

**Caracterización de hongos micorrízicos arbusculares asociados a *Espeletia standleyana*
A.C.Sm en el Páramo de García, Norte de Santander, Colombia.**



Ángela Margoth Suárez Mojica

**Universidad de Pamplona
Facultad de Ciencias Básicas
Departamento de Biología
Pamplona, Colombia
Noviembre, 2024**

Caracterización de hongos micorrízicos arbusculares asociados a *Espeletia standleyana*

A.C.Sm. en el Páramo de García, Norte de Santander, Colombia.

Ángela Margoth Suárez Mojica

Trabajo de grado presentado para optar el título de

BIÓLOGA

Director

Francisco Rodríguez Rincón, PhD.

Codirectora

Martha Patricia Ochoa Reyes, MSc.

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Pamplona, Norte de Santander

2024

DEDICATORIA

En memoria de mi padre Luis Fernando Suárez, aunque su presencia física ya no nos acompaña, sus enseñanzas y pasión por el conocimiento continúan guiándome y fortaleciéndome en cada paso que doy.

A mi madre Margarita Mojica, a quien le tengo una enorme gratitud y admiración. Su amor incondicional y apoyo constante han sido fundamentales a lo largo de mi trayectoria académica. Cada logro alcanzado es un reflejo de su dedicación y sacrificio.

A los páramos, ejemplo de resiliencia ante los desafíos naturales. En su altitud y belleza, nos recuerdan que la vida florece incluso en las condiciones más adversas.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi sincero agradecimiento a mi director de trabajo de grado Francisco Rodríguez Rincón, PhD. por su paciencia, apoyo y su valiosa orientación durante este trabajo.

A mi codirectora Martha Patricia Ochoa, MSc. por sugerir y motivar la realización de este trabajo.

A la Universidad de Pamplona, por abrirme sus puertas y permitirme desarrollarme tanto académica como personalmente.

A los diferentes docentes por compartir sus conocimientos y consejos, contribuyendo significativamente a mi formación como bióloga.

Al grupo de investigación en microbiología y biotecnología (GIMBIO) y al grupo de investigación en ecofisiología y morfoanatomía vegetal por permitir el uso de sus instalaciones, materiales y equipos, y al laboratorio de Control de calidad, en especial a la profesora Yolanda Rico por su orientación en la parte metodológica para llevar a cabo los análisis fisicoquímicos del suelo.

A mi familia, por su incondicional apoyo, ánimo, y confianza en mí, no solo en este proceso de formación, si no a lo largo de toda mi vida. En especial, a mi hermano Alex Fernando Suárez, a quien admiro profundamente y quien me motivó a seguir esta profesión.

A Diego Díaz, por su paciencia, apoyo y compañía a lo largo de estos años. Su cariño, motivación y consejos han sido muy importantes durante esta etapa de mi vida.

A Betty Morales por su amistad y todas las experiencias y aprendizajes compartidos a lo largo de la carrera.

Finalmente, a Álvaro Jaimes por su apoyo y colaboración en el trabajo de campo.

ÍNDICE GENERAL

1	RESUMEN.....	10
	ABSTRACT.....	11
2	INTRODUCCIÓN	12
3	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN	13
4	OBJETIVOS.....	14
4.1	Objetivo general.....	14
4.2	Objetivos específicos	14
5	HIPÓTESIS	14
6	ESTADO DEL ARTE.....	15
6.1	Antecedentes internacionales.....	15
6.2	Antecedentes nacionales	16
7	MARCO REFERENCIAL	17
7.1	Ecosistemas de Páramo.....	17
7.2	Clasificación del páramo.....	18
7.2.1	Género <i>Espeletia</i>	18
7.2.2	Importancia de <i>Espeletia</i> en los ecosistemas paramunos	19
7.2.3	<i>Espeletia standleyana</i> : Generalidades y taxonomía	20
7.3	Micorrizas y su importancia.....	23
7.3.1	Micorrizas arbusculares y su ciclo vital.....	23
7.3.2	Esporas de HMA.....	24
7.3.3	Germinación de las esporas	25
7.4	Colonización	26
7.4.1	Etapas de la simbiosis de micorrizas arbusculares	28
7.4.2	Transporte de nutrientes mediante la vía micorrízica	30
7.5	Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares.....	34
7.6	Números de Hills	35
7.6.1	Taxonomía de HMA	36
8	MARCO METODOLÓGICO	38
8.1	Área de estudio	38
8.2	Diseño experimental	39

8.2.1	Muestreo de raíces y suelo.....	41
8.2.2	Preparación y análisis de las muestras	41
8.2.3	Aislamiento y conteo de esporas de HMA a partir del suelo.....	43
8.2.4	Análisis estadísticos	45
8.2.5	Análisis de la diversidad micorrízica.....	45
8.3	Caracterización fisicoquímica del suelo	46
8.3.1	Textura, color y densidad aparente	46
8.3.2	Porcentaje de humedad del suelo (%H).....	47
8.3.3	Potencial de hidrogeniones (pH).....	47
8.3.4	Conductividad eléctrica	47
8.3.5	Porcentaje de materia orgánica del suelo (% MO)	48
8.3.6	Nitrógeno total	48
8.3.7	Fósforo disponible	48
9	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	49
9.1	Caracterización fisicoquímica del suelo	49
9.2	Grado de colonización micorrízica	51
9.3	Concentración de esporas en la micorrizosfera	58
9.4	Caracterización taxonómica.....	60
9.5	Morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares asociados a <i>Espeletia standleyana</i>	69
9.6	Distribución de abundancia.....	72
9.7	Análisis de diversidad mediante el uso de números de Hill	74
10	CONCLUSIONES.....	78
11	RECOMENDACIONES	79
12	REFERENCIAS.....	80
13	APÉNDICES	95

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Mapa de distribución de <i>Espeletia standleyana</i>	21
Figura 2 Bioforma de <i>Espeletia standleyana</i>	22
Figura 3 Colonización de las plantas por micorrizas arbusculares	28
Figura 4 Establecimiento de la simbiosis de micorrizas arbusculares.....	30
Figura 5 Vías de absorción directa (VD) y micorrízica (VM) de P en una raíz de micorriza arbuscular (MA).....	¡Error! Marcador no definido.
Figura 6 Intercambio de nutrientes entre hongos micorrízicos arbusculares y sus plantas hospedantes	33
Figura 7 Ubicación geográfica del Páramo de la vereda García, Norte de Santander.....	38
Figura 8 Proceso de tinción de raíces y cuantificación del porcentaje de micorrización en <i>Espeletia standleyana</i>	42
Figura 9 Proceso de aislamiento y cuantificación de esporas de HMA.....	44
Figura 10 Muestreo de suelo para análisis fisicoquímicos	46
Figura 11 Raicillas de <i>Espeletia standleyana</i> micorrizadas con HMA	52
Figura 12 Diferencias en el número de esporas/20 g de suelo rizosférico en las etapas de crecimiento de <i>Espeletia standleyana</i>	59
Figura 13 Esporas de HMA del género <i>Acaulospora</i> (Acaulosporaceae).....	61
Figura 14 Esporas de HMA del género <i>Ambispora</i> (Ambisporaceae)	62
Figura 15 Esporas de HMA del género <i>Archaeospora</i> (Archaeosporaceae)	63
Figura 16 Esporas de HMA del género <i>Diversispora</i> (Diversisporaceae)	64
Figura 17 Esporas de HMA del género <i>Entrophospora</i> (Acaulosporaceae)	65
Figura 18 Esporas de HMA del género <i>Gigaspora</i> (Gigasporaceae)	66
Figura 19 Esporas de HMA del género <i>Glomus</i> (Glomeraceae)	66
Figura 20 Esporas de HMA del género <i>Pacispora</i> (Pacisporaceae).....	67
Figura 21 Esporas de HMA del género <i>Paraglomus</i> (Paraglomeraceae).....	68
Figura 22 Esporas de HMA del género <i>Sclerocystis</i> (Glomeraceae).....	69
Figura 23 Curvas de rango-abundancia en escala logarítmica ($\log_{10}$) de HMA presentes en el Páramo de García.....	73
Figura 24 Curvas de acumulación de especies de HMA	76

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 Taxonomía de <i>Espeletia standleyana</i>	22
Tabla 2 Taxonomía de los hongos micorrízicos arbusculares más estudiados	37
Tabla 3 Características distintivas de las etapas de crecimiento de <i>Espeletia standleyana</i>	40
Tabla 4 Características fisicoquímicas del suelo de la parcela muestreada	51
Tabla 5 Grado de micorrización entre las etapas de crecimiento de <i>Espeletia standleyana</i>	57
Tabla 6 Prueba de comparativas múltiples - Tukey para el grado de micorrización entre las etapas de crecimiento de <i>E. standleyana</i>	57
Tabla 7 Prueba de comparaciones múltiples - Tukey para la abundancia de esporas entre las etapas de crecimiento de <i>E. standleyana</i>	60
Tabla 8 Morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) encontradas en diferentes etapas de crecimiento de <i>Espeletia standleyana</i>	70

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice A. Preparación de soluciones	95
Apéndice B. Tratamiento de las muestras de suelo en el laboratorio	96
Apéndice C. Claves taxonómicas empleadas para la identificación de esporas de HMA	97
Apéndice D. Análisis estadísticos para el grado de colonización arrojados por el software SPSS	100
Apéndice E. Análisis estadísticos para los datos de concentración de esporas, arrojados por el software GraphPad Prism	104
Apéndice F. Análisis estadísticos para los índices de diversidad, arrojados por el software GraphPad Prism	105

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

ACP: Proteína transportadora de acilo

AG: Ácidos grasos

AMT: Transportador de amonio

Arg: Arginina

ES: Estrigolactonas

Glc: Glucosa

GlcNAc: N-acetilglucosamina

Gln: Glutamina

HMA: Hongos micorrízicos arbusculares

MA: Micorrizas arbusculares

MER: Micelio extrarradical

MPA: membrana peri-arbuscular

Pi: Fósforo inorgánico

PolyP: Polifosfato

PPA: Aparato de pre-penetración

PT: Transportador de fosfato

PVGL: Alcohol polivinílico-glicerol-ácido láctico

TAG: Triacilglicerol

VD: Vía directa

VM: Vía micorrízica

1 RESUMEN

Este estudio tuvo como objetivo caracterizar los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) asociados a *Espeletia standleyana* en distintas etapas de crecimiento en el Páramo de García, Pamplona, Norte de Santander. Para llevar a cabo esta investigación, se estableció una parcela dividida en dos parcelas contiguas de 5 m x 5 m, donde se seleccionaron individuos de *Espeletia standleyana* en distintas etapas de crecimiento (plántulas, juveniles y adultos). Posteriormente, se recolectaron muestras de raíces y suelo de cada planta, las cuales fueron analizadas para cuantificar el porcentaje de colonización micorrícica y la abundancia de esporas, utilizando técnicas estandarizadas como la tinción de raíces con azul de tripano y la extracción de esporas en gradiente. Además, se realizaron análisis fisicoquímicos del suelo, los cuales revelaron un pH bajo (3.7) y niveles reducidos de fósforo (1.0 mg/kg). Los resultados indicaron diferencias significativas en el porcentaje de colonización y en el número de esporas entre las etapas de crecimiento. Las plántulas presentaron los niveles más altos de colonización micorrícica total (69%) y abundancia de esporas (180 esporas/20 g de suelo), mientras que los adultos mostraron los valores más bajos, con un 48% de colonización y 70 esporas/20 g de suelo. En total, se identificaron 36 morfoespecies de HMA asociadas a *E. standleyana*, pertenecientes a ocho familias y diez géneros, siendo *Paraglomus* sp1 el hongo dominante en todas las etapas de crecimiento. Los índices de diversidad de HMA, evaluados mediante los números de Hill, mostraron una diversidad más equilibrada en la etapa adulta, lo que sugiere que la diversidad de HMA tiende a estabilizarse en las fases más avanzadas del desarrollo de la planta.

Palabras clave: Colonización micorrícica, diversidad, etapas de crecimiento, páramo, simbiosis, suelos rizosféricos

ABSTRACT

This study aimed to characterize the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated with *Espeletia standleyana* at different growth stages in Páramo de García, Pamplona, Norte de Santander. To carry out this research, a plot divided into two contiguous plots of 5 m x 5 m was established, where individuals of *Espeletia standleyana* were selected at different growth stages (seedlings, juveniles and adults). Subsequently, root and soil samples were collected from each plant, which were analyzed to quantify the percentage of mycorrhizal colonization and spore abundance, using standardized techniques such as trypan blue root staining and gradient spore extraction. In addition, physicochemical analyses of the soil were performed, which revealed a low pH (3.7) and reduced phosphorus levels (1.0 mg/kg). The results indicated significant differences in the percentage of colonization and the number of spores between growth stages. Seedlings showed the highest levels of total mycorrhizal colonization (69%) and spore abundance (180 spores/20 g soil), while adults showed the lowest values, with 48% colonization and 70 spores/20 g soil. In total, 36 AMF morphospecies were identified associated with *E. standleyana*, belonging to eight families and ten genera, with *Paraglomus* sp1 being the dominant fungus at all growth stages. AMF diversity indices, assessed by Hill numbers, showed a more balanced diversity at the adult stage, suggesting that AMF diversity tends to stabilize at more advanced stages of plant development.

Keywords: Mycorrhizal colonization, diversity, growth stages, moorland, symbiosis, rhizospheric soils

2 INTRODUCCIÓN

Los páramos son ecosistemas estratégicos que regulan y suministran aproximadamente el 70 % del recurso hídrico del país. Además, son fundamentales en la captura y almacenamiento de grandes cantidades de carbono atmosférico en sus suelos. Estos suelos, caracterizados por su alta concentración de materia orgánica y su estructura porosa, poseen una notable capacidad para retener agua y contribuir a la regulación hídrica (Morales et al., 2007).

Además de su función hídrica, los páramos en Colombia albergan una alta diversidad florística, entre la cual los frailejones destacan como uno de los grupos más característicos y diversos (Sarmiento et al., 2013). La mayoría de estas especies presenta una distribución restringida a uno o pocos complejos de páramos, reflejando un alto nivel de endemismo (Díazgranados & Castellanos, 2021).

Espeletia standleyana, un frailejón característico de los departamentos de Santander y Norte de Santander, se encuentra amenazada por la expansión de la frontera agrícola, lo que la ha llevado a ser clasificada como especie vulnerable (Díazgranados, 2020). Esta planta, al igual que muchas especies de páramo, depende fuertemente de asociaciones simbióticas con microorganismos del suelo, como los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), los cuales forman arbuscúlos en las células radiculares, aumentando significativamente la superficie de absorción de fósforo, Nitrógeno y agua (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020), lo que facilita la adaptación de las plantas a suelos pobres en nutrientes, típicos de los páramos.

Aún persisten numerosos vacíos en el conocimiento sobre diversos aspectos de los páramos, en particular en lo que respecta a los microorganismos que habitan estos ecosistemas. A pesar de la importancia de los HMA en los páramos, su estudio ha sido escaso. Por lo tanto, el

presente trabajo busca ampliar el conocimiento de los HMA presentes en los suelos rizosféricos de *Espeletia standleyana* en el Páramo de García, ubicado en Norte de Santander.

3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

Los ecosistemas de páramo se caracterizan por presentar condiciones ambientales extremas, dentro de las cuales se destacan: altos niveles de radiación solar, variabilidad térmica, estacionalidad hídrica, baja disponibilidad de nutrientes, bajos niveles de pH y una notable acumulación de materia orgánica (Monasterio & Sarmiento, 1991). A pesar de estos desafíos, la vegetación paramuna ha logrado la supervivencia y/o adaptación a dichas condiciones a través de relaciones interespecíficas, como la asociación con micorrizas (Coba & Cogua, 1995). Si bien estas asociaciones han sido ampliamente documentadas en diversas especies de los ecosistemas andinos (Coba & Cogua 1995; Valencia et al. 1995), no se dispone de información en torno a las características específicas de estas interacciones en *Espeletia standleyana*, una especie amenazada por actividades antropogénicas. Es fundamental comprender la dinámica de estas asociaciones micorrízicas en las diferentes fases de desarrollo de la planta, lo que resalta la necesidad de ampliar las investigaciones en especies que tienen un gran valor ecológico. Por lo tanto, el presente estudio se centra en caracterizar las micorrizas arbusculares asociadas a *Espeletia standleyana* en tres etapas de crecimiento en el Páramo de García, Norte de Santander. La pregunta de la investigación fue la siguiente:

¿El grado de colonización, la abundancia y la diversidad de micorrizas arbusculares varían en función de las diferentes etapas de crecimiento de *Espeletia standleyana*?

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Caracterizar los hongos micorrízicos arbusculares asociados a *Espeletia standleyana* en tres etapas de crecimiento, en el Páramo de García, Norte de Santander.

4.2 Objetivos específicos

- Determinar los factores fisicoquímicos del suelo implicados en el desarrollo de *E. standleyana* en asociación con las micorrizas arbusculares.
- Evaluar el grado de colonización y concentración de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en las etapas de crecimiento (plántula, juvenil y adulto) de *E. standleyana*.
- Identificar los hongos micorrízicos arbusculares aislados de la rizósfera de *Espeletia standleyana*.
- Determinar la diversidad y abundancia de hongos micorrízicos en tres etapas de crecimiento de *E. standleyana*.

5 HIPÓTESIS

H0. El grado de colonización, la abundancia de esporas y la diversidad de hongos micorrízicos se mantiene constante a lo largo de las etapas de crecimiento en *Espeletia standleyana*.

H1. El grado de colonización, la abundancia de esporas y la diversidad de hongos micorrízicos varían a lo largo de las etapas de crecimiento en *Espeletia standleyana*.

6 ESTADO DEL ARTE

6.1 Antecedentes internacionales

Existen numerosos vacíos en el conocimiento sobre el componente microbiano del ecosistema paramuno, especialmente en lo referente a las micorrizas. Algunos de los estudios realizados en Perú han encontrado asociaciones de micorrizas arbusculares (MA) a gran altitud en los Andes de ese país (Schmidt et al., 2008). De manera similar, en los páramos de los Andes venezolanos se han realizado investigaciones que determinaron la presencia de MA. Un estudio realizado en 2016 por Herrera-Peraza y colaboradores reportó la presencia y distribución de especies fúngicas de la clase Glomeromycetes en páramos y selvas nubladas de los Andes venezolanos, identificando 60 morfoespecies de hongos glomeromicetos. Las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae fueron las más representativas.

Dos años más tarde Montilla y sus colaboradores (2018) analizaron las tasas de colonización de micorrizas arbusculares (MA) en dos páramos andinos funcionalmente contrastantes (Páramo de Gavidia y Páramos de Apure). Encontraron que las tasas de colonización MA en Gavidia y Apure aumentaron sucesionalmente con la edad del barbecho a medida que disminuían las proporciones de raicillas con pelos radicales.

6.2 Antecedentes nacionales

En cuanto a los páramos colombianos, se destaca el trabajo de García et al (2005), realizado en los páramos de El Granizo y Chingaza. En este estudio encontraron que ocho especies vegetales representativas del subpáramo y páramo presentaban micotrofía con hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA). Además, observaron una relación directa entre la diversidad de hongos MA y el número de esporas en la rizósfera, con la dinámica sucesional del ecosistema.

En el Páramo El Granizo, Caba de Gutiérrez (2005) determinó la presencia de micorrizas arbusculares en raíces de *Espeletopsis corymbosa* y *Pentacalia vaccinoides*. La presencia de MA resulta fundamental, dado que los suelos del Páramo El Granizo contienen fósforo inaccesible para las plantas. Además, encontró una gran cantidad de esporas de MA, sugiriendo que este páramo puede considerarse un banco natural de esporas.

En el Páramo de Guerrero, Bernal et al (2006) reportaron endomicorrizas arbusculares en la hojarasca y realizaron conteos de esporas en muestras de suelo, aunque no especificaron las especies vegetales asociadas.

El estudio más reciente, realizado por González-Girón (2017) en Tausa, Cundinamarca, analizó la presencia de micorrizas en cuatro especies del género *Espeletia* (*E. argentea*, *E. barclayana*, *E. cayetana* y *E. chocontana*). Los porcentajes de colonización fúngica en las raíces oscilaron entre 76 % y 96 %, con un promedio de 88 %. En cuanto a la diversidad de especies de hongos, encontraron entre 5 y 17 morfoespecies por planta, principalmente de los géneros *Glomus*, *Ambispora* y *Acaulospora*.

7 MARCO REFERENCIAL

7.1 Ecosistemas de páramo

Los páramos son ecosistemas de alta montaña, ubicados exclusivamente en Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela y Costa Rica (Sarmiento et al. 2013). El rango altitudinal del bioma paramuno varía según la topografía, generalmente empiezan a 3.200 msnm y se extiende hasta una línea de 4.500 a 4.700 msnm (Cuatrecasas, 1989). Asimismo, el páramo es el resultado de la sinergia entre fenómenos geológicos y climáticos que permitieron la configuración de características edáficas, geomorfológicas e hidrológicas particulares, dando lugar a la conformación de comunidades florísticas y faunísticas propias de cada región (Sarmiento et al. 2013).

Estos ecosistemas se caracterizan por exhibir condiciones ambientales particulares; dentro de las cuales se destacan, los altos niveles de radiación solar, temperaturas promedio bajas con variaciones marcadas entre el día y la noche, suelos húmedos pobres en nutrientes, bajas tasas de descomposición y aporte constante de agua en forma de niebla (Azócar & Rada, 2006). Factores como las bajas temperaturas, la alta humedad relativa del aire y los suelos orgánicos desarrollados, son los principales promotores del funcionamiento eco-hidrológico (Tobón et al. 2004).

Además, los páramos albergan una rica biodiversidad florística como musgos, pajonales, gramíneas, y frailejones, los cuales desempeñan un papel fundamental en la regulación y captación hídrica. El alto potencial de regulación hídrica de los páramos se debe a la capacidad de retención de agua de su vegetación, que puede alcanzar el 80-90 % en condiciones de saturación (Rincón, 2015). La vegetación de los páramos también se distingue por su elevado grado de endemismo, un fenómeno que resulta de la evolución altitudinal de sus especies bajo condiciones climáticas extremas (Azócar & Rada, 2006).

7.2 Clasificación del páramo

Los páramos presentan una variedad de coberturas vegetales que permiten su clasificación en diferentes zonas altitudinales. Entre los 3000 y 3200 m se encuentra una zona de ecotono que actúa como transición entre la vegetación cerrada de la media montaña y la vegetación abierta de las zonas más altas. A partir de los 3200 m y hasta los 3500 m se extiende el páramo bajo (subpáramo), caracterizado por un predominio de vegetación arbustiva. Le sigue el páramo alto (páramo propiamente dicho), cuyas altitudes varían entre los 3500 y 4100 m. En esta zona, la diversificación comunitaria es máxima, con la presencia de casi todos los tipos de vegetación, aunque predominan los frailejones, pajonales y chuscales. Finalmente, se encuentra el superpáramo, una franja situada por encima de los 4100 m que llega hasta el límite inferior de las nieves perpetuas. En esta zona, la cobertura y la diversidad vegetal disminuye considerablemente, predominando el sustrato rocoso (Rangel, 2000).

7.2.1 Género *Espeletia*

Las especies del género *Espeletia*, comúnmente conocidas como frailejones, son una de las figuras más representativas de los ecosistemas paramunos. Estas plantas exhiben una bioforma caulirrosula gigante, una adaptación típica en este tipo de entornos (Azócar y Rada, 2006). Además, poseen una notable capacidad para conservar su necromasa, es decir, las hojas muertas. Esta estrategia cumple una función crucial al proteger el tallo de las bajas temperaturas, previniendo la congelación y contribuyendo a la retención de nutrientes en el ecosistema (Cárdenas et al., 2018).

Por otro lado, la transpiración también juega un papel importante en el equilibrio térmico de la planta. La evaporación del agua desde las células del mesófilo genera un efecto de

enfriamiento que evita que la temperatura alcance niveles letales para el tejido vegetal (Lambers, Chapin y Pons, 2008).

Asimismo, los frailejones presentan modificaciones anatómicas peculiares, como la ubicación de los estomas, estructuras responsables del intercambio de gases, que se encuentran exclusivamente en el envés foliar y están cubiertos por diversos tipos de tricomas. Además, en la cara adaxial, desarrollan una gran cantidad de criptas delimitadas por nervaduras prominentes y densas (Mora-Osejo & Becerra, 1995).

Los tricomas de las hojas de *Espeletia* son numerosos y aumentan en densidad a medida que el grosor de la lámina foliar incrementa. Estas estructuras desempeñan un papel esencial al proteger el mesófilo fotosintético de la planta contra la radiación excesiva y los daños causados por los rayos UV (Lange et al., 1981 citado en Cárdenas et al., 2018). Además, presentan ondulaciones que reducen la pérdida de agua a través de la transpiración (Roth, 1973).

7.2.2 Importancia de *Espeletia* en los ecosistemas paramunos

Los frailejones desempeñan un papel importante en los ecosistemas de páramo, ya que mantienen procesos ecológicos, enriqueciendo los servicios y recursos que estos paisajes ofrecen. Su capacidad para capturar y retener el agua de rocío, junto con factores abióticos como bajas temperaturas y la estructura del suelo que disminuye la evaporación, les permite proporcionar valiosos servicios ecosistémicos, incluyendo la prevención de la erosión del suelo y la captación y almacenamiento de agua (Villegas & Sesane, 2007 citado en Vargas, 2016).

Además, las poblaciones de *Espeletia* albergan una amplia variedad de artrópodos, actuando como refugio, fuente de alimentación y hábitat para diversas especies (Sturm & Rangel, 1985), que se distribuyen en diferentes áreas a lo largo de la necromasa de *Espeletia*, así como en sus rosetas e inflorescencias (Sendoya & Bonilla, 2005). Dentro de las inflorescencias, se han

identificado más de 35 especies de artrópodos, algunos de los cuales visitan las flores por un corto tiempo para alimentarse de su néctar o polen, contribuyendo de manera significativa a los procesos de polinización de estas plantas (Sturm, 1990 citado en Vargas, 2016). Estas plantas también son esenciales como fuente de alimento para ciertas aves de alta montaña, como *Carduelis spinescens*, que se nutre de sus semillas (Brand, 1995).

7.2.3 *Espeletia standleyana*: Generalidades y taxonomía

Espeletia standleyana, comúnmente conocida como “Frailejón de Standley”, es una planta endémica de Colombia que se habita en diversas zonas, desde el páramo hasta el subpáramo y áreas paramizadas del bosque altoandino, en un rango de climas que va de seco a húmedo. Geográficamente, se distribuye en la cordillera oriental, en los departamentos de Santander y Norte de Santander, a altitudes entre 2900 y 3962 msnm, específicamente en los páramos de Santurbán, Berlín y del Almorzadero (Calderón, Galeano & García, 2005) (Figura 1).

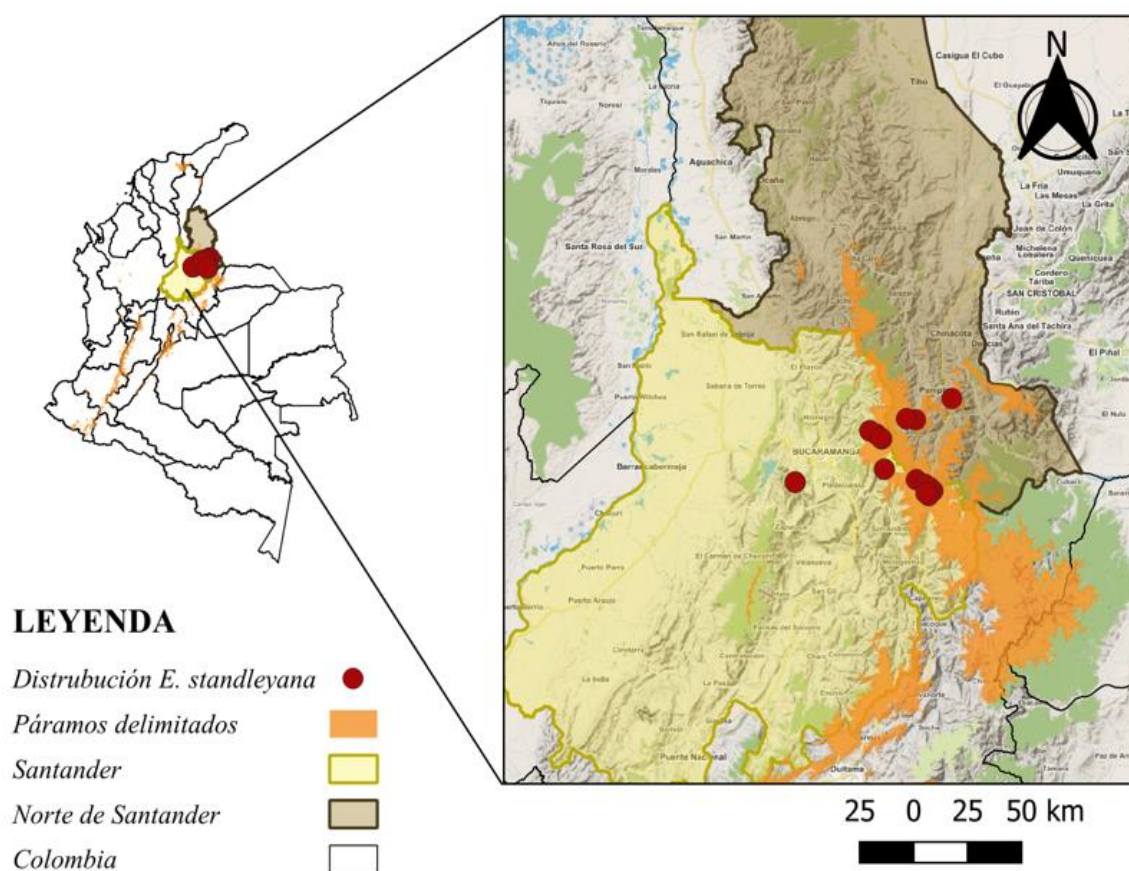
Desde un punto de vista taxonómico, *Espeletia standleyana* se ubica dentro de la familia Asteraceae, tribu Millerieae y la subtribu Espeletiinae Cuatrec (Tabla 1). Esta especie destaca por su bioforma caulirosula y la formación sinflorescencias bien desarrolladas, que pueden llegar a ser de 2 a 3 veces más largas que la roseta y llevan de 5 a 12 capítulos. Sus rosetas son grandes y densas con diámetros que varían entre los 0.6 y 1 metro. Los tallos pueden alcanzar hasta 2 metros de altura. Las hojas incipientes, que rodean la yema terminal, son extremadamente densas y tienen una apariencia pubescente con una superficie sedosa y brillante (Reyes, 2022) (Figura 2).

Actualmente, *Espeletia standleyana* se encuentra categorizada como vulnerable (VU), debido a que presenta una distribución restringida en los Andes de Colombia, abarcando un área estimada de sólo 1.187 km². Además, enfrenta diversas amenazas, muchas de las cuales provienen

de la expansión de la frontera agrícola, ya que la mayoría de sus hábitats se ubican lejos de áreas protegidas (Diazgranados, 2020).

Figura 1

Mapa de distribución de Espeletia standleyana



Nota. Datos de biodiversidad obtenidos de Global Biodiversity Information Facility, 2024 (<https://www.gbif.org/species/3105099>). Elaborado en QGIS versión 3.34.6.

Tabla 1

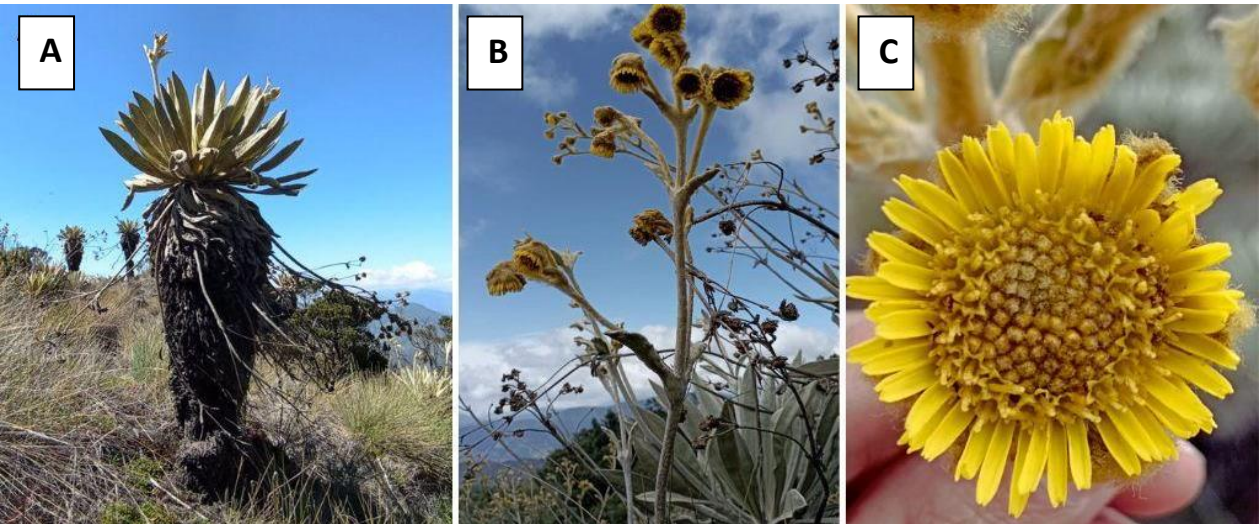
Taxonomía de *Espeletia standleyana*

Taxón	Nombre
Reino	Plantae
Filo	Tracheophyta
Subfilo	Angiospermae
Clase	Magnoliopsida
Orden	Asterales
Familia	Asteraceae
Subfamilia	Asteroideae
Tribu	Millerieae
Subtribu	Espeletiinae
Género	<i>Espeletia</i>
Especie	<i>E. standleyana</i>

Fuente: Global Biodiversity Information Facility, 2024.

Figura 2

Bioforma de *Espeletia standleyana*



Nota. A. Banco de hojas jóvenes y necromasa; B. Sinflorescencias; C. Capítulo. Fuente: Autora.

7.3 Micorrizas y su importancia

El término micorriza (Mycos-hongo, Rhiza-raíz) fue establecido en 1885 por el botánico alemán Albert Bernard Frank para nombrar la asociación entre las hifas de algunos hongos del suelo y las raíces de la mayoría de las plantas superiores (Paillacho, 2010). Es una asociación simbiótica puesto que los hongos se benefician de la planta con el suministro de carbono, energía y de un nicho ecológico. A su vez benefician a las plantas facilitando la capacidad de incrementar la absorción de nutrientes poco móviles (principalmente fósforo). Las hifas de los hongos micorrízicos pueden explorar el suelo en busca de nutrientes y extender sus redes más allá del área que rodea la raíz. De esta forma, desempeñan un papel esencial en el ciclo de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en los ecosistemas vegetales, además de facilitar la absorción de otros oligoelementos como el potasio (K) y el azufre (S) (Wang et al., 2017).

Los hongos micorrízicos también les brindan otros beneficios a las plantas tales como: estimulación de sustancias reguladoras de crecimiento, aumento de la tasa fotosintética, ajuste osmótico en periodos de sequía, incremento de la fijación de nitrógeno por bacterias simbióticas o asociativas, tolerancia a estrés ambiental y resistencia a plagas (Bethlenfalvay y Linderman, 1992).

Las micorrizas se han clasificado según su morfología, estructura y modo de infección en dos tipos principales: ectomicorrizas y endomicorrizas. Esta última se divide en varios tipos: Ectendomicorrizas, Arbutoides, Monotropoides, Ericoides, Orquidáceas y las más comunes las “micorrizas Arbusculares”, que difieren en su anatomía y ecología evolutiva.

7.3.1 Micorrizas arbusculares y su ciclo vital

Las micorrizas arbusculares son simbiosis mutualistas antiguas entre ciertos hongos del suelo y las raíces de las plantas (Aguilera et al., 2007). Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) forman relaciones simbióticas con más del 80 % de las especies de plantas terrestres

(Brundret, 2002), desempeñando un papel importante en el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Además, estos hongos contribuyen a contrarrestar la compactación del suelo mediante la secreción de glomalina, una glicoproteína que protege a las hifas durante el transporte de nutrientes y actúa como adhesivo, uniendo las partículas orgánicas e inorgánicas del suelo (Grümberg et al., 2010) (Figura 3).

Los HMA son biotróficos obligados, lo que significa que dependen de una planta huésped para completar su ciclo de vida. En ausencia de una planta huésped, el crecimiento de las especies de HMA se detiene entre aproximadamente 25 y 30 días después de la germinación (Harrier, 2001). El ciclo biológico de los HMA se divide en dos fases principales:

1. **Fase de reposo y reproductiva:** Incluye esporas, esporocarpos, y posiblemente vesículas, que son independientes de la planta.
2. **Fase vegetativa:** Comprende interacciones complejas con las plantas, tales como reconocimiento, colonización e intercambio de nutrientes. En esta fase se desarrollan hifas externas en el suelo e hifas, arbúsculos y vesículas dentro de las raíces (León, 2007).

7.3.2 Esporas de HMA

Las esporas de los hongos micorrízicos arbusculares son células multinucleadas originadas blásticamente a partir de las hifas esporógenas en posición apical o intercalar (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020). Usualmente, estas estructuras se forman a partir del micelio externo, aunque en algunos casos pueden generarse a partir del micelio interno dentro de las raíces (Sánchez, 2009). El diámetro de las esporas varía considerablemente según la especie, oscilando entre 30 y 500 μm (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020).

Las esporas se producen rápidamente en presencia de una planta hospedera, dando lugar a miles de nuevas esporas del mismo tipo en un periodo de 4 a 6 meses (León, 2007). En ciertos

casos, es posible encontrar la formación de estructuras esporocárpicas (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020). Aunque las características de los esporocarpos son importantes en algunas especies, las características individuales de las esporas son las que principalmente se utilizan para la identificación. Estas varían en forma, estructura, color, tamaño, número de paredes, contenido citoplasmático, vía de germinación, morfología de células accesorias y presencia o ausencia de esporocarpos (Mosse et al., 1981 citado en León, 2007).

El fenotipo de la espora es el resultado de procesos de desarrollo distintos a los del talo, lo que ha llevado a algunos investigadores a considerarla autónoma en forma y función. No obstante, el tubo germinal de la espora puede originarse de una red hifal filamentosa, arbuscúlos, vesículas o células accesorias (Morton et al., 1995 citado en León, 2007). La principal función de la espora es transportar la información genética a nuevos hábitats e iniciar la formación de nuevos individuos separados espacialmente del organismo parental (León, 2007).

Además, las esporas pueden sobrevivir durante periodos prolongados, incluso en ausencia de una planta hospedante, manteniendo su capacidad de esporulación y colonización de raíces, incluso después de varios años de latencia. En condiciones de campo, las esporas de HMA pueden permanecer en estado de latente durante más de un año (Smith & Read, 2008 citado en Jamiołkowska et al., 2018). En cambio, las hifas del hongo, si no detectan una raíz hospedante, colapsan después de permanecer en el suelo entre 2 y 4 semanas (Sánchez, 2009).

7.3.3 Germinación de las esporas

La germinación de las esporas es una etapa crucial en el ciclo de vida de los hongos micorrizícos arbusculares, marcando el inicio de la fase vegetativa del crecimiento. Los caracteres de germinación son importantes para la taxonomía, ya que se utilizan para distinguir entre los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*. En *Gigaspora*, la germinación ocurre directamente a través

de la pared celular, mientras que en *Scutellospora*, ocurre a partir de un escudo de germinación formado sobre o dentro de una capa de pared interna (Walter y Sanders, 1986 citado en León, 2007).

El proceso de germinación ocurre cuando las condiciones ambientales de temperatura y humedad son favorables. Una vez que el tubo de germinación emerge, el micelio del hongo comienza su crecimiento en busca de una raíz hospedadora. Este proceso incluye la formación de una estructura conocida como apresorio, que facilita la penetración del hongo en la epidermis de la raíz sin ingresar a la endodermis o los tejidos vasculares y meristemáticos. A continuación, en la capa interna del parénquima radicular, se forman unas estructuras peculiares llamadas ovillos o "coils", que resultan del entrelazamiento de hifas intracelulares (Sánchez, 2009) (Figura 3).

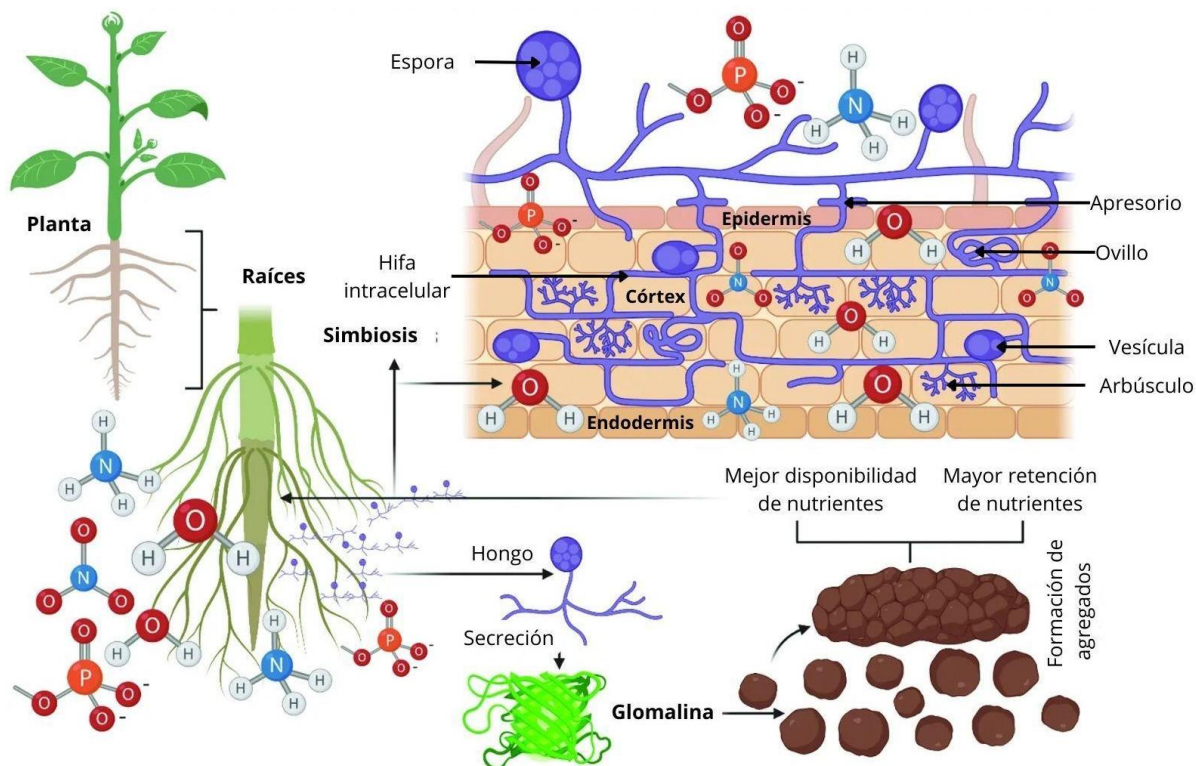
7.4 Colonización

El proceso de colonización determina la efectividad de un HMA o una asociación micorrizal (León, 2007). La colonización puede ocurrir tanto de manera intra como intercelular. Este proceso comienza a partir de los propágulos, que pueden encontrarse en forma de esporas, redes de micelio o colonizando las raíces. Los cuales poseen la capacidad de iniciar la formación de una nueva micorriza cuando la raíz entra en contacto con el micelio originado de cualquiera de estas formas de propágulos (Sánchez, 2009).

A medida en que la colonización se propaga dentro de las células corticales de la raíz hospedera, un micelio de hifas extraradicales crece hacia el suelo, adquiriendo un volumen de suelo inalcanzable para las raíces. Este crecimiento aumenta la superficie de absorción de la planta de manera significativa, de 100 a 1000 veces, mejorando su capacidad para captar agua y nutrientes del suelo. Además, el micelio extrarradical desempeña un papel fundamental en la mejora y estabilización de las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Barea et al., 2005).

Dentro de la corteza, las hifas crecen longitudinalmente entre las células, ramificándose dicotómicamente para formar los arbuscúlos (Figura 3), los cuales presentan una vida corta de aproximadamente 4 a 15 días (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020). Estas estructuras se encuentran rodeadas por la membrana plasmática de las células del parénquima cortical, donde ocurre la mayoría del intercambio de nutrientes. Una matriz interfacial separa las membranas plasmáticas de la planta y del hongo, facilitando este intercambio (Sánchez, 2009).

Las vesículas, órganos de almacenamiento que contienen gran cantidad de lípidos y muchos núcleos, aparecen más tarde que los arbuscúlos y funcionan como órganos de almacenamiento temporal. La formación de estas estructuras, depende de la identidad del hongo: *Gigaspora* y *Scutellospora* no forman vesículas y producen en su lugar, células auxiliares en el micelio externo o raramente dentro de la raíz (Sánchez, 2015). Las vesículas suelen tener paredes con múltiples capas, como las esporas, y pueden funcionar como propágulos cuando están aisladas de la raíz (Biermann y Linderman, 1983 citado en León, 2007). Generalmente, se originan en los extremos de las hifas del hongo y pueden formarse a lo largo de todo el parénquima cortical, adquiriendo diversas formas, como redondas, ovoides o alargadas, dependiendo de la especie (Sánchez, 2009) (Figura 3).

Figura 3*Colonización de las plantas por micorrizas arbusculares*

Nota. Figura adaptada de Wahid et al., 2022 (DOI: [10.32604/phyton.2022.016512](https://doi.org/10.32604/phyton.2022.016512)).

7.4.1 Etapas de la simbiosis de micorrizas arbusculares

El éxito en el establecimiento de la simbiosis con micorrizas arbusculares (MA) abarca varias etapas fundamentales, comenzando con un diálogo de señalización entre las plantas hospedantes y los hongos MA en la fase previa al contacto, continúa con transiciones hacia la etapa de infección y alcanza su punto culminante con la formación de arbuscúlosos bien desarrollados en las células corticales internas de las raíces de las plantas huéspedes, para el intercambio de nutrientes (Shi, Wang, & Wang, 2023). En la Figura 4 se muestra gráficamente el establecimiento de esta simbiosis.

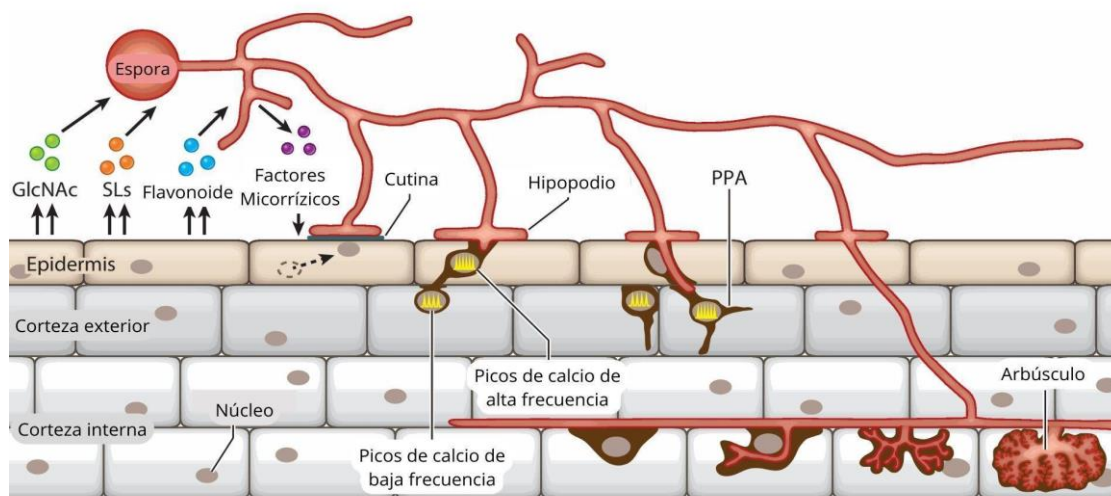
En la fase inicial, las raíces de la planta liberan señales químicas como los llamados "estrigolactonas" (ES) y flavonoides en la rizosfera. Estas estrigolactonas inducen la germinación de esporas y la ramificación de hifas de los hongos MA. A su vez, los hongos MA liberan factores de micorrizas que desencadenan una respuesta de simbiosis en las células de la raíz, caracterizada por el aumento de los niveles de calcio intracelular y la expresión de genes relacionados con la simbiosis (Shi, Wang & Wang, 2023).

La colaboración entre las dos partes se manifiesta físicamente mediante la formación de una estructura conocida como "hipopodio" en la superficie de la raíz, respaldada por monómeros de cutina derivados del huésped. Las hifas de los hongos MA luego penetran en las células de la raíz a través de una estructura llamada "aparato de pre-penetración" (PPA), que se compone de un conjunto de retículo citoesquelético/endoplasmático dirigido al núcleo, que guía a las hifas del hongo hacia la corteza de la raíz (Shi, Wang & Wang, 2023).

Una vez en las células corticales internas las hifas fúngicas se ramifican dicotómicamente y dan lugar a los arbusculos. Al mismo tiempo, se producen cambios en la disposición de los orgánulos y una remodelación del citoesqueleto para envolver las hifas ramificadas. Además, estas células corticales colonizadas experimentan una intensa reorganización de membranas para formar una membrana simbiótica específica que rodea las hifas fúngicas ramificadas, denominada "membrana peri-arbuscular" (MPA) la cual envuelve al arbusculo (Pumplin & Harrison, 2009).

Figura 4

Establecimiento de la simbiosis de micorrizas arbusculares



Nota. GlcNAc, N-acetilglucosamina; PPA, aparato de prepenetración; ES, estrigolactona.

Figura adaptada de Shi, Wang & Wang, 2023 (<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>).

7.4.2 Transporte de nutrientes mediante la vía micorrízica

Las plantas que participan en una simbiosis utilizan vías tanto directas (VD) como micorrízicas (VM) para la absorción de nutrientes del suelo. La vía directa (VD) implica la absorción a través de la epidermis y pelos radiculares, mientras que en la vía micorrízica (VM) las hifas de los hongos micorrízicos transportan nutrientes desde el suelo hasta las células radiculares (Figura 5 y 6). La preferencia de las plantas por una u otra ruta depende de la disponibilidad de fósforo en el suelo (Smith et al., 2011).

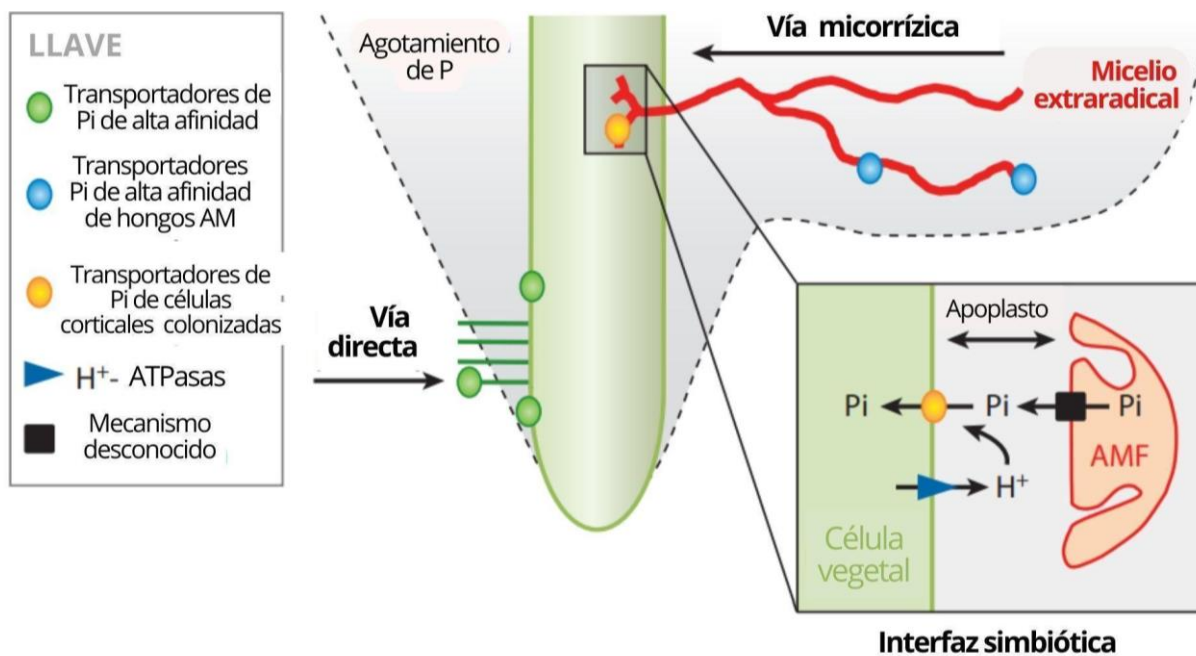
La vía de las micorrizas (VM) se desarrolla detrás de la zona del pelo radicular. Este proceso implica la captación de fosfato (Pi) mediante transportadores específicos de alta afinidad de los hongos MA en el micelio extrarradical (MER), seguida de la translocación de fósforo (P) a lo largo de las hifas hacia estructuras intracelulares en la corteza de la raíz y la transferencia a la

raíz. La actividad de VM da como resultado la extensión de la zona de agotamiento de fosfato hasta donde se extiende el MER (Smith et al., 2011).

En la Figura 6 se observa detalladamente el intercambio de nutrientes mediante la vía de las micorrizas. Los hongos micorrízicos suministran principalmente fósforo y nitrógeno a las plantas hospedadoras a cambio de carbono orgánico. Los iones de fosfato (Pi), nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) son capturados por el micelio extrarradical de los hongos desde el suelo, utilizando transportadores específicos. En el micelio extraradical, Pi se incorpora en forma de polifosfatos, esto es, múltiples grupos fosfatos entrelazados (Poly-P), mientras que el NO_3^- y NH_4^+ son asimilados como productos aminoacídicos, generalmente, en forma de arginina (Arg). Posteriormente, el Poly-P y la Arg se transportan desde el micelio extraradical al micelio intraradical. Dentro del micelio intraradical, el Poly-P se hidroliza para liberar Pi , mientras que la Arg se degrada, liberando NH_4^+ . El Pi y NH_4^+ son transportados a través transportadores específicos hacia la interfaz periarbuscular (Wang, et al., 2017). La expresión de los transportadores específicos en las plantas encargados de mediar el transporte de fósforo y nitrógeno son regulados positivamente por la presencia de hongos micorrízicos arbusculares (HMA). A cambio de estos nutrientes, las plantas hospedantes suministran compuestos orgánicos fotosintéticos a los HMA, principalmente en forma de ácidos grasos (AG) y azúcares (Glc). Este intercambio recíproco de nutrientes está regulado por factores de transcripción específicos, como PHR, WRI5a/CBX1 y RAM1 encargados de la expresión de transportadores y enzimas requeridas para la biosíntesis de estos nutrientes (Wang, et al., 2017).

Figura 5

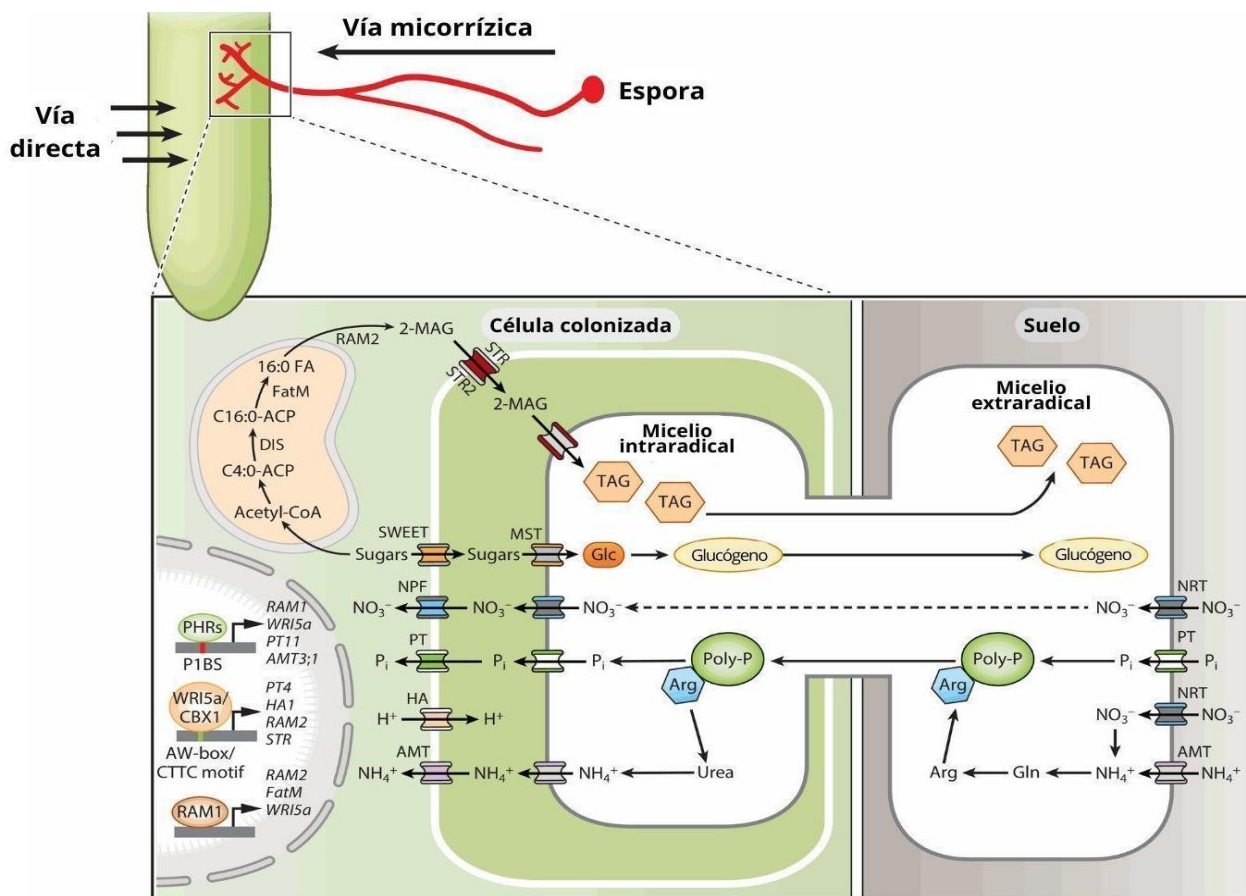
Vías de absorción directa (VD) y micorrízica (VM) de P en una raíz de micorriza arbuscular (MA)



Nota. El recuadro resalta la transferencia a través de la interfaz simbiótica, en la cual el Pi se libera desde el hongo micorrízico arbuscular (HMA; cuadrado negro) hacia el apoplasto, donde es absorbido por transportadores de Pi expresados preferencial o específicamente en células corticales colonizadas. Figura adaptada de Smith & Smith, 2011 (DOI: [10.1146/annurev-arplant-042110-103846](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846)).

Figura 6

Intercambio de nutrientes entre hongos micorrízicos arbusculares y sus plantas hospedantes



Nota. Las flechas discontinuas indican procesos hipotéticos, mientras que las flechas en ángulo recto señalan la regulación a nivel de transcripción. ACP, proteína transportadora de acilo; MA, micorrizas arbusculares; AMT, transportador de amonio; Arg, arginina; Caja AW, Caja ASML1/WRI1; CBX1, factor1 de transcripción de vinculación de motivos CTTC; DIS, arbusculos desorganizados; AG, ácido graso; Glc, glucosa; Gln, glutamina; HA, H⁺-ATPasa; MST, transportador de monosacárido; NH₄⁺, amonio; NO₃⁻, nitrato; NPF, transportador de nitrato 1/familia de transportadores de péptidos; PHR, respuesta a la carencia de fosfato; Pi, fósforo inorgánico; PolyP, polifosfato; PT, transportador de fosfato; P1BS, secuencia de unión a PHR1; RAM, necesaria para la micorrización arbuscular; STR, arbusculo atrofiado; TAG, triacilglicerol;

WR15, WRINKLED5a; 2-MAG, β -monoacilglicerol 16:0. Figura adaptada de Shi, Wang & Wang, 2023 (<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>).

7.5 Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares

La diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) es un factor importante para preservar la biodiversidad de las plantas y mantener la funcionalidad de los ecosistemas (Van Der Heijden, et al., 1998). Experimentos que involucran tanto a plantas como a los hongos MA han demostrado que la colonización y la formación de redes por parte de un conjunto diverso de hongos pueden fomentar sinérgicamente la coexistencia y diversidad de especies vegetales en comparación con sistemas con una menor diversidad fúngica (Van Der Heijden, et al., 1998). Esto se debe a que una alta diversidad de hongos puede mejorar el intercambio de nutrientes, aumentar la absorción general de nutrientes por parte de las plantas y potenciar la productividad primaria (Van Der Heijden, et al., 1998).

Para conocer la comunidad fúngica asociada a una comunidad vegetal (riqueza y abundancia), las esporas se extraen del suelo, se cuantifican y clasifican para identificar las diferentes morfoespecies presentes. Además, se puede determinar si la comunidad fúngica está colonizando las raíces de las plantas, identificando las estructuras fúngicas dentro de estas y evaluando su proporción (Hernández et al. 2008 citado en Ruiz, 2020).

Hoy en día, la evaluación de la diversidad se hace a partir de los números Hils. Este análisis tiene la ventaja de expresar la diversidad de una comunidad en números de especies efectivas, permitiendo comparar la magnitud de la diferencia en la diversidad de dos o más comunidades en números reales (Moreno et al., 2011).

7.6 Números de Hills

Los números de Hills son ampliamente utilizados en estudios ecológicos para evaluar la diversidad y proporcionan una serie de índices derivados de la ecuación propuesta por Hill (Hill, 1973; Moreno, 2011) (Ecuación 1). Estos índices permiten convertir la abundancia de morfotipos en medidas comparables, lo que facilita la comprensión de la diversidad y la dominancia dentro de las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares (HMA).

$$\sum_{i=1}^S p_i^q$$

Ecuación 1

En esta ecuación, p_i representa la abundancia relativa del morfotipo i , es decir, la proporción de la abundancia del morfotipo i en relación con la suma total de abundancias de los S morfotipos que componen la comunidad. El exponente q define el orden de diversidad (Hill, 1973; Jost, 2006; Moreno, 2011). Los resultados obtenidos de estos índices se expresan en unidades como nats (dígitos naturales), bits (dígitos binarios) o decits (dígitos decimales), lo que permite una interpretación unificada de la diversidad de morfotipos. Esta interpretación se logra a través de una función de números efectivos, denominada qD (Hill, 1973; Jost, 2006; Moreno, 2011), que se muestra en la Ecuación 2 (Hill, 1973).

$$^q D = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Ecuación 2

El valor del exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies, es decir, cómo influyen las especies comunes o raras en la medición de la diversidad.

En términos prácticos, q refleja cuántas especies se consideran en la muestra analizada, dependiendo de su nivel de rareza (Hill, 1973). Por ejemplo, la diversidad de orden cero ($q = 0$) es completamente insensible a las abundancias relativas, por lo que el valor obtenido corresponde únicamente a la riqueza de especies. Cuando q es menor que 1, se otorga más peso a las especies raras; cuando $q = 1$, todas las especies se incluyen con un peso directamente proporcional a su abundancia en la comunidad; y para valores de q mayores a 1, se da mayor importancia a las especies comunes (Hill, 1973).

7.6.1 Taxonomía de HMA

Tradicionalmente, la identificación de los hongos micorrízicos arbusculares se ha basado en la observación de las características morfológicas de sus esporas, utilizando claves taxonómicas (Hernández et al., 2008 citado en Ruiz, 2020). En la actualidad, se han incorporado técnicas moleculares para complementar la descripción morfológica y precisar qué taxones de hongos colonizan las raíces de ciertos hospederos (Guzmán-González, 2005). No obstante, las características morfológicas de las estructuras hifales y de las esporas siguen siendo fundamentales para entender las estrategias de vida de las especies (Rodríguez, 2005 citado en Ruiz, 2020).

Schüßler et al. (2001) establecieron los hongos micorrízicos arbusculares como un filo monofilético, el “Glomeromycota”, grupo hermano de Ascomycota y Basidiomycota. En 2013, se propuso una nueva clasificación del Phylum Glomeromycota basada en el análisis consenso de tres regiones ribosomales: la subunidad pequeña (18S), la subunidad grande (28S) y el gen ITS (ITS1-5.8S-ITS2). Bajo esta reconstrucción filogenética, se describieron un total de 9 familias y 18 géneros (Redecker et al. 2013).

Con los avances en el campo molecular, se ha logrado una mayor comprensión de las relaciones filogenéticas, provocando cambios en el sistema de clasificación de estos hongos. En la

Tabla 2 se muestra la taxonomía más reciente de los HMA. Actualmente, estos hongos se ubican en el Phylum Mucoromycota, Subphylum Glomeromycotina (Bonfante, 2018), el cual incluye tres clases: Glomeromycetes, Archaeosporomycetes y Paraglomeromycetes (Tedersoo et al., 2018 citado en Herrera et al., 2023). Sin embargo, la clasificación taxonómica de estos organismos aún se encuentra en discusión.

Tabla 2

Taxonomía de los hongos micorrízicos arbusculares más estudiados

Phylum	Subphylum	Clase	Orden	Familia	Géneros
Mucoromycota	Glomeromycotina	Glomeromycetes	Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>
					<i>Sclerocystis</i>
					<i>Rhizoglomus</i>
					<i>Rhizophagus</i>
				Diversisporales	<i>Acaulospora</i>
					<i>Entrophospora</i>
				Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>
					<i>Scutellospora</i>
				Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>
				Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>
		Paraglomeromycetes	Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>
		Archaeosporomycetes	Archaeosporales	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>
				Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>
				Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i>

Nota. Clasificación de HMA propuesta por diversos autores. (Herrera et al., 2023).

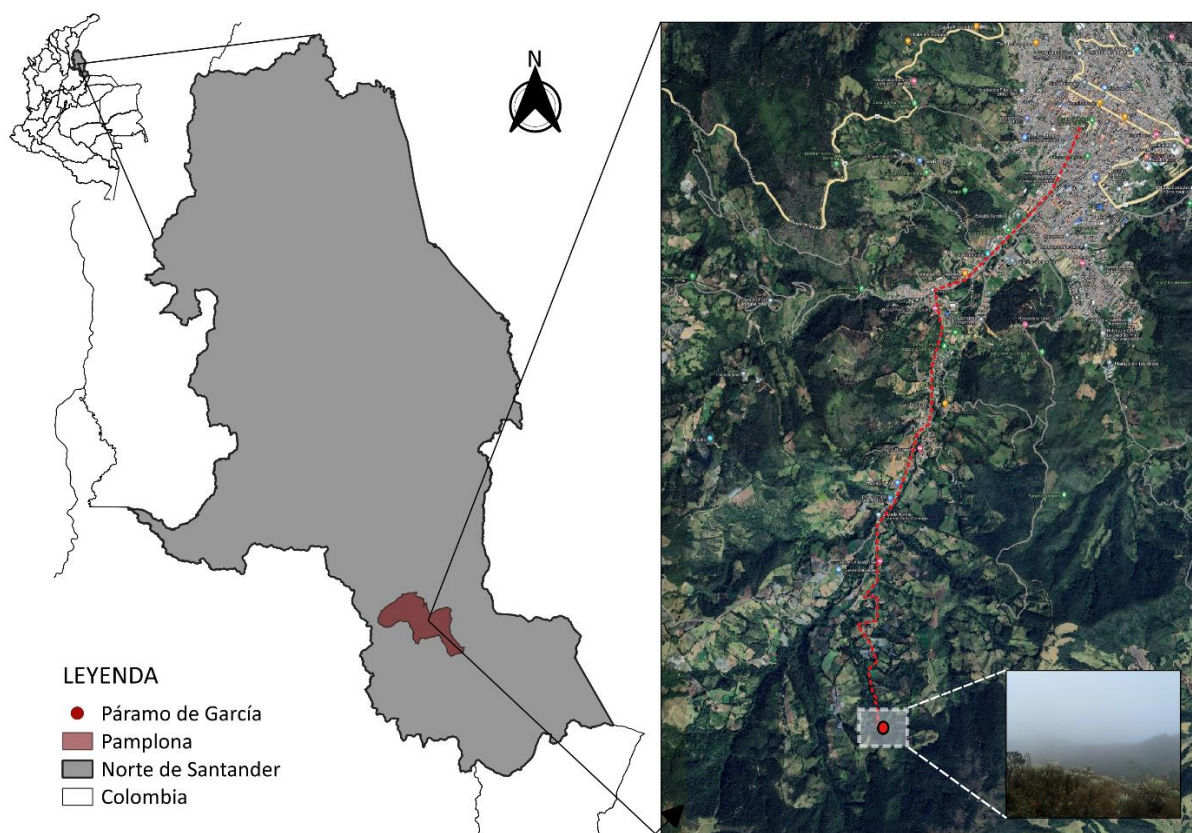
8 MARCO METODOLÓGICO

8.1 Área de estudio

Las muestras fueron recolectadas en el Páramo de García, ubicado en Pamplona, Norte de Santander, Colombia, en las coordenadas $7^{\circ}19'21''\text{N}$, $72^{\circ}39'30''\text{W}$, a una altitud de 3.350 m.s.n.m (Figura 7). Este páramo forma parte del complejo de páramos de Santurbán y cubre una extensión de 1,12 km². Su vegetación es diversa, compuesta por árboles de entre 5 y 10 metros de altura, además de asociaciones de pastizales, arbustos y frailejones (Reyes, 2022).

Figura 7

Ubicación geográfica del Páramo de la vereda García, Norte de Santander



Nota. Mapa elaborado en QGIS versión 3.34.6.

El régimen de lluvias es bimodal, con períodos lluviosos que se extienden de abril a julio y de octubre a diciembre, mientras que la temporada seca se presenta entre enero y marzo, y de agosto a septiembre. Durante la estación seca, las temperaturas varían entre 0 y 25 °C (Reyes, 2022). En este sitio, se observa una marcada dominancia de gramíneas del género *Calamagrostis*, así como frailejones principalmente del género *Espeletia* y en menor medida del género *Espeletiopsis*. También se pueden encontrar especies de matorrales, briofitos, licopodios y otras rosetas (Reyes, 2022).

8.2 Diseño experimental

En el Páramo de García se estableció una parcela de muestreo subdividida en dos parcelas contiguas de 5 x 5 m, donde se seleccionaron tres individuos de *Espeletia standleyana* (unidad experimental) por etapa crecimiento (tratamiento, variable independiente) en cada parcela, diferenciados por sus características morfológicas (Tabla 3), para un total de 18 unidades experimentales (3 repeticiones x 3 etapas de crecimiento x 2 parcelas). A cada planta se le evaluaron tres atributos a medir (variables dependientes):

1. **Grado de colonización micorrízica.** Se evaluó el porcentaje de colonización micorrízica (hifas, vesículas y arbuscúlos) en las raíces de *E. standleyana*. Para ello, de cada planta seleccionada, se obtuvieron 10 raíces, y en cada raíz se analizaron 10 campos visuales bajo el microscopio óptico.
2. **Número de esporas de HMA.** Se cuantificó el número de esporas a partir de 20 g de suelo rizosférico asociado a cada planta (18 conteos).
3. **Diversidad de HMA.** Se evaluó mediante índices de diversidad (q_0 , q_1 y q_2) con base en la identificación morfológica de las esporas.

Tabla 3

Características distintivas de las etapas de crecimiento de Espeletia standleyana

Etapa de crecimiento	Descripción	Imagen
Plántula	Tamaño reducido. Las hojas son pequeñas, de forma lanceolada y están dispuestas en una roseta basal. El tallo está poco desarrollado y el sistema radicular es inicial, poco ramificado, con raíces finas y superficiales.	
Juvenil	Incremento notable en tamaño respecto a las plántulas, aunque todavía no alcanzan las dimensiones de una planta adulta. Las hojas son más grandes y numerosas, con un mayor desarrollo en su estructura foliar. El tallo comienza a alargarse y fortalecerse, aunque sigue siendo más delgado que el de las plantas adultas. Las raíces son más ramificadas y profundas	
Adulto	Máximo tamaño, con tallos robustos y bien definidos que pueden llegar a alcanzar hasta los 2 m de altura. Las hojas son largas, alargadas y completamente desarrolladas, formando una roseta. El tallo es grueso, lignificado y suficientemente fuerte para sostener la estructura de la planta. El sistema radicular es extenso, profundamente establecido. Estructuras reproductivas presentes.	

Fuente: autora

8.2.1 Muestreo de raíces y suelo

De cada planta, se recolectaron 10 raicillas para evaluar el grado de colonización micorrízica. Adicionalmente, se tomó una muestra de suelo compuesta (mezcla de tres submuestras obtenidas a 20 cm de profundidad) para un total aproximado de 100 g de suelo por planta. Las muestras fueron colocadas en bolsas ziplock limpias y trasladadas al laboratorio del Grupo de Investigación en Microbiología y Biotecnología (GIMBIO) en el Departamento de Microbiología de la Universidad de Pamplona.

8.2.2 Preparación y análisis de las muestras

▪ Aclarado y tinción de raíces.

Este proceso se llevó a cabo según la metodología propuesta por Phillips y Hayman (1970), con algunas modificaciones. Primero, se lavaron las raicillas con abundante agua corriente para eliminar los restos del suelo. Posteriormente, las raíces fueron decoloradas en KOH al 10 % y sometidas a baño María a 90 °C durante 10 minutos. Luego, se lavaron nuevamente y se sumergieron en una solución de KOH al 10 % y H₂O₂ al 10 %, mezclados en proporción 1:1 (V/V) durante 10 minutos. Posteriormente, se acidificaron en HCl al 1 N durante 10 minutos y se tiñeron con azul de tripán al 0.05 % a 90 °C por 10 minutos en baño María (Figura 8).

▪ Cuantificación del porcentaje de colonización.

Este proceso se llevó a cabo según la metodología de inserción de campos en placas, con algunas modificaciones. Consistió en colocar diez fragmentos de raíz de 1 cm de longitud por planta en un portaobjetos, posicionándolos de forma paralela (Figura 8.7). Se añadió lactoglicerol y, tras cubrirlos con un cubreobjetos, se observaron bajo un microscopio Zeiss Primo Star con un objetivo de 10X. La observación inició en el extremo de la primera raíz, determinando la presencia o ausencia de colonización por hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en cada campo visual. El procedimiento continuó de forma secuencial, avanzando verticalmente campo por campo hasta

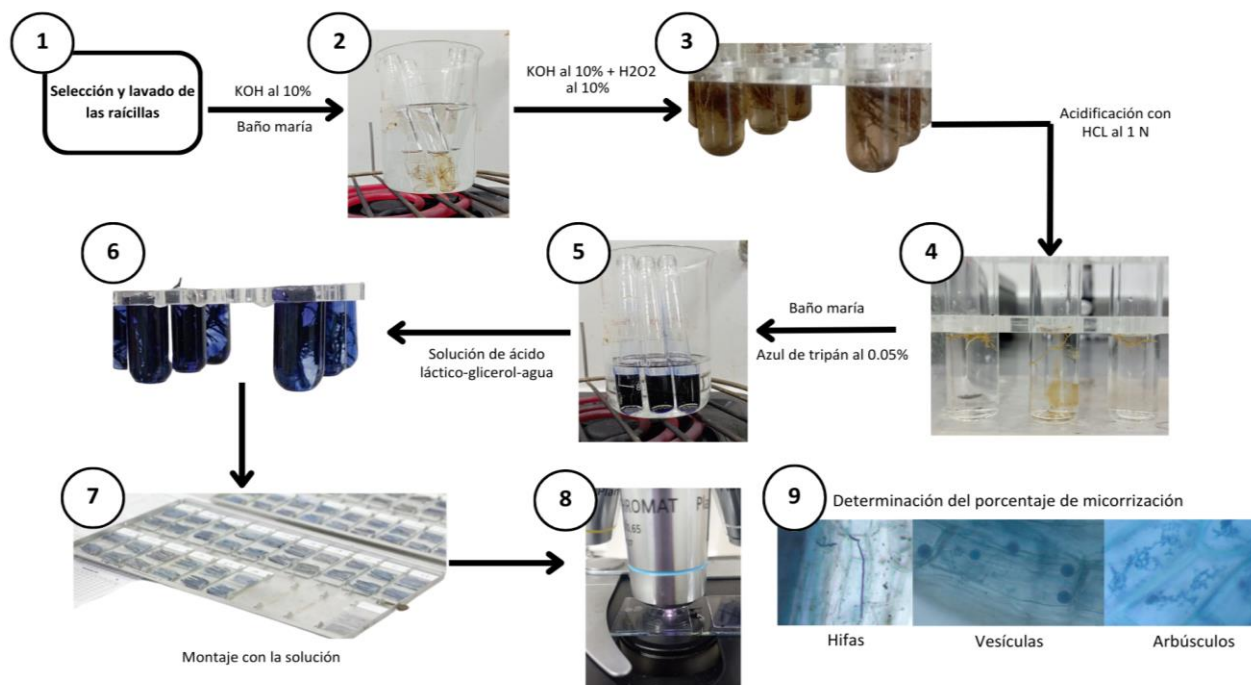
cubrir 10 campos por fragmento de raíz, sumando un total de 100 campos por planta (Sánchez de Prager et al., 2010). Este proceso se repitió en tres plantas para cada etapa de crecimiento (plántula, juvenil y adulto) y cada parcela. El porcentaje de colonización se calculó con la fórmula de Sieverding (1983) (Ecuación 7).

$$\%de colonización = \left(\frac{N^{\circ} de campos colonizados}{N^{\circ} de campos observados} \right) * 100 \quad \text{Ecuación 7}$$

Se determinó la proporción total de segmentos colonizados (aquellos que presentaban hifas, vesículas y arbuscúlos), en relación con el número total de segmentos evaluados. El mismo procedimiento se aplicó para evaluar por separado la presencia de hifas, vesículas y arbuscúlos, que fue expresada en porcentaje.

Figura 8

Proceso de tinción de raíces y cuantificación del porcentaje de micorrización en Espeletia standleyana



Fuente: autora.

▪ **Aislamiento y conteo de esporas de HMA a partir del suelo.**

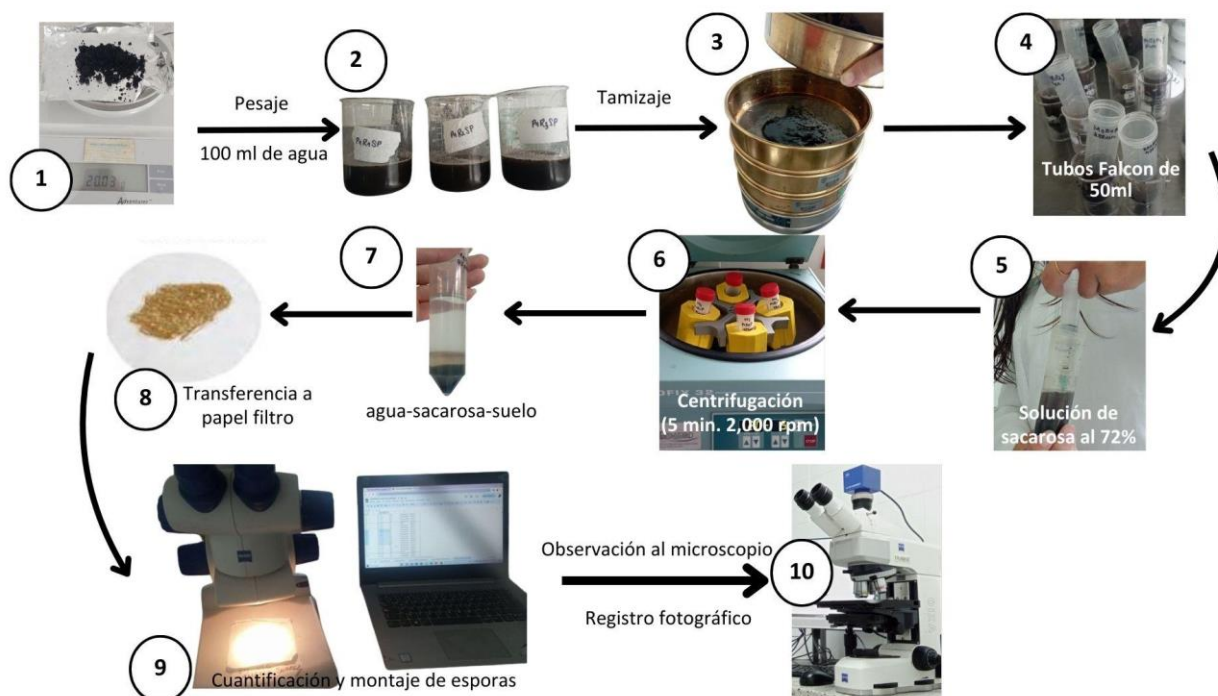
Se utilizó la técnica combinada de tamizado y decantación en húmedo, seguida por el método de centrifugación en gradiente de sacarosa, con ciertas modificaciones, para el aislamiento de esporas de HMA de muestras de suelo para cada etapa de crecimiento (plántula, juvenil y adulto) en las dos parcelas. Para la ejecución del primer método, se pesaron 20 g de suelo y se homogeneizó con 100 ml de agua en un vaso de precipitado. Tras agitar la solución con una espátula durante 5 minutos, se dejó reposar durante 3 minutos. Luego, se pasó la muestra por una serie de tamices de poros decrecientes (250, 125, 75 y 38 μm de diámetro) y se lavó con agua del grifo para eliminar impurezas y partículas que dificultan la separación (Gerdemann y Nicolson, 1963) (Figura 9).

Para el segundo método, se transfirió el sedimento resultante de cada tamiz a tubos Falcon de 50 ml previamente marcados. Luego, con una jeringa se añadieron cuidadosamente 30 ml de solución de sacarosa al 72 % (azúcar-tween 80-agua) al fondo de cada tubo, completando un volumen de 45 ml. Después, con mucho cuidado, se llevaron los tubos a centrifugación por 5 minutos a 2.000 rpm, resultando en una separación en tres fases: agua-sacarosa-suelo. Luego, con un gotero se extrajo la fase intermedia de los tubos (material contenido en el límite sacarosa), donde se acumulan las esporas. Finalmente, se filtró y se transfirió la muestra del papel filtro a una caja de Petri para extraer y contar manualmente las esporas. En primer lugar, se añadió una capa delgada de solución de montaje y preservación de esporas "PVGL" (alcohol polivinílico-glicerol-ácido láctico) a cada portaobjetos (Apéndice A). Luego, con ayuda del estereoscopio y una jeringa normal con una punta de punción, se contaron y trasladaron cuidadosamente las esporas al portaobjetos con la solución y se cubrió con una laminilla (Sánchez de Prager et al., 2010) (Figura 9).

Posteriormente, se realizó la observación microscópica en un microscopio óptico con cámara acoplada (Axiocam ERc 5s de 5 megapíxeles programa Zen, marca Zeiss Primo Star), capturando evidencia fotográfica y midiendo los diámetros de las esporas para la identificación de los géneros de HMA. La determinación taxonómica de los HMA se realizó mediante el uso de claves (Sánchez de Prager et al., 2010), la cuales se basaron en el reconocimiento, comparación y contraste de los caracteres morfológicos de sus esporas: a) presencia o ausencia y forma de las hifas de origen; b) tamaño y color; c) número de capas de la pared; y d) presencia, posición y forma de ornamentaciones (INVAM, 2013). Esta información se contrastó con descripciones de diagnóstico de la mayoría de las especies de hongos arbusculares conocidas y disponibles en la base de datos International Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM, 2013).

Figura 9

Proceso de aislamiento y cuantificación de esporas de HMA



Fuente: autora

8.2.3 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software SPSS Statistics y GraphPad Prism. La normalidad de los datos se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilk, y los valores expresados en porcentaje fueron transformados mediante la función de arcoseno para garantizar el cumplimiento de los supuestos estadísticos.

Se llevó a cabo un análisis de varianza multivariado (MANOVA) para evaluar, de manera conjunta, las diferencias en el porcentaje de colonización total y por estructuras fúngicas (hifas, vesículas y arbusculos) en función de las etapas de crecimiento y las parcelas. Por su parte, el análisis de varianza de una vía (ANOVA) se utilizó para determinar diferencias significativas en el número de esporas entre las etapas de crecimiento y parcelas. Para los índices de diversidad, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en caso de que los datos no cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Montgomery, 2007). Finalmente, las comparaciones post-hoc se realizaron mediante la prueba de Tukey, con el fin de identificar diferencias específicas entre las etapas de crecimiento.

8.2.4 Análisis de la diversidad micorrízica

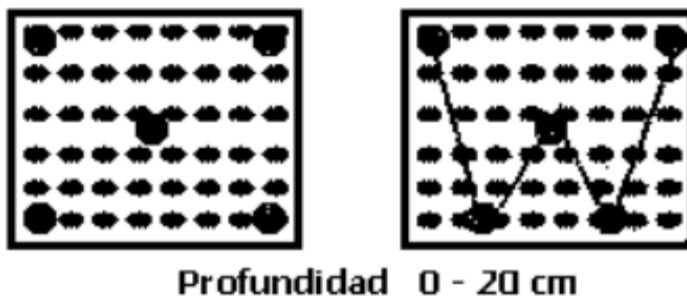
La diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) se evaluó mediante los números efectivos de Hill. Para este propósito, se utilizó el software iNext online, que permitió generar curvas de rarefacción y calcular los números de diversidad de Hill (Jost, 2006). Los números de Hill (q_0 = riqueza de especies, q_1 = índice exponencial de Shannon, q_2 = índice inverso de Simpson) se expresan en número efectivo de especies, es decir, el número equivalente de especies si todas fueran igualmente abundantes. Por otra parte, para evaluar la distribución de las abundancias, se construyeron curvas de rango-abundancia utilizando el logaritmo base 10 del número de esporas de cada morfoespecie.

8.3 Caracterización fisicoquímica del suelo

Se tomaron muestras de suelo de cada subparcela para análisis fisicoquímicos utilizando el método de muestreo “Cinco de Oros”, que consiste en seleccionar cinco puntos de muestreo en una parcela: uno en cada esquina y uno en el centro, asegurando que las muestras cubran casi todo el espacio (Figura 10). Inicialmente, se eliminó la cobertura vegetal de la superficie de los puntos de muestreo, luego se cavó un hueco en forma de “V” y se extrajo un corte de 3 cm de grosor y 20 cm de largo. Las submuestras se mezclaron en un balde y se tomaron aproximadamente 250 g de suelo, que se depositaron en bolsas ziplock rotuladas y se trasladaron al laboratorio de control de calidad de la Universidad de Pamplona para su análisis.

Figura 10

Muestreo de suelo para análisis fisicoquímicos



Nota. Tomado de León, 2007.

8.3.1 Textura, color y densidad aparente

Se empleó el método organoléptico junto con un sistema cromático basado en las tablas de Munsell para determinar la textura y color del suelo. La densidad aparente se calculó utilizando el método de la parafina sólida, fundamentado en el principio de Arquímedes. El procedimiento consistió en pesar una pequeña porción de suelo y cubrirlo con varias capas de parafina líquida, cerciorándose de que no queden espacios para evitar que la muestra se disuelva en el agua. Una

vez cubierta la muestra por parafina nuevamente se pesó y se sumergió en una probeta con agua, la densidad aparente se calculó usando la siguiente fórmula:

$$Dap = \frac{Peso}{Volumen} \quad \text{Ecuación 3}$$

8.3.2 Porcentaje de humedad del suelo (%H)

Para calcular el porcentaje de humedad del suelo, se aplicó método gravimétrico. Primeramente, se tomó el peso del suelo húmedo (tomado en campo), luego se colocaron a secar las muestras dentro del horno a una temperatura de 105°C durante 24 horas. Transcurrido el tiempo, las muestras fueron colocadas en un desecador para que se enfríe y se tomó el peso seco. El porcentaje de humedad en el suelo se calculó por la diferencia de pesos de la siguiente manera:

$$\%H = \frac{Peso\ húmedo - Peso\ seco}{Peso\ húmedo} * 100 \quad \text{Ecuación 4}$$

8.3.3 Potencial de hidrogeniones (pH)

Para la determinación del pH se utilizó el método potenciométrico. Inicialmente se mezclaron en proporción 1:1 12 g de suelo y 12 ml de agua destilada, se agitó la muestra y se dejó reposar durante 10 minutos, luego se midió el pH de cada sitio de muestreo con el potenciómetro.

8.3.4 Conductividad eléctrica

El método para determinar la conductividad eléctrica se realizó por medio de un conductímetro. Para ello, en un recipiente plástico se agregó una cantidad suficiente de suelo, luego se cubrió con agua destilada y se mezcló durante 15 minutos hasta homogenizar la muestra. Finalmente, con un conductímetro se tomó la medida de la conductividad eléctrica.

8.3.5 Porcentaje de materia orgánica del suelo (% MO)

La materia orgánica del suelo se determinó mediante el método de calcinación. Inicialmente, se pesaron aproximadamente 5 g de suelo de cada muestra y se depositaron en crisoles tarados. Posteriormente, las muestras se secaron durante 24 horas en un horno a una temperatura de 105°C para eliminar la humedad remanente. Transcurridas las 24 horas, las muestras se enfriaron en un desecador de vidrio y se obtuvo el peso inicial en una balanza analítica. Luego, se introdujeron en la mufla multipropósito para calcinación a una temperatura de 500°C durante 2 horas. Después de la calcinación, se enfriaron nuevamente en un desecador de vidrio y se pesaron en una balanza analítica. La materia orgánica contenida en la muestra se determinó por la diferencia entre los pesos inicial y final (Izquierdo & Arévalo, 2021). El cálculo del porcentaje de materia orgánica se presenta en la ecuación 5.

$$\%MO = \left(\frac{\text{Peso a } 105^{\circ}\text{C} - \text{Peso a } 500^{\circ}\text{C}}{\text{Peso a } 105^{\circ}\text{C}} \right) * 100 \quad \text{Ecuación 5}$$

8.3.6 Nitrógeno total

Se considera que el nitrógeno representa el 5 % del contenido de materia orgánica (Plaster, 2000, citado en Gamarra et al., 2018). Por lo tanto, el nitrógeno total se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$N.T = M.O * 0.05 \quad \text{Ecuación 6}$$

8.3.7 Fósforo disponible

El fósforo disponible en cada muestra se determinó mediante el método colorimétrico de Bray II, el cual se basa en la reacción del fósforo extraído con molibdato de amonio y cloruro estannoso para formar un complejo de color azul que puede ser cuantificado espectrofotométricamente. Inicialmente, las muestras de suelo fueron tamizadas (malla de 200

mm) para eliminar partículas gruesas y se pesaron 2,85 g de suelo. A cada muestra se le añadieron 20 ml de solución extractante Bray II (Apéndice A) y se agitó por 40 segundos. Posteriormente, se filtró la mezcla para obtener el extracto, y se recolectaron 2 ml de filtrado. A los 2 ml de filtrado se le añadieron 2 ml de molibdato de amonio (para formar el complejo de fosfomolibdato), 6 ml de agua destilada y 3 gotas de cloruro estannoso (SnCl_2) como reactivo reductor, el cual convierte el complejo de fosfomolibdato en un complejo azul intenso. La mezcla se dejó reposar durante 10-15 minutos y se analizó en un espectrofotómetro colorimétrico ajustado a una longitud de onda de 660 nm para formar un complejo de color azul cuya intensidad es proporcional a la cantidad del fósforo presente en la muestra (García Galvis & Ballesteros, 2006). El blanco consistió en una solución preparada con los mismos reactivos que las muestras, pero sin el filtrado de suelo, reemplazándolo por agua destilada.

9 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

9.1 Caracterización fisicoquímica del suelo

El suelo muestreado en el Páramo de García presentó un color negro parduzco y una textura franca, lo cual es común en suelos de páramo debido al alto contenido de materia orgánica, que oscurece el suelo (Díaz-Granados *et al.*, 2005). La densidad aparente fue de 0.9 g/cm^3 , valor que se encuentra dentro del rango común para estos suelos. En Colombia, se han reportado densidades que oscilan entre 0.65 y 1.4 g/cm^3 para suelos de páramo (Malagón & Pulido, 2000).

El contenido de humedad fue moderado, alcanzando un 51,4 % (Tabla 4). Según Llambí *et al.* (2012), los suelos de páramo pueden contener entre el 3 % y el 44 % del volumen en materia orgánica, lo cual está estrechamente relacionado con la humedad del suelo. A medida que aumenta el contenido de materia orgánica, el sustrato se vuelve más poroso mejorando su capacidad de almacenamiento hídrico.

El pH fue de 3.7, lo cual indica un suelo ácido característico de los páramos, cuyo rango de pH generalmente oscila entre 3.7 y 4.4 (Cuatrecasas, 1989). Según Molina y Meléndez (2002), estos valores se clasifican en el rango “bajo” (<5), mientras que el pH óptimo para la mayoría de las plantas se encuentra entre 6 y 7. La acidez en los suelos de páramo se asocia con la alta presencia de compuestos de aluminio, aluminio intercambiable y materia orgánica, como lo señalan Moreno (1994) y Estupiñán et al. (2009).

En cuanto a la conductividad eléctrica, se registró un valor de 2.2 dS/m (Tabla 4). Según Castellanos (2000), los suelos con una conductividad eléctrica entre 2 a 4 dS/m se clasifican como ligeramente salinos, lo que podría afectar el rendimiento de las plantas debido al incremento en la concentración de sales en el suelo.

Por otra parte, el contenido de materia orgánica fue elevado (37.3 %), superando el rango óptimo (>10 %) según Molina y Meléndez (2002). Este resultado es característico de los suelos de páramo, donde las condiciones de bajas temperaturas y alta humedad ralentizan la descomposición del material vegetal, favoreciendo su acumulación (Morales et al., 2007).

El contenido de nitrógeno también fue elevado, alcanzando un 1.9%, valor que supera ampliamente el rango óptimo (>0.25 %) establecido por Molina y Meléndez (2002). Esto indica una buena disponibilidad de este nutriente. Sin embargo, el fósforo mostró un valor de 1.0 mg/kg (Tabla 3). De acuerdo con Molina y Meléndez (2002), este nivel se clasifica como "bajo" (<5.1 mg/kg), lo que refleja una disponibilidad limitada de este nutriente. Esta característica es común en suelos ácidos y de alta altitud como los de páramo, donde la acidez restringe la solubilidad del fósforo, disminuyendo su accesibilidad para las plantas.

Tabla 4*Características fisicoquímicas del suelo de la parcela muestreada*

	Parámetro	Resultado
Parámetros físicos	Color Munsell	Negro Parduzco 3/1
	Textura	Franca
	DA (g/cm ³)	0.9
	H (%)	51.4
Parámetros químicos	pH	3.7
	CE (dS/m)	2.2
	MO (%)	37.3
	N (%)	1.9
	P (mg/kg)	1.0

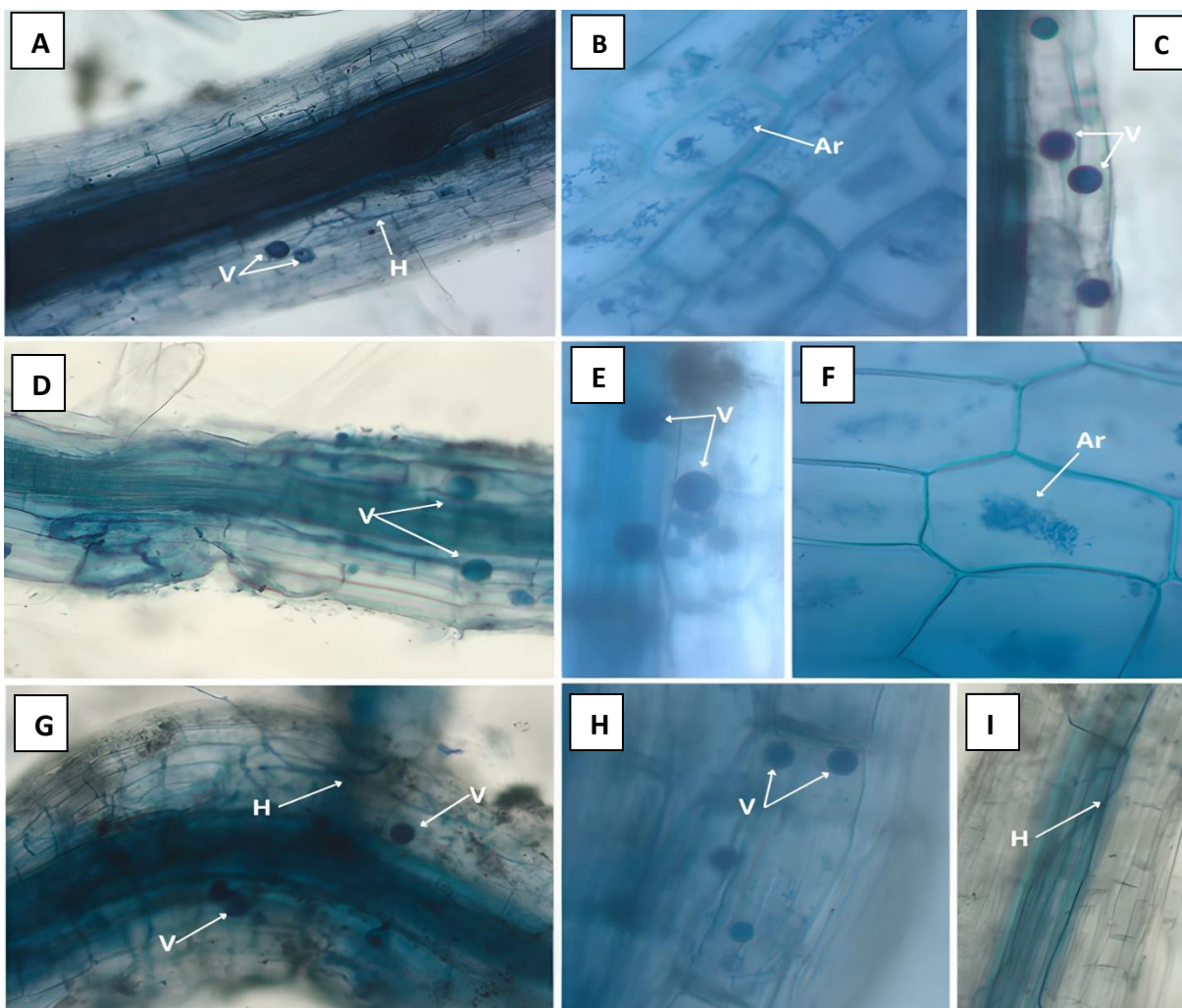
Nota. DA, densidad aparente. H, humedad. pH, potencial de hidrógeno. CE, Conductividad eléctrica. MO, materia orgánica. N, nitrógeno. P, fósforo.

9.2 Grado de colonización micorrízica

A través de un análisis microscópico, se evidenció la presencia de estructuras fúngicas de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el parénquima cortical de las raicillas de *E. standleyana*. Estas estructuras incluyen hifas finas y continuas, carentes de septos, que crecen tanto intracelular como intercelularmente, vesículas redondas agrupadas o dispersas a lo largo de la raíz y arbusculos situados dentro de las células corticales de las raíces colonizadas (Figura 11).

Figura 11

Raíces de Espeletia standleyana micorrizadas con HMA



Nota. A-C. Micorrización en plántulas. D-F. Juveniles. G-I. Adultos. H, hifas. V, vesículas. Ar, arbusculos. Fuente: autora.

Los parámetros fisicoquímicos del suelo (Tabla 4) desempeñan un papel fundamental en la colonización y el desarrollo de los HMA, ya que estos hongos dependen de condiciones específicas del suelo para colonizar las raíces de manera efectiva. Por ejemplo, un alto contenido de materia orgánica favorece la colonización micorrízica. Hammer *et al.* (2011) destacan que la materia orgánica proporciona nutrientes en formas más accesibles para los HMA, lo que estimula su crecimiento. Además, Joner y Jakobsen (1995) sugieren que los productos derivados de la

descomposición de la materia orgánica, como nutrientes, dióxido de carbono (CO₂) y otros compuestos generados por la actividad microbiana, actúan como estímulos quimiotácticos que incrementan el crecimiento de las hifas. Por lo tanto, el elevado contenido de materia orgánica (37 %) podría favorecer la colonización de HMA en ambientes de alta montaña como los páramos.

Por otra parte, Read (1991) señala que los suelos con un alto contenido de nitrógeno y una baja disponibilidad de fósforo son ideales para favorecer la dominancia de micorrizas arbusculares. Lo cual es consistente con los resultados de este estudio, donde se registró un contenido elevado de nitrógeno (1.9 %) y una baja disponibilidad de fósforo (1.0 mg/kg) (Tabla 4), condiciones que probablemente favorecieron una colonización micorrízica superior al 48 %. Según Read (1991), la abundancia de nitrógeno beneficia a las plantas, pero a su vez incrementa la demanda de fósforo. No obstante, el fósforo suele ser el nutriente más limitante en estos suelos debido a su poca movilidad y a su tendencia a formar compuestos insolubles. Las micorrizas arbusculares compensan esta limitación al mejorar la absorción de fósforo, movilizándolo formas inaccesibles a través de la liberación de enzimas (fosfatasa alcalinas) y mediante interacciones microbianas edáficas.

El análisis de varianza multivariado (MANOVA) arrojó diferencias estadísticamente significativas en la colonización micorrízica a lo largo de las etapas de crecimiento de *Espeletia standleyana*. Sin embargo, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas (Apéndice D3).

Las plántulas registraron los niveles más altos de colonización micorrízica total, alcanzando un 69 %, seguidas por los juveniles con un 61 %, mientras que los adultos presentaron los niveles más bajos, con un 48 % (Tabla 5). Se encontraron diferencias estadísticamente

significativas entre adultos y juveniles ($p = 0,026$) y entre adultos y plántulas ($p < 0.001$), pero no se observaron diferencias entre juveniles y plántulas (Tabla 6).

En cuanto a la colonización por hifas, las plántulas también mostraron los valores más altos, alcanzando un 62 %, seguidas de los juveniles con un 54 %, mientras que los adultos presentaron un descenso a un 46 % (Tabla 5). La colonización por hifas fue significativamente menor en adultos en comparación con las plántulas ($p = 0.009$), asimismo, no se encontraron diferencias significativas entre adultos y juveniles, ni entre plántulas y juveniles (Tabla 6).

Por otro lado, los valores más elevados de colonización por vesículas se encontraron en las plántulas con un 23 %, mientras que en los juveniles disminuyó al 12 % y en los adultos alcanzó apenas un 6 % (Tabla 5). Sin embargo, la reducción en el porcentaje de colonización por vesículas no es estadísticamente significativa ($p > 0.05$) (Tabla 6).

Aunque la colonización por arbuscúlos fue baja en general, las plántulas presentaron el porcentaje más alto, con un 4 %, seguidas por los juveniles con un 2 %, mientras que en las plantas adultas no se detectaron arbuscúlos (Tabla 5). Al igual que con las vesículas, no existen diferencias significativas en la colonización por arbuscúlos entre las etapas de crecimiento (Tabla 6).

Estos resultados son consistentes con lo reportado por García et al. (2005) en *Espeletia grandiflora*, donde observaron los niveles más altos de micorrización durante las etapas de plántula y juvenil, mientras que en las plantas adultas esta asociación disminuyó significativamente. En particular, estos autores documentaron una colonización por arbuscúlos muy baja (< 12 %) en comparación con otras estructuras micorrízicas, como hifas y vesículas, destacando además la ausencia de arbuscúlos en las raíces de los individuos adultos.

La baja presencia de arbuscúlos podría explicarse por dos factores principales. En primer lugar, estas estructuras tienen una vida útil corta, que oscila entre 4 y 15 días, ya que son digeridas

por las células huésped una vez que completan su función de intercambio de nutrientes (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020), limitando su observación. En segundo lugar, el pH ácido característico del suelo del Páramo de García (Tabla 4) podría afectar tanto la formación como la longevidad de los arbusculos. Estudios previos han demostrado que la acidez interfiere con el desarrollo normal de estas estructuras y promueve su degeneración prematura dificultando el establecimiento de arbusculos maduros (Chen et al., 2019; Liu et al., 2020).

En las etapas tempranas de crecimiento, las plantas parecen depender más de los HMA debido a sus mayores necesidades nutricionales. Se ha sugerido que el hongo micorrízico domina en los tejidos radiculares cuando el hospedero está en condiciones nutricionales subóptimas, facilitando la captación de nutrientes como el fósforo. Sin embargo, al alcanzar niveles óptimos de nutrientes, la relación simbiótica se reduce significativamente (Smith & Read, 2008 citado en León, 2015). Este comportamiento explicaría por qué las plántulas, con raíces menos desarrolladas y una alta demanda de fósforo, presentan niveles más altos de micorrización en comparación con las plantas adultas (Hayman, 1983).

En contraste, las plantas adultas de *Espeletia* presentan un sistema radicular altamente desarrollado, con una disposición plagiótropa que les permite extender sus raíces hasta dos metros de longitud (Sierra & Mora-Osejo, 1994). Esta morfología incrementa la superficie de absorción, favoreciendo la captación eficiente de agua y nutrientes. Además, la disposición de necromasa alrededor del tallo en plantas adultas de *Espeletia* actúa como un mecanismo para la translocación de nutrientes hacia las hojas jóvenes (Monasterio 1986 citado en Quintero *et al.*, 2005). Este banco de hojas muertas funciona como un reservorio temporal de nutrientes, contribuyendo al balance nutricional interno de la planta.

Otras adaptaciones estructurales también contribuyen a la capacidad de las plantas adultas para enfrentar limitaciones ambientales. Por ejemplo, estudios previos en *Espeletia grandiflora* señalan que las plántulas tienen una menor capacidad de retención hídrica foliar en comparación con los adultos, probablemente debido a la ausencia de médula reservante en las plántulas. Esta estructura, presente en individuos adultos, cumple una función esencial en el almacenamiento de agua y en la tolerancia al estrés hídrico bajo condiciones extremas (Quintero et al., 2005). En *Espeletia standleyana*, estas capacidades se ven reforzadas por características anatómicas específicas, como una elevada densidad de haces vasculares organizados en forma de eustela, lo que optimiza la conducción de agua y nutrientes hacia todos los compartimentos de la planta (Reyes, 2022).

Estas características apuntan a un estado de autarquía nutricional en las plantas adultas de *Espeletia standleyana*, reduciendo significativamente su dependencia de las asociaciones con micorrizas para el intercambio de nutrientes. Sin embargo, la persistencia de hifas y vesículas en las raíces de plantas adultas podría representar una estrategia del hongo para asegurar su supervivencia. Estas estructuras actúan como reservorios de carbono en forma de lípidos, permitiendo al hongo disponer de energía durante períodos de baja actividad metabólica (Van Aarle & Olsson, 2003). Además, estas reservas respaldan la formación de propágulos reproductivos, aumentando la capacidad del HMA para colonizar nuevas raíces en el mismo hospedero o en plantas cercanas, asegurando su supervivencia y expansión en el ecosistema (Van Aarle & Olsson, 2003).

Aunque los HMA en las plantas adultas no desempeñen un papel directo en el intercambio de nutrientes debido a que el sistema radicular ya está completamente desarrollado y es capaz de absorber recursos de manera autónoma, su presencia sigue siendo beneficiosa. Estos hongos

contribuyen a la resistencia frente a patógenos del suelo, actuando como una barrera física en las raíces e induciendo mecanismos defensivos o adaptativos en la planta (Saparrat, Ruscitti & Arango, 2020). Esta función resalta la importancia de los HMA en la protección de las plantas, incluso en etapas de menor dependencia simbiótica.

Tabla 5

Grado de micorrización entre las etapas de crecimiento de Espeletia standleyana

Etapas de crecimiento	Colonización total (%)	Colonización hifas (%)	Colonización vesículas (%)	Colonización arbusculos (%)
Plántula	69,33 ± 6,80	62,33 ± 12,91	22,83 ± 21,76	3,83 ± 6,55
Juvenil	61,00 ± 7,97	54,33 ± 10,37	11,83 ± 10,30	2,00 ± 2,90
Adulto	48,33 ± 6,44	45,83 ± 5,64	5,67 ± 5,35	0 ± 0

Tabla 6

Prueba de comparativas múltiples - Tukey para el grado de micorrización entre las etapas de crecimiento de E. standleyana

Variable dependiente	Etapas de crecimiento	Diferencia de medias	Valor P ajustado
Total	Adulto vs juvenil	-7,3878	0,026
	Adulto vs plántula	-12,4797	<0,001
	Juvenil vs plántula	-5,0918	0,134
Hifas	Adulto vs juvenil	-4,9217	0,199
	Adulto vs plántula	-9,7838	0,009
	Juvenil vs plántula	-4,8622	0,206
Vesículas	Adulto vs juvenil	-7,0617	0,568
	Adulto vs plántula	-14,6927	0,119
	Juvenil vs plántula	-7,6310	0,520
Arbusculos	Adulto vs juvenil	-4,8253	0,451

Adulto vs plántula	-7,2175	0,192
Juvenil vs plántula	-2,3922	0,814

9.3 Concentración de esporas en la micorrizosfera

El análisis de varianza del número de esporas aisladas de la rizófera de *E. standleyana*, mostró diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,005$) en la abundancia de esporas de HMA entre las etapas de crecimiento de la planta. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas al comparar las dos parcelas (Apéndice E2 y E3).

La etapa de plántula presentó el mayor número de esporas, con 180 esporas/20 g de suelo, mientras que la etapa adulta mostró la menor cantidad, con solo 70 esporas/20 g de suelo (Figura 12). La abundancia de esporas fue significativamente menor en los adultos en comparación con las etapas de juvenil y plántula ($p < 0.05$). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre juveniles y plántulas, lo que indica que estas etapas presentan cantidades similares de esporas (Tabla 7).

Estudios anteriores han reportado densidades de esporas más altas en otras especies de *Espeletia*. Por ejemplo, Coba y Cogua (1995) documentaron 220 esporas por 20 g de suelo en *E. grandiflora*. En comparación, el máximo registrado para *E. standleyana* en este estudio, de 180 esporas por 20 g de suelo, es considerablemente menor. Estas diferencias podrían estar asociadas a las características edáficas particulares del Páramo de García o a las estrategias adaptativas específicas que cada especie ha desarrollado en respuesta a su entorno.

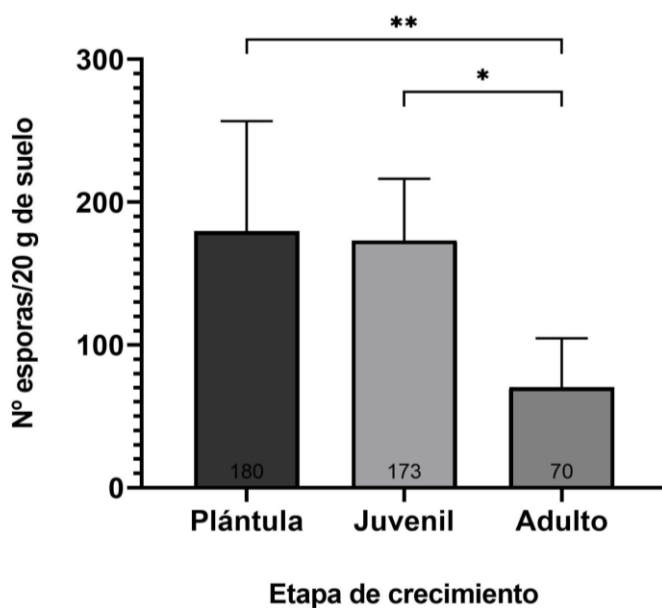
Por otro lado, los recuentos de esporas en el suelo rizosférico de *E. standleyana* en este estudio son consistentes con los reportados por García et al. (2005) en *E. grandiflora*, donde se observó una tendencia similar: un mayor número de esporas en la etapa de plántula (392 esporas/20 g de suelo) y una disminución en la etapa adulta (177 esporas/20 g de suelo). Según García et al.

(2005), esta relación puede explicarse por la acumulación de esporas latentes en la rizósfera, que desarrollan estructuras de resistencia como paredes y ornamentaciones, las cuales facilitan la colonización inicial en nuevas plantas. Cabe destacar que una alta cantidad de esporas presentes en el suelo no siempre se traduce en una mayor colonización de las raíces, ya que esta relación depende de la interacción específica entre el hongo y el hospedero; sin embargo, dicho aumento podría favorecer la colonización (Alvarado et al., 2004).

Según Wang et al. (2017), un pH ácido puede promover la esporulación en los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). En este contexto, los bajos niveles de pH del suelo en el Páramo de García (Tabla 3) podrían explicar el abundante número de esporas aisladas de la rizósfera de *Espeletia standleyana*. Además, la esporulación está influenciada no solo por el pH, sino también por el estado de madurez de los HMA, con dinámicas que varían entre especies (Oehl et al., 2009).

Figura 12

Diferencias en el número de esporas/20 g de suelo rizosférico en las etapas de crecimiento de Espeletia standleyana



Nota. Los datos en la gráfica se presentan con las medias $\pm$ la desviación estándar de cada media y fueron analizados por ANOVA seguido de la comparativa de Tukey.

Tabla 7

Prueba de comparaciones múltiples - Tukey para la abundancia de esporas entre las etapas de crecimiento de E. standleyana

Variable dependiente	Etapas de crecimiento	Diferencia de medias	Valor P ajustado
Abundancia de esporas	Adulto vs juvenil	102,8	0,014
	Adulto vs plántula	109,3	0,009
	Juvenil vs plántula	6,500	0,977

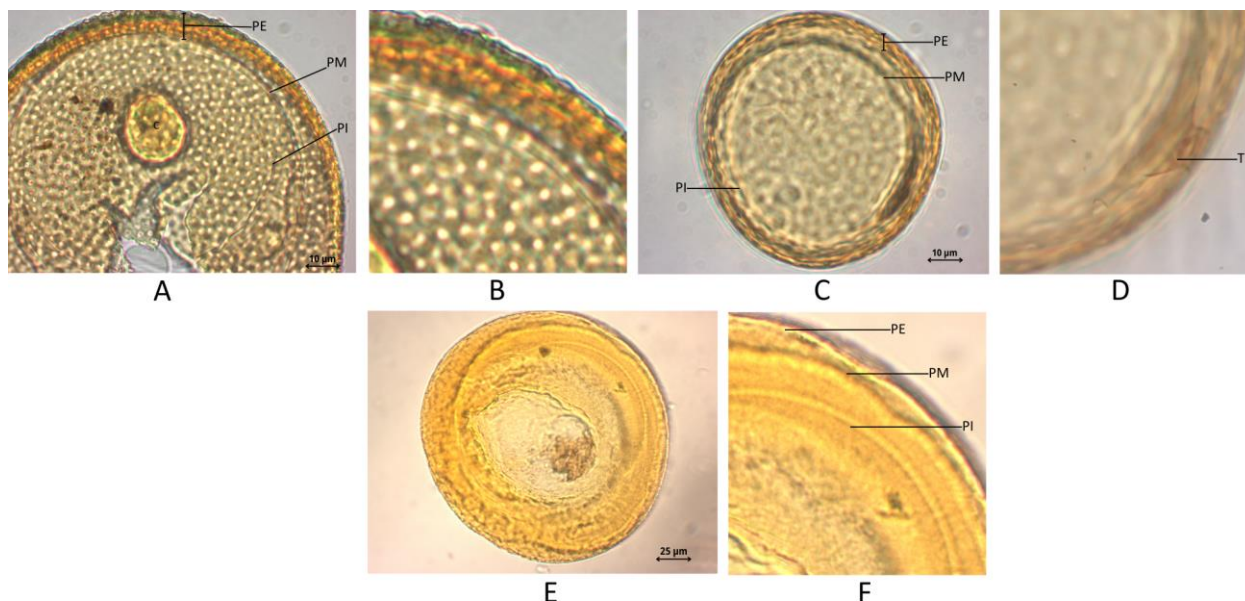
9.4 Caracterización taxonómica

Las morfoespecies de HMA fueron identificadas a nivel de género; sin embargo, no fue posible identificar todos los hongos debido a la necesidad de observar con detalle las microestructuras esporicas (sáculo, hifa de sostén, capas de las paredes, cicatrices y células auxiliares). En muchos casos, estas estructuras no se observaron con claridad, posiblemente debido a su pérdida durante el proceso de aislamiento.

A continuación, se presenta una breve descripción de las principales características de las morfoespecies identificadas en este estudio, basadas en las claves taxonómicas de Sánchez de Prager y colaboradores (2010) y en las descripciones de la base de datos del INVAM (2013). Cada descripción está acompañada de fotografías tomadas durante el proceso de caracterización.

Figura 13

Esporas de HMA del género Acaulospora (Acaulosporaceae)

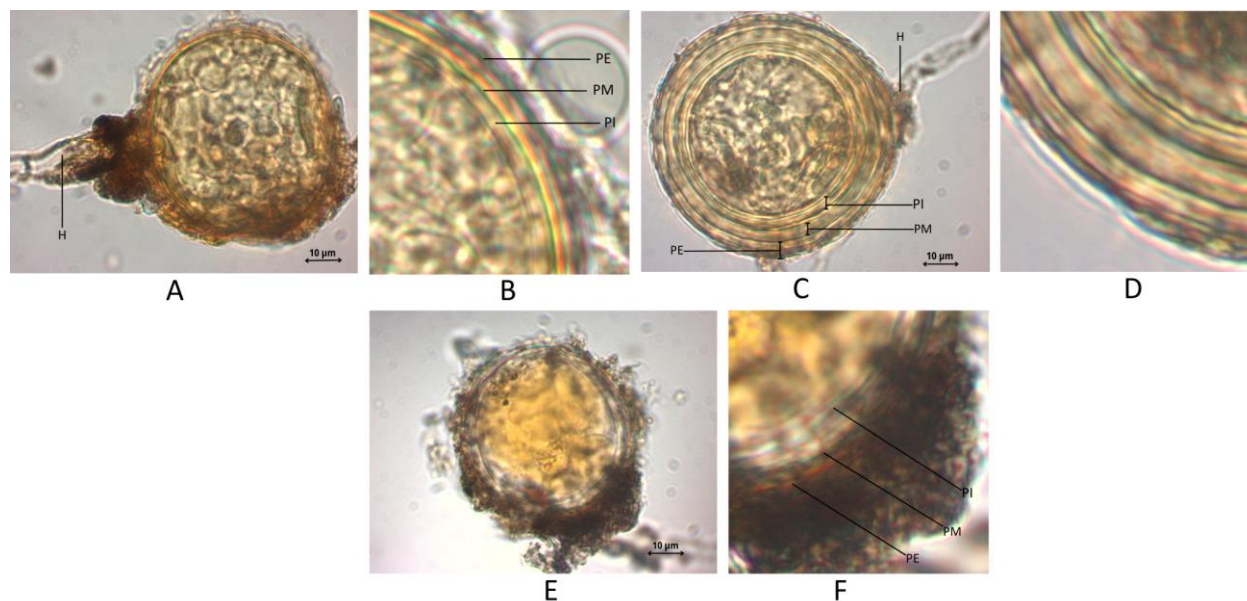


Nota. Esporas de *Acaulospora* sp 1 (A y B), *Acaulospora* sp 2 (C y D) y *Acaulospora* sp 3 (E y F) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (Aumento 100X). PE, pared externa; PM, pared media, PI, pared interna; C, cicatriz; T, tallo.

En la Figura 13 se observan esporas del género *Acaulospora*, las cuales se distinguen por ser solitarias, globosas o subglobosas, con un color que varía desde amarillo (0/10/60/0), como se muestra en la Figura 11E, hasta amarillo pálido (0/0/10/0), visible en las Figuras 13A y 13C. Estas esporas presentan sáculos o remanentes, y en algunos casos, un tallo (Fig. 13D). Además, están compuestas por tres paredes: la pared interna (PI), la pared media (PM) y la pared externa (PE). La pared externa se distingue por una capa gruesa y ornamentada, mientras que las paredes internas (PM y PI) son hialinas, lo que dificulta su observación y tienden a separarse cuando la espota se rompe.

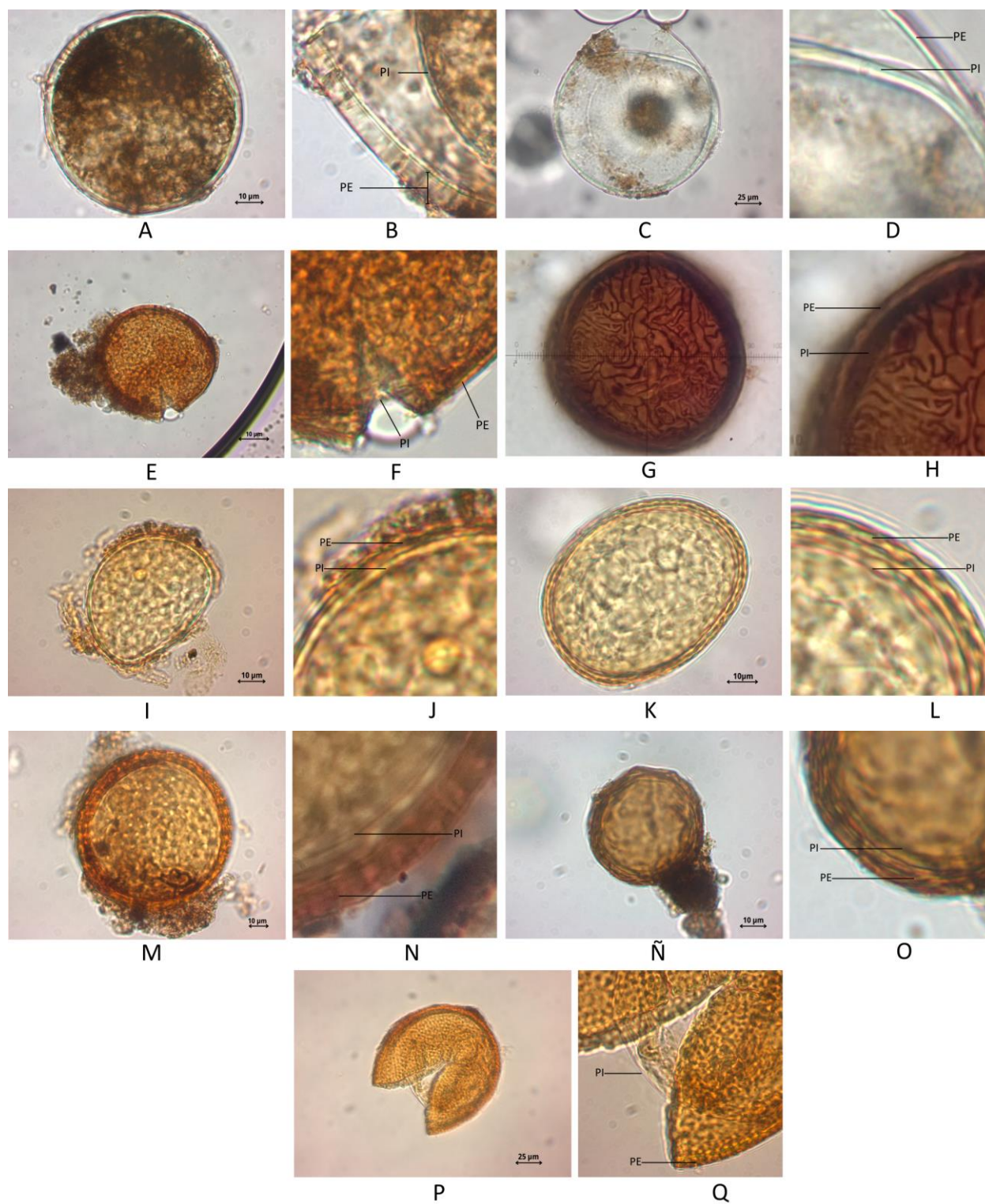
Figura 14

Esporas de HMA del género Ambispora (Ambisporaceae)



Nota. Esporas de *Ambispora* sp 1 (A y B), *Ambispora* sp 2 (C y D) y *Ambispora* sp 3 (E y F) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (Aumento 100X). PE, pared externa; PM, pared media, PI, pared interna; H, hifa.

En la Figura 14 se muestran esporas del género *Ambispora*, caracterizadas por su forma globosa o subglobosa, y un color que varía de subhialino a amarillo grisáceo (0/10/30/10). Estas esporas son solitarias y poseen tres paredes gruesas y laminadas: externa (PE), media (PM) e interna (PI). La hifa de la que se originan es hialina, cilíndrica y no presenta bulbo.

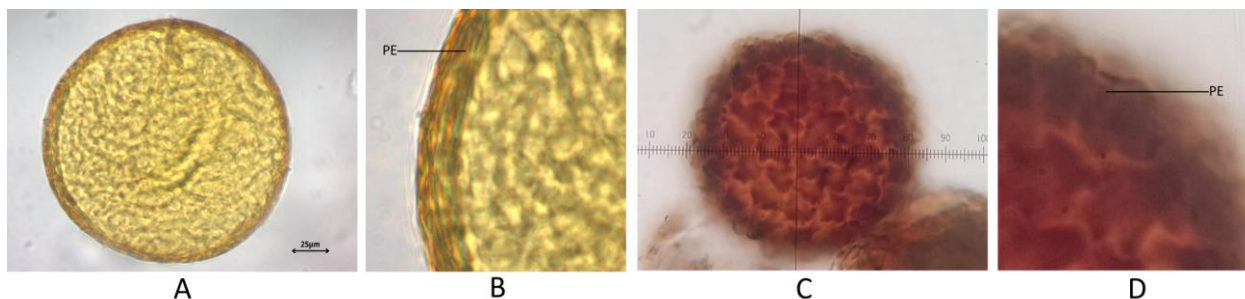
Figura 15*Esporas de HMA del género Archaeospora (Archaeosporaceae)*

Nota. Esporas de *Archaeospora* sp1 (A y B), *Archaeospora* sp2 (C y D) y *Archaeospora* sp3 (E y F), *Archaeospora* sp4 (G y H), *Archaeospora* sp5 (I y J), *Archaeospora* sp6 (K y L), *Archaeospora* sp7 (M y N), *Archaeospora* sp8 (Ñ y O), *Archaeospora* sp9 (P y Q) en alcohol polivinílico-lactoglicerol (Aumento 100X). PE, pared externa; PI, pared interna.

Las esporas del género *Archaeospora* (Figura 15) se distinguen por ser solitarias y de formas globosas, subglobosas o elipsoides. Su color varía desde hialino (Figura 13C), amarillo (0/10/60/0), como se observa en la Figura 15E, 15M y 15P, hasta amarillo pálido (0/0/10/0), visible en las figuras 15I y 15J, y marrón (20/40/60/0), como se muestra en las Figuras 15A, 15G y 15Ñ. A diferencia de otros géneros, estas esporas no presentan hifa de conexión; en su lugar, pueden presentar sáculos o remanentes. Además, poseen dos paredes: la pared interna (PI) y la pared externa (PE).

Figura 16

Esporas de HMA del género Diversispora (Diversisporaceae)

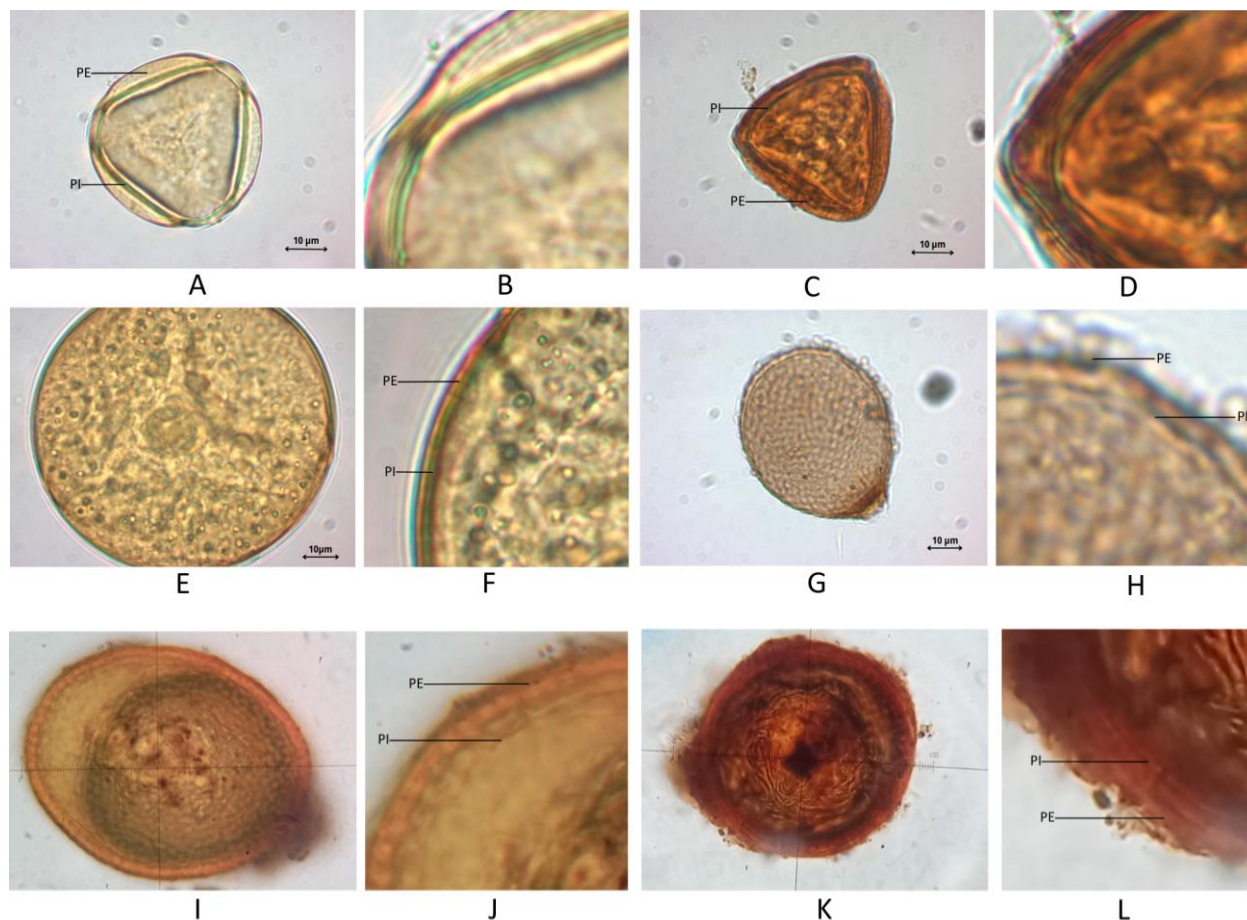


Nota. Esporas de *Diversispora* sp1 (A y B), *Diversispora* sp2 (C y D) en alcohol polivinílico-lactoglicerol (Aumento 100X). PE, pared externa.

Las esporas del género *Diversispora* (Figura 16) se caracterizan por ser solitarias y de forma típicamente glomoide. Su color varía desde amarillo pálido (0/0/10/0), como se observa en la Figura 16A, hasta marrón (20/40/60/0), como se muestra en la Figura 16B. Estas esporas presentan una única pared externa (PE) compuesta por varias capas.

Figura 17

Esporas de HMA del género Entrophospora (Acaulosporaceae)

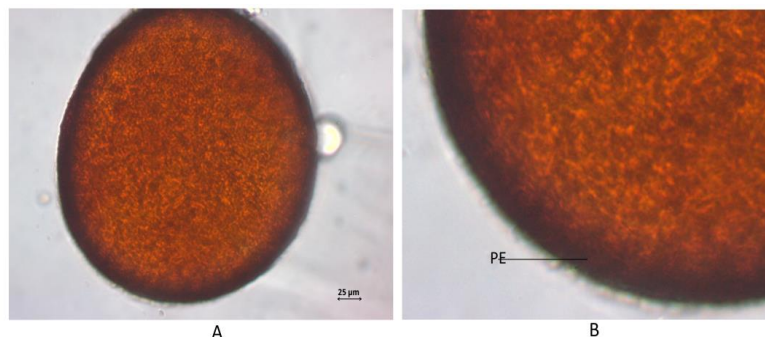


Nota. Esporas de *Entrophospora* sp1 (A y B), *Entrophospora* sp2 (C y D), *Entrophospora* sp3 (E y F), *Entrophospora* sp4 (G y H), *Entrophospora* sp5 (I y J) y *Entrophospora* sp6 (K y L) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (Aumento 100X). PE, pared externa; PI, pared interna.

En la Figura 17 se presentan esporas del género *Entrophospora*, que pueden ser globosas, subglobosas o triangulares. Su color varía desde amarillo pálido (0/0/10/0), como se observa en las Figuras 17A y 17E, hasta marrón anaranjado claro (0/30/80/0), visible en las Figuras 17G y 17I, y marrón anaranjado oscuro (0/60/100/0), como en las Figuras 17C y 17K. Estas esporas son solitarias y cuentan con dos paredes, una externa (PE) y otra interna (PI), cada una formada por varias capas.

Figura 18

Esporas de HMA del género *Gigaspora* (*Gigasporaceae*)

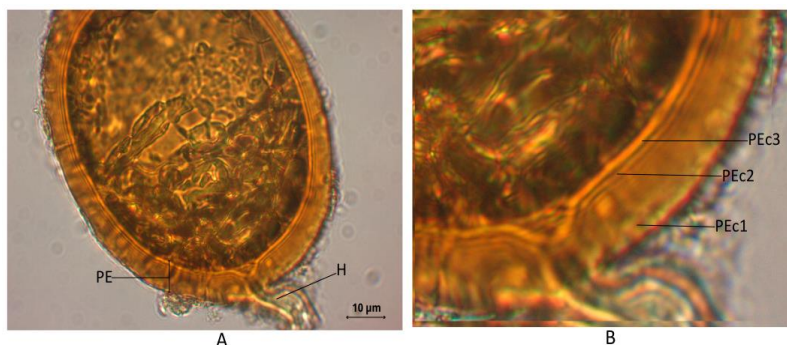


Nota. Esporas de *Gigaspora* sp en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (Aumento 100X). PE, pared externa.

Las esporas aisladas del género *Gigaspora* (Figura 18) son solitarias y globosas, con un color marrón rojizo (0/60/100/0) y un diámetro de 290 µm. Estas esporas poseen una única pared externa (PE) compuesta por una sola capa.

Figura 19

Esporas de HMA del género *Glomus* (*Glomeraceae*)



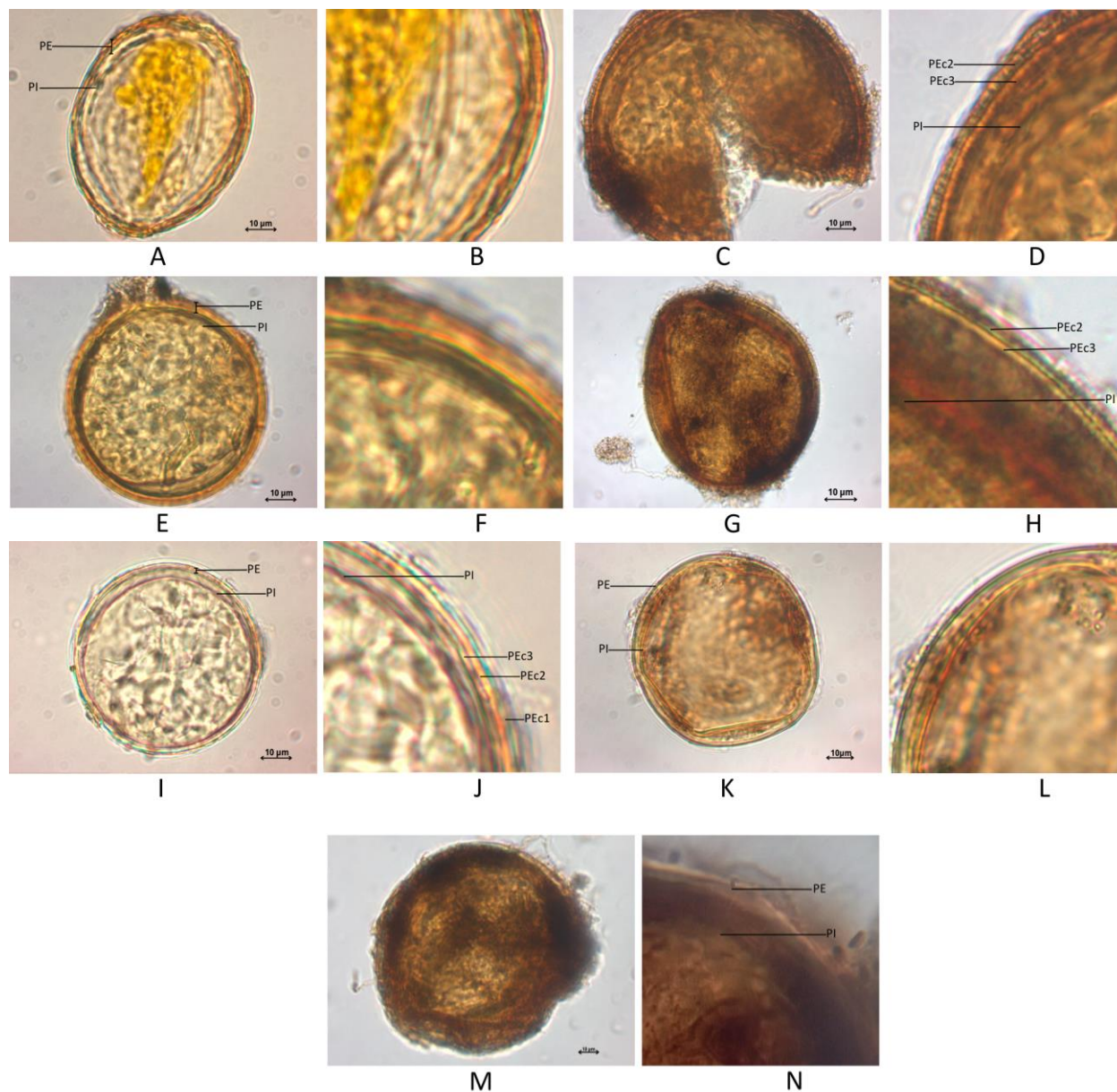
Nota. Esporas de *Glomus* sp, Grupo B (*Glomeraceae*) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (aumento 100X). PE, pared externa; PEc1, PEc2 y PEc3, capas de la pared externa; H, hifa de conexión.

En la Figura 19 se muestran esporas del género *Glomus*, que son solitarias y de forma ovalada, con un color marrón amarillento (0/40/100/10) y un diámetro de 87 µm. La pared de la espora está compuesta por tres capas consecutivas: la primera (PEc1) es gruesa, mientras que las siguientes

dos (PEc2 y PEc3) son lisas y delgadas. La capa más interna (PEc3) cierra la hifa en forma de V. Esta hifa de conexión es hialina y de forma cilíndrica.

Figura 20

Esporas de HMA del género Pacispora (Pacisporaceae)

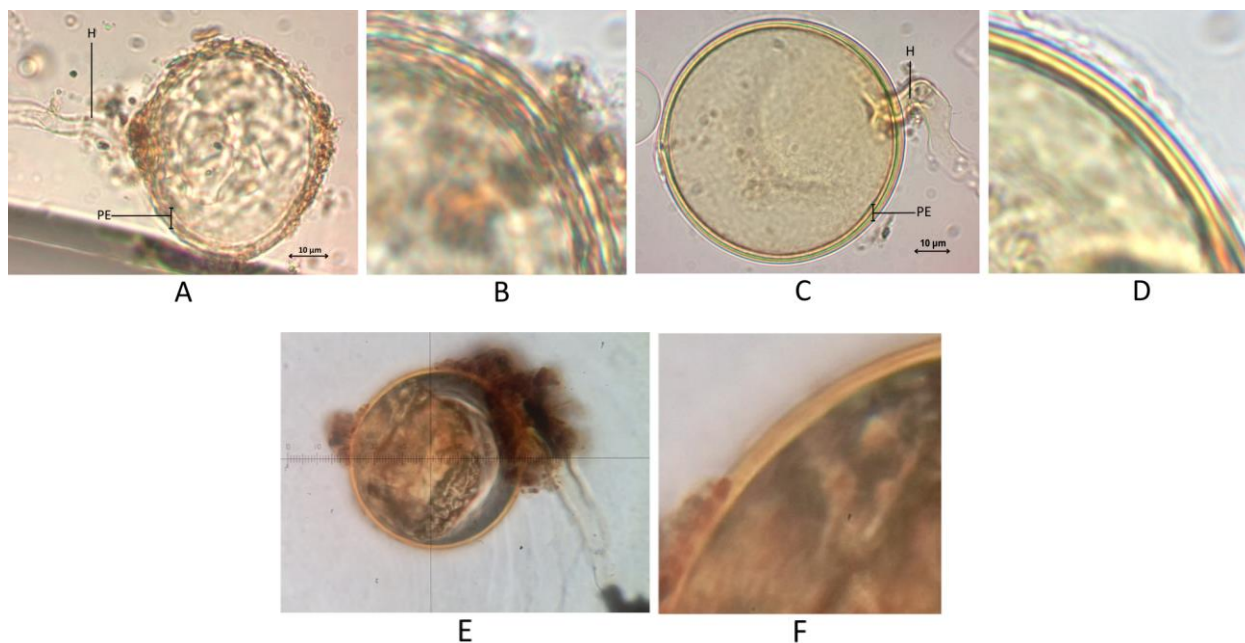


Nota. Esporas de *Pacispora* sp1 (A, B), *Pacispora* sp2 (C, D), *Pacispora* sp3 (E, F), *Pacispora* sp4 (G, H), *Pacispora* sp5 (I, J), *Pacispora* sp6 (K, L), *Pacispora* sp7 (M, N) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (aumento 100X). PI, pared interna; PE, pared externa; PEc1, PEc2 y PEc3, capas de la pared externa.

Las esporas aisladas del género *Pacispora* (Figura 20) son solitarias y pueden ser globosas, subglobosas o elipsoides, presentando una variedad de colores que van desde hialinas (Figura 20I) y amarillo pálido (0/0/20/0) como se observa en las Figuras 20A y 20E, hasta marrón (40/60/100/0) como se muestra en las Figuras 20C, 20G y 20M. Estas esporas están compuestas por dos paredes: la pared interna (PI) y la pared externa (PE), cada una con varias capas; la pared externa suele tener una ligera ornamentación.

Figura 21

Esporas de HMA del género Paraglomerus (Paraglomeraceae)



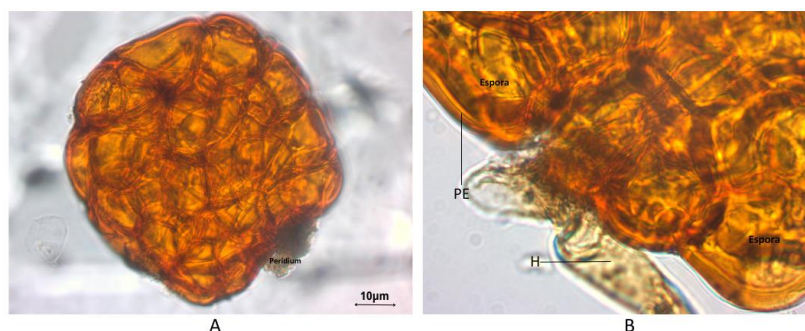
Nota. Esporas de *Paraglomerus* sp1 (A, B), *Paraglomerus* sp2 (C, D), *Paraglomerus* sp3 (E, F) en alcohol polivinílico-lacto-glicerol (aumento 100X). PE, pared externa; H, hifa de conexión.

En la Figura 21 se observan esporas del género *Paraglomerus*, las cuales se distinguen por ser solitarias y de forma globosa a subglobosa. Su color varía desde hialino (Figura 21A), pasando por amarillo pálido (0/0/20/0) como se muestra en la Figura 21C, hasta marrón amarillento (0/40/100/10), como en la Figura 21E. La pared de la espora está compuesta por dos a tres capas

continuas. Con el tiempo, la capa más externa tiende a degradarse, lo que da a las esporas un aspecto cubierto por una fina capa de residuos orgánicos en su superficie.

Figura 22

Esporas de HMA del género Sclerocystis (Glomeraceae)



Nota. Esporas de *Sclerocystis* sp, *Glomus* grupo Ac (Glomeraceae) en alcohol polivinílico-lactoglicerol (aumento 100X). PE, pared externa; H, hifa de conexión.

Las esporas del género *Sclerocystis* (Figura 22) son de forma ovalada y color naranja (0/40/100/0), organizadas en esporocarpos compactos. La pared de la spora consta de una sola capa, rodeada por un peridio formado por una densa red de hifas entrelazadas. La conexión hifal es gruesa, de forma cilíndrica a ligeramente acampanada, y posee una única pared (Figura 22B).

9.5 Morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares asociados a *Espeletia standleyana*

Se registraron un total de 46 morfoespecies de micorrizas arbusculares asociadas a *Espeletia standleyana*. De las cuales se logró identificar 36, distribuidas en diez géneros y ocho familias: Acaulosporaceae, Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Diversisporaceae, Gigasporaceae, Glomeraceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae. Las familias con mayor representación fueron Acaulosporaceae y Archaeosporaceae, con nueve morfoespecies cada una, lo que equivale al 20 % del total, seguidas por Pacisporaceae con siete morfoespecies (15 %); Ambisporaceae y Paraglomeraceae, con tres morfoespecies cada una (7 %); Diversisporaceae y Glomeraceae, con dos morfoespecies cada una (4 %); y, finalmente, Gigasporaceae, representada por una única

morfoespecie (2 %). Las morfoespecies indeterminadas constituyeron el 22 % del total de esporas registradas (Tabla 8).

En cuanto a las etapas de desarrollo de *E. standleyana*, la mayor riqueza (36 morfoespecies) y abundancia de esporas (1078) se registraron durante la etapa de plántula. Estos valores disminuyeron en la etapa juvenil, con 30 morfoespecies y 1040 esporas. Los valores más bajos de riqueza (28 morfoespecies) y abundancia (422 esporas) se observaron en la etapa adulta (Tabla 8).

Tabla 8

Morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) encontradas en diferentes etapas de crecimiento de Espeletia standleyana

Familia	Género	Morfoespecie	Plántula	Juvenil	Adulto
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	<i>Acaulospora</i> sp1	2	2	0
		<i>Acaulospora</i> sp2	4	6	1
		<i>Acaulospora</i> sp3	0	0	1
	<i>Entrophospora</i>	<i>Entrophospora</i> sp1	30	36	13
		<i>Entrophospora</i> sp2	5	4	0
		<i>Entrophospora</i> sp3	3	1	0
		<i>Entrophospora</i> sp4	1	0	0
		<i>Entrophospora</i> sp5	3	0	0
		<i>Entrophospora</i> sp6 (c.f)	3	0	0
Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>	<i>Ambispora</i> sp1	36	60	11
		<i>Ambispora</i> sp2	0	0	1
		<i>Ambispora</i> sp3	0	12	0
Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>	<i>Archaeospora</i> sp1 (c.f)	4	10	2
		<i>Archaeospora</i> sp2	6	4	4

		<i>Archaeospora</i> sp3	4	11	12
		<i>Archaeospora</i> sp4	3	5	0
		<i>Archaeospora</i> sp5	6	2	8
		<i>Archaeospora</i> sp6	1	0	0
		<i>Archaeospora</i> sp7	4	12	1
		<i>Archaeospora</i> sp8	0	1	0
		<i>Archaeospora</i> sp9	0	1	2
Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>	<i>Diversispora</i> sp1	0	0	1
		<i>Diversispora</i> sp2	0	1	0
Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	<i>Gigaspora</i> sp1	0	0	2
Glomeraceae	<i>Glomus</i>	<i>Glomus</i> sp	1	0	0
	<i>Sclerocystis</i>	<i>Sclerocystis</i> sp1	39	59	28
Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>	<i>Pacispora</i> sp1	2	4	5
		<i>Pacispora</i> sp2 (c.f)	1	5	2
		<i>Pacispora</i> sp3	9	21	13
		<i>Pacispora</i> sp4	3	2	2
		<i>Pacispora</i> sp5	124	40	17
		<i>Pacispora</i> sp6	2	0	1
		<i>Pacispora</i> sp7	0	4	1
Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>	<i>Paraglomus</i> sp1	686	666	237
		<i>Paraglomus</i> sp2	67	44	33
		<i>Paraglomus</i> sp3	9	4	3
Indeterminada		Ind.1	10	15	16
		Ind.2	0	1	0
		Ind.3	1	0	1
		Ind.4	1	0	1

Ind.5	1	2	3
Ind.6	1	3	0
Ind.7	2	2	0
Ind.8	2	0	0
Ind.9	1	0	0
Ind.10	1	0	0
Total de esporas	1078	1040	422

9.6 Distribución de abundancia

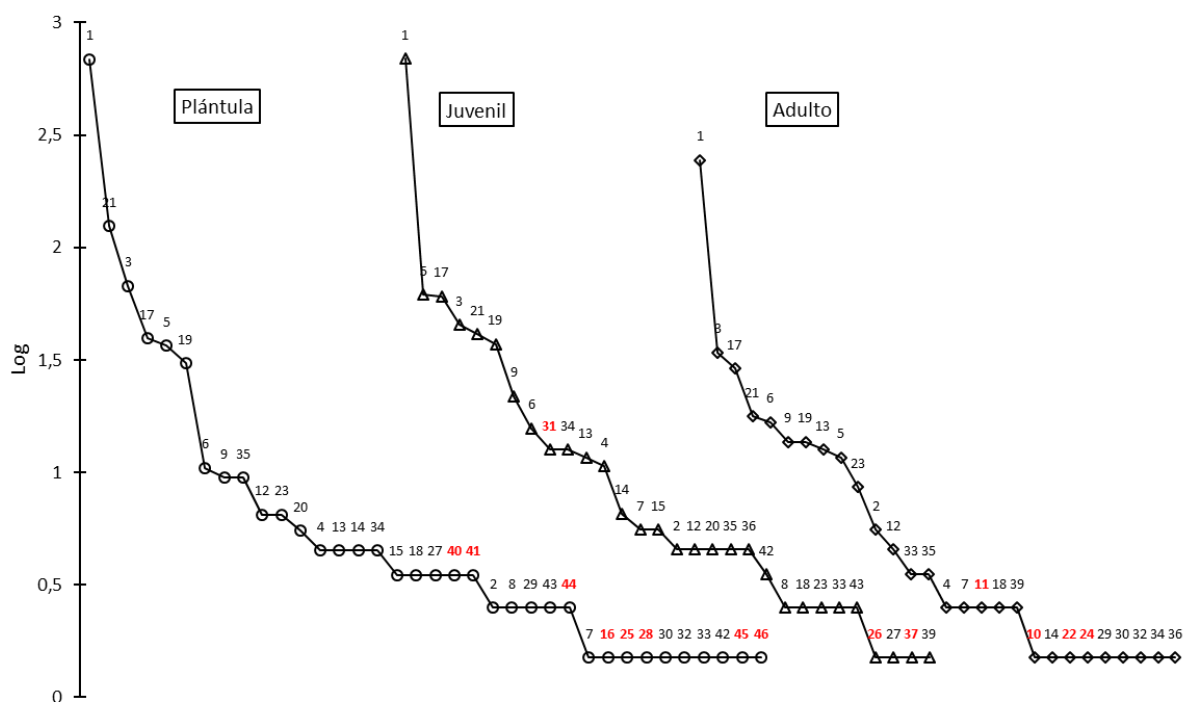
En la Figura 23 se ilustra la composición y distribución de abundancias de las morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en las diferentes etapas de crecimiento de *E. standleyana*. Se observa que, en cada etapa, una especie se destaca como dominante, mientras que otras especies son menos frecuentes o raras. Asimismo, se observan morfoespecies exclusivas para cada fase: en la etapa de plántula destacan 8 morfoespecies únicas (*Entrophospora* sp5, *Entrophospora* sp6, indeterminada 8, *Glomus* sp, *Archaeospora* sp6, *Entrophospora* sp4, indeterminada 9 e indeterminada 10); la etapa adulta incluye 4 morfoespecies exclusivas (*Gigaspora* sp, *Ambispora* sp2, *Acaulospora* sp3 y *Diversispora* sp1); mientras que la etapa juvenil presenta 3 morfoespecies únicas (*Ambispora* sp3, indeterminada 2 y *Diversispora* sp2).

La curva de rango-abundancia (Figura 23) revela variaciones en la composición y dominancia de las morfoespecies a lo largo de las etapas de desarrollo. Durante las etapas de plántula y juvenil, la curva muestra un descenso pronunciado desde la especie más dominante hacia las menos abundantes, indicando una menor diversidad y una marcada dominancia de ciertas especies. En contraste, en la etapa adulta, aunque persiste el descenso, este es menos abrupto y la curva evidencia una mayor proporción de especies con abundancias intermedias.

Por otro lado, en la etapa adulta, la curva desciende de manera más gradual en comparación con las etapas anteriores, indicando que, tras la especie dominante, las abundancias de las especies restantes son relativamente similares. Esto refleja una menor dominancia de una sola especie y una mayor equidad en la distribución de abundancias. Estos resultados son consistentes con los hallazgos de Husband *et al.* (2002), quienes documentaron que la comunidad de HMA cambia con la edad de la planta, especialmente en especies perennes o semiperennes.

Figura 23

Curvas de rango-abundancia en escala logarítmica ($\log_{10}$) de HMA presentes en el Páramo de García.



Nota. *Paraglomus* sp1 (1), *Pacispora* sp1 (2), *Paraglomus* sp2 (3), cf. *Archaeospora* sp1 (4), *Ambispora* sp1 (5), indeterminada 1 (6), cf. *Pacispora* sp2 (7), *Acaulospora* sp1 (8), *Pacispora* sp3 (9), *Ambispora* sp2 (10), *Gigaspora* sp (11), *Archaeospora* sp2 (12), cf. *Archaeospora* sp3 (13), *Acaulospora* sp2 (14), *Archaeospora* sp4 (15), *Glomus* sp (16), *Sclerocystis* (17) *Pacispora* sp4 (18), *Entrophospora* sp1 (19), *Entrophospora* sp2 (20), cf. *Pacispora* sp5 (21), *Acaulospora*

sp3 (22), *Achaeospora* sp5 (23), *Diversispora* sp1(24), *Archaeospora* sp6 (25), indeterminada 2 (26), *Entrophospora* sp3 (27), *Entrophospora* sp4 (28), *Pacispora* sp6 (29), indeterminada 3 (30), *Ambispora* sp3 (31), indeterminada 4 (32), indeterminada 5 (33), *Archaeospora* sp7 (34), *Paraglomus* sp3 (35), *Pacispora* sp7 (36), *Diversispora* sp2 (37), *Archaeospora* sp8 (38), *Archaeospora* sp9 (39), *Entrophospora* sp5 (40), cf. *Entrophospora* sp6 (41), indeterminada 6 (42), indeterminada 7 (43), indeterminada 8 (44), indeterminada 9 (45), indeterminada 10 (46). Los números en rojo son especies exclusivas para cada etapa de crecimiento.

El hongo *Paraglomus* sp1 (número 1 en la Figura 23) mostró una clara dominancia en todas las etapas de crecimiento de *Espeletia standleyana*. Las especies del género *Paraglomus* son conocidas por su amplia distribución en diversos ecosistemas, que van desde climas cálidos hasta ambientes de frío extremo, y en suelos con una gran variabilidad de pH (De Mello et al., 2013). La prevalencia de *Paraglomus* sp1 en las distintas etapas de crecimiento de *E. standleyana*, podría atribuirse a su capacidad de adaptación a diversas condiciones ambientales (De Mello et al., 2013), lo que le permite prosperar en entornos exigentes como el páramo.

En estudios previos, como el de Coba y Cogua (1995), en *Espeletia grandiflora* en el Páramo El Granizo, los géneros *Acaulospora* y *Glomus* fueron los más abundantes, indicando que estos géneros poseen una amplia tolerancia a suelos ácidos, con un rango de pH entre 3.9 y 4.6. La diferencia en los géneros dominantes entre páramos sugiere una adaptación diferencial de los HMA a las condiciones específicas de cada ecosistema.

9.7 Análisis de diversidad mediante el uso de números de Hill

Las curvas de acumulación de especies de HMA asociados a *E. standleyana* en sus diferentes etapas de crecimiento muestran el comienzo de una asíntota, lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo podría ser adecuado para capturar gran parte de la diversidad. Sin embargo, el hecho de que las curvas no se aplanen completamente y las zonas sombreadas en la extrapolación

reflejen cierta incertidumbre sugiere que un esfuerzo de muestreo adicional podría revelar más especies (Figura 24A).

El índice de diversidad del orden q_0 mostró diferencias altamente significativas entre las etapas de crecimiento ($p < 0,0001$) (Apéndice F1), indicando que la riqueza de morfoespecies micorrízicas no es uniforme a lo largo de las etapas de desarrollo de *E. standleyana*. La etapa adulta presentó una riqueza de especies significativamente menor (28 morfoespecies) en comparación con la etapa de plántula (36 morfoespecies) y juvenil (30 morfoespecies). Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre juveniles y plántulas (Fig. 24A; Apéndice F2).

El índice de diversidad del orden q_1 también mostró diferencias significativas entre las etapas de crecimiento ($p < 0,0001$) (Apéndice F1), reflejando cambios notables en la equidad de la distribución de especies micorrízicas a lo largo del ciclo de vida de la planta. En la Figura 24B, las plántulas presentan un valor significativamente más bajo (4.5) en comparación con juveniles (5.0) y adultos (6.5), lo que indica una menor equidad en la distribución de individuos entre las morfoespecies durante la etapa de plántula. En contraste, los valores más altos en juveniles y adultos reflejan una diversidad más equilibrada en estas etapas. La ausencia de diferencias significativas (Apéndice F3) entre juveniles y adultos sugiere que la diversidad tiende a estabilizarse en las etapas más avanzadas del desarrollo.

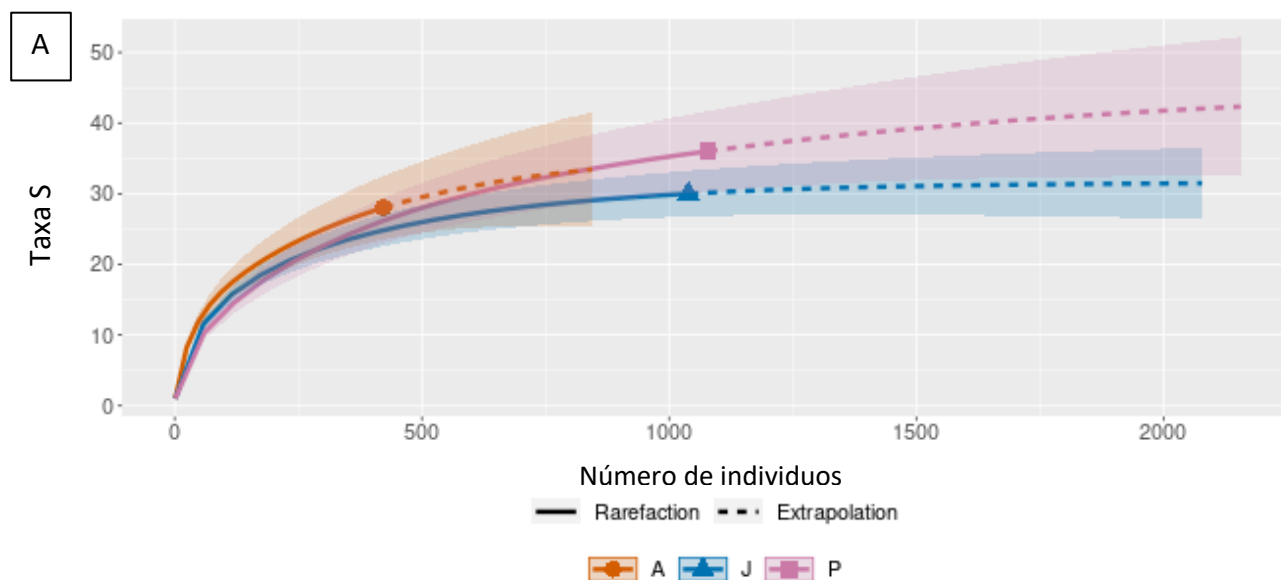
Por otro lado, el índice de diversidad del orden q_2 mostró diferencias significativas entre las etapas de crecimiento ($p < 0,0001$) (Apéndice F1). En la Figura 24C, la curva correspondiente a la etapa adulta alcanza un valor significativamente mayor en comparación con plántulas y juveniles (Apéndice F4), lo que indica una mayor equidad en la distribución de las especies y una menor dominancia. En cambio, las curvas correspondientes a las etapas de plántula y juvenil se

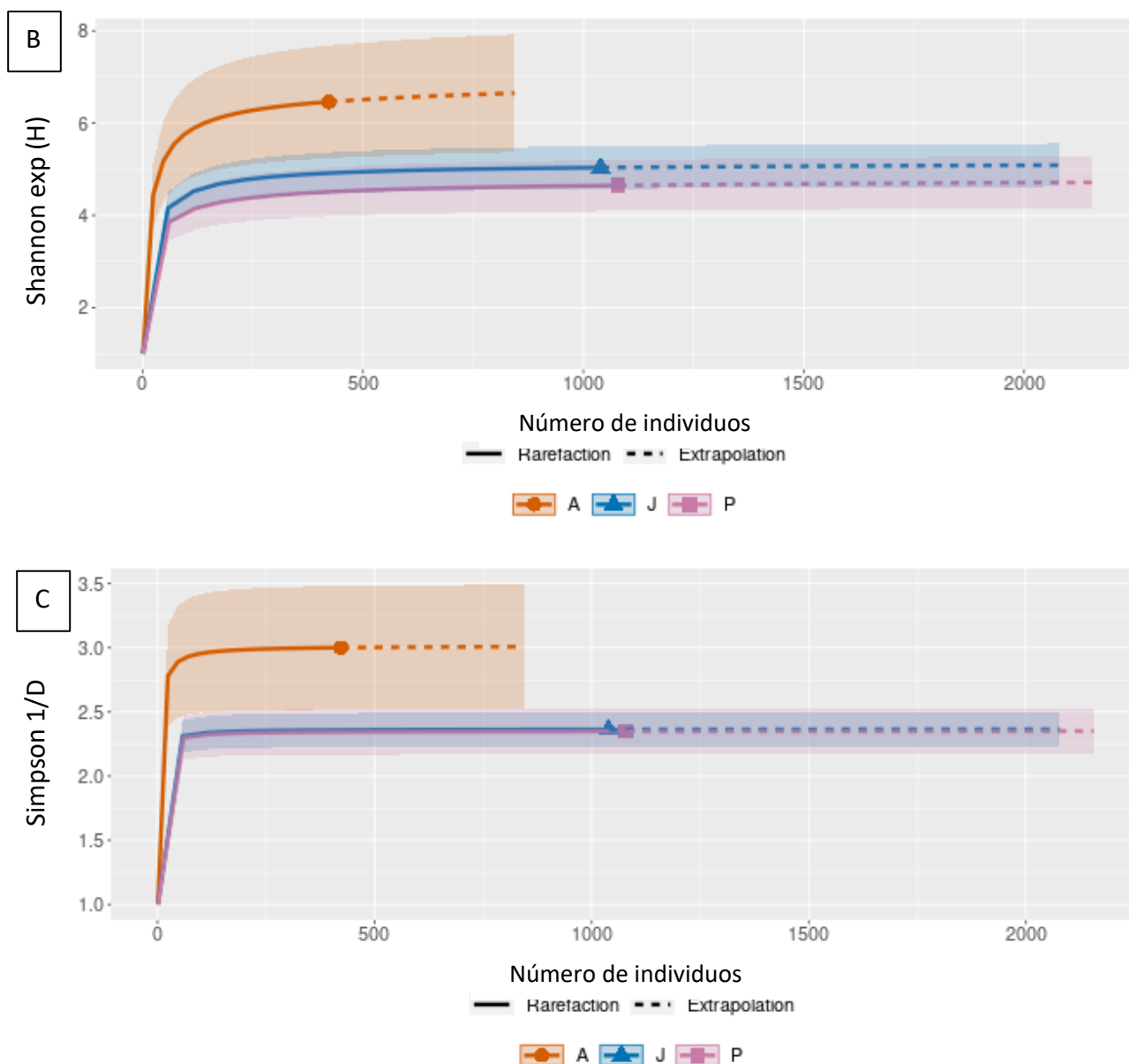
superponen, lo que sugiere que la estructura de dominancia es muy similar entre estas etapas y que ambas presentan una distribución de especies menos equitativa en comparación con la etapa adulta.

Los cambios en los índices de diversidad a medida que *E. standleyana* crece reflejan transformaciones tanto en las condiciones fisiológicas internas de la planta como en su entorno. La mayor diversidad de HMA observada en la etapa adulta podría explicarse por modificaciones en los sistemas radiculares de plantas maduras. Según Holdaway et al. (2011), las plantas adultas desarrollan raíces más extensas, con menor diámetro, mayor ramificación y menor contenido de nutrientes en comparación con las plantas jóvenes. Estas características crean una mayor variedad de microhábitats para los HMA, favoreciendo la coexistencia de un espectro más amplio de especies micorrízicas. Así, conforme la planta se desarrolla, estos cambios morfológicos y nutricionales permiten un incremento en la diversidad fúngica asociada (Hart et al., 2014).

Figura 24

Curvas de acumulación de especies de HMA





Nota. A. q_0 = Riqueza de especies, representa el número total de especies efectivas presentes en las tres etapas de crecimiento de *E. standleyana*. B. q_1 = Índice exponencial de Shannon, refleja el número de especies comunes o típicas dentro de la comunidad. C. q_2 = Índice inverso de Simpson, identifica las especies dominantes dentro de cada comunidad. A, adulto; J, juvenil; P, plántula. Rarefacción (línea continua), indica el número esperado de morfoespecies con el esfuerzo de muestreo actual. Extrapolación (línea punteada), predice cuántas morfoespecies adicionales podrían descubrirse con un muestreo mayor. Las áreas sombreadas reflejan la incertidumbre en estas predicciones.

10 CONCLUSIONES

Las condiciones fisicoquímicas del suelo en el Páramo de García influyen en la dependencia de *Espeletia standleyana* hacia los HMA durante sus etapas tempranas de crecimiento, favoreciendo el intercambio de nutrientes y la mitigación del estrés ambiental.

A medida en que *Espeletia standleyana* avanza en su crecimiento, disminuyen tanto la colonización micorrízica como la concentración de esporas de HMA. En la etapa de plántula se identificaron 36 morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares, mientras que en la fase juvenil y adulta se encontraron 30 y 28 morfoespecies, respectivamente. El hongo *Paraglomus* sp1 fue el más dominante en todas las etapas analizadas.

A medida que *Espeletia standleyana* crece, sus adaptaciones morfofisiológicas parecen contribuir a estabilizar la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA). La interacción entre las condiciones del suelo y la dinámica de los HMA resalta la importancia de estos hongos, no solo para el crecimiento de *E. standleyana*, sino también para la sostenibilidad del ecosistema de páramo en general.

11 RECOMENDACIONES

El presente estudio se llevó a cabo en un entorno natural, lo cual implica ciertas limitaciones relacionadas con la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) que colonizan específicamente a *Espeletia standleyana*. Por esta razón, los hallazgos presentados son preliminares, ofreciendo un punto de partida para investigaciones futuras. Teniendo en cuenta lo anterior, se requieren estudios adicionales para entender completamente la simbiosis entre los HMA y *E. standleyana*, lo cual es crucial para desarrollar estrategias de conservación efectivas. Por lo tanto, se recomienda lo siguiente:

- Confirmar la identificación de las morfoespecies de HMA mediante análisis moleculares.
- Llevar a cabo investigaciones "ex situ", con diseños experimentales que permitan medir la efectividad de los HMA y su actividad biológica en relación con las diferentes etapas de crecimiento de la planta.
- Continuar los estudios sobre HMA en ecosistemas de alta montaña para ampliar el conocimiento sobre la diversidad microbiana en estos entornos. Se sugiere abordar nuevas perspectivas de investigación, incluyendo estudios de ecología, fisiología, distribución espacial, y dinámica poblacional de los HMA, entre otros.

12 REFERENCIAS

- Aguilera, L., Olalde, V., Arriaga, M. & Contreras, R. (2007). Micorrizas arbusculares. CIENCIA ergo-sum, Revista Científica Multidisciplinaria de Prospectiva, 14(3), 300-306.
<https://www.redalyc.org/pdf/104/10414307.pdf>
- Alvarado, A., Chavarría, M., Guerrero, R., Boniche, J., & Navarro, J. R. (2004). Características edáficas y presencia de micorrizas en plantaciones de teca (*Tectona grandis* Lf) en Costa Rica. Agronomía Costarricense, 28(1), 89-100.
- Azócar, A. & Rada, F. (1993). Ecofisiología de plantas de alta montaña andina. In: Azócar, A. (ed). Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales. Universidad de Los Andes, Mérida, pp 82–110.
- Azócar, A. & Rada, F. (2006). Ecofisiología de las plantas de páramo. Editorial Litorama, Caracas.
- Barea, J., Azcon, R. & Azcon-Aguilar, C. (2005) Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria to improve plant nutrient cycling and soil structure. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions 3, 195-212.
- Bernal, E., Celis, S., Galíndez, X., Moratto, C., Sánchez, J., & García, D. (2006). Microflora cultivable y endomicorrizas obtenidas en hojarasca de bosque (Páramo Guerrero - Finca Puente de Tierra) Zipaquirá, Colombia. Acta Biológica Colombiana, 11(2), 125-130.
- Besserer, A., Puech-Pagés, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J., Roux, C., Bécard, G. & Séjalon-Delmas, N. (2006). Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. PLOS Biol. 4:1239–47.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040226>.
- Bethlenfalvay, G. & Linderman, R. (1992). Preface. In Mycorrhizae in sustainable agriculture. Ed. by G.J. Bethlenfalvay and R. G. Linderman. Madison, Wisconsin, USA. ASA Special

Publication Number 54. p. 45-70.

- Bonfante, P. (2018). The future has roots in the past: the ideas and scientists that shaped mycorrhizal research. *New Phytologist*, 220(4), 982–995.
<https://doi.org/10.1111/nph.15397>
- Brand, M. (1995). Inventario y observaciones de la avifauna del Páramo el Granizo, Cundinamarca, Colombia. En L. E. Mora-Osejo, & H. Sturm, Estudios ecológicos del Páramo y el Bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia (págs. 648- 661). Bogotá. D.C: Academia Colombiana de ciencias exactas, Físicas y naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras N°6.
- Brundret, M. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*. 154: 275-304. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x.
- Calderón, E., Galeano, G. & García, N. (2005). Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia, Pp. 358-361. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt - Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Cárdenas, M., Tobón, C., Rock, B. & del Valle, J. (2018). Ecophysiology of frailejones (*Espeletia* spp.), and its contribution to the hydrological functioning of páramo ecosystems. *Plant ecology*, 219, 185-198.
- Castellanos, J. Z. (2010). Guía para la interpretación del análisis de suelo y agua. Intagri.
- Coba, B. & Cogua, J. (1995). Reconocimiento de MVA en el páramo y bosque altoandino en la región de Monserrate. En: L. E. Mora-Osejo y H. Sturm (Eds.), Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Segunda edición.

- Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6. Editorial Guadalupe, Bogotá, Colombia, pp. 353-405.
- Coba de Gutiérrez, B. (2005). Micorrizas vesículo-arbusculares (MVA.) en raíces y suelos rizosféricos de *Espeletiopsis corymbosa* y *Pentacalia vaccinoides* del Páramo El Granizo. En Bonilla-Gómez, M. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y bosque altoandino en la Cordillera Oriental de Colombia (págs. 83-88). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Cuatrecasas, J. (1989). Frailejónal, típico cuadro de la vida vegetal en los páramos andinos. Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, 7(28), 457-461.
- Cuatrecasas, J. (1968). Paramo vegetation and its life forms. Geo-ecology of the mountainous regions of the Tropical Americas. Proceedings of the Unesco Mexico symposium August 1-3, 1966. pp. 163- 184.
- de Mello, C. M. A., da Silva, G. A., de Assis, D. M. A., de Pontes, J. S., de Almeida Ferreira, A. C., Leão, M. P. C., Vieira, H. E. E., Maia, L.C & Oehl, F. (2013). *Paraglomus pernambucanum* sp. nov. and *Paraglomus bolivianum* comb. nov., and biogeographic distribution of *Paraglomus* and *Pacispora*. Journal of Applied Botany and Food Quality, 86(1).
- Diazgranados, M. (2020). *Espeletia standleyana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T134498755A134650520. DOI: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T134498755A134650520.es>
- Diazgranados, M. & Castellanos, C. (2021). Frailejones en peligro. Frailejones en peligro. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Díaz-Granados Ortiz, M. A., Navarrete González, J. D. & Suárez López, T. (2005). Páramos:

- Hidrosistemas Sensibles. *Revista de Ingeniería*, (22), 64-75.
- Montgomery, D. C. (2007). *Diseño y análisis de experimentos* (Vol. 2). México^ eDF. DF.: Limusa Wiley.
- Estupiñán, L. H., Gómez, J. E., Barrantes, V. J., & Limas, L. F. (2009). Efecto de actividades agropecuarias en las características del suelo en el Páramo el Granizo, (Cundinamarca - Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 12(2).
<https://doi.org/10.31910/rudca.v12.n2.2009.694>
- Gamarra, C. C., Díaz, M. I., Vera de Ortiz, M., Galeano, M. D. P. & Cabrera, A. J. N. (2018). Relación carbono-nitrógeno en suelos de sistemas silvopastoriles del Chaco paraguayo. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 9(46), 4-26.
- García Galvis, J., & Ballesteros, M. I. (2006). Evaluación de los parámetros de calidad para la determinación de fósforo disponible en suelos. *Revista Colombiana de Química*, 35(1), 81-89.
- García, J., García, D., & Correa de Restrepo, M. (2005). Incidencia de las micorrizas arbusculares y vesículo arbusculares como estrategia adaptativa de especies de páramo y selva altoandina, cordillera oriental de Colombia. *Colombia forestal*, 8(17), 43–59.
<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2004.1.a03>
- Genre, A., Chabaud, M., Balzergue, C., Puech-Pagès, V., Novero, M., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Bécard, G., Bonfante, P., & Barker, D. (2013). Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear C a2+ spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist*, 198(1), 190-202.
<https://doi.org/10.1111/nph.12146>.
- 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. [http://dx.doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0).
- Global Biodiversity Information Facility. (2024). Datos de biodiversidad de *Espeletia standleyana* ACSm. <https://www.gbif.org/species/3105099>
- Gómez-Roldán, V., Fermas, S., Brewer, P., Puech-Pagès, V., Dun, E., Pillot, J., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portais, J., Bouwmeester, H., Bécard, G., Beveridge, C., Rameau, C. & Rochange, S. (2008). Inhibición por estrigolactona de la ramificación de los brotes. Naturaleza 455, 189-194 <https://doi.org/10.1038/nature07271>.
- González, L. G. (2017). Estudio de la diversidad de hongos micorrizógenos asociados con especies del género *Espeletia* en el predio el Santuario, municipio de Tausa Cundinamarca. <http://hdl.handle.net/20.500.12495/8222>.
- Grümberg, B.; Conforto, C.; Rovea, A.; Boxler, M.; March, G. & Luna, C. (2010). La glomalina y su relación con la productividad del cultivo de maíz. XXII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo – AACS, 2, 23-25
- Gutjahr, C. & Parniske, M. (2013). Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis. Annual review of cell and developmental biology, 29, 593-617. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101512-122413>.
- Guzmán-González, S., Farías-Larios, J. (2005) Biología y regulación molecular de la micorriza arbuscular. Avances en Investigación Agropecuaria 9: 17-31.
- Hammer, E. C., Nasr, H., & Wallander, H. (2011). Effects of different organic materials and mineral nutrients on arbuscular mycorrhizal fungal growth in a Mediterranean saline dryland. Soil Biology and Biochemistry, 43(11), 2332-2337. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.004>.

- Hart, M. M., Gorzelak, M., Ragone, D., & Murch, S. J. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal succession in a long-lived perennial. *Botany*, 92(4), 313-320. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0185>.
- Harrier, L. A. (2001). The arbuscular mycorrhizal symbiosis: a molecular review of the fungal dimension, *Journal of Experimental Botany*, Volume 52, Pages 469–478, https://doi.org/10.1093/jxb/52.suppl_1.469
- Hayman, D. S. (1983). The physiology of vesicular–arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *canadian Journal of Botany*, 61(3), 944-963. <https://doi.org/10.1139/b83-105>
- Herrera-Peraza, R., Montilla, M., Furrázola, E., Ferrer, R., Morales, S. & Monasterio, M. (2016). Presencia y distribución de representantes hipogeos de la clase Glomeromycetes (hongos micorrizógenos VA) en ecosistemas andinos venezolanos. *Acta Botánica Cubana*, Vol. 215, No. 2, pp. 196-217.
- Herrera, S., Herrera, M., & Rivera, J. (2023). Revisión sistemática en torno a los hongos micorrízicos arbusculares y su importancia ecológica. *Revista Chapingo Serie Agricultura Tropical*, 3(2), 1-18. DOI: 10.5154/r.rchsagt.2022.03.07.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Holdaway, R. J., Richardson, S. J., Dickie, I. A., Peltzer, D. A., & Coomes, D. A. (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99(4), 954-963. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01821.x>
- Husband, R., Herre, E. A., & Young, J. P. W. (2002). Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology*

- Ecology, 42(1), 131-136.
- INVAM (2013). Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Species Descriptions. <https://invam.ku.edu/species-descriptions>.
- Izquierdo, J. & Arévalo, J. (2021). Determinación de la materia orgánica del suelo (MOS) por el método químico y por calcinación. *Revista Ingeniería y Región*. ISSN 1657-6985, 26(1). DOI: 10.25054/22161325.2527.
- Jamiołkowska, A., Księżniak, A., Gałązka, A., Hetman, B., Kopacki, M., & Skwaryło-Bednarz, B. (2018). Impact of abiotic factors on development of the community of arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: a review. *International agrophysics*, 32(1), 133-140.
- Joner, E. J., & Jakobsen, I. (1995). Growth and extracellular phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influenced by soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(9), 1153-1159.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kobae, Y., Kameoka, H., Sugimura, Y., Saito, K., Ohtomo, R., Fujiwara, T., & Kyozyuka, J. (2018). Strigolactone biosynthesis genes of rice are required for the punctual entry of arbuscular mycorrhizal fungi into the roots. *Plant and Cell Physiology*, 59(3), 544-553. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy001>.
- Kretschmar, T., Kohlen, W., Sasse, J., Borghi, L., Schlegel, M., Bachelier, J., Reinhardt, D., Bours, R., Bouwmeester, H. & Martinoia, E. (2012). A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature* 483, 341–344. <https://doi.org/10.1038/nature10873>.
- Lambers, H., Chapin, S. & Pons, T. (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer Science. pp

- 163-165. DOI: 10.1007/978-0-387-78341-3.
- Llambí, L. D., Soto, A., Céleri, R., De Bievre, B., Ochoa, B., & Borja, P. (2012). Los suelos del páramo. In *Ecología e hidrología y suelos de páramos* (Proyecto P, p. 194).
- Maillet, F., Poinot, V., André, O. Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E., Driguez, H., Bécard, G. & Dénarié, J. (2011). Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature* 469, 58–63. <https://doi.org/10.1038/nature09622>.
- León, D. (2007). Evaluación y caracterización de micorrizas arbusculares asociadas a yuca (*manihot esculenta* sp) en dos regiones de la Amazonía colombiana. Pontificia Universidad Javeriana.
- León, D. (2015). Comunidades nativas de hongos formadores de micorrizas arbusculares asociadas a yuca silvestre en la amazonia colombiana en época seca y lluviosa bajo dos tipos de paisaje (denudación y llanura aluvial). Faculty of Sciences, Pontificia Universidad Javeriana.
- Quintero, L. A., Cogua, P., Melgarejo, L. M., Marquinez, X., & Grajales, L. F. (2005). Estudio de la fluctuación del potencial hídrico y del ajuste osmótico de *Espeletia grandiflora*. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia, 37.
- Liu, X., Feng, Z., Zhao, Z., Zhu, H., & Yao, Q. (2020). Acidic soil inhibits the functionality of arbuscular mycorrhizal fungi by reducing arbuscule formation in tomato roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 66, 275–284. DOI: 10.1080/00380768.2020.1721320.
- Malagón, D. & Pulido, C. (2000). Suelos del páramo colombiano. Colombia. Diversidad Biótica III. La Región de Vida Paramuna. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Editorial

- Unibiblos, Bogotá DC. Colombia, pp. 37-84.
- Marzec, M., Muszynska, A. y Gruszka, D. (2013). El papel de las estrigolactonas en las respuestas al estrés nutricional en las plantas. *Revista Internacional de Ciencias Moleculares*, 14 (5), 9286-9304. <https://doi.org/10.3390/ijms14059286>.
- Molina, E. & Meléndez, G. (2002). Tabla de interpretación de análisis de suelos. Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica. Mimeo.
- Monasterio, M. & Sarmiento, L., (1991). Adaptative radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Tree*, 12: 387-391.
- Montilla, M., Herrera-Peraza, R., Morales, S., Furrázola, E. & Monasterio, M. (2018). Distribución vertical de las micorrizas y pelos radicales en dos páramos andinos funcionalmente contrastantes. *Acta Botánica Cubana*, 217(3).
- Mora-Osejo, L. & Becerra, N. (1995). Anatomía foliar de plantas de páramo. En J. A. Lleras., Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino Cordillera oriental de Colombia. Tomo 1, pp. 257-348. Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.
- Morales, M., Otero, J., Van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., Franco, C., Betancourth, J., Olaya, E., Posada, E. & Cárdenas, L. (2007). Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Moreno, O. C., Mora osejo, L., & Sturm, H. (1994). Estudio de los Agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación. In Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. (pp. 89–256). Colección Jorge Álvarez Lleras.
- Nadal, M. & Paszkowski, U. (2013). Polyphony in the rhizosphere: presymbolic communication

- in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion Plant Biology*, 16(4): 473-479. DOI: 10.1016/j.pbi.2013.06.005
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E. & Pavon, N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (2), 1249-1261.
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mäder, P., Wiemken, A. & Boller, T., (2009). Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 257–268. DOI:10.1016/j.agee.2009.07.008.
- Paillacho, F. (2010). Evaluación de la efectividad de las micorrizas arbusculares nativas sobre el desarrollo y estado nutritivo del Palmito (*Bactris Gasipaes* Hbk) en etapa de vivero, en Santo Domingo De Los Tsáchilas. Escuela Politécnica del Ejército.
- Palenzuela, J. & Barea, J.M. (2002) Técnicas empleadas en el estudio de las micorrizas de plantas endémicas del tomillar dolomítico del Parque Natural de la Sierra de Baza. *Acta Granatense* 2, 125-138.
- Phillips, J.M., & Hayman, D.S. (1970). Improved procedure of clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transaction of the British Mycological Society*. Vol 55: 159-161.
- Pumplin, N. & Harrison, M. (2009). Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant physiology*, 151(2), 809-819. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141879>.
- Rangel, J. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Editorial Unibiblos,

- Bogotá DC. Colombia, pp. 1-23.
- Read, D. J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47(4), 376-391.
<https://doi.org/10.1007/BF01972080>.
- Redecker D. & Schüssler A (2014). Glomeromycota. Systematics and evolution: part a Berlin. Springer, Heidelberg, pp 251–269. DOI: 10.1007/978-3-642-55318-9_9.
- Redecker, D., Schüssler, A., Stockinger, H., Stürmer, S., Morton, J. & Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. DOI: 10.1007/s00572-013-0486-y
- Reyes, J. (2022). Morfoanatomía y biomasa foliar de *Espeletia standleyana* a.c.sm. y *Espeletiopsis santanderensis* a.c.sm cuatrec. En un Páramo del Nororiente Colombiano. [Tesis pregrado]. Universidad de Pamplona.
- Rincón, L. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Ingeniare*, (19), 127-136.
<https://doi.org/10.18041/1909-2458/ingeniare.19.530>.
- Roth, I. (1973). Anatomía de las hojas de plantas de los páramos venezolanos 2. *Espeletia (Compositae)*. *Acta Botánica Venezuélica*, 8(1/4), 281–310.
<http://www.jstor.org/stable/41740617>.
- Ruiz, N. (2020). Diversidad de hongos micorrízicos en diferentes estados de conservación de un bosque de encinos. [Tesis de Pregrado]. Universidad Veracruzana Centro de Investigaciones Tropicales. <https://www.uv.mx/met/files/2020/12/NIR-TESIS>. Pdf.
- Sánchez, I. (2009). Análisis de la estructura y diversidad de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares asociados a plantas de especial interés ecológico en ambientes mediterráneos. [Tesis doctoral]. Editorial de la Universidad de Granada.
<https://digibug.ugr.es/bitstream/handle/10481/2383/18131360.pdf?sequence=1&isAllowe>

d=y

- Sánchez, E. (2015). Comparación de géneros micorrizas arbusculares y porcentajes de micorrización en cultivos jóvenes y adultos de nogal pecanero (*Carya illinoensis* (Wangenh) K. Koch) en Matamoros, Coahuila. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- Sánchez de Prager, M., Posada, R., Velásquez, D. & Narváez, M. (2010). Metodologías básicas para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira.
- Saparrat, M., Ruscitti, M. & Arango, M. (2020). Micorrizas arbusculares: biología y aplicaciones en el sector agro-forestal. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP).
<https://doi.org/10.35537/10915/99599>
- Sarmiento, C., Cadena, C., Sarmiento, M. & Zapata, J. (2013). Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: Actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1: 100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia.
- Schmidt, S., Sobieniak-Wiseman, L., Kageyama, S., Halloy, S. & Schadt, C. (2008). Mycorrhizal and Dark-Septate Fungi in Plant Roots Above 4270 Meters Elevation in the Andes and Rocky Mountains. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 40(3), 576-583.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. Mycological Research, 105, 1413–1421.
<https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>
- Sendoya, S., & Bonilla, M. A. (2005). La necromasa de la *Espeletia grandiflora* como hábitat para la artropofauna del páramo. En M. A. Bonilla, Estrategias Adaptativas de las plantas del

- Páramo del Bosque alto andino en la cordillera Oriental de Colombia (págs. 198-224). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de ciencias. Departamento de Biología.
- Shi, J., Wang, X. & Wang, E. (2023). Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: From genes to ecosystems. *Annual Review of Plant Biology*, 74, 569-607. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>.
- Sierra, A., & Mora-Osejo, L. E. (1994). Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque altoandino. *Estudios ecológicos del páramo y del bosque andino. Cordillera Oriental de Colombia*, 2.
- Sieverding, E. (1983). Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular en el laboratorio. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. <https://es.scribd.com/document/270011075/Manualde-Metodos-Para-La-Investigacion-de-La-Micorriza-Vesiculo-Arbuscular-en-ElLaboratorio>.
- Smith, S., Jakobsen, I., Grønlund, M. & Smith, F. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant physiology*, 156(3), 1050-1057. <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>.
- Smith, S. & Read, D. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
- Smith, S. & Smith, F. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology*, 62, 227-50. DOI:10.1146/annurev-arplant-042110-103846.
- Sturm, H., & Rangel, O. (1985). *Ecología de páramos andinos: una visión preliminar integrada*.

Bogotá, Colombia.: Instituto de ciencias Naturales - Museo histórico Nacional.

- Sun, H., Tao, J., Gu, P., Xu, G., & Zhang, Y. (2016). The role of strigolactones in root development. *Plant signaling & behavior*, 11(1), e1110662. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1110662>.
- Thakur, P., Nayyar, H. (2013). Facing the Cold Stress by Plants in the Changing Environment: Sensing, Signaling, and Defending Mechanisms. In: Tuteja, N., Singh Gill, S. (eds) *Plant Acclimation to Environmental Stress*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5001-6_2.
- Tobón, C., Köhler, L., Bruijnzeel, L., Frumau, A. & Schmid, L. (2004). Water dynamics of epiphytic vegetation in a lower montane cloud forest: Fog interception, storage and its evaporation. In: *Second international symposium: science for conserving and managing tropical montane cloud forests*. Waimea, Hawai. DOI:10.1017/CBO9780511778384.028.
- Valencia, H., Murillo, M. & Moyano, Y. (1995). Micorrizas vesículo-arbusculares asociadas con tres especies nativas de páramo y bosque altoandino en la región de Monserrate, Colombia. En: L. E. Mora-Osejo y H. Sturm (Eds.), *Estudios ecológicos del páramo y del bosque alto andino, cordillera Oriental de Colombia*, Segunda edición. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6. Editorial Guadalupe, Bogotá, Colombia, pp. 449-455.
- Van Aarle, I. M., & Olsson, P. A. (2003). Fungal lipid accumulation and development of mycelial structures by two arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(11), 6762-6767. DOI:10.1128/AEM.69.11.6762-6767.2003.
- Van Der Heijden, M., Klironomos, J., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T. & Sanders, I. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem

- variability and productivity. *Nature*, 396(6706), 69-72.
- Vargas, O. (2016). Distribución altitudinal, papel en los ecosistemas y amenazas de las poblaciones del género *Espeletia* (Asteraceae) en Colombia. [Tesis pregrado]. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Repositorio Institucional.
- Wahid, F., Sharif, M., Shah, F., Ali, A., Adnan, M., Shah, S., Danish, S., Arif, M., Ahmed, N., Arslan, H., Arslan, D., Erman, M., EL Sabagh, A., Gholizadeh, F. & Datta, R. (2022). Mycorrhiza and phosphate solubilizing bacteria: potential bioagents for sustainable phosphorus management in agriculture. *Phyton*, 91(2), 257. DOI: 10.32604/phyton.2022.016512.
- Wang, W., Shi, J., Xie, Q., Jiang, Y., Yu, N. & Wang, E. (2017). Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Molecular plant*, 10(9), 1147-1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
- Wang, N., Feng, Z., Zhou, Y., Zhu, H., & Yao, Q. (2017). External hyphae of *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 are less sensitive to low pH than roots in arbuscular mycorrhizae: evidence from axenic culture system. *Environ. Microbiol. Rep.* 9, 649–657. DOI: 10.1111/1758-2229.12573.

13 APÉNDICES

Apéndice A. Preparación de soluciones

Azul de tripano 0.05%

Mezclar 50 ml de glicerina con 50 ml de ácido láctico ($C_3H_6O_3$), después añadir 0.05 g de azul de tripano y mezclar bien todos los componentes hasta que el azul de tripano se disuelva completamente.

Solución de sacarosa al 70%

Pesar 70 g de sacarosa y completar 100 ml con agua destilada estéril. Inicialmente, se coloca aproximadamente 50 ml de agua en un Erlenmeyer, y con plancha de agitación y calentamiento, se procede a adicionar volúmenes crecientes de sacarosa (azúcar refinado), hasta completar la cantidad necesaria y al final se completa el volumen faltante con agua destilada estéril.

PVGL o Polivinilglicerol

Para preparar 100 ml de la solución se requiere de 15 g de Alcohol Polivinílico, 50 ml de agua destilada, 50 ml de ácido láctico, 5ml de Glicerina y agua destilada. Principalmente, se diluyen el ácido láctico y el glicerol, luego se agrega el alcohol polivinílico y se afora con agua destilada hasta llegar a 100 ml. Finalmente, se deja a baño maría durante 6-9 horas.

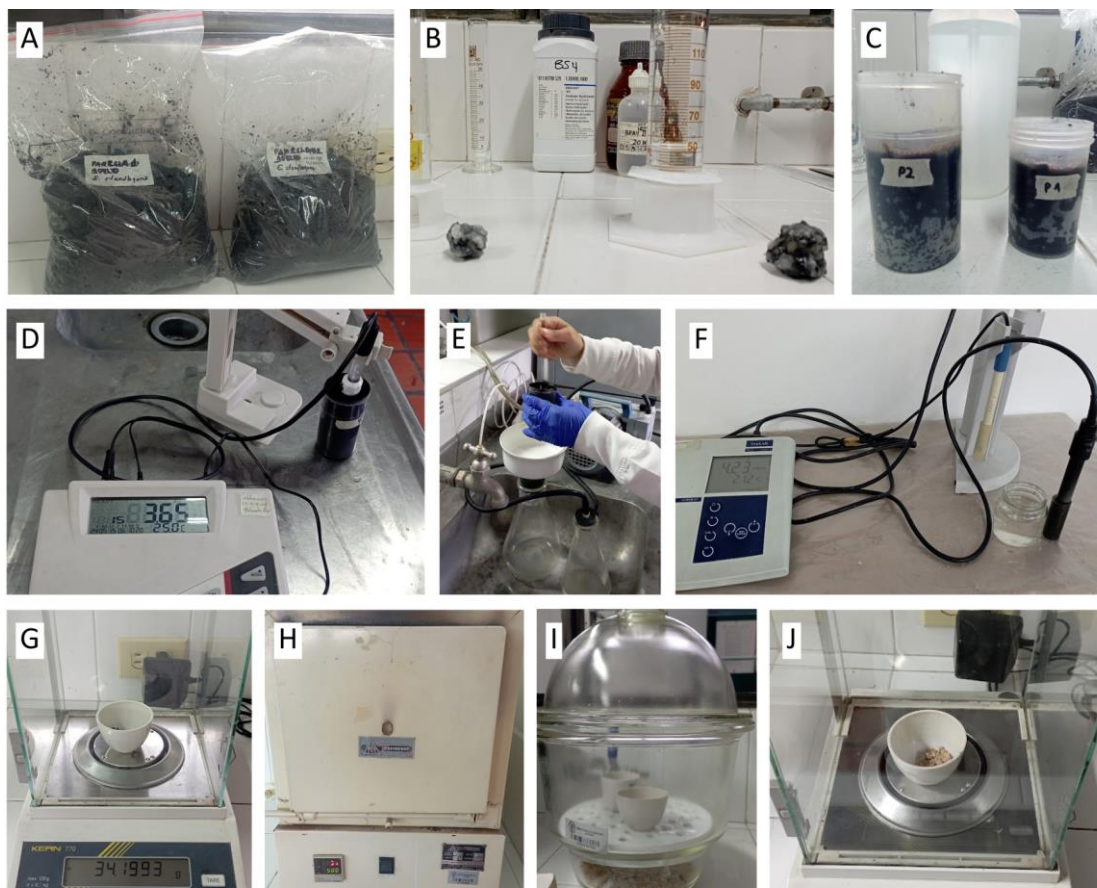
Solución extractante Bray II

El método Bray II utiliza como medio de extracción del fósforo una solución de fluoruro de amonio (NH_4F 0,03 N) en ácido clorhídrico diluido (HCl 0,1 N), diseñada específicamente para disolver fosfatos presentes en el suelo, facilitando así la extracción del fósforo disponible para su análisis.

Apéndice B. Tratamiento de las muestras de suelo en el laboratorio

Figura B 1

Pruebas fisicoquímicas del suelo



Nota. A. Muestras del suelo, B. Prueba de la parafina sólida, C y D. Medición del pH del suelo, E y F. Medición de la conductividad eléctrica, G. Obtención de la humedad del suelo. H-J. Obtención de la materia orgánica del suelo.

Apéndice C. Claves taxonómicas empleadas para la identificación de esporas de HMA

Tabla C 1

Clave para la identificación de familias de hongos micorrízicos arbusculares (Sánchez de Prager, 2010).

Clave taxonómica para familias de HMA		
1	Sin presencia de hifa de conexión, a cambio hay presencia de sáculo o remanentes (Acaulosporaceae, Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Entrophosporaceae).	2
1	Presencia de hifa de conexión (Glomeraceae, Pacisporaceae, Diversisporaceae, Gigasporaceae, Paraglomeraceae, Ambisporaceae).	7
2	Presencia de tallo (Acaulospora, Ambisporaceae, Entrophosporaceae).	3
2	Ausencia de tallo (Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Entrophosporaceae).	5
3	2 paredes, con 3-4 capas cada una.	Entrophosporaceae
3	3 paredes (Acaulosporaceae, Ambisporaceae)	4
4	La pared interna con Perlas, capa más interna tiñe con el reactivo de Melzer.	Acaulosporaceae
4	Paredes flexibles, la pared interna sin Perlas.	Ambisporaceae
5	3 paredes, internas flexibles, pared interna sin perlas.	Ambisporaceae
5	2 paredes (Archaeosporaceae, Entrophosporaceae)	6
6	Dos cicatrices opuestas, similares a anillos ligeramente levantados, sáculo lateral o terminal y muy cercano a la espora.	Entrophosporaceae
6	Sin cicatrices, sáculo cercano o alejado de la espora.	Archaeosporaceae
7	Esporas solitarias (Glomeraceae, Pacisporaceae, Diversisporaceae, Gigasporaceae, Paraglomeraceae, Ambisporaceae).	8
7	Esporas agregadas.	Glomeraceae
8	Esporas adultas >200 µm e hifa de conexión en forma de Bulbo. Presencia de células auxiliares en el micelio externo. No forman vesículas al interior de las raíces.	Gigasporaceae
8	Ausencia de alguna de las anteriores (Glomeraceae, Pacisporaceae, Diversisporaceae, Paraglomeraceae, Ambisporaceae).	9
9	2 paredes, cada una de tres capas.	Pacisporaceae
9	1 pared de varias capas (Glomeraceae, Diversisporaceae, Paraglomeraceae).	10
9	Tres paredes gruesas, un poco flexibles.	Ambisporaceae
10	Hifa de conexión es insertada en forma de bate o perpendicular a la espora.	Diversisporaceae
10	Inserción hifal de otros tipos (Glomeraceae, Paraglomeraceae).	11

11	Esporas hialinas a colores muy claros, tamaño muy reducido, tiñen ligeramente con el reactivo de Melzer.	Paraglomeraceae
11	Colores de claros a oscuros, pueden teñir con el reactivo de Melzer y cuando lo hacen su efecto es fuerte. Usualmente dos capas, la interna cierra la hifa en forma de V invertida.	Glomeraceae

Tabla C 2

Clave de familias con un único género (Sánchez de Prager, 2010).

Familia	Género	Descripción
Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i>	En el suelo o la raíz. Esporas globosas a subglobosas y coloreadas. Esporas entre 95-220 µm de diámetro. <i>E. baltica</i> , <i>E. infrequens</i> .
Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>	Formación acaulosporoide o glomoide. Tres paredes gruesas sin perlas en la pared interna. Paredes un poco flexibles como una bomba de aire. Esporas entre 150-250 µm de diámetro. <i>A. appendiculata</i> , <i>A. callosa</i> , <i>A. fecundispora</i> , <i>A. fennica</i> , <i>A. gerdemanii</i> , <i>A. jimgerdemanii</i> .
Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>	1 pared con varias capas. Externa se desprende, media laminada y la interna lisa u ornamentada. Todos son hialinos, pero tiñen ligeramente con el reactivo de Melzer. Pared externa medio ornamentada. Hifa de soporte en forma de colita de marrano. Germinan por la luz de la hifa de soporte. No producen vesículas. Esporas entre 50-130 µm de diámetro. <i>P. brasilianum</i> , <i>P. laccatum</i> , <i>P. occultum</i> .
Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>	2 paredes, una interna y una externa, cada una con tres capas. La superficie es lisa u ornamentada con largos o cortos procesos. Germinación de pared y no por conexión. Conexión hifal como en <i>Glomus</i> pero con dos paredes. Esporas entre 70-170 µm de diámetro. <i>P. scintillans</i> , <i>P. boliviana</i> , <i>P. franciscana</i> , <i>P. robiginia</i> , <i>P. chimonobambusae</i> , <i>P. coralloidea</i> .

Tabla C 3

Clave para la identificación de los géneros de la familia Gigasporaceae (Sánchez de Prager, 2010).

Característica	Fam. / Género	Especies
1 Sin escudo, pared de una capa. Esporas entre 250 – 405 µm de diámetro.	Gigasporaceae / <i>Gigaspora</i>	<i>G. margarita</i> , <i>G. gigantea</i> .
1 Escudo moreno. Esporas entre 130-380 µm de diámetro.	Dentiscutataceae 2	
1 Escudo hialino. Esporas entre 130-380 µm de diámetro.	3	
2 Pared de tres capas. 2 GTI	Dentiscutataceae / <i>Fuscutata</i>	<i>F. cerradensis</i> .
2 Pared de cuatro capas. Más de 10 GTI	Dentiscutataceae / <i>Quatunica</i>	<i>Q. erythropha</i>
2 Pared de tres capas. Más de 10 GTI	Dentiscutataceae / <i>Dentiscutata</i>	<i>D. nigra</i> .
3 Pared de X capas. 1 GTI. Célula auxiliar sin espinas	Scutellosporaceae / <i>Scutellospora</i>	<i>S. dipurpurescens</i> .
3 4-10 GTI	Racocetraceae 4	
4 Pared de tres capas	Racocetraceae / <i>Cetraspora</i>	<i>C. spinosissima</i> . <i>C. pellucida</i> .
4 Pared de dos capas	Racocetraceae / <i>Racocetra</i>	<i>R. castanea</i> . <i>R. alborosea</i> .

Tabla C 4

Clave para la identificación de los géneros de la familia Archaeosporaceae (Sánchez de Prager, 2010).

Característica	Género	Descripción
Formación de la espora a una distancia relativamente grande del sáculo esporífero. Esporas entre 45-80 µm de diámetro.	<i>Intraspora</i>	Esporas globosas a subglobosas, usualmente piriformes. <i>I. schenkii</i> .
Formación de la espora a muy corta distancia del sáculo esporífero.	<i>Archaeospora</i>	Germinan a través de una estructura irregular. Sáculo esporífero con

Esporas entre 37.5-78.0 μm de diámetro.	desarrollo lateral de la espora similar a Acaulospora. <i>A. trappei</i> .
--	---

Apéndice D. Análisis estadísticos para el grado de colonización arrojadas por el software SPSS

Tabla D 1

Estadística descriptiva para los datos del grado de colonización micorrízica

Estadísticos descriptivos					
	Fase	Parcela	Media	Desv. Desviación	N
Total	Adulto	1	42,8710	4,98769	3
		2	45,1920	2,38823	3
		Total	44,0315	3,72134	6
	Juvenil	1	54,1623	2,81862	3
		2	48,6763	4,94153	3
		Total	51,4193	4,68766	6
	Plántula	1	57,8587	6,21346	3
		2	55,1637	2,29764	3
		Total	56,5112	4,44223	6
	Total	1	51,6307	7,97374	9
		2	49,6773	5,29697	9
		Total	50,6540	6,64334	18
Hifas	Adulto	1	41,3357	4,41613	3
		2	43,8523	1,51885	3
		Total	42,5940	3,25940	6
	Juvenil	1	51,7613	2,24441	3
		2	43,2700	5,55351	3
		Total	47,5157	5,99853	6
	Plántula	1	57,6127	5,79613	3
		2	47,1430	6,14843	3
		Total	52,3778	7,83859	6
	Total	1	50,2366	8,09431	9
		2	44,7551	4,58354	9
		Total	47,4958	6,97652	18
Vesículas	Adulto	1	15,0567	8,37917	3
		2	8,8460	7,12726	3
		Total	11,9513	7,74436	6
	Juvenil	1	16,7590	4,52238	3
		2	21,2670	11,55084	3
		Total	19,0130	8,22473	6
	Plántula	1	28,2793	22,86541	3
		2	25,0087	5,99520	3
		Total	26,6440	15,05712	6

Arbúsculos	Total	1	20,0317	13,86287	9
		2	18,3739	10,42735	9
		Total	19,2028	11,93028	18
	Adulto	1	1,2220	,00000	3
		2	1,2220	,00000	3
		Total	1,2220	,00000	6
	Juvenil	1	4,6603	5,95537	3
		2	7,4343	7,21105	3
		Total	6,0473	6,10694	6
	Plántula	1	7,9477	2,12338	3
		2	8,9313	13,35296	3
		Total	8,4395	8,56822	6
	Total	1	4,6100	4,29845	9
		2	5,8626	8,37309	9
		Total	5,2363	6,48865	18

Tabla D 2

Prueba de igualdad de Levene para los datos de colonización micorrízica

Prueba de igualdad de Levene de varianzas de error ^a					
		Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
Total	Se basa en la media	1,211	5	12	,362
	Se basa en la mediana	,388	5	12	,848
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	,388	5	7,934	,844
	Se basa en la media recortada	1,132	5	12	,395
Hifas	Se basa en la media	1,597	5	12	,234
	Se basa en la mediana	,430	5	12	,819
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	,430	5	8,383	,817
	Se basa en la media recortada	1,473	5	12	,269
Vesículas	Se basa en la media	2,585	5	12	,083
	Se basa en la mediana	,893	5	12	,516
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	,893	5	5,424	,544
	Se basa en la media recortada	2,430	5	12	,096
Arbúsculos	Se basa en la media	8,034	5	12	,002
	Se basa en la mediana	,690	5	12	,640
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	,690	5	3,385	,663
	Se basa en la media recortada	6,668	5	12	,003

Prueba la hipótesis nula de que la varianza de error de la variable dependiente es igual entre grupos.

a. Diseño : Intersección + Fase + Parcela + Fase * Parcela

Tabla D 3*Pruebas de comparativas multiple (MANOVA)*

Pruebas multivariante ^a									
Efecto		Valor	F	gl de hipótesis	gl de error	Sig.	Eta parcial al cuadrado	Parámetro de no centralidad	Potencia observada ^d
Intersección	Traza de Pillai	,996	534,208 ^b	4,000	9,000	<,001	,996	2136,832	1,000
	Lambda de Wilks	,004	534,208 ^b	4,000	9,000	<,001	,996	2136,832	1,000
	Traza de Hotelling	237,426	534,208 ^b	4,000	9,000	<,001	,996	2136,832	1,000
	Raíz mayor de Roy	237,426	534,208 ^b	4,000	9,000	<,001	,996	2136,832	1,000
Fase	Traza de Pillai	,838	1,803	8,000	20,000	,136	,419	14,423	,596
	Lambda de Wilks	,217	2,583 ^b	8,000	18,000	,045	,534	20,665	,764
	Traza de Hotelling	3,362	3,362	8,000	16,000	,019	,627	26,894	,862
	Raíz mayor de Roy	3,285	8,212 ^c	4,000	10,000	,003	,767	32,848	,966
Parcela	Traza de Pillai	,540	2,639 ^b	4,000	9,000	,104	,540	10,555	,501
	Lambda de Wilks	,460	2,639 ^b	4,000	9,000	,104	,540	10,555	,501
	Traza de Hotelling	1,173	2,639 ^b	4,000	9,000	,104	,540	10,555	,501
	Raíz mayor de Roy	1,173	2,639 ^b	4,000	9,000	,104	,540	10,555	,501
Fase * Parcela	Traza de Pillai	,703	1,354	8,000	20,000	,275	,351	10,832	,456
	Lambda de Wilks	,404	1,291 ^b	8,000	18,000	,308	,365	10,326	,421
	Traza de Hotelling	1,213	1,213	8,000	16,000	,352	,377	9,703	,379
	Raíz mayor de Roy	,929	2,323 ^c	4,000	10,000	,128	,482	9,291	,466

a. Diseño : Intersección + Fase + Parcela + Fase * Parcela

b. Estadístico exacto

c. El estadístico es un límite superior en F que genera un límite inferior en el nivel de significación.

d. Se ha calculado utilizando alpha = ,05

Tabla D 4*Análisis de varianza multivariado para los datos de colonización micorrízica*

Pruebas multivariante								
	Valor	F	gl de hipótesis	gl de error	Sig.	Eta parcial al cuadrado	Parámetro de no centralidad	Potencia observada ^c
Traza de Pillai	,838	1,803	8,000	20,000	,136	,419	14,423	,596
Lambda de Wilks	,217	2,583 ^a	8,000	18,000	,045	,534	20,665	,764
Traza de Hotelling	3,362	3,362	8,000	16,000	,019	,627	26,894	,862
Raíz mayor de Roy	3,285	8,212 ^b	4,000	10,000	,003	,767	32,848	,966

Cada F prueba el efecto multivariante de Fase. Estas pruebas se basan en las comparaciones por parejas linealmente independientes entre las medias marginales estimadas.

a. Estadístico exacto

b. El estadístico es un límite superior en F que genera un límite inferior en el nivel de significación.

c. Se ha calculado utilizando alpha = ,05

Tabla D 5*Prueba de comparativas múltiples-Tukey para los datos de colonización micorrízica*

Comparaciones múltiples							
HSD Tukey							
Variable dependiente	(I) Fase	(J) Fase	Diferencia de medias (I-J)	Desv. Error	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
						Límite inferior	Límite superior
Total	Adulto	Juvenil	-7,3878*	2,43619	,026	-13,8873	-,8884
		Plántula	-12,4797*	2,43619	<,001	-18,9791	-5,9802
	Juvenil	Adulto	7,3878*	2,43619	,026	,8884	13,8873
		Plántula	-5,0918	2,43619	,134	-11,5913	1,4076
	Plántula	Adulto	12,4797*	2,43619	<,001	5,9802	18,9791
		Juvenil	5,0918	2,43619	,134	-1,4076	11,5913
Hifas	Adulto	Juvenil	-4,9217	2,67796	,199	-12,0661	2,2228
		Plántula	-9,7838*	2,67796	,009	-16,9283	-2,6394
	Juvenil	Adulto	4,9217	2,67796	,199	-2,2228	12,0661
		Plántula	-4,8622	2,67796	,206	-12,0066	2,2823
	Plántula	Adulto	9,7838*	2,67796	,009	2,6394	16,9283
		Juvenil	4,8622	2,67796	,206	-2,2823	12,0066
Vesículas	Adulto	Juvenil	-7,0617	6,80544	,568	-25,2176	11,0943
		Plántula	-14,6927	6,80544	,119	-32,8486	3,4633
	Juvenil	Adulto	7,0617	6,80544	,568	-11,0943	25,2176
		Plántula	-7,6310	6,80544	,520	-25,7870	10,5250
	Plántula	Adulto	14,6927	6,80544	,119	-3,4633	32,8486
		Juvenil	7,6310	6,80544	,520	-10,5250	25,7870
Arbúsculos	Adulto	Juvenil	-4,8253	3,87496	,451	-15,1632	5,5125
		Plántula	-7,2175	3,87496	,192	-17,5554	3,1204
	Juvenil	Adulto	4,8253	3,87496	,451	-5,5125	15,1632
		Plántula	-2,3922	3,87496	,814	-12,7300	7,9457
	Plántula	Adulto	7,2175	3,87496	,192	-3,1204	17,5554
		Juvenil	2,3922	3,87496	,814	-7,9457	12,7300

Se basa en las medias observadas.

El término de error es la media cuadrática(Error) = 45,046.

*. La diferencia de medias es significativa en el nivel ,05.

Apéndice E. *Análisis estadísticos para los datos de concentración de esporas, arrojados por el software GraphPad Prism*

Tabla E 1

Resultado de la prueba de Shapiro-Wilk para los datos de número de esporas

Normalidad de los residuos			
Prueba de Shapiro-Wilk (W)	Estadísticas	P valor	Resumen del valor P
	0,9007	0,0591	ns

Tabla E 2

Tabla ANOVA para número de esporas por parcela

Tabla ANOVA	Suma de cuadrados	Gl	Cuadrado medio	Razón-F	P valor
Tratamiento (entre columnas)	12960,5	16	12960,5	2,69	0,1205
Residual (dentro de las columnas)	77074,4	17	4817,15		
Total	90034,9	1			

Tabla E 3

Tabla ANOVA para número de esporas por etapa de crecimiento

Tabla ANOVA	Suma de cuadrados	Gl	Cuadrado medio	F (DFn, DFd)	P valor
Tratamiento (entre columnas)	45141	2	22571	F (2, 15) = 7,541	0,0054
Residual (dentro de las columnas)	44894	15	2993		
Total	90035	17			

Tabla E 4

Pruebas de Múltiple Rangos para número de esporas por etapa de crecimiento

Prueba de comparaciones múltiples de Tukey	Diferencia de medias	IC del 95,00% de la diferencia	¿por debajo del umbral?	Resumen	P Valor
PLÁNTULA vs. JUVENIL	6,500	-75,54 a 88,54	No	ns	0,9770
PLÁNTULA vs. ADULTO	109,3	27,29 a 191,4	Sí	**	0,0092
JUVENIL vs. ADULTO	102,8	20,79 a 184,9	Sí	*	0,0139

Apéndice F. Análisis estadísticos para los índices de diversidad, arrojados por el software

GraphPad Prism

Tabla F 1

Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para índices de diversidad por etapa de crecimiento

	Q0	Q1	Q2
Estadístico	19,9174	67,0107	93,1375
Valor-P	<0,0001	<0,0001	<0,0001

Tabla F 2

Prueba de comparativas múltiples -Dunn's para el índice de diversidad q0 por etapa de crecimiento

Prueba de comparaciones múltiples de Dunn's	Diferencia de rangos medios	Significativa?	Resumen	Valor P
Plántula vs. Juvenil	16,41	No	ns	0,6659
Plántula vs. Adulto	74,17	Sí	****	<0,0001
Juvenil vs. Adulto	57,76	Sí	****	<0,0001

Tabla F 3

Prueba de comparativas multiples -Dunn's para el índice de diversidad q1 por etapa de crecimiento

Prueba de comparaciones múltiples de Dunn's	Diferencia de rangos medios	¿Significativa?	Resumen	Valor P
Plántula vs. Juvenil	-70,73	Sí	****	<0,0001
Plántula vs. Adulto	-100,8	Sí	****	<0,0001
Juvenil vs. Adulto	-30,10	No	ns	0,0751

Tabla F 4

Prueba de comparativas multiples -Dunn's para el índice de diversidad q2 por etapa de crecimiento

Prueba de comparaciones múltiples de Dunn's	Diferencia de rangos medios	¿Significativa?	Resumen	Valor P
Plántula vs. Juvenil	0,2125	No	ns	>0,9999
Plántula vs. Adulto	-73,15	Sí	****	<0,0001
Juvenil vs. Adulto	-73,36	Sí	****	<0,0001