

LA INOCULACION ECTOMICORRIZICA EN PLANTULAS DE VIVERO EN COSTA RICA

Adelaida Chaverri Polini e Isabel Rojas Rodríguez

Escuela Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

RESUMEN

Las micorrizas tienen gran importancia en el crecimiento de las plantas, ya que aumentan la absorción de nutrimentos, mejoran la resistencia a factores ambientales adversos, protegen las raíces contra agentes patógenos y aumentan el crecimiento en altura y diámetro.

*Se entrevistaron trece administradores de viveros en el país con el fin de conocer las prácticas de inoculación ectomicorrizica utilizada. El 69.2 % de los viveros inocula con carpóforos de *Pisolithus tinctorius*, mientras que el 15.4 % utiliza suelo proveniente de pinares y el 7.8 % utiliza ambos métodos. En general, los viveristas del país carecen de suficiente conocimiento acerca de la función de las ectomicorrizas o sobre las metodologías más efectivas para la inoculación.*

Además, se efectuó un ensayo de inoculación ectomicorrizica en plántulas de roble, en tres tipos diferentes de suelo, y tres tratamientos de inoculación (inoculación con suelo y raicillas del roble, esterilización con bromuro de metilo y cloropicrina, y ningún tratamiento como suelo testigo). Los resultados mostraron que las plántulas inoculadas obtuvieron el mayor crecimiento en longitud y mayor peso seco de la sección aérea (tallo). Sin embargo, el peso seco de la raíz de las plántulas inoculadas fue menor que el correspondiente a las plántulas en suelo esterilizado o testigo, lo que demuestra una vez más la efectividad de la inoculación con suelo del roble.

ABSTRACT

Mycorrhizae play an important role in plant

growth, since their presence increases nutrient absorption, enhances resistance to adverse environmental factors, protects the roots from pathogens, and increases height and stem growth.

*Thirteen tree nursery administrators were interviewed in order to find out about ectomycorrhizal practices used. About 69.2 % of the nurseries inoculate with *Pisolithus tinctorius* fruiting bodies, 15.4 % use soil from pine plantations, and 7.8 % use both methods. Tree nursery administrators lack sufficient knowledge about the function of ectomycorrhizae and the most effective inoculation methodologies.*

Furthermore, an experiment on ectomycorrhizal inoculation of oak seedlings was carried out. Three soil types and three treatments (inoculation with soil and roots from an oak forest, soil sterilization with methyl bromide and chloropicrine, and no treatment as control) were used. Results indicated that seedlings growing in inoculated soil showed most growth in stem height and larger stem dry weight. However, root dry weight of inoculated seedlings was less than those corresponding to seedlings growing in sterilized and control soil. This also demonstrates the effectivity of inoculation with oak forest soil.

INTRODUCCION

La mayoría de las plantas están asociadas a alguna especie de micorriza. Los beneficios que éstas aportan a las plantas son múltiples: un aumento en la absorción de nutrimentos, especialmente de fósforo; almacenaje del fósforo para ser utilizado cuando sea requerido por la planta; mayor resisten-

cia a la sequía, las altas temperaturas, las toxinas en el suelo y los valores extremos de pH; producción de fosfatasa que cataliza la hidrólisis de compuestos complejos de fósforo; producción de oxalato de calcio que fomenta la absorción de nutrimentos; protección de las raíces contra agentes patógenos; mayor longevidad de las raicillas; y aumento en el crecimiento en altura y diámetro de las plantas (Trappe y Strand, 1969, Marx, 1971, Ho y Zak, 1979, Molina y Trappe, 1982, Malajczuk y Cromack, 1982, Janos, 1983, De Yoe y Cromack, 1983).

Las micorrizas vesículo-arbusculares (endomycorrizas) son las más comunes alrededor del mundo. Están presentes en las gramíneas, rosáceas, el café, los cítricos, la yuca y otros productos agrícolas, además de las gimnospermas (excepto en Pinaceae) y la mayor parte de las especies forestales tropicales. Las ectomicorrizas se asocian primordialmente a plantas pertenecientes a las familias Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae y Salicaceae, y a algunos géneros de otras familias, tales como *Eucalyptus*, *Neea*, *Coccoloba*, *Allophylus* y *Eugenia*, entre otros (Molina y Trappe, 1982, Janos, 1983).

Los dos grupos de hongos en los que se encuentran la mayor parte de las ectomicorrizas son: Agaricales (*Amanita*, *Russula*, *Suillus* y otros) y Gasteromycetes (*Pisolithus* y otros). Se cree que existen unas 2.000 a 3.000 especies de hongos ectomicorrícicos (Hayman, com. pers.). Otros tipos de micorrizas existentes son: las ericoides (asociadas a especies del orden Ericales) y las asociadas a las orquídeas.

LA INOCULACION ECTOMICORRICICA

Mientras que la inoculación de plantas asociadas a micorrizas vesículo-arbusculares usualmente no es necesaria (a menos que se desee aumentar la producción con una cepa), debido a la distribución cosmopolita de sus esporas, especialmente en la familia Endogonaceae, la inoculación con ectomicorrizas en plantaciones con especies forestales fuera de su rango natural es obligatoria. La importancia de la inoculación ectomicorrícica se ha evidenciado con la introducción de pinos

exóticos que no cuentan con la necesaria micorriza, y el resultante fracaso en el crecimiento de las plantaciones. Únicamente después de la introducción de suelo micorrizado proveniente de las plantaciones de pino o la utilización de un método alternativo de inoculación, se ha obtenido un crecimiento satisfactorio de las plántulas y arbolitos.

La adición de suelo proveniente de las plantaciones como método de inoculación ectomicorrícica es la práctica más antigua y comúnmente utilizada. Es un método efectivo, a pesar de que su utilización implica usualmente el desconocimiento del simbionte fúngico. Presenta los inconvenientes de una posible introducción de algún agente patógeno junto con el suelo y la dificultosa labor del transporte del suelo micorrizado, el cual debe constituir alrededor de un 10 % (Mikola, 1969) del suelo utilizado.

Otras prácticas utilizadas en la inoculación ectomicorrícica son: la inoculación con esporas y cuerpos fructíferos (carpóforos) mezclados con la tierra o el agua de regadío, la introducción de plantas micorrizadas en los bancales y la utilización de cultivos puros. La utilización de esporas y carpóforos es una técnica fácilmente aplicable. Sin embargo, presenta la desventaja de depender de la aparición estacional y la laboriosa colección de los cuerpos fructíferos. La utilización de plantas micorrizadas en los bancales es otra técnica de relativamente fácil manejo, pero la infección de las plántulas que se desean inocular en los bancales usualmente carece de uniformidad. En la utilización de esta técnica también se desconoce el simbionte fúngico. Finalmente, el uso de cultivos puros constituye la técnica más sofisticada y a la vez, segura. Es un método costoso y normalmente requiere de mucho tiempo de investigación, y el problema adicional de que algunos hongos no crecen, o lo hacen muy lentamente en cultivos puros.

El presente trabajo trata acerca de: a) las técnicas de inoculación con micorrizas en Costa Rica, principalmente para el pino; y b) las experiencias de las autoras sobre la inoculación de plántulas de roble copey (*Quercus copeyensis* Müller) con suelo micorrizado.

PRACTICAS DE INOCULACION ECTOMICORRIZICA EN PLANTULAS DE VIVERO EN COSTA RICA

En 1959 se introdujeron al país las primeras coníferas exóticas, las cuales no crecieron adecuadamente, debido posiblemente a la falta de micorizas. En 1960 se trajeron de Honduras plántulas de pino (*Pinus oocarpa* y *P. pseudostrobus*), junto con suelo del bosque de origen, las cuales crecieron normalmente (Vega Condori, 1964).

En el año 1986 se entrevistaron 13 administradores de viveros en el país con el fin de conocer las prácticas de inoculación ectomicorrizica que utilizan. La información a continuación proviene de dichas entrevistas. La fecha más antigua de inoculación ectomicorrizica practicada en Costa Rica, recordada por uno de los entrevistados, fue de 1966. Hoy día la técnica de inoculación se aplica a tres especies de pino y una araucaria (ésta a nivel experimental). En orden decreciente de importancia, según el número de plántulas producidas por año, las especies de pino son: *Pinus caribaea*, *P. oocarpa* y *P. pseudostrobus*.

De los 13 viveros visitados, 9 (69.2 %) inoculan con fructificaciones (carpóforos) de 1 especie de hongo micorrizico, 2 (15.4 %) utilizan suelo proveniente de pinares en edad adulta, 1 (7.8 %) utiliza ambos métodos para inocular y 1 no inocula. En todos los casos, se utilizan bolsas plásticas para la producción de plántulas, las cuales permanecen en vivero de 6 a 8 meses, y 6 meses como promedio.

Se identificó como *Pisolithus tinctorius* el carpóforo utilizado para inocular en 69.2 % de los viveros. En algunos de ellos se prepara una suspensión de unos 2 ó 3 hongos en 5 galones de agua, para inocular unos 10.000 a 20.000 arbolitos. Se presentan 2 modalidades: en el momento del trasplante se introducen las raíces de las plántulas en la suspensión (una sola vez se considera suficiente), o se aplica la suspensión con regadera o recipiente directamente a cada bolsa. Con este último método se efectúan desde 2 hasta 8 aplicaciones, prevaleciendo la opinión que 2 veces es suficiente. Se

informó también que cuando se observa clorosis o debilitamiento en las plántulas, se efectúa otra aplicación.

El estudio demostró que se desconoce en un alto grado el nombre del hongo que usan para la inoculación, aunque pueden identificarlo en el campo por sus características morfológicas. Los viveristas informaron que lo recogen durante los meses de la época seca. El hongo fue llevado a los viveros por primera vez por ingenieros forestales, a cargo de la dirección técnica del vivero.

En el caso de los viveristas que utilizan para inocular suelo proveniente de pinares en edad madura, la práctica más común es la aplicación de 2 onzas de suelo a cada plántula. Un viverista informó sobre la preparación de medio saco de tierra proveniente de una plantación en 2001 («un estafón») de agua, que luego se deja reposar 8 días antes de su aplicación.

En la utilización de la práctica anteriormente descrita no se reportaron problemas fitosanitarios. No fue posible calcular el costo de las labores de transporte del suelo micorrizado, ni de la búsqueda y recolección de carpóforos, ya que se efectúan de manera artesanal, con poca planificación y utilizando a menudo el transporte de personas ajenas a las labores del vivero.

El viverista que no practica inoculación alguna en coníferas mostró desconocimiento sobre la actividad. Las plántulas mostraban amarillamiento y crecimiento lento. Dado que en el país no existe un estándar de calidad basado en características morfológicas de la planta (altura y diámetro) y en calidad fisiológica, este vivero no tiene problemas en vender su producción. Es de esperar que en un vivero donde se haya inoculado por cierto número de años, y donde se utilice el mismo suelo para la germinación, no haya necesidad de inocular todos los años, debido a la dispersión de esporas y suelo infectado. Sin embargo, se informó que el vivero en mención no se inoculó tampoco en años anteriores.

En resumen, los viveristas del país no poseen suficiente conocimiento de la función de las ectomicorizas o sobre las metodologías más efec-

tivas para la inoculación. Hace falta mayor investigación y labor extensionista sobre este aspecto.

LA INOCULACION DE PLANTULAS DE ROBLE COPEY (*Quercus copeyensis* Müller) CON SUELO MICORRIZADO

En varias ocasiones en el pasado se ha observado bajo desarrollo foliar y crecimiento casi nulo en plántulas de roble copey en condiciones de vivero. Este hecho ha sido atribuido por las autoras a la ausencia de ectomicorrizas asociadas a las plántulas. En efecto, observaciones de laboratorio efectuadas sobre una muestra de las plántulas comprobaron la ausencia de ectomicorrizas (Chaverri, en prep.). En estos viveros se utiliza, por lo general, el suelo proveniente de los potreros cercanos. Una manera de obviar el problema es la utilización de suelo proveniente de un robledal como medio de inóculo: una técnica simple y efectiva, aunque laboriosa. En el caso del roble copey, se prefirió utilizar suelo y raicillas provenientes del bosque como técnica de inoculación, ya que, a diferencia del pino, que se inocula con *Pisolithus*, se desconoce con certeza cuáles especies de hongos se asocian como ectomicorrizas con los robles. Además, la aparición de los carpóforos sobre el suelo del robledal es marcadamente estacional (Rojas, 1986). La importancia que tienen los robledales en el país, la razón por la cual se encuentra bajo estudio, ya se discutió en otros documentos (Chaverri et al., 1985, Jiménez y Chaverri, 1982).

Con el fin de indagar si la utilización de suelo del bosque es eficiente en la inoculación de las plántulas de roble copey, se efectuó el siguiente experimento. Se tomó suelo proveniente de tres sitios en San Gerardo de Dota: un bosque de robles a 2.400 m.s.n.m. (donde predomina *Q. copeyensis*), un claro dentro del mismo bosque y un potrero cercano a 2.800 m.s.n.m. A cada uno de estos tres suelos se aplicó los siguientes tres tratamientos: inoculación con suelo y raicillas del robledal, esterilización con bromuro de metilo y cloropicrina, y ningún tratamiento (suelo testigo). El diseño experimental fue de bloques completos al azar. Se establecieron cuatro bloques (repeticiones) y cada uno contó con las nueve combinaciones de suelos x tratamientos. Cada parcela, compuesta por cada una de las combinaciones, contenía 15 plántulas. El

número total de plántulas fue de 540. El ensayo se mantuvo en un invernadero desinfectado y sellado con plástico transparente, en San José de la Montaña (1.950 m), Heredia. Se midió mensualmente la altura y el grosor del tallo al cuello de la raíz de las plántulas. A los seis meses y medio de establecido el ensayo, se estimó la biomasa de las secciones aéreas y subterráneas de las plántulas, por medio de la evaluación del peso seco de una muestra de la población. La infección por micorrizas se estimó a *grosso modo* por medio de la observación esteoscópica de las raicillas de las plántulas.

En el presente trabajo se analizan los datos correspondientes a altura del tallo, peso seco del tallo y peso seco de la raíz de las plántulas a los seis meses y medio de edad. (Para conocer acerca de los resultados del ensayo a los seis meses, consultar Chaverri y Rojas, 1986). El análisis estadístico de los datos se efectuó por medio del análisis de varianza de dos factores, utilizando el programa para la computadora IBM PC denominado «Statgraphics», que incluyó también una prueba LSD* para evaluar las diferencias entre las medias. Se comprobó la existencia de homogeneidad de varianza en las pruebas estadísticas realizadas. Análisis adicionales de los datos, incluyendo los del grosor del tallo, están en preparación (Chaverri, en prep.).

En los seis meses y medio de edad las plántulas inoculadas mostraron mayor longitud de tallo que las plántulas que crecieron en suelo esterilizado o testigo (cuadro 1). Igualmente, el peso seco del tallo de plántulas en suelo inoculado fue mayor que el de plántulas en suelo esterilizado o testigo, aunque sólo hubo diferencia significativa entre el suelo inoculado y el testigo. Estos datos de longitud del tallo y peso seco del tallo demuestran que el método de inoculación con suelo y raicillas provenientes del robledal es efectivo.

El cuadro 1 también muestra que las plántulas en suelo esterilizado presentan mayor longitud de tallo y peso seco del tallo que las plántulas en suelo testigo, aunque sólo para la primera variable

* LSD: «Least significant differences (diferencias mínimas significativas)».

CUADRO 1: Efecto de los diferentes tratamientos aplicados en la longitud y el peso seco del tallo y el peso seco de la raíz de plántulas de roble copey de seis meses y medio de edad en condiciones de invernadero.

A. TRATAMIENTO	VARIABLES		
	Longitud del tallo (cm)	Peso seco del tallo (g)	Peso seco de la raíz (g)
Inoculado	50.720 a	5.422 a	2.888 a
Esterilizado	46.873 b	5.029 ab	3.093 ab
Testigo	41.873 c	4.609 b	3.387 b

B. SUELO	VARIABLES		
	Longitud del tallo (cm)	Peso seco del tallo (g)	Peso seco de la raíz (g)
Potrero	52.120 a	4.901 a	2.626 a
Bosque	44.484 b	4.933 a	3.066 b
Claro del bosque	44.036 b	5.250 a	3.614 c

Nota: En una misma columna, letras iguales asignadas a las medias significa que no hay diferencia significativa ($\alpha = 0.05$).

la diferencia es significativa. Este resultado es algo difícil de explicar. Una posible explicación se relaciona con la utilización del bromuro de metilo con cloropicrina como sustancia esterilizadora, la cual es responsable de la liberación de nitrógeno y fósforo del suelo.

Sin embargo, los datos de peso seco de raíz del cuadro 1 demuestran, una tendencia contraria a la que se observó para las dos variables anteriores. Las plántulas en suelo inoculado mostraron un menor peso seco de la raíz, que las plántulas en suelo esterilizado o testigo. Estos datos demuestran de nuevo la efectividad del tratamiento de inoculación con suelo micorrizado. Las raíces de las plántulas en suelo inoculado se infectaron de micorrizas, aumentando así el área de absorción de agua y nutrientes para las plántulas, las cuales no necesitaron desarrollar mucho su sistema radical. En contraposición, las plántulas en suelo testigo, cuyas raíces contaban con un grado menor de infección micorrízica, debieron asegurarse de una efectiva absorción de agua y nutrientes por me-

dio de un desarrollo mayor de su sistema radical, lo cual se evidenció en los datos de mayor peso seco de las raíces. Estos datos fueron respaldados adicionalmente por las observaciones estereomicroscópicas de la infección en las raicillas de las plántulas.

Valga aclarar que un menor desarrollo radical en condiciones de mayor inoculación de las raicillas no se considera en detrimento para las plántulas, una vez establecidas en el campo. En primer lugar, el roble encino desarrolla un sistema radical considerable que consta de raíz pivotante y en condiciones normales asegura un desarrollo adecuado de las plántulas en el campo. En segundo lugar, la poda de raíz es una práctica recomendable para el roble copey en el vivero y esta práctica homogeniza la conformación de raíces alrededor de la época de establecimiento de la plantación.

En relación con los tres tipos de suelo según su procedencia, se observa que las plántulas en

Cuadro 2. Resultado de los análisis de suelo* del ensayo de inoculación ectomicorrícica en plántulas de roble copey (*Quercus copeyensis* Müller) en condiciones de invernadero en San José de la Montaña, Heredia.**

Procedencia	pH (en agua)	Al cmol/kg	Ca cmol/kg	Mg cmol/kg	K cmol/kg	P ug/ml	Zn ug/ml	Mn ug/ml	Cu ug/ml	C.I.C cmol/kg	CICE cmol/kg
Bosque esterilizado	4.2	5.40	1.0	0.7	0.19	6	2.6	13	2	30.0	7.29
Bosque testigo	4.4	8.40	1.0	0.6	0.13	5	1.8	13	3	38.0	10.13
Bosque inoculado	4.3	6.00	1.5	0.8	0.15	6	2.0	35	4	37.5	8.45
Claro esterilizado	4.3	4.50	2.0	1.0	0.18	5	1.8	80	2	34.2	7.68
Claro testigo	4.2	6.50	1.0	0.8	0.16	3	2.0	38	2	33.2	8.46
Claro inoculado	4.2	4.10	2.5	1.1	0.27	6	3.0	90	2	32.1	7.97
Potrero esterilizado	4.5	3.30	2.5	1.1	0.37	5	1.8	37	3	48.2	7.27
Potrero testigo	4.3	4.70	2.0	1.0	0.26	5	2.0	70	2	34.8	7.96
Potrero inoculado	4.2	3.00	3.0	1.4	0.47	5	2.6	45	3	54.6	7.87

* Suelo colectado en diciembre de 1984, al inicio del ensayo.

** Tomado de Chaverri y Rojas, 1985.

suelo de potrero evidenciaron el mayor crecimiento en longitud de tallo. Este resultado dista de lo esperado, pues se cree que los suelos de potrero carecen de suficiente micorriza como para asegurar un adecuado desarrollo de las plántulas. Sin embargo, los análisis de suelos (cuadro 2) (Chaverri y Rojas, 1986; Chaverri, en prep.) demuestran que los suelos de potrero son algo más fértiles que los del bosque o los del claro. Indagaciones *a posteriori* parecen indicar que la mayor fertilidad del suelo del potrero se puede atribuir a quemas relativamente recientes sucedidas allí. En resumen, los

suelos del potrero presentan: menor acidez, menor cantidad de aluminio, mayor cantidad de calcio, magnesio y potasio y mejor capacidad de intercambio catiónico. En estas condiciones, las plántulas pueden desarrollarse mejor, a pesar de no contar con un alto grado de infección ectomicorrícica. Además, estudios anteriores han demostrado que a medida que aumenta la fertilidad de los suelos, disminuye el grado de infección micorrícica en raicillas de plantas creciendo en esos suelos. Los fertilizantes suprimen la formación de micorrizas al cambiar el balance N/P en dirección desfavorable para éstas (Shemakhanova, 1967).

Con respecto del peso seco del tallo, no hay diferencia significativa entre las plántulas creciendo en los diferentes tipos de suelo. Con respecto del peso seco de la raíz se observa que las plántulas en el potrero (el suelo más fértil) mostraron el menor desarrollo radical. Esto se atribuye de nuevo a la mayor fertilidad de los suelos de potrero. Las plántulas no necesitan desarrollar un sistema radical más amplio, porque los nutrientes necesarios están asequibles en su ambiente cercano.

Las plántulas en suelo de claro del bosque mostraron un mayor desarrollo radical que las plantas en suelo del bosque. Los análisis de suelo mostraron diferencias nutritivas prácticamente nulas en contenido de nutrientes entre ambos tipos de suelo. Tampoco se observó diferencias notables entre el grado de infección de las raicillas en los dos casos. Una explicación probable para estos datos es la presencia de diferentes especies o razas de ectomicorrizas en el bosque y en el claro, diferencia que se refleja también en el grado de efectividad de la micorriza. De hecho, se ha informado que la sucesión vegetacional va acompañada por una correspondiente sucesión micológica en el suelo (Janos, 1980), la cual puede variar también en los claros dentro de un bosque.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. El conocimiento acerca de la inoculación ectomicorrícica en los viveros del país se considera como bastante empírica. Es necesario un mayor entrenamiento de los viveristas en este aspecto.
2. En el país se desconoce cuál es el método de inoculación ectomicorrícico más efectivo

para el pino, por lo que se recomiendan investigaciones en este campo.

3. La técnica de inoculación de plántulas de roble copey, por medio de suelo y raicillas provenientes del robledal, es efectiva, y se evidencia en mayor crecimiento de tallo y menor desarrollo de raíces de las plántulas inoculadas.
4. Una alta fertilidad en los suelos puede traducirse también en mejor crecimiento de las plántulas a pesar de que éstas carezcan de un grado alto de infección. Sin embargo, no se recomienda una dosis alta de fertilización en el vivero, ya que esta práctica puede atrasar el desarrollo de micorrizas, lo que afectaría el crecimiento de las plantas en el campo. De ahí una vez más la importancia de la inoculación en vivero.

AGRADECIMIENTO

Se agradece a las siguientes personas, quienes de una u otra manera colaboraron en el establecimiento del ensayo, la toma de datos y los cuidados en el vivero: María de los Angeles Alfaro, Gloria Artavia, Sergio Jiménez, Lorena Orozco, Gabriela Soto, Irma Zamora y a los señores trabajadores del vivero de la Escuela de Ciencias Ambientales. A Jorge Steinvorth por el préstamo del vivero de la finca y su colaboración por medio de sus trabajadores. A Mike McCoy por su colaboración en el trabajo estadístico.

Este estudio no se hubiera podido llevar a cabo sin el apoyo y financiamiento de la Universidad Nacional, a través de su programa «Ecología y manejo de la vegetación de montañas altas en Costa Rica» (Proyecto N° 782090) y de la Fundación Internacional para la Ciencia (Proyecto D/788-1), con sede en Suecia.

LITERATURA CONSULTADA

- CHAVERRI, A. y ROJAS, I. 1986. Ensayo de inoculación de plántulas de roble copey (*Quercus copeyensis* Müller) con un suelo micorrícico en condiciones de invernadero. (Resultados preliminares). En Ciclo Lectivo sobre «Técnicas de investigación en micorrizas». Fundación Internacional para la Ciencia. Estocolmo. Pp. 111-130.
- CHAVERRI, A., JIMENEZ W., MIRANDA, R. y ROJAS, I. 1985. Importancia de la investigación forestal en las zonas boscosas de las tierras altas en Costa Rica. IX Congreso Forestal Mundial, México, D.F., 1-10 de julio de 1985. 16 pp. Mimeografiado. (También en microfilme en México).
- DEYOE, D.R. y CROMACK, K. 1983. Mycorrhizae, a hidden benefactor to forest trees. Oregon State University Extension Service, Corvallis. 10 pp.
- HO, I. y ZAK, B. 1979. Acid phosphatase of six ectomycorrhizal fungi. Canadian Journal of Botany 57: 1.203-1.205.
- JANOS, D.P. 1980. Micorrhizae influence tropical succession. Tropical succession 1: 56-64.
- JANOS, D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. En Sutton, S.L. et al. Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell, Oxford. Pp. 327-345.
- JIMENEZ MARIN, W. y CHAVERRI POLINI, A. 1982. Estudio de la regeneración del roble (*Quercus* spp.) en los bosques de altura de Costa Rica. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia. 31 pp. Mimeografiado.
- MALAJCZUK, N. y CROMACK, K. 1982. Accumulation of calcium oxalate in the mantle of ectomycorrhizal roots of *Pinus radiata* and *Eucalyptus marginata*. New Phytologist 92: 527-531.
- MARX, D.H. 1971. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. En Hacskaylo, E., ed. D.C. 81 pp.
- MIKOLA, P. 1969. Forestación de zonas rasas, importancia y técnica de la inoculación micorrícica. Unasylna 23: 35-48.
- MOLINA, R. y TRAPPE, J.M. 1982. Applied aspects of ectomycorrhizae. En Subba Rao, N.S., ed. Advances in agricultural microbiology. Oxford & IBH, New Dehli. Pp. 305-324.
- ROJAS, I. 1986. Variación temporal de biomasa de carpóforos en un robleal de montaña en Costa Rica. (Datos preliminares). En Ciclo Lectivo sobre «Técnicas de Investigación en micorrizas». Fundación Internacional para la Ciencia, Estocolmo. Pp. 309-325.
- SHEMAKHANOVA, N.M. 1967. Mycotrophy of woody plants. United States Department of Agriculture and National Science Foundation. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem. 329 pp.
- TRAPPE, J.M. y STRAND, R.F. 1969. Mycorrhizal deficiency in a Douglas fir region nursery. Forest Science 15: 381-389.
- VEGA CONDORI, L. 1964. Efecto de las micorrizas en el crecimiento inicial de coníferas tropicales. Turrialba 14 (3): 152-154.