

EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN CON FÓSFORO SOBRE LA NODULACIÓN DE *Frankia* EN PLANTACIONES DE *Alnus acuminata* EN ANDISOLES DE COSTA RICA^{1/}

Manuel Segura, Álvaro Castillo*, Alfredo Alvarado^{2/**}

Palabras clave: Jaúl, *Frankia* spp, nódulos, fijación de N, fertilización, fósforo.
Keywords: Alder, *Frankia* spp, nodulation, nitrogen fixation, fertilization, phosphorus.

Recibido: 24/05/05

Aceptado:20/09/05

RESUMEN

El efecto de la aplicación de P en la biomasa de nódulos radiculares de *Frankia* spp. en árboles de *A. acuminata* cultivados en 2 suelos (Typic Udivitrands en Landelina y Vista de Mar) y Entic Udivitrands (en Matinilla) fue evaluado. Se aplicaron cantidades crecientes de P₂O₅ en plantaciones de 2, 4 y 7 años de edad inicial. Los resultados obtenidos no mostraron diferencias en el peso seco de la biomasa de nódulos, ni en el número de nódulos activos y muertos, con la adición de P. Sin embargo, al eliminar el efecto de sitio, se observó un aumento en el número de nódulos activos con la adición de 61 g de P₂O₅ árbol⁻¹. El número de nódulos activos y muertos disminuyó con la edad de la plantación. Por otro lado, la biomasa de nódulos fue alta en las plantaciones evaluadas, lo que constituye una fuente importante de material vegetal orgánico y de nutrimentos. Se encontró un modelo (p=0,0001) para la predicción del número de nódulos a partir del diámetro de los árboles. Se observó una correlación baja (r²=0,46) entre el diámetro y el número de nódulos activos. El número de nódulos activos osciló entre 102 y 1959 cuando el diámetro de los árboles varió entre 4 y 12 cm (2

ABSTRACT

Effect of P application on the root nodulation of *Frankia* of alder (*Alnus acuminata*) plantations in Andisols of Costa Rica. The effect of P application on the *Frankia* spp. root nodule biomass of alder trees (*A. acuminata*) cultivated in two soils (Typic Udivitrands at Landelina y Vista de Mar) and Entic Udivitrands (at Matinilla) was evaluated. Increasing levels of P₂O₅ were applied in plantations of 2, 4 and 7 years of initial age. The results showed no differences, either in the root nodule biomass' dry weight or in the number of active and dead nodules, with the addition of P. Nevertheless, when eliminating the site effect, an increase was observed in the number of active nodules with the addition of 61 g of P₂O₅ tree⁻¹. The number of active and dead nodules dropped off with the age of the plantation. On the other hand, the root nodule biomass was high in the evaluated plantations, which constitutes an important source of organic vegetable material and of nutrients. A model was found (p=0.0001) for the prediction of the number of active nodules based on the trees's diameter. A low correlation (r²=0.46) between diameter and the number of

1/ Este trabajo forma parte de la tesis de M.Sc. del primer autor. Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales. Facultad de Ciencias Agroalimentarias. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

2/ Autor para correspondencia. Correo electrónico: alfredoal@carriari.ucr.ac.cr

* Departamento de Recursos Naturales, Compañía Nacional de Fuerza y Luz. San José, Costa Rica.

** Centro Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

y 3 años); sin embargo, el número de nódulos disminuyó entre 31 y 596 cuando el diámetro de los árboles es de 12 y 19 cm (4 y 5 años). Finalmente, cuando los árboles alcanzaron un diámetro entre 17 y 24 cm (7 y 8 años), el número de nódulos estuvo entre 6 y 174.

INTRODUCCIÓN

El jaúl (*Alnus acuminata*) es una especie capaz de fijar N atmosférico (Hall *et al.* 1979, Budowski y Russo 1997) lo que la hace de utilidad para mejorar suelos degradados y pastizales (CATIE 1984 y 1986, Cervantes y Rodríguez 1992). El sistema radical de los árboles forma una asociación simbiótica tripartita entre *Alnus*, el actinomiceto *Frankia* spp y micorrizas vesículo arbusculares (VAM), la cual es especialmente beneficiosa, en particular cuando la especie se desarrolla en suelos ácidos y bajos en P (Russo 1989 y 1995); bajo estas condiciones, a veces la inoculación con *Frankia* mejora las características y favorece el crecimiento de los árboles de jaúl (CATIE 1995).

En estudios de inoculación con *Frankia* en *Alnus*, se ha demostrado que los nódulos pueden formarse a las 2 ó 3 semanas y aunque el pH óptimo para la fijación de N en esta especie se encuentra en el ámbito de 5,5-6,0, en solución libre de N su crecimiento es vigoroso a valores de pH entre 4,2 y 7,0 (Alexander 1977, Griffiths y McCormick 1984). El actinomiceto *Frankia* tiene la capacidad de fijar N en cantidades que varían entre 40 y 320 kg N ha⁻¹ al año (CATIE 1995); esto permite aumentar la productividad de sitios deficientes en N (Gordon y Dawson 1979) e incorporar al suelo una cantidad similar al N, que actúa como fertilizante en el manejo de explotaciones forestales intensivas.

En la misma región de estudio del presente trabajo, Álvarez (1956) encontró que la fijación de

active nodules was observed. The number of active nodules ranged from 102 to 1959 when the diameter of trees varied between 4 and 12 cm (2 and 3 years old); nevertheless, the number of nodules decreased between 31 and 596 when the diameter of trees ranged from 12 to 19 cm (4 and 5 years old). Finally, when the trees reached a diameter between 17 and 24 cm (7 and 8 years old), the number of nodules fell between 6 and

N en jaúl permite llenar las necesidades fisiológicas de los árboles y que el N en los nódulos se transloca de manera preferencial hacia el tejido foliar, encontrándose concentraciones de N menores en el sistema radical. El autor no encontró diferencias de concentración significativas del contenido de N con la edad de los árboles en ningún tejido; sin embargo, la diferencia entre los valores mínimos y máximos de las raíces es importante (Cuadro 1).

El proceso de fijación de N requiere de energía y por lo tanto demanda P, nutrimento que también se requiere en la síntesis de ATP y en la producción de sustancias fotosintéticas. La importancia que tiene la micorriza en las plantas actinorrizales, es que permite aumentar la eficiencia de las mismas en la absorción de P, lo que coadyuva a la obtención de una mejor producción cuando los árboles se encuentran en suelos deficientes en P (Hall *et al.* 1979, Cervantes y Rodríguez 1992).

En suelos con cantidades muy bajas de P el suplemento con fosfatos es importante para conseguir una adecuada fijación biológica de N e incrementar la nodulación y el peso promedio de los nódulos (Gardner *et al.* 1984, Brady y Weil 1996, Michelsen y Rosendahl 1990). Esto se debe a que el P activa procesos meristemáticos que favorecen la formación y el crecimiento de nódulos en árboles fijadores de N₂ (Russo 1989, Michelsen y Rosendahl 1990).

También el P contrarresta el efecto inhibitorio en el desarrollo de los nódulos provocado por altas cantidades de N (MacConnell y Bond 1957, Van Kessel y Roskoski 1981, Rondon y

Cuadro 1. Concentración de N total en hojas, nódulos y raíces en plantaciones de *A. acuminata* de 1 a 10 años de edad en Andisoles de la Cuenca del Río Virilla (Tomado de Álvarez 1956).

Tejido	Edad (años)										Rango	Promedio
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
	N total (%)											
Hojas	3,19	3,25	2,73	3,28	3,08	2,85	n.d	2,73	n.d	n.d	2,73-3,28	3,02
Nódulos	2,64	1,99	1,91	2,06	2,21	2,46	n.d	1,78	2,11	1,93	1,78-2,64	2,12
Raíces	n.d	0,82	0,65	0,89	1,12	0,78	0,76	0,88	0,64	0,70	0,64-1,12	1,03

n.d = no determinado.

Hernández 1987), las cuales provocan acidificación causada por la nitrificación e incrementan la concentración de Al^{3+} y puede reducir la disponibilidad de P (Van Miegroet y Cole 1985, Cole 1995).

Si el nivel de P en el suelo está por encima de los valores críticos requeridos por el árbol, contribuye a un mejor desarrollo de los nódulos, aunque la fertilización con P puede tener un efecto negativo en la micorriza e inhibir la simbiosis entre el hongo y la planta hospedera (Meza 1994, Cervantes y Rodríguez 1992). Existe poca información sobre la respuesta a la aplicación de P en la biomasa de nódulos en plantaciones de *A. acuminata* cultivadas en Andisoles lo que motivó la realización del presente trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones ambientales y ubicación del experimento

Los sitios de estudio se ubican en Andisoles de los cantones Vásquez de Coronado y Goicoechea, en relieves planos con ondulaciones de moderadas a fuertes, en la zona de vida Bosque Muy Húmedo Montano Bajo (bmh-MB), a una elevación entre 1542 y 2062 msnm. La precipitación promedio anual es de 2500 mm y la temperatura media oscila entre 12 y 22,5°C. La humedad relativa de la zona es alta y la neblina es frecuente, con vientos leves (Montoya 1999). El estudio se realizó en plantaciones de *A. acuminata* de 2

(Landelina, suelo Typic Udivitrands), 4 (Vista de Mar, suelo Typic Udivitrands), y 7 años de edad inicial (Matinilla, suelo Entic Udivitrands) consideradas como de crecimiento excelente, según los criterios desarrollados por Camacho y Murillo (1986). Se escogieron plantaciones de edad creciente, con el fin de establecer una “serie de tiempo falsa” que permitiera medir en un tiempo corto las variables de crecimiento del jaúl, incluyendo la variación de la biomasa de los nódulos en la raíz de los árboles. En la escogencia de los sitios, se asumió que dado que en esta especie ocurre fijación de N, el siguiente elemento que podría estar deficiente sería el P, dada la alta tasa de retención de P en Andisoles, ya que tampoco se conoce los niveles críticos para la especie en el suelo.

Diseño experimental

En cada una de las plantaciones de 2, 4 y 7 años de edad inicial, se estableció al azar 3 bloques (repeticiones) con los siguientes tratamientos (niveles) de P: 0, 61, 122, 183 y 244 g P_2O_5 árbol⁻¹, equivalentes a la adición de 0, 50, 100, 150 y 200 kg P_2O_5 ha⁻¹ (se asume una densidad de 816 árboles ha⁻¹), empleando como fuente superfosfato triple (0-46-0). La fertilización se hizo de forma manual, tratando de dirigir la dosis a la rodaja de los árboles a una distancia de 1 m alrededor del tronco. La primera fertilización se realizó durante los meses de febrero a marzo del año 2003, volviendo a repetir el tratamiento al cabo de un año, en febrero de 2004.

En las plantaciones de 2 y 4 años de edad la parcela experimental estaba constituida por 36 árboles (6x6) en un área de 306,25 m² y la parcela útil constó de 16 árboles (4x4) y 110,25 m². En la plantación de 7 años, debido a las condiciones de siembra, no se realizó el mismo modelo de parcela y se procedió a marcar parcelas de 20x25 (500 m²). Los bloques fueron ubicados en las áreas con condiciones edáficas similares y árboles que representaban la altura y diámetro de los árboles dominantes y codominantes, de modo que la respuesta al tratamiento fuera lo más representativa posible. El diámetro se midió a la altura del pecho (1,3 m), según la metodología descrita por Jumkov (1994).

Muestreo y análisis de la biomasa de nódulos

Se realizaron 2 muestreos de biomasa de nódulos, con un intervalo de 13 meses entre el muestreo inicial y el final, el primero en mayo del

2003 y el segundo en julio del 2004. Para realizar el muestreo de nódulos, se siguieron los lineamientos generales descritos en los trabajos de Meza (1994), Rytter (1989), Burgess y Peterson (1987), Sharma y Ambasht (1986). Otros autores, recomiendan tomar las muestras de nódulos recolectando a partir de la base del árbol y a lo largo de una de las raíces principales del mismo (Myrold 1994).

En cada tratamiento se seleccionaron 8 árboles dominantes, de los cuales se recolectó una muestra compuesta de raíces y nódulos (Figura 1). Para tomar la muestra se colocó al azar una cuadrícula de malla milimétrica con un área de 30x30 cm, cercana a la base del árbol y siempre en una superficie de 100 cm alrededor del árbol, donde se aplicó el P como fertilizante. La cuadrícula se utilizó para distinguir con facilidad el área donde se realizó el muestreo con la ayuda de una pala para remover el suelo con raíces y nódulos hasta una profundidad de 10 cm. La biomasa de nódulos encontrada en ese volumen



Fig. 1. Nódulos de *Frankia* (↓) en raíces de *A. acuminata*. Nótese lo superficiales y lo cerca del tronco principal que se encuentran.

se depositó en una bolsa plástica rotulada y luego se transportaron al Laboratorio de Biotecnología del Centro de Investigaciones en Protección de Cultivos (CIPROC) de la Facultad de Ciencias Agroalimentarias para su procesamiento.

Para determinar la cantidad y la masa seca de los nódulos, el contenido de cada muestra se vertió en un tamiz número 6v (3,35 cm) para lavar el exceso de suelo con agua corriente. Se procedió a tomar los nódulos sueltos y a separar los que todavía estaban unidos a las raíces para luego eliminar el exceso de agua e iniciar el conteo de los nódulos activos y los muertos. Se consideró que todos los nódulos activos presentan colores que varían de un amarillo claro, amarillo intermedio a un café amarillento, mientras que los nódulos muertos presentan un color café oscuro, de acuerdo a los criterios de Sharma y Ambash (1986).

Una vez contados los nódulos se determinó la masa en fresco con una balanza digital, después se introdujeron en bolsas de papel identificadas, las cuales se colocan en una estufa a 70°C durante 48 horas y al final de este período se pesaron en una balanza digital. Para favorecer la comparación entre tratamientos, se procedió a eliminar el factor de sitio correspondiente a cada uno de los tratamientos (incremento relativo) utilizando el método de Waugh *et al.* (1973).

La biomasa de nódulos en kg ha⁻¹ para cada plantación se calculó asumiendo que toda el área de influencia de los nódulos radiculares de jaúl posee una biomasa de nódulos similar al área que se muestreó, por lo que las cantidades estimadas pueden disminuir. El contenido de N aportado por la biomasa seca de los nódulos se calculó multiplicando la biomasa seca por el porcentaje de N, asumiendo que los nódulos radiculares poseen un 2,12% de N, tal como lo reportó Álvarez (1956).

Análisis estadístico

Se realizó un análisis gráfico de dispersión preliminar para observar las tendencias entre las variables comparadas y posteriormente otro de varianza para las variables, número de nódulos

activos y muertos y masa de nódulos, todo en función de los tratamientos de P aplicados. Además se realizó un análisis de regresión lineal entre el diámetro y el número de nódulos, así como entre el diámetro y la masa seca de nódulos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la adición de P sobre la cantidad y la masa de nódulos

No se observó que la adición de P causara diferencias ($p > 0,09$) en el peso seco de la biomasa de nódulos, ni en el número de los nódulos activos y los muertos. Esto se debe a que los contenidos de P disponibles en los primeros 30 cm, del suelo de las plantaciones donde se realizó el ensayo, estaban en concentraciones adecuadas entre 11, 16 y 48 mg l⁻¹, las cuales se consideran adecuadas para suplir los requerimientos de *A. acuminata* a los 2, 4 y 7 años de edad inicial, respectivamente (Segura *et al.* 2005). Además, las condiciones climáticas tales como la temperatura (16–18°C), la humedad, la precipitación alta, los suelos profundos, bien drenados (aireación) y los contenidos altos de materia orgánica favorecieron el crecimiento, el desarrollo y la fijación de los nódulos (Cuadro 2). Resultados similares encontraron Dawson *et al.* (1980) en *A. glutinosa* y *A. serrulata* bajo condiciones de clima y suelo similares a las de este ensayo.

Al eliminar el efecto de sitio por el método de Waugh *et al.* (1973), se observó en promedio de los 3 sitios un aumento en el número de nódulos activos con la adición de 61 g de P₂O₅ árbol⁻¹ (Figura 2). Meza (1994) encontró que los contenidos de P por encima del nivel crítico favorecen una mayor masa promedio de los nódulos de *A. acuminata* comparado con suelos donde se encuentra por debajo de los niveles críticos.

La aplicación de 61 g P₂O₅ árbol⁻¹ sería importante en el momento que el suelo no esté en capacidad de suplir la cantidad de P que requieren las plantaciones de edad más avanzada, ya que este nutrimento activa procesos meristemáticos

Cuadro 2. Masa total, número de nódulos activos y muertos por árbol en árboles de jaúl en función de los tratamientos y entre tiempo de evaluación en plantaciones de *A. acuminata* de 2, 4 y 7 años de edad inicial.

Tratamiento	Masa (g)*		N.º Nódulos vivos*		N.º Nódulos muertos*	
	1	2	1	2	1	2
g P ₂ O ₅ árbol ⁻¹						
LANDELINA (2 años)						
0	45,41	52,80	440	1009	36	23
61	53,15	55,63	383	700	15	41
122	33,38	62,23	303	679	18	57
183	23,46	67,46	457	1155	7	30
244	29,81	97,21	387	972	12	48
Promedio	37,04	67,07	394	903	18	40
Pr>F	0,98	0,60	0,60	0,27	0,11	0,09
VISTA DE MAR (4 años)						
0	56,71	73,96	40	226	8	18
61	49,53	61,54	62	363	5	15
122	37,42	61,49	51	225	6	10
183	56,20	94,92	49	135	7	24
244	79,85	45,68	67	240	5	10
Promedio	55,94	67,52	54	238	6	15
Pr>F	0,92	0,40	0,99	0,93	0,99	0,78
MATINILLA (7 años)						
0	32,63	24,35	37	57	7	5
61	68,05	52,64	51	122	6	18
122	114,08	40,54	37	82	8	17
183	73,54	15,45	39	45	4	5
244	79,80	43,96	55	73	1	14
Promedio	73,62	35,39	44	76	5	12
Pr>F	0,55	0,58	0,99	0,99	0,97	0,72

* 1 y 2 se refieren a mediciones a los 3 y 17 meses después de la primera aplicación de P.

que favorecen la formación y crecimiento de nódulos nuevos en árboles fijadores de N₂ (Russo 1989, Michelsen y Rosendahl 1990). Además, una dosis baja de P no inhibe la acción simbiótica de las micorrizas que se encuentran en condiciones naturales y mejora la absorción de P y la fijación de N en las plantaciones; al respecto, Russo (1989,1995) y Russo *et al.* (1993) mencionan que la aplicación de 50 g kg⁻¹ P a plántulas de *A. acuminata* inoculadas con VAM y *Frankia* estimula el crecimiento de nódulos, mientras que la fijación de N se estimula con niveles de P de 10 g kg⁻¹.

El número de los nódulos activos y los muertos disminuye ($p < 0,05$) con la edad de la plantación sin que haya impacto de otras variables climáticas, ya que los muestreos coincidieron en la época del año; estas diferencias estadísticas parecen obedecer más al comportamiento del crecimiento de los árboles de jaúl, que a los niveles de P adicionados al suelo y se debe a que con el tiempo los nódulos se unen y forman estructuras de mayor tamaño denominadas grumos (en inglés cluster), lo que ayuda a explicar el por qué de su disminución en número (Russo 1990, Burges y

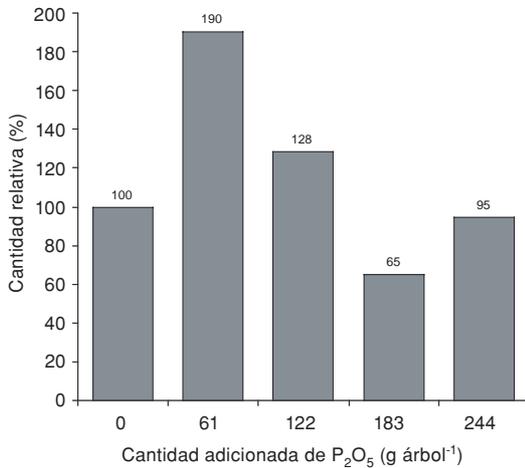


Fig. 2. Incremento relativo promedio en la cantidad de nódulos por tratamiento de plantaciones de 2, 4 y 7 años de edad inicial.

Peterson 1987). Además, es posible que en árboles de mayor edad las raíces estén más lignificadas y por ende la formación de nódulos en árboles viejos disminuya, de igual manera podría ocurrir que las raíces menos lignificadas se encuentren más lejos de los árboles, aunque esta posibilidad no se observó en el campo debido a que los árboles están unos cerca de los otros y se da una competencia intraespecífica fuerte del espacio.

La disminución del número de los nódulos activos y los muertos con la edad de la plantación, concuerda con lo encontrado en *A. acuminata* por Álvarez (1956) y sigue la lógica de muerte natural de individuos en función de su población. En el Este del Himalaya (Sharma y Ambast 1986), se ha encontrado valores de nódulos muertos en *A. nepalensis* mucho más elevados (242 kg ha⁻¹) que los mencionados en el presente trabajo, esto posiblemente debido a que bajo las condiciones frías de esa región ocurre una muerte súbita de nódulos en el invierno y a que bajo las condiciones tropicales de Costa Rica la mineralización de la biomasa muerta de nódulos es más rápida.

La biomasa seca de los nódulos aumentó levemente ($p < 0,0350$) con la edad de la plantación en la primera evaluación (Cuadro 2); sin

embargo, en la segunda evaluación, la masa seca de nódulos fue igual en las plantaciones de 2 y 4 años y menor en la plantación de 7 años (Cuadro 2). Las diferencias de biomasa seca y número de nódulos activos entre tiempos de evaluación en las 3 plantaciones muestran que la interacción tiempo x edad fue significativa ($p < 0,005$), sin considerar posibles variaciones debidas a la época de muestreo (no considerada en este estudio). En el caso de la plantación de 2 años, el peso de la biomasa de nódulos se duplica (aumentó 30 g) y el número de nódulos aumentó en 509. Mientras que en la plantación de 4 años la biomasa se mantiene casi constante (aumentó 11,58 g) y el número de nódulos aumentó en 184; sin embargo, en la plantación de 7 años se observó una disminución del doble en la biomasa (disminuyó 38,23 g) y se observó un aumento de 32 nódulos con respecto a la medición anterior, en este caso probablemente causada por un fuerte raleo fitosanitario que hizo variar las condiciones ambientales de la plantación. En el caso de los nódulos muertos la interacción tiempo x edad no fue significativa ($p = 0,3883$). Estas ligeras variaciones pueden estar relacionadas con condiciones de drenaje y disponibilidad de O₂ (Álvarez 1956, Dawson *et al.* 1980, Carlson y Dawson 1985), las cuales no eran completamente homogéneas entre plantaciones en el presente estudio.

La biomasa promedio de nódulos (confundiéndose los valores de todos los tratamientos de P) fue alta en las 3 plantaciones evaluadas, en comparación con los datos para *A. nepalensis* de Sharma y Ambas (1986). En la plantación de 2 años fue de 5783 kg ha⁻¹, en la de 4 años fue de 6859 kg ha⁻¹ y en la de 7 años 6056 kg ha⁻¹, valores que posiblemente sobrestiman la realidad de los sitios debido a la metodología empleada. Estos valores representan cantidades importantes de materia orgánica y de elementos como el Ca, K, P y N, los cuales se van a mineralizar en el suelo cuando los nódulos se degradan (Sharma y Ambast 1986). En el caso del N se estaría aportando al suelo 123, 145 y 128 kg ha⁻¹ a los 2, 4 y 7 años, respectivamente, si los árboles se talaran a estas edades. Este N es de lenta liberación debido a que el N proveniente de la materia

orgánica forma complejos materia orgánica-NH₃ muy estables, los cuales son paulatinamente mineralizados o asimilados por la microflora del suelo (Nommik 1965, Vandevivere y Ramírez 1995), aunque en regiones tropicales el proceso de liberación puede ser más acelerado.

Relaciones dasométricas entre el diámetro, la biomasa y la cantidad de los nódulos activos y los muertos

Se encontró un modelo potencial significativo ($p=0,0001$) para la predicción del número de nódulos a partir de la variable independiente diámetro; sin embargo, se observó un coeficiente de correlación de 0,46 entre el diámetro y el número de nódulos activos (Figura 3). El análisis

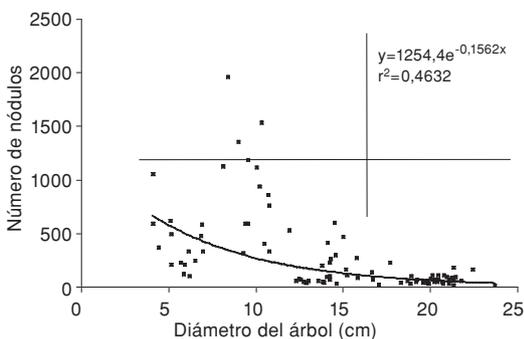


Fig. 3. Curva de regresión entre el diámetro y el número de nódulos activos para árboles de jaíl entre los 2 y 8 años de edad.

de regresión lineal entre la biomasa seca y el diámetro de los árboles, así como la correlación entre la biomasa y el número de nódulos muertos con el diámetro no fueron significativas.

El número de nódulos osciló entre 102 y 1959 cuando el diámetro de los árboles variaba entre 4 y 12 cm (2 y 3 años); sin embargo, el número de nódulos disminuyó entre 31 y 596 cuando el diámetro de los árboles oscilaba alrededor de 12 y 19 cm (4 y 5 años); cuando los árboles alcanzaron diámetros entre 17 y 24 cm (7 y 8 años), el número de nódulos estaba entre 6 y 174 (Figura 3). Aunque la varianza a diámetros

menores es mayor que a diámetros mayores, los datos no se transformaron para expresar la condición natural y a la espera de datos en plantaciones con mayor diámetro. Estos resultados están relacionados con la cantidad de biomasa foliar relativa, la cual disminuyó junto con las cantidades de N absorbido al aumentar la edad de la plantación (Segura *et al.* 2005). Van Kessel y Roskoski (1981) mencionan que la biomasa de nódulos está altamente correlacionada con la biomasa de hojas en árboles jóvenes, debido a que los procesos de nodulación y fijación de N requieren gran cantidad de fotosintatos.

CONCLUSIONES

- La adición de P no provoca diferencias en el peso seco de la biomasa de nódulos, ni en el número de nódulos activos y muertos en suelos con concentraciones de P sobre el nivel crítico y bajo condiciones climáticas y de suelo adecuadas para el crecimiento y desarrollo de estas estructuras.
- El número de los nódulos activos y los muertos disminuyó con la edad de las plantaciones de *A. acuminata*.
- La biomasa de nódulos fue alta en las 3 plantaciones evaluadas. Estos valores representan cantidades importantes de materia orgánica y de nutrientes, los cuales se van a mineralizar en el suelo.
- Existe una correlación baja entre el número de nódulos activos y el diámetro de los árboles.

AGRADECIMIENTOS

A la CNFL por el financiamiento de esta investigación. Al personal del vivero del Departamento de Recursos Naturales de la CNFL por su colaboración en la recolección de las muestras. Al Dr. Carlos Ramírez por facilitar el Laboratorio de Biotecnología del Centro de Investigaciones en Protección de Cultivos (CIPROC) de la Facultad de Ciencias Agroalimentarias de la Universidad de

Costa Rica para el procesamiento y análisis de las muestras y a todas las personas que de una u otra forma colaboraron para la realización de esta investigación.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER M. 1977. Introduction to soil microbiology. 2ª. ed. John Wiley & Sons. New York, USA. 467 p.
- ÁLVAREZ H. 1956. Estudio forestal del "jaúl" (*Alnus jorullensis* HBK.) en Costa Rica. Tesis de maestría, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. 87 p.
- BRADY N.C., WEIL R.R. 1996. The nature and properties of soils: Soil classification. 11 ed. Prentice-Hall. New Jersey, USA. p. 72-74 y 445-472.
- BUDOWSKI G., RUSSO R. 1997. Nitrogen fixing trees and nitrogen fixation in sustainable agriculture: Research challenges. *Soil Biol. Biochem.* 29(5/6):767-770.
- BURGESS D., PETERSON R.L. 1987. Effect of nutrient conditions on root nodule development in *Alnus japonica*. *Canadian Journal of Botany* 65(8):1658-1670.
- CAMACHO P., MURILLO O. 1986. Algunos resultados preliminares de la epidimetría del jaúl *Alnus acuminata* (H.B.K.) O. Kundze. Departamento de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. p.i.
- CARLSON P.J., DAWSON J.O. 1985. Soil nitrogen changes, early growth, and response to soil internal drainage of a plantation of *Alnus jorullensis* in the Colombian highlands. *Turrialba* 35(2):141-150.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1984. Especies para leña: arbustos y árboles para la producción de energía. V.A. de Fernández (Trad.). Turrialba, CR. p. 126-127.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1986. Silvicultura de especies promisorias para la producción de leña en América Central. Turrialba, CR. p. 49-53. (Informe Técnico no.86).
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1995. Jaúl. *Alnus acuminata* ssp. arguta (Schlectendal) Furlow. Especie de árbol de uso múltiple en América Central. Turrialba, Costa Rica. Colección de Guías Silviculturales No. 18. 85 p.
- CERVANTES E., RODRÍGUEZ C. 1992. Relationships between the mycorrhizal and actinorhizal symbioses in non-legumes. *Methods in Microbiology* 24:417-431.
- COLE D.W. 1995. Soil nutrient supply in natural and managed forests. *Plant and Soil* 168-169:43-53.
- DAWSON J.O., FUNK D.T., FITTON R.R., GERTNER G.Z. 1980. Seasonal changes in leaf nitrogen concentration of *Alnus glutinosa*, *A. rugosa*, and *A. serrulata*. In: H.E. Garrett, G.S. Cox (eds). Central Hardwood forest conference III. Proceedings of the third meeting. Columbia, USA. p. 190-201.
- GARDNER I.C., CLELLAND D.M., SCOTT A. 1984. Mycorrhizal improvement in non leguminous nitrogen fixing associations with particular reference to *Hippophae rhamnoides* L. *Plant and Soil* 78:189-199.
- GORDON J.C., DAWSON J.O. 1979. Potential uses of nitrogen fixing trees and shrubs in commercial forestry. *Bot. Gaz.* 140 (Suppl.):S88-S90.
- GRIFFITHS A.P., MCCORMICK L.H. 1984. Effects of soil acidity on nodulation of *Alnus glutinosa* and viability of *Frankia*. *Plant and Soil* 79:429-434.
- HALL R.B., NABB JUNIOR H.S., MAYNARD C.A., GREEN T.L. 1979. Toward development of optimal *Alnus glutinosa* symbioses. *Bot.Gaz.* 140 (Suppl.): S120-S126.
- JUMKOV M. 1994. Evaluación de muestreo del bosque. Guía de campo para extensionistas, UICN/ORMA. San José, Costa Rica. pi.
- MACCONNELL J.T., BOND G. 1957. A comparison of the effect of combined nitrogen on nodulation in non-legumes and legumes. *Plant and Soil* VIII (4):378-388.
- MEZA E. 1994. Efecto de condiciones climáticas y edáficas sobre la interacción entre el actinomicete *Frankia* sp. y el jaúl (*Alnus acuminata*). Tesis Ing. Agr, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 198 p.
- MICHELSEN A., ROSENDAHL S. 1990. The effect of VA mycorrhizal fungi, phosphorus and drought stress on the growth of *Acacia nilotica* and *Leucaena leucocephala* seedlings. *Plant and Soil* 124:7-13.
- MONTOYA A. 1999. Plan de reforestación para la plantación de Dorval S.A. FUNDECOR. San José, Costa Rica. 233 p.

- MYROLD D.D. 1994. *Frankia* and the actinorhizal symbiosis. In: Soil Science Society Agronomy Book Series No 5. Methods of soil analysis, Part 2, Microbiological and biochemical properties. Madison, Wisconsin, USA. p. 291-328.
- NOMMIK H. 1965. Ammonium fixation and other reactions involving a non-enzymatic immobilization of mineral nitrogen in soil. In: W.V. Bartholomew, F.E. Clark (eds). Soil Nitrogen. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA. p. 240-248.
- RONDÓN J.A., HERNÁNDEZ G.R. 1987. Efectos de la aplicación de nitrato de sodio, sulfato de amonio y urea sobre el crecimiento, nodulación y contenido de nitrógeno en *Alnus acuminata* H.B.K. Revista Forestal Venezolana 31:79-91.
- RUSSO R.O. 1989. Evaluating alder endophyte (*Alnus acuminata*-*Frankia*-Mycorrhizae) interactions. Plant and Soil 118:151-155.
- RUSSO R.O. 1990. Evaluating *Alnus acuminata* as a component in agroforestry systems. Agroforestry Systems 10:241-252.
- RUSSO R.O., GORDON J., BERLYN G.P. 1993. Evaluating Alder-Endophyte (*Alnus acuminata*-*Frankia*-Mycorrhizae) Interactions: Growth response of *Alnus acuminata* seedlings to inoculation with *Frankia* strain Ar13 and *Glomus* intra-radices, under three phosphorus levels. Journal of Sustainable Forestry 1(1):93-110.
- RUSSO R.O. 1995. *Alnus acuminata* ssp. *arguta*, a valuable resource for neotropical highlands. In: D.O. Evans, L.T. Szott (eds). Nitrogen fixing trees for acid soil. Winrock. Arkansas, USA. p. 156-163.
- RYTTER L. 1989. Distribution of roots and root nodules and biomass allocation in young intensively managed grey alder stands on a peat bog. Plant and Soil 119:71-79.
- SEGURA M., CASTILLO A., ALVARADO A., BLANCO F. 2005. Extracción de nutrimentos en plantaciones de jaúl (*Alnus acuminata*) en la cuenca del río Virilla, Costa Rica. Agronomía Costarricense. 29(2): 109-120.
- SHARMA E., AMBASHT R.S. 1986. Root nodule age-class transition, production and decomposition in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation in the eastern Himalayas. The Journal of Applied Ecology 23(2): 689-701.
- VANDEVIVERE P., RAMÍREZ C. 1995. Control de calidad de abonos orgánicos por medio de bioensayos. In: J.A. García, J.M. Nájera (eds). Simposio Centro Americano de Agricultura Orgánica. UNED. San José, Costa Rica. p. 121-140.
- VAN KESSEL C., ROSKOSKI J.P. 1981. Nodulation and N₂ fixation by *Inga jinicuil*, a woody legume in coffee plantations: Effect of soil nutrients on nodulation and N₂ fixation. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Veracruz, México. p. 207-215.
- VAN MIEGROET H., COLE D.W. 1985. Acidification sources in red alder and Dugla-fir soils—importance of nitrification. Soil Sci. Soc. Am. J. 149:1274-1279.
- WAUGH D.L., CATE R.B., NELSON L.A. 1973. Modelos discontinuos para una rápida correlación, interpretación y utilización de los datos de análisis de suelos y las respuestas a los fertilizantes. O.I. de Mendoza (Trad.). International Soil Fertility. Carolina del Norte, USA, 106 p. (Boletín Técnico no. 7).