¹ was applied in dust form (5 g·100 seeds⁻¹) to protect them from fungal pathogens. The seeds germinated in plastic germinating trays containing sterile fine tezontle (moist heat at 121 °C in an autoclave at 1.3 kg·cm⁻² for 4 h) as a substrate for plant growth. The substrate consisted of a mixture of agricultural soil from an orchard located in Emiliano Zapata, Veracruz, with an N-P-K content of 0.24, 8.4 and 65.5 mg·kg⁻¹soil, respectively, and bank sand at a ratio of 2:1 v/v. The mixture was sterilized with methyl bromide (907.2 g·m⁻³) (Calderón, 1991; Quiñones-Aguilar *et al.*, 1998). As containers, black polyethylene bags with capacity for 4 kg of substrate, with four holes (6 mm) in the bottom and eight along the bag to allow

riormente, se secaron y se aplicó Benomyl[®] en forma espolvoreada (5 g·100 semillas⁻¹) para protegerlas de los hongos fitopatógenos. Las semillas germinaron en charolas germinadoras de plástico que contenían tezontle fino estéril (calor húmedo a 121 °C en autoclave a 1.3 kg·cm⁻² durante 4 h) como sustrato para el crecimiento de las plantas. El sustrato consistió en una mezcla de suelo agrícola de un huerto ubicado en Emiliano Zapata, Veracruz, con un contenido N-P-K de 0.24, 8.4 y 65.5 mg·kg⁻¹ de suelo, respectivamente, y arena de banco en una proporción 2:1 v/v. La mezcla fue esterilizada con bromuro de metilo (907.2 g·m⁻³) (Calderón, 1991; Quiñones-Aguilar *et al.*, 1998). Como contenedores, se emplearon bolsas de polietileno color negro con capacidad para 4 kg de sustrato, con cuatro orificios (6 mm) en el fondo y ocho a lo largo de la bolsa para permitir el drenaje durante el riego. El experimento se desarrolló en un periodo de 90 días después del trasplante (DDT).

Diseño experimental

El experimento se estableció en un diseño completamente al azar con arreglo trifactorial mixto 2 x 3 x 4, con un total de 24 tratamientos y 10 repeticiones por tratamiento; la unidad experimental fue cada contenedor con una planta de papaya. Los factores y niveles de estudio fueron: 1) Inoculación micorrízica: con y sin inoculación de *Glomus* sp. Zac-2; 2) Fuente de P: superfosfato triple (SFT, P = 46 %), superfosfato simple (SFS, P = 21 %) y roca fosfórica (RF, P = 15 a 20 %); 3) Dosis de P: 0, 30, 60 y 90 mg·kg⁻¹.

La adición de cada fuente de P se realizó antes de la inoculación y trasplante; el sustrato de cada contenedor se revolvió con su respectiva fuente y dosis. Antes del trasplante, las plántulas de papaya fueron seleccionadas considerando aquellas con dos hojas verdaderas y crecimiento homogéneo en altura. El sustrato de cada maceta fue humedecido para después trasplantar una planta por maceta. De acuerdo con el diseño experimental, las plantas de papaya se inocularon en el sistema radicular, al momento del trasplante, con 10 g de arena-inóculo que contenía propágulos micorrízicos de la cepa *Glomus* sp. Zac-2 con una colonización de 80 % y aproximadamente 10 esporas de HMA·g⁻¹ de arena. Al inicio del experimento, las plantas fueron regadas cada tercer día durante tres semanas con 200 ml por contenedor, posteriormente, los riegos se hicieron de acuerdo con las necesidades hídricas de las plantas.

VARIABLES DE RESPUESTA

El crecimiento vegetal se evaluó de acuerdo con la altura de la planta (AP) y el diámetro del tallo (DT), cada 15 días a partir del inicio del experimento; también se incluyó biomasa seca total (BS) al final del experimento. Como variable microbiológica se determinó la densidad de esporas micorrízicas (DE) en la rizosfera de papaya al final del experimento (90 DDT). La variable AP se midió con una regla graduada (cm), el DT se midió con un vernier (mm) en la base del ta-

drainage during irrigation, were used. The experiment was conducted in a period of 90 days after transplanting (DAT).

Experimental design

The experiment was established in a completely randomized design with a mixed 2 x 3 x 4 tri-factorial arrangement, with a total of 24 treatments and 10 replicates per treatment; the experimental unit was each container with a papaya plant. The study factors and levels were: 1) Mycorrhizal inoculation: with and without inoculation of *Glomus* sp. Zac-2; 2) P source: triple superphosphate (TSP, P = 46 %), single superphosphate (SSP, P = 21 %) and phosphate rock (PR, P = 15-20 %); 3) P doses: 0, 30, 60 and 90 mg·kg⁻¹.

The addition of each P source was made prior to inoculation and transplantation; the substrate of each container was mixed with its respective source and dose. Before transplantation, papaya seedlings with two true leaves and homogeneous growth in height were selected. The substrate of each pot was moistened for later transplanting one plant per pot. According to the experimental design, the papaya plants were inoculated in the root system, at the time of transplanting, with 10 g of sand-inoculum containing mycorrhizal propagules of the strain *Glomus* sp. Zac-2 with 80 % colonization and about ten AMF spores per·g⁻¹ of sand. At the beginning of the experiment, the plants were watered every other day for three weeks with 200 ml per container; subsequently, irrigation was carried out according to the water requirements of the plants.

Response variables

Plant growth was evaluated based on plant height (PH) and stem diameter (SD), every 15 days from the start of the experiment; total dry biomass (DB) at the end of the experiment was also included. As a microbiological variable, mycorrhized spore density (SD) in the papaya rhizosphere was determined at the end of the experiment (90 DAT). The PH variable was measured with a graduated ruler (cm), and SD was measured with a vernier caliper (mm) at the base of the stem, at soil level. DB was quantified (g) by drying the root system and the aerial part of the plants separately in an oven at 75 °C to constant weight. Subsequently, the dried material of both parts was separately weighed on a top-loading balance; DB was obtained by the summation of the weights. SD was obtained through a soil mixture of the 10 replicates of each treatment comprising the mycorrhizal inoculation, to obtain 12 composite samples. Spore extraction was done in triplicate, from 100 g of dry soil by the wet sieving and decanting method (Gerdemann and Nicolson, 1963), modified according to the work conditions and the type of substrate; the sieve series used were 500, 250, 149, 105 and 44 µm. The spore count was done visually with a manual counter, by placing the sieve with water at the bottom of a grid-eded Petri dish (90 mm) under a stereomicroscope (Stereo Zoom SZ-4, Leica brand). Finally, the relative mycorrhizal

llo, a ras del suelo. La BS se cuantificó (g) secando el sistema radicular y la parte aérea de las plantas por separado en una estufa a 75 °C hasta peso constante. Posteriormente, el material seco de ambas partes se pesó en una balanza granataria por separado; la BS se obtuvo mediante la sumatoria de los pesos. La DE se determinó a través de una mezcla de suelo de las 10 repeticiones de cada tratamiento que comprenden la inoculación micorrízica, para obtener 12 muestras compuestas. La extracción de las esporas se hizo por triplicado, a partir de 100 g de suelo seco por el método de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963), modificado de acuerdo con las condiciones de trabajo y el tipo de sustrato; las series de tamices empleadas fueron de 500, 250, 149, 105 y 44 µm. El conteo de esporas se hizo de forma visual con un contador manual, colocando el tamizado con agua en la base de una caja de Petri (90 mm) cuadrada bajo el estereomicroscopio (Stereo Zoom SZ-4, marca Leica). Finalmente, el índice relativo de dependencia micorrízica (IRDM, %) se calculó de acuerdo con Plenchette *et al.* (1983) mediante la fórmula siguiente:

$$IRDM = \frac{(BS^{+HMA} - BS^{-HMA})}{BS^{+HMA}} \times (100)$$

Donde:

BS^{+HMA} = Biomasa seca de plantas micorrizadas (g)

BS^{-HMA} = Biomasa seca de plantas no micorrizadas (g)

Análisis estadístico

Las variables de respuesta se sometieron a un análisis de varianza factorial con nivel de significancia $P \leq 0.05$ y pruebas múltiples de separación de medias de Tukey ($P \leq 0.05$), mediante el software estadístico SAS (Anónimo, 1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto del P sobre el crecimiento de plantas de papaya var. Cera

La Figura 1 muestra la dinámica de crecimiento de las plantas de papaya var. Cera inoculadas con HMA (*Glomus* sp. Zac-2) y fertilizadas con distintas fuentes y dosis de P. En dicha figura se puede observar que los HMA promovieron el crecimiento de las plantas de papaya, independientemente de la dosis de fertilización con P. A los 15 DDT, los tratamientos inoculados con HMA con y sin P presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en la AP y el DT. Por otra parte, las plantas inoculadas con HMA y las no inoculadas mostraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) a partir de los 30 DDT. Lo anterior indica que el P fue importante en el crecimiento de las plantas de papaya en los primeros días de vida y durante el tiempo de establecimiento de la simbiosis. Quiñones-Aguilar *et al.* (2012b) reportan un efecto similar en papaya var. Maradol, bajo condiciones de invernadero, pero hasta los 50 DDT, debido probablemente a que utilizaron sustrato (7:3 arena y suelo) deficiente en P

dependency index (RMDI, %) was calculated according to Plenchette *et al.* (1983) using the following formula:

$$RMDI = \frac{(DB^{+AMF} - DB^{-AMF})}{DB^{+AMF}} \times (100)$$

Where:

DB^{+AMF} = Dry biomass of mycorrhized plants (g)

DB^{-AMF} = Dry biomass of non-mycorrhized plants (g)

Statistical analysis

The response variables were subjected to a factorial analysis of variance with a significance level of $P \leq 0.05$ and Tukey's range test ($P \leq 0.05$), using SAS statistical software (Anónimo, 1988).

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of P on the growth of Cera var. papaya plants

Figure 1 shows the growth dynamics of Cera var. papaya plants inoculated with AMF (*Glomus* sp. Zac-2) and fertilized with different sources and doses of P. It can be seen in this figure that the AMF promoted the growth of the papaya plants, regardless of the fertilization dose with P. At 15 DAT, treatments inoculated with AMF with and without P presented significant differences ($P \leq 0.05$) in PH and ST. On the other hand, the AMF-inoculated and non-inoculated plants showed significant differences ($P \leq 0.01$) from 30 DAT. This indicates that the P was important in the growth of the papaya plants in the first days of life and at the time of symbiosis establishment. Quiñones-Aguilar *et al.* (2012b) reported a similar effect on Maradol var. papaya, under greenhouse conditions, but not until 50 DAT, probably because they used substrate (7:3 sand and soil) deficient in P (13 mg·kg⁻¹) and, therefore, the AMF response to plant growth was delayed. In the present study, from 30 DAT, only the AMF-inoculated papaya plants continued their growth (PH and SD) regardless of the P source and dose. This effect on growth due to the AMF, regardless of the P present in the substrate, is documented. For example, Khade and Rodrigues (2009a) state that with the input of 2.5 mg·kg⁻¹ P in papaya, using *G. intraradices* Schenck & Smith, *G. mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, and their combination, increases of 27, 91 and 82 % P are obtained in the foliage, respectively, compared to the non-inoculated control. This suggests that in P concentrations even lower than the minimum used in the present study (8.4 mg·kg⁻¹ in the substrate of the treatments), AMF are able to facilitate nutrient uptake. Also, Rodríguez-Romero *et al.* (2011) assessed plant growth in DB of Sunrise var. papaya plants inoculated with *G. mosseae* + 18.3 mg·kg⁻¹ P and found a significantly different effect to that obtained with doses of 48, 79.4 and 100 mg·kg⁻¹ P (supplied as KH₂PO₄). This demonstrates the ability of AMF to capture and mobilize P from the rhizosphere

(13 mg·kg⁻¹) y, por lo tanto, la respuesta de los HMA al crecimiento vegetal se retrasó. En el presente estudio, a partir de los 30 DDT, solo las plantas de papaya inoculadas con HMA continuaron su crecimiento (AP y DT) independientemente de la fuente y dosis de P. Este efecto de crecimiento debido a los HMA, independientemente del P presente en el sustrato, se encuentra documentado. Por ejemplo, Khade y Rodrigues (2009a) citan que con un aporte de 2.5 mg·kg⁻¹ de P en papaya, utilizando *G. intraradices* Schenck & Smith, *G. mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, y su combinación, se obtienen incrementos de 27, 91 y 82 % de P en el follaje, respectivamente, respecto al control sin inocular. Esto sugiere que en concentraciones de P aun más bajas que la mínima utilizada en el presente estudio (8.4 mg·kg⁻¹ en el sustrato de los tratamientos), los HMA son capaces de facilitar la absorción del nutriente. Asimismo, Rodríguez-Romero *et al.* (2011) evaluaron el crecimiento vegetal en BS de las plantas de papaya var. Sunrise inoculadas con *G. mosseae* + 18.3 mg·kg⁻¹ de P y encontraron efecto significativamente distinto al obtenido con dosis de 48, 79.4 y 100 mg·kg⁻¹ de P (suministrado como KH₂PO₄). Esto demuestra la capacidad de los HMA para captar y movilizar P de las zonas de la rizosfera (hifosfera), donde posiblemente las raíces no son capaces de obtenerlo. Este resultado es similar a la tendencia que se presenta en la Figura 1, donde la presencia de *Glomus* sp. Zac-2 bajo el tratamiento sin P (solo 8.4 mg·kg⁻¹ de P presente en el sustrato) fue igual a los tratamientos con suministro de P externo, independientemente de la fuente fosfórica (RF, SFS y SFT).

Algunos autores señalan que las raíces micorrizadas presentan mayor actividad fosfatasa y, por lo tanto, disponibilidad de P que es tomado por el micelio extrarradical y transportado hacia la planta (Khade *et al.*, 2010). Esta vía de adquisición del P es mediada por la micorrización (Smith y Smith, 2011). En este sentido, la tendencia del tratamiento con HMA sin P, en todas las gráficas de la Figura 1, sugiere que las plantas incrementaron su crecimiento probablemente por la absorción de P vía micorriza, en parte porque la expresión genética de los transportadores fúngicos de P de los HMA son regulados por la concentración del elemento en el sustrato (Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001). La inoculación con *Glomus* sp. Zac-2 en papaya var. Cera mostró efecto significativo ($P \leq 0.01$) en la AP y DT con respecto a las plantas no inoculadas (Figura 1), lo que muestra el efecto benéfico que los HMA proporcionan a las plantas en asociación con estos microorganismos del suelo, principalmente en la adquisición de P.

Efecto del HMA *Glomus* sp. Zac-2 sobre el crecimiento de plantas de papaya var. Cera

Las plantas de papaya mostraron asociación con HMA, ya que desde los 15 DDT se observaron diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$) en la AP y el DT entre plantas inoculadas y sin inocular (Figura 2). A los 15 DDT, el crecimiento de las plantas micorrizadas con respecto a aquellas sin micorrizar presentaron incrementos de 141.9 % en la AP

areas (hyphosphere), where the roots may be unable to obtain it. This result is similar to the trend presented in Figure 1, where the presence of *Glomus* sp. Zac-2 under treatment without P (only 8.4 mg·kg⁻¹ P present in the substrate) was equal to the treatments with an external P supply, regardless of the phosphate source (PR, SSP and TSP).

Some authors state that mycorrhized roots have higher phosphatase activity and, therefore, availability of P that is taken up by the extraradical mycelium and transported to the plant (Khade *et al.*, 2010). This P acquisition pathway is mediated by mycorrhization (Smith and Smith, 2011). In this sense, the trend of the AMF treatment without P, in all the graphs in Figure 1, suggests that plant growth increased due to P uptake via mycorrhiza, partly because the genetic expression of the AMF fungal P transporters are regulated by the concentration of the element in the substrate (Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001). Inoculation with *Glomus* sp. Zac-2 in Cera var. papaya showed a significant effect ($P \leq 0.01$) in PH and SD compared to the non-inoculated plants (Figure 1), which shows the beneficial effect that AMF provide to plants in association with these soil microorganisms, mainly in acquiring P.

Effect of AMF *Glomus* sp. Zac-2 on the growth of Cera var. papaya plants

The papaya plants showed association with AMF, since from 15 DAT significant differences (Tukey, $P \leq 0.05$) in PH and SD between inoculated and non-inoculated plants were observed (Figure 2). At 15 DAT, the growth of the mycorrhized plants compared to those without mycorrhization presented increases of 141.9 % in PH and 129.3 % in SD. This trend occurred throughout the evaluation of the experiment. At 75 DAT, there were increases of 508.1 and 581.2 % in PH and SD, respectively (Figure 2), which shows that the symbiosis of the papaya plants with the AMF strain contributed significantly to nutrition, as reflected in increased growth. In this regard, Ferguson (1982) notes that AMF increase the root exploration area, thereby facilitating nutrient uptake and plant growth. Smith and Smith (2011) observed the same behavior in *Tripholium subterraneum* L. plants in symbiotic association with *G. mosseae* without P; they also reported that AMF-inoculated plants with P showed three times as much P in the tissue compared to AMF-inoculated plants without P, suggesting that the mycorrhiza continued transferring the nutrient, even with sufficiency of this element.

The increase in PH was 288 % (Figure 3); Khade and Rodrigues (2009b) also reported a high increase of 170 % in PH of Surya var. papaya inoculated with *G. mosseae*, compared to non-inoculated plants.

The DB of plants with and without AMF inoculation was statistically different ($P \leq 0.05$), regardless of the P level (Figure 4). This effect was also found by Gardezi *et al.* (2000), who used the same AMF strain (*Glomus* sp. Zac-2) in *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. with 32 mg·kg⁻¹ P. Also, Khade and Rodrigues (2009b) reported different DB between Surya var.

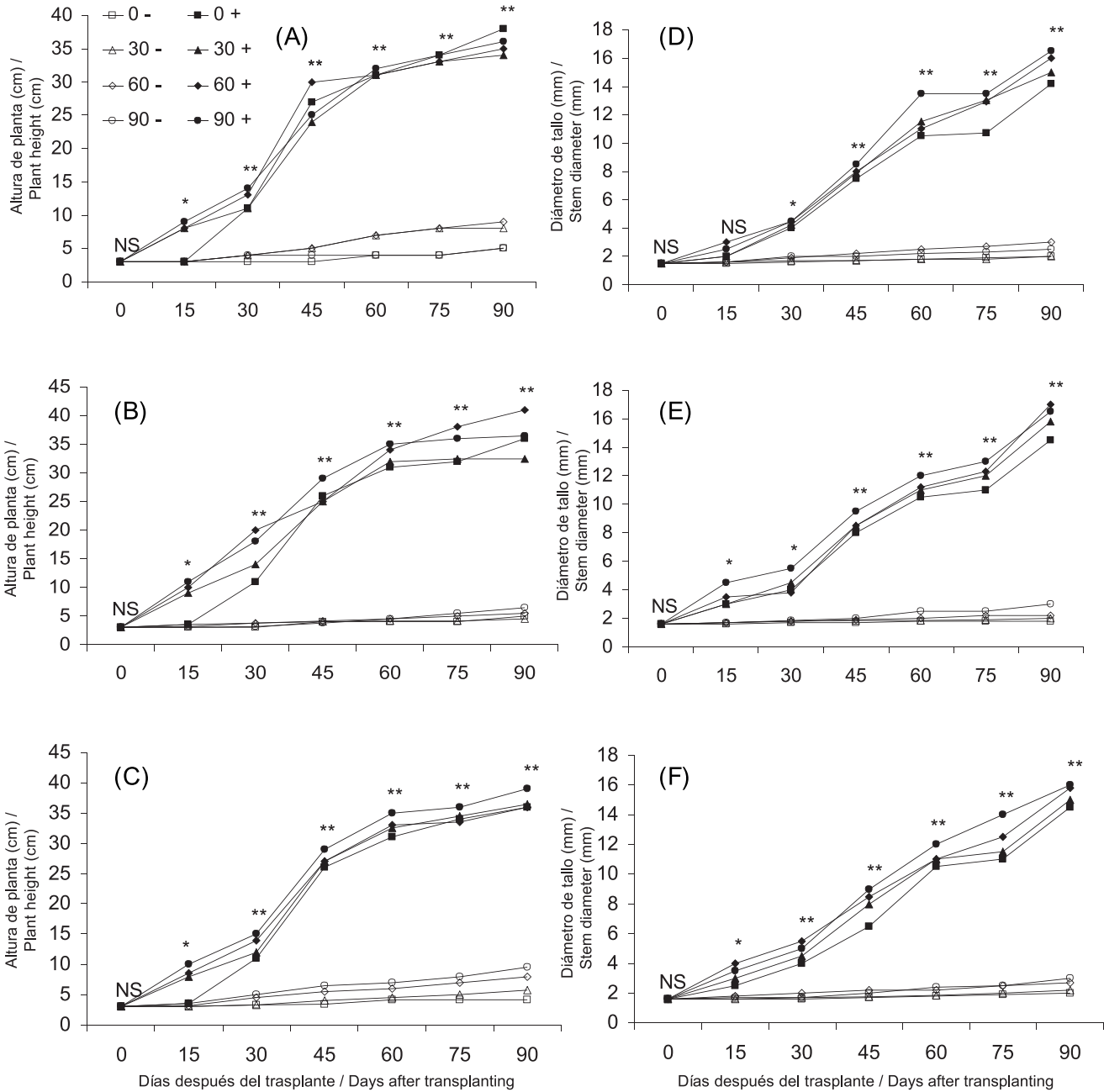


FIGURA 1. Dinámica del crecimiento de plantas de papaya var. Cera tratadas con el hongo micorrízico arbuscular *Glomus* sp. Zac-2 (+ con inóculo, - sin inóculo) y fertilización de P (roca fosfórica [A y D], superfosfato simple [B y E], superfosfato triple [C y F]; dosis = 0, 30, 60 y 90 mg.kg⁻¹). NS: No significativo, *significativo ($P \leq 0.05$), ** significativo ($P \leq 0.01$).

FIGURE 1. Growth dynamics of Cera var. papaya plants treated with the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Glomus* sp. Zac-2 (+ with inoculum, - without inoculum) and P fertilization (phosphate rock [A and D], simple superphosphate [B and E], triple superphosphate [C and F]; dose = 0, 30, 60 and 90 mg.kg⁻¹). NS: Notsignificant, *significant ($P \leq 0.05$), ** significant ($P \leq 0.01$).

y 129.3 % en el DT. Esta tendencia se mantuvo a lo largo de la evaluación del experimento. A los 75 DDT, se tuvieron incrementos de 508.1 y 581.2 % en la AP y DT, respectivamente (Figura 2), lo que muestra que la simbiosis de las plantas de papaya con la cepa de HMA contribuyó de manera significativa en la nutrición, reflejándose en el aumento de crecimiento. Al respecto, Ferguson (1982) menciona que los HMA incrementan la superficie de exploración radical facilitando la absorción de nutrimentos y el crecimiento de la planta. Smith y Smith (2011) observaron el mismo comportamiento en plantas de *Tripholium subterraneum* L. en asociación simbiótica con *G. mosseae* sin P; además reportaron que las plantas inoculadas con HMA + P mostraron incremento de P tres veces mayor en el tejido, en comparación con las inoculadas con HMA sin P, lo cual sugiere que la micorriza continuó transfiriendo el nutriente, incluso con suficiencia de este elemento.

papaya plants with and without AMF ($P = 2.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$). For their part, Rodríguez-Romero *et al.* (2011) reported increases of 257 % in dry weight in Sunrise var. papaya plants inoculated with *G. mosseae*, compared to non-inoculated plants treated with $18.3 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ P. These increases can be explained by the dependency of the papaya plant on mycorrhization. For example, in the study conducted by Quiñones-Aguilar *et al.* (2012a), the growth increase in papaya plants inoculated with AMF was highly significant, similar to the results of the present study. On the contrary, all previous reports contrast with those of Nava-Gutiérrez *et al.* (2012), who found no differences in dry biomass between Maradol var. papaya plants with and without *G. intraradices* inoculation, with doses of 0.3 and 0.6 mM P. The diversity of papaya response to AMF suggests that the capacity for dry matter accumulation, the product of the plant-fungus association, depends on the variety, plant species and species of AMF.

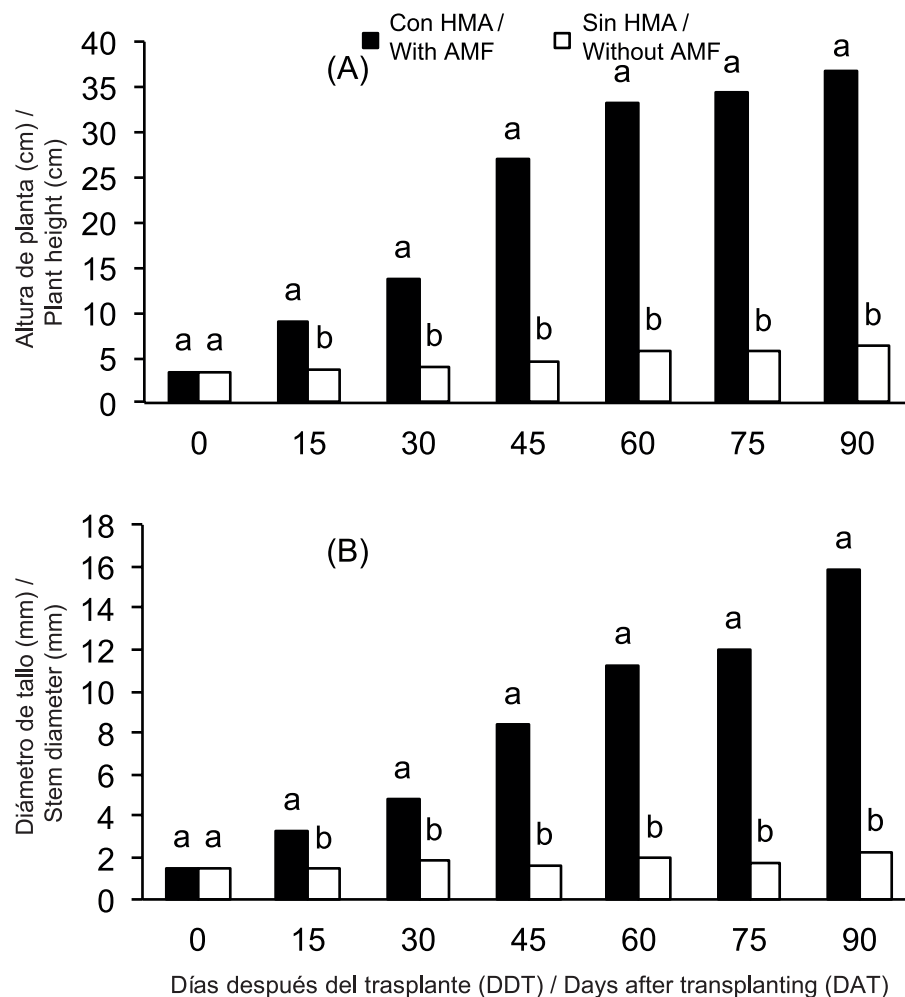


FIGURA 2. Efecto de la cepa del hongo micorrízico arbuscular (HMA) *Glomus* sp. Zac-2 en el crecimiento de las plantas de papaya var. Cera. Letras distintas en el mismo día después del trasplante indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

FIGURE 2. Effect of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Glomus* sp. Zac-2 on the growth of Cera var. papaya plants. Different letters on the same day after transplanting indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$).

El incremento de AP fue 288 % (Figura 3); Khade y Rodrigues (2009b) también reportaron un alto incremento de 170 % en la AP de papaya var. Surya inoculada con *G. mosseae*, con respecto a las no inoculadas.

La BS de las plantas con y sin inoculación de HMA fue estadísticamente diferente ($P \leq 0.05$), independientemente del nivel de P (Figura 4). Este efecto también fue encontrado por Gardezi *et al.* (2000), quienes utilizaron la misma cepa de HMA (*Glomus* sp. Zac-2) en *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. con 32 mg·kg⁻¹ de P. Asimismo, Khade y Rodrigues (2009b) reportaron BS diferente entre plantas de papaya var. Surya con y sin HMA ($P = 2.5$ mg·kg⁻¹). Por su parte, Rodríguez-Romero *et al.* (2011) reportaron incrementos de 257 % en peso seco en plantas de papaya var. Sunrise inoculadas con *G. mosseae*, con respecto a las plantas no inoculadas tratadas con 18.3 mg·kg⁻¹ de P. Estos incrementos pueden ser explicados por la dependencia de la planta de papaya a la micorrización. Por ejemplo, en el estudio de Quiñones-Aguilar *et al.* (2012a) el incremento del crecimiento de plantas de papaya inoculadas con HMA fue altamente significativo, similar a los resultados del presente estudio. Por el contrario, todos los reportes anteriores contrastan con los de Nava-Gutiérrez *et al.* (2012), quienes no encontraron diferencias en biomasa seca entre plantas de papaya var. Maradol con y sin inoculación de *G. intraradices* con dosis de 0.3 y 0.6 mM de P. La diversidad de respuesta de la papaya hacia los HMA sugiere

The RMDI showed values of around 99 % regardless of the P level (Figure 5), suggesting a strong need for association between papaya plants and AMF, which is reflected in the significantly higher growth in the inoculated plants compared to the non-inoculated ones. In this sense, Rodríguez-Romero *et al.* (2011) report a 72 % RMDI at a P level of 8.3 mg·kg⁻¹ with *G. mosseae* in papaya (Sunrise var.); Quiñones-Aguilar *et al.* (2012a) also present results that allow calculating a 98.5 % RMDI. In other studies, Trindade *et al.* (2001) and Nava-Gutiérrez *et al.* (2012) calculated a RMDI of between 1.4 and 85 % for different papaya varieties with different P levels, which shows a variable response of this crop to mycorrhizal inoculation. The variation is credited to factors such as the variety cultivated, the AMF species, the P level present in the substrate, the substrate or soil type and management previous to inoculation in nursery conditions.

Interaction of P with *Glomus* sp. Zac-2 on the growth of Cera var. papaya plants

The different P sources and doses did not interact with the inoculation level (with or without AMF). The doses of the P sources produced a similar effect in the PH of papaya, in plants both inoculated and non-inoculated with AMF (Figure 6). On the other hand, by increasing P doses, a significant increase ($P \leq 0.05$) was observed in plant height (Table 1). Habte and Manjunath (1987) reported similar results

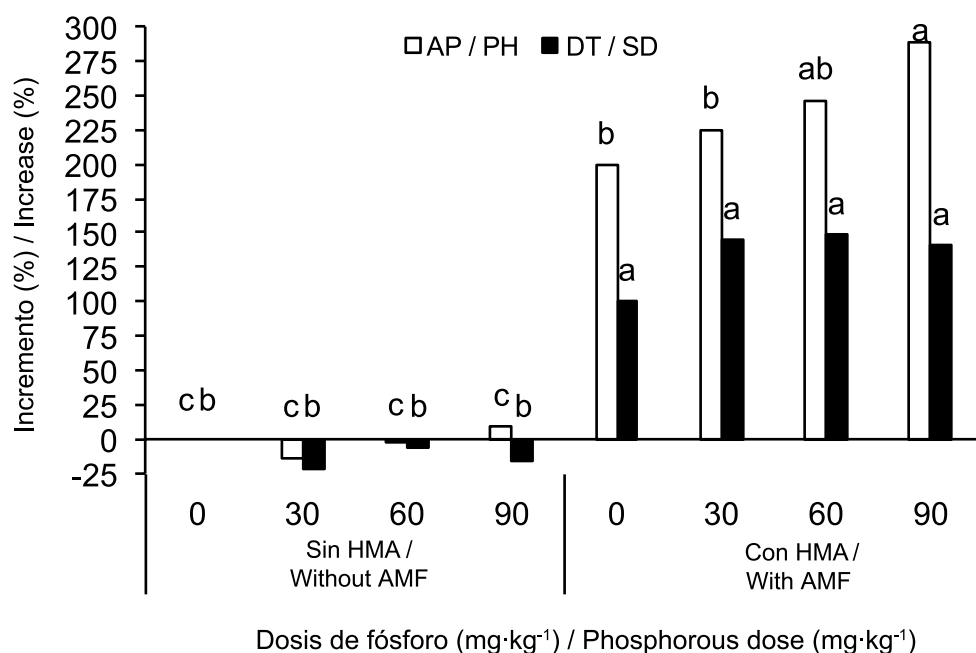


FIGURA 3. Incremento de la altura de la planta (AP) y diámetro del tallo (DT) de papaya var. Cera, con respecto al control (sin hongos micorrizicos arbusculares [HMA: *Glomus* sp. Zac-2] y sin la aplicación de P [0 mg·kg⁻¹]) a los 30 días después del trasplante. Letras distintas para cada variable de respuesta indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

FIGURE 3. Increase in plant height (PH) and stem diameter (SD) of Cera var. papaya, compared to the control (without arbuscular mycorrhizal fungi [AMF: *Glomus* sp. Zac-2] and without P application [0 mg·kg⁻¹]) at 30 days after transplanting. Different letters for each response variable indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$).

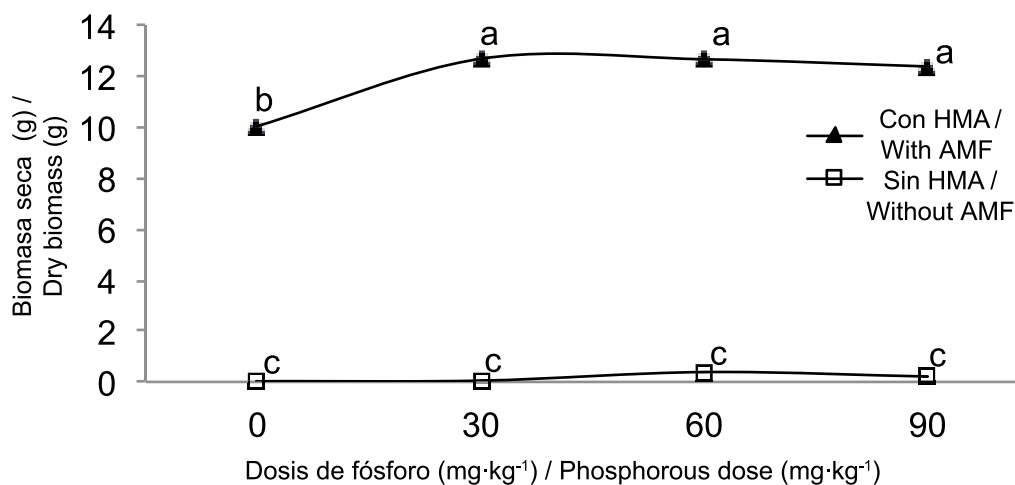


FIGURA 4. Biomasa seca total de plantas de papaya var. Cera con distintas dosis de P, con y sin *Glomus sp. Zac-2* (HMA: Hongo micorrizico arbuscular). Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

FIGURE 4. Total dry biomass of Cera var. papaya plants with different P doses, with and without *Glomus sp. Zac-2* (AMF: Arbuscular mycorrhizal fungi). Different letters indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$).

que la capacidad de acumulación de materia seca, producto de la asociación planta-hongo, depende de la variedad, la especie vegetal y la especie de HMA.

El IRDM presentó valores alrededor de 99 % independientemente del nivel de P (Figura 5), lo cual sugiere una fuerte necesidad de asociación entre las plantas de papaya y los HMA, que se refleja en el crecimiento significativamente mayor en las plantas inoculadas que en las no inoculadas. En este sentido, Rodríguez-Romero et al. (2011) reportan un IRDM de 72 % a un nivel de P de 18.3 mg·kg⁻¹ con *G. mosseae* en papaya (var. Sunrise); Quiñones-Aguilar et al. (2012a) también presentan resultados que permiten calcular un IRDM de 98.5 %. En otros estudios, Trindade et al. (2001) y Nava-Gutiérrez et al. (2012) calcularon un IRDM de entre 1.4 y 85 % para diferentes variedades de papaya con distintos niveles de P, lo que revela una respuesta variable de este cultivo a la inoculación micorrizica. La variación se acredita a factores como la variedad cultivada, la especie de HMA, el nivel de P presente en el sustrato, el tipo de sustrato o suelo y el manejo previo a la inoculación en condiciones de vivero.

Interacción de P con *Glomus sp. Zac-2* sobre el crecimiento de plantas de papaya var. Cera

Las distintas fuentes y dosis de P no interaccionaron con el nivel de inoculación (con o sin HMA). Las dosis de las fuentes de P produjeron un efecto similar en la AP de papayo, tanto en plantas inoculadas como sin inocular con HMA (Figura 6). Por otro lado, al aumentar las dosis de P se observó un incremento significativo ($P \leq 0.05$) en la altura de planta (Cuadro 1). Habte y Manjunath (1987) reportaron

using guaje (*Leucaena leucocephala* [Lam.] De Wit) trees inoculated with *G. fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe. Similarly, Quiñones-Aguilar et al. (2012a) demonstrated that the Zac-2 strain can withstand relatively high P levels, given the fact that they report colonization greater than 90 % in treatments with 90 mg·kg⁻¹ P, regardless of its source. The growth response of papaya plants to high P doses in treatments with the AMF *Glomus Zac-2* may be due to the tolerance of the fungus to the nutrient.

Effect of P on spore density of *Glomus sp. Zac-2*

Figure 7 shows the spore production of *Glomus sp. Zac-2* in Cera var. papaya plants fertilized with P. The largest number of mycorrhizal spores was found in treatments with addition of 30 mg·kg⁻¹ PR and 90 mg·kg⁻¹ TSP, followed by 60 and 90 mg·kg⁻¹ PR and 60 mg·kg⁻¹ TSP. In the other treatments a fewer number of spores was observed; the lowest values occurred when no P was added. This indicates that the addition of P might stimulate greater sporulation of the strain *Glomus sp. Zac-2*. It is important to note that some reports show that the concentration of P can affect mycorrhizal symbiosis (Sylvia and Schenck, 1983; Habte and Manjunath, 1987; Gardezi et al., 2000; Javot et al., 2007). Menge et al. (1978) reported that, in a substrate with 600 mg·kg⁻¹ P, *G. fasciculatum* sporulation increased 765 % in comparison with another substrate containing only 6 mg·kg⁻¹ P. In this regard, Sylvia and Schenck (1983) note that P can stimulate AMF sporulation. In the opinion of Johnson (1984), increased sporulation represents a mechanism of reproduction and persistence of arbuscular mycorrhizal forming fungi in soils with high P content. Sieverding (1991) indicates that low P levels increase the propagules of native AMF and that high

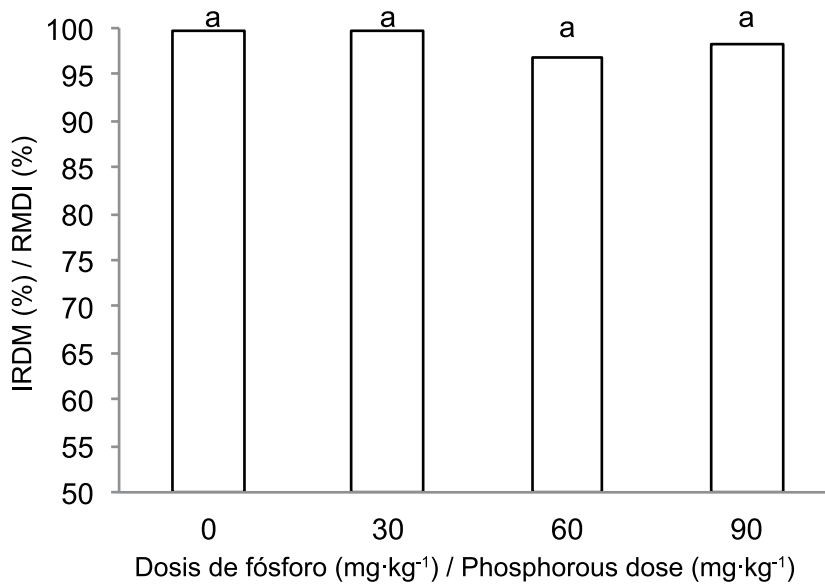


FIGURA 5. Índice relativo de dependencia micorrízica (IRDM) de las plantas de papaya var. Cera con distintas dosis de P. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

FIGURE 5. Relative mycorrhizal dependency index (RMDI) of Cera var. papaya plants with different P doses. Different letters indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$).

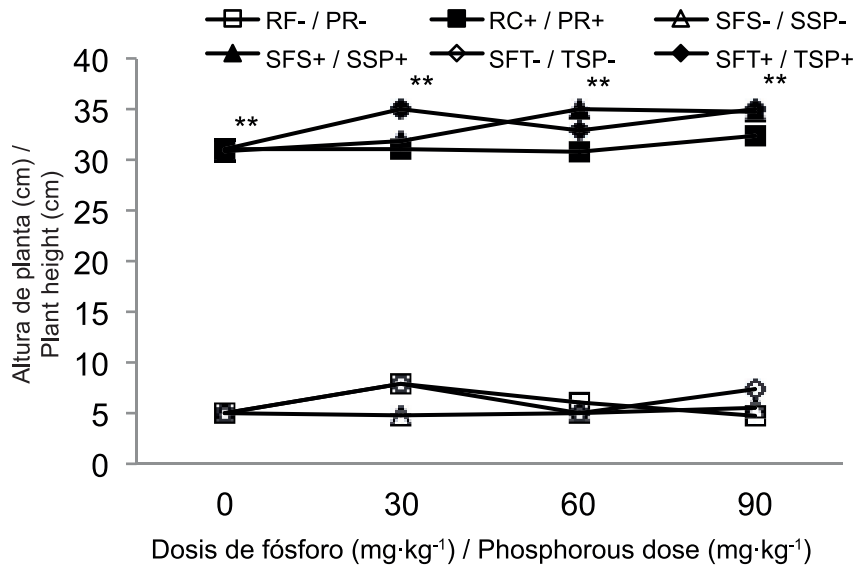


FIGURA 6. Influencia de las dosis y fuentes de P (RF: Roca fosfórica, SFS: Superfosfato simple, SFT: Superfosfato triple) sobre la altura de las plantas de papaya var. Cera, con (+) y sin (-) inoculación de la cepa *Glomus* sp. Zac-2, 60 días después del trasplante. **Diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$).

FIGURE 6. Influence of the doses and sources of P (PR: Phosphate rock, SSP: Simple superphosphate, TSP: Triple superphosphate) on the height of Cera var. papaya plants, with (+) and without (-) inoculation of the strain *Glomus* sp. Zac-2, 60 days after transplanting. **Highly significant differences ($P \leq 0.01$).

CUADRO 1. Efecto de la dosis de P sobre la dinámica de crecimiento en la altura de la planta (AP) y el diámetro del tallo (DT) en papaya var. Cera.

TABLE 1. Effect of P dose on the growth dynamics of plant height (PH) and stem diameter (SD) in Cera var. papaya.

Dosis de P (mg·kg ⁻¹) / P dose (mg·kg ⁻¹)	AP (cm) / PH (cm)		DT (mm) / SD (mm)	
	15 DDT / DAT	75 DDT / DAT	15 DDT / DAT	75 DDT / DAT
0	6.2 ab	18.3 b	2.1 c	6.3 b
30	5.9 b	19.8 ab	2.3 b	6.9 a
60	6.5 ab	20.8 a	2.4 ab	7.2 a
90	7.0 a	20.8 a	2.6 a	7.1 a

Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). DDT = Días después del trasplante.

Different letters in each column indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$). DAT= Days after transplanting.

resultados similares utilizando árboles de guaje (*Leucaena leucocephala* [Lam.] de Wit) inoculados con *G. fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe. De igual manera Quiñones-Aguilar *et al.* (2012a) mostraron que la cepa Zac-2 puede soportar niveles de P relativamente altos, dado que reportan colonizaciones mayores de 90 % en tratamientos con 90 mg·kg⁻¹ de P, independientemente de su fuente. La respuesta del crecimiento de las plantas de papaya a dosis altas de P en tratamientos con el HMA *Glomus* Zac-2 puede deberse a la tolerancia del hongo hacia el nutriente.

Efecto del P en la densidad de esporas de *Glomus* sp. Zac-2

La Figura 7 muestra la producción de esporas de *Glomus* sp. Zac-2 en plantas de papaya var. Cera, fertilizadas con P. El mayor número de esporas micorrízicas se encontró en los tratamientos con adición de 30 mg·kg⁻¹ de RF y 90 mg·kg⁻¹ de SFT seguido de 60 y 90 mg·kg⁻¹ de RF y 60 mg·kg⁻¹ de SFT. En el resto de los tratamientos se observó menor número de esporas; los valores más bajos ocurrieron cuando no se adicionó P. Esto indica que la adición de P podría estimular una mayor esporulación de la cepa *Glomus* sp. Zac-2. Es importante resaltar que algunos reportes muestran que la concentración de P puede afectar la simbiosis micorrízica (Sylvia y Schenck 1983; Habte y Manjunath, 1987; Gardezi *et al.*, 2000; Javot *et al.*, 2007). Menge *et al.* (1978) reportaron que, en un sustrato con 600 mg·kg⁻¹ de P, la esporulación de *G. fasciculatum* incrementó 765 % en relación con otro sustrato que solo contenía 6 mg·kg⁻¹ de P. Al respecto, Sylvia y Schenck (1983) mencionan que el P puede estimular la esporulación de los HMA. En la opinión de Johnson (1984), el incremento en la esporulación representa un mecanismo de reproducción y persistencia de los hongos formadores de micorriza arbuscular en suelos con alto contenido de P. Sieverding (1991) denota que los niveles bajos de P incremen-

levels can serve as an instrument to make efficient use of some P-tolerant AMF species, when they are found natively in the soil. It has been reported that AMF isolated from soils with high P concentrations are resistant to the mineral and proliferate better (Sylvia and Schenck, 1983). Vázquez-Hernández *et al.* (2011) fertilized Maradol var. papaya at field level with a 30 mg·kg⁻¹ P dose. The authors reported greater statistical difference at the level of colonization and spore density with *G. mosseae* than with *Entrophospora colombiana* Spain & N.C. Schenck. In the present study, the symbiosis was significantly efficient for both the papaya plants and the fungus, since it proliferated abundantly by associating with plants at high and low P levels.

CONCLUSIONS

Mycorrhizal fungi significantly favored the growth of papaya plants. Inoculation with *Glomus* sp. Zac-2 allowed the rapid growth of papaya plants, without the addition of P. This can represent cost savings for nursery growers, by reducing or eliminating the application of phosphate fertilizers and decreasing the holding time of the plant in the nurseries. Additionally, the P present in phosphate rock and triple superphosphate stimulated *Glomus* sp. Zac-2 spore production in the soil.

End of English Version

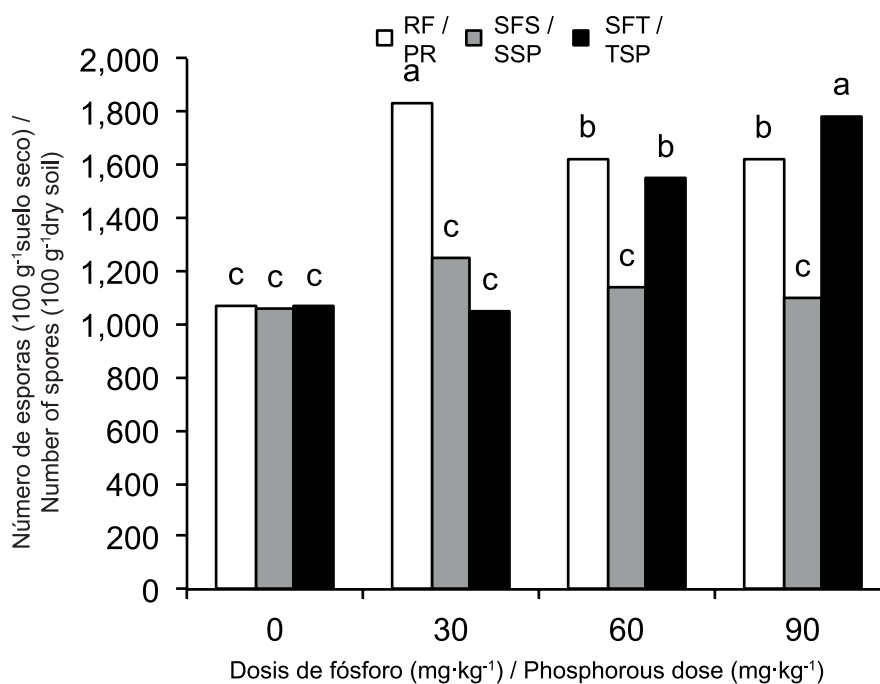


FIGURA 7. Efecto de las dosis y fuentes de P (RF: Roca fosfórica, SFS: Superfosfato simple y SFT: Superfosfato triple) sobre la producción de esporas de *Glomus* sp. Zac-2 en las plantas de papaya var. Cera, a los 90 días después del trasplante. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

FIGURE 7. Effect of P doses and sources (PR: Phosphate rock, SSP: Simple superphosphate and TSP: Triple superphosphate) on the spore production of *Glomus* sp. Zac-2 in Cera var. papaya plants, at 90 days after transplanting. Different letters indicate significant differences according to Tukey's test ($P \leq 0.05$).

tan los propágulos de los HMA nativos y que los niveles altos pueden representar un instrumento para hacer eficiente el uso de algunas especies de HMA tolerantes al P, cuando se encuentran de manera nativa en el suelo. Se ha reportado que los HMA aislados de suelos con P en altas concentraciones son resistentes al mineral y proliferan mejor (Sylvia y Schenck, 1983). Vázquez-Hernández *et al.* (2011) fertilizaron papaya var. Maradol a nivel de campo con dosis de 30 mg·kg⁻¹ de P. Los autores reportaron mayor diferencia estadística a nivel de colonización y densidad de esporas con *G. mosseae*, que con *Entrophospora colombiana* Spain & N.C. Schenck. En el presente estudio, la simbiosis fue significativamente eficiente, tanto para las plantas de papaya como para el hongo, ya que éste proliferó abundantemente al asociarse con las plantas a niveles bajos y altos de P.

CONCLUSIONES

Los hongos micorrízicos favorecieron significativamente el crecimiento de las plantas de papaya. La inoculación con *Glomus* sp. Zac-2 permitió el crecimiento rápido de las plantas de papaya, sin la adición de P. Esto puede representar ahorro económico para viveristas, al disminuir o eliminar la

aplicación de fertilizantes fosfatados y disminuir el tiempo de estancia de la planta en los viveros. Además, el P presente en la roca fosfórica y el superfosfato triple estimularon la producción de esporas de *Glomus* sp. Zac-2 en el suelo.

LITERATURA CITADA

- ALARCÓN, A.; DAVIES, F. T. J.; EGILLA, J. N.; FOX, T. C.; ESTRADA-LUNA, A. A.; FERRERA-CERRATO, R. 2002. Short term effects of *Glomus claroideum* and *Azospirillum brasilense* on growth and root acid phosphatase activity of *Carica papaya* L. under phosphorus stress. Revista Latinoamericana de Microbiología 44: 31-37.
- ANÓNIMO. 1988. SAS/STAT User's guide: Statistics. Ver. 6, 4th ed. (Vol. 1 and 2). SAS Institute, Inc. Cary, NC. USA.
- ANÓNIMO. FAOESTAT. 2013. <http://faostat.fao.org/DesktopDefault.aspx?PageID=291&lang=es>. Fecha de consulta: abril, 2013.
- CALDERÓN, A. E. 1991. Fruticultura general: el esfuerzo del hombre. Limusa. México, D.F. 764 p.
- CAMPOSTRINI, E.; GLENN, D. M. 2007. Ecophysiology of papaya *Carica papaya* L.: a review. Brazilian Journal of Plant Physiology 19: 83-94. <http://www.scielo.br/pdf/bjpp/v19n4/a10v19n4.pdf>

- DUNNE, M. J.; FITTER, A. H. 1989. The phosphorous budget of a field-grown strawberry (*Fragaria x ananassa* cv. Hapil) crop: evidence for a mycorrhizal contribution. *Association of Applied Biologist* 114: 185-193. doi: 10.1111/j.1744-7348.1989.tb06799.x
- FERGUSON, J. J. 1982. The use of mycorrhizal fungi in citrus nurseries. *The Citrus Industry* 63: 1-13.
- GALLOU, A.; LUCERO, H. P.; CRANENBROUCK, M. S.; SUÁREZ, J. P.; DECLERCK, S. 2011. Mycorrhiza induced resistance in potato plantlets challenged by *Phytophthora infestans*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 76: 20-26. doi: 10.1016/j.pmpp.2011.06.005
- GARDEZI, A. K.; CETINA, A. V. M.; TALAVERA, M. D.; FERRERA-CERRATO, R.; RODRÍGUEZ, N. F.; LARQUÉ, S. M. 2000. Efecto de inoculación con endomicorriza arbuscular y dosis creciente de fertilización fosfatada en el crecimiento del chapulxtle (*Dodonaea viscosa*). *Terra* 18: 153-160. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57318208>
- GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. 1963. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46: 235-244. doi: 10.1016/S0007-1536(63)80079-0
- HABTE, M.; MANJUNATH, A. 1987. Soil solution phosphorus status and mycorrhizal dependency in *Leucaena leucocephala*. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 797-801. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC203759/pdf/aem00121-0189.pdf>
- HOLFORD, I. C. R. 1997. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research* 35: 227-239. doi:10.1071/S96047
- JAVOT, H.; PUMPLIN, N.; HARRISON, M. J. 2007. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell and Environment* 30: 310-322. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x
- JOHNSON, C. R. 1984. Phosphorus nutrition on mycorrhizal colonization photosynthesis growth and nutrient composition of *Citrus aurantium*. *Plant and Soil* 80: 35-42. doi: 10.1007/BF02232937
- JUNG, S. C.; MARTÍNEZ-MEDINA, A.; LÓPEZ-RAEZ, J. A.; POZO, M. J. 2012. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of Chemical Ecology* 38: 651-664. doi: 10.1007/s10886-012-0134-6
- KHADE, W. S.; RODRIGUES, B. F. 2009a. Studies on effects of arbuscular mycorrhizal (Am.) fungi on mineral nutrition of *Carica papaya* L. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 37: 183-186.
- KHADE, W. S.; RODRIGUES, B. F. 2009b. Studies on arbuscular mycorrhisation of papaya. *African Crop Science Journal* 17: 155-165. doi: 10.4314/acsj.v17i3.54215
- KHADE, W. S.; RODRIGUES, B. F.; SHARMA, P. K. 2010. Arbuscular mycorrhizal status and root phosphatase activities in vegetative *Carica papaya* L. varieties. *Acta Physiologiae Plantarum* 32: 565-574. doi: 10.1007/s11738-009-0433-x
- MALDONADO-MENDOZA, I. E.; DEWBRE, G. R.; HARRISON, M. J. 2001. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant Microbe Interactions* 14:1140-1148. doi:http://apsjournals.apsnet.org/doi/pdf/10.1094/MPMI.2001.14.10.1140
- MAMATHA, G.; BAGYARAJ, D. J.; JAGANATH, S. 2002. Inoculation of field established mulberry and papaya with VAM fungi and mycorrhiza helper bacterium. *Mycorrhiza* 12: 313-316.
- MARTINS, M. A.; GONCLAVES, G. F. D. E.; SOARES, A. C. F. 2000. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi associated with phenolic compounds on the growth of papaya. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35: 465-471. doi: 10.1590/S0100-204X2000000700022
- MENGE, J. A.; STEIRLE, D.; BAGYARAJ, D. J.; JOHNSON, E. L. V.; LEONARD, R. T. 1978. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. *New Phytologist* 80: 575-578. doi: 10.1111/j.1469-8137.1978.tb01589.x
- MONTERO, L.; DUARTE, R. C.; CABRERA, J. A.; GONZALES, Y. P. J. 2010. Efectividad de biofertilizantes micorrízicos en el rendimiento del pimiento (*Capsicum annuum* L. var. Verano 1) cultivado en diferentes condiciones de humedad del sustrato. *Cultivos Tropicales* 31: 11-14. <http://scielo.sld.cu/pdf/ctr/v31n3/ctr01310.pdf>
- NAVA-GUTIÉRREZ, Y.; FERRERA-CERRATO, R.; SANTAMARÍA, J. M. 2012. *Glomus intraradices* attenuates the negative effect of low P_i supply on photosynthesis and growth of papaya Maradol plants. *Journal of Botany*, Article ID 129591, 8 pages. doi: 10.1155/2012/129591
- OCHOA-MEZA, A.; ESQUEDA, M.; FERNÁNDEZ-VALLE, R.; HERRERA-PERAZA, R. 2009. Variación estacional de hongos micorrízicos arbusculares asociados con *Agave angustifolia* Haw. en la sierra sonorense, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32: 189-199. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61011739003>
- PLENCHETTE, C.; FORTIN, J. A.; FURLAN, V. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility: I. Mycorrhiza dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70: 199-209. doi: 10.1007/BF02374780
- QUIÑONES-AGUILAR, E. E.; TREJO-AGUILAR, D.; AGUAS, R. T.; FERRERA-CERRATO, R.; GONZÁLEZ-CHÁVEZ, M. C. 1998. Hongos endomicorrízicos arbusculares y diferentes sustratos en el crecimiento de plantas de papaya (*Carica papaya* L.) en vivero, pp. 126-140. *In: Avances de la Investigación Micorrízica en México*. ZULUETA, R. R.; ESCALONA, A. M. A.; TREJO, A. D. (eds.). Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz.
- QUIÑONES-AGUILAR, E. E.; HERNÁNDEZ-ACOSTA, E.; RINCÓN-ENRÍQUEZ, G.; FERRERA-CERRATO, R. 2012a. Interacción de hongos micorrízicos arbusculares y fertilización fosfatada en papaya. *Terra Latinoamericana* 30: 165-176. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57324446008>
- QUIÑONES-AGUILAR, E. E.; TRINIDAD-CRUZ, J. R.; RINCÓN-ENRÍQUEZ, G.; RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ, J. M.; ADAME-CASTAÑEDA, A. G.; LÓPEZ-PÉREZ, L.

- 2012b. Efectividad de hongos micorrízicos arbusculares de rizosfera de *Agave cupreata* en papaya, pp. 231-236. In: Tópicos Edafológicos de Actualidad. BLANCO, M. F.; BRAVO, L. A. G.; HERNÁNDEZ, M. J.; LARA, H. A.; MAGALLANES, Q. R.; MÉNDEZ, G. S. J.; VALDEZ, Z. R. D. (eds.). Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Zacatecas, México.
- RODRÍGUEZ-ROMERO, A. S.; AZCÓN, R.; JAIZME-VEGA, M. C. 2011. Early mycorrhization of two tropical crops, papaya (*Carica papaya* L.) and pineapple [*Ananas comosus* (L.) Merr.], reduces the necessity of P fertilization during the nursery stage. *Fruits* 66: 3-10. doi: 10.1051/fruits/2010036
- SIEVERDING, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Technical Cooperation, Federal Republic of Germany Eschborn. 371 p.
- SMITH, S. E.; SMITH, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Physiology* 62: 227-50. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103846
- SYLVIA, D. M.; SCHENCK, N. C. 1983. Application of superphosphate to mycorrhizal plants stimulates sporulation of phosphorus-tolerant vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 95: 655-661. doi:10.1111/j.1469-8137.1983.tb03529.x
- TRINDADE, A. V.; SIQUEIRA, J. O.; ALMEIDA, F. P. 2001. Dependência micorrízica de variedades comerciais de mamoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 36: 1485-1494. <http://www.scielo.br/pdf/pab/v36n12/7491.pdf>
- VÁZQUEZ-HERNÁNDEZ, M. V.; ARÉVALO-GALARZA, L.; JAEN-CONTRERAS, D.; ESCAMILLA-GARCÍA, J. L.; MORA-AGUILERA, A.; HERNÁNDEZ-CASTRO, E.; CIBRIÁN-TOVAR, J.; TÉLIZ-ORTIZ, D. 2011. Effect of *Glomus mosseae* and *Entrophospora colombiana* on plant growth, production, and fruit quality of 'M a r a d o l' papaya (*Carica papaya* L.). *Scientia Horticulturae* 128: 255-260. doi: 10.1016/j.scienta.2011.01.031
- WHIPPS, J. M. 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 52: 487-511. doi: 10.1093/jexbot/52.suppl_1.487