UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS

FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES

INGENIERÍA FORESTAL

PRESENCIA DE ESPORAS DE HONGOS MICORRICÍCO ARBUSCULARES EN SUELOS DEL BOSQUE ALTO ANDINO, PARQUE NATURAL CHICAQUE

PAULA ALEJANDRA TIRADO ARDILA

FAVIO LOPEZ BOTIA

Director

Bogotá D.C.

Colombia

Mayo de 2017

PRESENCIA DE ESPORAS DE HONGOS MICORRICÍCO ARBUSCULARES EN SUELOS DEL BOSQUE ALTO ANDINO, PARQUE NATURAL CHICAQUE

PAULA ALEJANDRA TIRADO ARDILA

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito para optar al título Ingeniera Forestal

UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS

FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES

Bogotá D.C.

Colombia

Mayo de 2017

PRESENCIA DE ESPORAS DE HONGOS MICORRICÍCO ARBUSCULARES EN SUELOS DEL BOSQUE ALTO ANDINO, PARQUE NATURAL CHICAQUE

Paula Alejandra Tirado Ardila

APROBADO

_____

Favio Lopez Botia

Director

_____

Luis Fernando Ortiz

Jurado

AGRADECIMIENTOS

A mi director, Favio Lopez Botia, por la dedicación, comprensión y guía en el desarrollo de la investigación, por su tiempo y paciencia.

Al parque natural Chicaque por la colaboración en permitir realizar esta investigación en su área.

A la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, por el tiempo y apoyo en laboratorio.

A mi familia por su constante apoyo y comprensión para finalizar esta etapa.

Dedicatoria

A Dios por permitirme llegar a este punto.

A mi familia por su incondicional apoyo.

Tabla de Contenido

1. Introducción 1
2. Justificación 4
3. Objetivos 5
   3.1 Objetivo general 5
   3.2 Objetivos específicos 5
4. Marco conceptual 6
   4.1 Antecedentes de investigación 6
   4.2 Micorriza Arbuscular (HMA) 7
      4.2.1 Etapas de establecimiento de la simbiosis y morfología de los HMA 8
      4.2.2 Taxonomía de HMA. 8
      4.2.3 Estructuras básicas 9
   4.3 Tipos de Micorriza 14
      4.3.1 Ectomicorriza 14
      4.3.2 Ectendomicorrizas 15
      4.3.3 Endomicorriza 15
   4.4 Bosque Alto-andino 19
      4.4.1 Generalidades 19
      4.4.2 Suelos del bosque Alto-andino 20
      4.4.3 Materia orgánica 22
   4.5 pH 23
   4.6 El fosforo como elemento indispensable para las plantas 24
      4.6.1 Absorción y transporte de fosforo 24
      4.6.2 Reacciones de energía en la planta 25
      4.6.3 Aspectos químicos y formas minerales del fosforo del suelo en regiones tropicales 25
      4.6.4 Formas de fosforo en el suelo 25
      4.6.5 Flujos del fosforo en el suelo 26
   4.7 Descripción de la zona 28
      4.7.1 Orografía y Geomorfología 29
      4.7.2 Geología 29
      4.7.3 Distribución de los tipos de Suelo 30

4.7.4 Uso actual de la tierra 30
4.7.5 Vegetación 31
5. Metodología 32
5.1 Localización 32
5.2 Tipo, número y distribución de las muestras 32
5.3 Definición de variables 33
5.4 Aislamiento de Esporas 33
6. Resultados y Discusión 35
6.1 Características químicas del suelo 35
6.2 Aislamiento de esporas 36
7. Conclusiones 42
8. Recomendaciones 43
9. Bibliografía 44

1. Introducción

Los Andes Tropicales abarca la cordillera de los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y las zonas tropicales septentrionales de Argentina y Chile. Cubre 158.3 millones de hectáreas; es uno de los 35 *hotspots* de biodiversidad del planeta, que se definen como aquellas zonas regionales que tienen al menos 1.500 especies de plantas endémicas y que han perdido más del 70% de su hábitat natural, cubren solo el 2,3% de la superficie terrestre, pero contienen un número de especies desmesuradamente alto, muchas de las cuales están bajo amenaza de extinción (CEPF, 2015).

Los Andes Tropicales son incomparables por su riqueza de especies y endemismo. Contienen alrededor de la sexta parte de la vida vegetal del planeta, incluidas 30.000 especies de plantas vasculares, lo que lo convierte en el *hostpots* con mayor diversidad de plantas (CEPF, 2015).

Colombia es uno de los países con mayor expresión de biodiversidad; en flora cuenta con registros cercanos a 26.500 especies de plantas con flores, ubicándolo como el segundo país con mayor riqueza, después de Brasil. La diversidad y la riqueza de los bosques y otros tipos de vegetación como selvas, matorrales, pastizales y rosetales alcanza cerca de 1.200 tipos diferentes, que le dan características singulares como uno de los países con mayor variedad a nivel mundial (CEPF, 2015).

La región andina es la zona que presenta mayor concentración de la biodiversidad del país, con cerca de 11.500 especies de plantas con flores, 914 de musgos, 756 de hepáticas, 1.396 de líquenes y 1.050 de helechos como muestra de la concentración de la riqueza vegetal (Rangel-Ch, 2015).

Así mismo, la región andina se ha consolidado como centro de concentración de los asentamientos humanos debido a las condiciones favorables de la zona en cuanto a clima, aptitud del suelo, fauna y flora, según el DANE (2005) el 47% de la población se encuentra en dicha región, representando un 31% de la extensión

territorial del país; por esta razón, el bosque andino ha presentado alteraciones de modo que hoy existen pequeños remanentes de este tipo de ecosistema y es ahí donde se registran las mayores tasas de pérdida de diversidad biológica (Cantillo *et al.,* 2005).

Si bien, la constante transformación del ecosistema, la disminución de la biodiversidad y el impacto de labores cultuales han llevado al desconocimiento de simbiontes que son importantes en el establecimiento de las comunidades vegetales y con ello de ecosistemas complejos (Guerrero, 1996), el cambio indebido de la cobertura y la deforestación inicial lleva a la compactación de los suelos y disminuye la capacidad de infiltración, provocando un aumento muy marcado de la escorrentía superficial y con ello la erosión y la pérdida de microorganismos del suelo (Bonell, 2005).

Dentro de los microorganismos del suelo se encuentran los hongos micorricíco arbusculares, los cuales han sido poco estudiados en el país en cuanto a la determinación de su presencia y diversidad en diferentes ecosistemas, pero ¿por qué es importarte determinar la presencia de las micorrizas? y ¿por qué son importantes las micorrizas para minimizar el impacto de las prácticas culturales realizadas por los asentamientos humanos?, diversos estudios indican que, en un amplio rango de condiciones, el estímulo del crecimiento y actividad de las micorrizas ya presentes en el suelo mediante manejo ambiental puede ser suficiente para lograr un efecto importante sobre la nutrición de la planta; sin embargo, en suelos altamente erosionados o en la producción de plántulas para trasplante, la introducción de micorrizas mediante la inoculación pareciera ser una medida complementaria necesaria, lo cual minimiza el uso de agroquímicos y con ello potencializa la fertilización con agentes naturales (Munera & Meza, 2012).

Teniendo en cuenta lo anterior es necesario dar un paso a prácticas culturales sustentables como la agricultura orgánica en donde las micorrizas están siendo consideradas como una herramienta de gran potencial (Moreira, 2006). El alto costo de insumos agrícolas y con ello la creciente demanda de tecnologías menos agresivas para el ambiente han incidido en la búsqueda de un manejo ecológico de

las micorrizas como práctica que permita el desarrollo de sistemas agrícolas más eficientes (Cardona & Peña-Vanegas, 2008).

Por ende, se hace necesario adelantar trabajos de investigación que permitan relacionar las características de los suelos en los bosques andinos con la presencia de hongos micorricico arbusculares.

En ese sentido, el parque natural Chicaque presenta características de bosque alto andino, que en general ha sido poco estudiado, razón por la cual se adelantó el presente estudio, registrando la presencia de esporas de hongos micorrízico arbusculares mediante aislamiento y conteo asociados a las raíces de diferentes especies forestales y a su vez relacionándolo con las características químicas del suelo, como lo son pH y fósforo disponible.

2. Justificación

En Colombia los ecosistemas de páramo y bosque alto andino en las últimas décadas han presentado un mayor grado de intervención debido al aumento de diferentes actividades antrópicas como la minería, agricultura, ganadería y asentamientos humanos, los cuales han intensificado el deterioro de las características naturales de dichos ecosistemas.

En las zonas de alta montaña dónde las alteraciones producidas por el hombre se han interrumpido y no presentan daños irremediables, se observa el fenómeno de paramización (especies de páramo que están restringidas a elevaciones mayores, ocupan niveles altitudinales inferiores a los que corresponden) (Vargas, 2011), cambiando las características típicas del ecosistémica.

Teniendo en cuenta lo anterior, se hace necesario formular alternativas que minimicen los impactos en los bosques altoandinos se debe tener en cuenta el suelo y su microbiología asociada como base para el establecimiento, adaptación y desarrollo de las comunidades vegetales encontradas (Garcia, 2004). En países megadiversos, como es el caso de Colombia, la investigación de los recursos biológicos se ha concentrado en especies de fauna y flora, sin embargo, se ha desconocido otro componente de la biota como son los microorganismos del suelo, dentro de los cuales están bacterias, hongos micorrícicos y no micorrícicos (Vargas, 2011).

Las micorrizas arbusculares y vesículoarbusculares, muestran ser un factor determinante en el cilcaje de nutrientes y su adaptación a condiciones variantes de clima y suelos, reflejando un alto número de especies vegetales que realizan simbiosis con dichos hongos (Correa *et al*., 1990), por esta razón se busca determinar la presencia de dichos hongos, en bosque altoandino en el Parque Natural Chicaque para contribuir con al conocimiento de estos ecosistemas mediante el reconocimiento de esporas de hongos micorrícicos arbusculares.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Registrar la presencia de hongos micorrízico arbusculares en suelos del bosque Alto Andino del parque natural Chicaque.

3.2 Objetivos específicos

- Cuantificar mediante aislamiento y conteo el número de esporas de hongos micorrícicos arbusculares en suelos del bosque altoandino del parque natural Chicaque.
- Relacionar características de suelo pH y contenido de fosforo disponible con el número de esporas de hongos micorrícicos arbusculares.

4. Marco conceptual

4.1 Antecedentes de investigación

Los hongos micorrícicos presentan diferentes atributos, entre ellos facilitar el intercambio de nutrientes por la formación del simbionte, prevenir plagas, extender las raíces de las plantas, entre otras. A partir del siglo XIX, tras su descubrimiento se han llevado a cabo diferentes investigaciones, en seguida se mencionarán algunas de ellas que se relacionan con la presente investigación.

De La Torre (1993) realizó un trabajo pionero en la Amazonia Colombiana, en el departamento de Caquetá, en el que estudió la abundancia y la distribución de algunas poblaciones microbiológicas en estos suelos, reportando que 65% de la comunidad está representada por bacterias, 25%-30% por hongos y 2%-14% por actinomicetes. Igualmente se evaluó la ocurrencia de micorrizas, reportando una mayor colonización en especies vegetales de áreas no intervenidas, seguida de cultivos de coca y pasto.

Salazar (1996) llevó a cabo la identificación general de los principales microorganismos en suelos del área de Mitú (Vaupés), registrando a la población bacteriana como dominante en el área de estudio; evaluó la presencia de micorrizas bajo diferentes coberturas vegetales (bosque, chagra indígena y pastizales), evidenciando la mayor presencia de micorrizas en pastizales de *B. decumbens*.

Coba *et* al, (1995) encontraron que en los ecosistemas andinos se ha establecido la presencia de asociaciones micorrícias en una gran cantidad de especies, concentrándose en el reconocimiento de la asociación y su abundancia.

García & García (2004) determinaron la incidencia de las micorrizas arbusculares y vesículo-arbusculares, en la adaptación de especies vegetales de páramo y selva altoandina, evaluando tres estados de desarrollo en la planta en dos épocas climáticas en el parque nacional natural Chingaza, evidenciando la dinámica del hongo influenciada por las variaciones climáticas, especialmente en época seca.

López (2009) estudió la micorriza arbuscular de guaduales asociados con sistemas productivos, establecidos en las cuencas de los ríos La Vieja y Otún de la zona cafetera central, encontrando que el número de esporas entre las alturas de 1150-1300 y 1300-1750 msnm no presentan diferencias significativas en comparación con alturas superiores a los 1750 msnm, de igual forma encontró que el número de esporas relacionado con características de suelo de pH y contenido de fósforo contradice lo señalado por Brundrett (2004), el cual afirma que el mayor número de esporas se presenta cuando el pH se hace más ácido y el contenido de fósforo es menor.

4.2 Micorriza Arbuscular (HMA)

La microbiota realiza una serie de funciones fundamentales para mantener la productividad, diversidad y estructura en las diferentes comunidades vegetales (Van der Heijden *et al.,* 2008), ya que actúa como proveedor de nutrientes que son absorbidos por las plantas. Dentro de los organismos que habitan en el suelo se destacan por su función ecológica los hongos formadores de micorrizas, lo cuales pueden llegar a tener una alta incidencia en la estabilidad de ecosistemas (Martinez & Pugnaire, 2009).

Teniendo en cuenta lo anterior, la micorriza es una simbiosis mutualista que tiene como función aumentar la superficie de absorción de la raíz, por medio de un sistema de hifas extrarradicales (Castro, 2009), influencia la sucesión de comunidades de plantas (Janos, 1980), su competitividad (Allen & Allen, 1986). La planta puede absorber y asimilar mayor cantidad de agua, minerales como el fosforo y nitrógeno e iones poco móviles como los del ácido fosfórico, amoniaco, cobre y zinc, favoreciendo su balance hídrico y nutrición (Barrer, 2009).

La relación mutualista genera a su vez un beneficio para el hongo, suministrando por parte del macro simbionte compuestos orgánicos y un hábitat protegido. Esto significa que la simbiosis tiene un costo energético para la planta en términos de

producto fotosintético, el cual está compensado por las ventajas que conlleva la asociación (Blaszkowski, 2007).

Se ha considerado el impacto que la micorriza arbuscular tiene en la conservación del suelo a través del mantenimiento de sus agregados, las micorrizas son compuestos importantes en el establecimiento, nutrición y desarrollo de las plantas (Azcón-Aguilar & Barea, 1992).

4.2.1 Etapas de establecimiento de la simbiosis y morfología de los HMA

Las micorrizas se reconocen como simbiosis compatibles entre las raíces de las plantas y algunos hongos del suelo. La condición micorrícica es el estado dominante en las plantas en su hábitat natural; se han encontrado desde los polos hasta las selvas tropicales y desiertos, alrededor del 0% de las plantas terrestres presentan la simbiosis.

Se puede caracterizar como simbiosis mutualista formada entre los órganos de absorción sanos: raíces, rizomas, talos, de la mayoría de las plantas nativas y cultivadas, terrestres, epifitas y algunas acuáticas. En la micorriza ocurre una integración estructural y metabólica entre ambos simbiontes que se manifiesta en la nutrición, sanidad, productividad y adaptabilidad de las plantas a las condiciones ambientales (Sánchez de P. *et.al.,* 2007, Sánchez de P., 1999; Sieverding, 1991).

4.2.2 Taxonomía de HMA.

La identificación de los HMA se ha basado en características morfológicas de las esporas. Las familias y los géneros se han diferenciado por sus conexiones hifales, el modo de formación de la espora, la formación, la formación de sáculos esporíferos y su ubicación, las paredes de la espora con sus capas, la ornamentación que presentan, la presencia o ausencia de escudos, vesículas, células auxiliares, el grosor de las hifas y la forma de colonización que presentan, entre otros.

Inicialmente, los HMA se clasifican como Zygomycetos por un periodo largo, dentro del orden Glomales, en tres familias: Glomaceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae y seis generos: *Glomus, Sclerocystis, Acaulospora, Entrosphospora, Gigaspora* y *Scutellospora.*

Con base en el patrón de colonización que se observa en las plantas simbióticas, las micorrizas se han agrupado en dos grupos más estudiados y extensos, los cuales corresponden a ectomicorriza y endomicorriza, existe un tipo intermedio llamado ectendomicorriza, al cual, algunos autores no se refieren. En 1992, Simon *et al.,* iniciaron reconocimiento de la filogenia de los HMA, por medio del uso de técnicas moleculares, actualmente los HMA ha sido reclasificados con base en la unidad pequeña de ARNr 18S y se han agrupado en un phylum nuevo: Glomeromycota, más cercano filogenéticamente a Basidiomycetos y Ascomycetos que a Zygomycetos. Este phylum posee una sola clase Glomeromycetos y cuatro órdenes: Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales y Archaesporales (Schubler *et al*., 2001; García, 2006).

4.2.3 Estructuras básicas

Para la identificación de los HMA, se deben reconocer algunas estructuras morfológicas y características de desarrollo de las esporas, así como sus variaciones.

Hifa de conexión o soporte

Es la hifa de la cual se origina la espora en muchas especies de HMA, esta le da soporte a la espora y en muchos casos sirve como ruta de germinación. Existen varios tipos, sin bulbo, en bulbo, en bate, colita de marrano, pico de pájaro. Sin esta hifa de soporte no es posible identificar muchos de los HMA.

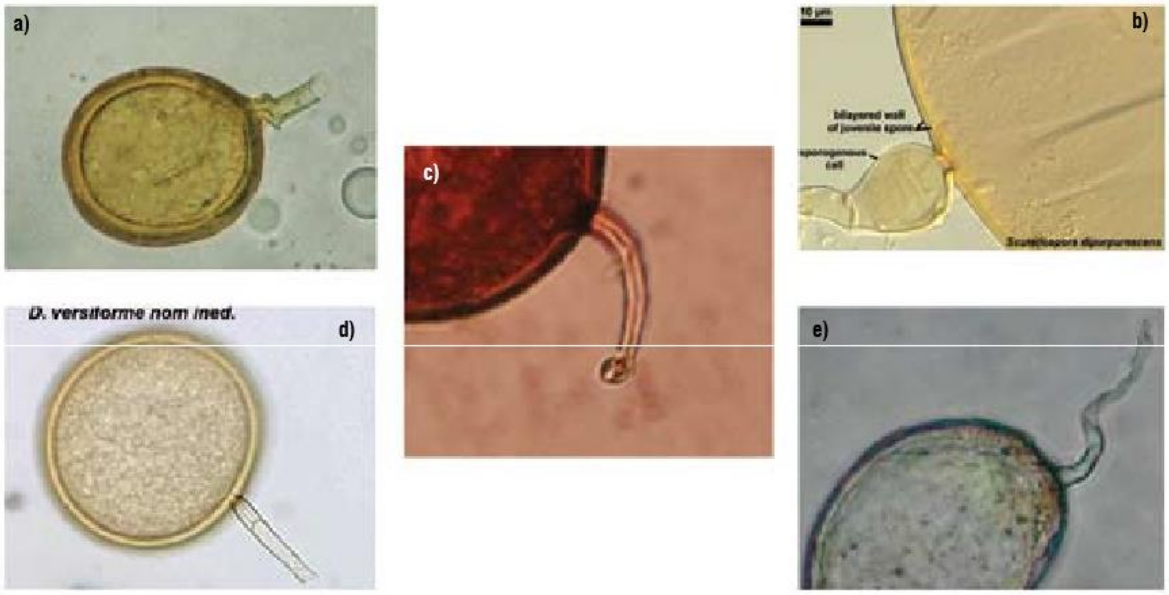


Figura 1. Formas adoptadas por las hifas de soporte de las esporas de HMA. a) sin bulbo, b) con bulbo, c) en pico de pájaro, d) en bate, e) colita de marrano. Fuente: a),c),e) Posada, R; b)d), Sieverding y Oehl. 2010. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular.

Sáculo esporífero

Muchas veces la espora no se produce al final de una hifa, sino con anterioridad a la formación de un ensanchamiento de la hifa, este ensanchamiento tiene forma de saco y se le denomina sáculo esporífero.

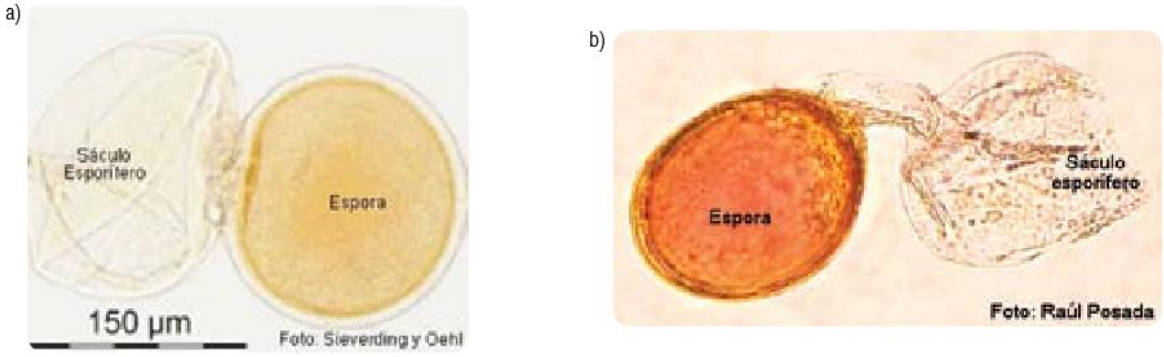


Figura 2. Sáculo esporífero característico de los géneros a) *Acaulospora* y b) *Kuklospora*. Fuente: a) Sieverding y Oehl; b) Posada, R. 2010. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular.

Formación acaulosporoide o glomoide

Se refiere al proceso de formación de la espora, si se realiza por hifa de conexión (típica en *Glomus*) o por formación de sáculo esporífero (típico de *Acaulospora*).

Pared y capa

La pared es una estructura integral que envuelve y da forma a la espora, cuando la espora está madura se puede diferenciar que cada una tiene una o más capas que la conforman, a partir de estas se realizan los murogramas como ayuda para la identificación.

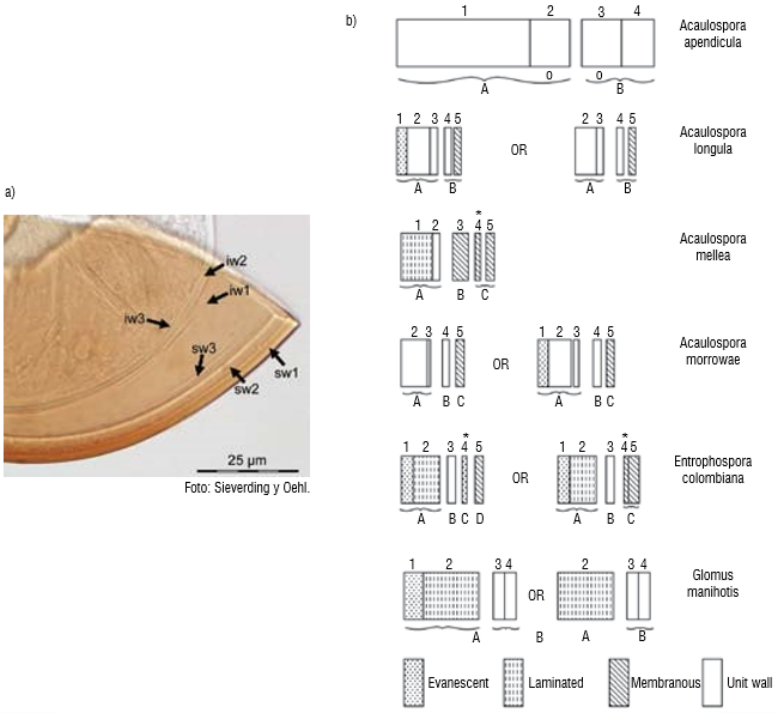


Figura 3. a) Microfotografía que ilustra las capas que conforman la pared de una espora de HMA y b) murogramas construidos por Schenck y Pérez (1988), con base en la ruptura y observación microscópica de paredes de algunas especies pertenecientes a diferentes géneros. Fuente: Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular. 2010.

Tallo

Algunas especies de *Entrophospora* y afines con presencia de sáculo, poseen en su pared externa varias capas, las capas más externas son continuas con el sáculo y se desprenden con éste, las capas más internas son más permanentes y sobre estas se desarrollan dos estructuras opuestas en forma de tallos, las cuales, una se une al sáculo esporífero y la otra al cuello del sáculo.

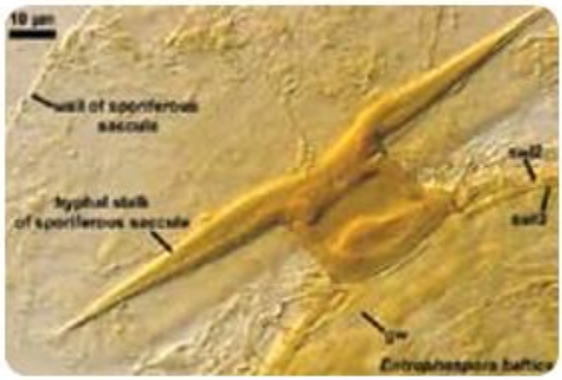


Figura 4. Presencia de tallo en algunas especies de *Entrophospora*. Fuente: Blaszkowski, J. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular. 2010.

Escudo de germinación

Es una estructura en forma de placa, delgada, uniforme, halina o coloreada, con lóbulos más o menos curvados y márgenes con incisiones.

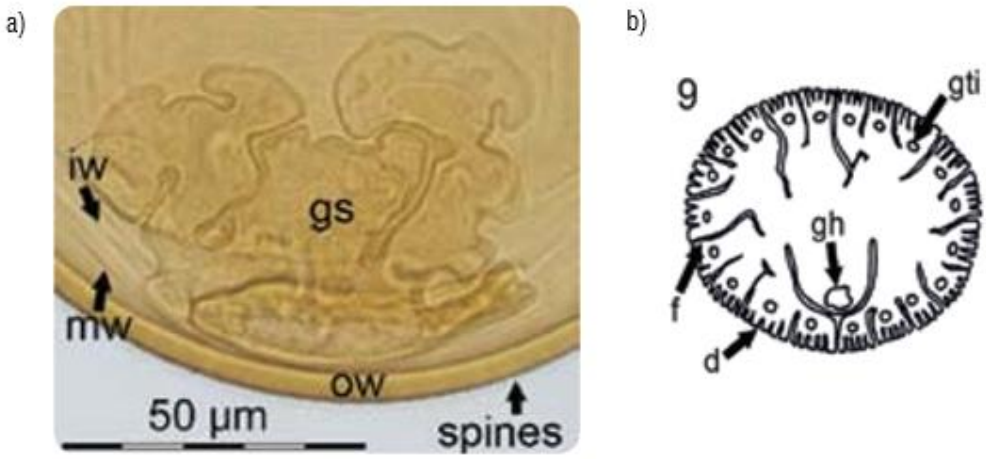


Figura 5. Escudo de germinación de especies dentro del grupo *Gigaspora*, especialmente del genero *Scutellospora.* a) foto del escudo y b) esquema con las partes del escudo, IW: Pared interna, MW: Pared media, OW: Pared externa, gs: escudo de germinación y gh: orificio germinación. Fuente: Sieverding y Oehl. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular. 2010.

Células auxiliares

El micelo de algunos HMA, se modifica para dar origen a las células ornamentadas que se presentan comúnmente en racimo. No se conocen la función que cumplen, pero si hay células auxiliares no hay formación de vesículas y es una característica distintiva dentro del grupo *Gigaspora*. Las células auxiliares del genero *Gigaspora* normalmente son papiladas, recuerdan una cabeza de mazo con prolongaciones espinosas y en *Scutellospora* normalmente las prolongaciones son redondeadas sin espinas.

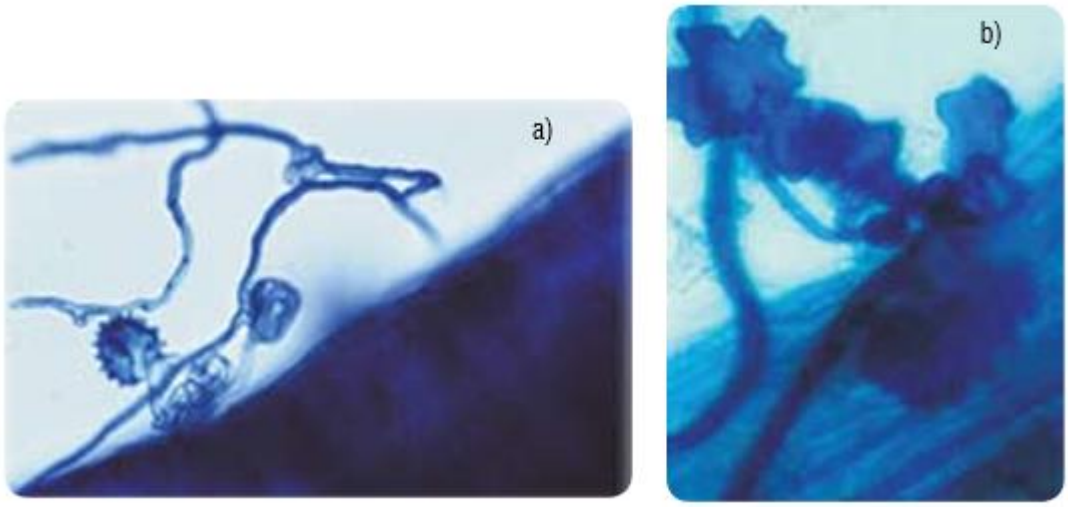


Figura 6. Células auxiliares en los géneros a) *Gigaspora* b) *Scutellospora.* Fuente: Gómez, L., Bolaños, Sánchez de P. Mondragón y Ceballos. 2005. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular. 2010.

Vesículas

También dentro del micelio de los HMA se presentan abultamientos (especie de *clamidosporas*) al interior de las hifas o en forma terminal. Estos abultamientos se denominan vesículas y pueden distribuirse al interior y/o entre las células de la corteza radical. Se ha establecido que son órganos de almacenamiento de los HMA que las forman. De allí se derivó el nombre de micorriza vesiculoarbuscular (MVA).

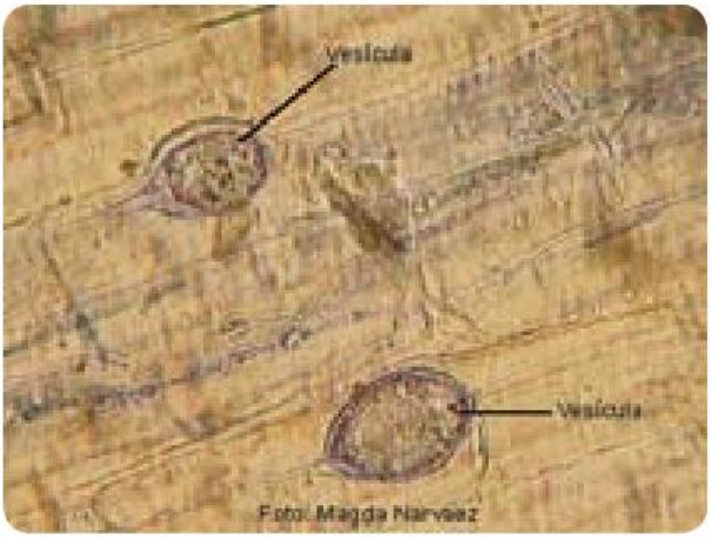


Figura 7. Presencia de vesículas intercelulares en raíz de maíz (*Zea mays* L). Fuente: Magda Narvaez. Metodologías básicas para el trabajo con Micorriza Arbuscular y Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular. 2010.

4.3 Tipos de Micorriza

Las micorrizas se han divido con base en su estructura, tipo de hongo y planta implicados: endomicorriza, ectomicorriza y ectendomicorrizas.

4.3.1 Ectomicorriza

En las ectomicorrizas, las hifas envuelven los segmentos de las raíces colonizadas y se entretejen alrededor de ellos formando una estructura denominada manto,

característica de esta simbiosis. A través de él se desprenden hifas que colonizan el medio y cordones hifales llamados rizomorfos, los cuales pueden generar los cuerpos fructíferos epígeos o hipógeos.

Las ectomicorrizas involucran a setas y otros hongos superiores, robles, algunas coníferas y otras especies forestales; entre más amplias es la diversidad de especies nativas para restablecer, más aparecerán asociaciones de este tipo (Smith & Read, 1997).

4.3.2 Ectendomicorrizas

Las ectendomicorrizas, generalmente presentan características de las ectomicorrizas, con la diferencia de que hay penetración intracelular. Ciertos autores las localizan como endomicorriza, otros, basándose en la cercanía filogenética de los hongos asociados con los Asco y Basidiomicotina, las ubican como ectomicorrizas. Las conforman algunos subgrupos de Pinaceae y Ericales como los géneros Arbutus y Monotropa (Práger, 1999).

4.3.3 Endomicorriza

Es el grupo más extendido, en el cual están involucradas las simbiosis que forman las orquídeas, otro tipo llamado ericoide que prolifera en suelos de turba, páramos con pocos contenidos de nitrógeno y fosforo, y la micorriza arbuscular (MA) que contempla más del 80% de las plantas micorrizadas en todos los biomas de la tierra, especialmente en el trópico.

Para que la simbiosis se establezca debe haber un reconocimiento y compatibilidad plantas, hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA), en procesos descritos por la presencia o ausencia de biomoléculas específicas. Los HMA presentan ciclos de vida caracterizados por esporas de origen asexual, micelio externo o extrarradical, micelio interno o intrarradical, formación de apresorios, arbúsculos, vesículas (presentes en algunos géneros) y células auxiliares (en algunos géneros),

estructuras que cumplen funciones específicas dentro de la simbiosis (Sánchez *et al*., 2010).

Entre las gimnospermas solo presentan endomicorrizas *Taxus baccata, Sequoia semprvirens, Sequoia gigantea* y *Ginko biloba* (Strasburger, 2004).

Las hifas de las endomicorrizas penetran las células del córtex de la raíz, sin romper el plasmalema o el tonoplasto. Forman unas estructuras desndroides llamadas arbúsculos o protuberancias llamadas vesículas, que quedan revestidas por la membrana plasmática. El hongo nunca penetra la endodermis, ni la estela, ni el meristema apical, ni la caliptra.



Figura 8. Arbúsculo de endomicorriza. Fuente: www.simbiotica.org/fungi.htm

Las hifas se extienden varios centímetros por fuera de la raíz, incrementando la cantidad de nutrientes absorbidos. El intercambio entre hongos y hospedante tiene lugar en los arbúsculos, que se llaman gránulos de fosfatos.

En las micorrizas arbusculares, denominadas también vesículo-arbusculaes, se encuentrn asociados hongos de la clase Zigomycetes, orden Glomales y la mayoría de las angiospermas y alginas gimnospermas (Blaszkowki, 1995).

Las micorrizas vesículo-arbusculares es la más usada en agricultura, está presente de forma natural en todos los suelos, pero es escasa en suelos erosionados y en sitios enmalezados; son importantes en los trópicos donde los suelos tienden a

retener los fosfatos. La compresión de las relaciones micorricícas puede ser la clave para disminuir la cantidad de fertilizantes, especialmente fosfatos, que deben aplicarse a los cultivos (Raven, 2003).

Los hongos son más frecuentes en suelos con microorganismos y están asociados con un 80% de las plantas de la tierra (Gianinazzi &Gianinazzi-Pearson, 1986). Desempeñan una función importante en la absorción del fósforo para la planta y pueden promover el desarrollo de la planta de otras maneras (Jasper *et al.,* 1989).

La composición de comunidades de HMA juega un papel importante en la estructura y diversidad de comunidades de plantas, así que modificar sus comunidades puede modificar a su vez las comunidades de plantas y con ello afectar el ecosistema en el proceso. Para comprender la importancia en cada proceso de variación y composición de poblaciones y comunidades de HMA se requiere saber su distribución y abundancia en las raíces de las plantas (Blaszkowski *et al.,* 1998).

El número de esporas producidas depende de la especie de hongo, la diversidad de plantas (Blaszkowski, 1993), la fertilidad del suelo y la aplicación de fertilizantes (Hayman, 1970), la fenología del huésped, entre otros factores.

La germinación de las esporas es independiente de la existencia de raíces hospederas o exudados radicales, estas estructuras contienen material genético y las capacidades biosintéticas para germinar e iniciar la formación de micelio en ausencia de la planta y de sustancias minerales y orgánicas (Prager, 1999).

En la germinación de las esporas juega un papel importante fenómenos como la fungistasis, que puede llevar a solo la mitad de las esporas presentes germinen, la acción de microorganismos edáficos que aceleran el ritmo de la germinación, como las bacterias helper, que ayudan a superar la inhibición en el suelo (Prager, 1999).

A continuación, se relacionan las diferencias existentes entre los tipos de micorriza, teniendo en cuenta las características generales, distribución geográfica, efecto benéfico para la planta hospedera, ecosistemas donde son predominantes, entre otras.

Tabla 3. Cuadro comparativo de los diferentes tipos de micorriza. Fuente: Adaptado de Prager, 1999.

Diferencias	Ectomicorriza	Ectendomicorriza	Endomicorriza
Características Morfo-anatómicas	Penetración apenas intercelular con Formación de manto, red de Hartig y rizomorfos. Modificaciones acentuadas en raíces colonizadas.	Penetración inter e intracelular con manto fino y red de Hartig. Modificaciones acentuadas en raíces.	Penetración inter e intracelular con formación de pequeñas vesículas, arbúsculos y esporas. Sin alteraciones morfológicas visibles microscópicamente.
Exploración del suelo	Manto, micelio y rizomorfos.	Manto y micelio.	Hifas y micelio.
Micosimbionte	Principalmente Basidiomicetos y Ascomicetos. Se estiman en 5000 las especies conocidas.	Basidiomicetos y Ascomicetos. Pocas especies conocidas.	Ascomicetos, hongos imperfectos y Zigomicetos (Endogonaceae = aproximadamente 140 especies)
Fitobionte (Planta hospedera)	La mayoría de gimnospermas y algunas angiospermas; 3% de fanerógamas.	Especies de géneros Pinus, Larix, Picea, Arbutus, Monotropa y Arctostaphylos.	Ericales, Orchideaceae y la mayoría de angiospermas, 97% de plantas vasculares forman micorrizas MA.
Especificidad	Presente en algunos grupos.	Muy elevada.	Apenas en ericoides y orquídeas.
Distribución geográfica	Ocurrencia natural generalizada en regiones templadas, exótica en los trópicos.	Predominante en regiones templadas y subtropicales.	Cosmopolita con mayor incidencia en los trópicos.
Principal efecto benéfico para la planta hospedera	Absorción de nutrientes: (N,P), tolerancia a estrés biótico (enfermedades), abióticos (agua y temperatura) y toxicidad por metales pesados.	Absorción de nutrientes (N,P), y transferencia de C y nutrientes del suelo para la planta vía hongo.	Absorción de varios nutrientes (N,P,Zn y Cu). Mayor productividad neta y tolerancia a diversas condiciones adversas.
Producción de antibióticos, enzimas y hormonas	Muy frecuente en grandes cantidades.	Evidencias apenas para producción de hormonas.	Plantas con MA acumulan hormonas y enzimas específicas que apenas se empiezan a conocer.

Intercambio de metabolitos	En red de Hartig y micelio intercelular.	En hifas intracelulares y red de Hartig.	En ovillos hifales, haustorios y arbúsculos.
Ecosistemas donde son predominantes	Bosques de coníferas y eucaliptos nativos de zonas templadas y establecidos en bosques gran potencial, se requieren inoculantes comerciales.	Ecosistemas forestales de clima templado, en vegetación rastrera, en suelos turbosos y en liter.	Ecosistemas naturales tropicales, en agroecosistemas no dominados por coníferas.
Aplicaciones biotecnológicas	Inoculante vegetativo en el mercado exterior.	Poco conocido, apenas comienza a hacerse evidente.	Gran potencial, se requieren inoculantes comerciales.

4.4 Bosque Alto-andino

4.4.1 Generalidades

Los bosques alto-andinos o también llamados bosques de niebla en Sudamérica se encuentran por encima de los 2000 msnm y por debajo de los 3500 msnm, bajo el límite del páramo (Fontúrbel, 2002; Foster, 2001, Hamilton *et al.,* 1995). Como efecto del rango altitudinal se observan diferentes condiciones ambientales, físicas y geográficas; lo cual lleva a un desarrollo de ecosistemas variados contribuyendo a una gran oferta de servicios ambientales, que van desde la regulación de caudales y rendimiento hídrico, hasta escenarios de belleza paisajística (Romero,2012).

En Colombia, el bosque alto-andino se encuentra ubicado entre los 2800 y 3200 msnm; compuesto por árboles de gran porte, con un dosel continúo y vegetación estratificada, distinguiéndose por una amplia diversidad de plantas como el raque (*Vallea stipularis*), encenillo (*Weinmmannia sp*), mortiño (*Miconia sp*), canelo (*Drimys sp*), romero (*Diplostephium sp*), aliso (*Alnus acuminata*) y siete cueros; predominan los musgos, helechos y líquenes; así como las orquídeas y las bromelias.

El bosque alto-andino se presenta como un ambiente húmedo, caracterizándose por presentar un manto de nubes en las cumbres de las montañas; este exceso de humedad permite que sobre las ramas de los arboles crezca una variedad amplia de epifitas como las orquídeas, los quiches, musgos y líquenes. Cumple funciones específicas como regulación hídrica que desciende de los páramos, acumulación y administración de nutrientes, dónde se resguardan y alimentan una amplia variedad de especies de fauna y flora (Romero, 2012).

Una de las problemáticas principales de éste bosque ha sido la apertura de la frontera agrícola, el pastoreo de ganado vacuno y ovino, lo cual con el transcurso del tiempo se ha producido un avance de la vegetación del páramo conocido como el proceso de paramización del bosque, lo que caracteriza la mayoría de paisajes por encima de los 3200 metros de altitud.

Las constanstes quemas para la generación de pasturas impiden la regeneración natural del bosque, la cual por sus condiciones limitantes de temperatura son lentas; diferentes autores han situado el límite de bosque-páramo alrededor de los 3200 msnm o en ocasiones menos. Pese a dichas problemáticas se conservan relictos de este ecosistema, desde los bosques paramunos de rodamonte y coloradito, pasando por la extensa franja de encenillal, hasta bosques andinos con especies de laureles y palmas de cera, configurándolo como un potencial biótico para la preservación de la biodiversidad y la extracción de herramientas de restauración de otros bosques alto-andinos (PNN,2011).

4.4.2 Suelos del bosque Alto-andino

Los suelos del bosque alto-andino, son generalmente derivados de cenizas volcánicas (Andisoles), caracterizados por un alto contenido de materia orgánica. La MO y la presencia de lluvia continua o niebla hacen que los suelos constantemente se encuentren húmedos (cercanos a la saturación) durante la mayor parte del año. Cuando el agua infiltra la superficie del suelo, los flujos principales según Tobón *et.al.,* & Cavelier (2009ª, 1991) son:

- Drenaje vertical o percolación profunda: la excesiva agua en el suelo sale de la zona de raíces y fluye verticalmente hasta encontrar el nivel freático. Éste flujo alimenta quebradas y ríos y estabiliza su caudal, incluso en periodos secos, cuando las reservas de agua disminuyen drásticamente.
- Drenaje horizontal o subsuperficial a través de la pendiente: en la alta montaña dicho proceso está condicionado por la superficialidad del estrato rocoso. Esta cantidad de agua sale rápidamente del ecosistema, bien sea durante los eventos de precipitación o después de estos.
- Absorción de agua por las raíces de la vegetación y su intercambio con la atmosfera a través de la evapotranspiración: en la mayoría de los bosques andinos, la evapotranspiración es inferior a la de otros, debido a la frecuencia de nubes bajas o niebla, la baja radiación, las bajas temperaturas y la alta humedad relativa.

Su alto contenido de materia orgánica, y en muchos casos, su origen volcánico, confieren a estos suelos unas propiedades físicas e hidráulicas especiales, como son baja densidad aparente, alta capacidad de infiltración, alta porosidad, alta capacidad de retención de humedad y alta conductividad hidráulica (Tobón et al., 2009a; Osorio & Bahamon, 2008; Díaz-Granados et al., 2005; Buytaert et al., 2004; Poulenard et al., 2003; Luteyn, 1992). Dichas propiedades hidrofisicas del suelo otorgan a estos ecosistemas una alta capacidad de regulación hídrica en la cuenca donde se encuentran (Tobón et al., 2009a).

Así mismo, los suelos presentan una gruesa capa de musgos y materia humificada que ejerce un efecto importante en la hidrología de estos ecosistemas, son capaces de almacenar grandes cantidades de agua, hasta seis veces su peso seco (Avendaño, 2007). La frecuencia de niebla y las bajas perdidas por evapotranspiración en los bosques alto-andinos son responsables de que los suelos mantengan su alta humedad permanente (Schawe et al., 2008; Tobón et al., 2008; Osorio y Bahamon, 2008; Bach et al., 2003); lo anterior hace que el rendimiento hídrico de estos ecosistemas sea generalmente mayor que el de otros tipos de bosque.

La capacidad de almacenamiento de agua en estos suelos alcanza hasta el 80% de volumen de agua en capacidad de campo (Tobón et al., 2009a; Poulenard et al., 2001), lo cual, unido a la baja evapotranspiración de 300 a 450 mm anuales (Bruijnzeel y Proctor, 1995), genera un gran excedente de agua que alimentan los ríos que descienden por los valles (Poulenard et al., 2003; Poulenard et al., 2001; Medina & Mena Vásconez, 2001; Sarmiento, 2000; Hofstede, 1995; Luteyn, 1992).

Las investigaciones sobre los suelos de alta montaña se han centrado en los páramos, siendo poco frecuentes las comparaciones de las características fisicoquímicas y biológicas del bosque alto andino con áreas de páramo (Cerón & García, 2009).

La edofauna presenta particularidades, el índice de riqueza en los principales taxa edáficos es de 0,49 (Chamorro &Zuluaga; 1998). Rangel & Sturm (1994) estimaron que el bosque presenta un mayor número total de individuos y de grupo taxonómicos en comparación con el páramo. En cuanto a las propiedades químicas, se halló mayor contenido de C superficial en el bosque andino, presentandose a su vez como un sumidero neto de metano atmosférico (-33mg CH_4 m^2/h) (Rondón *et al.,* 2002).

4.4.3 Materia orgánica

La materia orgánica del suelo resulta dela acumulación de residuos vegetales y animales, que cuando está descompuesta recibe el nombre de humus. En estado coloidal tiene una capacidad de intercambio de cationes 200 m.e./100g, aproximadamente.

A parte de ser una fuente de nutrientes como nitrógeno, fósforo y azufre, la materia orgánica tiene influencia sobre algunas propiedades del suelo, como estructura, porosidad, retención de agua, retención de cationes intercámbiales, población de microorganismos y fijación del fósforo. La materia orgánica tiende a aumentar con la altura sobre el nivel del mar y la disminución de la temperatura como se muestra en la tabla 1.

Tabla 1. Contenido de materia orgánica según ubicación altitudinal. Fuente: IGAC, 1999.

Altura m.s.n.m	Temperatura ºC	Matéria Orgánica %
2600	12	18.9
1400	21	9.8
1000	24	4.2
500	26	3.0
50	28	2.4

4.5 pH

La relación entre la cantidad de iones hidrógeno y de iones hidróxidos se conoce como acidez relativa. Cuando una solución contiene más iones de hidrogeno que hidróxidos, es ácida; cuando predomina los iones hidróxido es básica o alcalina.

La acidez en el suelo depende de la presencia de hidrógeno y de aluminio en forma intercambiable. La acidez activa la constituye los iones hidrógeno en la solución del suelo, y la acidez potencial es la que está constituida por los iones hidrogeno y aluminio (IGAC, 1999).

El pH del suelo es una medida de la acidez activa y se define como el logaritmo del recíproco de la concentración de los iones hidrógeno. Un pH de 7 es neutro, valore más bajos indican acidez y valores más altos alcalinidad. Dentro de los rangos de pH se encentran:

Tabla 2. Rangos de pH en el suelo. Fuente: IGAC, 1999.

Clase	Valor
Extremadamente ácido	< 4.5
Muy fuertemente ácido	4.5 – 5.0
Fuertemente ácido	5.1 - 5.4
Medianamente ácido	5.6 – 6.0
Ligeramente ácido	6.1 – 6.5
Neutro	6.6 – 7.3

Suavemente alcalino	7.4 – 7.8
Moderadamente alcalino	7.9 – 8.4
Fuertemente alcalino	8.5 – 9.0
Muy fuertemente alcalino	> 9.0

4.6 El fosforo como elemento indispensable para las plantas

El fosforo (P) es uno de los nutrientes esenciales para el crecimiento de las plantas; sus funciones no pueden llevarse a cabo por ningún otro nutriente y se requiere un adecuado suplemento de P para que la planta se desarrolle y reproduzca de manera óptima. El P es un nutriente primario, por ésta razón es comúnmente deficiente en la producción agrícola y los cultivos lo requieren en cantidades relativamente grandes.

4.6.1 Absorción y transporte de fosforo

El P penetra en la planta por medio de las capas externas de las células de los pelos radiculares y de la punta de la raíz, la absorción también se produce a través de las micorrizas, que son hongos que crecen en asociación con las raíces de las plantas. El P es absorbido por la planta como ion orto fosfato primario ($H_2PO_4^-$), pero también es absorbido como ion fosfato secundario (HPO_4^-), la absorción de ésta última forma se incrementa a medida que se sube el pH (Munera & Meza, 2012).

Ya dentro de la raíz, el P puede quedarse almacenado en esta área o puede ser transportado a las partes superiores de la plata. A través de varias reacciones químicas el P se incorpora a compuestos orgánicos como ácidos nucleicos (ADN y ARN), fosfoproteínas, fosfolípidos, enzimas y compuestos fosfatos ricos en energía como la adenoina trifosfato (ATF). El P se mueve en la planta en forma de iones orto fosfato y como P incorporado en los compuestos orgánicos formados; de esta manera el P se mueve a otras partes de la planta donde estará disponible para más reacciones.

4.6.2 Reacciones de energía en la planta

El P tiene un papel vital en todos los procesos que requieren tranferencia de energía en la planta. Los fosfatos de alta energía, que son parte de la estructura química de la adenosina difosfato (ADF) y de la ATF, son a fuente de energía que empuja diversas reacciones químicas dentro de la planta. La transferencia de los fosfatos de alta energía ADF y ATF a otras moléculas (fosforilación), desencadena una gran cantidad de procesos esenciales para la planta.

4.6.3 Aspectos químicos y formas minerales del fosforo del suelo en regiones tropicales

Muchos suelos de las regiones tropicales, tienen un bajo nivel de fosforo aprovechable; los rendimientos de cultivos y plantaciones son bajos, a menos que se apliquen fertilizanes fosfatados, en con fin de aumentar el nivel de fosforo aprovechable en el suelo, es necesario adicional altas cantidades de fertilizantes fosfatados a los suelos rojos y a los derivados de cenizas volcánicas.

4.6.4 Formas de fosforo en el suelo

El fosforo del suelo se presenta como orto fosfatos derivados del ácido fosfórico, H_3PO_4, Ca y Al. Los compuestos formados pueden encontrarse en forma de sales en solución, sales cristalinas o sales absorbidas por los coloides del suelo; el ion fosfato, además, puede ser directamente absorbido por los coloides del suelo o puede formar en laces de gran estabilidad con los hidróxidos de FE, Al o Mn que forman parte de los coloides del suelo, estos últimos constituyen el fósforo fijado.

Las principales formas de fosfatos orgánicos son el fosfato de inositol y los ácidos nucleicos. Tanto el inositol como los ácidos nucleicos parecen tener origen principalmente microbiano; el nivel de fósforo orgánico en los suelos puede variar entre un 3 y 85% del fósforo total. (Munera & Meza, 2012).

4.6.5 Flujos del fosforo en el suelo

Las plantas absorben el fosforo en forma de $H_2PO_4^-$, ion que queda disponible al solubilizarse o romperse cualquiera de los compuestos fosfatados. Los equilibrios de reacción llevan a que la mayor parte del fosforo del suelo se encuentre en formas de baja o muy baja disponibilidad. Solo un porcentaje muy bajo (0,1 ppm – 0,3 ppm) se encuentran en solución, plenamente disponible para plantas y microorganismos.

Los equilibrios de reacciones entre las distintas formas de fosforo dependerán de los coloides y minerales presentes en el suelo, el pH, la actividad microbiológica, la presencia de enzimas y ácidos orgánicos y la intensidad de la demanda del nutriente. Mientras la composición y pH del suelo son características inalterables o muy difíciles de alterar. Los agentes de origen biológico son posibles de manejar y prácticamente todos ellos tienden a mantener el fosforo en sus estados de mayor disponibilidad; por lo tanto, los agentes biológicos son fundamentales para asegurar un mejor y mayor uso del fósforo del suelo (Munera & Meza, 2012).

Los principales mecanismos por medio de los cuales actúan estos agentes son los siguientes:

- **Presencia de una demanda permanente del elemento:** Dado que el fosforo en solución es repuesto a medida que se agota, una demanda activa y permanente induce a una oferta en permanente renovación; la intensidad del flujo hacia formas más disponibles en un momento determinado puede seguir siendo baja, siempre y cuando el consumo sea de forma permanente, las cantidades totales solubilizadas se elevan. Los mecanismos que permiten mantener una demanda permanente son todos aquellos que aseguran un crecimiento y una actividad radicular y microbiológica óptima.
- **Abundante presencia de ácidos orgánicos en el suelo:** Gran número de ácidos orgánicos tienen la capacidad de solubilizar fosfatos mediante complejación del calcio, aluminio y hierro, dejando así al ion fosfato en estado soluble. Los ácidos más activos en el suelo parecen ser el cítrico, axálico, glucónico, láctico, málico. Los ácidos húmicos y fúlvicos cumplen el mismo papel

que los anteriores. El ácido carbónico que se forma a partir del CO_2 proveniente de la respiración microbiana y radicular, aunque no es un ácido orgánico, también actúa en forma similar, especialmente en relación a los fosfatos de Calcio.

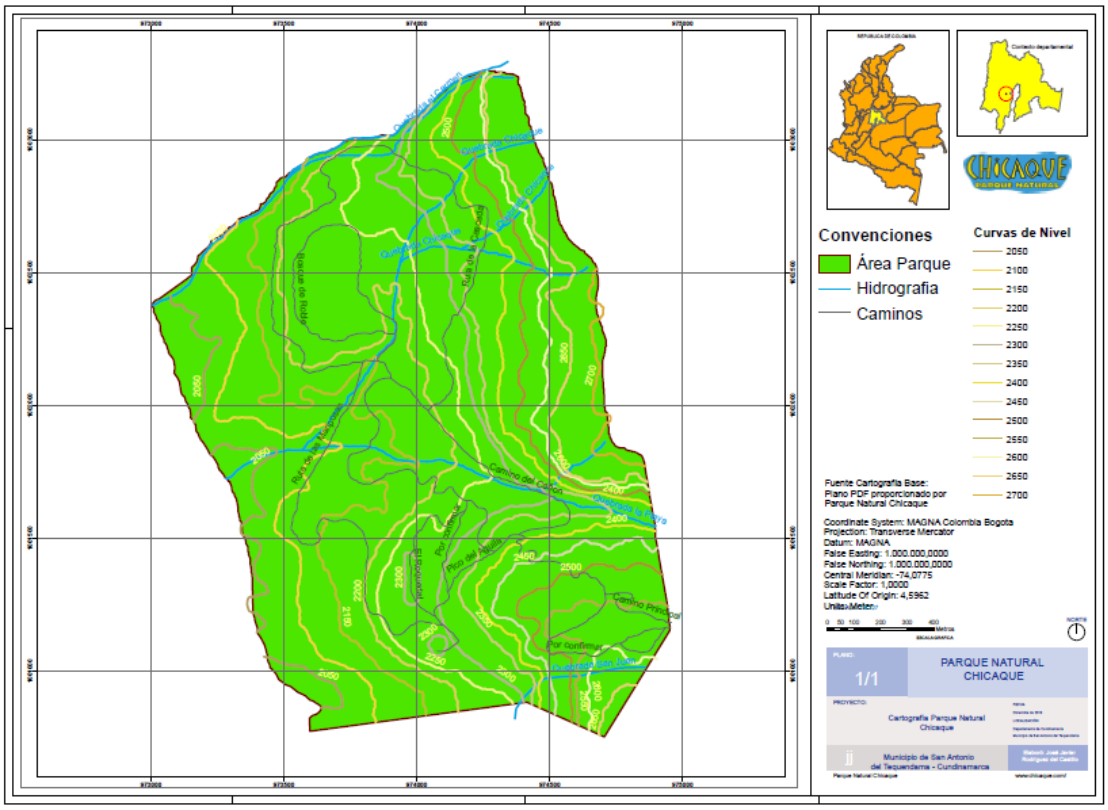
- **Fomentar la presencia de hongos micorrizas en el suelo:** los hongos micorrícicos son hongos pertenecientes a diversas especies que establecen una asociación sombiótica denominada micorriza, con la mayoría de especies vegetales por medio de sus raíces. Mientras las plantas entregan energía al hongo, éste entrega agua y nutrientes a la planta. Las micorrizas aumentan los niveles de abastecimiento de fósforo.

  Los mecanismos utilizados por los hongos micorrícicos para aumentar la absorción parecieran ser la producción de gran cantidad de micelios, lo que aumenta el volumen del suelo explorado y la superficie de absorción. De igual forma es importante la capacidad para acumular fósforo intracelular en forma activa, contra grandes gradientes de concentración. Esto permite a las micorrizas extraer fósforo de forma más eficiente, especialmente de soluciones de muy baja concentración. Un factor adicional de eficiencia de extracción es que las raíces con micorrizas se mantienen funcionales durante más tiempo (Silveira, 1992).

  Se ha detectado la presencia de hongos micorrizas en prácticamente todo tipo de suelos, pero su población y actividad dependerán de condiciones ambientales. La presencia de nutrientes solubles y agroquímicos, los extremos de humedad y los extremos de temperatura disminuyen su actividad y capacidad de crecimiento. La presencia de materia orgánica y la actividad biológica del suelo tienen efectos positivos, aunque determinadas especies de hongos, bacterias y nematodos pueden alimentarse de hongos micorrícicos (Cardoso y Lambais, 1992).

4.7 Descripción de la zona

La reserva Parque Natural Chicaque se encuentra ubicada en el municipio de San Antonio de Tequendama, Cundinamarca a 12 km de la ciudad de Bogotá, entre los 4º37´26,1”N y 74º18´54,4”W, cuenta con aproximadamente 300 ha de superficie entre los 2000-2710 m.s.n.m. La temperatura media oscila entre 12º-17,5ºC., el régimen de precipitaciones presenta un promedio de 1700 mm anual.



Mapa 1. Área del Parque Natural Chicaque, Diciembre 2013. Fuente: Parque Natural Chicaque

El Parque natural Chicaque, debido a su gradiente altitudinal (2.710 a 2.930 m.s.n.m), se ubica en una provincia climática Fría Húmeda, colindando en su cota inferior con un clima Medio Húmedo; por la posición topográfica que el área presenta, es común la permanencia de un cinturón de niebla, que puede aumentar el exceso de agua por medio de la precipitación horizontal, lo que modifica la provincia climática a un Frío Perhúmedo, habitual de los bosques de niebla montanos (Cavelier, 1991).

4.7.1 Orografía y Geomorfología

El nivel de base del parque se encuentra a 2.000 m.s.n.m, ubicado en el límite occidental, la máxima cota altitudinal se encuentra a 2.720 m.s.n.m, lo que indica que la amplitud del relieve es de 720 metros.

La geomorfología actual es el producto de la evolución morfotectonica, dando origen en el Terciario, destacando geoformas como un gran homoclinal con una cuesta ondulada de poca inclinación y un escarpe rocoso de más de 300 metros verticales, abajo del cual se encuentra un talud de derrubios con ondulaciones y una cresta erosional.

El subpaisaje formado siguió modificándose posteriormente en el Cuaternario, con una dinámica en la distribución altitudinal de la vegetación debido a las sucesivas glaciaciones e interglaciaciones (Van der Hammen, 1974).

4.7.2 Geología

Presenta dos formaciones geológicas dominantes: rocas cretáceas de la Formación Arenisca Dura del Grupo Guadalupe (Kgd) y Depósitos Cuaternarios (Qcl) (Ingeominas, 1975).

- **Grupo Guadalupe, Formación Arenisca Dura (Kgd):** se encuentra constituida por areniscas cuarzosas de grano fino a medio, color gris claro a blanco, estratificadas en bancos de 2 a 10 m de espesor con planos de estratificación normales, com pequeñas intercalaciones de lutitas y niveles silíceos, y alto grado de fructuramiento y erosión (Ingeominas, 1975).
- **Depósitos Cuaternarios (Qcl):** se ubica en la base del escarpe de la Formación Arenisca Dura y en el abanico coluvio-aluvial de la quebrada La Playa. Se resaltan los depósitos de solifluxión y caída vertical, construidos por grandes bloques de areniscas englobados en matriz arcillosa (Ingeominas, 1975).

4.7.3 Distribución de los tipos de Suelo

en la zona no se han realizado estudios detallados sobre la distribución de suelos y solo es posible obtener información a escala 1:100.000 (IGAC, 1985); a través de esta información se distinguen dos tipos de suelos:

- **Serie Monserrate -*Lithic Dystropept*- (Asociación Monserrate):** Los suelos de esta serie en encuentran en un relieve inclinado con pendientes de 40 a 80% y más. Su desarrollo se da sobre rocas cretáceas, areniscas muy duras y plaeners poco meteorizadas, alterando con capas arcillosas delgadas fácilmente meteorizables. Presenta superficies moderadamente profundas con texturas arenosas y arcillosas con piedras en el perfil de colores pardos. El pH es ácido con valores de 3,3 y 5,3. La capacidad catiónica de cambio es normal, el contenido de bases totales y saturación total poseen valores bajos (Parra, *et al.,* 1970).
- **Serie Trujillo -*Typic Eutropept*- (Asociación Trujillo):** los suelos de esta asociación se desarrollan en coladas de solifluxión, en altitudes de los 1.000 a los 2.000 m.s.n.m. El relieve es inclinado a fuertemente ondulado en la mayor parte del área. El material parental está constituido por una masa bajada por solifluxión, formada principalmente por Lutitas, Areniscas y Esquistos medianamente meteorizados. Se presentan suelo de apreciación textural pesada a mediana con una dominancia de texturas finas. Usualmente está bien drenados y son ligeramente básicos. La capacidad de intercambio catiónica es media, con valores que oscilan entre 25,7 y 31,5 (Parra, *et al.,* 1970).

4.7.4 Uso actual de la tierra

Desde 1990 el parque tiene un uso ecoturístico, los pastizales mantienen a varias cabezas de ganado bovino y equino en forma extensiva. En el pasado, para la década de los 70`, se aprovechó un sector del parque desde el punto de vista maderero.

4.7.5 Vegetación

En el parque se encuentra en la interfase entre la selva subandina superior (hasta los 2.400 m.s.n.m), según la clasificación de Cuatrecasas (1989), o entre el bosque húmedo subtropical (hasta los 2.100 m.s.n.m.) y el bosque húmedo montano bajo (a partir de los 2.100 m.s.n.m) según Espinal y Montenegro (1963).

En el parque se han encontrado 121 familias, 275 géneros y 630 especies (467 dicotiledóneas, 82 monocotiledóneas, 77 helechos y 9 gimnospermas) (Sánchez, *et al.,* 1991; Rivera y Córdoba 1998, Ramírez, 1999). Las familias más ricas en especies son Asteraceae (30 sp) y Orchidaceae (22 sp). Los géneros más ricos son *Ficus* (7 sp) y *Anthurium* (Diazgranados &Rmirez, 1998).

5. Metodología

El presente trabajo de investigación se realizó en tres etapas. La primera etapa de campo, en la que se recolectaron muestras de suelo y se tomaron variables edáficas; la segunda etapa, de laboratorio, dónde se procesaron las muestras recolectadas en campo y por último la etapa de análisis de resultados, donde se procesaron los datos encontrados.

5.1 Localización

La fase de campo se realizó en la Reserva Parque Natural Chicaque, el cual se localiza en jurisdicción del municipio de San Antonio del Tequendama, departamento de Cundinamarca, a 12 km de la ciudad de Bogotá, entre los 4º37´26,1”N y 74º18´54,4”W, cuenta con aproximadamente 300 ha de superficie entre los 2000 - 2710 m.s.n.m. La temperatura media oscila entre 12º - 17,5ºC., el régimen de precipitaciones presenta un promedio de 1700 mm anual.

5.2 Tipo, número y distribución de las muestras

Para las unidades de muestreo, se establecieron 100 parcelas cuadradas de (2x2m) al azar, al interior de ésta se tomaron tres submuestras de suelo en tres puntos aleatorios y se mezclaron para la obtención de una muestra integrada de aproximadamente 100 g, se recolectó el suelo entre 0 y 20 cm de profundidad, en zona de influencia de las raíces, garantizando así la toma de estas junto con el suelo a evaluar.

Las muestras se almacenaron por separado, en bolsas plástica de cierre hermético, rotulada para su transporte a laboratorio.

De igual forma se tomaron 4 muestras de 500 g de suelo para realizar análisis químico.

La distribución de las parcelas se realizó por medio de un muestreo estratificado al azar (Orozco *et al*., 2002; MacDicken,1997), a partir de cartografía base de la zona,

el área de estudio se dividió en cuadrantes del tamaño de las parcelas de muestreo, a los cuales se les designa un número para realizar la selección utilizando un generador de números aleatorios (Matteucci *et al*.,1982); para la ubicación de dichos puntos en campo se determinaron las coordenadas de los cuadrantes seleccionados por medio de un SIG para posteriormente ser ubicados en campo por medio de un GPS.

5.3 Definición de variables

Dentro de las variables que se definieron se encuentran número de esporas, pH, fosforo disponible. Los resultados se analizaron a través de un análisis de frecuencias a un nivel de confianza del 90%. El procesamiento y análisis de las muestras obtenidas en campo se adelantó en el laboratorio de Fisiología Vegetal adscrito al proyecto curricular de Ingeniería Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas y en el laboratorio de Aguas y Suelos de la Universidad Nacional de Colombia.

5.4 Aislamiento de Esporas

Para realizar la separación de las esporas en los suelos muestreados, se tomaron 20 gramos de suelo de cada muestra compuesta y se realizó la extracción mediante la técnica de tamizado húmedo y decantado, método propuesto por Gerdemann & Nicolson (1963) y centrifugado en gradiente de sacarosa (Walker *et al*., 1982).

La técnica de centrifugado en gradiente de sacarosa, es una variación realizada del tamizado en húmedo donde después de una serie de pasos, se adiciona solución de sacarosa en concentración del 50%, se centrifuga y el resultado liquido se enjuaga en tamiz de 45 µm, las esporas contenidas allí son recolectadas para llevar a cabo su conteo.

En el diagrama 1, se muestra el procedimiento para aislar las esporas de la mezcla de rizosfera-suelo. Este corresponde a una adaptación del procedimiento de Gerdemann & Nicolson, con variables prácticas realizadas por Gemma (1989).

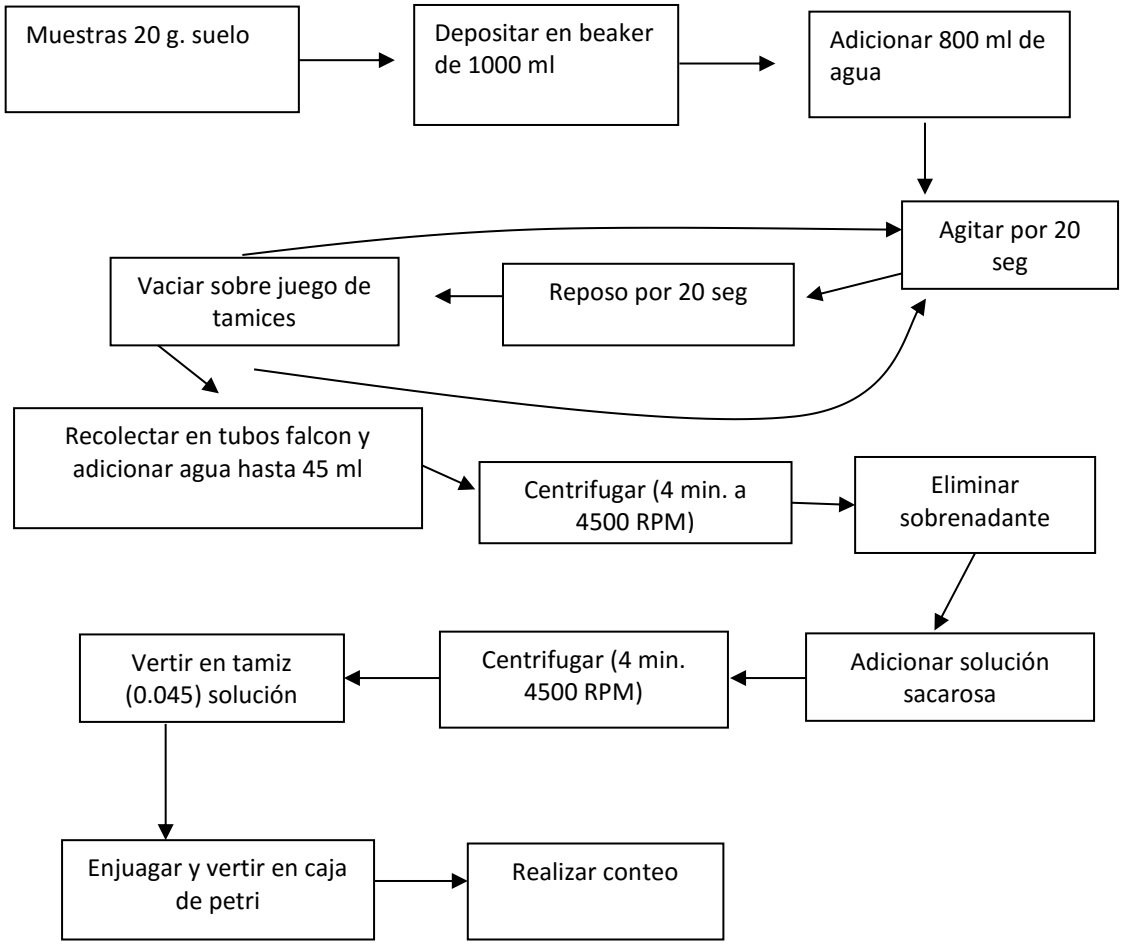


Diagrama 1. Procedimiento para aislar esporas.

6. Resultados y Discusión

6.1 Características químicas del suelo

En la tabla 3, se relacionan los valores obtenidos del análisis de pH y fósforo disponible hallado en 4 muestras de suelo, escogidas aleatoriamente entre el tamaño muestral.

Parcela	m.s.n.m	pH	Descripción	Fósforo ppm	Descripción	
a	2590	5,3	ácido. Óptimo 5,8 - 6,8	31,2	Medio	Óptimo 36 - 50 ppm
b	2320	6,2		60,8	Arriba del optimo	
c	2350	5,8		16,8	Bajo	
d	2310	5,6		89,4	Arriba del optimo	

Tabla 3. Tabla de resultado análisis de pH y fósforo disponible. Fuente: Laboratorio de aguas y suelo Universidad Nacional. Descripción de óptimos: University of Arkansas System division of agriculture.

En la tabla 3, se observa que el pH del suelo analizado es ácido, que según el System division of agricultura, se encuentra entre el valor óptimo que permite un desarrollo eficiente de la mayoría de especies vegetales.

En cuanto al fósforo disponible, se encuentran dos muestras por encima del valor óptimo (60,8 y 89,4 ppm) y otro en valor medio (31,2 ppm), indicando que dicho macronutriente se encuentra disponible en gran cantidad para las plantas.

El pH influye sobre la solubilidad del fósforo y sobre la disponibilidad de otros elementos hacia las raíces de las plantas en el suelo, como el hierro, manganeso, cobre, zinc (Safir & Duniway, 1991). Los altos niveles de fósforo en el suelo pueden deberse a otros factores como tipo de suelo, pH y niveles de nitrógeno.

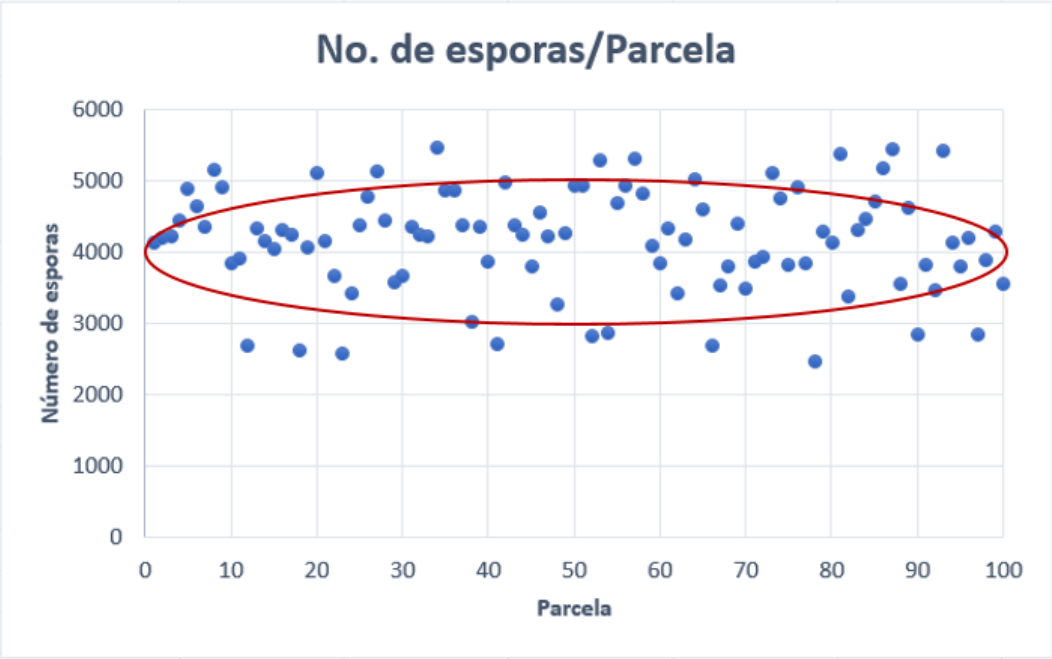
Las respuestas de los HMA al pH del suelo son variables según Clark *et al.,* (1999), centrándose respuestas de algunos HMA en pH ácidos como es el caso de las muestras analizadas que oscila entre 5,3 y 6,2, pH alcalino, así como respuestas positivas, negativas o neutras al encalamiento (Guzman-Plzola *et al.,* 1998). El efecto del pH puede estar relacionado con la disponibilidad de Pi (fósforo inorgánico), lo que puede afectar la función del HMA, sin embargo, se considera que los HMA pueden tolerar condiciones adversas de pH por modificación de la micorrizósfera durante el proceso de toma de nutrientes. Sylvia *et al.,* (1993), señala que los HMA se adaptan al pH del suelo de su origen y por ello se puede convertir en un factor limitante para el establecimiento de HMA.

Por otro lado, Safir & Duniway (1991), señalan que los altos y bajos niveles de fósforo, junto con la fertilización nitrogenada, disminuye el porcentaje de infección de las micorrizas, mientras que niveles moderados de P incrementa los niveles de nitrógeno y la infección por estos hongos.

6.2 Aislamiento de esporas

Los resultados encontrados en el recuento total de esporas de HMA, determina que se encuentran en promedio 42 esporas por gramo de suelo; presentando valores máximos en la unidad muestral de 5465 esporas/100gr de suelo, es decir 55 esporas por gramo y valores mínimos en la unidad muestral de 2470 esporas/100gr de suelo, equivalente a 25 esporas por gramo.

En la gráfica 1, se puede observar el comportamiento del número de esporas en cada unidad muestral, mostrando la presencia de datos atípicos en la concentración de la nube de puntos, dichos datos atípicos se pueden presentar por alteraciones propias del lugar, como variaciones climáticas, edáficas o intervenciones antrópicas que generen dicho comportamiento.



Grafica 1. Diagrama de dispersión del número de esporas cada unidad muestral.

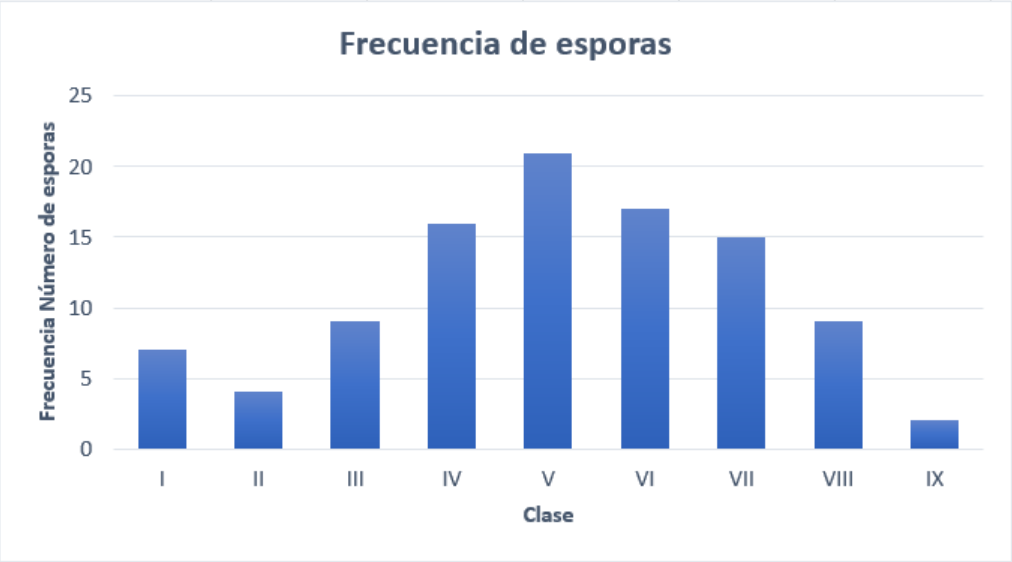
La gráfica muestra una tendencia neutra en el número de esporas, en un rango aproximado de 3000 - 5000 esporas por unidad muestral en el área del parque, teniendo lugares donde el número de esporas se encuentra por debajo de 3000, mostrando datos atípicos que pueden ser influenciados por condiciones bien sea bióticas como presencia de diferentes microorganismos que puede afectar al simbionte, ambientales como condiciones climáticas de precipitación y temperatura, o antrópicas específicas del lugar, como apertura de senderos, cambios de cobertura, entre otros.

Para tener un detalle más amplio del comportamiento del número de esporas, se realizó el análisis de frecuencia con 9 intervalos de clase y una amplitud de 370 cada uno, que se relacionan en la tabla 4.

Tabla 4. Número de clase, intervalos y porcentaje de datos del número de esporas.

CLASE	Límite inferior	Límite superior	F %
I	2470	2840	7
II	2840	3210	4
III	3210	3580	9
IV	3580	3950	16
V	3950	4320	21
VI	4320	4690	17
VII	4690	5060	15
VIII	5060	5430	9
IX	5430	5800	2
Total			**100**

En la gráfica 2, se puede observar la distribución normal de las variables continuas en 9 intervalos de clase.



Gráfica 2. Frecuencia del número de esporas.

La gráfica muestra que los intervalos con menor porcentaje de datos, se encuentran en clases II (4%) y IX (2%), presentando entre los mínimos limites 2840 - 3210 (esporas) y máximo 5430 - 5800 (esporas), las clases IV (16%), VI (17%) y VII (15%) presentan porcentajes similares en el número de datos en las diferentes cantidades de esporas 3580 - 3950, 4320 - 4690 y 4690 - 5060 respectivamente, mientras la clase V presenta el agrupamiento del 21% de los datos indicando que el mayor número de datos se encuentra en el rango de 3950 - 4320.

Al relacionar las características de pH y fósforo disponible con el número de esporas y al compararlas con el estudio realizado por López (2009) se obtuvieron los mismos resultados, contradiciendo lo señalado por Brundrett (2004), el cual indica que el mayor número de esporas se presenta cuando el pH se hace más ácido y el contenido de fósforo es menor.

López (2009), encontró que a medida que aumenta el gradiente altitudinal, aumenta el número de esporas y la concentración de fósforo disponible, encontrando a una altura de 1750 – 1850 m.s.n.m. 189 esporas (n/20 gr) y una concentración de 285,5 ppm P en suelos andisoles del eje cafetero, el parque Chicaque, ubicada entre los 2710 – 2930 m.s.n.m. se encontraron en promedio 812 esporas (n/100 gr) en concentraciones de fósforo de 89,4 ppm en suelos andisoles, indicando una correlación entre número de esporas, altura sobre nivel del mar y concentración de P disponible.

El estudio realizado por Bautista & Jiménez (2007) en la reserva forestal Cárpatos, indica la presencia total de 3971 esporas en cinco estados sucesionales del bosque altoandino de la zona, encontrando un promedio por aislamiento de 264 esporas, equivalente a 13 esporas por gramo de suelo fresco con pH de 4,1 y 4,9 que según la clasificación del IGAC (1999) se clasifica como muy fuertemente ácido; Posada *et al* (2007) registraron pH ácidos que oscilan entre 4,6 - 5,05 y P (ppm) bajo entre 7,2 - 22,5 y número de esporas entre 483-2395 (n/100 gr), con esto, se puede determinar que el número de esporas encontrados en suelos del bosque alto andino

del parque Chicaque es alto (2470-5465) en suelos con pH entre 5 y 6 catalogándose como fuertemente y medianamente ácidos, siento esto uno de los factores que influyen su esporulación.

Así mismo, la producción de esporas depende de la fenología y actividad fisiológica del hospedero, así como los contenidos de nutrientes en el suelo principalmente de P soluble; Brundrett (2004), propone que la esporulación puede presentarse como respuesta a la actividad de los HMA buscando así, garantizar una mayor producción de propágulos y aumento en el área de absorción de elementos minerales. El estrés del hongo aumenta la esporulación, pero el mayor número de esporas en el medio de crecimiento no significa que estas tengan la capacidad de germinar, incrementando el contenido de micelio y producción de una mayor micorrización.

Con respecto al P disponible cuantificado por el método Bray II, no indica la concentración de P en la solución del suelo, especialmente en suelos derivados de cenizas volcánicas como los andisoles, que adicionalmente presentan pH fuertemente y medianamente ácidos, adicional a esto, el Fe disponible y Al intercambiable son factores que indicen en la precipitación del elemento a formar no disponibles para la planta. Algunos autores han indicado que la capacidad de los hongos para adaptarse a condiciones edáficas contrastantes, por ejemplo, a pH ácidos Acaulospora sp., Sieverding, 1991), a altas concentraciones de P (Glomus sp., Sieverding, 1991).

En consecuencia, se puede decir que la presencia de hongos micorrícicos se ha detectado en prácticamente todo tipo de suelos, pero su población y actividad dependen de las condiciones ambientales dónde se desarrollan. Los nutrientes solubles, los extremos de humedad (en especial el exceso) y los extremos de temperatura, disminuyen su actividad y capacidad de crecimiento; sin embargo, la presencia de materia orgánica y la actividad biológica del suelo tienen efectos positivos en su desarrollo, García & García (2004), encontraron en el páramo El Granizo y en el PNN Chingaza (selva alto andina) rangos entre 476 - 1782 (n/100

gr) y 800 - 4963 (n/100 gr) respectivamente, asociando dichos resultado del ecosistema de páramo al exceso de humedad y del ecosistema de bosque alto andino a la presencia de materia orgánica y a la actividad de los microorganismos del suelo.

Finalmente, en el territorio colombiano se han descrito la presencia de siete especies de hongos micorrícicos, gracias a investigaciones realizadas por autores como Schenck *et al.,* (1984), los cuales describen seis especies, *Acaulospora appendicula, A. longula, A. mellea, A. morrowae, Glomus manihotis* y *Entrophospora colombiana.* En suelos con características de bosque altoandino Bautista y Jimenez (2007) encontraron la presencia de *Acaulospora bireticulata, Acaulospora colossica, Glomus heterosporum, Acaulospora alpina, Acaulospora spinosa, Acaulospora mellea, .Glomus microcarpum* que si bien no es objeto de esta investigación, vale la pena mencionar para que en una futura investigación se logre llegar a la identificación de las especies de HMA presentes en la reserva parque natural Chicaque y se tenga estas investigaciones como referente para comparar la presencia de dichas especies en diferentes condiciones del bosque alto andino.

7. Conclusiones

Los resultados obtenidos en este estudio, muestran la presencia HMA en los suelos muestreados a lo largo y ancho de la reserva parque natural Chicaque.

Las condiciones edáficas y climáticas del bosque altoandino de la reserva parque natural Chicaque afecta la presencia de los hongos micorrícico arbusculaes.

Se encuentra una alta cantidad de fósforo y de esporas de hongos micorrícicos, esto puede estar asociado a su vez a unas condiciones estables del ecosistema desde 1990, sin la presencia de alteraciones recientes.

Las condiciones de actividad biológica y presencia de materia orgánica en suelos del bosque alto andino favorecen la presencia, el desarrollo y la cantidad de hongos micorrícicos.

Las micorrizas se pueden potencializar para ayudar a las especies del bosque alto andino a contrarrestar el fenómeno de paramización por medio de la conservación de sus suelos y el manejo de las especies aprovechables.

8. Recomendaciones

Adelantar investigaciones que determinen las especies de hongos micorrícico arbusculares presentes en el área de estudio.

Evaluar la presencia y el efecto sobre los hongos micorrícicos, en las diferentes unidades vegetales del área de estudio.

Adelantar trabajos donde se lleve a cabo un análisis físico y químico de los suelos más amplio.

Adelantar investigaciones donde se estudie la presencia, identificación de los HMA asociado a especies vegetales representativas en el área de estudio.

9. Bibliografía

Allen E. B. y Allen M. F. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition. New Phytol. 1986. p. 104, 559-571.

Azcón - Aguilar, C. y Barea, J. M. Interactions Between micorryzal fungi and other rhizosphere microorganisms. En: Mycorrizal functioning (ed. M. F. Allen). Chapman and Hall, London, UK. 1992. Pp. 163-198

Blaszkowski, J; Adamska, I; Madej, T. Glomus lamellosum (Glomales, Zygomycota), an arbuscular mycorrhizal fungal species new for Poland and Europe. Mycotaxon. 2002. p. 81, 281-292. 1995

Blaszkowski, J et al. Acaulospora mellea and A. trappei, fungi new to the Mycota of Poland. Acta Mycol. 1999. p.34, 41-50.1998

Barrer, S. E. 2009. El uso de hongos micorrizicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. Facultad de Ciencias Agropecuarias, 7(1), 123-132 p.

Bonell, M. 2005. «Runoff generation in tropical forests». En: Bonell, M. y L.A. Bruijnzeel (Eds.), Forest-Water-People in the Humid Tropics: Past Present and Future Hydrological Research for Integrated Land and Water Management. Cambridge University Press. Cambridge.

Brundrett, M.C. y Kendrick, B. 2004. The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. Canadian Journal of Botany 66, 1153–1173

Buytaert, W., B. de Bièvre, G. Wyseure y J. Deckers. 2004. «The use of the linear reservoir concept to quantify the impact of land use changes on the hydrology of catchments in the Ecuadorian Andes». Hydrology and Earth System Sciences, 8: 108–114 p.

Castro, I. 2009. Análisis de la estructura y diversidad de las comunidades de hongos formadores de micorrizas asociados a plantas de interés ecológico en ambientes mediterráneos. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

Cantillo, E; Avella, A & Rodríguez, J. 2005. La vegetación leñosa de la Reserva Forestal Cárpatos, Bogotá. Centro de Investigaciones. Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

Cardona, G., Peña-Venegas, C. P. y Arcos, A. 2008. Ocurrencia de hongos formadores de micorriza arbuscular asociados a ají (Capsicum sp.) en la Amazonia colombiana. Agronomía Colombiana, 26(3), 459-470 p.

Cavelier, J. 1991. «El ciclo del agua en los bosques montanos». En: Uribe, C. (Ed.). Bosques de Niebla de Colombia. Banco de Occidente. Bogotá. Cap 4. 69-83 p.

Clark, CA.; Zeto, SK.; Zobel, RW. 1999a. Arbuscular mycorrhizal fungal isolate effectiveness on growth and root colonization of Panicum virgatum in acidic soil. Soil. Biol. Biochem. 31:1757-1763.

Cerrón, P. & García, H. 2009. Propiedades del suelo en bosque y pajonal; reserva natural Pueblo Viejo, Nariño, Colombia.

Chamorro, C. & Zuluaga, D. 1998. Comunidades bioedáficas de tres regiones naturales de Colombia. Suelos Ecuatoriales 28:269-272 p.

Correa, R. & Morales, M. *et al.,* 1990. Presencia de micorriza vesículo arbuscular (MVA) en un relicto de bosque andino, en la vereda “Alta Charco” departamento de Cundinamarca, Colombia. En: Resúmenes del V Congreso Latinoamericano de Botánica y I Simposio Latinoamericano de Micorrizas. Impreso Palacio de las comunicaciones. Cuba. 399 p.

Critical Ecosystem Partnership Fund. CEPF. 2015. Perfil del ecosistema. Hotspot de biodiversidad de Los Andes Tropicales. 11 p.

Cuatresas, J. 1989. Observaciones geobotánicas en Colombia. trab. Museo Nacional Ciencias Naturales. 144 p.

Díaz-Granados, M.A., Navarrete, J. D., y Suárez, T. 2005. «Páramos: hidrosistemas sensibles». En: Revista de Ingeniería 22. Facultad de Ingeniería Universidad de los Andes. 64-75 p.

Fondo de Alianzas para los Ecosistemas Críticos (CEPF), 2015. Hotspot de biodiversidad de los Andes tropicales. En línea. Disponible en: http://www.cepf.net/

Fontúrbel, F. 2002, en Tobón, C. 2009. Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4. Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, CONDESAN. Quito. Quito, mayo 2009

Föster, P. 2001. en Tobón, C. 2009. Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4. Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, CONDESAN. Quito. Quito, mayo 2009.

García, J., García. D., Correra, M. 2004. Incidencia de las micorrizas arbusculares y vesículo arbusculares como estrategia adaptativa de especies de páramo y selva alto andina, cordillera oriental de Colombia

García, RS. 2006. Efecto de las micorrizas arbusculares sobre la regulación de genes implicados en el metabolismo carbonado en plantas de tomate (Solanum esculentum). Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 246 p.

Gianinazzi, S & Gianinazzi - Pearson V. Dexheimer J. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. Ultrastructural location of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected by Glomus mosseae Nicol. & Gerd. New Phytol. 1979. p. 82, 127-132.

Guerrero, E. 1993. Evaluación de las micorrizas en ecosistemas andinos del Parque Nacional Natural Chingaza primera etapa: Páramo. Bogotá, Colombia. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Pontificia Universidad Javeriana.

Guzman-Plazola, RA.; Ferrera-Cerrato R.; Etchevers, JD. 1988. Leucaena leucocephala, a plant of high mycorrhizal dependence in acid soils. Leucaena Res. Rep. 9: 69-73.

Hayman, D.S. Endogone spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. Trans. Br. Mycol. Soc. 1970. p. 554, 53-63.

Hernández, A. 2002. Aspectos generales de las micorrizas arbusculares (MA). En línea. Disponible en: http://www.cdeea.com/micorriza.htm.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Estudio general de suelos y zonificación de tierras del Departamento de Cundinamarca. Tomo III. Bogotá, D.C. 1999.

Jasper, D.A; Abbott, L.K & Robson, A.D. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 112, 93-99. 1989.

López, F. 2009. Estudio de la micorriza arbuscular en *Guadua angustifolia* (Kunth) establecida a diferentes altitudes, en suelos de la zona cafetera colombiana. Pontificia Universidad Javeriana

Luteyn, J. L. 1992. «Páramos: why study them?» En: Balslev, H. y J.L. Luteyn (Eds.). Páramo: an Andean ecosystem under human influence. Academic Press. Londres

Martínez, L. B. y Pugnaire, F. I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. Ecosistemas, 18(2), 44-54 p.

Medina, G. y Mena Vásconez, P. 2001. «Los páramos en el Ecuador». En: Mena V., P. G. Medina y R. Hofstede (Eds.). Los páramos del Ecuador. Proyecto Páramo. Quito.

Moreira, F. M., Siqueira, J. O. y Brussard, L. 2006. Soil organism in tropical eecosystems: a key role for Brazil in the global quest for the conservation and the sustainable use of diversity. En Moreira, F. M., Siqueira, J. O. y Brussard, L. (Comps.), Soil diversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems. 1-13 p.

Munera, G. & Meza, D. 2012. El fosforo elemento indispensable para la vida vegetal. Universidad Tecnológica de Pereira. 4-11 p.

Osorio, A. y Bahamon, C. 2008. Dinámica de la humedad del suelo en bosques alto andinos en el páramo de guerrero, Cundinamarca-Colombia. Tesis, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. 63 p.

Parques Nacionales Naturales de Colombia. Servicios catálogo. El bosque alto-andino. En línea. Disponible en: http://www.parquesnacionales.gov.co

Poulenard J., P. Podwojewski, J.L. Jeanneau y J. Collinet. 2001. «Runoff and soil erosion under rainfall simulation of Andisols from the Ecuadorian paramo: effects of tillage and burning». Catena 45: 185–207 p.

Poulenard, J., P. Podwojewski y A. Herbillon. 2003. «Characteristics of nonallophanic Andisols with hydric properties from the Ecuadorian páramos». Geoderma 117: 267–281 p.

Peyronel, B. Fructification de l`endophyte àrbuscules et à vesículas des mycorhizes endotrophes. Bulletin de la Societie Mycologique. 39, 119 -126. 1923.

Programa regional para la gestion social de Ecosistemas Forestales Andinos ECOBONA. Los bosques andinos y el agua. Serie 04. Investigación y sistematización. En línea. Disponible en: http://www.asocam.org/

Raven, E. & Eichhorn. 2003. Biology of Plants. 6th. Ed. W.H. Freeman and Company. New York

Rangel-Ch, O.; Sturm, H. 1994. Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la cordillera oriental. En: Mora & Sturm, eds. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia, Tomo 1. Guadalupe, Bogotá. 47-70 p.

Rangel-Ch, O. 2015. La biodiversidad de Colombia: significado y distribución. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. 176 p.

Romero, J. 2012. El bosque Alto-Andino: una oportunidad para llevar al educando al aprendizaje significativo y a las estrategias de conservación. Universidad Nacional de Colombia. 38-40 p.

Rondón, M.; Amézquita, E.; Díaz, E.; Chávez, L.; Paz, L.; Chávez J. 2002. Efecto de cambios en el uso del suelo sobre los almacenamientos de carbono y flujos de

gases de efecto invernadero en áreas del Páramo de las Ánimas, Cauca, Colombia. En: Congreso Mundial de páramos, tomo 1. IDEAM (Bogotá). 154-159 p.

Safir, G. R., Duniway, J. M. Evaluation of plant response to colonization by vesicular – arbuscular mycorrhizal fungi, environmental variables. En: SCHENCK, N. C. Methods and Principles of mycorrhizal research. Florida: Third printing, APS,Press, 1991. p. 78.

Sánchez de P., M.; Gómez, E.; Muñoz, J.; Barrios, E.; Prager, M.; Bravo, N.; El-sharkawi, M.; Pérez, J.; Asakawa, N.; Marmolejo, F.; Cadavid, L.; Quintero, R.; Miranda, C.; Mier, C.; Reyes, JT; Torres, R.; Zapata, C.; Tofiño, R.; Benjumea, C.; Díaz, G.; Trujillo, L.; Bonilla, F.; Espinosa, J.; Rodriguez, H.; García, H.; Triana, W.; Carlosama, C. y Vargas, N. 2007. Las endomicorrizas: expresión bioedáfica de importancia en el trópico. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. 351 p.

Sánchez de P., M. 1999. Endomicorrizas en algunos agroecosistemas de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira. Editorial Feriva, Cali. 227 p.

Sarmiento, L. 2000. «Water balance and soil loss under long fallow agriculture in the Venezuelan Andes». Mountain Research and Development 20: 246–253 p.

Schenck, N.C, J.L. Spain, E. Sieverding y R.H. Howeler. 1984. Several new and unreported vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Colombia. Mycologia 76 (4): 685-699

Schüssler, A.; Gehrig, H.; Schwarzott, D. y Walker. C. 2001. Analysis of partial Glomales SSU rRNA genes: implications for primer design and phylogeny. Mycol. Res. 105:5–15 p.

Sieverding, E. 1991. Vesicular - Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. GTZ, Alemania. 372 p.

Servicio Geológico Colombiano. Ingeominas. Mapa geológico. Descripción. 1975. En línea. Disponible en: http://geoportal.sgc.gov.co/

Sieverding, E. 1983 Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical groecosystems. Deutsche Gesellschaft fur Technische Zusammenabeit, Bremer, Germany. 1991. 5 – 10 p.

Simon, L.; Lalonde, M. y Bruns, T. 1992. Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. Appl. Environ. Microbiol. 58: 291-295 p.

Silviera, L. 1992. Funciones del fosforo en las plantas. Revista informaciones Agronómicas N. 36

Stasburger, 2004. Tratado de botánica. 35ª. Ed. Omega.

Sylvia, DM.; Hammond, LC.; Bennett, JM.; Haas JH., Linda SB. 1993. Field response of maize to a VAM fungus and water management. Agron. J. 85: 193-198.

Tobón, C., Bruijnzeel, L.A., y Frumau, A. 2009a. «Physical and hydraulic properties of Tropical Montane Cloud Forest soils and their changes after conversion to pasture». Proceedings of the Second International Symposium: Science for Conserving and Managing Tropical Montane Cloud Forests, Waimea, Hawaii, July 27 – August 1, 2004.

Universidad Nacional de Colombia. biovirtual. Nombres comunes de las plantas de Colombia. en línea. Disponible en: http://www.biovirtual.unal.edu.co

Valencia, H. Murillo, Moyano. 1995. Micorrizas Vesículo-Arbusculares asociadas con tres especies nativas de páramo y bosque altoandino en la región de Monserrate, Colombia. En Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. 449 p.

Van der H. 1974. El cambio global y los ecosistemas de alta montaña de Colombia en (Páramos y ecosistemas altoandinos de Colombia en condición hot spot and global tensor), IDEAM, Bogotá. 163-193 p.

Van der Heijden, M., Bardgett, R. D. y Van Straalen, N. M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 11(3), 296-310 p.

Vargas, O. 2011. Restauración ecológica: Biodiversidad y conservación. En línea. Disponible en: http://www.scielo.org.co/pdf/abc/v16n2/v16n2a17.pdf