UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Evaluación de la diversidad de Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares (HFMA) y su relación con el establecimiento de simbiosis con *Physalis peruviana* L.

María Margarita Ramírez Gómez

Universidad Nacional de Colombia

Facultad Ciencias, IBUN,

Bogotá, Colombia

2014

Evaluación de la diversidad de Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares (HFMA) y su relación con el establecimiento de simbiosis con *Physalis peruviana* L.

María Margarita Ramírez Gómez
Código 41796338

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de
Doctor en Biotecnología

Directora:
Ph.D. Alia Rodríguez Villate

Línea de Investigación: Biotecnología Agrícola

Universidad Nacional de Colombia
Facultad Ciencias, IBUN
Bogotá , Colombia

2014

Agradecimientos

A la Dra. Alia Rodríguez por la dirección del trabajo de tesis, su apoyo y sus importantes y permanentes aportes a la investigación.

A los Drs. Gerhard Fisher y Juan Carlos Pérez por sus aportes y consejos a través del comité tutorial.

Al Dr. Fritz Oehl, por sus valiosas enseñanzas y apoyo a la clasificación taxonómica de HFMA.

Al Dr. Ewald Sieverding por sus enseñanzas en la clasificación taxonómica de HFMA.

Al Dr. Ian Sanders por el suministro de las líneas de *Rhizophagus irregularis* y los cebadores respectivos.

Al Dr. Jorge Humberto Arguelles por su apoyo en los Análisis Estadísticos.

Al grupo de Biotecnología de Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares de la Universidda Nacional, Departyamento de Biología-Bogotá.

Un espacial agradecimiento al equipo investigación en Hongos Formadores de Micorrizas de Corpoica, Jazmín Murcia, Adrián Pérez, Diana Paola Serralde, Yolanda Castro, Luis Nivia, por su permanente apoyo en el manejo de experimentos y análisis de laboratorio.

A Gabriel, Juan Manuel, Gabriel David, Clari, Cata y a mi toda mi familia, por su apoyo incondicional y permanente.

A Colciencias, a la Universidad Nacional de Colombia y a Corpoica por la Financiación del Trabajo de tesis.

Resumen

El presente trabajo de investigación tuvo como propósito evaluar la diversidad de los Hongos Formadores de Micorriza Arbuscular (HFMA) y su relación con el establecimiento de la simbiosis en plantas de *Physalis peruviana* en una zona de producción de los Andes colombianos. La metodología utilizada consistió en la recolección de 13 muestras compuestas de suelo de plantaciones uchuva durante las temporadas seca (0-20 mm mes^{-1}) y lluviosa (150-330 mm mes^{-1}), en un transecto altitudinal de los Andes, entre 1500 y 3000 metros. Se realizaron análisis físicos y químicos del suelo, con el fin de establecer la relación entre las características edáficas y la diversidad de las comunidades de HFMA. Se analizó la abundancia de esporas y especies e índices de diversidad, cuyos resultados mostraron la presencia de 46 especies en época seca y 31 especies en época de lluvias, situación que refleja la gran diversidad de HFMA en los Andes tropicales, con una abundancia entre 20 y 120 esporas 10 g^{-1} de suelo en temporada de lluvias y entre 127 y 1531 esporas 10 g^{-1} de suelo en época seca. Mediante el análisis de componentes principales y regresiones múltiples se determinaron las principales características físico-químicas de los suelos que afectan la abundancia de las especies y composición de las comunidades, siendo los principales factores edáficos los contenidos de materia orgánica, de fósforo inorgánico (Pi), de elementos menores, bases intercambiables, acidez, sodicidad, compactación, composición textural y presencia de ceniza volcánica. Adicionalmente, se evidenció diversidad funcional en los HFMA, en tres niveles de evaluación: Comunidades locales y comunidades ensambladas artificialmente a partir de cuatro especies de HFMA y de tres líneas de *Rhizophagus irregularis*, con un amplio rango de respuestas del hospedero en variables agronómicas, fisiológicas, concentración de nutrientes, colonización y producción de frutos. Los resultados observados en colonización de raíces permiten sugerir el carácter múltiple de asociación simbiótica, en términos espaciotemporales, con la presencia simultánea de tres especies o líneas intra-específicas, y hasta siete especies colonizando las raíces durante un período de siete meses. La investigación permitió comprobar la hipótesis inicialmente planteada, "Las condiciones edáficas modulan la composición y abundancia de comunidades de HFMA". Adicionalmente, se verificó la capacidad de asociación de *Physalis peruviana* con especies de HFMA y líneas de *Rhizophagus irregularis,* y se pudo determinar la compatibilidad funcional de la uchuva con especies de *Glomus y Racocetra,* así como con la línea 1 de *Rhizophagus irregularis.* Sin embargo, no se evidenció preferencia de la uchuva por especies o líneas del hongo FMA.

Palabras clave: *Physalis peruviana*, Hongos Formadores de Micorrizas arbusculares, Diversidad, Diversidad Funcional, Preferencia de Hospedero.

:

Abstract

This research was aimed to evaluate the diversity of AMF and its relation to the establishment of the symbiosis in plants of *Physalis peruviana*. The methodology involved the collection of 13 soil samples consisting of gooseberry plantations during the dry (0-20 mm month^{-1}) and rainy (150-330 mm month^{-1}) seasons, an altitudinal transect in the colombian Andes, between 1500-3000 meters, to which had physical and chemical analyzes in order to establish the relationship between the characteristics of soil and diversity of AMF communities. Information on spore abundance, and species diversity indices were analyzed (Noss, 1990). The results showed the presence of 46 species and 22 AMF morphotypes in the study area during the dry season, with 15 morphotypes and 31 species in the rainy season. This situation reflects the great diversity of AMF in the tropical Andes, with an spore abundance between 20 and 120 spores 10g^{-1} of soil during the rainy season and between 127 and 1531 spores 10g^{-1} of soil in dry season. By multiple regression relationships between the main physical and chemical soil proprieties that affect the abundance of the species and thus shape the structure and composition of AMF communities, where specialists and generalist species were identified characteristics were established. The main soil factors associated with abundance and community composition were the organic matter content, P content, exchangeable bases, acidity, sodicity and trace elements, compaction, textural composition and presence of volcanic ash. By modulating these soil factors AMF communities, patterns of AMF species interaction with the soil conditions were established. Functional diversity at three levels of evaluation (local community and assembled communities), with varying host responses in agronomic, physiological, concentration of nutrients, colonization and fruit production variables was evident. In roots the simultaneous presence of 3 species or intraspecific lines was observed and 7 species colonizing roots over a period of 7 months, these results that allows us to suggest the nature of the symbiotic association multi-specie or multi-line, in the spatial and temporal dimensions. The hypothesis was tested initially, "soil conditions modulate the composition and abundance of AMF communities." Additionally, the ability to associate with *peruviana Physalis* species and intraspecific lines HFMA, local communities assembled and verified HFMA and genotypes of *R. intraradices* and finally, we noted the functional compatibility of gosseberry with species of HFMA or lines within a community, but it was not possible to determine preference process.

Keywords: *Physalis peruviana*, Arbuscular mycorrizal fungus, Diversity, Functional Diversity, Host Preference.

Contenido

Pág.

Resumen……. VI

Abstract……. VI

Lista de figuras XI

Lista de tablas XIV

Introducción 17

1. Capítulo 1. Caracterización de la diversidad de HFMA y su relación con las condiciones edáficas predominantes en sistemas de producción de uchuva (*Physalis peruviana*). 22

1.1 Introducción 22

1.1.1 Los Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares (HFMA) 22

1.1.2 Diversidad de HFMA 23

1.1.3 Factores edáficos que afectan la diversidad de comunidades de HFMA. 25

1.2 Metodología 28

1.2.1 Muestreo de suelos 28

- Análisis químico y físico de suelos 28

1.2.2 Análisis de HFMA. 29

- Identificación taxonómica de HFMA 29
- Identificación de HFMA por métodos moleculares 30

1.2.3 Determinación de índices de diversidad de especies de HFMA 33

1.2.4 Análisis estadístico 34

1.3 Resultados 35

1.3.1 Caracterización edáfica 35

- Clasificación taxonómica de suelos 35
- Análisis químico y físico de suelos: 36

1.3.2 Caracterización de Comunidades de HFMA. 38

- Identificación taxonómica de géneros y especies de HFMA: 40

1.3.3 Índices de diversidad de comunidades de HFMA con base en especies 51

:

- Número de especies de HFMA: 51
- Abundancia relativa de especies de HFMA: 52
- Riqueza de especies de HFMA: 53
- Frecuencia de aislamiento de especies en muestras de suelo: 54
- Índice de uniformidad: 59
- Índice de dominancia de Simpson: 60

1.3.4 Relación entre diversidad y características de los suelos 61

- Determinación del efecto de las variables edáficas sobre la colonización, riqueza y abundancia de especies 64
- Determinación del efecto de las variables edáficas sobre la presencia y abundancia de especies de HFMA 65

1.4 Discusión 73

1.4.1 Composición de comunidades de HFMA 73

1.4.2 Efecto de las características edáficas en la composición de comunidades de HFMA. 78

1.5 Conclusiones 87

2. Capítulo 2. Capacidad de establecimiento de simbiosis por comunidades de HFMA en *P. peruviana* 90

2.1 Introducción 90

2.2 Metodología 93

2.2.1 Aspectos metodológicos generales 93

- Multiplicación de HFMA 93
- Establecimiento de ensayos y diseño estadístico 94

2.2.2 Aspectos metodológicos específicos 96

2.3 Resultados 98

2.3.1 Evaluación del efecto de la inoculación con comunidades locales de HFMA, en crecimiento, desarrollo y producción de uchuva. 98

2.3.2 Evaluación del efecto de la inoculación con comunidades de HFMA ensambladas artificialmente, en crecimiento y desarrollo de uchuva. 109

- Comunidades ensambladas con base en especies de HFMA. 109

2.3.3 Comunidades ensambladas con base en líneas de *R. irregularis* 119

2.4 Discusión 127

2.4.1 Diversidad funcional de las comunidades locales y ensambladas 128
2.4.2 Efecto de la diversidad funcional en *P. peruviana* 132
2.5 Conclusiones 138
3. Capítulo 3. Presencia de HFMA en raíces de *P. peruviana* L. : un indicador de compatibilidad funcional de hospedero -HFMA? 141
3.1 Introducción 141
3.2 Metodología 148
3.2.1 Análisis molecular de raíces colonizadas 148
3.2.2 Identificación de especies usando de raíces colonizadas como inóculo. 151
3.2.3 Análisis estadístico 152
3.3 Resultados 152
3.3.1 Evaluación de la presencia de HFMA en raíces de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA 152
- Análisis molecular de raíces colonizadas por comunidades de HFMA 152
- Identificación de especies usando de raíces colonizadas con comunidades locales como inóculo. 154

3.3.2 Evaluación de presencia de HFMA en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies. 156
3.3.3 Evaluación de presencia de HFMA por plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas intra-específicas de *R. irregularis* 159
3.4 Discusión 161
3.5 Conclusiones 167
4. Conclusiones y recomendaciones 169
4.1 Conclusiones 169
4.2 Recomendaciones 169
Anexo 1: Caracterización de la diversidad de HFMA 177
Anexo 2: Relación entre diversidad de HFMA y capacidad de establecimiento de simbiosis por comunidades de HFMA en *P. peruviana* 193
5.Bibliografía 221

:

Lista de figuras

Figura 1.1.1.	Toma de muestras de resistencia a la penetración	31
Figura 1.1.2.	Muestreo de suelos sin disturbar para determinación de características físicas	31
Figura 1.1.3.	Niveles de colonización (%) natural de raíces de uchuva por HFMA, en dos épocas de muestreo, seca y húmeda.	41
Figura 1.1.4.	Relación entre altitud y número de esporas de HFMA en suelos cultivados con uchuva de los Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda (A) y seca (B) departamentos de	42
Figura 1.1.5.	Representación de los genes del ADN ribosomal (ADNr), con sus respectivos sitios de anillamiento	48
Figura 1.1.6.	Amplificación obtenida a partir de los cebadores universales NS5/ITS4	49
Figura 1.1.7.	Amplificación con la técnica molecular PCR anidada (Nested-PCR), con ITS1F/GLOM 5.8R	50
Figura 1.1.8.	PCR anidada (Nested-PCR), utilizando los cebadores (ITS4/LECT1670)	50
Figura 1.1.9.	Amplificación con PCR anidada (Nested-PCR), cebadores its4/ACAU1660 y visualizado en gel de agarosa al 0.8%	51
Figura 1.1.10.	PCR anidada (Nested-PCR), con ITS4/ARCH1311 y visualizado en gel de agarosa al 0,8%	51
Figura 1.1.11.	Número de especies de HFMA.g^{-1} de suelo, identificados en cultivos con uchuva en Cundinamarca y Boyacá. Épocas húmeda y seca	54
Figura 1.1.12.	Abundancia relativa de especies de HFMA g^{-1} de suelo, en suelos cultivados con uchuva en Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda y seca.	55
Figura 1.1.13	Riqueza de especies de HFMA.g^{-1} de suelo, identificados en suelos cultivados con uchuva en Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda y seca	55
Figura 1.1.14	Riqueza de especies de HFMA.g^{-1} de suelo, identificados en suelos cultivados con uchuva en Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda y seca	58
Figura 1.1.15	Abundancia relativa de esporas por especie de HFMA aislados de suelos de uchuva en dos épocas de muestreo.	59
Figura 1.1.16	Abundancia de esporas para cada una de las especies identificadas en época húmeda (parte superior de la gráfica y en época seca (parte inferior).	60
Figura 1.1.17	Índices de diversidad de especies de HFMA aislados en cultivos de uchuva, en Cundinamarca y Boyacá, épocas húmeda (HUM) y seca (SEC). (A): I. Shannon-Wiener; (B) I.Uniformidad; (C): I.Uniformidad Muestra y (D) I. Dominancia De Simpson	63

Figura 1.2.1.	Análisis de componentes principales para variables químicas de suelos.	65
Figura 1.2.2.	Análisis de componentes principales para variables relacionadas con la física de suelos.	65
Figura 1.2.3.	Porcentaje de especies de HFMA afectadas por variables edáficas en época seca.	68
Figura 1.2.4.	Porcentaje de especies de HFMA afectadas por variables edáficas Época húmeda.	69
Figura 2.2.1.	Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt), inicio de floración (131 ddt) e inicio de producción (173 ddt).	102
Figura 2.2.2	Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt), inicio de floración (131 ddt) e inicio de producción (173 ddt).	102
Figura 2.2.3.	Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt) e inicio de floración (131 ddt) y producción (173 ddt).	103
Figura 2.2.4.	Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt) e inicio de floración (131 ddt) y producción (173 ddt)	104
Figura 2.2.5	Relación entre porcentaje de colonización de raíces y variables agronómicas para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.	104
Figura 2.2.6.	Relación entre tasa fotosintética neta (µmol CO2 m-2s-1) con la acumulación de biomasa, expresada en PSA, PFR y VR, para plantas e uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.	105
Figura 2.2.7	Efecto la inoculación con comunidades de HFMA sobre la concentración de nutrientes en tejido de plantas de uchuva.	106
Figura 2.2.8.	Efecto la inoculación con comunidades de HFMA sobre la concentración de nutrientes menores en tejido de plantas de uchuva.	107
Figura 2.2.9.	Efecto de la inoculación con comunidades locales de HFMA sobre variables de cosecha.	109
Figura 2.2.10	Relación entre concentración de N y P variables de cosecha: (A) peso de fruto con capacho (g); (B) peso de fruto sin capacho (g), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.	110
Figura 2.2.11	Relación entre colonización con variables de cosecha: número de frutos, peso de fruto con capacho (g), peso de fruto sin capacho (g), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.	110
Figura 2.3.1.	Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.	113
Figura 2.3.2.	Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.	113

:

Figura 2.3.3.	Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.	114
Figura 2.3.4.	Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.	115
Figura 2.3.5.	Relación entre porcentajes de colonización y variables agronómicas, para plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base en especies.	115
Figura 2.3.6.	Tasas de fotosíntesis neta (PN) (µg mol CO_2 m^{2-1} s^{-1}) y transpiración (E) (µg mol H_2O m^{2-1} s^{-1}) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base en especies. Primer muestreo (30 ddt)	116
Figura 2.3.7.	Relaciones entre tasa de fotosíntesis neta (PN) (µmol $CO_2m^{2-1}s^{-1}$) (A) y conductividad estomática (gs) (mmol $CO_2m^{2-1}s^{-1}$) (B) con las variables PFA, PSA y VR, para plantas de uchuva inoculadas comunidades ensambladas a partir de especies.	116
Figura 2.3.8.	Relaciones entre tasa de fotosíntesis neta (PN) (µmol $CO_2m^{-2}s^{-1}$) (A) y conductividad estomática (gs) (mmol $CO_2m^{-2}s^{-1}$) (B) con las variables PFA, PSA y VR, para plantas de uchuva inoculadas comunidades ensambladas a partir de especies.	118
Figura 2.3.9.	Concentración de elementos menores en plantas de uchuva inoculadas con Comunidades de HFMA ensambladas con base en especies, individuales y mezclas. Hierro (A), cobre (B), manganeso (C), zinc (D) y Boro (E).	119
Figura 2.3.10	Relación entre concentraciones de P (%) con PSA, PFA y VR en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies de HFMA.	120
Figura 2.3.11.	Relación entre porcentaje de colonización y concentración de elementos mayores en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.	120
Figura 2.4.1	Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregulari*s, con respecto a T50.	123
Figura 2.4.2.	Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregularis*, con respecto a T50.	123
Figura 2.4.3.	Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *R. irregularis*, con respecto a T50	124
Figura 2.4.4.	Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregularis*, individuales y en mezclas, con respecto a T50	124
Figura 2.4.5.	Relación entre porcentaje de colonización y variables agronómicas en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas de *Rhizophagus irregularis.*	125
Figura 2.4.6.	Relaciones entre tasa de fotosíntesis neta (PN) con variables PFA, PSA y VR (A), y del área foliar con la tasa de fotosíntesis neta (PN) (µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$), Conductividad estomática (cg) (mmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) y Transpiración (E) (mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$), (B), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas de *R. irregularis.*	126

Figura 2.4.7.	Concentración de elementos mayores y secundarios en plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base con líneas de *R. irregularis*. (A) Nitrógeno, (B) Fósforo, (C) Potasio, (D) Calcio y (E) Magnesio.	127
Figura 2.4.8.	Concentración de elementos menores en plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base con base en líneas de *R. irregularis*. (A) Hierro; (B) Cobre (C) Manganeso (D) Zinc y (E) Boro	128
Figura 2.4.9.	Relación entre colonización y concentración de elementos mayores (N, P, K) en plantas de uchuva inoculada con comunidades ensambladas con base en líneas de *Rhizophagus irregularis.*	128
Figura 3.1.1	Amplificación obtenida a partir de la técnica molecular PCR anidada (NESTED-PCR), utilizando los cebadores (ITS1F/GLOM 5.8R) y visualizado en gel de agarosa al 0.8%	155
Figura 3.1.2.	Relación entre número de especies en suelo y raíz.	157
Figura 3.1.3.	Amplificación obtenida a partir de los cebadores (28G1/28G2) y visualizado en gel de agarosa al 0.8%	159
Figura 3.1.4	Esporulación de especies de HFMA, bajo condiciones de mezclas de inoculación de plantas de uchuva con mezcla de especies.	160
Figura 3.1.5.	Amplificación de ADN de Líneas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg32.	161
Figura 3.1.6.	Amplificación de ADN de comunidades ensambladas a partir de Líneas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg32.	162
Figura 3.1.7.	Amplificación de ADN de comunidades de raíz ensambladas a partir de Líneas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg62	162

:

Lista de tablas

Tabla 1.1.1	Localización geográfica y altitudinal de sitios de muestreos	38
Tabla 1.1.2.	Características de los suelos muestreados. Épocas húmeda y seca	39
Tabla 1.1.3	Distribución de géneros y especies de HFMA en muestras de suelo cultivadas con uchuva, en un transecto altitudinal entre 1600 y 3000 msnm del departamento de Cundinamarca	45
Tabla 1.1.4	Distribución de géneros y especies de HFMA en muestras de suelo cultivadas con uchuva, en un transecto altitudinal entre 1600 y 3000 msnm del departamento de Boyacá.	46
Tabla 1.1.5	Lista de cebadores empleados para PCR de HFMA	48
Tabla 1.1.6.	Especies de HFMA identificadas por métodos moleculares, a partir de esporas	52
Tabla 1.2.1.	Coeficientes de correlación entre variables de suelos y variables de comunidades de HFMA	66
Tabla 1.2.2.	Coeficientes de correlación entre variables edáficas y especies del orden Glomerales	72
Tabla 1.2.3.	Coeficientes de correlación entre variables edáficas y especies de Diversisporales, Gigasporales, Archeosporales y Paraglomerales. Épocas húmeda y seca.	74
Tabla 2.1.1.	Tratamientos considerados en los tres experimentos de evaluación de comunidades de HFMA	99
Tabla 3.1.1.	Lista de cebadores empleados para PCR de HFMA en raíces de uchuva	151
Tabla 3.1.2.	Distribución de especies de HFMA identificadas por métodos moleculares en comunidades locales.	155
Tabla 3.1.3.	Distribución de especies de HFMA identificadas por métodos morfológicos en comunidades locales	157
Tabla 3.1.4	Presencia de especies en las raíces de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies, detectadas por métodos moleculares.	159
Tabla 3.1.5.	Identificación de especies de HFMA colonizando raíces de uchuva, mediante el método indirecto de identificación de esporas, bajo diversos tratamientos de inoculación con comunidades ensambladas con base en especies.	159
Tabla1.3.6.	Resumen de Amplificaciones de ADN de raíces inoculadas con de *R. irregularis*. Cebadores Bg 32 y Bg 62	163

Introducción

Una de las asociaciones simbióticas con mayor distribución geográfica y con un alto número de especies involucradas, es la interacción planta - Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares (HFMA), que abarca más del 80% de las especies vegetales y se encuentra presente en una gran diversidad de ecosistemas, desde hace más de 400 millones de años (Harley y Smith, 1983; Remy *et al.,* 1994; Bonfante y Genre, 2008). Los HFMA son biótrofos obligados, es decir, requieren del hospedero para completar su ciclo de vida (Redecker, 2008; Gadkar, *et al.,* 2001). La base de la asociación es el intercambio bidireccional de nutrientes en donde la planta suministra carbohidratos y el hongo facilita la absorción de nutrientes a la planta (Breuninger y Requena, 2004; Genre, *et al.,* 2005, 2008), lo cual ocurre en estructuras especializadas conocidas como arbúsculos, que se localizan en el interior de las células de la corteza de la raíz (Gadkar, *et al.,* 2001).

Tanto en ecosistemas naturales como en agroecosistemas se presentan condiciones adversas de suelo para el crecimiento de las plantas. El ambiente edáfico es altamente dinámico y presenta fluctuaciones en cuanto a temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes. Adicionalmente, la acción del hombre sobre los ecosistemas ha alterado las características físicas, químicas y biológicas de los suelos, cuando estos se incorporan a la actividad agrícola. En la actualidad, muchos de los suelos se encuentran contaminados con residuos químicos, metales pesados, hidrocarburos, agroquímicos, y sustancias tóxicas para plantas y microorganismos del suelo, algunos de origen antrópico, que pueden alterar las poblaciones y comunidades de hongos formadores micorrizas arbusculares. Diversos factores edáficos (pH, humedad, temperatura, capacidad de intercambio catiónico, disponibilidad de nutrientes y erosión) han sido identificados por su efecto positivo o negativo sobre la formación de la asociación simbiótica y por ende en la función de los HFMA (Entry, *et al.,* 2002).

La mayoría de las plantas, mediante la asociación simbiótica, pueden mejorar su capacidad de absorción y transporte de nutrientes, por lo que se ha considerado que son las micorrizas y no las raíces uno de los principales órganos de absorción de nutrientes por plantas, además de constituir un puente de interacción entre el suelo y la planta (Smith y Read, 1997; Bago, *et al.,*

2000). A pesar del importante papel que cumplen los HFMA en la adquisición y transporte de nutrientes, poco se conoce sobre los factores que afectan o controlan la formación de micorrizas bajo condiciones adversas de suelos, ni los mecanismos que permiten que plantas micorrizadas tengan una mayor tolerancia a condiciones de estrés biótico y abiótico (Taylor, 1978; Levitt, 1980; Tingey y Taylor, 1982; Tingey y Anderson, 1991).

Los HFMA son considerados esenciales para el crecimiento y supervivencia de la mayoría de las especies vegetales en suelos disturbados e improductivos, ya que ayudan a la transformación de suelos áridos a fértiles e incrementan la productividad vegetal mediante el aumento en eficiencia de la toma y ciclaje de nutrientes (N, P, Zn, Cu, entre otros) (Barea, 1991; Raman y Mahadevan, 1996). Sin embargo, se ha observado que factores exógenos y endógenos pueden cambiar una asociación simbiótica de carácter mutualista a parasítico (Thompson, 1988; Bronstein, 1994; Hernández, 1998; Herre, *et al.,* 1999). Usando un modelo sencillo hospedero/simbionte se demostró que el incremento en la fertilidad del suelo puede volver una relación mutualista en una parasítica, debido a que al incrementarse los nutrientes en el suelo, los beneficios relativos por su suministro a través de los HFMA se reducen (Neuhauser y Fargione, 2004). En la naturaleza, una planta puede estar frecuentemente colonizada por más de un hongo (Allen, *et al.,* 1995; Helgason, *et al.,* 1998; Horton y Bruns, 1998) los cuales pueden variar de mutualistas a parasíticos y viceversa, además de competir entre ellos (Wu, *et al.,* 1999).

La uchuva (*Physalis peruviana* L.) pertenece a la familia solanácea, es una planta herbácea, generalmente perenne, anual o bianual, distribuida en forma silvestre en las zonas altas de los Andes desde Venezuela hasta Chile (Pérez, 1996; Romero, 1961; Trillos, *et al.,* 2008; Profiagro, 2007) y aunque existen controversias sobre su origen, se considera que proviene de Perú, Chile y Ecuador (Morton, 1987; Bartholomäus, *et al.,* 1990; Criollo e Ibarra, 1992; Chia, *et al.,* 1997; Profiagro, 2007) o con centro de origen y diversificación en Colombia, Perú y Ecuador (Medina, 1991). En Colombia, las condiciones óptimas para el cultivo de la uchuva son: altitudes entre 1500 y 3000 msnm, con óptimos para su producción comercial entre 2300 y 2800 msnm, temperaturas entre 8 y 30°C con óptimos entre 13 y 17^{o}C, humedad relativa entre 70-80% y precipitaciones entre 600 y 1100 mm año^{-1} (Fisher, 2000; Angulo, 2003; Espinal *et al.,* 2005; Salazar *et al.,* 2008). Las temperaturas fuera de estos rangos pueden afectar la producción (Chia,

:

et al., 1997; MADR, 2002), debido a que la planta es susceptible a las heladas y las temperaturas menores de -0.75^{o}C le causan daños irreversibles a la planta (Morton, 1987; Chia, *et al.,* 1997). El interés en el trabajo con esta especie vegetal está basado en que esta planta es originaria de los Andes, y presenta un amplio rango de adaptación edafo-climática (Fisher, 2000) que puede estar relacionada con su capacidad de asociarse a HFMA. Aunque es el segundo frutal de exportación en el país, después del banano, aún no se cuenta con variedades y los materiales genéticos empleados en los sistemas de producción son el resultado de colecta y selección por parte de los productores.

El presente trabajo buscó en primer lugar evaluar la diversidad de HFMA en suelos de los Andes cultivados con uchuva, para determinar si la composición y abundancia de las comunidades de HFMA es modulada por las condiciones edáficas y altitudinales. El conocimiento del ambiente edáfico y de su efecto sobre el establecimiento de comunidades de HFMA es fundamental para el entendimiento de la simbiosis y soporte para encontrar patrones de comportamiento de estas comunidades de HFMA que permitan un mejor manejo bajo condiciones de agroecosistemas.

Otra de las preguntas planteadas en esta investigación está relacionada con la capacidad de la uchuva de asociarse con HFMA, la determinación de los beneficios de esta asociación y si en esta asociación se pueden evidenciar interacciones preferenciales o de compatibilidad funcional del hospedero con las especies del hongo con las cuales puede establecer simbiosis.

La metodología empleada partió de un muestreo de suelos de la rizósfera de planta y toma de muestras de raíces, en un gradiente altitudinal entre los 1500 y 3000 msnm, para la colecta de muestras compuestas en trece sitios cultivados con uchuva, las muestras fueron sometidas a análisis físico-químicos y clasificadas taxonómicamente. En cada muestra de suelos se determinó la composición y abundancia de HFMA, y a partir de las esporas aisladas se realizó identificación de especies empleando métodos taxonómicos convencionales basados en la morfología de esporas, para lo cual se contó con el apoyo de expertos internacionales, Drs. F. Oehl y E. Sieverding, así como métodos moleculares. Con base en esta información se analizaron índices de diversidad para cada una de las comunidades muestreadas, las cuales fueron correlacionadas con las características de los suelos, con el fin de determinar el efecto de variables químicas y físicas en la composición y abundancia de especies de HFMA en las comunidades locales.

Adicionalmente, se realizaron análisis de colonización de raíces para determinar capacidad natural de uchuva de establecer asociaciones simbióticas con HFMA. Se realizaron análisis de componentes principales para selección de variables y regresiones múltiples para determinar relaciones entre variables dependientes (comunidades de HFMA) e independientes (variables de suelos). Se empleó el programa SAS versión 10.

En segundo lugar se determinó la capacidad de asociación de la uchuva con HFMA y los beneficios de la misma en crecimiento, desarrollo y producción, así como la compatibilidad funcional o preferencia de la uchuva por HFMA. Con este fin se establecieron tres ensayos para evaluar el efecto en plantas de uchuva, ecotipo Colombia, de la inoculación con comunidades locales (13) y con comunidades ensambladas con base en cuatro especies de HFMA y con base en tres líneas de *Rhizophagus irregularis*. Se establecieron experimentos bajo condiciones de invernadero, con diseños experimentales de bloques completos al azar, con tres repeticiones y una unidad experimental de 30 plantas. Se evaluaron variables agronómicas (peso fresco y seco de parte aérea, área foliar, altura de planta, volumen, longitud y peso fresco de raíz y número de hojas), número de esporas y porcentajes de colonización, contenido de nutrientes en la parte aérea de la planta y variables fisiológicas (tasas de fotosíntesis neta y transpiración, y conductividad estomática). Para el ensayo de inoculación con comunidades locales se evaluaron variables de cosecha (número de frutos y peso fresco de frutos con y sin capacho por planta). Se realizaron muestreos con una frecuencia mensual. Todos los experimentos contaron con tres testigos con fertilización mineral de 10, 50 y 100% a partir de la recomendación generada con análisis químico del sustrato. Todos los tratamientos inoculados con HFMA fueron fertilizados con 50% de la dosis recomendada. Se realizaron los análisis de varianza ($p<0,01$ y $p<0,05$) y las pruebas de comparación de medias de Tukey ($p<0,05$). Adicionalmente se hicieron regresiones simples y múltiples entre variables ($p<0,15$; $p< 0,05$ y $p< 0,01$). Los análisis se realizaron empleando el programa SAS. Versión 10.

Finalmente se determinó la compatibilidad funcional de uchuva con especies de HFMA, y se analizó la presencia de HFMA en raíces, empleando las muestras de plantas de los experimentos de invernadero. La metodología se basó en el análisis de las comunidades de HFMA presentes en la raíz, empleando dos acercamientos metodológicos: en primer lugar análisis molecular de raíces

:

y un método indirecto de análisis e identificación de esporas obtenidas a partir de plantas trampa cuyo inóculo consistió en raíces colonizadas del experimento de invernadero.

Esta investigación contribuyó a generar conocimiento en cuanto a diversidad de HFMA en el sistema de producción de uchuva (*Physalis peruviana* L.) en el transecto altitudinal evaluado (1500-3000 msnm), y establecer la relación entre diversidad, abundancia y la composición de las comunidades, con las características de los suelos en los que se establecen estas comunidades de hongos asociados a plantas de uchuva, siendo la primera vez que se realizan estas investigaciones en los Andes tropicales.

Otro aspecto de importancia en este trabajo de investigación fue la determinación de diversidad funcional de HFMA y de su capacidad de asociarse con uchuva. Los HFMA cooperativos presentaron beneficios en crecimiento, desarrollo y producción de uchuva. Igualmente se evidenció de compatibilidad funcional con especies de HFMA y líneas de *Rhizophagus irregularis*, pero no de relaciones de preferencia de la uchuva por HFMA con los que potencialmente podía establecer simbiosis. Aunque existen investigaciones del efecto de la inoculación de uchuva con HFMA, no se ha observado en la literatura revisada hasta la fecha, información sobre inoculación de uchuva con comunidades locales de HFMA ni con líneas de *Rhizophagus irregularis*. Por otra parte, son importantes los aportes en relación con comunidades de HFMA presentes en raíces en simbiosis con la uchuva.

Este trabajo de investigación permitió establecer una línea base de información sobre diversidad de HFMA en los Andes tropicales, que servirá de referencia a futuros trabajos de investigación y conservación de la biodiversidad. El conocimiento generado en la presente investigación es un importante aporte para soportar científica y técnicamente la toma de decisiones sobre manejo agronómico de la uchuva, y sobre el potencial de su asociación con HFMA, así como para trazar programas de producción de biofertilizantes, considerando la pertinencia del uso de una o más especies o líneas en los productos potenciales.

1. Capítulo 1. Caracterización de la diversidad de HFMA y su relación con las condiciones edáficas predominantes en sistemas de producción de uchuva (*Physalis peruviana L.*).

1.1 Introducción

1.1.1 Los Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares (HFMA)

La asociación de plantas-hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) data de más de 400 millones de años y se considera que la colonización de ecosistemas terrestres por las plantas se debe, en parte, a la alta capacidad de adaptación a diversos ecosistemas de la asociación (Remy, *et al.*, 1994; Bonfante y Genre, 2008), que se refleja en su amplia distribución geográfica y alta cobertura de especies vegetales que se asocian con HFMA (Harley y Smith, 1983). El intercambio bidireccional de nutrientes es la base de esta asociación, en donde la planta suministra al hongo carbohidratos para su metabolismo y el hongo facilita los nutrientes que la planta requiere, en ambientes donde la disponibilidad de éstos, especialmente el fósforo (Pi), es restrictiva para el crecimiento vegetal (Breuninger y Requena, 2004; Genre, *et al.*, 2005, 2008). La simbiosis favorece la tolerancia de la planta a estrés biótico o abiótico (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Smith y Read, 2008), mejora las características físicas de los suelos (Smith y Read, 2008) y favorece la diversificación de especies vegetales en ecosistemas (Smith y Read, 1997, 2008; Van der Heijden y Sanders, 2002). Esta asociación está ampliamente distribuida en agroecosistemas y ecosistemas, y más del 80% de especies vegetales pueden asociarse a HFMA (Harley y Smith, 1983). Los HFMA, son simbiontes obligados, que desarrollan en las células de la corteza de la raíz, el arbúsculo, formando una interfase planta-hongo para el intercambio de nutrientes (Gadkar, *et al.*, 2001).

Para entender esta compleja asociación simbiótica es necesario conocer el ambiente en el cual se desarrolla y los factores que afectan el establecimiento y función de las comunidades de HFMA, es decir, partir de una caracterización de suelos y de la identificación de los HFMA que conforman una comunidad. La taxonomía de HFMA ha presentado fuertes cambios en las últimas décadas, debido a la profundización en los estudios taxonómicos convencionales y a la complementación de éstos con estudios moleculares, que día a día han permitido establecer correlaciones más

:

robustas entre características morfológicas y moleculares para la identificación de los HFMA. Es así como el número de familias, géneros y especies se ha ampliado en los últimos años. Se han reubicado muchos géneros y especies en nuevos o en antiguos géneros y especies y se han descrito nuevos géneros y especies. Tradicionalmente se han identificado los HFMA considerando la morfología de esporas (Walker, 1983; Morton, 1988) y en los últimos años, los métodos moleculares han permitido mayor diferenciación de HFMA, generando también cambios en la sistemática (Redecker, 2008), que ha llevado a clasificar a los HFMA en el Phylum Glomeromycota (Bécard y Pfeffer, 1993). La identificación y clasificación de HFMA con base en morfología de esporas, considera características como tamaño, color, número, grosor y consistencia de las paredes, modo de formación de la espora en hifas (familias) y ornamentación (especies) (Walker, 1983; Morton, 1988).

Los Glomeromycota, se caracterizan por presentar esporas relativamente grandes (40-800 µm), con número variable de paredes y capas en las paredes y cientos a miles de núcleos (Bécard y Pfeffer, 1993), con espora individuales o en grupos (esporocarpos) y con hifas aseptadas (Morton, 1988). Los métodos morfológicos, han permitido determinar cerca de 150 especies de HFMA, subestimando la diversidad de HFMA (Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002) en relación con las nuevas especies identificada con métodos moleculares y análisis filogenéticos. Algunas características morfológicas, pueden presentar o no conflicto con los resultados moleculares, aunque en algunos casos la clasificación morfológica es corroborada por la molecular y viceversa a nivel de familias (Glomaceae, Gigasporaceae y Acaulosporaceae) (Simon, *et al.,* 1993). Recientemente se ha reorganizado la clasificación taxonómica de HFMA, se han determinado nuevos géneros y se han incluido nuevas especies (Morton y Benny, 1990; Morton y Redecker, 2001; Schüßler, *et al.,* 2001; Walker y Schüßler, 2004; Oehl y Sieverding, 2004, Sieverding y Oehl, 2006; Palenzuela *et al.,* 2008; Alves Da Silva, *et al.,* 2009; Oehl, *et al.,* 2008, 2010, 2011 a,b,c,d; Schüßler y Walker, 2010; Goto, *et al.,* 2011, Redecker, *et al.,* 2013).

1.1.2 Diversidad de HFMA

Aunque la convención de Diversidad Biológica (1992), define biodiversidad a nivel genético, de especies y de ecosistemas (United Nations, 1992), en la mayoría de estudios se asocia al conocimiento y conservación a nivel de especies individuales, más que a nivel del ecosistema,

para mantener los servicios ecológicos o la función de éstos (Costanza, *et al.,* 1997). El valor de la diversidad funcional, en sí misma, es importante (Hector, *et al.,* 2001 a, b) pero los mayores esfuerzos se orientan a la diversidad para regulación de funciones ecosistémicas, calidad de vida o servicios ambientales (Schwartz, *et al.,* 2000; Kleijn y Sutherland, 2003; European Commission, 2005).

Más que la riqueza de especies, es la variación de características fenotípicas la responsable de la relación entre diversidad y funcionamiento del ecosistema (Wardle, *et al.,* 1997; Hector, *et al.,* 1999; Tilman, 1999; Loreau, 2000; Kahmen, *et al.,* 2006) y por ello hay mayor impacto en el incremento de diversidad en sistemas con bajo número de especies, ya que las nuevas especies pueden tener una función complementaria, con efectos a corto plazo, (Walker, *et al.,* 1999; Loreau, *et al.,* 2001), que en sistemas ricos en especies, con mayor probabilidad de redundancia funcional, con impacto a largo plazo, por seguridad funcional frente a disturbios ambientales (Wohl, *et al.,* 2004).

Estudios de biodiversidad usan parámetros sencillos como número de especies, grupos de especies o sus hábitats, más que medidas composicionales complejas (Magurran, 2004) de equidad de especies, uniformidad (Buchs, 2003) e indicadores de estructura y función (Noss, 1990) que evalúan el estado de la biodiversidad y funcionamiento del ecosistema. Noss (1990) considera que se deben incluir en un estudio de biodiversidad: composición (identidad y variedad de elementos), estructura (organización física o patrones) y/o función (procesos ecológicos y evolutivos) en el marco jerárquico seleccionado. Patil y Taille (1982) consideran que la diversidad es una propiedad intrínseca de una comunidad, medible y que se puede definir como el promedio de la rareza de las especies**.**

El papel de los HFMA en ecosistemas es importante debido a que la simbiosis permite a las plantas obtener nutrientes del suelo, mejorar su tolerancia a estreses bióticos y abióticos (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Smith y Read, 2008), mejorar características físicas de suelos (Smith y Read, 2008), reducir competencia entre plantas por transferencia de carbono a través hifas (Newman, 1988; Perry, *et al.,* 1989a; Simard, *et al.,* 1997; Simard y Durall, 2004) y modular la

:

diversidad y productividad vegetal (van der Heijden, *et al.,*1998a; Smith y Read, 1997, 2008; Van der Heijden y Sanders, 2002).

Bajo condiciones controladas, las comunidades de plantas micorrizadas presentan mayor crecimiento y diversidad (Grime, *et al.,* 1987), con relación positiva entre número de especies de HFMA con productividad y diversidad de plantas. Esto es debido a las respuestas diferenciales de especies vegetales a las combinaciones con diferentes hongos FMA (Hart y Klironomos, 2002; van der Heijden, 1998 a, b, 2002), ya que con alta riqueza de HFMA se incrementa la probabilidad de combinación funcional compatible y favorece el establecimiento de especies vegetales (Read, 1998).

1.1.3 Factores edáficos que afectan la diversidad de comunidades de HFMA.

Algunos factores que afectan positiva o negativamente la estructura y diversidad de comunidades de HFMA son las poblaciones de microorganismos del suelo (Garbaye, 1994; Gehring y Whitham, 2002), prácticas agrícolas como tala, quema, fertilización y labranza (Jansa, *et al.,* 2003) e indirectamente el microclima y topografía que afectan comunidades de plantas y por ende de HFMA (Kernaghan, 2005). Evaluaciones de combinaciones suelo-hospedero, muestran que la distribución de HFMA puede depender de prácticas culturales; del suelo, del hospedero o de interacciones suelo-hospedero (Johnson, *et al.,* 1992).

El ambiente edáfico es dinámico, con variaciones en humedad, temperatura, disponibilidad de nutrientes, degradación y contaminación, que afectan plantas y micro-organismos (Entry, *et al.,* 2002), lo cual puede favorecer comunidades y la función de un hongo FMA en un momento y reducirlo en otro, por efectos sobre las comunidades de HFMA o en el hospedero (Augé, 2000). La temperatura del suelo para la simbiosis puede variar entre 18 y 40^{o}C, con un óptimo cercano a 30^{o}C (Schenck, *et al.,* 1975; Matsubara y Harada, 1996), observándose que la combinación humedad-temperatura del suelo tiene mayor efecto en colonización (Braunberger, *et al.,* 1997; Matsubara y Harada, 1996).

Bajo condiciones controladas se ha observado que el déficit de humedad (-1,5 a -2,0 MPa), reduce el número de esporas de *Acaulospora y Glomus* (Simpson y Daft, 1990), pero no afecta colonización ni la toma de fósforo inorgánico (Pi) por HFMA (Ming y Hui, 1999; Bryla y Duniway, 1997). En trigo, bajo condiciones de estrés hídrico, se observó, incremento en área foliar, biomasa radical y total y producción de grano, cuando estaba micorrizado (Ellis, *et al.,* 1985), observándose, además, en campo, cómo plantas micorrizadas con estrés hídrico muestran mejores respuestas a irrigación post estrés en producción y biomasa (Sylvia, *et al.,* 1993). Los mecanismos asociados al incremento en tolerancia al estrés hídrico de plantas micorrizadas están relacionados con el incremento en toma de agua por las hifas (Davies, *et al.,* 1992; Augé, *et al*., 1992; Al-Karaki y Al-Raddad, 1997), alteración de niveles de hormonas que producen cambios en conductancia estomática (Drüge y Schönbeck, 1992), incremento en el turgor por reducción del potencial osmótico foliar (Augé, *et al.,* 1986, 1992; Davies, *et al.,* 1992), mejoramiento nutricional del hospedero (Johnson y Hummel, 1985) y mayor recuperación de la planta después del estrés (Sweatt y Davies, 1984).

En cuanto al estrés por exceso de agua (Keely, 1980; Hartmond, *et al.,* 1987) existen evidencias de asociación en plantas acuáticas y de zonas inundadas (Read, *et al.,* 1976; Clayton y Bagyaraj, 1984; Dhillion y Ampornpan, 1992) con excepción de Cyperaceae y Juncaceae (Harley y Smith, 1983; Allen, 1991; Allen, *et al.,* 1992). Sin embargo, algunas plantas de zonas húmedas, solo se asocian en épocas secas (Rickerl, *et al.,* 1994), se presentan mayores tasas de colonización en suelos húmedos que en muy secos o inundados (Lodge, 1989; Miller, 2000; Miller y Sharitz, 2000), y no se reduce el número de esporas en inundaciones largas, mostrando que la inundación puede afectar más al hospedero (Miller, 2000; Miller y Sharitz, 2000). Para 19 especies vegetales en zonas inundadas, los factores limitantes para la simbiosis fueron el hospedero, el P(i) y el pH (Wetzel y van der Valk, 1996).

Las respuestas de los HFMA al pH del suelo son variables (Sylvia y Williams, 1992, Klironomos, 1995; Clark, *et al.,* 1999 a, b), positivas para algunos HFMA en pH ácido y para otros en pH alcalino, así como respuestas positivas (Clark, *et al.,* 1999 a,b; Davis, *et al.,* 1983), negativas (Mosse, 1972 a,b) o neutras (Guzman-Plazola, *et al.,* 1988) al encalamiento. Lo anterior puede asociarse a la disponibilidad de Pi, ya que los HFMA pueden tolerar acidez por modificación de la

:

micorrizósfera durante la toma de nutrientes (Sylvia, *et al.,* 1993) y tienen capacidad de adaptación al pH de su suelo de origen (Sylvia, *et al.,* 1993; Sylvia y Williams, 1992).

La compactación del suelo se refleja en la estructura, porosidad, potencial hídrico, susceptibilidad a la erosión y crecimiento de la planta, especialmente del sistema radicular (Horn y Lebert, 1994) con cambios en longitud de raíz, peso seco, toma de Pi y capacidad en la formación de la asociación *Gigaspora margarita-Cajanus cajan* (Yano, *et al.,* 1998); *G.intraradices-Trifolium subterraneum* (Nadian, *et al.,* 1997) y *G. mosseae - Trifolium pratense* (Li, *et al.,* 1997 a,b), que se observa en colonización y en crecimiento de las plantas. En maíz, en campo, no se observó reducción de la colonización, toma de nutrientes y producción, pero si en longitud de raíz, peso seco y biomasa aérea (Entry, *et al.,* 1996). La materia orgánica (MO), pH, niveles de nutrientes y los contenidos de fenoles, afectan la composición de HFMA (Hobbie, 1992). Estudios en suelos ácidos de Colombia mostraron correlación positiva entre MO con abundancia y diversidad de HFMA para especies de *Acaulospora, Scutellospora y Entrophospora*, mientras que el pH del suelo mostró correlación positiva con número esporas totales y número de esporas de *Glomus*, y negativa con número de esporas de *Entrophospora* y *Gigaspora* (Serralde y Ramírez, 2004).

Seguel, *et al.,* (2012) y Hart y Reader (2005) consideran que los diferentes ecotipos y comunidades de HFMA tienen diferentes estrategias de colonización de las raíces debido a sus diferencias en micelio externo, pero también al ambiente en el cual se encuentran y que puede alterar los patrones de colonización. Igualmente, se ha reportado que tanto la diversidad como la distribución de los HFMA dependen de las propiedades del suelo, tanto en capacidad de movimiento de agua (Wolfe, *et al.,* 2006), textura (Lekberg, *et al.,* 2007), características químicas (Selvam y Mahadevan, 2002; Fitzsimons, *et al.,* 2008), así como de relaciones de preferencia HFMA-hospedero (Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002, 2003; Johnson, *et al.,* 2003; Helgason, *et al.,* 2007; Scheublin, *et al.,* 2007). Requena, *et al.,* (2001) encontraron reducciones en actividad y diversidad de propágulos de HFMA capaces de colonizar raíces bajo condiciones de suelos degradados, mientras que Schnoor, *et al.,* (2011) y Huston, (1979), reportan reducciones en riqueza de HFMA en suelos disturbados.

Algunas investigaciones (Allen, *et al.,* 1992; 1995; Morton y Bentivenga, 1994), permiten considerar que aislamientos de especies de HFMA, pueden estar adaptados a las condiciones

edafoclimáticas locales y por eso, aunque todos los HFMA estén compartiendo un nicho amplio, general, no se puede predecir si hay redundancia funcional, al interior de las comunidades (Walker, 1992).

El presente trabajo busca en primer lugar evaluar la diversidad de HFMA en suelos de los Andes cultivados con plantaciones de uchuva, para determinar si la composición de las comunidades de HFMA es modulada por las condiciones edáficas y altitudinales. El conocimiento del ambiente edáfico y de su efecto sobre el establecimiento de comunidades de HFMA es fundamental para el entendimiento de la simbiosis y brinda un soporte para encontrar patrones de comportamiento de estas comunidades de HFMA que permitan un mejor manejo bajo condiciones de agroecosistemas. En este primer capítulo, se presentarán los resultados que permitan determinar el efecto del ambiente edáfico con la composición y estructura de comunidades de HFMA.

1.2 Metodología

1.2.1 Muestreo de suelos

El muestreo se realizó en zonas de producción de uchuva de Cundinamarca y Boyacá, en un transecto altitudinal de 1500 a 3000 msnm, con registro de altitud y coordenadas geográficas con ayuda de un sistema de geoposicionamiento global (GPS). En cada sitio se realizó una calicata para descripción del perfil de suelos y para su clasificación taxonómica. Se tomaron muestras de suelos en 13 sitios, que consistían en muestras compuestas de 4 kg de suelo rizosférico de uchuva (15 submuestras), entre 0-20 cm de profundidad, por duplicado, para análisis físico-químico y de HFMA. De cada muestra se tomaron 200 g para análisis de abundancia y diversidad de esporas de HFMA, por duplicado. El suelo restante se almacenó para inóculo de plantas "trampa" o como fuente de esporas. Las esporas se separaron por morfotipo para su identificación mediante métodos morfológicos y moleculares. Se realizaron dos muestreos, en período húmedo (150-300 $mm.mes^{-1}$) y en período seco (0-20 $mm.mes^{-1}$).

- **Análisis químico y físico de suelos**

:

Los análisis consideraron elementos mayores (N, P y K), secundarios (Ca, Mg, S) y menores (Fe, Cu, Mn, Zn, B), Na, textura, pH, CIC. Para la determinación de las características físicas de los suelos se realizaron análisis en campo de resistencia a la penetración y se tomaron muestras sin disturbar para medir densidades aparente y real, porosidad, textura por Bouyoucos y capacidad de retención de humedad de acuerdo con los protocolos de laboratorios de CORPOICA - Lissalab, CI Tibaitatá (Figuras 1.1.1 y 1.1.2).

Figura 1.1.1. Toma de muestras de resistencia a la penetración

Figura 1.1.2. Muestreo de suelos sin disturbar para determinación de características físicas

1.2.2 Análisis de HFMA.

Se determinó el número de esporas 10 g^{-1} de suelo, de acuerdo con Gerdermann y Nicolson (1963), con modificaciones. El porcentaje de colonización de HFMA, se determinó empleando la metodología de tinción con Azul de Tripán (Phillips y Hayman, 1970; Giovannetti y Mosse, 1980).

- **Identificación taxonómica de HFMA**

Se realizó clasificación taxonómica de los HFMA aislados, a nivel de especie con base en morfología de las esporas. Se tomaron dos tipos de muestras de esporas: morfotipos aislados en los diferentes suelos y cuyas características generales a nivel de estereoscopio mostraba

similitudes, independientemente del suelo del cual provenía la muestra, y esporas aisladas de cada tipo de suelo. Con todas las esporas se realizaron montajes en láminas con PVLG y en algunos casos con reactivo de Melzer. Cada muestra fue marcada y se tomaron fotografías de los montajes para su conteo e identificación. Igualmente se almacenaron esporas de cada tipo de muestra en agua estéril y en nevera. Las esporas identificadas corresponden a esporas aisladas en las dos épocas de muestreo, de acuerdo con la precipitación, época seca (< 20 mm mes^{-1}) y época húmeda (150-350 mm mes^{-1}).

Se emplearon las claves de clasificación de Schenck y Pérez (1988) y del INVAM (International Culture Collection of Arbuscular & Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi http://invam.caf.wvu.edu/cultures/cultsearch.htm) y publicaciones científicas como soporte para clasificación de géneros o especies (Morton y Benny, 1990; Blazkowski, 1991; Morton y Redecker, 2001; Schüßler, *et al.,* 2001; Oehl y Sieverding, 2004; Walker y Schüßler, 2004; Blaskowski, *et al.,* 2006, 2008; Sieverding y Oehl, 2006; Palenzuela, *et al.,* 2008; Alves Da Silva, *et al.,* 2009; Oehl, *et al*., 2008, 2010, 2011a,b,c,d; Goto, *et al.,* 2011; Redecker, *et al.,* 2013). Se contó con la asesoría de los Drs. Fritz Oehl (Centro de Investigación Agroscope, estación experimental Reckenholz, Zurich, Suiza, 2010) y Ewald Sieverding (Visita a la Universidad Nacional, Bogotá, 2011), taxónomos de HFMA reconocidos a nivel mundial.

- **Identificación de HFMA por métodos moleculares**

Aislamiento y desinfección de esporas de HFMA: El método empleado para el aislamiento de esporas fue una combinación del método de tamizado y decantación en húmedo, propuesto por Gerdeman y Nicolson, (1963) y el de centrifugación en gradiente de sacarosa propuesto por Jenkins, (1964). Para ello, se pesaron 10 g de suelo de las localidades muestreadas, los cuales fueron multiplicados en de plantas "trampa", se agregaron de 50-100 ml de agua destilada y se agitó en un "Shaker-Eberbach"® durante 20 minutos.

Las muestras fueron lavadas y tamizadas reservando el contenido del tamiz de menor apertura (38 µ), el cual fue depositado en un tubo falcon de 50 ml, se agregaron 15 ml de una solución de tween 80® al 2% más sacarosa y se llevó a centrifugación a 2000g por 5 minutos. Posteriormente,

:

se recuperó la interfase, la cual fue sometida a lavados continuos en el tamiz (38µ). Las muestras se dejaron en reposo por una hora.

Posteriormente, se tomaron las esporas precipitadas y se depositaron en un tubo eppendorf® estéril de 1.5 ml, y a cada tubo se le adicionaron 0.5ml de la solución tween 80® al 2% más sacarosa, se centrifugaron a 2000g por 5 minutos, se tomaron las interfases, las cuales se depositaron, cada una en un nuevo tubo eppendorf® estéril de 1,5 ml y se llevaron a un volumen final de 1,5 ml con agua destilada estéril. Los tubos fueron centrifugados a 10000g por 5 minutos. Este último paso se repitió dos veces hasta lograr que las esporas se precipitaran en la base del tubo. Finalmente se almacenaron a 4°C.

Una vez aisladas las esporas y tomando en cuenta los protocolos propuesto por Sanders, *et al.,* (1995) y Cranenbrouck, *et al.,* (2005), y el protocolo empleado para cultivo *in vitro* en el laboratorio de Ecofisiología Vegetal-CORPOICA, se realizó la desinfección de esporas. Aplicando 200 µl de la solución de Hipoclorito de Calcio® al 1%, el cual fue descartado después de agitación, centrifugación y lavado con agua grado molecular. Las esporas se lavaron nuevamente con agua grado molecular y se agregaron 200 µl de la solución cloramida T® al 2%. A continuación se adicionaron 200 µl de la solución de antibióticos (estreptomicina sulfatada® al 0.02% y ampicilina® al 0.01%), se agitó, se centrifugó y se descartó la solución de antibióticos. Finalmente, se adicionaron 200 µl de agua grado molecular, se agitó en vortex, se centrifugó a 14000g por 1 minuto y se descartó el sobrenadante. Este procedimiento se repitió una vez más y al final del procedimiento se colocó 1 ml de agua grado molecular para almacenar las esporas a 4°C.

Extracción de ADN: Una vez se desinfectaron las esporas se procedió a centrifugar las muestras a 14000 g por 1 minuto, para lograr su precipitación. Se descartó el agua y se agregaron 100 µl de carbonato de sodio 0,5 M, para incubación por 20 minutos a 65^{o}C. Posteriormente los tubos eppendorf ® fueron introducidos dentro de nitrógeno líquido por aproximadamente 15 segundos, y se maceró la muestra hasta que la solución adquirió consistencia líquida con ayuda de un micropestle. A continuación, se siguieron las instrucciones del kit DNeasy Plant Mini de Quiagen®, con la única modificación de una doble elución con 50 µl de buffer de elución. Las concentraciones de ADN extraído a partir de las esporas de HFMA se cuantificaron por espectrofotometría a 260 nm (Biorad® - Nanodrop®) y se determinó la calidad por la relación de

absorbancia a 260 y 280 nm y se realizó una Reacción en Cadena de Polimerasa (Polymerase Chain Reaction – PCR) convencional y anidada utilizando cebadores universales y específicos para cada género de micorrizas.

Reacción en Cadena de Polimerasa (Polymerase Chain Reaction-PCR): las muestras de ADN se amplificaron mediante PCR, utilizando para la primera reacción de PCR los cebadores universales para hongos NS5 e ITS4 reportados por Redecker, *et al.,* (1997) y una combinación de cebadores empleados por Redecker, (2000) y Velandia, (2006) para la segunda reacción. La amplificación específica de la región del ADN ribosomal (ADNr), permite obtener múltiples copias, suficientemente variables entre especies pero a su vez conservadas dentro de la misma especie, lo cual permite discriminar entre especies relacionadas. Con la combinación de cebadores se amplificó ADNr de la pequeña subunidad mitocondrial (mtSSU), por ser la región que cuenta con la mayoría de datos de secuencia para las especies del filo Glomeromycota.

Las reacciones de amplificación se realizaron en un volumen final de 25µL, con las siguientes condiciones: solución Tampón 1x (20mM de Tris-HCl, pH 8.4 y 50mM de KCl), 1 mM $MgCl_2$, 0.2 mM dNTP`s, 0.02mg/mL albúmina sérica bovina 2X (BSA), 4U *Taq* Polimerasa (Bioline®), 0.1 µM de cada cebador y agua grado molecular para PCR con el fin de ajustar la reacción a un volumen final de 25µL. Para la región del ADNr de la pequeña subunidad mitocondrial (mtSSU), las reacciones de PCR se dividieron en 2 pasos: el primero con los cebadores universales (NS5/ITS4): 5 minutos iniciales de denaturación a 94°C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45 segundos, hibridación a 51°C durante 1 minuto, extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 10 minutos.

El segundo paso fue una PCR anidada de combinaciones de cebadores específicos para HFMA utilizando dos parejas de cebadores. Para las primeras parejas se utilizaron los cebadores reversos GLOM 5.8R y GIGA 5.8R en combinación con ITSF1, tomando como plantilla el producto de amplificación de la primera PCR (Paso 1) diluido 1:100, 5 minutos iniciales de denaturación a 94°C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45 segundos, hibridación a 51°C durante 1 minuto para (ITS1F/GLOM 5.8R) y 53°C durante 1 minuto para (ITS1F/GIGA 5.8R), extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 10 minutos. Para las

:

segundas parejas se utilizaron los cebadores específicos para familias de HFMA, ARCH1311, ACAU1660 y LETC1670 combinado con el cebador reverso ITS4, tomando como plantilla el producto de amplificación de la primera PCR diluido 1:100. Las condiciones de amplificación fueron las siguientes: 3 minutos iniciales de denaturación a 95°C, seguido de 30 ciclos de desnaturalización a 95°C durante 1 minuto y 30 segundos, hibridación a 53.8°C, para ARCH1311, 58.5°C para ACAU1660 y 63°C para LETC1670 por 1 minuto, extensión a 72°C por 1 minuto y una última extensión a 72°C por 8 minutos. Las reacciones se corrieron en un termociclador PTC-100 MJ Research® (Global Medical Instrumentation, Inc., Minnesota EU). Para cada reacción con los cebadores universales se utilizó un control positivo y se realizaron tres réplicas.

Los productos de PCR fueron visualizados por electroforesis en geles de agarosa al 0.8% p/v en buffer TAE 1X (40mM Tris-acetato, 1mM y EDTA a pH 8.0), a 100 voltios en buffer de corrida TAE 1X, teñidos con bromuro de etidio, en una cámara de electroforesis BIO-RAD ®(wide mini-sub® CellGT). Se sembraron 8µl/25µl de reacción y para determinar los tamaños del fragmento de los productos de amplificación fue utilizado un marcador de peso molecular de ADN Hyperlydder II de 200 líneas (Bioline® Catalogo No. BIO-33039), visualizados, analizados y registrados en el documentador de geles Syngene® con luz UV bajo el programa Quantity One® (Gel Doc XR).

1.2.3 Determinación de índices de diversidad de especies de HFMA

Los índices de diversidad se emplearon para medir la diversidad de HFMA a nivel de cada muestra, entre muestras y para todas las 13 muestras analizadas de la región andina de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá. Estos índices se aplicaron a nivel de especie de HFMA (Franke-Snyder, *et al.,* 2001; Zhang, *et al.,* 2004; Rodríguez, *et al.,* 2005; Zhao y Zhao, 2007; Kwaśoa, *et al.,* 2008; Chifflot, *et al.,* 2009).

- ***DENSIDAD*** (DE). DE = N^{o} esporas g^{-1} de suelo
- ***RIQUEZA*** **:** R= N^{o} de Especies g^{-1}; R = (*S*-1)/ ln *N* *Donde* *S*= N° de Especies y *N* N° total de Especies
- ***ABUNDANCIA RELATIVA (AR)*** $AR = \frac{N^{o} \text{ de especie muestra}}{\text{N° total de especies}} \times 100$
- ***FRECUENCIA DE AISLAMIENTO (FA)****.* La frecuencia de aislamiento considera que una especie de HFMA es dominante cuando su abundancia relativa es mayor de 3% y la frecuencia de aislamiento es mayor del 40% (Zhao y Zhao, 2007).

FA= $\frac{N^o \text{ de muestras en que se detecta una especie} \times 100}{N^o \text{ total de muestras}}$

De acuerdo con Zhang , *et al*., (2004), se clasifican las especies como dominantes (FO> 50), muy comunes (FO= 31-50), comunes (FO =10 – 30) y raras (< 10).

- ***ÍNDICE DE DIVERSIDAD SHANON –WIENER (H´):***

  $H' = \sum_{i=1}^{s} p_i \ln p_i$

  Donde: s = N° de especies o Riqueza de especies; p_i = Proporción de individuos de la especie *i* con respeto al total de individuos (Abundancia relativa); n_i / N (n_i N° de individuos de una especie y *N (*Nº total de individuos). Varía entre 1 y 5.

- ***ÍNDICE DE UNIFORMIDAD (E)***: $E = \frac{H'}{H'max}$ Donde H´ es el índice de diversidad y H´max = ln *S* (*S*=N° de especies)

- ***ÍNDICE DE DOMINANCIA DE SIMPSON (D)*** $D = \sum [n_i (n_i - 1) / N(N - 1)]$
  Donde (n_i = N° de individuos de una especie y *N*= N° total de individuos)

- ***ÍNDICE DE DIVERSIDAD DE SIMPSON (D)*** $D = 1 - \sum [n_i (n_i - 1) / N(N - 1)]$
  Donde (n_i = N° de individuos de una especie y *N* = N° total de individuos)

- ***ÍNDICE DE DIVERSIDAD DE SIMPSON – GINI (Y)*** El índice tiene valores de 0 a 100%, valores inferiores al 20% son adecuados, pero por encima de 60% no son adecuados. Es sensible para especies dominantes.

$$Y = \left(1 - \sum_{i=1}^{s} P_i^2\right).100\ (\%)$$

Donde: s =Número o Riqueza de especies; p_i = Proporción de individuos de la especie *i* con respeto al total de individuos

1.2.4 Análisis estadístico

Se realizaron análisis de componentes principales para las variables independientes. Correlaciones entre índices de diversidad, abundancia y riqueza de géneros, especies y morfotipos con características edáficas y altitudinales. Regresiones múltiples para índices de diversidad y variables de abundancia y riqueza con relación a las características edáficas y altitudinales y correlaciones entre variables de diversidad. Ser utilizó el programa SAS. Vrs. 10.

:

1.3 Resultados

1.3.1 Caracterización edáfica

- **Clasificación taxonómica de suelos**:

Las muestras de suelos fueron tomadas de predios cultivados con uchuva, localizados en la región andina de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá, en los municipios Albán, Granada, Mosquera y Zipacón del departamento de Cundinamarca y los municipios Cómbita y Arcabuco en Boyacá (Tabla 1.1.1). El cultivo de uchuva se realiza en un rango altitudinal entre 1500 y 3000 msnm, sobre suelos jóvenes de los Andes clasificados predominantemente dentro del orden de los Inceptisol algunos con presencia de cenizas volcánicas, con un horizonte cámbico por alteraciones físicas y/o químicas (horizonte alterado por exceso de humedad, falta de estructura, pérdidas de bases) y un epipedón ócrico (muy delgado y endurecido). Los suelos de Zipacón y Granada 1 fueron clasificados como Andic Dystrudepts por presentar características ándicas, como presencia de ceniza volcánica; uno o más horizontes con más de 18 cm de grosor; horizontes minerales; densidades menores a 1.0 g cm^{-3}. Los suelos de Granada 2, 3, 4 y Albán fueron clasificados como Dystric Eutrudepts, no presentan carbonatos libres en el suelo y tienen saturaciones de bases mayores del 60%, sobre una superficie mineral. Los suelos de Cómbita, clasificados como Typic Humitropept corresponden a suelos de climas fríos a muy fríos y húmedos a muy húmedos (páramo) de relieves ondulados a quebrados, con posible influencia de cenizas volcánicas, poco evolucionados y con baja saturación de bases. En el municipio de Arcabuco se encontraron suelos Oxic Humitropept, que mantienen las características de los anteriores suelos, pero se caracterizan por presentar niveles medios a altos de hierro y aluminio en alguno de los horizontes.

También se encontraron cultivos de uchuva en suelos del orden Entisol, que se refiere a suelos jóvenes con poco desarrollo de horizontes, y con un epipedón ócrico característico. El poco desarrollo evolutivo se debe a la predominancia de procesos erosivos o a la influencia de planicies de inundación de ríos, condición que los hace muy dinámicos, tal como es el caso de las muestras tomadas en el municipio de Mosquera, Cundinamarca, cuyos suelos presentan niveles freáticos altos y alta saturación de agua, con drenaje natural pobre (Tabla 1.1.2).

Tabla 1.1.1 Localización geográfica y altitudinal de sitios de muestreos

DEPARTAMENTO	MUNICIPIO	MUESTRA	LOTE	ALTUTUD	COORDENADAS	
				msnm	NO	W
CUNDINAMARCA	ZIPACÓN	ZIP1- Z1	1-Uchuva	2675	4°46´26.24"	074°22´39.4"
		ZIP2-Z2	2-Uchuva arveja	2627	4°46´26.24"	074°22´39.4"
	GRANADA	GRA1-G1	1-Finca D. Castañeda	2380	4°31´17.70"	074°21´34.5"
		GRA2-G2	2-Guadalajara	2302	4°30´53.10"	074°21´36.6"
		GRA3-G3	3-Lote 1 Arriba	2250	4°31´23.10"	074°21´35.6"
		GRA4-G4	4-Lote 2 Abajo	2000	4°31´61.30"	074°21´33.1"
	MOSQUERA	MOS-M	Tibaitatá,Lote 5	2560	4°46´61.30"	074°12´13.1"
	ALBÁN	ALB-A	La Flora	1636	4°55´03.04"	074°28´57.9"
BOYACÁ	CÓMBITA	COM1-C1	San Peter 1-Eucalipto	2869	5°38´36.00"	073°25´56.0"
		COM2-C2	San Peter 2-Eucalipto	2930	5°37´36.00"	073°24´56.0"
		COM3-C3	SanPeter Bajo	2750	5°36´28.00"	073°23´45.0"
	ARCABUCO	ARC1-Ar1	Los Alisos	2572	5°45´54.20"	073°26´45.5"
		ARC2-Ar2	La Loma	2636	5°44´56.70"	073°26´39.0"

- **Análisis químico y físico de suelos:** En la Tabla 1.1.2 se presentan algunas de las características de los suelos muestreados en épocas seca y húmeda, donde se especifica su localización, nomenclatura usada en estudio, clasificación taxonómica, altitud, pH, contenido de MO, fósforo (P) y presencia o no de ceniza volcánica.

Los resultados indican que durante la época húmeda se registraron pHs entre 4,9 y 6,0, con porcentajes de materia orgánica variables, con valores que oscilaron entre 6,1% y 17,8%, y con niveles de P entre 3,6 mg kg^{-1} para el municipio de Albán y 62,4 mg kg^{-1} para Cómbita 2. Se detectó presencia de ceniza volcánica en los suelos de Zipacón 1, 2, Granada 1, 2 y Albán.

Durante la época seca, se observaron cambios en las características químicas del suelo, encontrándose valores de pH entre 5,0 y 5,3, siendo más ácidos que en época húmeda, posiblemente por lavado de algunas bases; la materia orgánica fluctuó entre 9,3 y 14,7%, en donde la reducción de la MO con respecto a la época húmeda, puede ser explicada por el aumento en los procesos erosivos y de remoción en masa en suelos de ladera; los niveles P variaron entre 30 y 80 mg kg^{-1}, siendo mayores los niveles de P encontrados en época húmeda con relación a la época seca, posiblemente debidos a las prácticas de fertilización realizadas durante el cultivo.

:

En el anexo 1.1. se pueden observar en forma detallada los análisis químicos de suelos para cada una de las épocas de muestreo (Tablas 1.1.1 - 1.1.4).

Para época húmeda, los suelos de Cundinamarca presentaron niveles de acidez intercambiables (0,1-0,3 cmol kg^{-1}) menores a los de Boyacá (0,64-1,8 cmol kg^{-1}) y con bajos niveles de Al intercambiable y de saturación de Al, mientras que en Boyacá la saturación de aluminio varió entre 3 y 37%, con un rango de Al intercambiable entre 0,31 y 1,45 cmol kg^{-1}, los cuales no son considerados limitantes para el desarrollo del cultivo de la uchuva. Se observaron bajos niveles de B en la mayoría de los suelos. En general se presentaron desbalances en las relaciones entre bases, con predominio de Ca, debido a las frecuentes prácticas de uso de enmiendas en las zonas de producción.

Tabla 1.1.2. Características de los suelos muestreados. Épocas húmeda y seca

Localidad	Nomenclatura	Clasificación Taxonómica	Altitud	pH		MO (%)		P (mg.kg^{-1})		Ceniza Volcánica	
			msnm	Húmeda	Seca	Húmeda	Seca	Húmeda	Seca	Si	No
Zipacón	ZIP1- Z1	Andic Dystrudepts	2675	5,90	5,10	16,00	11,15	24,30	49,00	x	
	ZIP2-Z2	Andic Dystrudepts	2627	6,00	5,10	17,80	13,15	13,80	39,00	x	
Granada	GRA1-G1	Andic Dystrudepts	2380	5,90	5,18	16,60	13,63	32,60	63,10	x	
	GRA2-G2	Dystric Eutrudepts	2302	5,50	5,18	22,50	14,34	54,00	50,40	x	
	GRA3-G3	Dystric Eutrudepts	2250	5,50	5,15	14,70	12,68	12,00	30,30	x	
	GRA4-G4	Dystric Eutrudepts	2000	5,40	5,00	8,30	9,34	5,00	30,40	x	
Mosquera	MOS-M	Aeric Epiaquents	2560	5,60	5,10	6,10	14,22	35,00	53,00		x
Albán	ALB-A	Dystric Eutrudepts	1636	6,00	5,14	12,80	12,92	3,60	70,10	x	
Cómbita	COM1-C1	Typic Humitropept	2869	4,90	5,30	7,10	14,40	32,70	53,10		x
	COM2-C2	Typic Humitropept	2930	5,00	5,21	8,60	14,60	62,40	62,20		x
	COM3-C3	Typic Humitropept	2750	5,20	5,20	10,70	14,46	15,80	36,80		x
Arcabuco	ARC1-Ar1	Oxic Humitropept	2572	5,60	5,07	8,30	12,58	9,40	81,80		x
	ARC2-Ar2	Oxic Humitropept	2636	5,00	5,11	9,40	11,97	19,60	68,30		x

Para época seca se registran incrementos en la acidez intercambiable, encontrándose valores en Cundinamarca cercanos a 1 cmol kg^{-1}, saturaciones Al entre 11 y 14% y contenidos de Al entre 0,56 y 0,71 cm kg^{-1}; mientras que en el departamento de Boyacá se encontraron valores de acidez intercambiable entre 0,8 y 0,97 cmol kg^{-1}, con saturaciones de Al entre 6,9 y 12,8% y contenidos de Al entre 0,49 y 0,73 cmol kg^{-1}. Se observaron bajos valores de B y de bases intercambiables, con una reducción en la saturación de Ca, mientras que se incrementó ligeramente la saturación de Mg, con respecto a la observada en época húmeda.

En relación a los análisis de las propiedades físicas de los suelos, los resultados se ilustran en el Anexo 1.1 (Tablas 1.1.5 y 1.1.6). Las principales diferencias observadas muestran que los suelos de Cundinamarca presentaron valores de resistencia a la penetración (MPa) menores con relación a los suelos de Boyacá. Suelos con valores superiores a 1 MPa son considerados compactados para algunas de las especies cultivadas, esta característica se pudo observar en suelos de Cundinamarca a partir de una profundidad de 10 cm, mientras que en Boyacá estos niveles de compactación se reportan desde los 5 cm. Sin embargo, en el caso de la uchuva los suelos con altos limitantes por compactación (2 MPa) se presentaron a partir de los 10 cm de profundidad en ambos departamentos. La mayoría de los suelos de Cundinamarca se caracterizaron por tener texturas con predominio de arcillas, posiblemente por la presencia de cenizas volcánicas, cuyo tamaño de partícula es similar al de las Ar, situación que se reflejó en una mayor capacidad de retención de humedad, mientras que en el departamento de Boyacá predominaron texturas arenosas.

1.3.2 Caracterización de Comunidades de HFMA.

El primer acercamiento a las comunidades de HFMA en cultivos de uchuva se hizo a través de la evaluación de la presencia de la asociación simbiótica planta-HFMA a través de la medición de los porcentajes de colonización de las raíces de uchuva y del número total de esporas presentes en la rizósfera de la planta de uchuva, para constatar la interacción de dichas comunidades de HFMA con la planta. Posteriormente, las esporas fueron separadas en morfotipos (Total resultante 22) a nivel de estereoscopio para su posterior identificación a nivel de especie con base en el estudio de la morfología de esporas.

La caracterización de las comunidades de HFMA incluyó su identificación taxonómica y molecular a nivel de especie, así como su distribución en los departamentos de Cundinamarca y de Boyacá, para las épocas húmeda y seca. La caracterización de las comunidades de HFMA se realizó a partir de muestras tomadas en tierras cultivadas con uchuva, a través de un transecto altitudinal que en el caso de Cundinamarca varió entre 1636 y 2675 msnm, mientras que en el departamento de Boyacá se muestrearon suelos entre 2572 y 2869 msnm.

:

Colonización: Con el propósito de corroborar el establecimiento de la simbiosis en los cultivos seleccionados se realizaron mediciones del porcentaje de colonización natural de raíces de plantas de uchuva cultivadas. En La figura 1.1.3 se presentan los porcentajes de colonización de raíces en época húmeda y seca, para cada uno de los municipios objeto de estudio.

Los resultados experimentales muestran que los mayores porcentajes de colonización se presentaron durante el período de lluvias para la mayoría de los municipios, excepto para G1, A2 y A, con valores entre 7,4 y 68,5 %, donde se destacan por su mayor porcentaje de colonización los municipios G4, A1, C3 y G2 y los menores valores en G1, A2 y Z2. Mientras que en época seca, el rango de colonización estuvo entre 2 y 22%, los mayores valores se registraron en G1, G4, A y A2 y los menores en G3, C1 y Z2. Es importante destacar que para todas las muestras evaluadas se registró presencia de HFMA asociados a la raíz de plantas uchuva independiente de los porcentajes de colonización, lo que demuestra que se trata de una especie micotrófica.

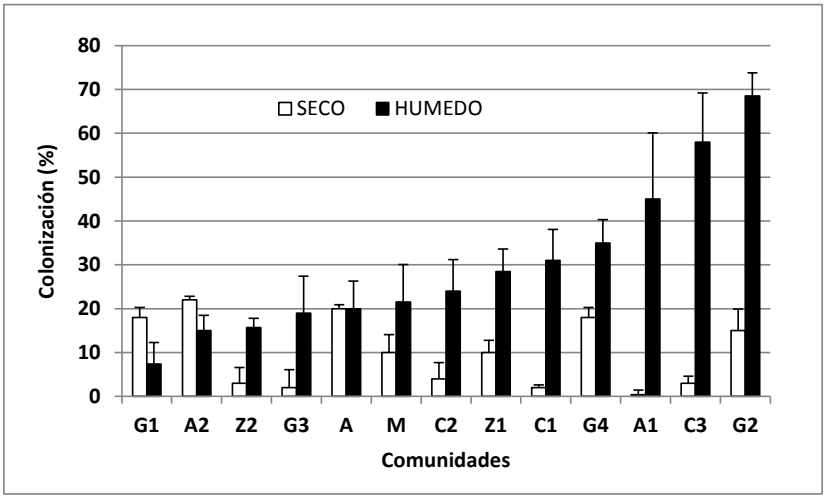


Figura 1.1.3 Niveles de colonización (%) natural de raíces de uchuva por HFMA, en dos épocas de muestreo, seca y húmeda (promedio de 10 observaciones)

Las variaciones en colonización suelen estar influenciadas por factores de clima, de suelo y de estado fenológico de las plantas. En general los muestreos se realizaron en cultivos que estaban iniciando su ciclo de producción, para reducir interferencias debidas a la edad de la planta. Es interesante observar que los mayores niveles de colonización en época húmeda, se presentan asociados a un menor número de esporas y una menor diversidad.

Número de esporas de HFMA: Durante la época húmeda el número de esporas varió entre 20 y 120 esporas $10g^{-1}$ de suelo; los mayores números de esporas, se presentaron en los municipios de A y C1 y la menor cantidad se registró en Z1. Sin embargo, fue la época seca la que presentó los valores más altos en el número de esporas con valores entre 170 y 1531 esporas 10 g^{-1} de suelo, en G3 y G4, respectivamente.

En la figura 1.1.4 se pueden observar las relaciones entre altitud y número de esporas para la época húmeda (A) y seca (B). Así, en época húmeda se presentó una correlación negativa, debido a que a menor altitud se registró el mayor número de esporas. Por lo contrario, durante la época seca, la correlación encontrada fue positiva, dado que a mayor altitud se observó un mayor número de esporas. Estos resultados concuerdan con publicaciones que muestran cómo bajo condiciones de estrés hídrico las plantas esporulan incrementando la producción de esporas g^{-1} de suelo (Caproni, *et al.,* 2003; Souza, *et al.,* 2003; Tchabi, *et al.,* 2008; Roveda, *et al.,* 2012 y Pagano, *et al.,* 2013).

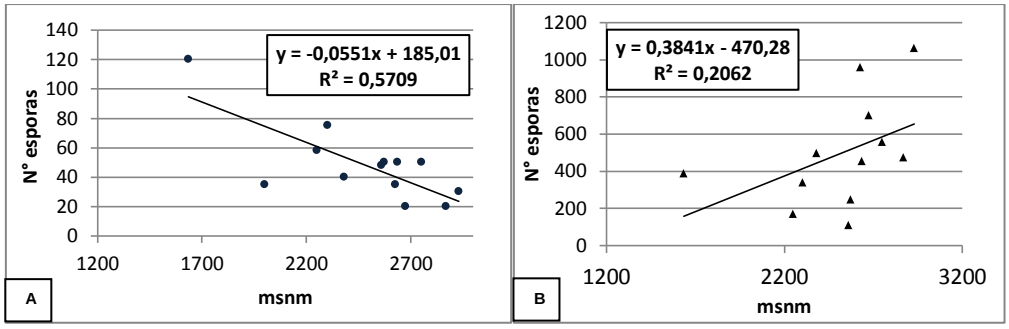


Figura 1.1.4. Relación entre altitud y número de esporas de HFMA en suelos cultivados con uchuva de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda (A) y seca (B).

- **Identificación taxonómica de géneros y especies de HFMA:**

A partir de la descripción morfológica de las esporas se identificaron 46 especies, agrupadas en 16 géneros, 11 familias y 5 órdenes, que ilustran la gran diversidad de HFMA encontrada en suelos andinos colombianos.

:

Orden Glomerales: Dentro de este orden se identificó el mayor número de especies (21), agrupadas en 5 géneros y dos familias de la siguiente manera: para la familia Glomeraceae se identificaron esporas pertenecientes al género *Glomus* correspondientes a 10 especies diferentes. En el género *Funneliformis* se identificaron 4 especies, una especie en el género *Simioglomus* y una en el género *Septoglomus*. Para la familia Claroideoglomaceae, solamente se identificaron esporas correspondientes al género *Claroideoglomus* que correspondieron a cinco especies.

Orden Diversisporales: En este orden se identificaron 15 especies, agrupadas en 4 familias y 5 géneros, de la siguiente manera: 2 especies del género *Diversispora*, familia Diversisporaceae: 2 del género *Entrophospora,* familia Entrophosporaceae*;* 9 del género *Acaulospora* y 1 especie del género *Kuklospora* pertenecientes a la familia Acaulosporaceae y 1 del género *Pacispora* perteneciente a la familia Pacisporaceae.

Orden Gigasporales: En las muestras evaluadas se presentaron 3 especies agrupadas en 2 familias: 1 especie del género *Scutellospora,* familia Scutellosporaceae y 2 especies de los géneros *Racocetra* y *Cetraspora* correspondientes a la familia Racocetraceae.

Orden Archeosporales: Se aislaron e identificaron 5 especies. En la familia Archeosporaceae, 2 especies en el género *Archeospora* y 1 del género *Intraspora y* de la familia Ambisporaceae, 2 especies en el género *Ambispora*.

Orden Paraglomerales: A partir de las muestras de suelo, se identificaron 2 especies correspondientes al género *Paraglomus*, familia Paraglomaceae.

La distribución de especies y géneros de HFMA identificados en cada una de las localidades de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá, en ambas épocas (seca y húmeda) estudiadas se puede observar en las tablas 1.1.3 y 1.1.4. Los resultados muestran 23 especies para Albán, 12 especies para Mosquera, 25 para Zipacón y 35 especies para el municipio de Granada, presentando este último municipio la mayor diversidad de especies de HFMA. En Boyacá se identificaron 26 especies en el Municipio de Cómbita y 17 en el Municipio de Arcabuco.

Albán (A): Se identificaron 23 especies correspondientes a los géneros *Glomus* (7); *Funneliformis* (3); *Simioglomus* (1); *Claroideoglomus* (2); *Diversispora* (1); *Acaulospora* (3), *Pacispora* (1); *Scutellospora* (1); *Racocetra* (1); *Cetraspora* (1); *Intraspora* (1) y *Ambispora* (1). Es interesante observar la composición de la comunidad de este suelo, en donde hay una diversidad mayor de especies de *Glomus*.

Mosquera (M): Las especies identificadas en esta comunidad fueron 12, correspondientes a los géneros: *Glomus* (3); *Funneliformis* (2); *Claroideoglomus* (3); *Acaulospora* (1); *Pacispora* (1); *Racocetra* (1) e *Intraspora* (1).

Zipacón (Z1, Z2): En los dos sitios de muestreo se encontraron 25 especies, distribuidas de la siguiente manera: *Glomus* (8); *Funneliformis* (4); *Claroideoglomus* (3); *Entrophospora* (2); *Acaulospora* (2); *Pacispora* (1); *Scutellospora* (1); *Intraspora* (1); *Archeospora* (1); *Ambispora* (1) y *Paraglomus* (1).

Granada (G1, G2, G3, G4): Este municipio presentó el mayor número de especies (35), correspondientes a *Glomus* (9), *Funneliformis* (4), *Septoglomus* (1), *Claroideoglomus* (3), *Diversispora* (2), *Entrophospora* (2), *Acaulospora* (6), *Pacispora* (1), *Scutellospora* (1), *Racocetra* (1); *Cetraspora* (1), *Intraspora* (1); *Ambispora* (1), *Intraspora* (1) y *Paraglomus* (1).

Cómbita (C1, C2, C3): En los tres suelos muestreados se identificaron 26 especies, las cuales pertenecían a los géneros *Glomus* (7); *Funneliformis* (1); *Claroideoglomus* (4); *Simioglomus* (1); *Entrophospora* (2); *Acaulospora* (3); *Kuklospora* (1); *Pacispora* (1); *Scutellospora* (1); *Racocetra* (1); *Cetraspora* (1); *Archeospora* (1); *Ambispora* (1) y *Paraglomus* (1).

Arcabuco (A1, A2): Se identificaron 17 especies de los géneros *Glomus* (6); *Funneliformis* (1); *Simioglomus* (1); *Claroideoglomus* (2); *Diversispora* (2), *Entrophospora* (2), *Acaulospora* (2) y *Ambispora* (1).

:

Tabla 1.1.3 Distribución de géneros y especies de HFMA en muestras de suelo cultivadas con uchuva, en un transecto altitudinal entre 1636 y 2675 msnm del departamento de Cundinamarca.

Localidades	ALBÁN		MOSQUERA		ZIPACÓN 1		ZIPACÓN 2		GRANADA 1		GRANADA 2		GRANADA 3		GRANADA 4	
Período de muestreo	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC
Géneros y especies																
G.lomus macrocarpum	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
G.lomusbrohutii		*			*	*			*	*	*	*	*	*	*	*
G.lmus intraradices	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*			*	*
G.lomus gregatum																*
Glomus irregulare		*				*										
G.lomus isnuosum		*														
G.lomus microcarpus		*		*		*	*	*	*	*			*	*	*	*
Glomus sp-1					*	*	*	*			*	*			*	*
Glomus sp 2.						*						*				*
Glomus fasciculatum						*						*				*
Glomus proliferus	*	*									*	*			*	
Funneliformis mosseae	*	*	*	*				*			*	*			*	*
Funneliformis geosporus	*			*	*	*										*
Funneliformis coronatus						*										*
Funneliformis monosporus		*				*										*
Simioglomus hoi		*														
Septoglomus constricum																*
Claroideoglomus claroideum	*	*	*	*		*	*	*		*	*	*		*	*	*
Claroidoeglomus etunicatum		*				*		*		*	*	*		*	*	*
Claroideoglomus drummondii				*												
Claroideoglomus luteum				*			*	*			*	*		*	*	*
Claroideoglomus walkeri												*				
Diversispora celata	*															*
Diversispora versiformis																*
Entrophospora infrequens					*	*		*		*	*	*			*	*
Entrophospora nevadensis						*		*				*				*
Acaulospora longula											*				*	*
Acaulospora morrowiae					*	*	*	*								*
*Acaulospora sp **		*										*				*
Acaulospora sp2																
Acaulospora sp 3								*				*			*	*
Acaulospora scrobiculata	*	*		*												
Acaulospora rehmii	*	*														
Acaulospora spinosa																*
Acaulospora denticulata									*	*			*	*		*
Kuklospora colombiana																
Pacispora	*	*	*	*		*		*							*	*
Scutellospora nodosa	*	*						*		*	*	*			*	*
Racocetra tropicana		*	*	*							*	*			*	*
Cetraspora pellucida	*	*								*		*			*	*
Intraspora		*	*	*	*	*									*	*
Archeospora troppei					*	*										
Ambispora sp	*	*														*
Ambispora appendicula					*	*										
Paraglomus occultum						*		*								*
Paraglomus laccatum																
Especies	13	21	7	12	10	21	7	15	4	9	13	19	4	7	18	33

Localidades: Cundinamarca: Albán (A); Mosquera (M); Zipacón (Z); Granada (G);
HUM: Húmedo., SEC :Seco

Tabla 1.1.4. Distribución de géneros y especies de HFMA en muestras de suelo cultivadas con uchuva, en un transecto altitudinal entre 2572 y 2869 msnm, del departamento de Boyacá.

Localidades	CÓMBITA 1		CÓMBITA 2		CÓMBITA 3		ARCABUCO 1		ARCABUCO 2		TOTAL HUMEDO	TOTAL SECO
Período de muestreo	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC	HUM	SEC		
Géneros y especies												
G.lomus macrocarpum	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	13	13
G.lomusbrohutii	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	10	11
G.lmus intraradices				*			*	*	*	*	8	9
G.lomus gregatum						*		*			0	3
Glomus irregulare								*			0	3
G.lomus isnuosum				*							0	2
G.lomus microcarpus	*	*		*	*	*				*	6	11
Glomus sp-1											4	4
Glomus sp 2.				*							0	4
Glomus fasciculatum											0	3
Glomus proliferus											3	2
Funneliformis mosseae		*	*	*					*	*	6	8
Funneliformis geosporus											2	3
Funneliformis coronatus											0	2
Funneliformis monosporus											0	3
Simioglomus hoi						*		*			0	3
Septoglomus constricum											0	1
Claroideoglomus claroideum	*	*	*	*	*	*			*	*	9	12
Claroidoeglomus etunicatum	*	*	*	*		*			*	*	5	11
Claroideoglomus drummondii	*	*									1	2
Claroideoglomus luteum				*							3	6
Claroideoglomus walkeri											0	1
Diversispora celata									*	*	2	2
Diversispora versiformis										*	0	2
Entrophospora infrequens			*	*		*		*	*	*	5	9
Entrophospora nevadensis				*		*		*		*	0	8
Acaulospora longula											2	1
Acaulospora morrowiae											2	3
*Acaulospora sp **											0	3
Acaulospora sp2										*	0	1
Acaulospora sp 3	*	*		*							2	5
Acaulospora scrobiculata	*	*									2	3
Acaulospora rehmii									*		2	1
Acaulospora spinosa					*	*	*	*			2	3
Acaulospora denticulata							*	*			3	4
Kuklospora colombiana					*	*	*	*			2	2
Pacispora		*	*	*							4	7
Scutellospora nodosa		*	*	*							4	7
Racocetra tropicana						+					3	4
Cetraspora pellucida				*							3	5
Intraspora											3	4
Archeospora troppei			*								2	1
Ambispora sp										*	1	3
Ambispora appendicula			*								2	1
Paraglomus occultum											0	3
Paraglomus laccatum				*							0	1
Especies	8	11	10	17	6	12	6	11	9	13	31	46

Localidades: Boyacá: Cómbita (C), Arcabuco (Ar)
HUM: Húmedo., SEC :Seco

:

Es importante anotar que se encontraron 3 tipos de esporas que no habían sido descritas con anterioridad: 2 de ellas correspondieron al género *Glomus* y la otra se encontró dentro el género *Acaulospora* (Comunicación personal F. Oehl y E. Sieverding), las cuales fueron aisladas de los suelos de Granada, Zipacón y Cómbita.

En el transecto altitudinal (1636-2675 msnm) correspondiente a los suelos de Cundinamarca, cultivados con uchuva se encontraron, en zonas consolidadas de producción de uchuva (más de 20 años) entre 4 y 18 especies en época húmeda y entre 18 y 33 especies en época seca, mientras que en el transecto altitudinal del departamento de Boyacá (2572 a 2869 msnm) se identificaron entre 6 y 13 especies en época húmeda y entre 11 y 17 en época seca, considerada esta como una zona nueva en el cultivo de la uchuva (entre 5-7 años)

Es importante destacar que en las zonas consolidadas del cultivo de uchuva en suelos del departamento de Cundinamarca no se identificaron 5 especies de HFMA: *Acaulospora* sp*2; A. scrobiculata; A. rehmii, K. colombiana y P. laccatum.* Por su parte, en las de producción reciente del cultivo en Boyacá no se identificaron 13 especies de HFMA: *Glomus* sp1, *G. fasciculatum, G. proliferus, F. geosporum, F. coronatus, F. monosporum, S. constrictum, C. walkerii, A. longula, A. morrowiae, Acaulospora* sp1*, Intraspora* sp*. y P. occultum.*

- **Identificación de HFMA por métodos moleculares**:

Para la identificación molecular de HFMA a partir de esporas, se requiere contar con cebadores universales, que permitan una primera amplificación del ADNr, además de seleccionar cebadores específicos que permitan la clasificación a nivel de género o especie, con la identificación de bandas específicas, las cuales ya han sido reportadas para cada cebador, o mediante una aproximación de su identificación por comparación con bases de datos de secuencias, existentes.

En la tabla 1.1.5 se pueden observar los cebadores empleados en las diversas amplificaciones de ADN de HFMA y en la Figura 1.1.5 se observan los sitios de anillamiento de los diferentes cebadores empleados. Los sitios de anillamiento permiten evaluar regiones conservadas del ADNr (18S, 5.8S o 28S) o regiones variables (ITS) o ambas, con el fin de encontrar la combinación que permita un mayor acercamiento a la identificación del HFMA.

Tabla 1.1.5. Lista de cebadores empleados para PCR de HFMA.

Nombre del Cebador	Secuencia del Cebador	Región	T (°C)
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	5.8s – ITS2	52.1
NS5	AACTTAAAGGAATTGACGGAAG	SSU	50.9
ITS1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGATA	SSU	57
GLOM 5.8R	TCCGTTGTTGAAAGTGATC	SSU	50.2
GIGA 5.8R	ACTGACCCTCAAGACKGTG	ITS1-SSU	56.0
ACAU1660	TGA GAC TCT CGG ATC GG	SSU	58.5
ARCH1311	TGC TAA ATA GCC AGG CTG Y	SSU	53.8
LECT1670	GAT CGG CGA TCG GTG AGT	SSU	63.0

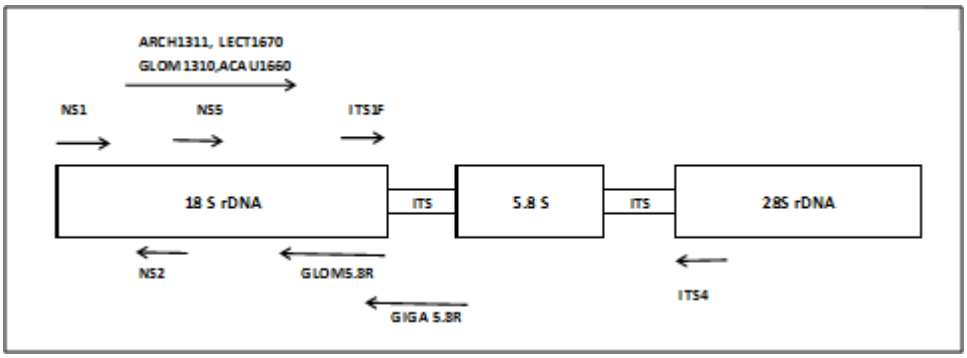


Figura 1.1.5 Representación de los genes del ADN ribosomal (ADNr), con sus respectivos sitios de anillamiento. Fuente: Redecker, 2000.

Con el propósito de obtener una alta calidad en la amplificación de ADN y debido a las dificultades para la obtención de ADN de esporas en calidad y cantidad suficiente para su amplificación, se realizaron ensayos previos para determinar número de esporas óptimas para la obtención del ADN, así como los mejores tratamientos de desinfección de forma que no afectaran ni la calidad ni la cantidad de ADN. Se determinaron los números mínimos de esporas para 4 especies de HFMA*, Kuklospora colombiana, Glomus sp, Gigaspora roseae y Acaulospora mellea*,

:

encontrándose que para *Entrophospora y Acaulospora* se requieren 100 esporas, 20 de *Glomus* y 25 de *Gigaspora,* para obtener una adecuada amplificación empleando como cebador ITS1 – ITS4, siguiendo el protocolo de desinfección de esporas mencionado en la metodología.

El primer paso en el proceso de identificación fue la verificación de amplificación del ADN extraído de las muestras con cebadores universales. En la Figura 1.1.6 se pueden observar los resultados de amplificación con la técnica de PCR para esporas, usando las 13 muestras de suelos bajo estudio, con cebadores universales (NS5/ITS4) en las cuales se generaron fragmentos sencillos de aproximadamente 1000pb. Este tamaño de banda visualizado en los geles, fue similar a lo reportado en estudios previos de Redecker, (2000) y Velandia, (2006) quienes no pudieron inicialmente visualizar las bandas, posiblemente debido a calidad o concentración del ADN, pero que confirmaron posteriormente la amplificación del ADN proveniente del HFMA de la muestra.

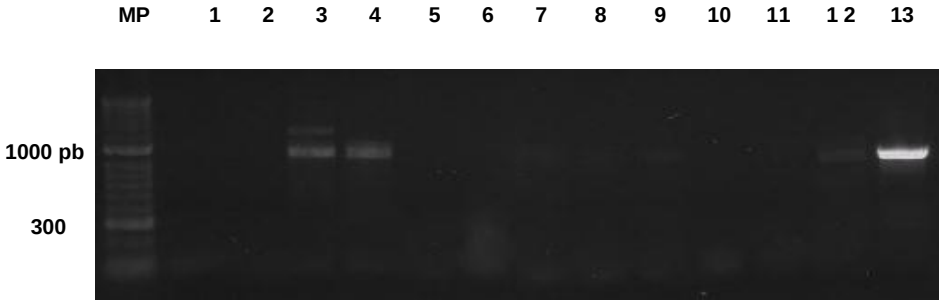


Figura 1.1.6. Amplificación obtenida a partir de los cebadores universales NS5/ITS4 y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. CARRILES (1) A; (2): C1; (3):C2; (4): C3; (5) G2; (6): A2; (7): G3; (8): A1, (9): G4; (10): Z1; (11): Z2; (12): G1, (13): CONTROL POSITIVO.

Una vez estandarizadas las condiciones de manejo de las esporas, en cuanto a su número y forma de desinfección para la adecuada amplificación mediante el uso de cebadores universales, se procedió a realizar PCR anidada, empleando cebadores específicos en la segunda PCR, que son los que permiten identificar los géneros y especies de HFMA. Los cebadores universales empleados fueron (NS5/ITS4) combinados con los cebadores específicos para cada uno de los aislamientos (ITS1F/GLOM5.8R), (ITS1F/GIGA5.8R), (ITS4/ACAU1660), (ITS4/ARCH1311), (ITS4/LECT1670). Cada cebador permite la identificación de especies correspondientes a las familias Glomeraceae (GLOM); Gigasporaceae (GIGA), Acaulosporaceae (ACAU), Archeosporaceae (ARCH).

En las figuras que se presentan a continuación se pueden ver algunos ejemplos de bandas detectadas para diversas combinaciones de cebadores universales y específicos que permitieron la identificación de algunos HFMA. En la Figura 1.1.7, se pueden observar las bandas obtenidas con el uso de cebadores universales (NS5/ITS4) y cebadores específicos (ITS1F/GLOM 5.8R), con los cuales se obtuvo un fragmento sencillo de aproximadamente 200pb, el cual corresponde exactamente al reportado en los estudios de Redecker, (2000) y Velandia, (2006), para identificar especies de la familia Glomeraceae.

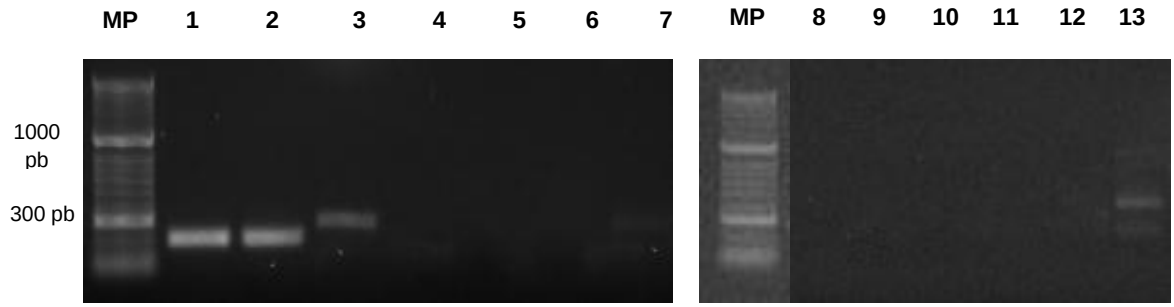


Figura 1.1.7. Amplificación con la técnica molecular PCR anidada (Nested-PCR), con ITS1F/GLOM 5.8R y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. CARRILES (1) A 1, (2) A2, (3) C1, (4): G2, (5): C3, (6) Z2, (7): C2, (8): G3, (9): G4, (10): A, (11): Z1, (12): G1, (13): CONTROL POSITIVO.

Para la PCR anidada con los cebadores (ITS1F/GIGA 5.8R), se obtuvo un fragmento sencillo de aproximadamente 300pb, cuyo tamaño también corresponde exactamente al reportado por Redecker, (2000) y Velandia, (2006), mientras que para la PCR anidada con los cebadores (ITS4/LECT1670), se obtuvo en fragmento sencillo de aproximadamente 700pb, solamente para la muestra de Mosquera (Figura 1.1.8).

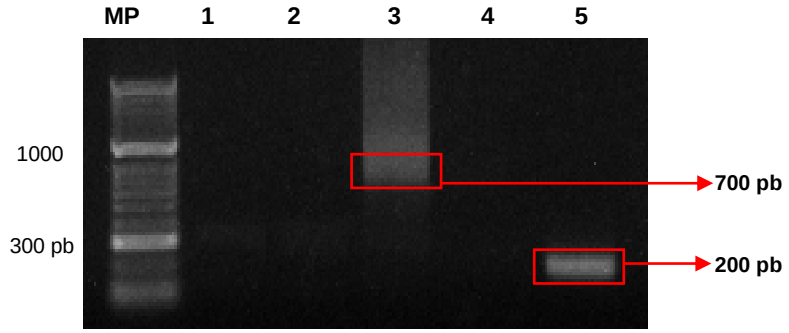


Figura 1.1.8. PCR anidada (Nested-PCR), utilizando los cebadores (ITS4/LECT1670) y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. CARRILES (1): M-cebador GIGA5.8R, (2): M-cebador ACAU1660, (3): M-cebador LECT1670, (4): M-cebador ARCH1311, (5): M cebador GLOM 5.8R

:

Los resultados de la PCR anidada con los cebadores (ITS4/ACAU1660) en donde se obtuvo un fragmento sencillo de aproximadamente 300pb se pueden observar en la Figura 1.1.9; mientras que en la figura 1.1.0 se ilustran las bandas obtenidas para la PCR anidada con los cebadores (ITS4/ARCH1311), donde se obtuvo un fragmento sencillo de aproximadamente 700pb.

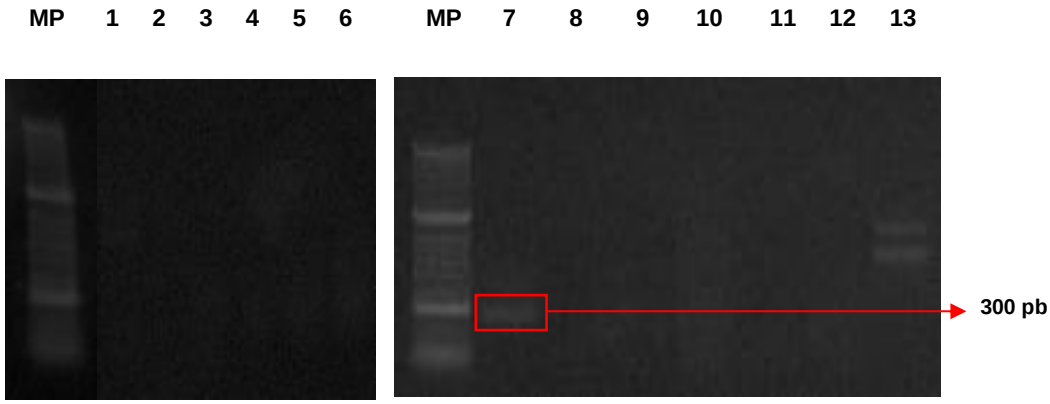


Figura 1.1.9. Amplificación con PCR anidada (Nested-PCR), cebadores ITS4/ACAU1660 y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. Carriles: (1) A1, (2) A2, (3) C1, (4): G2, (5): C3, (6) G1, (7): C2, (8): G3, (9): G 4, (10): A, (11): Z1, (12): Z2, (13): CONTROL POSITIVO.

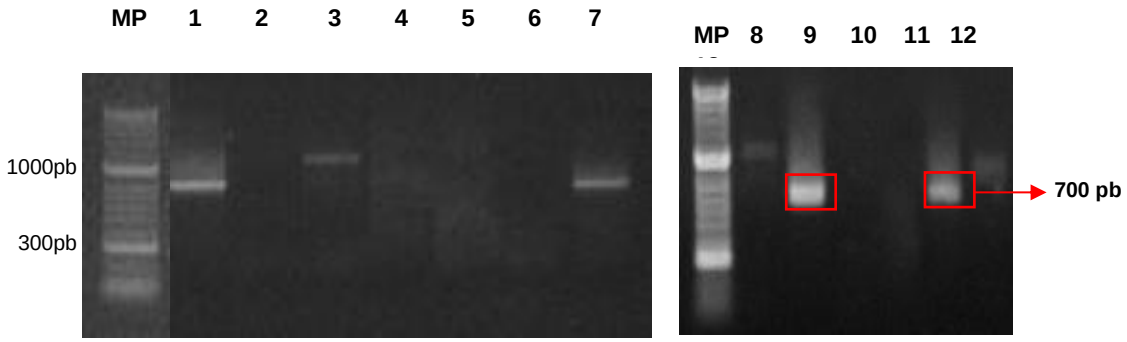


Figura 1.1.10. PCR anidada (Nested-PCR), con ITS4/ARCH1311 y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. CARRILES (1) Z1, (2) Z2, (3) A, (4): G2, (5): C3, (6) A1, (7): C2, (8): G3, (9): G4, (10): C1, (11): A2, (12): G1, (13): CONTROL POSITIVO.

De acuerdo a lo anterior y con base en los reportes de Redecker (2000), los HFMA identificados en cada muestra, pueden observarse en la tabla 1.1.6.

Tabla 1.1.6. Especies de HFMA identificadas por métodos moleculares, a partir de esporas

MUESTRA	ESPECIE DE HFMA	CEBADORES
Z1	*G. geosporum; G. caledonium; G. clarum; G.sinuosum; G.coremioides*	Universales NS5/ITS4 Específicos R: GLOM5.8R F:ITSF1
Z2	*G. geosporum; G. caledonium; G. clarum; G.sinuosum; G.coremioides*	Específicos R:GLOM5.8R F:ITSF1
A1	Sin definir	Universales NS5/ITS4
A2	Sin definir	Ninguno
C1	Sin definir	Ninguno
C2	*A. lacunose; A. morrowiae; A. mellea*	Universales NS5/ITS4 Específicos ACAU1660 ITS4
C3	Sin definir	Universales NS5/ITS4
A	*G.decipiens; G. albida; G. roseae; S heterogama; S. pellucida*	Específicos R:GIGA5.8R F:ITSF1
G1	*Acaulospora gerdemannii*	Universales NS5/ITS4 Específicos ARCH1311 ITS4
G2	Sin definir	Universales NS5/ITS4
G3	Sin definir	Ninguno
G4	*Acaulospora gerdemannii*	Universales NS5/ITS4 Específicos ARCH1311 ITS4
M		Universales NS5/ITS4 Específicos GLOM5.8R ITSF1 LECT1670 ITS4

Los resultados obtenidos mostraron en general un número muy bajo de especies identificadas con el uso de los cebadores seleccionados, constituyéndose en un limitante para la identificación de las especies de HFMA a partir de esporas, debido a las dificultades en la obtención de ADN en cantidad y calidad suficiente para su amplificación con los cebadores utilizados. Adicionalmente, existen restricciones en el número de esporas obtenidas de las diversas comunidades, que no permiten alcanzar adecuados niveles de ADN para ser detectadas por la PCR. Por otra parte, la calidad del ADN en muchos casos no fue adecuada debido a la interferencia producida por la materia orgánica y el alófano que afectan la amplificación del ADN. Finalmente, algunos de los

:

cebadores empleados no permiten hacer una identificación a nivel de especie, y al hacer el análisis de las secuencias, las bases de datos no cuentan con información suficiente para la identificación de las muestras.

Las anteriores consideraciones permitieron concluir que la identificación de HFMA por métodos moleculares a nivel de esporas fue insuficiente para la caracterización a nivel de especie para este estudio, razón por la cual los análisis posteriores hicieron énfasis en la clasificación e identificación morfológica a nivel de especie. Esta actividad se realizó con el apoyo y asesoría de expertos internacionales, para lograr una mayor confiabilidad en la identificación de los HFMA, considerando que es una labor dispendiosa y que requiere de una amplia experiencia y dedicación.

Similares resultados fueron observados por Gamper *et al.,* (2009); Courtney *et al*., (2012); Shi *et al.,* (2012); Feng y Zhang, (2013); Wetzel *et al.,* (2014), quienes encontraron dificultades para identificar taxas poco abundantes y en extracción de ADN de esporas y cebadores que no amplifican con igual eficiencia las diferentes familias de HFMA. Wetzel, *et al.,* (2014), mencionan que la identificación morfológica de especies permite mayor diferenciación de taxas en comunidades y permite detectar cambios en composición y diversidad de HFMA, asociados a cambios ambientales, con mayor nivel de resolución que los métodos moleculares.

1.3.3 Índices de diversidad de comunidades de HFMA con base en especies

Los índices de diversidad permiten realizar un análisis comparativo de la diversidad existente entre muestras o al interior de las mismas. Los resultados presentados a continuación se obtuvieron con base en la información relacionada con las especies identificadas en cada muestra y para cada época de muestreo. Los datos relacionados con los índices de diversidad se pueden observar en el Anexo 1.2 (Tablas 1.2.1 - 1.2.5).

- **Número de especies de HFMA:**

Uno de los índices más comúnmente empleado es el número o densidad de especies en una muestra de suelo, que permite cuantificar en forma global la diversidad de HFMA. En la Figura

1.1.11 se puede observar el número de especies identificadas en cada muestra durante las épocas húmeda y seca. El total de especies en época húmeda fue de 31, mientras que en época seca fue de 46. Los mayores números de especies se observaron en la muestra G4, seguido por A, independientemente de la época de muestreo, mientras que los menores valores de diversidad se observaron el G1 y G3 independientes de la época de muestreo.

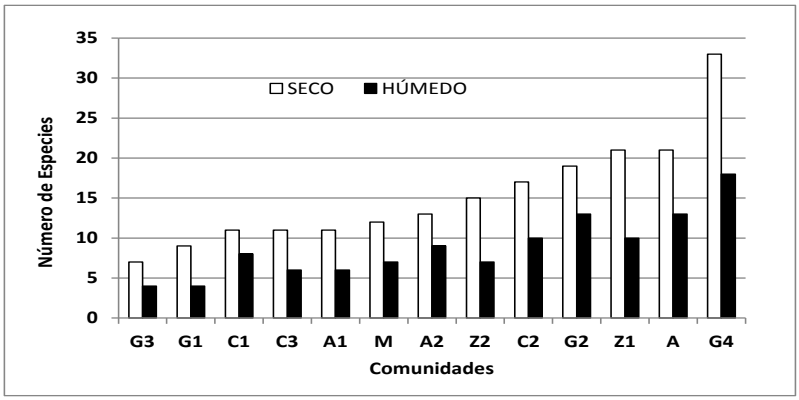


Figura 1.1.11. Número de especies de HFMA.g^{-1} de suelo, identificados en cultivos de uchuva en Cundinamarca y Boyacá. Épocas húmeda y seca.

- **Abundancia relativa de especies de HFMA:**

Esta variable permite determinar la relación porcentual de especies de una muestra con relación al total de especies identificadas. En la Figura 1.1.12 se puede observar la abundancia relativa de especies, con base en 31 especies en época húmeda y 46 especies en época seca. La abundancia relativa presentó valores mayores en época seca que en húmeda, lo cual está relacionada con el mayor número de especies colectadas e identificadas en esa época, alcanzándose para la muestra proveniente de la localidad de G4 más de 71% de abundancia relativa, mientras que para esa misma muestra en época húmeda sólo se alcanzó un 60%. Las muestras de G1 y G3, presentaron las más bajas abundancias relativas.

Es interesante observar que en C1, A2 y G2, la abundancia relativa de especies fue mayor en época húmeda, mientras que en las demás muestras siempre fue mayor en época seca.

:

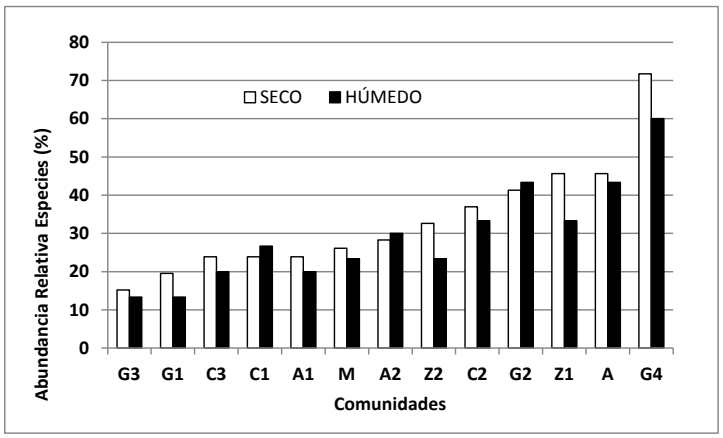


Figura 1.1. 12. Abundancia relativa de especies de HFMA g^{-1} de suelo, en suelos cultivados con uchuva en Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda y seca.

- **Riqueza de especies de HFMA:**

En la Figura 1.1.13 se presentan los resultados de riqueza de especies en muestras de suelos de zonas de producción de uchuva en épocas seca y húmeda. Los valores de riqueza de especies variaron entre 1,57 y 8,30 en época seca y entre 0,87 y 4, 95 en época húmeda, reflejándose la diferencia en esta variable entre las dos épocas de muestreo. Los mayores valores de riqueza se observaron en las muestras de A y G4, y los menores valores en G3 y G1.

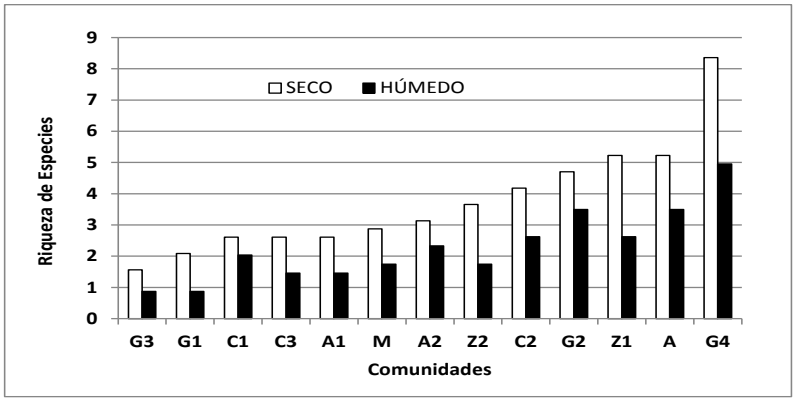


Figura 1.1.13. Riqueza de especies de HFMA.g^{-1} de suelo, identificados en suelos cultivados con uchuva en Cundinamarca y Boyacá, en épocas húmeda y seca.

En el anexo 1.2 (Tabla 1.2.3 y 1.2.4), se puede observar el número de esporas por especie para cada muestra y las frecuencias de aislamiento de especies, para épocas húmeda y seca, las cuales fueron empleadas para la obtención de los índices de diversidad de Shannon-Wiener, Índice de uniformidad e Índice de dominancia de Simpson (Tabla 1.2.5. del Anexo 1.2) Las expresiones

matemáticas, que componen los índices de diversidad, incluyen dos o tres componentes de la estructura de la comunidad como son: riqueza (número de especies), equititividad o uniformidad en la distribución de los individuos entre las especies y abundancia o número total de individuos (Pielou, 1974; Ludwig y Reynolds, 1988; Krebs, 1999; Gove, *et al.,* 1994; Bouza y Covarrubias, 2005).

- **Frecuencia de aislamiento de especies en muestras de suelo**:

La frecuencia de aislamiento, refleja la dispersión existente de una especie en la zona de producción de uchuva, al identificar en que porcentaje de muestras se aisló cada una de las especies, para cada época de muestreo. En la figura 1.1.14 se presentan las frecuencias de aislamiento de cada una de las especies de HFMA identificadas.

En época húmeda, la frecuencia de aislamiento presentó un rango entre 7,6% para aquellas especies que solamente fueron aisladas en una muestra hasta el 100% para las especies que fueron aisladas en todas las muestras. Este análisis permite determinar, de acuerdo con Oehl, *et al.,* (2003), especies "generalistas" (15%) como *G. macrocarpum, G. brohutii, C.claroide, C. etunicatum, G. microcarpus, G. intraradices y E. infrequens,* que fueron aisladas de un alto número de muestras en época húmeda y seca, observándose, además, un claro predominio de las especies del género *Glomus*, en cuanto a frecuencias de aislamiento. Las especies que por el contrario, se pueden considerar como "especialistas" correspondieron al 8,7% de las especies (4), *Septoglomus constrictum, Claroideoglomus walkierii, Acaulospora sp2 y Paraglomus laccatum* ya que fueron aisladas en una sola muestra y en una sola época.

Las especies que presentaron mayor frecuencia de aislamiento en época seca fueron el 45,6% de las especies (21) y solo 4 presentaron mayor frecuencia en época húmeda (*Glomus proliferum; Acaulospora longula; Acaulospora rehmii y Archeospora tropeii*). Se observó que solamente 4 especies (*Glomus macrocarpum; Glomus* sp2; *Diversispora celata y Kuklospora colombiana),* presentaron igual frecuencia de aislamiento en época seca y en húmeda, con relación al total de especies aisladas en cada época.

:

El 32,6 % de las especies (15) solamente se aislaron en época seca como *Glomus agregatum, Glomus irregulare, Glomus sinuosum, dos especies de Glomus sp, Funneliformis coronatus, Funneliformis monosporum, Simioglomus hoi, Septoglomus constrictum, Claroideoglomus walkeri, Entrophospora nevadensis, Acaulospora sp, Paraglomus occultum y Paraglomus laccatum*, siendo "especialistas" por régimen de humedad más que por tipo de suelo o altitud.

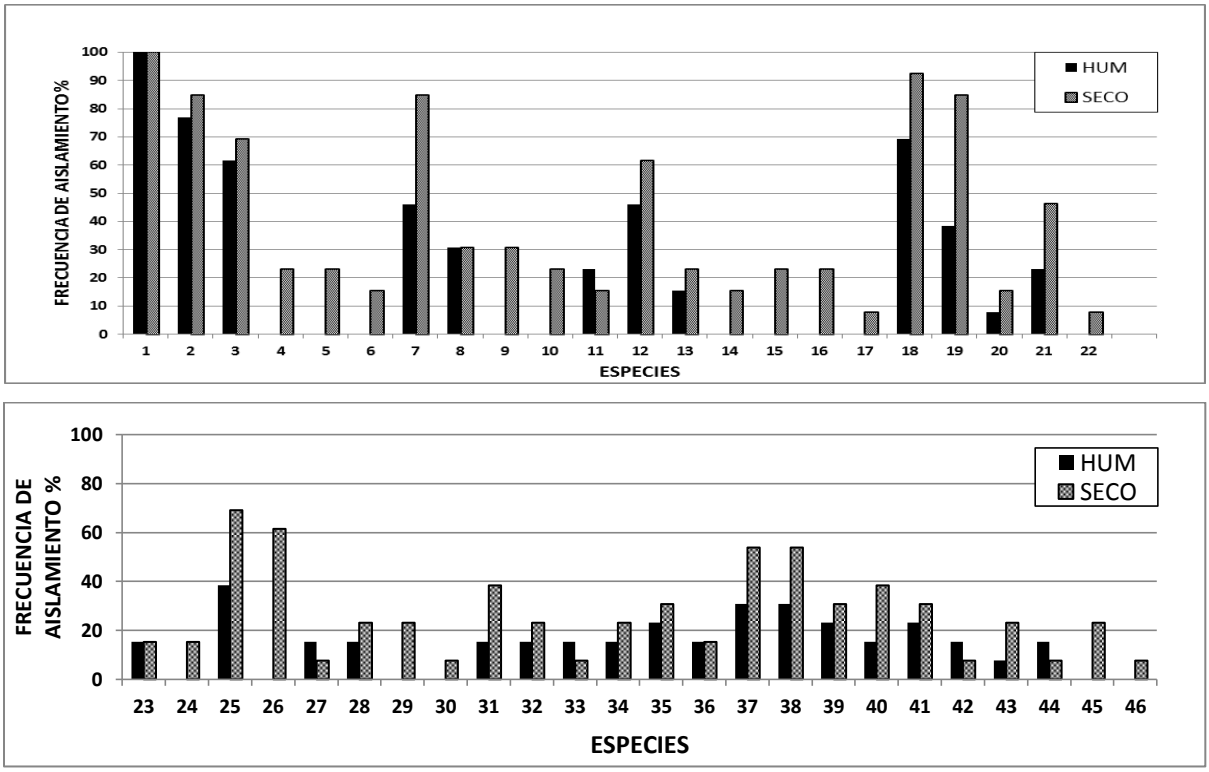
De acuerdo con la escala propuesta por Zhang, *et al*., (2004) las especies dominantes en época húmeda fueron *Glomus macrocarpum, Glomus brohutii, Glomus intraradices* y *Claroideoglomus claroideum* y en época seca *Glomus macrocarpum, Glomus brohutii, Glomus intraradices*, *Glomus microcarpus, Funneliformis mosseae, Claroideoglomus claroideum, Claroideoglomus etunicatum, Entrophospora infrequens, Entrophospora nevadensis*, *Pacispora* sp y *Scutellospora* sp y las especies raras fueron en época húmeda *Claroideoglomus drummondii y Ambispora* sp y en época seca *Septoglomus constrictum, Claroideoglomus walkeri, Acaulospora longula, Acaulospora* sp*2, Acaulospora rehmi, Archeospora troppei, Ambispora appendicula y Paraglomus laccatum.*

Encontrándose que independientemente de la época *Glomus macrocarpum, Glomus brohutii, Glomus intraradices* y *Claroideoglomus claroideum* fueron dominantes y la mayoría de las especies raras en época seca no pudieron ser aisladas en época húmeda, con excepción de *Acaulospora longula, Acaulospora rehmi, Archeospora troppei y Ambispora appendicula.*

El mayor número de esporas $10g^{-1}$ de cada especie en época seca se registraron para *C. etunicatum* (1518), *C. claroideum* (926), *G. macrocarpum* (627) y los menores valores se presentaron con *G. fasciculatum* (9), *Glomus sp 2, A. rehmii y S. constrictum* (10) *y G. sinuosum* (11). En época húmeda se observaron valores altos para *G. macrocarpum* (98), seguida por *C. claroideum* (50) y *G. microcarpus* (42) y los menores valores con *C. drummondii* (2) y *A. morrowiae, A. troppei* y *P. occultum* (4).

En la Figura 1.1.15 se presentan los resultados de abundancia relativa de esporas de cada especie de HFMA. Esta información se obtuvo a partir del número de esporas de cada especie, con relación al número total de esporas en cada época. Los valores encontrados presentaron un rango entre 0,12 y 20,33 %, en época seca y de 0 y 15,7% en época húmeda, presentándose los mayores valores para *C. etunicatum, C. claroideum, G. macrocarpum, G. microcarpus y G.*

brohutii, en ambas épocas y los menores valores de abundancia *con G. sinuosum, S. constrictum, A. longula y G. fasciculatum* en época seca y con *A. spinosa, K. colombiana, F. geosporum y F. monosporum,* en época húmeda.

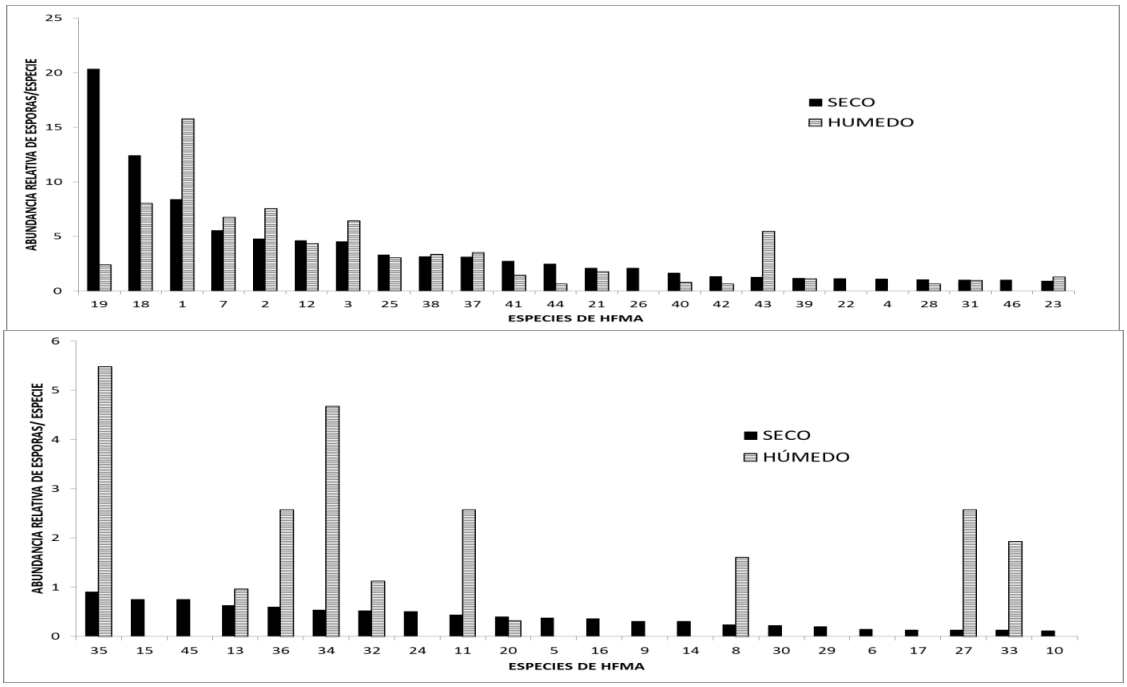


1 *G. macrocarpum*
2 *G. brohutii*
3 *G. intraradices*
4 *G. agregatum*
5 *G. irregulare*
6 *G.sinuosum*
7 *G. microcarpus*
8 *Glomus sp-1*
9 *Glomus sp 2.*
10 *Glomus fasciculatum*
11 *Glomus proliferum*
12 *Funneliformis mosseae*
13 *Funneliformis geosporus*
14 *Funneliformis coronatus*
15 *Funneliformis monosporus*
16 *Simioglomus hoi*
17 *Septoglomus constricum*
18 *Claroideoglomus claroideum*
19 *Claroideoglomus etunicatum*
20 *Claroideoglomus drummondii*
21 *Claroideoglomus luteum*
22 *Claroideoglomus walkeri*
23 *Diversispora celata*
24 *Diversispora versiformis*
25 *Entrophospora infrequens*
26 *Entrophospora nevadensis*
27 *Acaulospora longula*
28 *Acaulospora morrowiae*
29 *Acaulospora sp 1*
30 *Acaulospora sp2*
31 *Acaulospora sp 3*
32 *Acaulospora scrobiculata*
33 *Acaulospora rehmii*
34 *Acaulospora spinosa*
35 *Acaulospora denticulata*
36 *Kuklospora colombiana*
37 *Pacispora* sp
38 *Scutellospora sp*
39 *Racocetra tropicana*
40 *Cetraspora pellucida*
41 *Intraspora sp*
42 *Archeospora troppei*
43 *Ambispora sp*
44 *Ambispora appendicula*
45 *Paraglomus occultum*
46 *Paraglomus laccatum*

Figura 1.1.14. Frecuencias de aislamiento de especies de HFMA aislados de suelos cultivados en uchuva en dos épocas de muestreo.

Como se puede observar en la Figura 1.1.14 *G. macrocarpum* fue la especie más frecuentemente aislada, ya que en ambas épocas de muestreo se aisló en todas las muestras evaluadas, seguida por *Claroideoglomus claroideum* que se encontró en 12 muestras en época seca y 9 en época húmeda; *Glomus brohutii*, *Glomus microcarpus y Claroideoglomus etunicatum* se aislaron en 11 muestras en época seca y en 10, 6 y 5 en época húmeda, respectivamente.

:



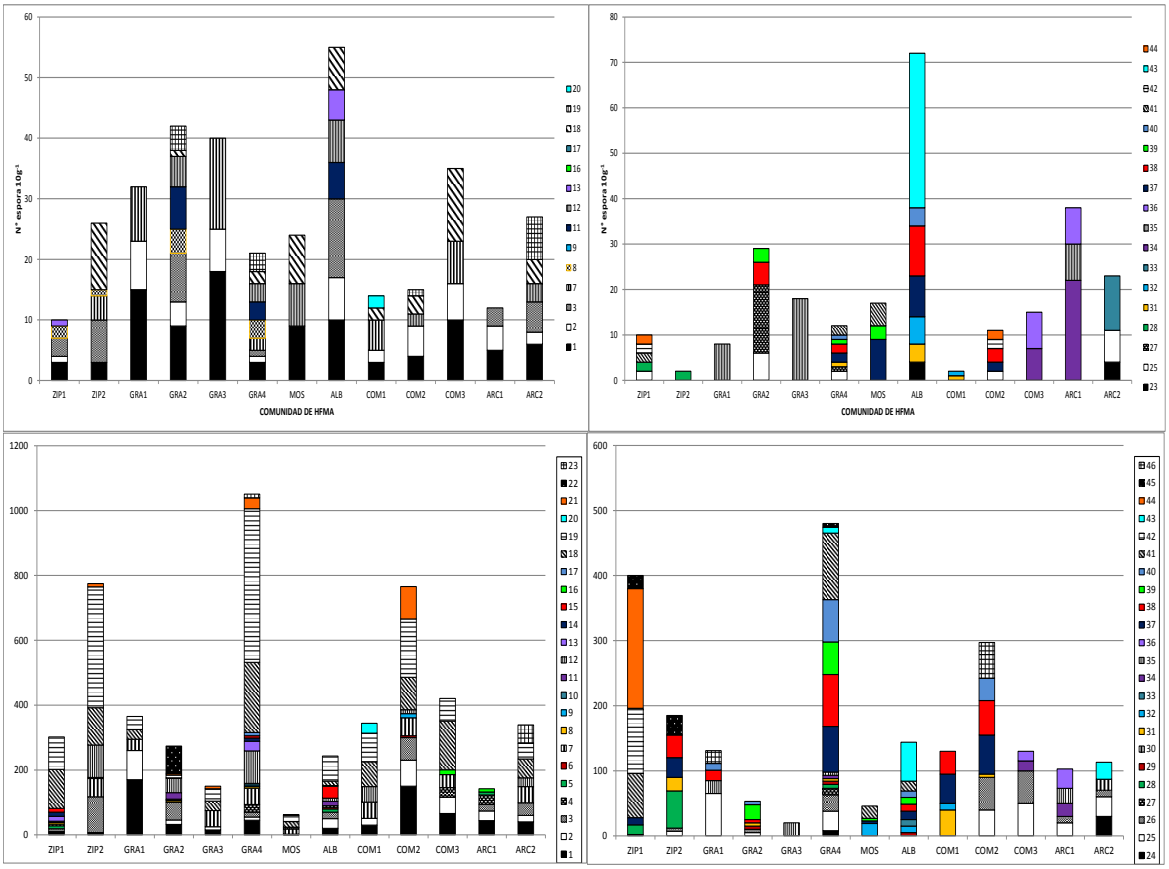
1 *G. macrocarpum*	10 *Glomus fasciculatum*	19 *Claroideoglomus etunicatum*	28 *Acaulospora morrowiae*	37 *Pacispora* sp
2 *G. brohutii*	11 *Glomus proliferum*	20 *Claroideoglomus drummondii*	29 *Acaulospora sp 1*	38 *Scutellospora sp*
3 *G. intraradices*	12 *Funneliformis mosseae*	21 *Claroideoglomus luteum*	30 *Acaulospora sp2*	39 *Racocetra tropicana*
4 *G. agregatum*	13 *Funneliformis geosporus*	22 *Claroideoglomus walkeri*	31 *Acaulospora sp 3*	40 *Cetraspora pellucida*
5 *G. irregulare*	14 *Funneliformis coronatus*	23 *Diversispora celata*	32 *Acaulospora scrobiculata*	41 *Intraspora sp*
6 *G.sinuosum*	15 *Funneliformis monosporus*	24 *Diversispora versiformis*	33 *Acaulospora rehmii*	42 *Archeospora troppei*
7 *G. microcarpus*	16 *Simioglomus hoi*	25 *Entrophospora infrequens*	34 *Acaulospora spinosa*	43 *Ambispora sp*
8 *Glomus sp-1*	17 *Septoglomus constricum*	26 *Entrophospora nevadensis*	35 *Acaulospora denticulata*	44 *Ambispora appendicula*
9 *Glomus sp 2.*	18 *Claroideoglomus claroideum*	27 *Acaulospora longula*	36 *Kuklospora colombiana*	45 *Paraglomus occultum*
				46 *Paraglomus laccatum*

Figura 1.1.15 Abundancia relativa de esporas por especie de HFMA aislados de suelos de uchuva en dos épocas de muestreo.

Lo anterior permite tener una visión más integral de las comunidades, ya que no necesariamente la especie que presenta mayor frecuencia de aislamiento, es la más abundante. De igual forma la especie que presenta mayor número de esporas total, puede presentar variaciones en abundancia en las diferentes muestras. Esta situación se presenta, por ejemplo con *Glomus macrocarpum*, que es la especie con mayor frecuencia de aislamiento y que presenta uno de los mayores valores de abundancia de esporas.

En la figura 1.1.16 se puede observar la abundancia de esporas para cada una de las especies identificadas, en cada comunidad. Se pudo determinar que si bien, una especie puede estar presente en todas las comunidades evaluadas, su abundancia puede variar en forma muy amplia. Por ejemplo la especie 1, que corresponde a *Glomus macrocarpum*, se identificó en todas las

comunidades tanto en época húmeda como en época seca, pero el número de esporas y su frecuencia de aislamiento en cada comunidad fue muy variable, con valores entre 3 y 18 esporas $10g^{-1}$ en época húmeda y entre 1 y 170 espora $10g^{-1}$ en época seca. Ahora bien, el hecho de ser la especie que se aisló con mayor frecuencia, no significa que sea la de mayor abundancia en las comunidades, en Z2, solamente se observaron 3 esporas de *G. macrocarpum*, mientras que en esa misma comunidad se encontraron especies como *C. claroideum* con 11 esporas.



1 *G. macrocarpum*
2 *G. brohutii*
3 *G. intraradices*
4 *G. agregatum*
5 *G. irregulare*
6 *G.sinuosum*
7 *G. microcarpus*
8 *Glomus sp-1*
9 *Glomus sp 2.*
10 *Glomus fasciculatum*
11 *Glomus proliferum*
12 *Funneliformis mosseae*
13 *Funneliformis geosporus*
14 *Funneliformis coronatus*
15 *Funneliformis monosporus*
16 *Simioglomus hoi*
17 *Septoglomus constricum*
18 *Claroideoglomus claroideum*
19 *Claroideoglomus etunicatum*
20 *Claroideoglomus drummondii*
21 *Claroideoglomus luteum*
22 *Claroideoglomus walkeri*
23 *Diversispora celata*
24 *Diversispora versiformis*
25 *Entrophospora infrequens*
26 *Entrophospora nevadensis*
27 *Acaulospora longula*
28 *Acaulospora morrowiae*
29 *Acaulospora sp 1*
30 *Acaulospora sp2*
31 *Acaulospora sp 3*
32 *Acaulospora scrobiculata*
33 *Acaulospora rehmii*
34 *Acaulospora spinosa*
35 *Acaulospora denticulata*
36 *Kuklospora colombiana*
37 *Pacispora* sp
38 *Scutellospora sp*
39 *Racocetra tropicana*
40 *Cetraspora pellucida*
41 *Intraspora sp*
42 *Archeospora troppei*
43 *Ambispora sp*
44 *Ambispora appendicula*
45 *Paraglomus occultum*
46 *Paraglomus laccatum*

Figura 1.1.16. Abundancia de esporas para cada una de las especies identificadas en época húmeda (parte superior de la gráfica y en época seca (parte inferior).

:

Igualmente a nivel de cada una de las comunidades se pueden observar las diferencias en cuanto a la abundancia de cada una de ellas, debido tanto a la época de muestreo como a la localidad y altitud en que se establecieron las comunidades.

- **ÍNDICE DE SHANNON-WIENER (H'):**

El índice de Shannon- Wiener, permite estimar la diversidad en una comunidad, en donde los mayores valores están relacionados con buenas condiciones de conservación de las comunidades. Este índice considera la diversidad como una medida de la incertidumbre para predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar en una comunidad con S especies y N individuos. H´es cero, cuando en la comunidad solo se encuentra una especie (Gove, *et al.,* 1994). Se consideran bajos niveles de diversidad los cercanos a 0, y altos los cercanos o superiores a 5.

En la figura 1.1.17 A, se presentan los índices de Shannon-Wiener para cada una de las muestras analizadas. En época húmeda se encontraron índices de Shannon-Wiener entre 1,33 y 2,8, valores que pueden ser considerados como medios, de acuerdo con Gove, *et al.,* (1994). En este caso las localidades G4, A, Z1, C2 y A2, mostraron niveles medios de diversidad, lo cual está relacionado con el número de especies que se encuentran en estas muestras de G4 y A. En época seca los valores fueron similares, con variaciones entre 1,12 y 2,5 encontrándose los mayores niveles de diversidad en A2, A1, C2, C1, M, G2 y Z1. Es interesante observar cómo, en una misma localidad, pero en diferente área de muestreo los niveles de diversidad pueden presentar amplias variaciones, bien sea por tipo de suelo o por manejo agronómico de los lotes. Se presentaron diferencias en el Índice de Shannon-Wiener dependiendo de la época como ocurrió en G4 que pasó de 2,08 en época húmeda a 1,12 en época seca. Es importante considerar que el índice considera el número de esporas por cada especie y no solamente número de especies totales, como en el caso de la frecuencia de aislamientos

- **Índice de uniformidad**:

Este índice presenta rangos entre 0 y 1. Este valor es máximo (1) cuando todas las especies presentes se encuentran en igual abundancia y decrece en la medida en que se presente dominancia de una especie o morfotipo (Hurlbert, 1971).

Se consideraron dos medidas de uniformidad, entre muestras y al interior de cada muestra, cuyos resultados se presentan en la Figura 1.17 B y C. En el primer caso, para época húmeda, se observaron diferencias en uniformidad entre muestras cuando se consideraron el total de especies identificadas con variaciones entre 0,06 en Z1 hasta 0,82 en GRA 4, siendo valores de baja uniformidad para Z1 y alta uniformidad para G4 con relación a los demás sitios de muestreo de acuerdo con Hurlbert (1971) mostrando como en Z1 con pocas especies, se presenta alta disparidad con las demás muestras. En época seca se presentó mayor homogeneidad entre muestras con valores entre 0,29 (G4) y 0,65 (A2), mostrando una distribución más homogénea de las especies identificadas entre muestras.

Al medir la uniformidad por muestra (relación del número de esporas con respecto al total de esporas de la muestra), en época húmeda, época en la que se registró un bajo número de esporas, se presentaron valores muy cercanos a 1 en todas las muestras lo que refleja valores similares de esporas por especie en cada una de las muestras. En época seca los valores son altos pero con mayores variaciones encontrándose un rango entre 0,32 en G4 hasta 0,91 en G3, mostrando amplias variaciones en número de esporas de cada especie presente en la muestra.

- **Índice de dominancia de Simpson:**

El Índice de dominancia de Simpson permite determinar la prevalencia de una especie en una comunidad, de tal forma que a mayor valor, mayor dominancia de la especie.

Para las muestras analizadas, el índice de Dominancia de Simpson presentó los mayores valores para las muestras G1, G3 y A1 en época húmeda y para Z2, G1 y G3 en época seca, lo cual significa que en estas muestras se presentan especies dominantes de acuerdo con Bouza y Covarrubias (2005). Lo anterior es consistente con los resultados del Índice de uniformidad, ya que éstas fueron las muestras que presentaron menores valores de uniformidad. (Figura 1.17D).

:

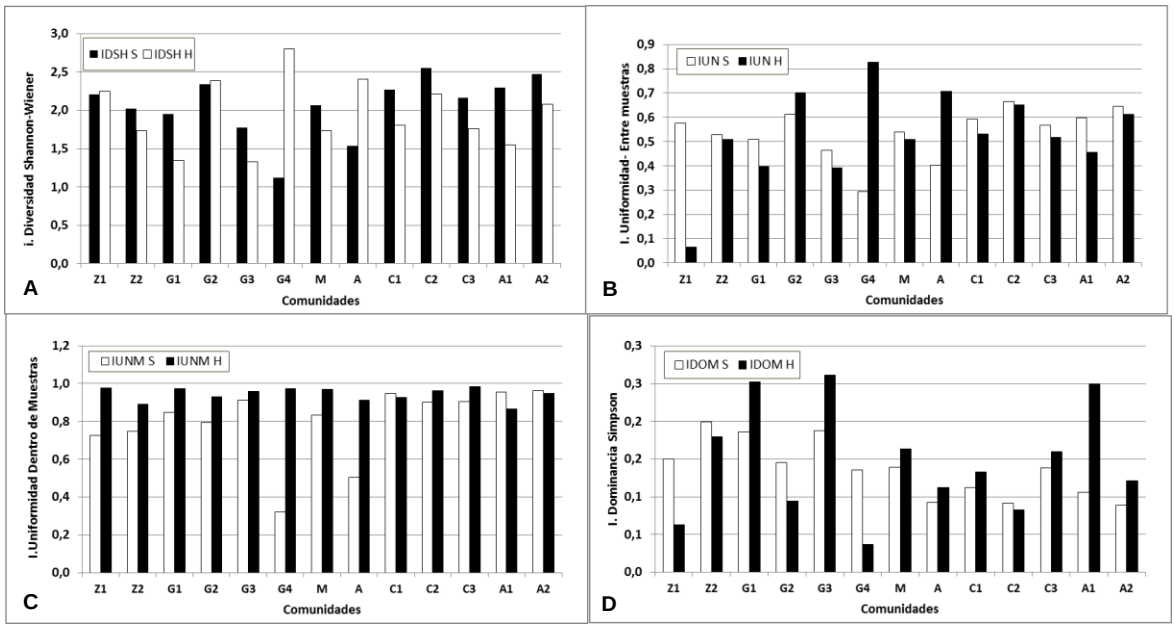


Figura 1.1.17. Índices de diversidad de especies de HFMA aislados en cultivos de uchuva, en Cundinamarca y Boyacá, épocas húmeda (HUM) y seca (SEC). (A): I. Shannon-Wiener; (B) I. Uniformidad; (C): I.Uniformidad Muestra y (D) I. Dominancia De Simpson.

1.3.4 Relación entre diversidad y características de los suelos

En primer lugar se realizó un análisis de la interacción entre las condiciones edáficas con la diversidad de comunidades de HFMA, partiendo de un análisis de componentes principales, que permitió seleccionar las variables edáficas (independientes) que más aportan a la variación entre muestras, cuyos resultados se pueden observar en las tablas 1.3.1 - 1.4.3 del anexo 1.3. En segundo lugar, se realizó un análisis de regresiones múltiples "step-wise" para determinar la magnitud en que estas variables independientes afectan la abundancia y composición de comunidades de HFMA.

Las variables químicas y físicas de suelos fueron analizadas en forma independiente y los resultados del análisis de componentes principales se presenta en la figuras 1.2.1. y 1.2.2., resaltando en rojo las variables seleccionadas, que explican más del 98% de la variabilidad entre muestras.

Las variables químicas fueron analizadas en época seca y húmeda por considerarlas más dinámicas, mientras que la variables de física de suelos solamente se analizaron en forma conjunta para ambos períodos, por ser éstas más estables en el tiempo. Por tanto, las variables

químicas de las condiciones edáficas en época seca, permitieron seleccionar los contenidos de MO, P, S, Na, los elementos menores (Fe, Cu, Mn, Zn, B), la relación Ca/Mg y la saturación de K como la variable que reflejan los mayores niveles de variabilidad en los suelos muestreados. Mientras que en época húmeda estas variables cambiaron, y se seleccionaron las variables pH, contenidos de P y Al en el suelo, conductividad eléctrica (CE), elementos menores (Fe, Mn, Zn, B) y relación Ca/Mg y Ca+Mg/K como aquellas con mayor niveles de variabilidad en las muestras.

Es interesante observar cómo algunas variables generan variabilidad independientemente de la época de muestreo, es decir época seca y húmeda, como son la altitud, los contenidos de P, los elementos menores y la relación Ca/Mg. En la figura 1.2.1 se señalan agrupaciones de las variables que están fuertemente relacionadas y que pueden ser representadas por un componente principal, ya que su comportamiento es muy similar al de éste. Es así como para la época seca se pudieron ubicar tres “clusters” o agrupaciones, relacionadas con saturaciones de bases, acidez y bases intercambiables, en ambas épocas.

La figura 1.2.2, ilustra el análisis de componentes principales para las variables de física de suelos y los “clusters” o principales agrupaciones relacionadas. Los componentes principales que permiten explicar la variación entre muestras fueron las relacionadas con resistencia a la compactación a diferentes profundidades (RP5, RP15, RP20, RP45), variables relacionadas con textura del suelo, contenido de arena (A), limo (L), arcilla (Ar) y ceniza volcánica (C Vol), así como la densidad real (DR) de los suelos. Al igual que en el caso anterior, se identificaron dos agrupaciones importantes relacionadas con respuestas muy similares, en las variables de resistencia a la penetración y de retención de humedad, las cuales se encontraban a su vez relacionadas con los contenidos de Ar en el suelo. Estas variables seleccionadas fueron utilizadas para determinar, mediante regresiones múltiples, su efecto sobre las comunidades de HFMA, como son: colonización, riqueza, abundancia y cada uno de los índices discutidos con anterioridad.

:

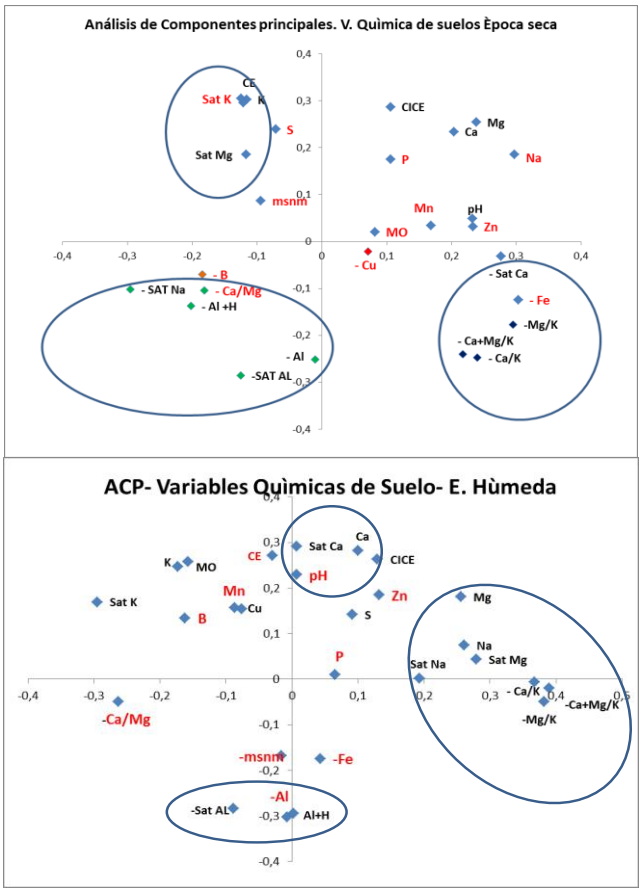


Figura 1.2.1 Análisis de componentes principales para variables químicas de suelos.

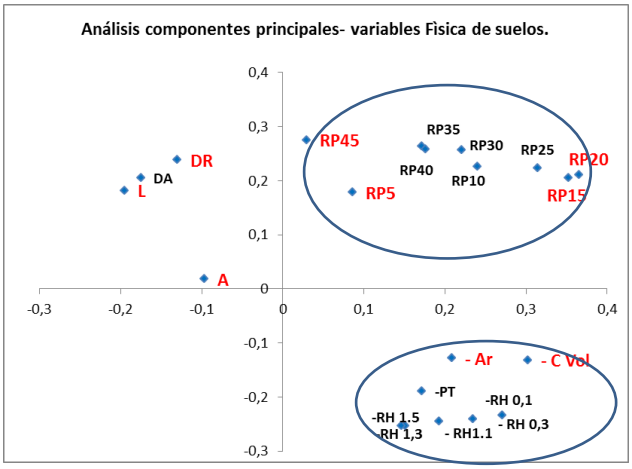


Figura 1.2.2 Análisis de componentes principales para variables relacionadas con la física de suelos.

- **Determinación del efecto de las variables edáficas sobre la colonización, riqueza y abundancia de especies**

En la Tabla1.2.1 se pueden observar las principales variables edáficas (químicas y físicas) que afectan a las comunidades de HFMA, sus coeficientes de correlación y el nivel de significancia obtenida en cada época de muestreo (seca y húmeda). Las regresiones múltiples realizadas con todos los componentes de la ecuación, coeficientes de correlación y significancia pueden ser observadas en el anexo 1.3 (Tablas 1.3.4 y 1.3.5).

Para la variable colonización solamente se obtuvo correlación significativa en época seca, encontrándose una relación directa con los contenidos de P en el suelo (r^2 =0,26) y una relación inversa con contenidos de S en el suelo (r^2 =0,15). En relación al número de esporas, por el contrario, solamente mostró correlaciones significativas durante época húmeda, presentando relaciones directas con los contenidos Ar, e inversa con relación a la altitud (r^2 =0,56) y la resistencia a la penetración (RP) 45 (r^2 =0,14).

Tabla 1.2.1. Coeficientes de correlación entre variables de suelos y variables de comunidades de HFMA

		REGRESIÓN		SECA POSITIVA			SECA NEGATIVA			REGRESIÓN		HUMEDA POSITIVA			HÚMEDA NEGATIVA		
	VARIABLES	R2	SIG	Variable	R2	SIG	Variable	R2	SIG	R2	SIG	Variable	R2	SIG	Variable	R2	SIG
COL N esporas	COL N esporas	1	***	P	0,265	***	S	0,154	***								
										1	***	Ar	0,12	**	msnm	0,56	*
															RP45	0,14	**
ESPECIES	NÚMERO	0,427	**				MO	0,428	**	0,813	**				Ca/Mg	0,13	**
															Mn	0,25	***
															DR	0,35	***
	RIQUEZA	0,5409	**				MO	0,489	**	0,8233	***				Ca/Mg	0,12	**
							S	0,11	*						Mn	0,25	***
															DR	0,37	***
	ABUNDANCIA R	0,427	**				MO	0,427	**	0,814	**				Ca/Mg	0,14	**
															Mn	0,26	***
															DR	0,25	***
	FRECUENCIA AISLAMIENTO	0,4273	**				MO	0,427	**						msnm	0,21	*
															Ca/Mg	0,14	**
															Mn	0,26	***
															DR	0,14	***
ÌNDICES	SHANNON	0,8557	***	msnm	0,637	**				0,519	**				Mn	0,28	*
				P	0,157	***									DR	0,229	*
	UNIFORMIDAD TOTAL	0,8514	***	msnm	0,6357	***											
				P	0,158	***											
	UNIFORMIDAD MUESTRA	0,871	***	msnm	0,53	***	RP20	0,175	***	0,605	**	Mn	0,197	**	Ca/Mg	0,16	*
				MO	0,117	**											
	DOMINANCIA SIMPSON	0,7454	***	C Vol	0,123	*	P	0,196	**	0,4805	**	Mn	0,277	**	CE	0,203	*
				Ar	0,42	**						RP20	0,24	**			

:

Las variables relacionadas con número, riqueza, abundancia relativa y frecuencia de aislamiento de especies, mostraron respuestas muy similares, en donde, en época seca, se presentaron relaciones inversamente proporcionales con la MO (r^2 =0,43-0,48) y de riqueza de especies con los contenidos S en el suelo (r^2 =0,11). Mientras que para la época húmeda se presentaron relaciones inversamente proporcionales con la relación Ca/Mg (r^2 =0,12-0,14); contenido de Mn en el suelo *(*r^2 =0,25-0,26) y la densidad real (r^2 =0,14-0,35), además de la frecuencia de especies con la altitud (r^2 =0,21).

Con relación a los índices de diversidad, para época seca se encontraron correlaciones directas entre los I. D. Shannon-Wiener y los de uniformidad con la altitud (r^2 =0,63) y con el contenido de P en el suelo (r^2 =0,16). De igual forma, se presentaron para esta época relaciones directas entre el índice de uniformidad de muestras con la MO del suelo (r^2 =0,12), entre el índice de dominancia y la presencia de ceniza volcánica (r^2 =0,12) y de Ar (r^2 =0,42). También se observaron relaciones inversamente proporcionales entre la resistencia a la penetración (RP20) (r^2=0,18) con el índice de uniformidad y de contenido de P en el suelo (r^2 =0,20) con el índice de dominancia.

En época húmeda el índice de uniformidad presentó relación directa con los niveles de Mn en el suelo (r^2 =0,20) e inversa con la relación Ca/Mg (r^2 =0,16), mientras que el índice de dominancia se relacionó en forma directa con el nivel de Mn (r^2 =0,22) y con RP20 (r^2=0,24) e inversa con la conductividad eléctrica (r^2 =0,20).

- **Determinación del efecto de las variables edáficas sobre la presencia y abundancia de especies de HFMA**

En las figuras 1.2.3 y 1.2.4 se presentan los resultados relacionados con el porcentaje de especies afectadas positiva o negativamente por algunas condiciones químicas y físicas del suelo en época seca y húmeda.

El porcentaje de especies afectadas por algunas variables permite ver la importancia de la característica química o física en el comportamiento de las especies de comunidades de HFMA. Es así como podemos ver, para época seca, que las variables que afectaran a un mayor porcentaje de especies fueron Mn (34,8%), MO y P (32%), B (30,4%) y RP20 (28,3%). Encontrándose que

incrementos en Mn favorecen la abundancia de las especies correlacionadas con este elemento (26%). De igual forma se lograron incrementos en abundancia de especies con incrementos en RP20 (17,4%) y con P (15,2%).

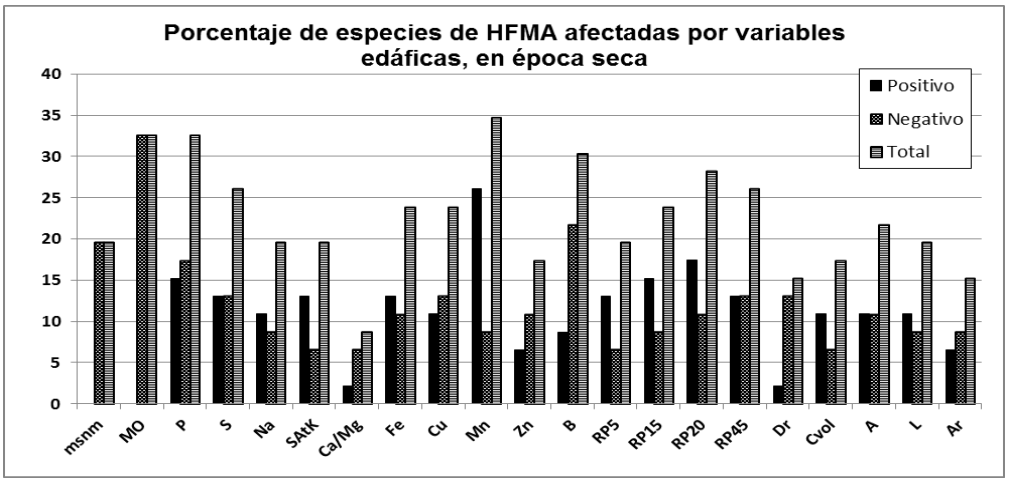


Figura 1.2.3 Porcentaje de especies de HFMA afectadas por variables edáficas en época seca.

Por otra parte, se encontró una reducción en la abundancia de las especies afectadas con el incremento de contenidos de MO (32,6%), B (21,7%), altitud (19,6%) y P (17,4%). Las variables edáficas que afectaron a un menor número de especies fueron las relaciones Ca/K (8,7%); contenidos de Ar y densidad real (15,2%). Ninguna de las especies de HFMA fue afectada positivamente por la MO ni por la altitud, y aunque todas las especies fueron afectadas negativamente por alguna variable edáfica, solamente el 6,5% de las especies (3/46 especies) fueron específicamente afectadas por el incremento de las relaciones Ca/Mg, la presencia de ceniza volcánica, la saturación de K y la resistencia a la penetración a los 5 cm de profundidad

En época húmeda, las variables que afectaron a un mayor número de especies fueron el P (32,6%), altitud (28,3%), contenido de A (28,3%), Mn y B (19,6%), mientras que las que afectaron a un menor número de especies fueron la presencia de ceniza volcánica (4,3%) y contenidos de Ar y RP5 cm (6,5%). Las variables que al incrementarse afectaron positivamente a un mayor número de especies fueron contenido de A (26,1%), contenidos de P (15,2), y contenidos de Al y Zn (10,9%). Por su parte, las que al incrementar su valor, afectaron negativamente fueron altitud (19,6%), P (17,4%) y Mn (15,2%). La presencia de ceniza volcánica no afectó positivamente a

ninguna especie y los incrementos en RP5, y de Mn y Ar solo afectaron favorablemente al 2,2 y 4,3 % de las especies, respectivamente. Por su parte las variables que al incrementar su valor no afectaron la abundancia de especies fueron Zn (0 %) y, contenidos de Ar y Limo (2,3%).

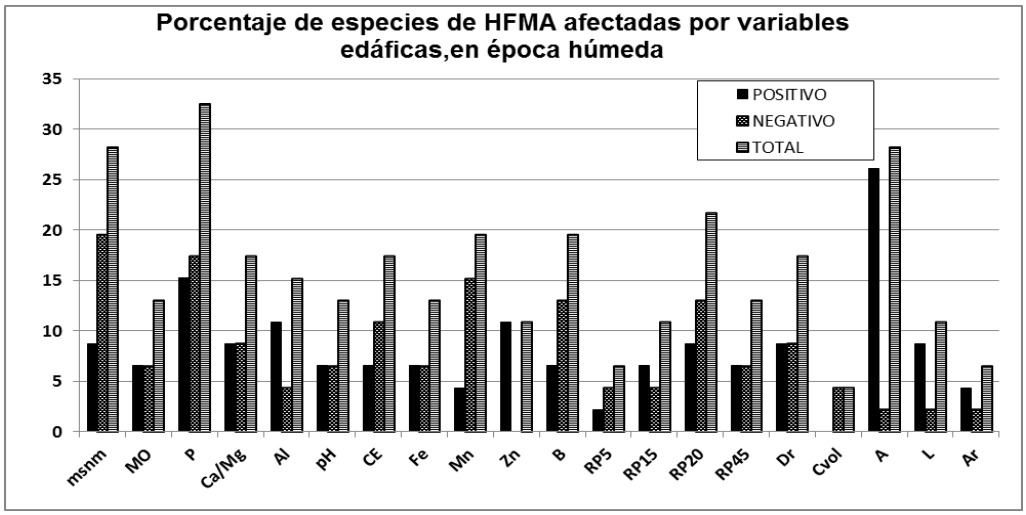


Figura 1.2.4 Porcentaje de especies de HFMA afectadas por variables edáficas. Época húmeda.

Uno de los principales indicadores del efecto de los factores ambientales en la composición y abundancia de especies de HFMA en un transecto altitudinal está relacionado con la posibilidad de aislamiento de especies en épocas seca o húmeda. Aproximadamente un 32 % de la especies no pudieron ser aisladas en época húmeda y solamente al realizarse un muestreo en época seca se pudieron colectar. Esta situación afectó a todos los órdenes de HFMA, siendo el orden Glomerales el más afectado con un 50% de especies que no se aislaron en época húmeda; en Diversisporales, Gigasporales y Paraglomerales fue del 41,6%

Los resultados del efecto de las condiciones edáficas en las especies identificadas se pueden observar en el Anexo 1.3 (1.3.4 y 1.3.5) y un resumen de los resultados más importantes en la Tablas 1.2.2 y 1.2.3.

Glomerales*:* Se observó que para *G. macrocarpum* y *G. brohutii,* la variable que más afectó su comportamiento fue el Mn, con relaciones directas en época seca e inversas en época húmeda. Se observaron relaciones directas con Resistencia a la Penetración (RP) RP5 y contenido de Fe y P

en época seca y con contenido de arena en época húmeda. Para *G. brohutii*, el contenido de Ar presentó relación inversamente proporcional en época seca.

Glomus intraradices (Rhizophagus irregularis) se vio favorecido con incrementos en altitud y contenido de arena en época húmeda y de RP5, RP15 época seca; mientras que aumentos en RP45 y de densidad real redujeron su abundancia en época húmeda y seca, respectivamente.

Los aumentos en contenidos de Fe y B en época húmeda y de RP5 en época seca, incrementaron abundancia de *G. microcarpus*, mientras que el aumento de P en época seca la reducen. Para la especie de *Glomus* sp1, se observaron incrementos con aumentos en CE, para época húmeda y Cu y RP5 en época seca y reducciones al incrementar Mn y DR en época húmeda y MO en época seca. *Glomus proliferum* se vio afectado positivamente por los incrementos de P y negativamente por la altitud, los contenidos de Mn y RP20 en época húmeda. En época seca se incrementó con aumentos en contenidos de Cu y se redujo con la altitud, e incrementos en Mn, DR y Ar.

Algunas especies de *Glomus,* solamente se pudieron aislar en época seca como*: G. agregatum; G. irregulare, G*. *sinuosum, Glomus sp2 y G. fasciculatum*. Los incrementos de contenido de S aumentaron la abundancia de *G. agregatum*, mientras que incrementos en altitud y contenidos de B y de arena, limo y arcilla la redujeron. Por su parte, *G. irregulare* se vio positivamente afectado al aumentar los contenidos de arena y por presencia de ceniza volcánica y negativamente con aumento en MO y S. Para *G. sinuosum*, aumentos en P, S, RP20 y contenidos de arena aumentan su abundancia, mientras que los de la altitud, contenidos de Na y RP15, la reducen. Para *Glomus sp* 2 se observaron mayores abundancias al aumentar RP20 y menores al aumentar B y RP15, mientras que para *G. fasciculatum*, los valores altos de Cu y MO, incrementaron y redujeron su abundancia, respectivamente.

Para las especies del género *Funneliformis*, se encontraron relaciones directas de *F. mosseae* con Zn e inversas con altitud y B, en época húmeda, mientras que en época seca las relaciones directas se presentaron con Sat de K e inversa con MO, P y S. Para *F. geosporum* se observó mayor abundancia al incrementar el pH y los contenidos de arena en época húmeda y menor abundancia con aumentos de MO y P, en época seca. *F. coronatus* y *F. monosporum* solo se

:

identificaron en época seca, presentando ambas especies relación directa con MO e inversa con RP20. Adicionalmente, *F. monosporum* mostró relación directa con contenidos de arena.

Las especies *Simioglomus hoi* y *Septoglomus constrictum* solo se identificaron en época seca. Para *S. hoi*, aumentos en S, Fe y Limo favorecen su desarrollo, mientras que a *S. constrictum* lo favorecen los incrementos en Mn, pero no los de MO.

Para las especies del género *Claroideoglomus* se observaron los siguientes resultados: *Claroideoglomus claroideum* mostró una relación inversa con contenidos de Al, arena y arcilla en época húmeda y con P y Zn en época seca. Por su parte, *C. drummondii* presentó relación directa con Al y RP45 e inversa con Ca/Mg en época húmeda, mientras que en época seca la relación directa fue con RP45, e inversa con RP20 y contenidos de limo, S y P. *Claroideoglomus luteum* mostró relaciones directas con Fe e inversa con Ca/Mg, Mn y DR en época húmeda. En época seca, RP20 la favorece y RP15 la reduce. En este género *C. walkierii y C. etunicatum,* solamente fueron aislados en época seca, encontrándose para *C. walkierii* relación directa con Cu e inversa con DR y para *C. etunicatum* relación directa con RP15 e inversa con MO.

Diversisporales: *Diversispora celata* presentó una relación directa con contenido de arena e inversa con RP20 en época húmeda y con contenido de Cu en época seca. Mientras que *D. versiformis* presentó solamente relación inversa con Cu en época seca.

Entrophospora infrequens y E. nevadensis solamente se identificaron en época, seca. *E. infrequens*, presentó relación directa con Fe, Mn, RP5, P y limo, e inversa con Cu, mientras que *E. nevadensis* mostró relación directa con RP20 y limo e inversa con Na y B.

Acaulospora longula presentó relación directa con conductividad eléctrica (CE), en época húmeda y con Mn en época seca e inversa con MO en época seca. Para *Acaulospora* sp 3 se observaron relaciones directas con Zn y RP45 e inversas con limo en época seca, y directas con arena y P, e inversas con altitud y DR en época húmeda. *Acaulospora scrobiculata* mostró relaciones directas con contenido de arena e inversa con la altitud en época húmeda y directa con B y contenido de arena en época seca.

Tabla 1.2.2 Coeficientes de correlación entre variables edáficas y especies del orden Glomerales

	REGRESIÓN	SECA POSITIVA			SECA NEGATIVA			REGRESIÓN	HUMEDA POSITIVA			HÚMEDA NEGATIVA		
VARIABLES	R2 SIG	Variable	SIG	R2	Variable	SIG	R2	R2 SIG	Variable	SIG	R2	Variable	SIG	R2
G. macrocarpum	0,914 ***	Fe	*	0,140				0,869 ***	Mn	***	0,654			
		Mn	***	0,307					A	**	0,163			
		RP5	**	0,273										
G. brohutii	0,976 ***	FE	***	0,163	Ar	***	0,321	0,741 ***	Ca/Mg	*	0,149			
		Mn	***	0,195					Mn	**	0,324			
		RP5	*	0,126					A	***	0,268			
G. intraradices	0,659 **	RP5	*	0,125				0,999 ***	msnm	*	0,398	RP45	***	0,189
		RP15	**	0,374										
		DR	**	0,534										
G. agregatum	1,000 ***	S	***	0,309	msnm	***	0,208							
					B	***	0,093							
					A	***	0,101							
					L	***	0,153							
G. irregulare	0,976 ***	C Vol	***	0,303	MO	***	0,169							
		A	***	0,132	S	***	0,263							
					RP5	**	0,031							
G.sinuosum	0,998 ***	S	***	0,024	RP15	*	0,116							
		RP20	***	0,134										
		A	***	0,635										
G. microcarpus	0,540 **	RP5	**	0,318	P	**	0,227	0,682 ***	Fe	**	0,245			
									B	***	0,437			
Glomus sp-1	0,696 **	cu	***	0,301	MO	***	.2728	1,000 ***	CE	***	0,479	Mn	***	0,216
		RP15	***	0,123								DR	***	0,112
Glomus sp 2.	0,915 ***	RP20	***	0,439	B	**	0,108							
					RP15	***	0,338							
G. fasciculatum	0,658 ***	Cu	*	0,131	MO	***	0,527							
G. proliferum	1,000 ***	Cu	***	0,290	msnm	*	0,274	0,916 ***	P	***	0,206	msnm	***	0,501
		DR	***	0,102	Mn	***	0,118					Mn	***	0,106
					Ar	***	0,098					RP20	**	0,103
F. mosseae	0,835 ***	Sat K	***	0,401	MO	*	0,112	0,835 ***	Zn	***	0,300	msnm	***	0,265
					S	***	0,263					B	***	0,185
F. geosporus	0,734 ***				MO	***	0,702	0,902 ***	pH	**	0,176			
									A	***	0,691			
F. coronatus	0,686 ***	RP20	*	0,099	MO	***	0,587							
F. mosnosporus	0,980 ***	B	***	0,102	MO	***	0,204							
		A	***	0,584										
S. hoi	0,697 **	S	**	0,399										
		Fe	*	0,098										
		L	**	0,199										
S. constricum	0,651 ***				MO	***	0,53							
					Mn	*	0,112							
C. claroideum	0,765 ***				P	***	0,363	0,901 ***				Al	*	0,239
					Zn	***	0,402					A	***	0,163
												L	***	0,351
C. etunicatum	0,545 **	RP15	**	0,299	MO	**	0,285							
C. drummondii	1,000 ***	RP45	***	0,395	S	***	0,012	0,941 ***	AL	***	0,142	Ca/Mg	***	0,246
					RP20	***	0,211		RP45	*	0,400			
					L	***	0,211							
C. luteum	0,885 ***	RP20	***	0,505	RP15	***	0,247	0,989 ***	Fe	**	0,183	Ca/Mg	***	0,161
												Mn	***	0,204
												DR	***	0,393
C.walkeri	0,591 **	Cu	**	0,480	DR	*	0,109							

***= p<0,15; ** p<0,05, *** p<0,01**

:

Acaulospora spinosa presentó relación directa con altitud y Ca/Mg e inversa con Mn y RP20 en época húmeda. En época seca se observó relación directa con S y Limo. Para *A. denticulata* se registró una relación directa con altitud, Ca/Mg, B e inversa con CE y RP20 en época húmeda y relación directa con S, Fe y Mn en época seca. Las especies de *Acaulospor*a que solamente se aislaron en época seca fueron: *A. morrowiae* con relación directa con RP15 cm e inversa con RP20; RP40 y P. Dos especies de *Acaulospora* sp1, sp2. que presentaron relación inversa con altitud y *A. rehmii* con relación directa con contenido de arena e inversa con RP 45.

Para *K. colombiana* su relación directa e inversa, se presentó con limo y RP20, respectivamente, en época húmeda, y en época seca relación inversa con S. Para *Pacispora* sp la relación directa se detectó con Zn y la inversa con altitud, B y CE, en época húmeda y en época seca relación directa con RP20 y RP45 e inversa con altitud y MO.

Gigasporales: *Scutellospora* sp, presentó relaciones directas con RP20 y RP45 e inversa con altitud en ambas épocas, así como relación directa e inversa con contenido de arena y P para época húmeda y seca, respectivamente. En época húmeda, las relaciones directas presentadas por *Racocetra* sp. fueron con Zn y contenido de arena e inversas con B y DR y en época seca la relación directa se presentó con Mn y la inversa con MO. En el caso de *C. pellucida* la relación inversa se presentó con MO, P, S, Zn y directa con Mn, en época seca. Para *Intraspora* sp se observó relación directa con Zn e inversa con P y B en época húmeda y con MO en época seca.

Archeosporales: *Acaulospora troppei* y *A. appendiccula* mostraron relación directa con RP15 y RP20 e inversa con RP45 en época húmeda, mientras que época seca la relación directa fue con Na y la inversa con Sat de K. Por su parte, *Ambispora* sp mostró relación directa con contenido de Arena e inversa con RP45 en ambas época y relación directa con DR en época húmeda.

Paraglomerales: Solamente se identificaron especies en época seca. Para *P. occultum* se observó una relación directa con RP15 e inversa con RP45 y P, mientras que *P. laccatum* mostró relación directa con P, Mn y RP20 e inversa con Na.

Tabla 1.2.3 Coeficientes de correlación entre variables edáficas y especies de Diversisporales, Gigasporales, Archeosporales y Paraglomerales. Épocas húmeda y seca.

	GENERAL		SECA POSITIVA			SECA NEGATIVA			GENERAL		HUMEDA POSITIVA			HÚMEDA NEGATIVA		
VARIABLES	R2	SIG	Variable	SIG	R2	Variable	SIG	R2	R2	SIG	Variable	SIG	R2	Variable	SIG	R2
D. celata	0,236	*				Cu	*	0,235	0,438	*	A	*	0,300	RP20	*	0,171
D.versiformis	0,249	*				Cu	*	0,249								
E. infrequens	1,000	***	Fe	***	0,127	Cu	*	0,249								
			Mn	***	0,227											
			RP5	***	0,169											
			L	***	0,157											
E. nevadensis	0,994	***	RP20	***	0,125	Na	**	0,134								
			L	***	0,510	B	***	0,111								
A. longula	0,651	***	Mn	*	0,112	MO	***	0,538	0,437	**	CE	**	0,437			
A. morrowiae	0,947	***	RP15	***	0,446	RP20	***	0,096								
						RP45	***	0,335								
Acaulospora sp 1	0,616	***				msnm	***	0,615								
Acaulospora sp2						msnm	***	0,126								
Acaulospora sp 3	0,962	***	Zn	***	0,097	L	*	0,177	1,000	***	A	***	0,685	msnm	***	0,169
			RP45	***	0,424									DR	***	0,119
A. scrobiculata	0,869	***	B	***	0,625				0,966	***	A	***	0,775	msnm	***	0,105
			A	***	0,204											
A. rehmii	1,000	***	A	***	0,739	RP45	***	0,163								
A. Spinosa	0,869	***	S	***	0,623				0,745	**	msnm	*	0,125	Mn	**	0,225
A. denticulata	0,999	***	S	***	0,327						Ca/Mg	**	0,229	RP20	**	0,165
			Fe	***	0,372				1,000	***	msnm	***	0,140	CE	***	0,098
			Mn	*	0,101						B	***	0,647			
K. colombiana	0,959	***	S	***	0,811				0,532	***	L	**	0,348	RP20	*	0,184
Pacispora	0,982	***	RP20	***	0,357	msnm	***	0,197	0,899	***	Zn	***	0,146	msnm	*	0,216
			RP45	***	0,144	MO	**	0,166						B	***	0,215
														CE	***	0,179
Scutellospora	0,890	***	RP45	***	0,202	msnm	***	0,195	0,991	***	A	***	0,669	msnm	***	0,161
						A	***	0,189								
R. tropicana	0,474	**	Mn	*	0,139	MO	**	0,335	1,000	***	Zn	***	0,689	B	***	0,115
C. pellucida	0,990	***	Mn	***	0,238	MO	*	0,262	0,992	***	A	***	0,640	msnm	***	0,267
			Zn	***	0,208	S	***	0,168						B	**	0,010
Intraspora sp	0,681	***	RP20	*	0,211	MO	***	0,681	0,658	**	Zn	***	0,292	P	*	0,147
														B	**	0,218
A. troppei	0,451	**	Na	**	0,187	Sat K	**	0,264	0,976	***	Ca/Mg	**	0,012	msnm	*	0,011
											RP15	***	0,129	RP20	***	0,140
											RP20	*	0,680		***	0,165
Ambispora sp	0,806	***	A	1,01	0,520	RP45	***	0,195	0.985	***	A	***	0,730	RP20		
A. appendicula	0,451	**	Na	**	0,188	Sat K	*	0,264	0,976	***	Ca/Mg	**	0,013	msnm	*	0,011
											RP15	***	0,129	RP20	***	0,140
											RP20	*	0,680			
P. occultum	0,985	***	RP15	***	0,430	RP45	***	0,396								
P. laccatum	0,972	***	P	***	0,154	Na	***	0,110								
			Mn	***	0,249											
			RP20	***	0,400											

***= p<0,15; ** p<0,05, *** p<0,01**

:

1.4 Discusión

1.4.1 Composición de comunidades de HFMA

A través del gradiente altitudinal de los Andes colombianos, asociado al cultivo de *Physalis peruviana*, se determinó una gran diversidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA), con la presencia de 5 órdenes, 11 familias, 16 géneros y 46 especies, los cuales presentaron variaciones espacio - temporales, dependiendo de la época de muestreo y de las condiciones edáficas.

Con relación a la distribución espacial de los HFMA, se presentó una amplia variación en especies debidas a cambios en altitud y tipo de suelo, con el mayor número de esporas a bajas altitudes durante la época húmeda y en mayores altitudes en época seca. Gibson y Hetrick, (1988); Allen, *et al,.*(1991); Klironomos, *et al.,* (1993) y Fisher y Fule, (2004), reportaron una amplia variabilidad de comunidades de HFMA en gradientes espaciales y topográficos, lo cual se complementa con los reportes de Tanja y colaboradores (2004), quienes mencionan la existencia de grandes diferencias entre comunidades de HFMA, tanto entre muestras tomadas a grandes distancias, como a pocos metros de distancia.

A nivel temporal también se observó una alta diversidad en las comunidades de HFMA, expresada en mayor número de esporas, y en riqueza y abundancia relativa de especies en época seca, con relación a la época húmeda, en la que se detectaron mayores niveles de colonización de raíces. Similares patrones fueron reportados por Caproni, *et al.,* (2003); Souza, *et al.,* (2003); Tchabi, *et al.,* (2008) y Pagano, *et al.,* (2013), Guadarrama *et al.,* (2014) y Rabelo *et al.,* (2014) con relación a los resultados obtenidos en época seca y por Guadarrama y Álvarez-Sánchez, (1999), para los obtenidos en época húmeda.

Una forma de evidenciar la variación estacional de las comunidades, se relacionó con las diferencias encontradas en el número de especies entre época seca (46) y húmeda (31), de las cuales el 32,6% de las especies no pudieron ser aisladas en época húmeda. Estos resultados están de acuerdo con reportes previos relacionados con variaciones estacionales de comunidades de HFMA (Brundrett y Kendrick, 1988, 1990; Brundrett, 1991; Sanders y Fitter, 1992; Merryweather

y Fitter, 1998; Courty, *et al.,* 2008; Pickles, *et al*., 2010; Davey, *et al.,* 2012; Bonfim *et al.,* 2013; Lindahl, *et al.,* 2013; Guadarrama *et al.,* 2014). En relación a los efectos de la estación húmeda sobre la colonización de raíces, algunos autores han reportado resultados similares a los obtenidos en el presente estudio (Rabatin, 1979; Allen, 1983; Lodge, 1989; Miller, 2000 y Miller y Sharitz, 2000), mientras otros autores consideran que no existe ningún efecto (Bryla y Duniway, 1997 y Ming y Hui, 1999). La presencia de esporas y los diversos niveles de colonización de raíces, permitieron evidenciar la existencia de una interacción activa de los HFMA con plantas de uchuva en los suelos de los Andes.

En la presente investigación se encontró un alto número de esporas $10g^{-1}$ de suelo, tanto en época húmeda (20-120) como en época seca (170-1531), valores que fueron superiores a los reportados por Jayachandran y Shetty (2003) para zonas húmedas de Everglades (18-124) y por Lopes, *et al.,* (2013) en bosque húmedo y pasturas del Brasil (2,5 y 77,9). Mientras que el número de especies varió entre 31 y 46, para las épocas húmeda y seca, respectivamente. Estos valores son similares a los reportados en los Andes Chilenos (39 especies) (Castillo, 2005; Castillo, *et al.*, 2005), en el bosque amazónico-pastura en Brasil (36 especies) (Lopes, *et al.*, 2013) y en los bosques de México (37 especies) (Violi, *et al.,* 2008). Otras publicaciones han reportado una menor diversidad de especies, como en el caso de las dunas en Brasil (25 especies) (Stümer, *et al.,* 2013); los bosques (13-29 especies) y tierras de pasturas (18 especies) de México (Gavito, *et al.,* 2008; Fernandes, *et al.,* 2009; Guadarrama *et al.,* 2014), los bosques húmedos tropicales de Colombia (18 especies) Peña-Venegas, *et al.,* (2007), bosques del Brasil (Carrenho *et al.,* 2001; Moreira-Souza *et al.*, 2003; Aidar *et al*., 2004; Zandavalli *et al.,* 2008; Moreira *et al*., 2009; Bonfim *et al.,* 2013; Rabelo *et al.,* 2014) y en general en estudios diversos que muestran un rango entre 12-26 especies $10g^{-1}$ de HFMA (Wilson, *et al.*, 1992 y Wang, *et al*., 2008).

El alto número de esporas identificado en el presente trabajo, asociado a alta diversidad de especies, desde el punto de vista ecológico, es el reflejo de la historia del establecimiento de las comunidades en un ambiente específico y se puede considerar como un banco de reserva que puede contener HFMA adaptados a diversas condiciones ambientales, con potencial para asociarse a diversos hospederos en un momento particular en el tiempo, con diversas estrategias de crecimiento y adaptación a los cambios dinámicos del ambiente (Oehl, *et al.,* 2004; Hijri, *et al.,*

:

2006; Moebius-Clune, *et al.,*2013); agronómicamente, la alta diversidad identificada representa el alto potencial que presentan los ecosistemas andinos bajo estudio para el establecimiento de asociaciones simbióticas ya que a pesar de ser éste un análisis de agroecosistemas con un uso semi-intensivo, la diversidad de HFMA es alta, contrario a lo reportado por diferentes autores sobre la reducción de diversidad de HFMA en sistemas agrícolas (Jasper, *et al.,* 1987; Sieverding, 1991; Mason, *et al* 1992; Munyanziza, *et al.,* 1997; Cowden y Peterson, 2009).

Por otra parte, la investigación permitió verificar la presencia de especies "generalistas", (de acuerdo con Oehl *et al.*, 2003, son aquellas especies de HFMA que pueden aisladas bajo diversas condiciones de suelos y clima, en contraste con aquellas "especialistas" que solo se apresentan bajo condiciones epecíifcas de suelo o clima), aisladas bajo diversas condiciones edáficas y a diferentes altitudes, mostrando su alta tolerancia a diversas condiciones de suelos y clima, dentro de las cuales se destacan *G. macrocarpum; G. brouhtii; G. microcarpus, C. claroide, C. luteum, E. infrequens y E. nevadensis.* La existencia de especies "generalistas" fue reportada por Castillo (2005); Öpik*, et al.,* (2006); Oehl, *et al.,* (2003, 2010); Guadarrama *et al.,* (2007) y Stümer and Siqueira (2008, 2011). *Glomus macrocarpum* ha sido reportada como especie "generalista" en diversos ecosistemas y agroecosistemas (Trufem, 1990; Trufem *et al.,* 1994; Oehl *et al.,* 2004; Castillo, 2005; Silva *et al*., 2006; Li, *et al.,* 2010; de Carvalho, *et al.,* 2012; de Oliveira Freitas, *et al.*, 2014; Rabelo *et al.,* 2014). Guadarrama *et al.,* (2014) identificaron 10 especies consideradas como generalistas, mientras que Rabelo *et al.,* (2014) identificaron 4 especies generalista entre 40 especies identificadas.

En el caso de hongos del género *Glomus* se observó su predominancia en las diversas condiciones edafoclimáticas evaluadas, lo cual ha sido reportado con diversas especies vegetales (Hetrick y Bloom, 1983; Gibson y Hetrick, 1988; Musoko, *et al.,* 1994; Diop, *et al.*, 1994; Bever, *et al.,* 1996; Redhead, 1997; Cuenca, *et al.,* 1998; Eom, *et al.,* 2000; Picone, 2000; Duponnois, *et al.,* 2001; Selvam y Mahadevan, 2002; Jayachandran y Shetty, 2003; Peña-Venegas, *et al.,* 2007; Su y Guo, 2007; Violi, *et al.,* 2008; Wang, *et al.,* 2008; Gavito, *et al.,* 2008; Aguilar-Fernandez, *et al.,* 2009; Schnoor, *et al.,* 2011; Stover, *et al.,* 2012; Boonlue, *et al.*, 2012; Stover, *et al.*, 2012; de Carvalho, *et al.,* 2012; Lopes, *et al.,* 2013; Opik, *etal*., 2013; Bonfim *etal.,* 2013; Guadarrama *et al.,* 2014; Rabelo *et al.,* 2014). La alta presencia de especies del género *Glomus* posiblemente está asociada con su alta capacidad de esporulación, la cual favorece la colonización de raíces en diversos

ambientes, especialmente en ambientes intervenidos agrícolamente, como mencionan Caprioni *et al.,* (2003) y Rabelo *et al.,* (2014). Esta cualidad hace que las especies de este género presenten mayor abundancia en sistemas intervenidos por el hombre, especialmente en agroecosistemas, como ocurre en el presente trabajo, donde los hongos del orden Glomerales y específicamente especies del género *Glomus,* mostraron una amplia dispersión y alta abundancia en suelos de los Andes colombianos.

Otras especies de géneros de hongos clasificados como *Acaulospora y Glomus* predominan en los Andes chilenos (Castillo, 2005; Castillo, *et al.,* 2005), mostrando similitud a los encontrados en este estudio en los Andes colombianos. Posiblemente, por la afinidad de algunas de las características edáficas como son la presencia de ceniza volcánica (alófano), la acidez de los suelos, los bajos contenidos de P en el suelo y los altos contenidos de MO, aunque difieren en la altitud y latitud. Esta es una evidencia adicional del efecto de las características edáficas sobre la composición de comunidades de HFMA.

La tolerancia de algunas especies a condiciones edafoclimáticas, es una característica deseable de las especies consideradas "generalistas" ya que permite contar con especies fácilmente adaptables a cambios en el ambiente, situación común en agroecosistemas, en donde el ambiente edáfico es modificado por las prácticas culturales asociadas a los cultivos. Adicionalmente, en uchuva por la alta movilidad del cultivo como mecanismo de escape a las enfermedades, la identificación y uso de especies "generalistas" puede facilitar el establecimiento de la simbiosis bajo diversas condiciones. La alta frecuencia de aislamiento, a lo largo del transecto altitudinal, de algunas especies muestra la alta capacidad de adaptación de estas especies a condiciones de estrés biótico, así como a los cambios fuertes en los agroecosistemas debidos a prácticas como la fertilización, como lo mencionan Stümer y Siqueira (2008) y Zangaro y Moreira (2010). En el presente trabajo se observaron especies como *G.macrocarpum* presentes bajo condiciones de precipitación menores a 20 mm mes^{-1}, como también con precipitaciones entre 150 y 300 mm mes^{-1}, mientras que otras especies solamente se presentaron en época seca, o variaciones en contenidos de nutrientes como en el caso de P, que debidio a prácticas de fertilización varió de 3,6 a 70 mg kg^{-1} en las épocas de muestreo en Albán o presente en suelos

:

con contenidos de P entre 3,6 y 62,4 mg kg^{-1} de P en una misma época, que muestran su tolerancia a diversas condiciones ambientales.

En el caso de las especies de HFMA consideradas "especialistas", porque su presencia se asocia a unas condiciones específicas de clima, de suelo o de ambas, aquellas asociadas exclusivamente al clima, fueron: *G. agregatum, G. irregulare, G. sinuosum, dos especies de Glomus sp, F.coronatus, F. monosporum, S. hoi, S. constrictum, C. walkeri, E. nevadensis, Acaulospora sp, P. occultum y P. laccatum*, mientras que especies asociadas al clima y tipo de suelo fueron: *S. constrictum, C. walkierii, Acaulospora* sp2 y *P. laccatum*, de suelos cultivados con *Physalis peruviana*. Esta características de los HFMA, de presentar un comportamiento de "especialistas" por tipo de suelo, clima y régimen de humedad, se ha reportado en investigaciones de análisis de comunidades de HFMA, en ecosistemas tropicales como bosque húmedo y zonas semi áridas del Brasil y del Africa; en sabanas tropicales y en Alpes Suizos realizados por Uhlmann, *et al.,* (2004); Landis, *et al.,* (2004); Bashan, *et al.,* (2007); Lekberg, *et al.,* (2007) y Oehl, *et al*., (2010), que si bien no son similares ecológicamente a los Andes colombianos, si muestran una tendencia de comportamiento de los HFMA. Rabelo *et al.,* (2014) identificaron 26 especies intermedias y 19 exclusivas o especialistas en comunidades compuestas por 40 especies. Algunas de estas investigaciones fueron realizadas en sistemas de transición de ecosistemas a agroecosistemas, en los cuales se pudieron observar reducciones en riqueza de especies y una mayor cantidad de especies especialistas con respecto a la condición de ecosistema natural. La identificación de especies "especialistas", por su parte, permite contar con especies adaptadas a estreses específicos, que se pueden presentar tanto en el espacio, como en el tiempo, debido a la intervención antrópica o a fenómenos globales o locales, como la variación y el cambio climático.

Los índices de diversidad estimados, corroboraron la hipótesis de alta diversidad de HFMA en estos sistemas, al observarse bajos-medios niveles de uniformidad entre y dentro de las muestras analizadas y con dominancia de especies en algunas de las comunidades analizadas, especialmente en las que presentaron bajo número de especies. Los valores de índice de diversidad de Shannon-Wiener registrados para uchuva (1,1 hasta 2,8) muestran que si bien el hospedero afecta la diversidad de HFMA como mencionan Vandenkoornhuyse, *et al.*, (2002, 2003), las condiciones edáficas y la altitud también juegan un papel importante, lo cual se evidencia en los rangos de diversidad encontrados en el transecto altitudinal evaluado, donde las

variaciones fueron fundamentalmente ambientales y no de hospedero. Sin embargo, el componente del hospedero se puede evaluar al comparar los valores del presente estudio con los obtenidos por Helgason, *et al.,* (1998) y Husband, *et al*., (2002), Tanja, *et al.,* (2004), quienes reportan rangos desde 0,4 en suelos agrícolas hasta 2,3 en bosques, encontrándose valores superiores en uchuva. Es importante considerar la característica de la uchuva, ya que si bien es una especie cultivada en campos agrícolas, es también una especie en proceso de domesticación, originaria de ecosistemas andinos, en donde se encuentran los centros de diversidad de la especies y que se ha adaptado a estos ecosistemas que cuentan con condiciones edafoclimáticas restrictivas, posiblemente a través de procesos de co-evolución con los HFMA. Adicionalmente, estos resultados indican que los Andes tropicales de Colombia, son un nicho de amplia diversidad de HFMA.

Los anteriores resultados confirman existencia de una alta diversidad de HFMA en ecosistemas de los Andes tropicales, ya que aunque solamente se muestrearon suelos cultivados con uchuva, el número de especies de HFMA fue superior al identificado con una mayor variedad de hospederos como se mencionó anteriormente. La identificación de especies "generalistas" o "especialistas" es muy importante para el establecimiento de las asociaciones HFMA-uchuva ya que éste es un cultivo "nómada" que cambia con alta frecuencia de localidad, suelo, clima y altitud, en donde especies de HFMA con alta capacidad de adaptación a diversas condiciones de clima y altitud, pueden tener mayor posibilidad de establecer simbiosis que aquellas que se ven afectadas por cambios edáficos. El conocer los factores que pueden afectar la abundancia de especies, permite realizar prácticas que favorezcan la presencia de especies de interés para un ecosistema o un agroecosistema.

1.4.2 Efecto de las características edáficas en la composición de comunidades de HFMA.

Una de las hipótesis planteadas en el presente trabajo está relacionada con el efecto de las condiciones edafo-climáticas en la composición de las comunidades de HFMA asociadas a *Physalis peruviana*. En esta sección se presentarán los efectos de las características edáficas asociadas a la localización altitudinal de las muestras, y su posible efecto la diversidad de HFMA. En la variable

:

altitud, que identifica a cada muestra, se integran las características físico-químicas de los suelos, con condiciones de clima imperantes para cada altitud.

Uno de los principales indicadores del efecto de los factores ambientales en la composición de comunidades y abundancia de especies de HFMA en un transecto altitudinal, está relacionado con la posibilidad de aislamiento de especies en época seca o húmeda. Un 32,6 % de la especies no pudieron ser aisladas en época húmeda. Esta situación afectó a todos los órdenes de HFMA, siendo el orden Glomerales el más afectado con un 50% de especies que no se aislaron en época húmeda; en Diversisporales, Gigasporales y Paraglomerales fue del 41,6%, en total. El efecto de la humedad y de los valores de pCO_2 y O_2 del suelo relacionada con niveles de precipitación, en la composición de las comunidades de HFMA, se relaciona en forma clara con los efectos de los grupos texturales en las comunidades, en donde los incrementos en contenidos de arena favorecen la abundancia de algunas especies de HFMA, posiblemente debido a mejoras en drenaje. Estos resultados están de acuerdo con reportes que demuestran la existencia de efectos estacionales, asociados con épocas húmedas, que afectan la estructura y composición de HFMA (Brundrett y Kendrick, 1988, 1990; Brundrett, 1991; Sanders y Fitter, 1992; Merryweather y Fitter, 1998; Courty, *et al.,* 2008; Pickles, *et al*., 2010; Davey, *et al.,* 2012 y Lindahl, *et al.,* 2013).

Los resultados obtenidos evidencian la existencia de un alto número de variables edáficas que modulan la composición de las comunidades de HFMA asociadas a uchuva en un gradiente altitudinal, encontrándose que algunas variables pueden afectar positivamente o negativamente la composición de las mismas. El establecimiento de patrones de respuesta de las especies de HFMA a los factores edáficos permite corroborar la hipótesis del efecto de las características del suelo en la composición de comunidades de HFMA lo cual se confirma con los reportes de Hobbie (1992); Augé (2000); Entry, *et al.,* (2002); Uhlmann, *et al.,* (2004); Landis, *et al.,* (2004); Bashan, *et al.,* (2007); Lekberg, *et al.,* (2007).

La altitud, variable que integra las variaciones edafoclimáticas de las muestras, presentó relaciones inversas con abundancia de especies, afectando a especies de *Glomus,* en época seca; especies del orden Diversisporales y *Scutellospora* sp en ambas épocas y en época húmeda a algunas especies de los órdenes Gigasporales y Archeosporales.

Materia Orgánica (MO): Los incrementos en contenidos de MO en época seca, redujeron el número, riqueza, abundancia y frecuencia de aislamiento de especies de HFMA. Se evidenció que este parámetro afectó a más del 30% de las especies identificadas y fue especialmente observado, en especies de los orden Glomerales y Gigasporales, aunque también se observó en *E. nevadensis y Pacispora* sp. Esta respuesta está asociada con la disminución en abundancia de especies al incrementarse la altitud en ambas épocas de muestreo. Lo anterior, es contrario a lo reportado en estudios previos en suelos ácidos de Colombia, que mostraron correlación positiva entre MO con abundancia y diversidad de HFMA para especies de los géneros *Acaulospora, Scutellospora y Entrophospora*, pero corrobora lo observado para especies de *Glomus* (Serralde y Ramírez, 2004). La materia orgánica es un importante indicador de las condiciones de los suelos ya que afecta características fisicoquímicas y biológicas de los mismos. Desde el punto de vista químico y biológico su mineralización favorece la disponibilidad y ciclaje de nutrientes, incrementa la capacidad de intercambio catiónico y desde el punto de vista físico mejora la estructura, porosidad y capacidad de retención de humedad. La materia orgánica se mineraliza rápidamente bajo condiciones de humedad y temperaturas altas, por lo que en gradientes altitudinales la tendencia es acumulación de materia orgánica en la medida en que se incrementa la altitud, con efectos benéficos en características físicas del suelo, pero con menores posibilidades de liberación de nutrientes por las bajas tasas de mineralización en suelos con bajas temperaturas. El incremento en esporulación de la mayoría de las especies de HFMA se presenta bajo ciertas condiciones de estrés, especialmente de estrés hídrico, de tal forma que los incrementos en contenidos de materia orgánica que reducen la abundancia de algunas especies de HFMA, pueden estar relacionados con la reducción del estrés hídrico y nutricional en esos suelos.

Fósforo: Uno de los efectos del P, se observó en la reducción de la colonización en la medida en que se incrementó el contenido en los suelos. Este tipo de interacciones ha sido reportada previamente por Jansa, *et al.,* (2009) y Selvam y Mahadevan, (2002). El P es uno de los nutrientes más estudiados en relación con los HFMA, encontrándose que niveles bajos de P en el suelo favorecen y promueven el establecimiento y desarrollo de la simbiosis y por tanto la multiplicación de las especies de HFMA, siendo identificada su deficiencia en suelos como uno de los principales activadores de señales de reconocimiento entre plantas y HFMA, (Revisar en

:

Ramírez y Rodríguez, 2010). Aunque a nivel general se puede considerar que los mayores contenidos de P en el suelo pueden afectar a los HFMA, las relaciones entre el contenido de este nutriente y el comportamiento de las especies de HFMA pueden ser muy variables. Se pudo determinar, en la presente investigación, que el 32% de las especies de HFMA, especialmente las pertenecientes al orden Glomerales, se ven favorecidas al incrementar los contenidos de este elemento en época seca, mientras que el 17,4% se ven negativamente afectados en época húmeda. Este tipo de interacciones ha sido reportada previamente (Jeffries, *et al.,* 1988; Sieverding, 1991; Uhlmann, *etal.*., 2004; Landis, *etal.*.,2004; Oehl, *et al.,* 2004; Bashan, *et al.,* 2007), mostrando correlaciones entre contenidos de P y riqueza y abundancia de especies de HFMA con la diversidad de estos hongos.

No es común encontrar referencias que muestren que incrementos en contenidos de P aumentan abundancia de HFMA, sin embargo, hay reportes de presencia de HFMA en suelos con altos contenidos de P (Davidson y Christensen, 1977; Allen y MacMahon, 1985), mostrando la gran versatilidad de adaptación que tienen los HFMA. Estos resultados son importantes para el establecimiento de simbiosis en suelos con contenidos medio-alto de P. Es de anotar que los suelos de la región Andina, presentan fijación de P debido al alófono y al pH del suelo, razón por la cual aunque existan niveles relativamente altos de P (i) los procesos de fijación de P, reducen el P disponible, favoreciendo la mayor abundancia de ciertas especies de HFMA. Adicionalmente, es importante considerar los reportes de Sylvia Y Williams (1992) y Sylvia, *et al.,* (1993), quienes consideran que el efecto positivo del encalamiento sobre HFMA se debe entre otros aspectos a las mejoras en disponibilidad de fosfato inorgánico (Pi), ya que en algunos niveles o cuando no se encuentra disponible, afecta negativamente a los HFMA, mostrando que existe correlación entre incrementos de Pi e incrementos de abundancia de HFMA. El hecho de que el efecto se presente principalmente en especies de Glomerales puede estar asociado con el tipo de crecimiento de los HFMA, las cuales se desarrollan y multiplican cerca de la raíz, en la zona de agotamiento de P y por lo tanto incrementos en su contenido puede favorecerlas.

Acidez y Bases Intercambiables: Los efectos de la acidez del suelo en las comunidades de HFMA se pudieron evidenciar mediante el incremento de abundancia de esporas del 10% y 17% de las especies al incrementar el pH y reducción de la abundancia del 7% de las especies con el incremento del pH especialmente para especies del orden Glomerales y en menor medida

especies del orden Diversisporales. La relación entre incrementos en pH e incrementos en diversidad de HFMA, especialmente en riqueza de géneros y especies, fueron similares a los reportados por Oehl, *et al.* (2010), quien encontró correlaciones positivas entre riqueza de géneros y especies y pH del suelo (r^2 =0,27), y con los reportes de Borie y Rubio (1999) y Sequel, *et al.* (2012) en andisoles de Chile y de Serralde y Ramírez (2004) en Oxisoles de Colombia y contrario a lo reportado por Del Val, *et al*. (1999). La respuesta de los HFMA a la acidez es altamente variable (Read, *et al.,* 1976; Sylvia y Williams, 1992, Klironomos, 1995; Clark, 1997; Clark, *et al.,* 1999 a,b; Giovannetti, 2000), con respuestas positivas (Davis, *et al.,* 1983; Clark, *et al.,* 1999 a,b), negativas (Mosse, 1972 a,b) o neutras (Guzman-Plazola, *et al.,* 1988).

Algunos factores asociados a la acidez del suelo como la acidez intercambiable, el contenido y la saturación de aluminio, contenidos de P y bases intercambiables también presentaron relaciones directas e inversas con la composición de las comunidades de HFMA. Si bien las variaciones en el pH y de las variables relacionadas con acidez, no son muy contrastantes en estos suelos, y por ello no se encuentran efectos tan marcados como en otro tipo de suelos como en Oxisoles o Ultisoles; las pequeñas variaciones encontradas alcanzaron a mostrar tendencias de comportamiento de las comunidades de HFMA frente a la acidez.

Las reducciones de Mg o incrementos de Ca, que generan aumentos en la relación Ca/Mg, reducen el número, riqueza, abundancia y frecuencia de aislamiento de especies de HFMA. Estos nutrientes están asociados a la acidez del suelo. Los desbalances nutricionales, especialmente en las relaciones entre bases intercambiables son comunes en las zonas de producción de uchuva, de acuerdo con Roveda *et al*., (2012), debido principalmente al manejo inadecuado de enmiendas. Sin embargo, se observó un efecto benéfico específico del incremento de la relación Ca/Mg en la abundancia de especies del orden Archeosporales, aunque los incrementos en K, redujeron su abundancia. En especies del género *Claroideoglomus* fue el incremento de la relación Ca/K, la que redujo su abundancia. De estos resultados se puede inferir que los incrementos de Ca son responsables de la reducción en abundancia de algunas especies de HFMA, debido a que pueden afectar en forma drástica el pH del suelo. Los efectos positivos de K, Ca y Mg en número de esporas y colonización, se han reportado (Proctor y Woodell, 1975;

:

Mengel y Kirkby, 1980; Furlan y Bernier-Cardou, 1989; Ouimet, *et al*., 1996), sin embargo, esos resultados dependen mucho del ambiente edáfico.

Sodio: Se encontró un efecto bastante específico del incremento de la CE en la reducción de las especies *Glomus* sp1, *Pacispora* sp y *Acaulospora longula*, afectando a su vez los índices de dominancia. De forma similar el incremento en el contenido de Na afectó favorablemente a especies del orden Archeosporales y a dos especies de *Acaulospora* y negativamente a *P. laccatum, G. sinuosum* y a las especies de *Entrophospora*. Los efectos positivos de la salinidad en la riqueza y composición de comunidades de HFMA fueron reportados por Gerderman (1968) que corroboran los resultados del presente estudio. En época húmeda la saturación de Na y los contenidos de Na afectan positiva y negativamente, respectivamente, la colonización, como también lo reporta Selvam y Mahadevan (2002), debido a la variación de los contenidos de Na con los contenidos de agua de suelo y los movimientos de los niveles freáticos que favorecen la presencia de sales en el sualo, cuando éstos descienden después de la época de lluvia.

Elementos Menores y Azufre: Los resultados obtenidos permiten evidenciar el efecto de elementos menores en la composición de las comunidades de HFMA en suelos de los Andes colombianos. Este efecto fue especialmente marcado en especies de *Glomus* y con especies del orden Diversisporales en época seca. El Mn causó fuertes impactos en las comunidades de HFMA de los Andes afectando positivamente al 26% las especies, especialmente *Glomus* y reduciendo la abundancia del 15%, especialmente en especies del orden Gigasporales. El Cu afectó negativamente a especies del orden Diversisporales, mientras que el Zn favoreció a las especies del orden Gigasporales, corroborando los resultados reportados por Cornejo, *et al.,* (2008 a,b); Díaz y Honrubia (1993) y Turnau, *et al*., (1996) con relación al Zn, pero no al Cu. Moebius-Clune, *et al*., (2013b) observaron que el Zn estuvo asociado con alta riqueza y diversidad de especies.

Incrementos en B redujeron la abundancia de especies del orden Gigasporales y favorecieron la colonización, corroborando reportes previos de Jansa, *et al.,* (2009) y Selvam y Mahadevan, (2002). Finalmente el incremento de Fe redujo la abundancia de especies de los órdenes Glomerales y Diversisporales. El incremento en contenido de S afectó al 23% y 26% de las especies en épocas húmeda y seca, respectivamente, especialmente en especies de Glomerales y Diversisporales.

Características Físicas de los suelos: Las variables físicas de suelos que afectaron la composición de las comunidades de HFMA estuvieron fuertemente asociadas a los efectos de la compactación, siendo evaluadas como resistencia a la compactación, densidad real o clase textural, variables que afectan el movimiento de agua y nutrientes en el suelo, el crecimiento y desarrollo de la raíz y su capacidad de absorción de nutrientes. Estos limitantes son atenuados mediante el establecimiento de la simbiosis. Sin embargo, al remover, mediante prácticas agronómicas la compactación de suelos, se afecta la de red de hifas extra radicales, reduciendo temporalmente el efecto benéfico de la simbiosis.

Compactación: Una de las variables que afectó prácticamente a todos los órdenes de HFMA fue la compactación, expresada como resistencia a la penetración a diversas profundidades. De acuerdo con la revisión de literatura realizada hasta la fecha, este es uno de los primeros reportes de efecto de compactación en la compsición de comunidades de HFMA. Un resultado interesante fue el efecto de la profundidad a la cual se presenta la compactación con el tipo de HFMA con el que se relaciona. Es así como principalmente las especies de *Glomus* se ven afectadas por compactaciones superficiales, mientras que para las especies de *Claroideoglom*us y las del orden Gigasporales la compactación en capas profundas (45 cm) se relacionó en forma directa con su abundancia. En las especies del orden Diversisporales la compactación en capas profundas presentó una relación inversa con su abundancia. Finalmente para especies de los órdenes Archeosporales y Paraglomerales, la compactación en capas medias del suelo presentó relaciones directas e inversas, respectivamente, con la abundancia de sus especies. Estas diversas respuestas pueden estar asociadas con los hábitos de crecimiento de cada uno de los órdenes de HFMA, en donde las especies de *Glomus*, presentan un crecimiento muy cercano a la raíz de la planta, mientras que especies de los órdenes Gigasporales se extienden a zonas más apartadas de la raíz, siendo de esta forma afectados diferencialmente por la profundidad a la cual se presenta la compactación.

La densidad real, presentó una relación inversa con número, riqueza abundancia y frecuencia de aislamiento de especies de HFMA, en época húmeda que afectó a 27% de las especies, tanto positiva como negativamente y de todos los órdenes identificados. En época seca afectó al 15%

:

de las especies, presentando principalmente relaciones inversas con especies del orden Glomerales.

El efecto de la compactación también se observó en la reducción de la colonización corroborando los reportes de Yano, *et al.,* (1998); Nadian, *et al.,* (1997) y Li, *et al.,* (1977 a,b) y contrario a lo reportado por Entry, *et al.,* (1996). Las investigaciones de HFMA en este tema se han centrado en los efectos de la labranza, como método para remover este conocido limitante para la mayoría de los cultivos. Diversos reportes en Andisoles sobre el efecto negativo de la labranza en el establecimiento de HFMA (Curaqueo, *et al.,* 2010 Cornejo, *et al.,* 2004, 2009; Kabir, 2005; Kabir, *et al.,*., 1997; Borie, *et al.,* 2006; Borie, *et al.,* 2000; Castillo, *et al.,* 2006; Cornejo, *et al.,* 2009, Alguacil, *et al.,* 2008), permiten entender la relación colonización/abundancia de especies - compactación, en la medida en que suelos sin disturbar pueden mantener una simbiosis más activa debido a que no se presenta fraccionamiento de la red hifal, la cual se fracciona con la mecanización de los suelos (Kabir, *et al.,* 1997; Kabir, 2005; Cornejo, *et al.,* 2009; Curaqueo, *et al.,* 2010,2011). Estudios en Andisoles del sur de Chile, con características similares a las que presentan los suelos de los Andes en Colombia, como la presencia de ceniza volcánica y alófono, fuerte fijación de P (Borie, *et al.,* 2010), han mostrado beneficios de la labranza cero o labranza de conservación en el número de propágulos, colonización de raíces y longitud de hifas (Borie, *et al.,* 2000; Castillo, *et al.,* 2006; Borie, *et al.,* 2006; Alguacil, *et al.,* 2008; Cornejo, *et al.,* 2009), así como del efecto negativo de la labranza en las hifas de HFMA (Kabir, *et al.,*1998).

Se han reportado muy pocos estudios sobre el efecto de la compactación en las comunidades de HFMA, la mayoría de los estudios se han orientado a evaluar el efecto negativo de la compactación sobre el hospedero en cuanto a desarrollo de raíces y capacidad de toma de nutrientes y agua, así como de los beneficios de los HFMA para superar este estrés (Bengough y Mullins, 1991; Bolan, 1991; Horn y Lebert, 1994; Jakobsen, 1995; Arvidsson, 1998, 1999; Yoo y Wander, 2006; Miransari *etal.,* 2007). Nadian *et al.,* (1997) reportan que bajo condiciones de compactación las reducciones de O_2 y los incrementos de CO_2 en la atmósfera del suelo, así como los cambios en el diámetro de las raíces afectan la frecuencia de detección de arbúsculos, vesículas e hifas intraradicales y cuando los niveles de compactación son mayores se reduce la micorrización e incluso la absorción de P(i). En cuanto a las hifas extraradicales, observaron reducción en crecimiento de las hifas de mayor diámetro, pasando de 9.7 a 2,8 m cm^{-3}, lo cual se

correlacionó con reducciones en longitud de raíz colonizada de 27,3 m a 5,5 m por matero, para suelos ligeramente (<1 Mpa) y altamente (3MPa) compactados.

Textura: Los incrementos en contenidos de arena afectaron, positivamente y en forma importante, en época húmeda, a las especies de los órdenes Glomerales, Diversisporales y Gigasporales, explicando la abundancia de las especies involucradas entre un 10 y un 73%, y a algunas especies de Glomerales en época seca. Los contenidos de limo también afectaron a un 20% de especies en época húmeda y seca. En cuanto a los contenidos de arcilla se observaron efectos en la época húmeda en 15% de las especies y en época seca en el 10%, con un efecto positivo importante en *G. brohutii* en época seca y negativo en *C. claroideum* en época húmeda. También se observaron efectos en el índice de dominancia en época seca afectándolo positivamente. El efecto de la textura en comunidades de HFMA había sido reportado por Horn y Lebert (1994); Yano, *et al.,* (1998); Nadian, *et al.,* (1997); Li, *et al., (*1997a,b); Lekberg *et al.,* (2007) y Bonfim *et al.,* (2013). En suelos compactados las plantas se ven seriamente afectadas por la reducción en su capacidad de crecimiento de raíz, toma de agua y nutrientes de la solución del suelo, debido fundamentalmente a la pérdida de porosidad, macro y meso poros e incremento de microporos en el suelo, como se mencionó anteriormente. Desde este punto de vista, suelos con texturas pesadas, con altos contenidos de arcilla, tienden a presentar mayores niveles de compactación, menor aireación y en algunos casos como en el de suelos de la localidad de Mosquera, los niveles de arcillas acompañados de niveles freáticos altos acentúan el problema. Bajo esas condiciones el hospedero se ve afectado con reducciones importantes en su capacidad de fijación de carbono y de sostenimiento de la simbiosis, afectando la presencia de algunas especies de HFMA. En este sentido, los contenidos de arena en el suelo pueden favorecer tanto al hospedero, como a los HFMA asociados, lo cual fue evidenciado especialmente en época húmeda.

Efectos de clases texturales en composición de comunidades de HFMA fueron evaluados por Moebius-Clune, *et al.,* (2013b), encontrando que un posible mecanismo de ralación de textura con comunidades está basado en las diferencias existentes entre taxas de HFMA en crecimiento y de cómo se extienden las hifas de cada taxa a través de la matríz del suelo. Los suelos con texturas pesadas, generalmente son restrictivos para crecimiento de raíces y son suelos más

:

susceptibles a la compactación, generando el crecimiento de raíces con menores diámetros. Una situación simular puede ocurrir con las hifas de HFMA, lo cual estaría confirmando en alguna medidaclos resultados favorables de las texturas arenosas en las comunidades de HFMA en el presente trabajo. A nivel de familias se han observado diferencias en crecimiento especialmente entre Gigasporaceae y Glomeraceae, de acuerdo con Jakobsen *et al.,* 2012 y Smith y Read, (2008) lo cual podría estar relacionado con el efecto de la clase textural en estas dos familias observado por Lekberg *et al.,* (2007), mientras que en las investigaciones de Moebius-Clune *et al.*, (2013b) las principales diferencias se observaron entre Glomeraceae y Claroideoglomeraceae, aunque no se presentaron diferencias debidas a la compactación del suelo, razón por la cual estas respuestas estarían más relacionadas con humedad del suelo, especialmente debido a mejoras en drenaje.

Los análisis de componentes principales permitieron determinar las variables de suelos que permiten mayor diferenciación entre muestras para cada época de muestreo. Estas variables pueden ser empleadas como indicadores para evaluar las características de los suelos cultivados con uchuva, encontrándose que independientemente de la época de muestreo las variables altitud, contenido de P, elementos menores y la relación Ca/Mg, son las que representan la mayor variabilidad. En forma más específica para época seca los contenidos de MO, S, Na y Sat de K y en época húmeda el pH el contenido de Al, la CE y la relación Ca+Mg/K son las que están generando esa variabilidad entre suelos y pueden emplearse como indicadores específicos de variabilidad de suelos de los Andes relacionados con la estación húmeda o seca.

1.5 Conclusiones

1- Los resultados obtenidos en la presente investigación, se constituyen en un aporte importante al conocimiento de la diversidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares en condiciones de agroecosistemas de los Andes tropicales, los cuales no habían sido estudiados previamente. De igual forma, por primera vez se establece una relación entre la diversidad de las comunidades de HFMA y las condiciones edáficas de los Andes colombianos.

2- Esta investigación evidenció una alta diversidad de HFMA en suelos, en un gradiente altitudinal entre los 1500 y 3000 msnm, bajo el cultivo de *Physalis peruviana*, que se expresa en el número, riqueza y abundancia relativa de esporas, géneros y especies. La diversidad encontrada

en este estudio indica que se trata de una zona de gran diversidad de especies de HFMA al comparase con otros reportes para suelos tropicales y de zona templada. De otra parte, las interacciones de los HFMA con *P. peruviana* originaria de los Andes sugieren que para esta especie, posiblemente se han presentado procesos de co-evolución con las especies de HFMA, que han favorcido los procesos de adaptación a las condiciones de restricción de los suelos andinos en relación a los bajo niveles de fósforo disponibles en el suelo y restricciones nutricionales en cuanto a otros nutrientes.

3- Los cambios estacionales propios del trópico, época seca y época lluviosa o húmeda, generan grandes variaciones en las comunidades de HFMA, con la presencia de mayor número de esporas, morfotipos, géneros y especies de HFMA en época seca, pero con mayores niveles de colonización de raíces de *P. peruviana* en época húmeda o lluviosa. Adicionalmente, se evidenció una variación de las comunidades de HFMA relacionadas con la altitud, con la presencia de mayor número de esporas a menor altitud en época húmeda, mientras que en época seca el mayor número de esporas se asocia a mayor altura sobre el nivel del mar.

4- Los géneros dominantes, con mayor frecuencia de aislamientos fueron *Glomus* y *Acaulospora*, lo cual coincide con lo reportado para ecosistemas de los Andes chilenos, de bosques húmedos tropicales y bosques de niebla, así como en otros ecosistemas y agroecosistemas.

5- La identificación de especies "generalistas" como *Glomus macrocarpum*, es de gran importancia para el manejo de la asociación en un cultivo con alto grado de movilidad entre diversas zonas de producción, y su participación en las diversas comunidades puede ser básico para la adaptación de *Physalis peruviana* a diversas condiciones edafo-climáticas. Adicionalmente, el conocimiento de especies "especialistas" frente a una factor edáfico, permitirá asegurar un manejo adecuado en zonas con limitantes específicas bien en la zona de producción de uchuva o en otras zonas.

6- Las características físico químicas de los suelos afectan la composición de las comunidades de HFMA asociadas a *P. peruviana*, estos atributos edáficos permitieron establecer patrones preliminares de las relaciones entre las características del suelos y comunidades de HFMA. Los

:

resultados muestran evidencias de los efectos de algunas variables químicas de suelos, como el pH, Al, MO, P, elementos menores (B, Zn, Cu, Fe, Mn) y Na en las comunidades de HFMA, las cuales han sido reportadas para otros ecosistemas y en hospederos distintos, pero que para el caso de ecosistemas andinos no se conocían estas evidencias. Adicionalmente, se registraron los efectos de S y de balances entre bases intercambiables, de los cuales no se conocen reportes previos. Por otra parte el estudio permitió identificar la influencia de algunas propiedades físicas de los suelos sobre la abundancia de especies y composición de comunidades de HFMA, tales como la compactación, la densidad real, la presencia de cenizas volcánicas y la influencia de diferentes clases texturales.

7- La investigación permitió identificar algunos patrones de relación entre las características edáficas y la presencia de diversas especies así como la composición de diversas comunidades HFMA, tal como se especifican a continuación:

- Las especies de *Glomus* se ven influenciadas por los contenidos de elementos menores, la resistencia a la penetración en capas superficiales del suelo (5-15 cm), la altitud y los contenidos de materia orgánica en época seca y con elementos menores, resistencia a la penetración en capas profundas (45cm) y contenidos de Mn en época húmeda.

- Para especies de los géneros *Funneliformis, Simioglomus y Septoglomus* las clases texturales y la materia orgánica son las principales variables que afectan su comportamiento.

- En el caso *Claroideoglomus*, la resistencia a la penetración (profunda) y los cambios en la relación Ca/Mg, son los factores que más influyen en su abundancia.

- Para las especies del orden Diversisporales los efectos directos se presentaron fundamentalmente con elementos menores (B, Fe, Mn) y texturas (L, A) e inversas con Cu, altitud y resistencia a la penetración en capas profundas, para época seca y para época húmeda relaciones directas con textura (A) y altitud e inversa con altitud y RP20.

- Las especies del orden Gigasporales se vieron afectadas por el Mn, la resistencia a la penetración en capas profundas y la materia orgánica en época seca y en época húmeda con los contenidos de arena y de elementos como el Zn y el B.

- En el caso del orden Archeosporales el efecto se presentó con respecto al Na y la saturación de K en época seca y con Ca/Mg, resistencia a la penetración en capas medias y altitud.

- Finalmente para las dos especies del orden Paraglomerales se presentaron efectos con la resistencia a la penetración en capas medias y solo se pudieron aislar en época seca.

7- Los patrones preliminares detectados a nivel de órdenes, géneros o especies, así como la identificación de especies "generalistas" o "especialistas", permitirán plantear esquemas de manejo de suelos o de biofertilización que favorezcan la presencia de HFMA específicos de acuerdo con las características edafoclimáticas de las diversas zonas de producción.

2. Capítulo 2. Capacidad de establecimiento de simbiosis por comunidades de HFMA en *P. peruviana* L.

2.1 Introducción

El papel de los HFMA en los ecosistemas es de gran importancia debido a que mediante la simbiosis las plantas pueden obtener nutrientes minerales del suelo, mejorar su tolerancia a estreses bióticos y abióticos (Smith y Read, 2008), reducir competencia entre plantas mediante la transferencia de carbono a través de la red de hifas extraradical (Simard, *et al.,* 1997; Simard y Durall, 2004) y modular la diversidad y productividad de plantas (van der Heijden, *et al.,* 1998a).

Los HFMA han sido considerados organismos generalistas, y se han identificado más de 150 especies capaces de asociarse con cerca de 300.000 especies de plantas (Bidartondo, *et al*., 2002). Sin embargo, se ha observado un amplio rango de respuestas de los hospederos frente a la asociación con HFMA (Fitter, 1991; Fitter y Meryweather, 1992), reflejando alta variabilidad en las

:

combinaciones planta-HFMA (Klironomos, 2003) en donde la identidad del aislamiento de HFMA es determinante para la obtención de beneficios por parte del hospedero (Kernaghan, 2005). Diferencias en crecimiento micelial y estrategias de toma de fósforo observadas entre especies de HFMA pueden jugar un papel importante (Jakobsen, *et al.,* 1992 a, b; Smith, *et al*., 2000), y podría incluso significar que una amplia diversidad de HFMA, puede estar relacionada con un incremento en la eficiencia de extracción de nutrientes y por lo tanto en los beneficios al hospedero (Tilman, *et al.,* 1996; Kernaghan, 2005) y explicaría la presencia de diversos HFMA en suelos y en raíces (Lodge, 2000).

Los beneficios de la simbiosis en el hospedero se observan en supervivencia, productividad (cantidad y calidad) (Goverde, *et al.,* 2000), morfología de planta (Streitwolf-Engel, *et al.,* 1997 a,b) y capacidad reproductiva (Xiaohong y Koide, 1994).

En HFMA se ha reconocido la existencia de diversos grados de respuesta de especies hospederas frente al hongo, así como evidencias de que el incremento en la diversidad fúngica permite mantener sistemas de combinaciones de plantas (van der Heijden, *et al.,* 1998 a, b). En estos estudios se han encontrado diferentes niveles de colonización de raíces, tasas de crecimiento y respuestas nutricionales, en algunas especies de plantas en comparación con otras (Streitwolf-Engel, *et al.,* 1997a, b; van der Heijden, *et al.,* 1998a, b). Mediante técnicas moleculares que permiten la identificación de especies en raíces, se ha determinado la existencia de patrones específicos de colonización y no una colonización al azar (Helgason, *et al.,* 2002), así como se ha observado que la asociación de diversos tipos de HFMA con hospederos específicos, no se produce al azar en ecosistemas tan diversos como bosques y pastizales (Husband, *et al*., 2002 a; Vandenkoornhuyse, *et al*., 2003).

Muchos autores reportan los efectos benéficos de la simbiosis, asociada generalmente a géneros y especies relacionadas con la colonización y producción de esporas (Grime, *et al.*, 1987; Gange, *et al*., 1993; Wilson y Hartnett, 1997, 1998; Hartnett y Wilson, 1999; van der Heijden, *et al*., 1998 a; Burrows y Pfleger, 2002; Johnson, *et al*., 2004), así como la influencia de las especies vegetales en la diversidad de las comunidades de HFMA y de las comunidades de HFMA en la diversidad de especies vegetales (Leake, *et al*., 2004), encontrándose que la dependencia micorrícica de las

especies vegetales y las condiciones del ambiente juegan un papel importante en estas respuestas de las plantas (Kernaghan, 2005).

El número de especies de HFMA, aproximadamente 200, identificadas por métodos taxonómicos convencionales o moleculares en suelos, puede ser considerado bajo con relación a otros grupos funcionales (Verbruggen y Kiers, 2010), mientras que las técnicas moleculares han mostrado una inesperada alta diversidad de HFMA en comunidades de raíces (Vandenkoornhuyse, *et al*., 2003; Santos-González, *et al.,* 2007; Öpik, *et .al.,* 2009). Aunque parezca contradictorio, esta situación se puede explicar debido a la larga evolución asexual de los HFMA, que genera una alta diversidad genética dentro de una especie morfológicamente reconocida (Croll, *et al.,* 2008; Rosendahl, 2008; Rosendahl y Matzen, 2008; Stockinger, *et al.,* 2009), la cual es mantenida en ambientes heterogéneos en el tiempo y en el espacio por selección por polimorfismo a nivel de poblaciones Corradi, *et al.,* 2009). Además el hecho de que los HFMA presenten hifas aseptadas, permite que los múltiples núcleos pueden ser transmitidos entre líneas y clones (Jany y Pawlowska, 2010), y de esta forma las variaciones en una línea, con sus mutaciones, pueden ser transmitidas a descendencias clonales las cuales son importantes evolutivamente.

Otro aspecto que se debe tener en cuenta en los análisis de composición de comunidades de HFMA es su variación en el tiempo, que refleja el alto dinamismo de esas comunidades. Esa característica puede tener grandes implicaciones en la funcionalidad de los HFMA, así como la presencia simultánea de diferentes comunidades funcionales de HFMA la cual puede estar relacionada con estrategias para obtención de nutrientes o carbono (Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002).

Los beneficios de la asociación micorrícica en nutrición vegetal han sido ampliamente reportados desde hace varios años donde la absorción de fósforo, el nitrógeno, el potasio son favorecidos en simbiosis eficientes (Sanders y Tinker, 1971; Plenchette y Fardeu, 1988; Michelsen y Rosendahl, 1990; Barea, *et al.,* 1991; Bolan, 1991; Tinker y Nyse, 2000; Hawkins, *et al*., 2000; Bi, *et al.,* 2003; Smith, *et al.,* 2000, 2009; Hodge, *et al.*, 2001; Liu, *et al.,* 2002; Smith y Read, 2008; Leigh, *et al*., 2009), mientras que en relación con micronutrientes los mayores esfuerzos de la investigación se han centrado en prevenir efectos tóxicos de éstos en las plantas (Cooper, 1984; Kucey y Janzen, 1987; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Bürkert y Robson, 1994; Marschner y Dell, 1994).

:

La amplia variación de respuestas entre diferentes HFMA, se considera que es debida a las diferencias funcionales entre diferentes HFMA, como reportan Dighton, *et al.,* (1990); Jansa, *et al.,* (2005) y Javot, *et al.,* (2007), especialmente relacionada con la capacidad diferencial de HFMA en toma y transporte de P, asociada a las diferentes estrategias de crecimiento de micelio entre diferentes géneros y especies de HFMA (Jakobsen, *et al.* 1992 a, b; Smith, *et al*., 2000; Mehravaran, *et al.,* 2000; Bever, 2002).

2.2 Metodología

En este capítulo se evaluará la capacidad de establecimiento de simbiosis y sus efectos en uchuva a partir de la inoculación de comunidades locales y comunidades ensambladas a dos niveles jerárquicos (especies y líneas intra-específicas). La metodología empleada en los tres ensayos presenta aspectos generales y específicos que se mencionarán a continuación.

2.2.1 Aspectos metodológicos generales

- **Multiplicación de HFMA**

Las plantas trampa, fueron utilizadas para garantizar la obtención de inóculos homogéneos de HFMA, en términos de calidad, para ser empleados en los diversos ensayos de investigación como a continuación se detallan (Sieverding, 1991, Habte y Osorio, 2001).

Especies como uchuva, cebolla, lechuga, trébol y caléndula fueron utilizadas como plantas trampa, en donde se propagaron los inóculos iniciales de HFMA. El inóculo obtenido a partir de comunidades locales consistió en 10 g de suelo proveniente de las distintas zonas productoras de uchuva de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá; mientras que el inóculo destinado a los ensayos de comunidades ensambladas con base en especies se obtuvo a partir de aislamiento de esporas de especies individuales y se emplearon en proporción de 70 esporas por plantas (Sieverding, 1991; Cano, 1996; Usuaga, *et al.,* 2008; Rodríguez, *etal.,* 2009; INVAM, 2008, 2010). El inóculo para comunidades ensambladas a partir de líneas de *Rhizophagus irregularis*, fue producido *in vitro* por Mycovitro, a partir de inóculos pertenecientes a la Universidad de Lausana-Suiza, grupo Profesor Ian Sanders.

El sustrato empleado consistió en una mezcla de suelo y arena a razón de 70:30 (v: v), con 5,8 mg de P_2O_5 por kg^{-1} de suelo, estas bajas dosis de P se emplean para favorecer la multiplicación de HFMA (Tabla 2.1- Anexo 2.1). Con el fin de reducir la interferencia de otros microorganismos del suelo como patógenos en los experimentos, el sustrato fue esterilizado, a 120°C, durante una hora por tres días consecutivos. Los ensayos de multiplicación se realizaron en condiciones de invernadero por cuatro meses y posteriormente las plantas fueron sometidas a un estrés hídrico, para estimular la producción de esporas del hongo. Una vez multiplicados los diferentes inóculos, se procedió al establecimiento de los diversos experimentos de evaluación del efecto de comunidades locales y ensambladas por especie o a nivel inter-específico de HFMA. En los experimentos se emplearon esporas obtenidas de cultivos trampa de uchuva.

- **Establecimiento de ensayos y diseño estadístico**

Las semillas de uchuva (*Physalis peruviana* L.) utilizadas fueron del ecotipo Colombia. Para su propagación inicialmente se desinfectaron con etanol al 90% e hipoclorito de sodio al 5%, por tres minutos y luego se pre-germinaron en un sustrato de turba canadiense, (Pro mix-verde®) estéril, durante 15 días para luego ser trasplantadas a bandejas de propagación de 72 alvéolos, con un sustrato de turba canadiense estéril. En el momento del trasplante las plántulas fueron inoculadas, a razón de 10 g de inóculo para comunidades locales y 70 esporas por alvéolo (aproximadamente 2 g de inóculo) para comunidades ensambladas arificialmente (Roveda y Polo, 2007; Roveda, *et al.,* 2007), las plántulas crecieron bajo condiciones de invernadero. Al mes de iniciada la propagación las plántulas fueron nuevamente trasplantadas sobre un sustrato estéril de suelo-arena, 70:30 (v:v) en materos con capacidad de 1 kg y luego se llevaron sucesivamente a materos de 3 y 5 kg de capacidad.

Los experimentos se llevaron a cabo en condiciones de invernadero en el CI Tibaitatá, Corpoica, Mosquera. El invernadero presentaba una densidad de flujo de fotones fotosintético (PPFD) entre 450-900 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ PAR, humedad relativa 70% y un promedio de 12 horas a 25 °C en luz /12 h a 8 °C en oscuridad. El diseño experimental utilizado fue de bloques completos al azar (BCA) con tres repeticiones, los tratamientos variaron según el objetivo de cada experimento, se utilizaron tres testigos T_{10}, T_{50} y T_{100} (10, 50 y 100% de fertilización) y la unidad experimental mínima fue de

:

30 plantas por tratamiento. Todos los tratamientos de inoculación fueron fertilizados con 50% de nutrientes empleando solución de Hoagland requerida por tratamiento (N (180 mg kg^{-1}), P (50 $mg.kg^{-1}$), K (188 mg kg^{-1}), Ca (128 mg kg^{-1}), Mg (19 mg kg^{-1}), S (26 mg kg^{-1}), de acuerdo con Roveda, *et al,* (2012). Los elementos menores se aplicaron de acuerdo con la solución Hoagland estándar, para 100% de fertilización.

Se realizaron 5 muestreos, uno cada mes a partir del trasplante, hasta alcanzar el inicio de producción. En el ensayo con comunidades locales se realizaron dos muestreos adicionales, ya que las plantas fueron dejadas en el invernadero hasta producción. En cada muestreo se tomaron tres plantas por repetición, para un total de nueve plantas por tratamiento. Las variables agronómicas y de simbiosis se evaluaron en todos los muestreos, mientras que las fisiológicas solamente se evaluaron en los dos primeros muestreos. Se realizaron análisis de varianza con niveles de confianza de $p<0,01$ y $p<0,05$ y pruebas de comparación de medias de Tukey ($p<0,05$), empleando el programa SAS, versión 10.

Variables agronómicas: Peso fresco parte aérea - PFA (g); peso seco parte aérea - PSA (g); altura de planta - ALT (cm), longitud de raíz - LR (cm); volumen de raíz - VR (cm^3); peso fresco de raíz – PFR (g); área foliar - AF (cm^2); número de hojas - NH; contenido nutrientes en tejido de la parte aérea de la planta, que fueron muestreadas a los 173 días después del trasplante, de acuerdo a los métodos del laboratorio de química, Lissalab, de Corpoica. La materia seca se determinó después de 72 horas a 70°C, el área foliar se leyó usando un equipo aparato portátil, IC del modelo 202® y el volumen de la raíz, por volumetría.

Variables de simbiosis: Como variable relacionadas con los simbiosis se cuantificaron el número de esporas g^{-1} de suelo, de acuerdo con la metodología de Gerdermann y Nicolson (1963), con modificaciones, y el porcentaje de colonización de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA), se determinó empleando la metodología de tinción con Azul de Tripán (Phillips y Hayman, 1970; Giovannetti y Mosse, 1980).

Variables Fisiológicas: Las variables evaluadas fueron temperatura de hoja (T- °C), las tasas de fotosíntesis neta (PN-µmol $CO_2 \cdot m^2$ seg^{-1}), la conductividad estomática (cg- mmol $CO_2 \cdot m^2.seg^{-1}$) y las tasas de transpiración (E- mmol $H_2O \cdot m^2.seg^{-1}$), medida con el porómetro.

A los 30 y 50 días después del trasplante, se hicieron las medición del intercambio gaseoso en hojas usando un aparato portátil (LCpro Advanced Photosynthesis Systems, ADC Bio scientific model®, UK), las mediciones se realizaron a modo de circuito cerrado mediante una cubeta de hoja ancha, para las mediciones de la tasa de fotosíntesis neta (PN), la tasas de transpiración (E) y la conductancia estomática (cg). Las mediciones de intercambio gaseosos se hicieron en condiciones de invernadero, con una concentración promedio de CO_2 ambiental de 350 mg kg^{-1}, una densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD) de 900 µmol.$m^{-2}s^{-1}$ PAR, temperaturas entre 14 a 18°C y una humedad relativa del 70%, lo que es frecuente en las condiciones de invernadero. Las temperaturas foliares se midieron a partir de 12 plantas por tratamiento, cada muestra usando un psicrómetro (HD500), Marca Extech®. La transpiración también se midió usando un Porómetro (SC-1 Porómetro, Marca: Decagon®).

Variables de cosecha: El número de frutos por planta, peso fresco de frutos con capacho (g $planta^{-1}$); peso fresco de frutos sin capacho (g $planta^{-1}$). Correspondió al valor acumulado de siete pases de cosecha, estos datos solamente se evaluaron en el experimento de inoculación con comunidades locales..

2.2.2 Aspectos metodológicos específicos

Se establecieron tres experimentos de evaluación de comunidades de HFMA a saber:

Experimento 1. Evaluación de comunidades locales de suelos de Cundinamarca y Boyacá, en el cual se evaluaron 13 comunidades locales, contrastadas con tres testigos con una fertilización edáfica en proporción de 10, 50 y 100%, correspondientes a los tratamientos testigo T_{10}, T_{50} y T_{100}. El inóculo se obtuvo a partir esporas aisladas de cada suelo (10g), multiplicadas en plantas trampa, aisladas y re-suspendidas en arena estéril para lograr homogeneidad de la muestra. Se realizaron siete muestreos a lo largo de las etapas de crecimiento vegetativo (3), inicio de floración (2) e inicio de producción del cultivo (3). Los tratamientos se pueden observar en la Tabla 2.2.1.

Experimento 2. Evaluación de comunidades ensambladas a partir de especies de HFMA. Las especies utilizadas para el ensamble de comunidades fueron aisladas de suelos de Cundinamarca

:

y Boyacá, cultivados con uchuva. Los criterios de selección fueron las diferencias en frecuencia, riqueza y abundancia de la especie en las muestras evaluadas. Dos de ellas con alta frecuencia y abundancia y dos con baja frecuencia y abundancia. Las esporas de las especies se multiplicaron en plantas trampa, hasta una concentración de 70 esporas g^{-1} de suelo, cantidad adecuada para la inoculación de los diferentes experimentos (Roveda y Polo, 2007; Roveda, *et al.,* 2007).

Se realizaron 5 muestreos, tres en estado vegetativo, uno a inicio de floración y uno al inicio de producción con el fin de tener una cobertura del período de crecimiento, con una unidad experimental de 30 plantas por repetición. Las especies empleadas fueron E1: *Glomus proliferus*; E2: *Intraspora* sp; E3: *Racocetra* sp. y E4: *Glomus macrocarpum* y la mezclas E1+E2; E3+E4 y E1+E2+E3+E4, los tratamientos evaluados se pueden observar en la tabla 2.2.1.

Experimento 3. Evaluación de comunidades ensambladas a partir de líneas de *Rhizophagus irregularis*. Se evaluaron tres líneas parentales, disponibles, de *Rhizophagus irregularis* (*G. intraradices*) y sus mezclas, denominadas Línea 1 (D1); Línea 2 (C2) y Línea 3 (C3), aisladas en suelos de Tänikon, Suiza, en cultivos de Girasol *(H. annus*), y Puerro (*Allium porrum*) (Koch, *et al.,* 2004; Croll, *et al.,* 2008), las cuales fueron amablemente suministradas por el Dr I. Sanders (Universidad de Lausana, Suiza). Se realizaron cinco muestreos, tres en estado vegetativo, uno al inicio de floración y uno al inicio de producción. Se inocularon 70 esporas $planta^{-1.}$ (Roveda y Polo, 2007; Roveda, *et al.,* 2007). Los tratamientos correspondientes se pueden observar en la tabla 2.2.1.

Tabla 2.1.1 Tratamientos considerados en los tres experimentos de evaluación de comunidades de HFMA

Experimento 1 Comunidades locales				Experimento 2 Ensamble de Especies		Experimento 3 Ensamble lìneas	
Sigla	Tratamiento	Sigla	Tratamiento	Sigla	Tratamiento	Sigla	Tratamiento
Z1	Zipacón 1	C1	Cómbita 1	E1	*G. proliferus*	R1	Lìnea 1
Z2	Zipacón 2	C2	Cómbita 2	E2	*Intraspora* sp.	R2	Lìnea 2
G1	Granada 1	C3	Cómbita 3	E3	*Racocetra* sp.	R3	Lìnea 3
G2	Granada 2	A1	Arcabuco 1	E4	*G. macrocarpus*	R1+2	Lìnea 1+2
G3	Granada 3	A2	Arcabuco 2	E5	E1+E2	R1+3	Lìnea 1+3
G4	Granada 4	M	Mosquera	E6	E3+E4	R2+3	Lìnea 2+3
A	Albàn			E7	E1+2+3+4	R1+2+3	Lìnea 1+2+3
T_{10} Fertilización 10 %				T_{50} Fertilización 50 %		T_{100} Fertilización 100 %	

2.3 Resultados

2.3.1 Evaluación del efecto de la inoculación con comunidades locales de HFMA, en crecimiento, desarrollo y producción de uchuva.

En el capítulo anterior se realizó la caracterización de la diversidad de HFMA asociados al cultivo de la uchuva y su relación con las características edáficas y altitudinales, a partir de allí fueron obtenidas y caracterizadas las diferentes comunidades de HFMA. Una vez evidenciada la alta diversidad de estos hongos en ecosistemas andinos (Capítulo 1), se propuso determinar la relación existente entre la diversidad y su función en la simbiosis con plantas de uchuva.

Para dicho propósito se evaluaron los diversos efectos de la inoculación con esporas provenientes de las comunidades locales sobre el crecimiento, desarrollo y producción de plantas de uchuva. Los resultados de las evaluaciones de la respuesta de la uchuva durante 7 muestreos, con sus análisis estadísticos correspondientes se pueden observar en el Anexo 2.2, las variables agronómicas y de simbiosis de cada muestreo son presentadas en tablas 2.2.1-2.2.7 y las variables fisiológicas, el contenido de nutrientes foliares y las variables de cosecha, en las tablas 2.2.8, 2.2.9 y 2.2.10.

- **Variables agronómicas y de simbiosis**

Para una mejor comprensión de los resultados se analizarán tres etapas fenológicas del cultivo, de la siguiente forma: etapa vegetativa (50 ddt), etapa de inicio de floración (131 ddt) y etapa inicial de producción (173 ddt). Con el fin de realizar un análisis comparativo entre los tratamientos se tomó como referencia el tratamiento T_{50}, el cual fue considerado como 100% de la respuesta, debido a que los incrementos por encima de este valor están relacionados con los beneficios de la simbiosis, ya que todos los tratamientos de inoculación con HFMA recibieron 50% de fertilización mineral, por tanto los incrementos adicionales son debidos a los HFMA.

Las variables agronómicas seleccionadas fueron: peso seco aéreo (PSA), área foliar (AF), volumen de raíz (VR) y peso fresco de raíz (PFR). Todas las variables analizadas mostraron diferencias significativas entre tratamientos ($p<0,01$) de acuerdo con la ANAVA, siendo el T_{100} el que registró

:

los valores más altos y el T_{10} los más bajos. Los valores de T100% permiten observar las mayores respuestas de las plantas a la fertilización, mientras que los del 10% de fertilización permiten observar respuestas con déficits nutricionales. Aunque estos testigos permiten tener puntos de referencia de respuesta de la uchuva en relación con fertilización mineral, no son necesariamente los más adecuados económica ni ecológicamente. Las diferencias significativas de la prueba de comparación de medias de Tukey, de los tratamientos de inoculación en comparación a T_{50}, se señalarán en las figuras con un asterisco.

PESO SECO DE PARTE AÉREA Y ÁREA FOLIAR: La acumulación de biomasa es uno de los indicadores importantes que refleja el crecimiento de una especie vegetal. La respuesta de la uchuva a la inoculación con diversas comunidades de HFMA se expresó en peso seco de parte aérea (PSA) y área foliar (AF), mostrando una tendencia similar entre sí, de la siguiente manera: la acumulación de biomasa relativa de plantas inoculadas con las comunidades A2, G4, G1 y C3 mostraron valores que superaron al testigo de referencia (T_{50}); mientras que plantas inoculadas con G2, G3, M, A y C1 presentaron los valores más bajos de biomasa relativa con respecto a T_{50}.

Con relación a la variable PSA, los mayores incrementos relativos ocurrieron en las plantas inoculadas con C3 (75, 57 y 74%), A2 (70, 81 y 32%), G4 (58, 61 y 42%) y G1 (63, 44 y 49%), durante las tres épocas de evaluación, etapa vegetativa, etapa de inicio de floración y etapa de inicio de producción, respectivamente; mientras que los menores valores de PSA ocurrieron en los tratamientos G2 (0, 5 y 4%), G3 (0, 3 y 0%), M (0, 8 y 0%) y A (0, 28 y 8%), respectivamente (Figura 2.2.1).

Con respecto a la variable AF, los mayores incrementos relativos, expresado en porcentaje fueron para los tratamientos A2 (0, 16 y 25), G1 (10, 9 y 29), G4 (25, 27 y 68) y C3 (19, 0 y 17) durante las etapas vegetativa, inicio de floración e inicio de producción, respectivamente; mientras que los menores valores de AF ocurrieron en los tratamientos G2, G3, M y C1, que como en el caso los tratamientos restantes no presentaron incrementos en área foliar con relación al tratamiento de referencia T_{50} (Figura 2.2.2).

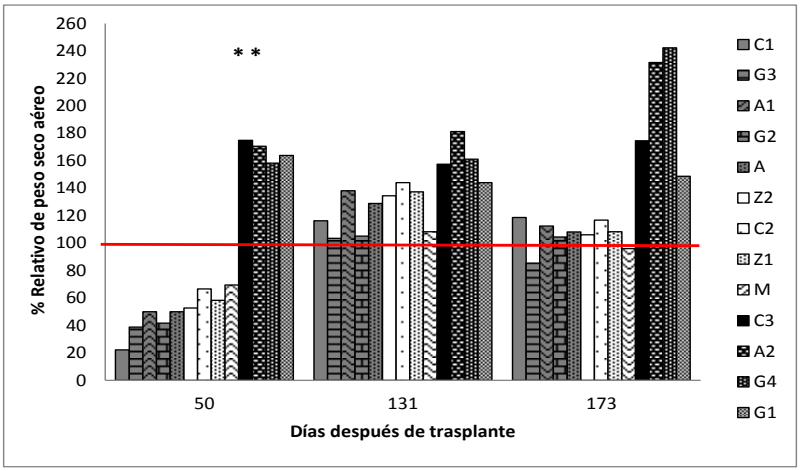


Figura 2.2.1. Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt), inicio de floración (131 ddt) e inicio de producción (173 ddt). Línea roja indica PSA relativo de T_{50}. (*) Diferencias significativas, $p<0,05$ con respecto a T_{50} (Prueba de Comparación de Tukey). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1, A2).

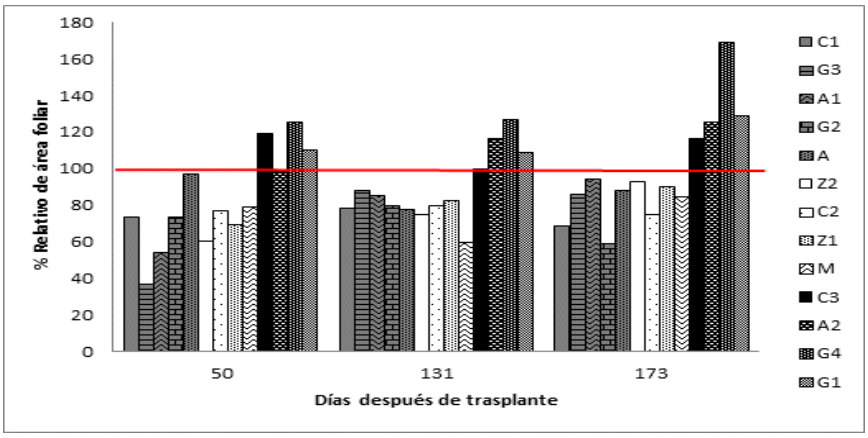


Figura 2.2.2. Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt), inicio de floración (131 ddt) e inicio de producción (173 ddt). Línea roja indica AF relativa de T_{50}. (*) Diferencias significativas, $p<0,05$ con respecto a T_{50} (Prueba de Comparación de Tukey). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2,G3,G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1,C2,C3); Arcabuco (A1, A2).

VOLUMEN Y PESO FRESCO DE RAIZ: La biomasa radical fue evaluada con base en el volumen de raíz (VR) y el peso fresco de raíz (PFR). Estas variables suelen ser muy sensibles a condiciones de estrés abiótico, presentando cambios en su desarrollo y morfología, por tal razón han sido consideradas como indicadores de los beneficios de la simbiosis. Ambas variables se comportaron

:

de forma similar, tanto VR como PFR mostraron un mejor comportamiento en plantas inoculadas con G1, G4, C3 y A2 con mayores incrementos relativos a T_{50}.

Los resultados muestran que el VR relativo expresado en porcentaje fue mayor en los tratamientos G1 (51, 6 y 41), G4 (0, 17 y 28), C3 (16, 17 y 45) y A2 (41, 48 y 70), para las etapas vegetativa e inicio de floración y producción, respectivamente; mientras los menores VR se observaron en los tratamientos M, Z2 y G2, en las cuales se presentaron incrementos menor al 5% en la mayoría de las etapas evaluadas (Figura 2.2.3).

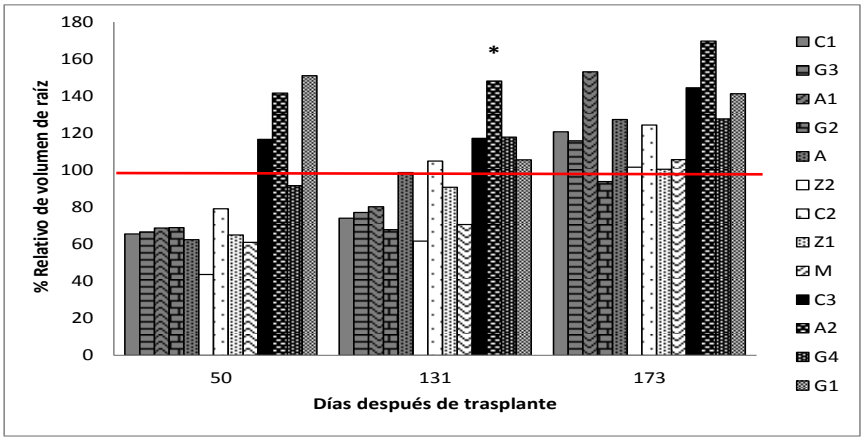


Figura 2.2.3. Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt) e inicio de floración (131 ddt) y producción (173 ddt). Línea roja indica VR relativo de T_{50}. (*) Diferencias significativas, $p<0,05$ con respecto a T_{50} (Prueba de Comparación de Tukey). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1,A2).

Con respecto al PFR relativo (%), fue mayor en los tratamientos G1 (18, 62 y 19), G4 (30, 8 y 28), C3 (0, 31, 26) y A2 (0, 109 y 71), para las etapas vegetativa, inicio de floración y producción, respectivamente; mientras los menores valores relativos de VR se observaron en los tratamientos M, G3, C1 y G2, con incrementos relativos menores en las tres etapas evaluadas (Figura 2.2.4).

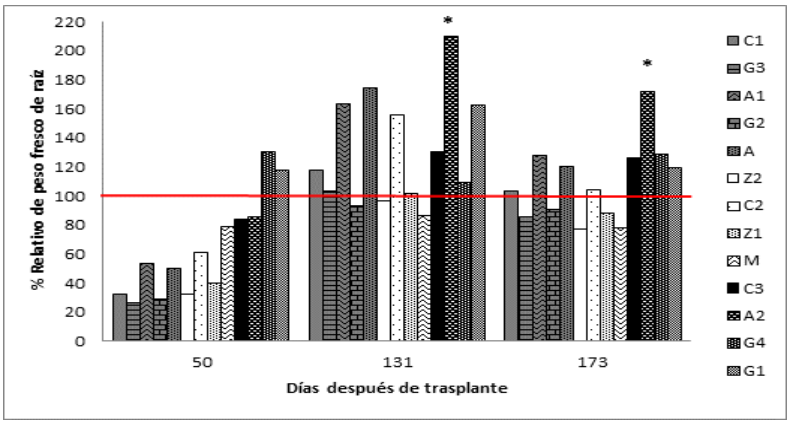


Figura 2.2.4. Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA, durante las etapas vegetativa (50 ddt) e inicio de floración (131 ddt) y producción (173 ddt). Línea roja indica PFR relativo de T_{50}.
(*) Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de Comparación de Tukey). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1, A2).

COLONIZACIÓN: Los análisis del porcentaje de colonización permiten determinar el momento aproximado en el cual ocurre la simbiosis, así como el grado de asociación entre la planta y el hongo. En las primeras etapas de desarrollo (50 ddt) se observó que las comunidades G1, G2, C3 y A2, fueron más eficientes en el establecimiento de la simbiosis, es decir, con mayores porcentajes de colonización con respecto a las demás comunidades evaluadas. Situación que favoreció el mayor desarrollo de la planta de uchuva, como se ilustró anteriormente en la variables agronómicas, esto permite evidenciar que diferentes comunidades, producen respuestas diferentes a nivel del hospedero.

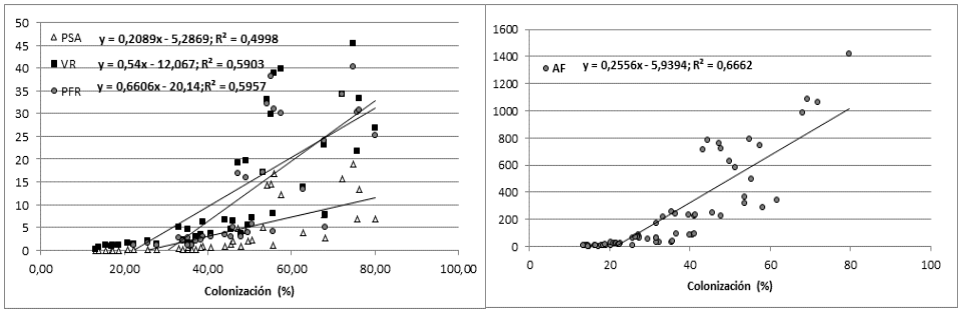


Figura 2.2.5 Relación entre porcentaje de colonización de raíces y variables agronómicas para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.

:

La colonización presentó correlaciones directamente proporcionales y significativas en todas las variables agronómicas evaluadas, mostrando valores de R^2 cercanos a 0,6, que explican el comportamiento de cada una de las variables en más del 60%. En la Figura 2.2.5, se pueden observar los coeficientes de correlación encontrados para las variables PSA (R^2= 0,50), AF (R^2= 0,67), VR (R^2= 0,60) y PFR (R^2= 0,60) con respecto a la colonización de raíces.

En síntesis el mejor comportamiento de las variables agronómicas en las tres etapas de crecimiento y desarrollo de la uchuva, se presentaron en plantas inoculadas con las comunidades G1, G4, A2 y C3, resultado que se correlaciona directamente con los niveles de colonización.

- **Variables fisiológicas:**

Dentro de las variables fisiológicas, la tasa de fotosíntesis neta mostró relaciones positivas con las variables relacionadas con acumulación de biomasa (PSA, PFR y VR). Los coeficientes de correlación presentan valores de R^2 entre 0,28 y 0,36. Esta relación permite ver la eficiencia de los procesos de acumulación de biomasa (Figura 2.2.6).

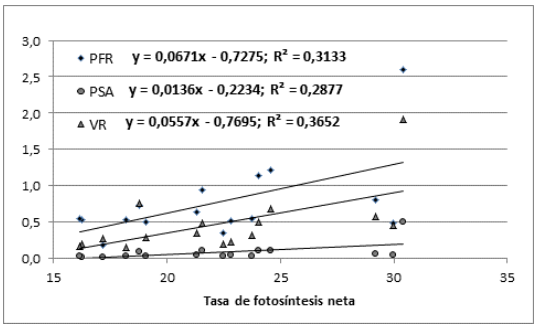


Figura 2.2.6 Relación entre tasa fotosintética neta (µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) con la acumulación de biomasa, expresada en PSA, PFR y VR, para plantas e uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.

- **Concentración de nutrientes foliares:**

Uno de los aspectos más analizados en la asociación micorrícica está relacionado con el beneficio de los HFMA en la absorción y transporte de nutrientes. Con el fin de evaluar el efecto de las comunidades de HFMA en la nutrición, se realizaron análisis foliares para cada tratamiento. Los resultados se observan en la Tabla 2.2.9, Anexo 2.2 y en las Figura 2.2.7 y 2.2.8.

El análisis comparativo entre tratamientos para cada nutriente se realizó con base en el testigo T_{50}. En el caso de nitrógeno foliar, los tratamientos inoculados con las comunidades G1 y G4 superaron a T_{50}, mientras que para P, fueron los tratamientos G1, M, C1 y A2, siendo M y A los que presentaron menores niveles de N y G2, A y A1 menores niveles de P (Figura 2.2.7 A y B). Para las bases intercambiables, se observó que los tratamientos de inoculación con G3, G4, A, C1 y A1 presentaron altos valores de K y Ca. En el caso de Ca, G1 y G2, C3 y A2 también superaron a T_{50}. Para la concentración de Mg, los tratamientos que superaron al T_{50} fueron G3 y C1. Los menores valores se presentaron con C2 para los tres nutrientes (Figura 2.2.7 C y D). Con relación al contenido de Na, C3 presentó los mayores valores, aunque Z1, G1, C2 y A2 también presentaron valores superiores a T_{50}.

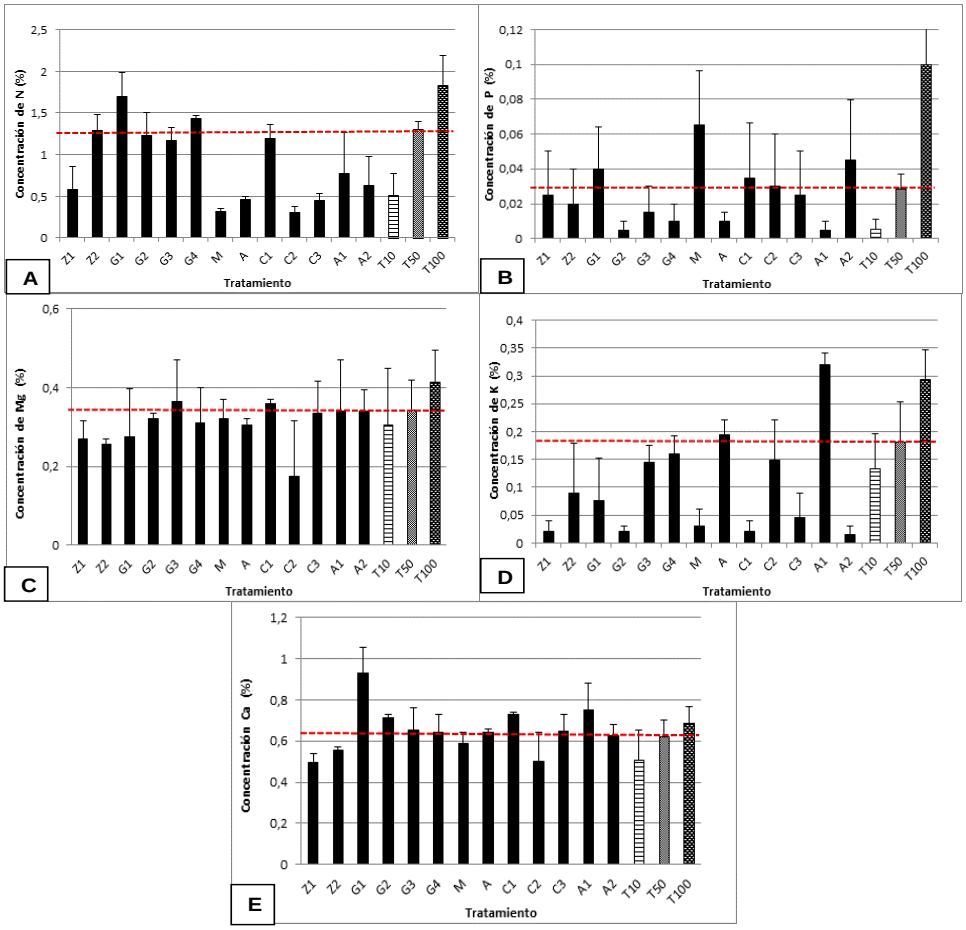


Figura 2.2.7. Efecto de la inoculación con comunidades de HFMA sobre la concentración de nutrientes en tejido de plantas de uchuva. Nitrógeno (A), fósforo (B), potasio (C), calcio (D) y magnesio (E). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1, A2).

:

En cuanto a elementos menores, se observaron altos niveles de Fe en los tratamientos, siendo G2, C1 y A1, mientras que para G4 se observaron bajos niveles. Por otra parte, la concentración de Cu fue alta en Z2 y G3 y con bajos niveles en C2, A2 y Z1. Para el caso del Zn, los mayores valores se presentaron con M y C1 que y con bajos niveles en A, Z1 y C3. Finalmente, para el Mn ningún tratamiento superó a T_{50} y en la concentración de B, G3 y G4 mostraron los mayores valores (Figura 2.2.8).

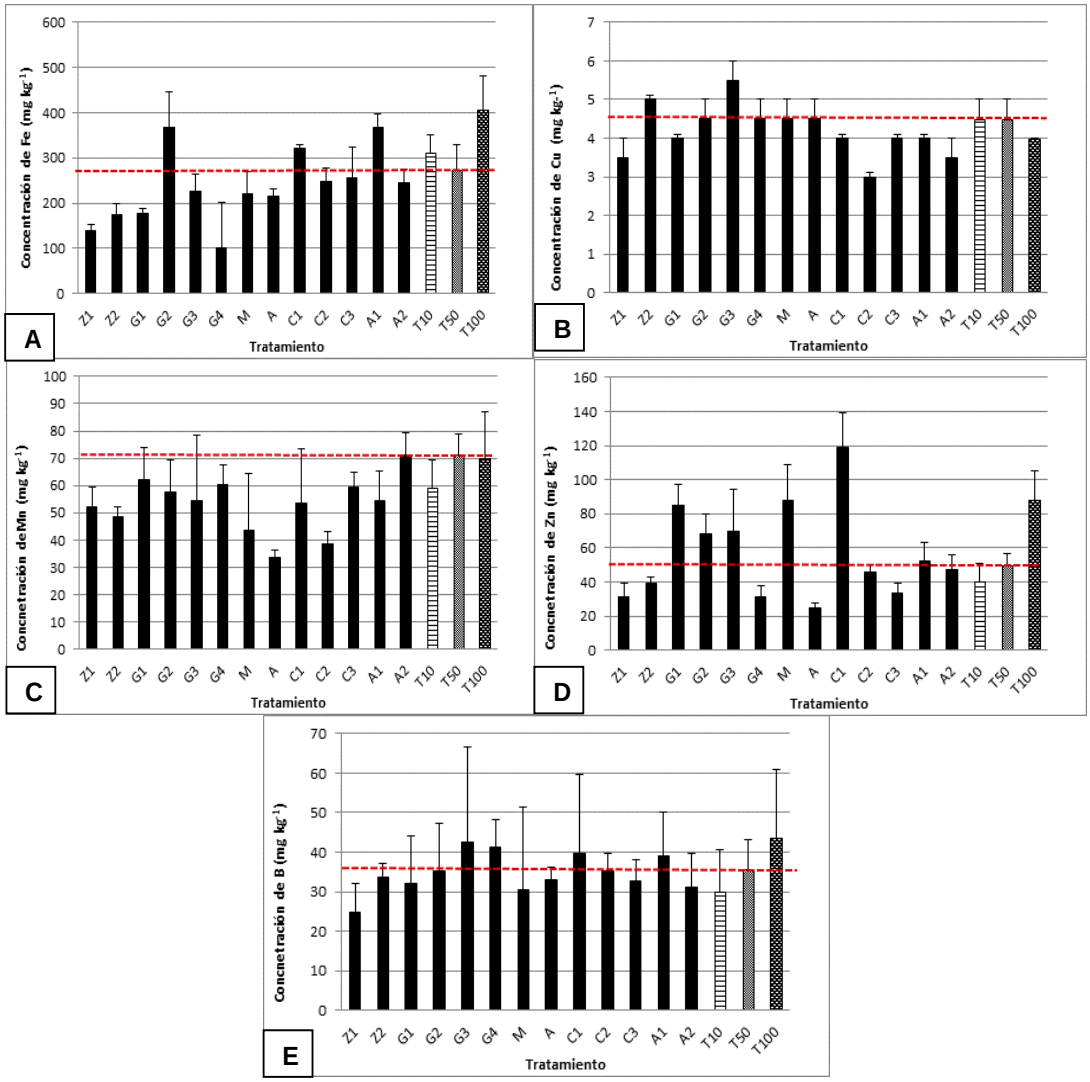


Figura 2.2.8. Efecto la inoculación con comunidades de HFMA sobre la concentración de nutrientes menores en tejido de plantas de uchuva. Hierro (A), Cobre (B), Manganeso (C), Zinc (D) y Boro (E). Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1, A2).

- **Variables de cosecha**

Las variables de cosecha evaluadas fueron: número de frutos por planta (NF); peso fresco de fruto con capacho (PFCC) y peso fresco de frutos sin capacho (PFSC), para las cuales se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0,01$), entre tratamientos, con excepción del número de frutos ($p<0,05$) de acuerdo con la ANAVA. Los resultados se pueden observar en la Tabla 2.2.10 del anexo 2.2 y en la Figura 2.2.9.

Con relación al número de frutos por planta (NF) los mayores valores se encontraron en C3 que superó a todos los tratamientos con excepción de T_{100}, con el cual fue similar estadísticamente, lo cual significa que es capaz de sustituir 50% de la fertilización mineral. Los menores valores se encontraron en los tratamientos inoculados con comunidades de A y A1 que fueron inferiores a T_{10}. Otros tratamientos con alto número de frutos fueron Z2, G4, M, C1, A2.

En cuanto al peso de frutos con capacho (PFCC), los tratamientos que superaron al T_{50} fueron C2, C3, Z2, G4, donde los dos últimos fueron estadísticamete similares a T_{100}, y para el peso de fruto sin capacho (PFSC), los tratamientos que superaron a T_{50} fueron Z2 (*); G4, C2, C3 y A2.

En general, los tratamientos que presentaron las mejores respuestas agronómicas también obtuvieron las mayores producciones, encontrándose incrementos en PFCC para los tratamientos inoculados con comunidades: y T_{100} (29%), Z2 (16%); G4 (10,13%) y C2 (1,4%) y para PFSC con Z2 T_{100} (32,7%); Z2 (20,3%); G4 (13,5%); C2 y C3 (6%). Estas respuestas en variables de cosecha se asociaron con la composición de las comunidades, en términos de abundancia relativa de especies y frecuencia de aislamientos. Es de anotar que las comunidades G3, A1,G2 y A presentaron las menores respuestas en todas las variables evaluadas. Se obsevó correlación positiva entre concentración de nutrientes en tejido y variables de cosecha, número de frutos y peso fresco de frutos con y sin capacho (Figura 2.2.10), así como entre colonización de raíces (%) y variables de cosecha, número de frutos y peso fresco de fruto con y sin capacho (Figura 2.2.11), indicando un aumento en las variables de cosecha al incrementarse la colonización y el contenido de nutrientes.

:

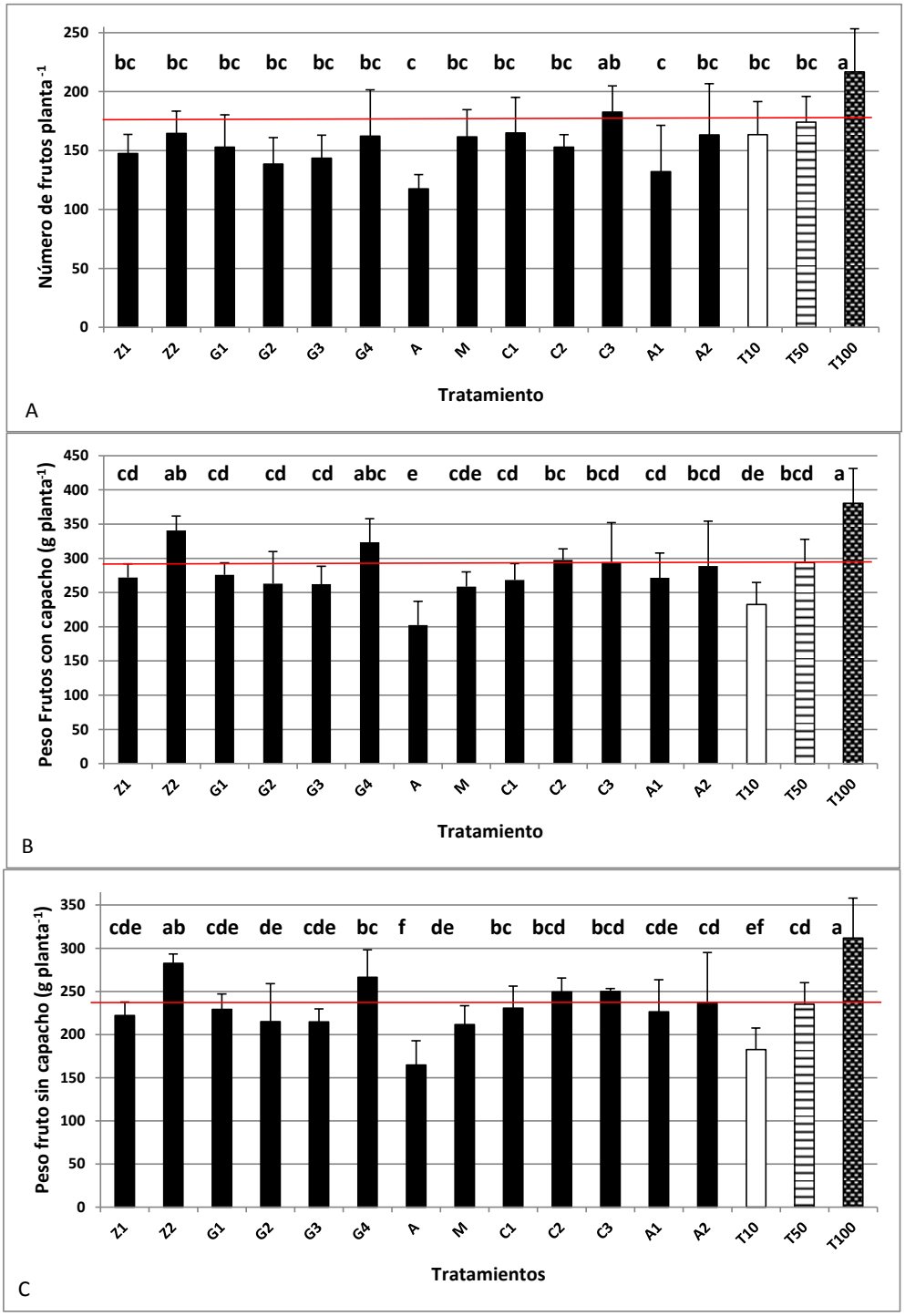


Figura 2.2.9. Efecto de la inoculación con comunidades locales de HFMA sobre variables de cosecha: número de frutos por planta (A), peso de fruto con capacho (B), peso de fruto sin capacho (C). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0,05$)de acuerdo con la prueba de Tukey. Zipacón (Z1, Z2); Granada (G1, G2, G3, G4); Albán (A); Mosquera (M); Cómbita (C1, C2, C3); Arcabuco (A1, A2).

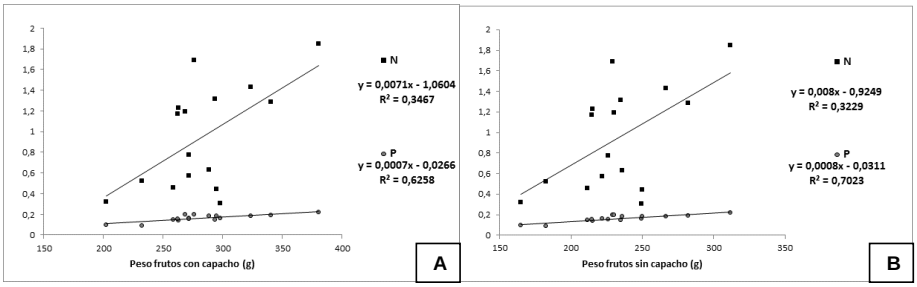


Figura 2.2.10. Relación entre concentración de N y P variables de cosecha: (A) peso de fruto con capacho (g); (B) peso de fruto sin capacho (g), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.

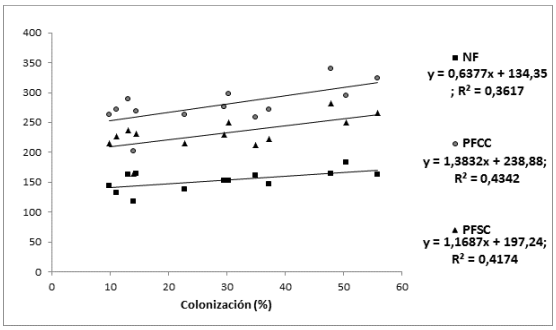


Figura 2.2.11. Relación entre colonización con variables de cosecha: número de frutos, peso de fruto con capacho (g), peso de fruto sin capacho (g), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA.

En síntesis los resultados indican que las comunidades G1, G4, A2 y C3, presentaron altas respuestas agronómicas, en todas las variables de la parte aérea (PSA, AF) como en la raíz (PFR, VR), situación que se correlacionó con mayores niveles de colonización. Este resultado se corroboró con los análisis de correlación, en donde las variables agronómicas estuvieron asociadas significativamente con los porcentajes de colonización de raíces. De igual forma, los tratamientos G1, C3 y A2, entre otros, presentaron tasas de fostosíntesis similares a los testigos con T_{50} y T_{100}, lo cual puede explicar la capacidad de acumulación de biomasa. Estos resultados estuvieron acompañados por una mayor capacidad de concentración de nutrientes como el N (G1, G4), el P (G1, C3, A2); K y Ca (G1, G4, C3 y A2). Por otra parte, en el caso de Na los valores de G1, A2 y C3 obtuvieron niveles cercanos a T_{50}. Con respecto a los elementos menores, solamente en el caso del B, G4 presentó altos niveles, los demás tratamientos presentaron valores medios a bajos. Lo anterior se corrobora con las regresiones múltiples en las cuales se observa una relación

:

directa de colonización con la capacidad de absorción de P y Na e inversa con la capacidad de absorción de Mg, Cu y B.

2.3.2 Evaluación del efecto de la inoculación con comunidades de HFMA ensambladas artificialmente, en crecimiento y desarrollo de uchuva.

Con el fin de profundizar en el conocimiento del efecto de la diversidad de las comunidades de hongos formadores de micorrizas (HFMA) en el establecimiento y función de la simbiosis, se simularon dos escenarios con comunidades ensambladas para su análisis a partir de especies y de líneas de *Rhizophagus irregularis,* lo cual permite tener un acercamiento a la diversidad de HFMA y su efecto en diversos niveles jerárquicos.

- **Comunidades ensambladas con base en especies de HFMA.**

En el experimento anterior, se evidenciaron diferencias de respuesta en variables agronómicas, fisiológicas y de cosecha en plantas de uchuva inoculada con comunidades locales de HFMA, asociadas a un gradiente altitudinal en zonas de producción de uchuva. Sin embargo, el alto número de especies en las diversas comunidades genera una alta complejidad de interacciones al interior de la comunidad que dificulta la interpretación de las interacciones entre la composición de las comunidades con su función en las asociación con la planta, de esta forma se planteó el análisis de comunidades ensambladas en las que se tiene una composición definida con menor número de especies pero provenientes de las comunidades locales evaluadas anteriormente. La inoculación de especies en forma individual, sirve como punto de referencia de respuesta de la planta a la inoculación con la mezcla de especies.

VARIABLES AGRONÓMICAS

Las variables agronómicas se analizaron en cinco muestreos que se ilustran en el anexo 2.3 (tablas 2.3.1-2.3.5). Con el fin de realizar un análisis comparativo entre los tratamientos se tomó como referencia el tratamiento T_{50}, el cual fue considerado como 100% de la respuesta ya que a partir de este nivel se puede comparar la respuesta de tratamientos inoculados a los cuales se les aplicó 50% de fertilización mineral y por tanto los incrementos por encima de este valor están asociados

con los beneficios que ocasiona de la simbiosis. Como en el experimento anterior se analizarán resultados de etapa vegetativa (50ddt), inicio de floración (131 ddt) e inicio de producción (173 ddt).

Las variables agronómicas seleccionadas fueron: peso seco aéreo (PSA), área foliar (AF), volumen de raíz (VR) y peso fresco de raíz (PFR). Todas las variables analizadas mostraron diferencias significativas entre tratamientos ($p<0,01$) de acuerdo con la ANAVA, siendo el T_{100} el que registró los valores más altos y el T_{10} los más bajos. Las diferencias significativas de la prueba de comparación de medias de Tukey, de los tratamientos de inoculación en comparación a T_{50}, se señalarán en las figuras con un asterisco. Los valores de T_{100}% permiten observar las mayores respuestas de las plantas a la fertilización, mientras que los del T_{10} permiten observar respuestas con déficits nutricionales. Aunque estos testigos permiten tener puntos de referencia de respuesta de la uchuva en relación con fertilización mineral, no son necesariamente los más adecuados económica ni ecológicamente.

PESO SECO DE PARTE AÉREA y AREA FOLIAR: Los mayores PSA y AF se lograron con plantas inoculadas con las especies E3, E4 y la mezcla E3+E4 (E6), en relación con T_{50}, mientras la menor acumulación se observó con E1 y E2. En el caso de la mezcla E1+2+3+4 (E7), sus comportamiento fue variable, con valores altos en los primeros muestreos y luego bajo en los últimos con se ilustra en las Figuras 2.3.1 y 2.3.2.

En relación con la variable PSA, se observaron diferencias significativas en las tres etapas evaluadas, entre T_{50} y los tratamientos inoculados con E3 en etapas vegetativas y de inicio de floración y con E4 al inicio de producción. Las menores respuestas se presentaron con las E1 y E2 y la mezcla de ellas. La E3, logró incrementos en PSA del 193%, 55% y 7%, en las tres etapas evaluadas, respectivamente y la E4 del 101, 26 y 53% para las tres etapas, siendo en ambos casos mayores los incrementos en las primeras etapas de crecimiento como lo muestra la Figura 2.3.1.

:

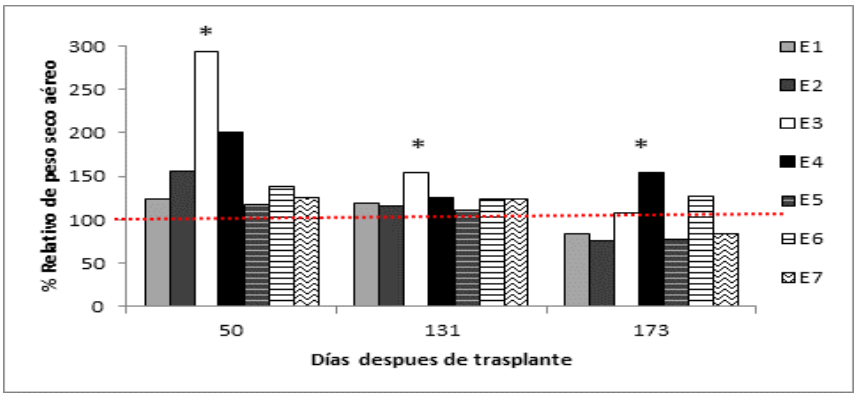


Figura 2.3.1. Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies. Línea roja indica PSA relativo de T_{50}. * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T 50 (prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4).

El AF fue una de las variables que presentó mayores diferencias significativas entre tratamientos con relación a T_{50}. En las etapas tempranas E4 obtuvo diferencias significativas con T_{50}, mientras que al inicio de floración las mayores diferencias fueron con E3, E4 y E3+4 y al inicio de periodo de cosecha la comunidades que mejor se comportaron fueron E3 y E4. Los incrementos en AF comparativamente con T_{50} presentaron un rango entre 50 y 101% para E3; entre 48 y 106% para E4; y entre 23 y 88% para E6. En el caso de E7 en etapas iniciales presentó incrementos del 12%, pero luego este efecto se redujo y no logró superar al T_{50}.

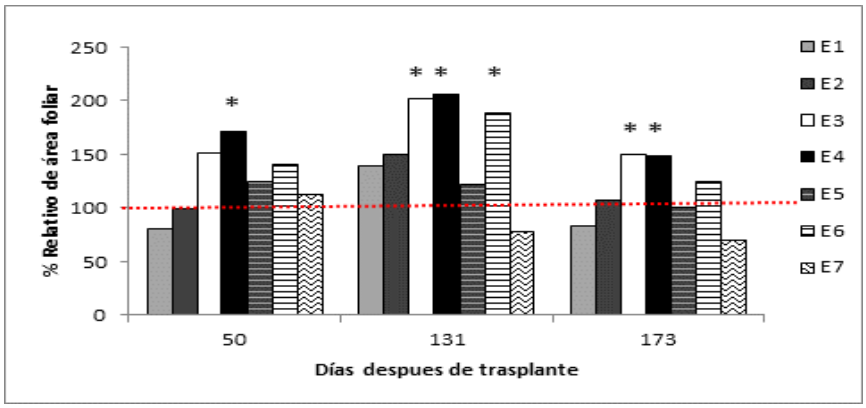


Figura 2.3.2. Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies. Línea roja indica PSA relativo de T_{50}. * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4).

VOLUMEN Y PESO FRESCO DE RAÍZ: Un indicador importante del estado de crecimiento y desarrollo de la planta, así como del establecimiento de la simbiosis es la raíz. Las evaluaciones se realizaron con base en volumen y peso fresco, en donde para ambas variables los tratamientos de inoculación con E3, E4 y sus mezclas produjeron los mayores incrementos en biomasa de raíz con respecto a T_{50} (Figuras 2.3.3 y 2.3.4).

El volumen de raíz, presentó diferencias significativas con T_{50} en etapas iniciales de desarrollo (E3) y al inicio de cosecha (E3 y E4). Los incrementos observados en VR al inocular con E3 estuvieron entre 19 y 50%; con E4 entre 13 y 168% y con E6 entre 23 y 58%. E7 presentó incrementos en los primeros muestreos (24%), pero no en los últimos. Se presentaron bajas respuestas con la inoculación con E1 y con E5.

En relación con PSR, se observaron diferencias significativas de T_{50} en etapas tempranas de desarrollo con E4, y al inicio de producción con E3; mientras E3 ocasionó incrementos entre el 16 y 60% y para E4 entre 0 y 158%, ya que en inicio de la etapa de producción no logró superar a T_{50} y la mezcla E6 mostró un rango entre 13 y 68 %. Las menores respuestas se obtuvieron en E1 y E5. En el caso de E7 se registraron incrementos del 24% en etapas tempranas, pero posteriormente estos se perdieron.

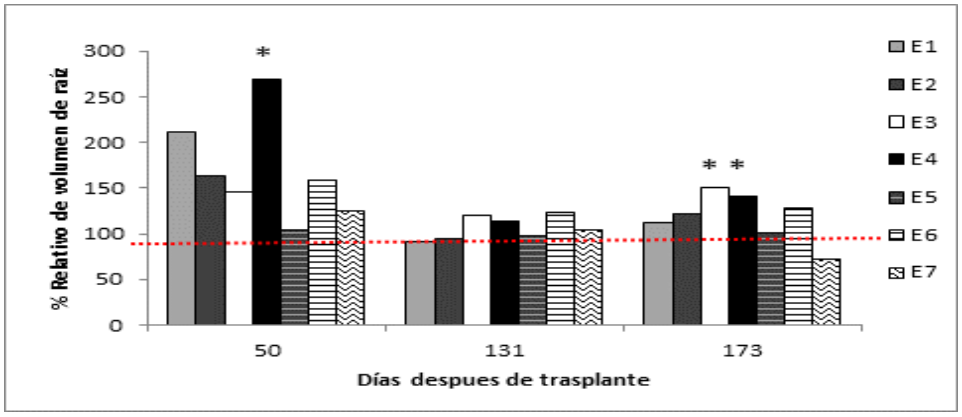


Figura 2.3.3. Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies. Línea roja indica PSA relativo de T_{50}. * Diferencias significativas, $p<0,05$ con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4).

:

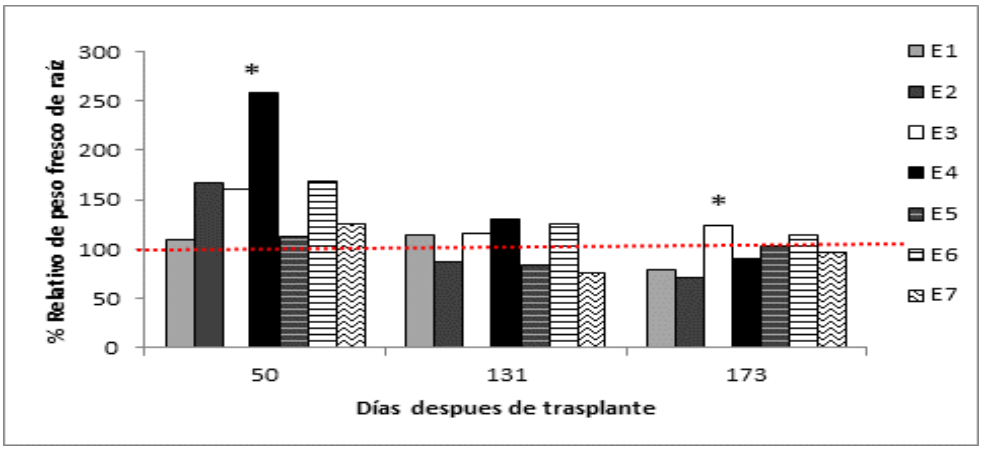


Figura 2.3.4. Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies. Línea roja indica PSA relativo de T_{50}. * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp.); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4).

COLONIZACIÓN: Se observaron correlaciones entre las variables agronómicas y los porcentajes de colonización encontrándose valores de R^2, de la siguiente manera: PSA (R^2= 0,85), VR (R^2= 0,87), PSR (R^2= 0,79), AF (R^2= 0,85), que reflejan claramente los beneficios de la simbiosis, al inocular comunidades ensambladas a partir de especies, expresados como acumulación de biomasa de plantas de uchuva (Figura 2.3.5).

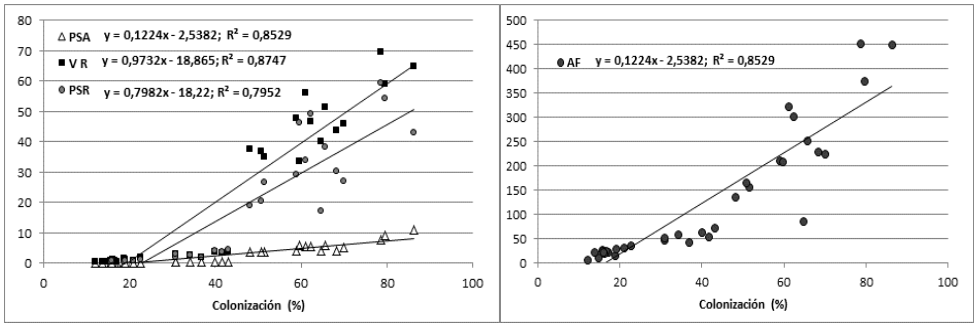


Figura 2.3.5. Relación entre porcentajes de colonización y variables agronómicas, para plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base en especies.

- **Variables fisiológicas**

Se seleccionaron, por presentar resultados significativos, las variables tasa de fotosíntesis neta (PN), transpiración (E) y conductividad estomática (gs). Los resultados se pueden observar en las tablas 2.3.1 y 2.3.2 del anexo 2.3. Para el primer muestreo, se observó que dentro de los

tratamientos de inoculación, el tratamiento E3 presentó las mayores valores en tasas netas de fotosíntesis así como en conductividad estomática y transpiración, aunque en el primer caso no superó a T_{50} (Figura 2.3.6). Los menores valores se presentaron con la mezcla de E5. Para el segundo muestreo, la mayor tasa fotosintética se presentó con E4 y la transpiración con E3. Los menores valores se presentaron con E7 y con E2.

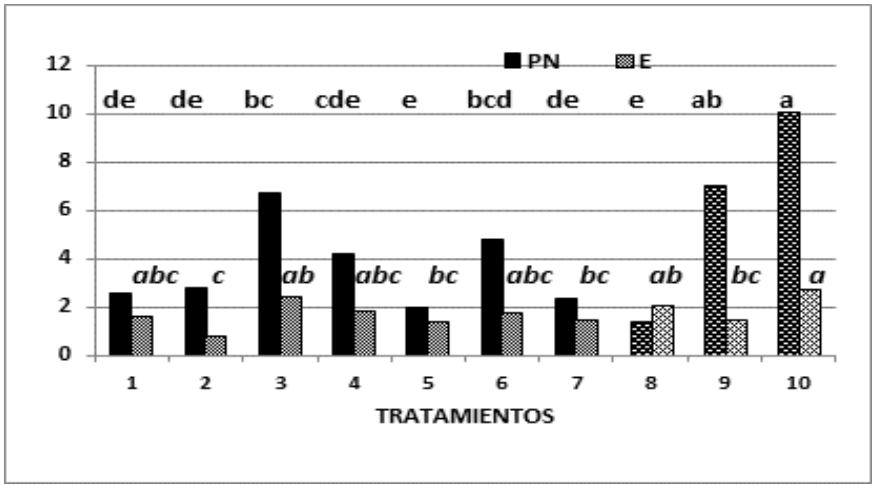


Figura 2.3.6. Tasas de fotosíntesis neta (PN) (µg mol CO_2 m^{2-1} s^{-1}) y transpiración (E) (µg mol H_2O m^{2-1} s^{-1}) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base en especies. Primer muestreo (30 ddt) * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra sp*); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4); (8) T_{10}; (9) T_{50}; (10) T_{100}.

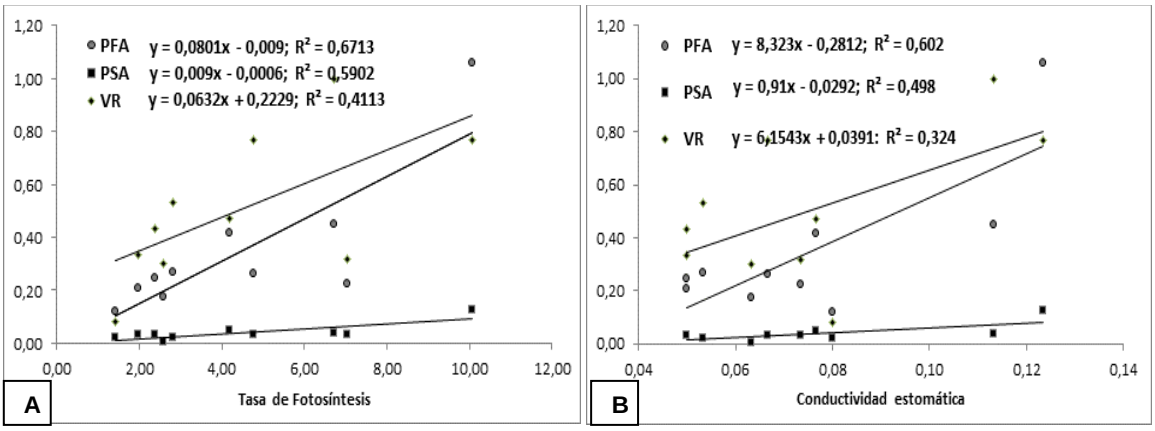


Figura 2.3.7. Relaciones entre tasa de fotosíntesis neta (PN) (µmol $CO_2m^{-2}s^{-1}$) (A) y conductividad estomática (cg) (mmol $CO_2m^{-2}s^{-1}$) (B) con las variables PFA, PSA y VR, para plantas de uchuva inoculadas comunidades ensambladas a partir de especies.

:

La respuesta fisiológica de las plantas está asociada con la mayor capacidad de acumulación de biomasa por las plantas, como pudo ser observado en las regresiones entre tasa fotosintética y de conductividad estomática con PFA, PSA y VR (Figura 2.3.7). Para los tratamientos de inoculación con las E3 y E4 se observaron mayores niveles de biomasa aérea y de raíz, asociada con mayores niveles en los parámetros fisiológicos.

- **Concentración de nutrientes**

En la Figura 2.3.8 se pueden ver los resultados para los principales elementos mayores y secundarios. La concentración de Nitrógeno expresada en (%), presentó valores superiores a testigo de referencia (T_{50}), en los tratamientos de inoculación con E3 y E4, observándose un incremento en la concentración de este nutriente entre el 13 y el 24%, respectivamente. En el caso del P, las E3 y E4 presentaron mayores valores que T_{50}, con incrementos entre 23 y 29%.

Para el K, las mayores concentraciones se observaron en los tratamientos de inoculación con E6, que produjo un leve incremento de 2%. Para Ca y Mg, la E2 superó a T_{50}, con incrementos de 17% y 59%, respectivamente. En el caso del Na, se registraron incrementos de 189% en el tratamiento E1. Para el S los mayores valores se presentaron con la E4, con 71% de incremento. Los menores valores en concentración de N, P se observaron con los tratamientos E2 y E5, para las bases intercambiables con las E3 y E4, mientras que para el S se fueron los tratamientos E1 y E5.

Los resultados de concentración de elementos menores (mg kg^{-1}) en plantas de uchuva, se pueden observar en la Figura 2.3.9. En el caso del Fe, las mayores concentraciones se obtuvieron con la E1, es de anotar que ningún tratamiento superó a T_{50}. El Cu presentó incrementos del 40% en los tratamientos E5 y E6. Todos los tratamientos de inoculación superaron al T_{50}, en el caso del Mn, con incrementos entre 73 y 99% en E7 y E2, respectivamente. Con respecto al Zn, los mayores valores se presentaron con E5, con incrementos de 113%, mientras que para el B se observaron incrementos de 77 y 63% con E2 y con E6, respectivamente. Las menores concentraciones de Fe se obtuvieron con E6 y E4, mientras para el Cu fue E3, para Mn y Zn fue E4 y para B se observaron con E5. En el caso de Cu y Zn, se observaron mayores concentraciones en tratamientos inoculados con mezclas que con la inoculación individual de especies.

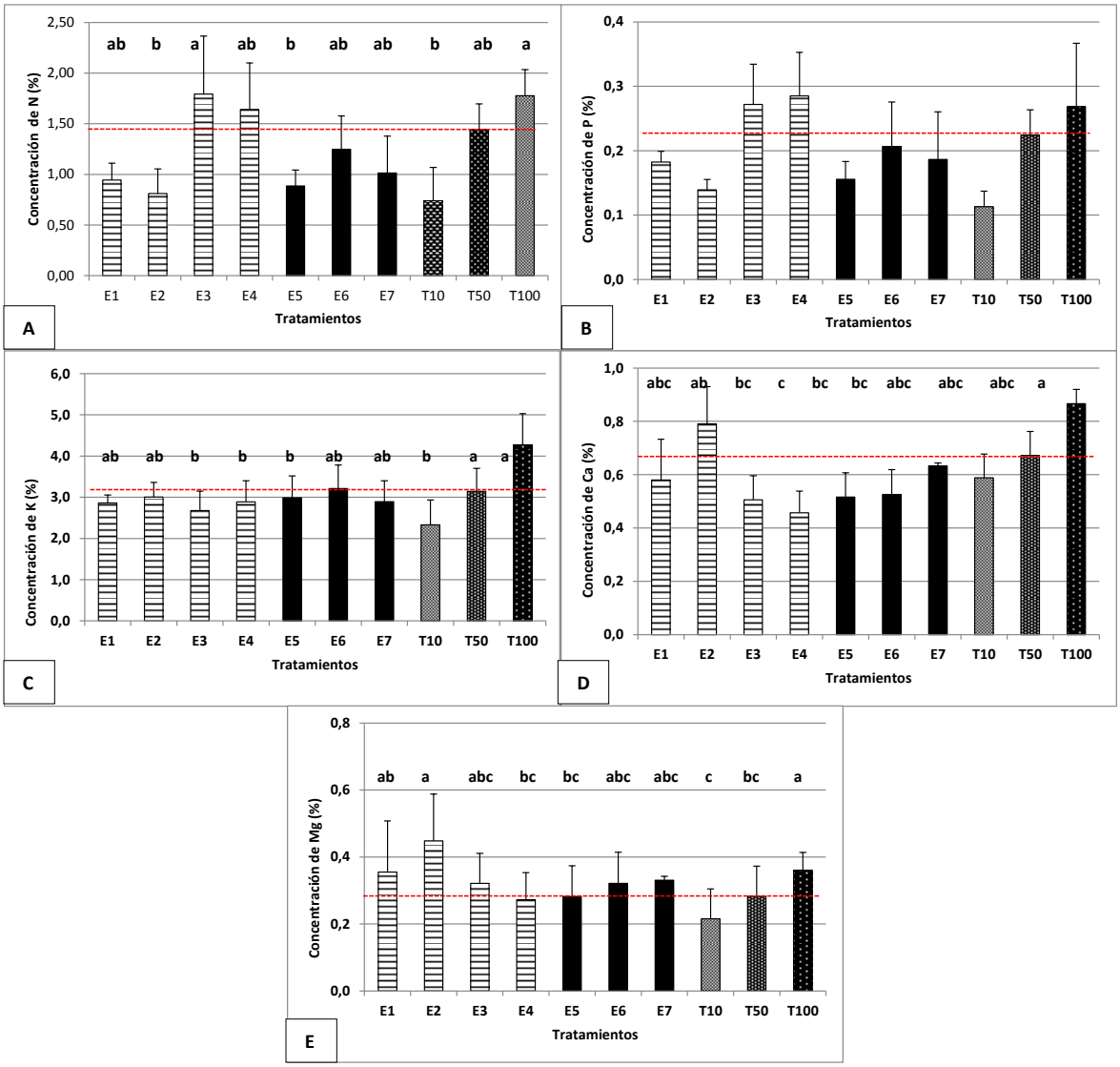


Figura 2.3.8 Concentración de elementos mayores y secundarios en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies de HFMA. Nitrógeno (A), Fósforo (B), Potasio (C), Calcio (D) y Magnesio (E). Letras diferentes significan diferencias significativas, $p<0,05$ prueba de comparación de Tukey). E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp.); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4); T_{10}; T_{50}; T_{100}.

:

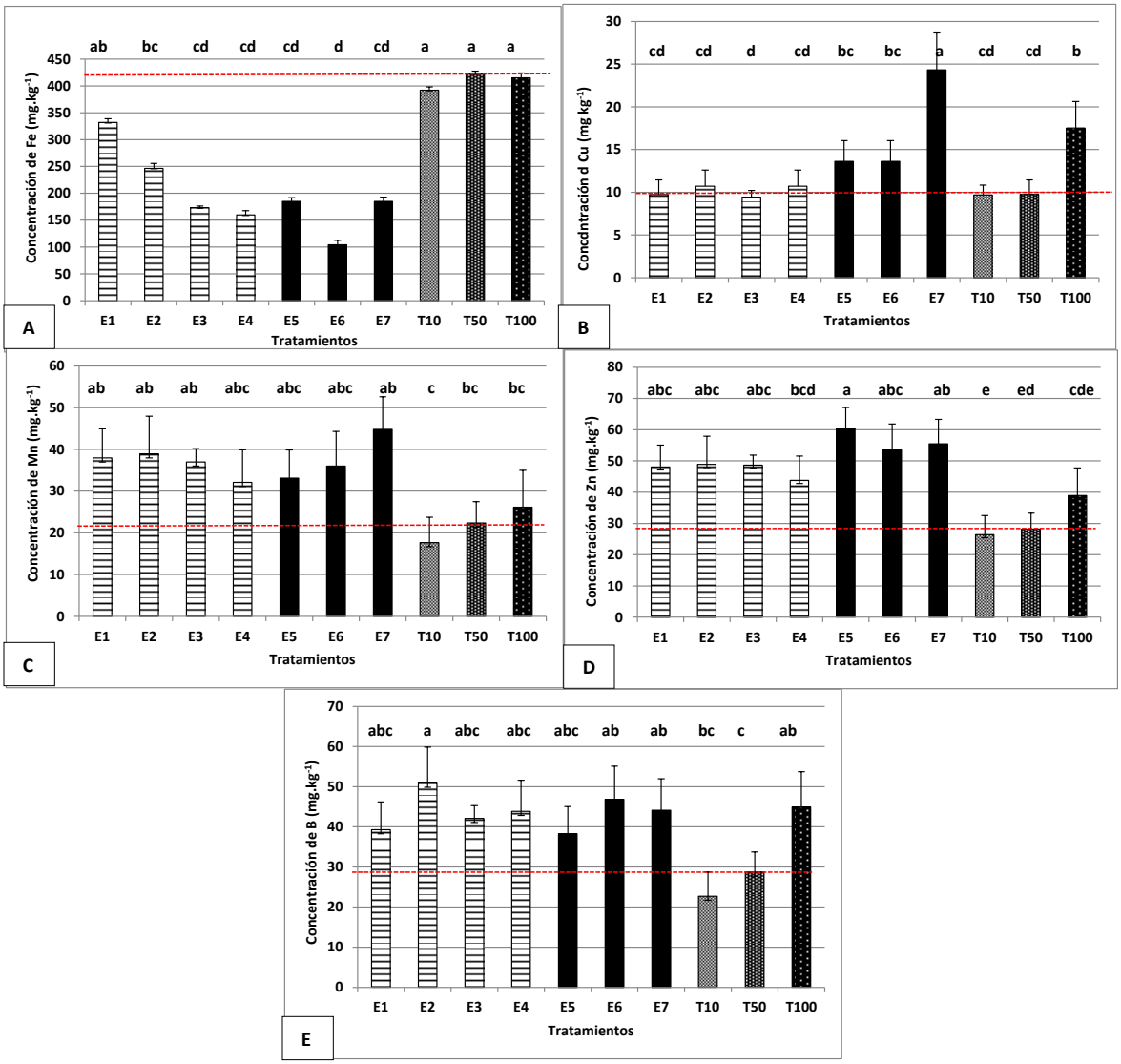


Figura 2.3.9 Concentración de elementos menores en plantas de uchuva inoculadas con Comunidades de HFMA ensambladas con base en especies, individuales y mezclas. Hierro (A), cobre (B), manganeso (C), zinc (D) y Boro (E). * Letras diferentes significan diferencias significativas, p<0,05 prueba de comparación de Tukey. E1 (G. *proliferum)*; E2 (*Intraspora* sp); E3 (*Racocetra* sp.); E4 (*G.macrocarpum*); E5 (E1+2); E6 (E3+4); E7 (E1+2+3+4); T_{10}; T_{50}; T_{100}.

Los nutrientes N y P mostraron mayores concentraciones en los tratamientos que habían presentado mayores niveles de crecimiento y desarrollo. Mediante análisis de regresión simple, se puede observar una alta correlación entre % de colonización y concentración de estos nutrientes, así como el efecto de mayores concentraciones de P, en variables de crecimiento y desarrollo de la uchuva. De forma tal que tratamientos inoculados con especies eficientes, E3, E4

o la mezcla de éstas, tienen una mayor capacidad de absorción de nutrientes que se relaciona con su capacidad de acumulación de biomasa (Figura 2.3.10).

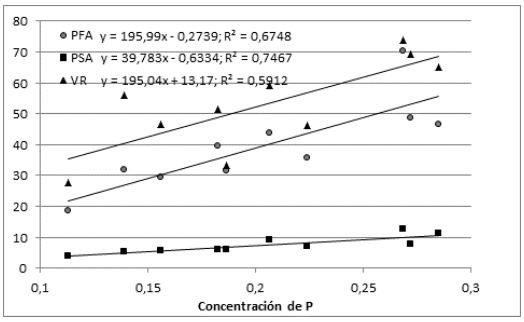


Figura 2.3.10 Relación entre concentraciones de P (%) con PSA, PFA y VR en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies de HFMA.

Se pudieron observar correlaciones entre los niveles de colonización (%) y la concentración de nutrientes, las cuales fueron directamente proporcionales para P (R^2= 0,77) y N (R^2= 0,75) e inversamente proporcionales para K (R^2= 0,21) y Ca (R^2= 0,20) (Figura 2.3.11)

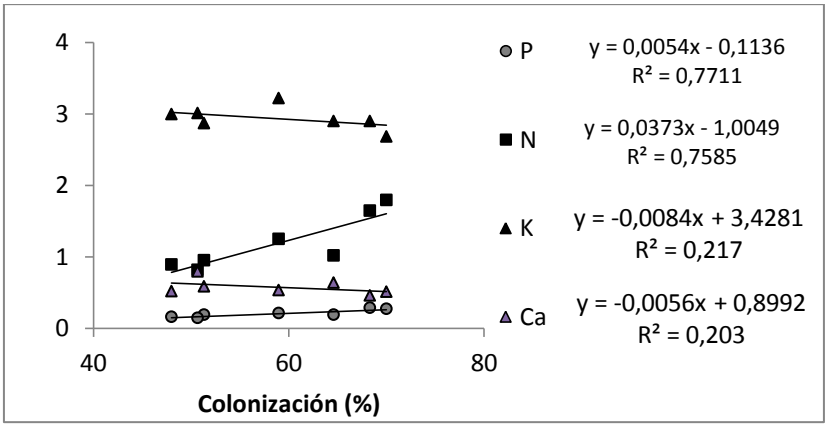


Figura 2.3.11. Relación entre porcentaje de colonización y concentración de elementos mayores en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.

Los tratamientos con las mejores respuestas agronómicas (PFA, PSA, AF, VR y PFR), de simbiosis (% COL) y fisiológicas (Tasas de fotosíntesis neta, Conductividad estomática y transpiración) presentan una mayor capacidad de concentración de N y P, los cuales se observaron en plantas

:

inoculadas con las especies E3 y E4, correspondientes a *Racocetra* sp*. y Glomus macrocarpum* y los menores con E1 y E2, correspondientes a *Glomus proliferum e Intraspora* sp. Las mezclas presentaron resultados intermedios.

Los tratamientos de inoculación con E6 y E7, presentaron mejores respuestas que las que se observaron con los tratamientos de inoculación individual con E1 y E2 y su mezcla. Los mayores incrementos se obtuvieron en las primeras etapas de desarrollo de la planta, corroborándose la importancia de asociaciones tempranas, debido a que en las primeras etapas de crecimiento vegetativo, existe una alta demanda de nutrientes por parte de la planta, correspondiente a la mayor acumulación de biomasa en esa etapa, mientras que en fases avanzadas (inicio de floración y de producción), la planta trasloca nutrientes a llenado de fruto (Roveda, *et al.,* 2012). En el caso de la comunidad resultante de la mezcla de las cuatro especies (E7), se observaron incrementos importantes en las primeras etapas de crecimiento, pero posteriormente este beneficio se redujo drásticamente, lo cual fue especialmente marcado con el AF.

2.3.3 Comunidades ensambladas con base en líneas de *Rhizophagus irregularis*

La importancia de las líneas de *Rhizophagus irregularis*, radica en la alta variabilidad genética entre líneas, lo cual puede estar asociadas con respuestas funcionales de la simbiosis (Sanders y Croll, 2009; Ehinger, *et al.,* 2009; Croll, *et al*., 2009). Dado que este capítulo se centra en la evaluación funcional de comunidades de HFMA, se estableció una comunidad ensamblada con base en líneas de *R. irregularis*, completando de esta forma el análisis del efecto de comunidades en tres niveles jerárquicos, con el fin de determinar a qué nivel o niveles de diversidad se pueden observar efectos en la respuesta de la planta. Las líneas inoculadas individualmente, permiten contar con un control de la respuesta de la planta a un genotipo específico.

En las tablas 2.4.1 a 2.4.6 del anexo 2.4 se pueden observar los resultados en las variables agronómicas, de simbiosis y fisiológicas y sus análisis estadísticos respectivos.

Las variables agronómicas se analizaron en cinco muestreos que se ilustran en el anexo pero la discusión considerará las etapas vegetativas (50ddt); inicio de floración (130 ddt) e inicio de

producción (170 ddt). Con el fin de realizar un análisis comparativo entre los tratamientos se tomó como referencia el tratamiento T_{50}, el cual fue considerado como 100% de la respuesta, debido a que incrementos por encima de este valor están asociados con los beneficios de la simbiosis, ya que a las plantas inoculadas se les aplicó 50% de fertilización mineral.

- **Variables agronómicas**

Las variables agronómicas seleccionadas fueron: peso seco aéreo (PSA), área foliar (AF), volumen de raíz (VR) y peso fresco de raíz (PFR). Todas las variables analizadas mostraron diferencias significativas entre tratamientos ($p<0,01$) de acuerdo con la ANAVA, siendo el T_{100} el que registró los valores más altos y el T_{10} los más bajos. Las diferencias significativas de la prueba de comparación de medias de Tukey, de los tratamientos de inoculación en comparación a T_{50}, se señalarán en las figuras con un asterisco.

PESO SECO DE PARTE AÉREA Y ÁREA FOLIAR: La acumulación de biomasa aérea de la planta se midió a través del peso seco aéreo y el área foliar. Se observaron para ambas variables mayores incrementos de biomasa con respecto a T_{50} con los tratamientos de inoculación con R1 y R1+2+3, y las menores respuestas con R3 y la mezcla R2+3.

En peso seco aéreo (Figura 2.4.1), se presentaron diferencias significativas en las tres etapas de desarrollo analizadas, en donde R1 superó a T_{50}, logrando incrementos entre 50 y 99%. La mezcla R1+3 entre 17 y 59% y R1+2+3 presentó incrementos entre 33 y 79%. Los menores incrementos se obtuvieron con R2+3 y R3, donde se obtuvieron promedios inferiores a T_{50}.

Para el área foliar, se presentaron diferencias significativas durante las tres etapas desde la vegetativa hasta el inicio de cosecha, en donde R1 superó a T_{50}, con incrementos entre 46 y 64%, mientras que R1+2+3 presentó incrementos entre 7 y 23%. Las menores respuestas se registraron con R1+2 y R2+3 (Figura 2.4.2).

:

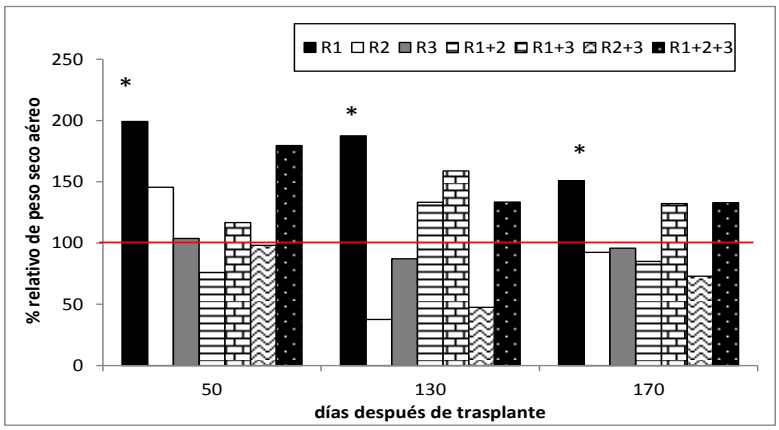


Figura 2.4.1. Porcentaje relativo de peso seco aéreo (PSA) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregularis*, con respecto a T_{50} (línea roja). * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey).

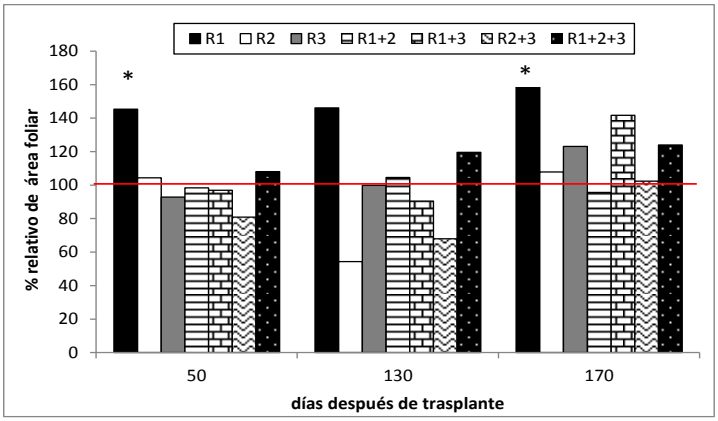


Figura 2.4.2. Porcentaje relativo de área foliar (AF) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregularis*, con respecto a T_{50} (línea roja). * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey).

VOLUMEN Y PESO FRESCO DE RAÍZ: En lo relacionado con las variables de raíz, tanto para el volumen como para el peso fresco, se observaron incrementos con relación a T_{50}, debidos a la inoculación con R1 y sus mezclas, encontrándose las menores respuestas para estas variables al inocular con R 2+3.

Para volumen de raíz se presentaron diferencias significativas en las dos primeras etapas analizadas, debidas a que R1 superó a T_{50} (Figura 2.4.3). R1 alcanzó incrementos en volumen

entre 38 y 163%. Con la mezcla R1+2+3 también se lograron importantes incrementos, entre 30 y 60%, mientras que los menores incrementos se presentaron con R2+3 (Figura 2.4.3).

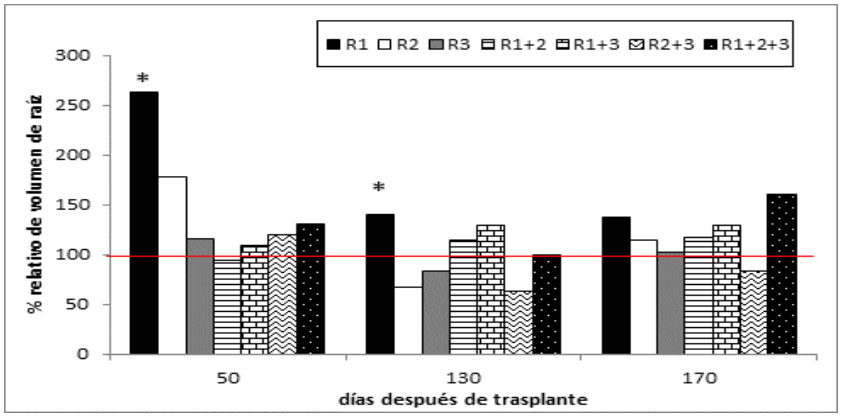


Figura 2.4.3. Porcentaje relativo de volumen de raíz (VR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *R. irregularis*, con respecto a T_{50} (línea roja).* Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey)

El peso fresco de raíz, presentó diferencias significativas entre T_{50} y R1 en etapas iniciales de desarrollo y con R1+3 en inicio de floración y de producción. Los incrementos debidos a R1 oscilaron entre 42 y 113% y los debidos a R1+3 entre 5 y 79%. Los menores incrementos se observaron con R2+3 (Figura 2.4.4.).

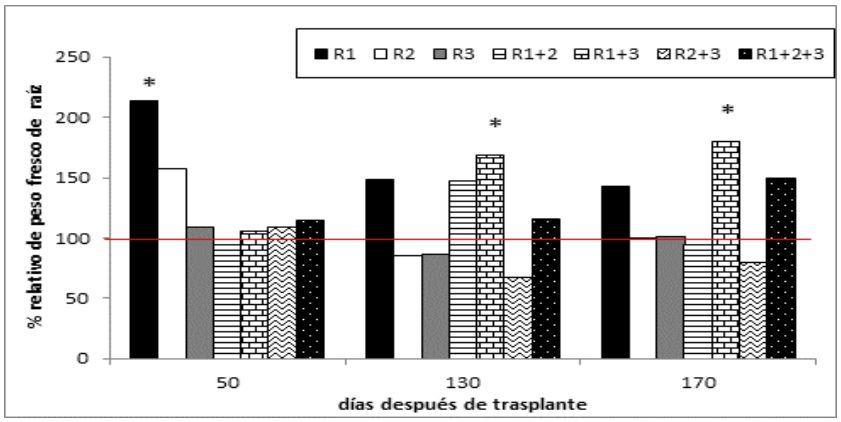


Figura 2.4.4 Porcentaje relativo de peso fresco de raíz (PFR) de plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con líneas de *Rhizophagus irregularis*, individuales y en mezclas, con respecto a T_{50} (línea roja). * Diferencias significativas, p<0,05 con respecto a T_{50} (Prueba de comparación de Tukey).

:

COLONIZACIÓN: Los mayores niveles de colonización se observaron en los tratamientos que involucraron a R1, R1+3 y R1+2+3. Se pudieron observar correlaciones directamente proporcionales entre porcentajes de colonización y las variables agronómicas evaluados, con valores deR^2 de PSA (R^2= 0,49), VR (R^2= 0,60) y PFR (R^2= 0,60) y AF (R^2= 0,57), como lo ilustra la Figura 2.4.5

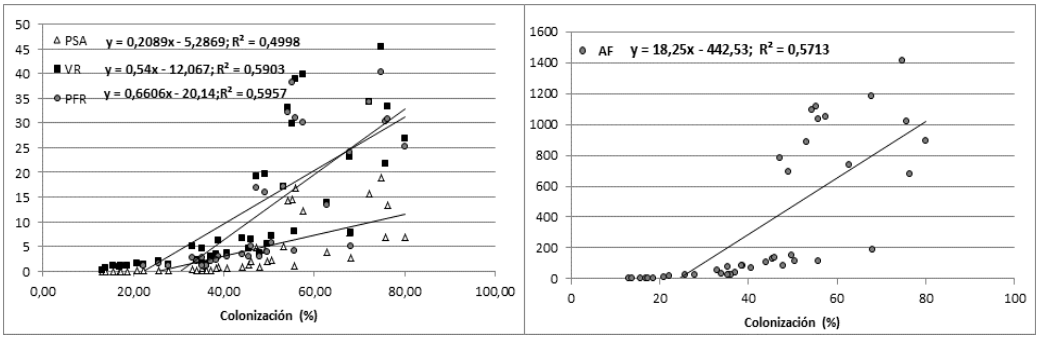


Figura 2.4.5. Relación entre porcentaje de colonización y variables agronómicas en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas de *Rhizophagus irregularis.*

- **Variables fisiológicas**

La tasa neta de fotosíntesis (PN) en los tratamientos inoculados con R1 y R1+3 (*), presentaron valores superiores a T_{50}. La conductividad estomática (gs), mostró valores significativamente superiores con R3, seguidos por R1 y R1+3. La tasa de transpiración (E), presentó altos valores con R1 (*), R1+3 (*) y R3, que superaron a T_{50} y solamente R1+2 y R2 no superaron a este testigo de referencia.

Las relaciones entre variables agronómicas PFA, PSA y VR con las tasas de fotosíntesis, mostraron R^2 superiores a 0,4, mostrando relación directa entre capacidad de acumulación de biomasa aérea y radical en plantas con la eficiencia fotosintéticas (Figura 2.4.6 A). Por otra parte, el área foliar presentó alta correlación con las variables fotosintéticas, tanto con la tasa de fotosíntesis, como con la conductividad estomática y la transpiración, con coeficientes de correlación superiores a 0,7 (Figura 2.4.9.B), confirmando la correlación entre acumulación de biomasa y eficiencia fisiológica de las plantas, como ocurre con los tratamiento de inoculación con las líneas R1 y R1+3.

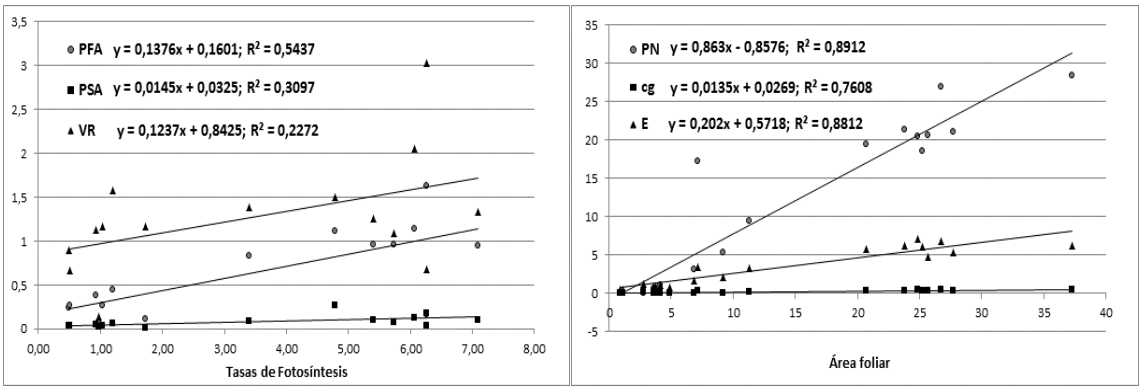


Figura 2.4.6 Relaciones entre tasa de fotosíntesis neta (PN) con variables PFA, PSA y VR (A), y del área foliar con la tasa de fotosíntesis neta (PN) (µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$), Conductividad estomática (cg) (mmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) y Transpiración (E) (mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$), (B), para plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas de *R. irregularis*.

- **Concentración de nutrientes**

El análisis de varianza presentó diferencias altamente significativas ($p<0,01$) para todas las variables mediadas con excepción de P en el que las diferencias fueron significativas ($p<0,05$) y azufre (ns). Los resultados de concentración de nutrientes se pueden observar en el anexo 2.4 y la Tabla 2.4.6.

Las mayores concentraciones de N se observaron con el tratamiento R1 que superó a todos los tratamientos (66%) y con R1+2 (47%). En el caso de P, solamente el tratamiento R1+3 superó ligeramente a T_{50} (2%). Para el K los mayores niveles se observaron con R1+3 y R1 con incrementos del 51 y 43%, respectivamente. En cuanto a la concentración de Ca, los mayores incrementos se observaron con R1 (66%) y R1+3 (55%). Para Mg, los incrementos se observaron con R1 (77%) y R1+2+3 (39%). Para el Na, R1 y R1+2, presentaron incrementos entre 75 y 114%, respectivamente, mientras que con S los incrementos se observaron al inocular con R1+2 (38%).

Los menores niveles de concentración de N, P, K, Na, se encontraron con R2 y R2+3. Para el Ca, los menores niveles se obtuvieron con R2 y R3 y para Mg con R3 (Figura 2.4.7)

Para los elementos menores, se encontró que las mayores concentraciones de Fe y Zn, se presentaron con R1 y R2+3, con incrementos entre 50 y 63% para Fe y entre 51 y 74% para Zn. Para Cu se observaron incrementos del 113% con R2, mientras que para Mn el tratamiento R1+3 permitió incrementos del 13%. Para Boro los mayores niveles se presentaron con R2 y R1, con incrementos en 11 y 21%, respectivamente (Figura 2.4.8).

Los menores niveles de Fe, Mn y B se observaron con R3, para Cu con R2+3 y para Zn con R1+3.

:

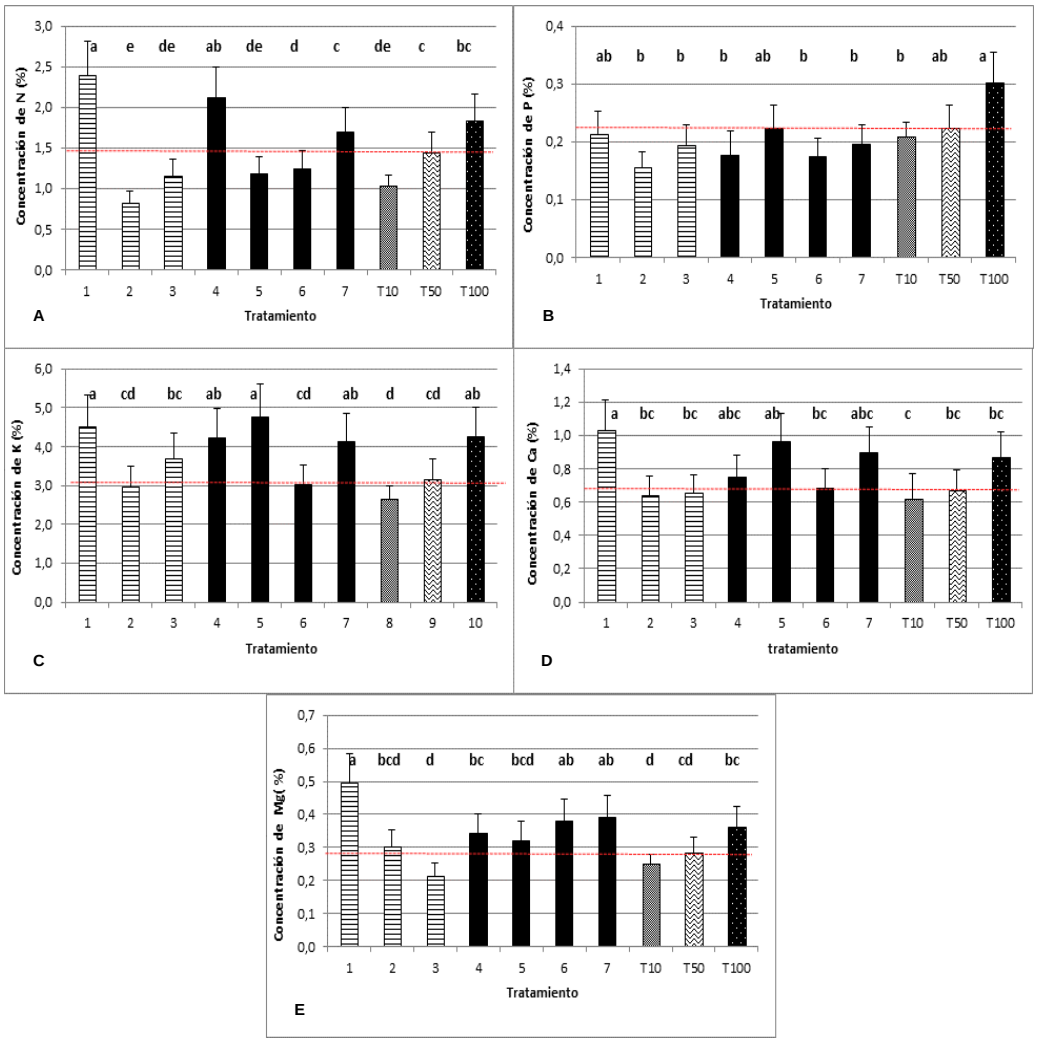


Figura 2.4.7. Concentración de elementos mayores y secundarios en plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base con líneas de *R. irregularis*. (A) Nitrógeno, (B) Fósforo, (C) Potasio, (D) Calcio y (E) Magnesio. (1) R1; (2) R2; (3) R3; (4) R1+2; (5) R1+3; (6) R2+3; (7) R1+2+3; (8) T_{10}; (9) T_{50}; (10) T_{100}.

Se observaron correlaciones directamente proporcionales entre los porcentajes de colonización y la concentración de P y N, con R^2 de 0,51 y 0,53, respectivamente y correlaciones inversamente proporcionales con K con R^2 de 0,16, que aunque no es muy alta (R^2=0,16) si refleja una tendencia en la que al incrementar los niveles de K se reduce la colonización (Figura 2.4.9).

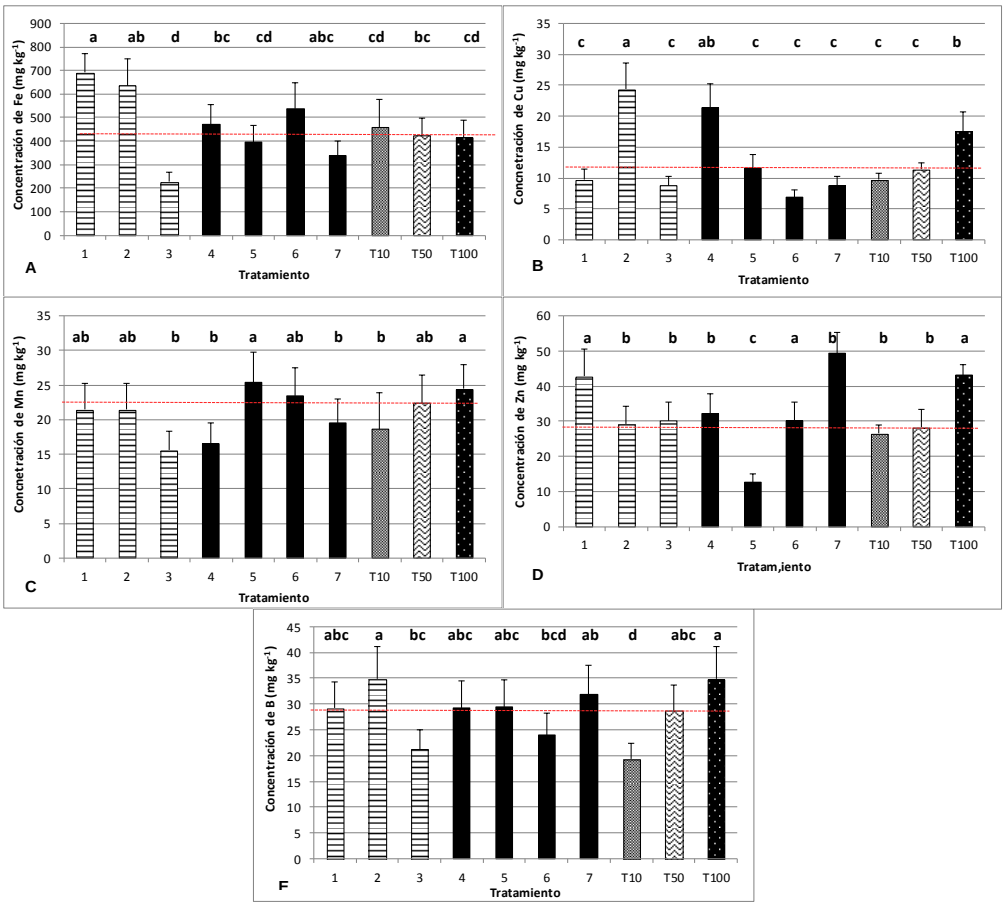


Figura 2.4.8. Concentración de elementos menores en plantas de uchuva inoculadas con comunidades de HFMA ensambladas con base con base en líneas intra-específicas de *R. irregularis*. (A) Hierro; (B) Cobre (C) Manganeso (D) Zinc y (E) Boro. (1) R1; (2) R2; (3) R3; (4) R1+2; (5) R1+3; (6) R2+3; (7) R1+2+3; (8) T_{10}; (9) T_{50}; (10) T_{100}.

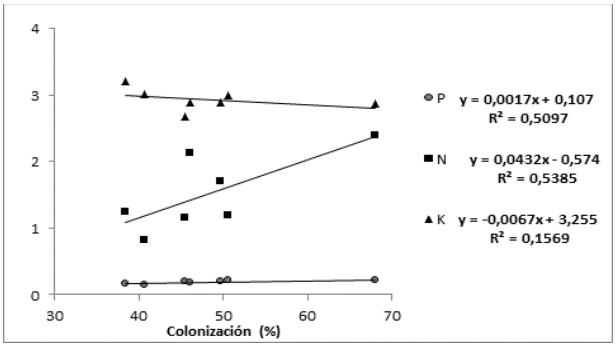


Figura 2.4.9 Relación entre colonización y concentración de elementos mayores (N, P, K) en plantas de uchuva inoculada con comunidades ensambladas con base en líneas de *Rhizophagus irregularis*.

:

En resumen se pudo observar, que las mayores respuestas en variables agronómicas tanto en la parte aérea (PSA, AF) como en la raíz (VR, PFR), se presentaron en los tratamientos inoculados con R1 (línea 1) de *R. irregularis*, así como con la mezcla R1+2+3. En cuanto a las variables fisiológicas, estos tratamientos presentaron mayores tasas de fotosíntesis, con mayor conductividad estomática y tasas de transpiración, lo cual explica su mayor capacidad de acumulación de biomasa, estos resultados estuvieron relacionados con los niveles de colonización de las plantas. Los tratamientos R1 y R1+2+3 presentaron las mayores concentraciones de elementos mayores y secundarios y en algunos elementos menores con valores medios-bajos de concentración de Fe, Mn, Zn y B. Las variables agronómicas presentaron relación directa con colonización (%), la cual fue mayor en los tratamientos R1, R1+3 y R1+2+3.

La aplicación individual de las líneas R2 y R3 y la mezcla de ellas produjo bajos resultados en las plantas, llegando incluso la línea R2 a presentar en algunos casos valores inferiores al T_{10}. Respuestas intermedias se observaron con las mezclas R1+2; R1+3 y R 1+2+3, posiblemente por el efecto benéfico de la línea R1 en la mezcla.

Es de anotar que para los tratamientos que mostraron menores valores en variables agronómicas de uchuva (R2, R3 y R2+3) en la mayoría de los muestreos registraron altos valores de LR, posiblemente debido a que plantas estresadas tienden a desarrollar raíces más largas en busca de nutrientes y agua para compensar el estrés, pero generalmente no presentan valores altos de PFR y VR como ocurre en plantas con un adecuado o buen desarrollo de raíces (Abel, *et al*, 2002; Poirier y Bucher, 2002, Hermans, *et al.,* 2006)

2.4 Discusión

En el capítulo anterior se observó la alta diversidad de HFMA relacionada con la gran variabilidad de condiciones edáficas afectada por los cambios altitudinales del trópico andino. Esta alta diversidad del hongo está ligada a la alta diversidad funcional, como se reporta en el presente capítulo. Situación que sugiere procesos co-evolutivos tendientes a la adaptación de los simbiontes frente al amplio rango de variabilidad de las condiciones edáficas. Resultados similares han sido reportados en estudios realizados en otros ecosistemas, principalmente no tropicales (Barrow, *et al*., 1977; Bayliss, 1975; Janos, 1980; May, 1981; Francis y Read, 1995; Wu,

et al., 1999; Gange and Ayres, 1999; Siqueira and Saggin-Júnior, 2001; van der Heijden, 2002; Muthurkumar y Udaiyan, 2002; Klironomos, 2003; Helgason y Fitter, 2009; y Uibopuu, *et al.,* 2009). La variabilidad de las condiciones edáficas que modulan a las comunidades de HFMA y la respuesta funcional de la planta al ser inoculada con estas comunidades, se presentó tanto a nivel de comunidades separadas geográficamente, como entre comunidades aisladas en zonas geográficas muy cercanas, lo cual ha sido reportado por Tanja, *et al.*, (2004).

La diversidad funcional de la simbiosis puede ser valorada con relación a los beneficios que esta asociación expresa en la planta, tales como el incremento en la acumulación de biomasa en el hospedero, estado nutricional y la capacidad de producción de frutos. Estos parámetros fueron analizados en tres escenarios diferentes: comunidades locales, comunidades ensambladas artificialmente con base en especies de HFMA y en líneas de *Rhizophagus irregularis.*

2.4.1 Diversidad funcional de las comunidades locales y ensambladas

Comunidades locales: Estas comunidades corresponden a las obtenidas mediante muestreos realizados en cultivos de uchuva en el transecto altitudinal de 1500 a 3000 msnm. La diversidad funcional de las comunidades locales de HFMA pudo ser evidenciada con base en los beneficios que generaron a las plantas de uchuva algunas comunidades. G1, G4, A2 y C3 causaron altos beneficios (más cooperativas), en contraste con los menores beneficios que propiciaron otras de las comunidades (menos cooperativas), como A, G2, G3 y C1. En el caso de las comunidades más cooperativas con la planta de uchuva (G1, G4, A2 y C3) se observaron mayores tasas de fotosíntesis, transpiración y conductividad estomática que a su vez se relacionan con la mayor capacidad de acumulación de biomasa (raíz y parte aérea) y de absorción de nutrientes, especialmente N y P. Este mejor estado nutricional de la planta y de acumulación de bioasimilados se vió reflejado en mayores producciones a nivel del fruto, expresado en número y peso de frutos con y sin capacho por planta, en comparación con algunasde las comunidades menos coperativas (A, G2, G3 y C1), que presentaron menores tasas de fotosíntesis, con menor acumulación de biomasa y producción de frutos. Las excepciones se presentaron con M y el T_{50}, que aunque presentaron altas tasas de fotosíntesis, éstas no se reflejaron en acumulación de biomasa o producción, posiblemente por baja eficiencia en la relación carbono fijado: incremento

:

en biomasa/producción. Los aumentos en acumulación de biomasa presentaron correlación positiva con un rápido y eficiente establecimiento de la simbiosis, expresado en porcentajes de colonización. La diversidad funcional en HFMA ha sido reportada previamente por Barrow, *et al*., 1977; Bayliss, 1975; Janos, 1980; May, 1981; Francis y Read, 1995; Wu, *et al.,* 1999; Gange y Ayres, 1999; Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; van der Heijden, 2002; Muthurkumar y Udaiyan, 2002; Klironomos, 2003; Helgason y Fitter, 2009 y Uibopuu, *et al.,* 2009.

Comunidades ensambladas con base en especies de HFMA: A nivel de las comunidades ensambladas artificialmente con base en cuatro especies, se evidenciaron diferencias funcionales, expresadas en los beneficios obtenidos por la planta, en la acumulación de biomasa y en el estado nutricional, dependiendo del género (*Glomus, Intraspora* y *Racocetra*) y de la especie (*G. proliferus y G. macrocarpum*) empleadas en la inoculación. Las comunidades conformadas por la mezcla de dos especies, respondieron de forma similar a sus correspondientes especies individuales, encontrándose que cuando una especie produce beneficios individualmente, también lo hace estando en mezcla. Sin embargo, cuando se hicieron mezclas de todas las especies, E1+2+3+4, la respuesta inicial fue positiva, pero posteriormente decayó, posiblemente por la competencia entre las especies presentes en la mezcla. Lo anterior refleja el dinamismo existente en la colonización de raíces a través del tiempo, y como en un momento dado y bajo unas condiciones específicas la asociación puede ser cooperativa y posteriormente puede ser menos cooperativa dependiendo de las especies involucradas en la simbiosis. El hospedero, por su parte juega un papel fundamantal en este dinamismo ya que puede regular los aportes de carbono a la raíz, favoreciendo o no el establecimiento, perdurabilidad y extensión de la colonización en las raíces (ver Ramírez y Rodríguez, 2010; Ramírez y Rodríguez, 2012).

Adicionalmente, en condiciones de simbiosis, la raíz actúa como un vertedero del carbono fijado por la planta modificando el ambiente de la rizósfera, condición que puede favorecer a algunas de las especies presentes en la mezcla y propiciar la competencia entre ellas (Herold, 1980; Kaschuk, *et al.,* 2009). Wright, *et al.,* 1998 a,b, reportan variaciones en las tasas de fotosíntesis y concentración de nutrientes en las diversas etapas de crecimiento de la planta, siendo la etapa vegetativa la de mayor actividad fotosintética por encontrarse la planta en pleno crecimiento.

Dentro de las especies "generalistas", que de acuerdo con Oehl, *et al.,* (2003) son aquellas especies que pueden ser aisladas de suelos con diversas características físico químicas, *G. macrocarpum* fue una de las especies aisladas que presentó altos beneficios en acumulación de biomasa y estado nutricional de la planta, al ser inoculada en forma individual o en mezcla. Es interesante observar como, a pesar de que *G. macrocarpum* se identificó en todas las comunidades locales (generalista), el comportamiento de las comunidades no fue similar entre ellas, por lo que se podría sugerir que, bajo condiciones de comunidades locales, el efecto benéfico de la inoculación de una comunidad no depende exclusivamente de una especie por exitosa que ésta sea, ya que puede depender de su abundancia , en relación con la composición y riqueza de la comunidad y de su interacción con las características ambientales en que se desarrollan, generando respuestas diferentes en la planta y por tanto, produciendo diferencias funcionales entre las comunidades, como se evidenció en el capítulo1. Investigaciones realizadas por Klironomos, (2003); Helgason y Fitter, (2004) y Uibopuu, *et al.,* (2009), han reportado resultados similares, demostrando que los factores ambientales pueden modular a las comunidades de HFMA y su capacidad de producir beneficios en el hospedero, independientemente de si las especies son generalistas o especialista.

Comunidades ensambladas con base en líneas de *R. irregularis*: La inoculación con líneas de *R. irregularis,* presentó un amplio rango de respuestas en acumulación de biomasa y el estado nutricional de la planta, que permite sugerir una amplia diversidad funcional a este nivel, encontrándose una dominancia funcional de la línea 1 (R1), tanto en forma individual como en mezcla. Investigaciones realizadas por Munkvold, *et al*., (2004); Koch, *et al*., (2004, 2006), Gustafson y Casper, (2006) y Jansa, *et al*., (2008), han demostrado amplias distancias genética entre líneas de *R. irregularis* relacionadas con la diversidad funcional en el hospedero (Ehinger, *et al.,* 2009).

Inoculaciones mixtas: Las inoculaciones mixtas con dos o más especies o líneas, mostraron mayores beneficios en términos de acumulación de biomasa y estado nutricional del hospedero, que la inoculación con una especie o línea poco cooperativa, pero los beneficios de las mezclas fueron menores cuando se compararon con una especie cooperativa (R1). Esta situación ha sido reportada por Roger, *et al.,* (2013), Koide, (2000); Gustafson y Casper, (2006) y Jansa, *etal*.,

:

(2008), quienes mencionan que el beneficio de la inoculación mixta puede ser debido a la mayor probabilidad de encontrar HFMA cooperativos cuando las comunidades son más diversas, a cualquier nivel, género, especie o líneas. Lo anterior se ha evaluado bajo condiciones de múltiples especies vegetales, en donde pueden presentarse condiciones de preferencia HFMA-especie vegetal. Sin embargo, en el caso de un monocultivo como puede ser la uchuva, aunque hay cultivos de uchuva asociados a otros cultivos en alguna etapa de cultivo, la diversidad de HFMA, permite no solamente incrementar la probabilidad de establecer simbiosis con un HFMA eficiente, sino que esta selección se puede realizar bajo las condiciones cambiantes que se presentan en un cultivo, debido a las prácticas culturales como la fertilización, podas o manejo de plagas. Sin embargo, el incremento de la probabilidad de establecer simbiosis con HFMA cooperativas también incrementa la probabilidad de hacerlo con HFMA poco cooperativos.

Por otra parte, se observó el efecto negativo de la inoculación mixta, posiblemente debido a competencia entre HFMA, o al éxito en la colonización de hongos poco cooperativos que pueden desplazar a aquellos que producen mayores beneficios, como se evidenció en la mezcla E1+2+3+4, donde se observaron beneficios durante las etapas tempranas, pero que posteriormente decayeron. Esto podría explicarse por la dinámica de la colonización en un hospedero, donde se puede presentar más de una especie de HFMA colonizando la raíz en forma simultánea o bien en sucesiones a través del tiempo, con presencia de especies cooperativas y poco cooperativas que pueden en un momento dado favorecer o no a la planta o bien debido a la regulación de fotosintatos por parte de la planta y que puede afectar la composición de la comunidade de HFMA en raíz. La presencia de un alto número de especies de HFMA colonizando raíces de una planta, ha sido reportada por Allen, *et al.,* (1995); Horton y Bruns, (1998); Helgason, *et al.,* (1998; 2002); Helgason y Fitter, (2009), Hoeksema y Bruna, (2000) y Stanton, (2003), quienes sugieren que es poco común encontrar en la naturaleza raíces colonizadas por un solo taxón de HFMA, razón por la cual es muy complejo, al interior de una comunidad o en condiciones naturales identificar el taxón o individuo que un momento dado está generando el beneficio a la planta.

En síntesis, la presente investigación permitió evidenciar diversidad funcional de los HFMA tanto a nivel de comunidades locales, como en comunidades ensambladas artificialmente a partir de especies y líneas, que se reflejan en beneficios variables en *Physalis peruviana*. Aunque se ha

considerado que los HFMA son generalistas y que por lo tanto no hay especificidad por hospederos, muchos estudios han reportado diferencias en la respuesta del hospedero a diferentes géneros o especies de HFMA (Bethlenfalvay, *et al.,* 1989; Camprubi y Calvet, 1996; Bentivenga, *et al.,* 1997; Smith y Smith, 1997; Bago, *et al.,* 1998; Douds y Millner, 1999; Bi, *et al.,* 2003) que pueden reflejar las diferencias funcionales y/o la plasticidad ecológica de los HFMA.

2.4.2 Efecto de la diversidad funcional en *P. peruviana*

Efectos en Nutrición: En el caso del P, nutriente esencial para las plantas y que ha sido considerado como un importante indicador de los beneficios de la simbiosis, se encontró una correlación positiva entre la concentración de P con los niveles de colonización y con las variables agronómicas para plantas inoculadas con ensambles de especies de HFMA y líneas de *R. irregularis*, siendo éste uno de los beneficios más reconocidos de la asociación micorrícica, lo cual ha sido reportado por décadas (Sanders y Tinker, 1971; Plenchette y Fardeu, 1988; Cuenca, 1990; Michelsen y Rosendahl, 1990; Bolan, 1991; Tinker y Nyse, 2000; Bago, *et al*., 2002; Bi, *et al.,* 2003; Jayachandran y Shetty, 2003; Duponnois, *et al.,* 2005; Smith y Read, 2008; Smith, *et al.,* 2009; Helgason y Fitter, 2009). Las diferencias funcionales de los HFMA en respuesta del hospedero en toma y transporte de P, que se evidenciaron en la presente investigación mediante concentración de P en uchuva, pueden ser debidas a diferencias en crecimento y desarrollo de micelio intra y extraradical de los diferentes géneros y especies de HFMA, lo cual influye en la toma y absorción de P que a su vez se refleja en acumulación de biomasa, de acuerdo con los reportes de Jakobsen, *et al.* 1992 a, b; Smith, *et al*., 2000; Mehravaran, *et al*., (2000); Bever, 2000; Dighton, *et al.,* (1990); Jansa, *et al.,* (2005) y Javot, *et al.,* (2007). Hart y Reader (2002) y Kivlin *et al.*, (2011), demostraron que especies de la familia Gigasporaceae producen alta biomasa de hifas extraradicales, asociadas a alta capacidad de transporte de nutrientes mientras que especies de la familia Glomeraceae presentan una colonización extensiva, posiblemente asociada a protección de la planta frente a estrés biótico.

En el caso del N, también se observó una correlación con porcentajes de colonización y variables agronómicas en comunidades ensambladas, más no en las comunidades locales, mostrando la participación de la simbiosis en la absorción de este nutriente y su efecto sobre variables de acumulación de biomasa, consistentemente con los reportes que ilustran la importancia de los

:

HFMA en toma de N (Barea, *et al.,* 1991; Hodge, *et al.*, 2001; Smith y Read, 2008; Leigh, *et al*., 2009), observándose además una relación entre el índice de dominancia y la absorción de N (R^2 =0,40), que explica la mayor eficiencia de algunas especies o géneros de HFMA en la toma de este nutriente. Existen reportes que indican que la asociación micorrícica favorece la toma y concentración foliar de N (Cruz *et al.,* 2004, Cavagnaro, *et al.,* 2006; Karagiannidis, *et al*., 2007; Ruzicka, *et al.,* 2011), pero también aquellas negativas o neutras en relación al N (Douds, *et al.,* 1998; Miller, *et al.,* 2002; Reynolds, *et al.,* 2005; van der Heijden, *et al.,* 2006).

En el caso de las comunidades locales aunque se observaron incrementos en contenidos de N (G1 y G4) y P (G1, G4, C1 y A), no se observaron correlaciones significativas con los porcentajes de colonización de la raíz. Sin embargo, se presentaron correlaciones positivas de la colonización con número y peso de frutos, mostrando que estas comunidades beneficiaron a las plantas de uchuva. Posiblemente este resultado puede estar asociado con la presencia de comunidades que aunque colonizan las raíces de la planta, no generan beneficios relacionados con las concentraciones de estos nutrientes, y por lo tanto, para las comunidades locales (13) no se presentan correlaciones significativas entre estas variables.

Con relación a micronutrientes, en general se observó mayor concentración de elementos menores en plantas inoculadas con HFMA poco cooperativos, aunque en ningún caso los niveles presentaron fueron tóxicos para la planta. La literatura muestra múltiples ejemplos del uso de HFMA en suelos con niveles tóxicos de micronutrientes, como otro de los importantes efectos benéficos de los HFMA, y adicionalmente se encuentran reportes de beneficios de incrementos en Zn (Bürkert and Robson, 1994; Marschner y Dell, 1994; Javelle, *et al.,* 1999; Hawkins, *et al*., 2000; Bi, *et al.,* 2003) y de otros micronutrientes (Cooper, 1984; Kucey y Janzen, 1987; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Bürkert y Robson, 1994; Karagiannidis, *et al.,* 2007; Javaid, 2009; Leigh, *et al.,* 2009; Veresoglou, *et al*., 2010), reportes que no pudieron ser corroborados en esta investigación, ya que no se observaron efectos benéficos con el incremento en concentración de micronutrientes. Sin embargo, se corroboran los reportes de Kothari, *et al.,* (1991); Nogueira y Cardoso, (2000); Cardoso, *et al*, (2003); Nogueira, *et al*., (2004), Cardoso y Kuyper, (2006), Gao, *et al.,* 2007; Li, *et al*., 2008) quienes mencionan los efectos benéficos de la simbiosis en reducción de concentraciones de Mn, Fe, Zn y Cu, protegiendo a la planta de posibles toxicidades con estos elementos, y efectos neutros de los HFMA en cuanto a asimilación de elementos menores (Aryal,

*et al.,*2003; van der Heijden, *et al.,* 2006), observándose una diversidad funcional de los HFMA en cuanto a su potencial beneficio en absorción de micronutrientes para nutrición de la planta o restricción de la absorción de éstos para protegerla de posibles toxicidades (Hart y Reader, 2002; Smith, *et al.,* 2004; Cavagnaro, *et al.,* 2005; Powell *et al*., 2009; Thonar, *et al.,* 2011).

Sin embargo, en el caso de elementos como el Zn, que mostró bajos niveles en tejido de plantas asociadas con especies cooperativas, se ha reportado que en plantas micorrizadas, incrementos en absorción de P, generan una especie de dilución del Zn en tejido, debido aumentos de fitatos que pueden actuar como agentes antinutricionales del Zn (Cardoso y Kuyper, 2006; Cavagnaro, 2008, Lehmann *et al.,* 2014). Debido a que algunos HFMA pueden reducir fitatos en plantas (Subramanian *et al.,* 2013), mejorando los niveles de Zn, se presentan reportes de respuestas positivas, negativas y neutras de los HFMA en absorción de Zn (Mohandas, 1992; Bagayoko *et al.*, 2000; Alloush y Clark, 2001; Cavagnaro, *et al.,* 2008; Rouphael, *et al.*, 2010) observándose que comunidades diversas presentan mayores probabilidades de asociación con HFMA que favorezcan la absorción de Zn (Hart y Reader, 2002; Vogelsang *et al.,* 2006; Maherali y Klironomos, 2007; Hoeksema *et al.,* 2010; Hart y Forsythe, 2012).

En el caso de Mn se han observado reducciones en su concentración al incrementarse las concentraciones de N, posiblemente debido a que el hongo retiene el Mn en su tejido, incrementando la masa fúngica pero con reducciones del elemento en la planta (Liu, *et al.*,2000; Ryan y Angus, 2003; Cavagnaro, *et al.,* 2006; Karagiannidis, *et al.,* 2007); otra explicación es el aumento de microorganismos reductores de Mn debido a los cambios en la rizósfera bajo condiciones de simbiosis (Kothari, *et al.,* 1990; 1991) lo cual podría explicar los resultados obtenidos en la presente investigación. Kothari, *et al.* (1991), Nogueira y Cardoso, (2000) y Nogueira *et al.* (2004) reportan menores valores de Fe y Mn foliar en plantas micorrizadas con relación a plantas no micorrizadas, considerando que en el caso del Mn se debe a una reducción en su disponibilidad, mientras que en el caso del Fe se debe a retención del elemento en las raíces (Cardoso y Kuyper*,* 2006).

Las variaciones en respuestas en concentración de micronutrientes y especialmente el hecho de reducciones en concentraciones en tratamientos que proporcionaron beneficios a la uchuva, es

:

una situación que no es frecuentemente reportada en la literatura (Gao*, et al.,* 2007; Li, *et al.,* 2008; Hart y Forsythe, 2012), posiblemente por competencia de nutrientes entre la planta y el hongo (Hodge *et al.,* 2000, 2010) o por retención de nutrientes en el tejido del hongo, ya que generalmente se observan beneficios en concentración de macro y micronutrientes y es uno de los soportes más fuertes de los beneficios de la simbiosis. Sin embargo, Hart y Forsythe, (2012), encontraron una situación similar en sus investigaciones con macro y micro nutrientes y aunque, no se cuenta con explicación contundente, aunque plantearon una hipótesis con base en reportes de literatura, relacionada con la diferencia entre HFMA en su capacidad de toma y traslocación de micro elementos, lo cual fue observado en la presente investigación tanto en comunidades locales como en localidades ensambladas, que lleva a plantear la existencia de especialización funcional de los HFMA, aunque aún no es claro si una especie o línea, siempre favorece la toma un nutriente específico (Lambert, *et al.,* 1979; Marschner y Dell, 1994; Hart Reader, 2002; Smith *et al.,* 2004; Cavagnaro, *et al.,* 2005; Powell *et al.,* 2009; Facelli *et al*., 2009; Leigh *et al.,* 2009; Thonar *et al.,* 2011; Hart y Forsythe, 2012: Smith y Smith, 2012).

Las diferencias en la capacidad de toma de nutrientes por HFMA ha sido reportada (Smith, *et al.,* 1999, 2000; Eom, *et al.,* 2000; Brundrett, 2002; Helgason, *et al.,* 2002; Wardle, *et al*., 2004; Ehinger, *et al*., 2009; Hausmann y Hawkes, 2010; van der Heijden, 2010) debido a mayor área de absorción (Marschner, 1995), cambios en la química de la raíz (Li, *et al.,* 1991; Jones, *et al*., 2004; Rengel y Marschner,2005), presencia de sideróforos (Winkelmann, 2007); o solubilización de nutrientes por HFMA (Jansa, *et al.,* 2005; Hodge, *et al*., 2001) lo cual permite la complementariedad funcional de HFMA (van der Heijden *et al.,* 1998; van der Heijden y Scheublin, 2007; Maherali y Klironomos, 2007; Sikes *et al.,* 2010), lo cual también fue observado en comunidades ensambladas con base en especies y líneas de *R. irregularis.*

La diversidad funcional medida en acumulación de biomasa y estado nutricional del hospedero**,** puede ser explicada por el incremento en la tasa de fotosíntesis neta (PN), tasas de transpiración (E) y conductividad estomática, en plantas inoculadas con HFMA cooperativos. Se observó, a nivel de comunidades, especies y líneas una correlación directa entre las tasas de fotosíntesis y las variables de acumulación de biomasa, peso seco aéreo, área foliar, así como en peso y volumen de raíz, con R^2 entre 0,22 y 0,89, y con conductividad estomática entre 0,32 y 0,60 para comunidades ensambladas a nivel de especies. En cuanto al estado nutricional de la planta, se

observaron incrementos en N y P foliares en plantas asociadas con HFMA cooperativos, con correlaciones directas entre porcentajes de colonización y concentraciones de N y P y con acumulación de biomasa aérea y de raíz. Los efectos positivos de la simbiosis en concentraciones de N y P, han sido previamente reportados (Hammel y Smith, 1991; Ibijbijen, *et al.,* 1996; Cruz, *et al.,* 2004; Jia, *et al.,* 2004; Karagiannidis, *et al.,* 2007; Ruzicka, *et al.,* 2011; Corrêa, *et al.,* 2014).

Aunque bajo condiciones de simbiosis planta-HFMA, los hongos pueden consumir entre el 16% y 30% del carbono fijado a través de la fotosíntesis para su crecimiento, las tasas de fotosíntesis pueden incrementarse debido a la mayor absorción de N y P por el hospedero y al efecto vertedero de las raíces con relación al carbono fijado (Kaschuk, *et al.,* 2009). El efecto positivo de la simbiosis ha sido atribuido tradicionalmente al beneficio en la nutrición de la planta, lo cual permite no solo incrementar las tasas de fotosíntesis sino que además genera incremento en crecimiento de la planta, donde este incremento, que compensa el costo energético de la simbiosis es considerado el beneficio (Koide y Elliot, 1989). El efecto vertedero, por su parte permite compensar el costo energético, ya que al estimularse la fotosíntesis, se incrementa la eficiencia de fijación de carbono, por tiempo y por cantidad de nutriente, mejorando la eficiencia de uso de los nutrientes, aun cuando no se observen incrementos significativos en las concentraciones de nutrientes foliares (Brown y Bethlenfalvay, 1987). Uno de los principales beneficios se observa en el incremento en el área foliar (Lambers *et al.,* 1998, Yin y van Laar, 2005) que es uno de los principales indicadores observados en la presente investigación. Mortimer, *et al.,* (2008), consideran que puede observarse un incremento en tasas de fotosíntesis y en acumulación de biomasa, aun cuando no se presenten incrementos significativos en concentración de N o P debido fundamentalmente al estímulo, vertedero de carbono, de la simbiosis, lo cual genera no solo incrementos en área foliar y acumulación de biomasa, sino en producción, como se pudo evidenciar en el presente trabajo de investigación.

Efecto de la diversidad funcional en producción de uchuva

Un efecto similar al obtenido al inocular plantas de uchuva con comunidades locales de HFMA en acumulación de biomasa se observó en la producción de uchuva con respuestas positivas y negativas dependiendo de la comunidad empleada como inóculo. Este resultado forma parte de la respuesta en diversidad funcional mencionada anteriormente.

:

Si bien la uchuva se adapta en un rango amplio de ecosistemas andinos, las zonas óptimas están por encima de los 2200 msnm y en el transecto evaluado se cuenta con zonas de producción por debajo de este nivel, lo cual se reflejó en la capacidad de los HFMA de cada zona en producir beneficios a la planta. Se observaron correlaciones positivas entre la altitud a la cual fueron aisladas las comunidades (variable que recoje aspectos edáficos y climáticos) con el peso de frutos con y sin capacho (R^2=0,62), con número de frutos (R^2= 0,33) y con la presencia en las comunidades de *F. mosseae*. Plantas inoculadas con comunidades de HFMA provenientes de Albán, localidad ubicada a la menor altitud, que a pesar de contar con un alto número de esporas, géneros y especies, no se reflejaron en los mayor indices de crecimiento, desarrollo y producción, ni en la capacidad de absorción de P, con relación a plantas inoculadas con comunidades de otras altititudes. Posiblemente la abundancia y composición de la comunidad de Albán, no presenta la mejor compatibilidad funcional con la uchuva, dado que esta zona se encuentra en los lìmites inferiores de altitud, en los cuales se puede adaptar la uchuva considerándose como una zona marginal de producción.

Las caracterísiticas sobresalientes de las comunidades que generaron beneficios en la uchuva, están relacionadas con la diversidad de especies, en lo referente al número, riqueza y abundancia, siendo la comunidad G4 la más diversa con 18 y 33 especies para época seca y húmeda; de forma similar para las demás comunidades exitosas, A2, Z2, C3 y G1, se encontraron entre 4 y 9 en época húmeda y entre 9 y 13 especies en época seca. Estos resultados permiten ver, que si bien el número de especies puede ser importante, el efecto del ambiente es de gran importancia no sólo en la composición de la comunidad, sino en su función simbiótica, como lo mencionan Klironomos, (2003); Helgason y Fitter, (2009) y Uibopuu, *et al.,* (2009), estas comunidades se aislaron de predios ubicados entre los 2000 y los 2750 msnm, siendo èsta la franja óptima para producción de uchuva.

Las comunidades que produjeron los mejores resultados en variables agronómicas, microbiológicas y fisiológicas presentaron en común la presencia de las especies *G. macrocarpum, G. brohutii; C. claroideum, C. etunicatum y E. infrequens,* observándose que estas especies pueden jugar un papel importante en los beneficios de la simbiosis. Es así como *G. macrocarpum*, especie “generalista” presente en todas las comunidades, con alta frecuencia de aislamiento y alta abundancia relativa, permitió un alto incremento en acumulación de biomasa, concentración

de nutrientes y tasas fotosintéticas, cuando se evaluó en forma individual o en mezcla en el experimento de evaluación de comunidades ensambladas a partir de especies. En forma similar, *Racocetra* sp, una especie de comportamiento intermedio entre "especialista"-"generalista" también permitió importantes incrementos en la uchuva, individualmente o en mezcla. Contrariamente, especies "especialistas" como *Intraspora* y *Glomus proliferus* no generaron beneficios en la plantas, ni individualmente ni en mezcla. Estas dos especies no mostraron compatibilidad funcional con uchuva, aunque si presentaron colonización de raíces.

A este respecto, Helgason y Fitter, (2009) mencionan que aparentemente la diversidad taxonómica puede ser un reflejo de la diversidad funcional, ya que aunque existe un gran rango de combinaciones planta-HFMA no todas estas combinaciones presentan un comportamiento similar, como se puede observar en los resultados obtenidos en el presente estudio, bien porque algunos HFMA ofrecen más beneficios o bien porque generan menores costos energético en la simbiosis con el hospedero. Para Tilman, *et al.,* (1996) y Naeem, *et al*., (1994), la productividad y la diversidad están fuertemente asociadas en comunidades en general, bien sean comunidades de plantas o de HFMA, aunque Franke-Snyder, *et al.,* (2001) consideran que la diversidad taxonómica no está relacionada con la diversidad funcional, ya que se ha detectado eficacia intra e interespecífica en la simbiosis. Sin embargo, los resultados de la presente investigación se relaiconan más con la hipótesis sugerida por Tilman, *et al.,* (1996) y Naeen, *et al.,* (1994), estableciendo relaciones productividad-diversidad taxonómica de HFMA, tanto a nivel de comunidad como a nivel intra e interespecífico.

2.5 Conclusiones

1- Se evidenció una alta diversidad funcional entre comunidades aisladas en un gradiente altitudinal, demostrándose que las condiciones edáficas y altitudinales no solo modulan la composición y riqueza de las comunidades, sino que también modulan los aspectos funcionales de los HFMA. La diversidad funcional y la carácterísitica multifuncional en cuanto a toma de nutrientes observadas entre HFMA permite concluir que la diversidad existente en los HFMA en el gradiente altitudinal, permite mayores opciones de asociación de la uchuva con

:

HFMA cooperativos y de establecer interacciones de complementariedad que beneficien a la uchuva.

2- La diversidad funcional de los HFMA se puedo evidenciar a nivel de comunidades ensambladas a nivel de especie y de líneas de *Rhizophagus irregularis*, en donde tanto géneros, especies y líneas intraespecíficas generaron diversos beneficios en plantas de uchuva, cuando se inocularon individualmente o en mezcla, mostrando además una alta compatibilidad funcional, sin que se pueda evidenciar preferencia del hospedero por especies (*G. macrocarpum y Racocetra*) y líneas (R1).

3- No se observaron correlaciones entre el número de especies en una comunidad y la respuesta funcional en beneficios en acumulación de biomasa, contenido de nutrientes o producción. Más que el número de especies, es el tipo de especies el que genera beneficios al hospedero.

4- Las inoculaciones con comunidades ensambladas con base en especies y en líneas intraespecíficas permitieron determinar que si bien, se identificaron especies y líneas individuales con alta compatibilidad funcional, que ocasionaron grandes beneficios en la planta, la inoculación con comunidades multi-especie o multi-líneas, presenta mayores beneficios frente a especies o líneas individuales poco cooperativas, aunque no con respecto a las especies o líneas cooperativas. Sin embargo, se observó que la mezcla de especies cooperativas y no cooperativas puede generar competencia al interior de la comunidad, que se refleja en menores beneficios.

5- Los beneficios de la inoculación con HFMA cooperativos se pudieron observar en acumulación de biomasa, absorción de nutrientes, desempeño fisiológico y producción de frutos de *Physalis peruviana*, presentando adicionalmente correlaciones positivas con porcentaje de colonización.

6- Se observó que especies “generalistas” (*G. macrocarpum*) e “intermedias” (*Racocetra* sp.), al ser inoculadas en forma individual o en mezclas, generaron altos beneficios en la planta en comparación con especies “especialistas” (*Intraspora* sp. o *G. proliferus*). Esto ocurrió bajo condiciones de no estrés, en este experimento, situación que puede cambiar bajo condiciones

de un estrés específico, donde las especies "especialistas" pueden entrar a jugar un papel preponderante en la simbiosis.

7- Se estableció la existencia de una estrecha relación entre la acumulación de biomasa, con las tasas de fotosíntesis neta, conductividad estomática y porcentaje de colonización de las plantas, explicando de esta forma los beneficios generados por la simbiosis.

8- Se corroboraron los beneficios de la simbiosis, en cuanto al incremento en el estado nutricional de la planta, especialmente con relación al N y al P, los cuales presentaron correlaciones positivas con la acumulación de biomasas y niveles de colonización de las raíces.

9- Se detectaron diferencias funcionales entre HFMA que se reflejan en diferente capacidad de las especies o líneas para la toma de elementos nutritivos, especialmente en lo relacionado con elementos menores.

:

3. Capítulo 3. Presencia de HFMA en raíces de *P. peruviana* L. : un posible indicador de preferencia y compatibilidad funcional de hospedero - HFMA?

3.1 Introducción

La simbiosis Hongos Formadores de Micorrizas Arbusculares-planta ha sido considerada como "generalista" debido al alto número de especies vegetales (300.000) que pueden establecer relaciones simbióticas con un número relativamente bajo de especies del hongo (150-230), afirmando que no existe especificidad en la relación (Bidartondo, *et al*., 2002). Sin embargo, algunos autores plantean la existencia de especificidad en la simbiosis (Eom, *et al*., 2000, Husband, 2002; Vandenkoornhuyse, *et al*., 2002); especificidad temporal (Zhu, *et al*., 2001); especificidad ecológica (Alan, *et al*. 2005), especificidad para familias de plantas (Tanja, *et al.*, 2004); relaciones de preferencia (Sanders y Fitter, 1992; Bever, *et al*., 1996; Van der Heijden, *et al*., 1998; Sanders, 2002), e interacciones que permiten establecer sistemas simbióticos compartidos entre plantas, como menciona Sanders (2003).

El inicio de la simbiosis involucra el intercambio de señales entre la planta y el hongo (Parniske, 2005, 2008; López-Ráez, *et al*., 2011; ver revisión Ramírez y Rodríguez, 2010) que pueden marcar procesos de especificidad o preferencia entre los simbiontes. Se han observado respuestas diferentes en *G. etunicatum y Gigaspora roseae* al ser expuestos a ciertos compuestos como metanol (MeOH) al 25 y 50%, en inhibición de crecimiento de hifas (Gadkar, *et al.,* 2003) y en germinación de esporas (David-Schwartz *et al.,* 2001) de *Gigaspora gigantea y G. intraradices*, lo cual sugiere que la preferencia puede estar mediada por producción de fitoquímicos por las raíces de la planta (Ellouze *et al.,* 2012).

En HFMA se ha reconocido la existencia de diversos grados de preferencia de hospedero, mediante evaluaciones de respuesta de especies hospederas frente al hongo y observaciones en las que el incremento en la diversidad fúngica permite mantener sistemas de combinaciones de plantas (van der Heijden, *et al*., 1998 a, b). En estos estudios se han encontrado diferentes niveles de colonización de raíces, tasas de crecimiento y respuestas nutricionales, en algunas especies de plantas en comparación con otras (Streitwolf-Engel, *et al*., 1997a, b; van der Heijden, *et al*., 1998

a, b). En el capítulo anterior se evidenció la preferencia de la uchuva por HFMA de acuerdo con la respuesta de la planta a la inoculación con comunidades, especies o líneas de *Rhizophagus irregularis*, en cuanto a acumulación de biomasa, concentración de nutrientes, tasas de fotosíntesis y colonización de las raíces. Para complementar esta información, se realizó un análisis de las especies o líneas que colonizaron la raíz, produciendo los beneficios encontrados en la planta de uchuva. Mediante técnicas moleculares que permiten la identificación de especies en raíces, se ha encontrado la existencia de patrones específicos de colonización y no una colonización al azar (Helgason, *et al*., 2002), así como se ha observado que la asociación de tipos de HFMA con hospederos específicos, no se produce al azar en ecosistemas tan diversos como bosques y pastizales (Vandenkoornhuyse, *et al*., 2003; Husband, *et al*., 2002 a, b).

La compleja interacción HFMA-planta ha llevado a plantear si la especificidad planta-HFMA se puede observar a nivel de genotipo, ya que no se ha podido determinar a nivel de género y especie (Sanders, 2002), así como la necesidad de determinar si existe un gradiente de especificidad, a qué nivel jerárquico e impacto en la simbiosis (Johnson, *et al.*, 2005, 2007). Los resultados de investigaciones han llevado a considerar que en la colonización de una raíz participan varias especies de HFMA, lo cual no permite evaluar en forma clara la especificidad de hospederos (Sanders, 2002).

En especies de pastos (*Trifolium repens* y *Agrostis capillaris*), se ha reportado que se pueden encontrar simultáneamente especies generalistas y especies específicas en un hospedero (Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002). Lo anterior puede significar redundancia funcional, lo cual puede en el mediano o largo plazo reducir el impacto desproporcionado por la pérdida de una especie en comunidades de HFMA.

De acuerdo con Sander s (2002), es necesario evaluar la presencia y abundancia de HFMA en raíces, con los beneficios que estos HFMA producen en la planta hospedera, ya que se ha observado que la extensión de la colonización no está necesariamente relacionada con el beneficio al hospedero. Es posible que la medición del micelio externo sea un indicador más claro de la relación colonización-beneficio al hospedero, pero esta medición es difícil de realizar por la complejidad de

:

las redes de micelio que se forman en el suelo y que pueden interconectar varias plantas simultáneamente.

Estudios realizados comparando diferentes líneas de *G. intraradices* (*R. irregularis*) han permitido observar anastomosis e intercambio de núcleos entre aislamientos (Croll y Sanders, 2009; Croll, *et al.,* 2009), encontrándose para *G. intraradices* diferencias morfológicas y fisiológicas entre linajes provenientes de líneas parentales (Koch, *et al*., 2004) con efectos en crecimiento del hospedero (Koch, *et al*., 2006), observándose que dos genotipos de diferente linaje clonal, presentaron efectos contrastantes en crecimiento de plantas.

Un aspecto controversial con relación a los HFMA está relacionado con sus esporas multinucleadas y si la información genética es igual en estos núcleos (homocariosis) o si es diferente entre núcleos (heterocariosis), así como si la información genética de las esporas es idéntica o diferente a la información genética presente en las hifas (Kuhn, *et al.*, 2001, Pawlowska y Taylor, 2004; Hijri y Sanders, 2005). Existen evidencias que sugieren la presencia de núcleos genéticamente diferentes en un mismo citoplasma, con las implicaciones en la genética de un organismo que forma extensas redes hifales aseptadas a través de las cuales los núcleos pueden potencialmente moverse (Sanders y Croll, 2009). Mediante estudios moleculares de los HFMA basados en ADNr (Clapp, *et al*., 1999; 2001; Lloyd-Macgilp, 1996; Rodríguez, *et al*., 2004; Sanders, *et al.,* 1995, 1996) y en regiones codificantes de diversos genes (Corradi, *et al*., 2004; 2007; Corradi y Sanders, 2006; Kuhn, *et al*., 2001), se ha observado un alto polimorfismo entre esporas individuales que han sido obtenidas en cultivos monoxénicos, debido a la migración de núcleos a través de la red de hifas, debido a que no existe un único propágulo que contenga un solo núcleo para iniciar una nueva generación (Sanders, 2004 a; Young, 2008, 2009).

Si se considera que los HFMA son heterocariotes, existe la posibilidad de que los diferentes núcleos puedan estar o no presentes en nuevas generaciones de esporas, produciendo individuos genéticamente diferentes a su progenitor y a sus hermanos, lo cual puede afectar el fenotipo del HFMA y su eficiencia en la asociación simbiótica con el hospedero (Sanders y Croll, 2009). Experimentos realizados por Bever y Morton (1999); Feldmann (1998) y Feldmann, *et al*., (1998), han mostrado los efectos diferenciales de HFMA descendientes de un cultivo mono-espórico, obtenido por procedimientos tradicionales, con cambios tanto en características morfológicas de

las esporas, como su efecto en planta hospedera. Similares resultados fueron obtenidos por Ehinger, *et al,* (2009) y Angelard, *et al.,* (2010) a partir de cultivos monoxénicos, en los que se observa la segregación con posteriores cambios fenotípicos y funcionales, como evidencia molecular. Otros estudios han mostrado variaciones en densidad de hifas y de esporas de progenies, en las cuales se ha observado que el comportamiento de la progenie puede superar, ser igual o ser inferior al de los aislamientos parentales (Croll, *et al*., 2009).

Con base en los resultados anteriores, Sanders y Croll (2009) consideran que la segregación puede llevar a la pérdida de la variabilidad genética de los HFMA, ya que algunos nucleotipos no son recibidos por todas las esporas, y que por tanto deben existir mecanismos para mantener la variabilidad genética. Uno de los mecanismos considerado por Sanders y Croll (2009) es la anastomosis o fusión de hifas, proceso mediante el cual el protoplasma, incluyendo núcleos, de dos individuos puede mezclarse, con posibles consecuencias en el fenotipo y eficiencia simbiótica del nuevo individuo. Lo anterior se ha podido observar en estudios de variabilidad genética de *R. irregularis,* en donde aislamientos de un mismo sitio, presentan alta variabilidad genotípica, fenotípica y de eficiencia en la simbiosis (Koch, *et al*., 2004; 2006; Munkvold, *et al*., 2004). La anastomosis ha sido evidenciada en HFMA (Mosse, 1959; Giovannetti, *et al*., 1999; 2001; 2004; Jakobsen, 2004) y se considera que es una de las formas de movilización de nutrientes de alto impacto ecológico (Jakobsen, 2004) y, adicionalmente, permite que hifas germinativas jóvenes puedan conectarse a la red de hifas en forma rápida, aun cuando el hospedero no se encuentre cerca, especialmente en especies de HFMA que tienen poca capacidad de almacenamiento de energía, por tener esporas de un tamaño pequeño, como es el caso de *G. intraradices* (Sanders y Croll, 2009), actualmente clasificado como *Rhizophagus irregularis.* La anastomosis puede ocurrir entre hifas de un mismo aislamiento o, en forma muy ocasional, de aislamientos genéticamente diferentes, sin embargo, se ha observado que aislamientos morfológicamente iguales, pero provenientes de diversas localidades geográficas no presentan anastomosis (Giovannetti, *et al*., 2003).

Dentro de los múltiples factores bióticos y abióticos que afectan la estructura de las comunidades de HFMA, la comunidad de plantas es determinante debido a su preferencia por HFMA (Kernaghan, 2005). Los compuestos que permiten el reconocimiento planta-hongo y estimulan la germinación

:

de esporas y crecimiento y ramificación de las hifas, incluyendo flavonoides (Vierheilig y Piché, 2002), estrigolactona (Akiyama, *et al.*, 2005) y auxinas (Podila, 2002), que son exudados por las raíces de las plantas (Koske y Gemma, 1992, Gianinazzi-Pearson, *et al*., 1989, Akiyama, *et al.,* 2005), lo cual puede de alguna manera controlar la preferencia planta-hongo (Anderson, 1988; Horan y Chilvers, 1990).

En sistemas naturales, evaluando ADN, se ha demostrado especificidad de hospedero y la influencia sobre las comunidades de plantas en la producción de esporas (Eom, *et al.,* 2000, Husband, 2002; Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002). Sin embargo, también se ha encontrado que una reducción artificial de la colonización, incrementa la diversidad de plantas (Wilson y Hartnett, 1997; Hartnett y Wilson, 1999). Lo anterior puede explicarse por la variación en dependencia de la micorrización entre especies de plantas (Kernaghan, 2005).

La preferencia del hospedero por los HFMA, se ha venido evaluando con base en la respuesta de la planta a la inoculación y a los beneficios de la simbiosis en acumulación de biomasa, concentración de nutrientes y producción de fruto. Adicionalmente, algunos investigadores consideran importante incluir información sobre los porcentajes de colonización, el número de esporas propagadas y el crecimiento de HFMA (Kubota y Hyamkumachi, 2004). Sanders y Fitter (1992) reportan que la producción de esporas presenta diferentes respuestas dependiendo del hospedero, mientras que Abbot y Robson (1991) mencionan la baja relación entre el número de esporas y la formación de micorrizas. Por otra parte, el conocimiento de las comunidades presentes en la raíz durante la simbiosis puede ayudar al entendimiento de la compatibilidad funcional o preferencia de la planta por algunos HFMA, así como de la participación de algunos HFMA en los beneficios que se expresan en la planta.

El conocimiento de las comunidades de HFMA presentes en raíces, ha tenido un fuerte impulso gracias al desarrollo de las técnicas moleculares, las cuales han sido utilizadas y recomendadas en los últimos años, es así como un gran número de investigaciones relacionadas con el análisis de las comunidades e identificación de HFMA en raíces de plantas, han empleado la amplificación de diversos fragmentos de ADNr a nivel de SSU, LSU e ITS, mediante la reacción en cadena de la Polimerasa (PCR) anidada, con cebadores específicos para la identificación a nivel de especie o género (Redecker, *et al.,* 1998, 2003; Helgason, *et al.,* 1999; Daniell, *et al.,* 2001; Schwarzott and

Schüßler, 2001; Schwarzott, *et al.,* 2001; Husband, *et al.,* 2002; Calvante, *etal.,* 2004; Ferrol, *etal.,* 2004; Calvante, *et al.,* 2004; Reedeker, 2000,2008, Velandia, 2006; Santos-González, *et al.* 2007; Mandyam y Jumpponen, 2008; Wilde, *et al.,* 2009; Young, 2012; Stover, *et al.,* 2012).

Algunos investigadores que han empleado estas técnicas para identificación de HFMA han reconocido algunos de sus limitantes y consideran que deben complementarse con estudios morfológicos (Krüger, *et al.,* 2009, 2012; Dumbrell, *et al*., 2011; Mommer, *et al.,* 2011). Shi, *etal.,* (2012) en su investigación sobre la comparación de la cuantificación de la abundancia relativa de HFMA en raíces por métodos morfológicos y moleculares, ponen de manifiesto las debilidades que cada método presenta; ellos consideran, por ejemplo, que con el análisis de ADNr (que incluye PCR anidada, clonación y RFLP a nivel de género) no encontraron coincidencia entre la abundancia relativa obtenida por métodos moleculares y las lecturas morfológicas de colonización. Si bien el uso de estas herramientas permite la identificación de géneros o especies de HFMA (Schechter y Bruns, 2008), la cuantificación es más difícil de obtener (Shi, *et al.,* 2012).

Los principales problemas están asociados al tamaño de la muestra (30 cm) el cual no siempre es suficiente, debido a las diferencias en los porcentajes de colonización de la raíz (Gamper, *et al*., 2008) y a las dificultades en la extracción de ADN (Robinson-Boyer, *et al.,* 2009), debido a las interferencias con algunos compuestos presentes en la raíz y a las diferencias en la eficiencia de la amplificación y clonación de las diferentes especies de HFMA (Jansa, *et al*., 2003b; Sanders, 2004). Estas dificultades también se presentan en el método de PCR en tiempo real, donde solamente se puede evaluar simultáneamente un número bajo de especies (Edwards, *et al*., 1997; Alkan, *et al*., 2004; Isayenkov, *et al.,* 2004).

La técnica de pirosecuenciación masiva en paralelo, se ha empleado recientemente para evaluar la abundancia relativa de HFMA, sin necesidad de clonación (Opik, *et al.,* 2009; Verbruggen, *et al.,* 2010), con lo cual se ha observado sobreestimación de la cuantificación de la diversidad, por los errores en la secuenciación y en el análisis bioinformático (Dumbrell, *et al.,* 2011, Opik, *et al.,* 2009), así como sobreexpresión de los HFMA con mayor número de núcleos en sus esporas (Bago, *et al.,* 1998, 1999). Por su parte, los análisis con microscopía también presentan debilidades, debidos al tamaño de muestra, a la intensidad y calidad de tinción y posibles subjetividades en

:

identificación de hifas y otras estructuras en la raíz (Abbott, 1982; Merryweather y Fitter, 1991, Gazey, *et al.,* 1992; Abott y Gazey, 1994; Brundrett, *et al.,* 1996; Jansa, *et al*., 2008). Robinson-Boyer, *et al.,* (2009), Courtney, *et al., (*2012) y Gorzelak, *etal.,* (2012) consideran pertinente realizar análisis moleculares y morfológicos simultáneamente con el fin de complementar la información obtenida a nivel de suelo, hifas o raíz.

Por otra parte se han encontrado dificultades para identificar taxas poco abundantes en las comunidades, con el empleo de métodos moleculares, los cuales han sido reportados por Gamper *et al.,* (2009); Courtney *et al*., (2012); Shi *et al.,* (2012); Feng and Zhang, (2013); Wetzel *et al.,* (2014). Wetzel *et al.,* (2014), mencionan que la identificación morfológica de especies permite mayor diferenciación de taxas en comunidades y permite detectar cambios en composición y diversidad de HFMA, asociados a cambios ambientales, con mayor nivel de resolución que los métodos moleculares.

Los métodos moleculares empleados en la presente investigación así como los métodos indirectos a partir del uso de plantas trampa, cuyo único inóculo son las raíces colonizadas, permiten tener un acercamiento a la identificación, aunque no a la cuantificación, de los HFMA en la raíz.

En el capítulo anterior, se pudo evidenciar la existencia de un amplio rango de respuestas funcionales de la uchuva al ser inoculada con comunidades locales o ensambladas artificialmente, observándose mayores beneficios al ser inoculadas con las comunidades G1, G4, C3 y A2; con *G. macrocarpum y Racocetra* sp. solas o en mezcla, y con la línea 1 de *Rhizophagus irregularis* sola o en mezcla. Lo anterior no solo permite afirmar que existe diversidad funcional, sino que la uchuva muestra compatibilidad funcional y una posible preferencia por algunas especies o líneas presentes en comunidades ensambladas artificialmente, de acuerdo con las respuestas presentadas en los ensayos biológicos. Aunque la respuesta de la planta es un indicador fundamental de la simbiosis, en el presente capítulo se tratará de establecer, la presencia de especies o líneas de HFMA en las raíces de la planta mediante el análisis de las comunidades presentes en la raíz.

3.2 Metodología

La metodología empleada se basó en la determinación de las comunidades presentes en las raíces de uchuva de los ensayos analizados en el anterior capítulo, con el fin determinar a nivel de comunidades locales, comunidades ensambladas artificialmente con base en especies y en líneas de *R. irregularis* la presencia de especies en la raíz como un posible indicador de compatibilidad funcional de la uchuva hacia especies o líneas de HFMA, expresada a través de la colonización. Se consideraron dos métodos para la determinación de las comunidades de HFMA en raíces: en primer lugar el aislamiento e identificación de especies a partir de raíces por métodos moleculares; y en segundo lugar el aislamiento e identificación de especies a partir de esporas obtenidas de la esporulación de raíces empleadas como inóculo en cultivos trampa empleando uchuva como hospedero, y su posterior identificación mediante taxonómica convencional.

3.2.1 Análisis molecular de raíces colonizadas

Las actividades se llevaron a cabo en los laboratorios del Centro de Biotecnología y Bioindustria (CBB), de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica), localizado en el Km 14 vía Mosquera, Cundinamarca. El montaje de los ensayos se realizó bajo condiciones de invernadero (ver capítulo 2). Los procesos de extracción de ADN de HFMA a partir de raíces se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, y los procedimientos del análisis molecular en el laboratorio de Microbiología Molecular.

Se escogieron las raíces de uchuva provenientes de los ensayos experimentales realizados bajo condiciones de invernadero, las raíces fueron almacenadas a -80^{o}C maceradas en nitrógeno líquido con ayuda de un mortero estéril, hasta conseguir una muestra de 0,1g. Posteriormente se siguieron las instrucciones del kit DNeasy Plant Mini de Quiagen®, con la única modificación de una doble elución con 50 µl de buffer de elución cada una.

Cuantificación de ADN y determinación de la integridad del ADN: Las concentraciones de ADN extraído de HFMA a partir de las raíces de uchuva, se cuantificaron por espectrofotometría a 260 nm (Biorad - Nanodrop®) y se determinó la calidad por la relación de absorbancia a 260 y 280 nm, y posteriormente se realizó la amplificación del ADN con una Reacción de cadena de polimerasa

:

(Polymerase Chain Reaction – PCR) convencional, utilizando cebadores universales para hongos y cebadores específicos para cada género de micorrizas.

PCR: Para determinar la especie de los HFMA bajo estudio y con el fin de mejorar la eficiencia de la amplificación mediante el incremento de la cantidad de ADN, se utilizó la técnica molecular reacción en cadena de la polimerasa anidada (NESTED-PCR), utilizando para la primera PCR los cebadores universales para hongos NS5 e ITS4 reportados por Redecker, *et al.,* (1997) y posteriormente se empleó una combinación de cebadores específicos reportados por Redecker, (2000) y Velandia, (2006) (Tabla 3.1.1). En el caso de las líneas intra-específicas se emplearon cebadores específicos para las líneas de *R. irregularis.*

Tabla 3.1.1. Lista de cebadores para PCR de HFMA.

Nombre del cebador	Secuencia del cebador	T (°C)
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	52.1
NS5	AACTTAAAGGAATTGACGGAAG	50.9
ITS1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGATA	57.0
GLOM 5.8R	TCCGTTGTTGAAAGTGATC	50.2
GIGA 5.8R	ACTGACCCTCAAGACKGTG	56.0
ACAU1660	TGA GAC TCT CGG ATC GG	58.5
ARCH1311	TGC TAA ATA GCC AGG CTG Y	53.8
LECT1670	GAT CGG CGA TCG GTG AGT	63.0
AML1	ATC AAC TTT CGA TGG TAG GAT AGA	50.0
AML2	GAA CCC AAA CAC TTT GGT TTC C	50.0
28G1	CATGGAGGGTGAGAATCCCG	55.0
28G2	CCATTACGTCAACATCCTTAACG	55.0
Bg62F	CGT CAG TAA ACT TGA TGT GAT AAA AAT GA	53.0
Bg62R	GCC ACT TTG GAC ACA TAG AAC TAG C	53.0
Bg32F	CAA CCA TTG GCT TCA GAA ACA G	53.0
Bg32R	TTG ATT GTT TCA GCA ACA AGT TTG	53.0

Condiciones de la PCR: Las reacciones de amplificación se realizaron en un volumen final de 25µL, con las siguientes condiciones: solución Tampón 1x (20mM de Tris-HCL, pH 8.4 y 50mM de KCl), 1 mM $MgCl_2$, 0.2 mM dNTP`s, 0.02mg/mL albúmina sérica bovina 2X (BSA), 4U *Taq* Polimerasa (Bioline®), 0.1 µM de cada cebador y agua grado molecular para PCR con el fin de ajustar la

reacción a un volumen final de 25µL. Para la región del ADN ribosomal (ADNr), las reacciones de PCR se dividieron en 2 pasos: el primero con los cebadores universales (NS5/ITS4) fueron las siguientes: 5 minutos iniciales de desnaturalización a 94°C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45 segundos, hibridación a 51°C durante 1 minuto, extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 10 minutos. El segundo paso fue una PCR anidada utilizando combinaciones de cebadores específicos para Glomales. Para las primeras parejas se utilizaron los cebadores reversos GLOM 5.8R y GIGA 5.8R en combinación con ITSF1, tomando como plantilla el producto de amplificación de la primera PCR (Paso 1) diluido 1:100. Las condiciones de amplificación fueron las siguientes: 5 minutos iniciales de desnaturalización a 94°C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45 segundos, hibridación a 51°C durante 1 minuto para (ITS1F/GLOM 5.8R) y 53°C durante 1 minuto para (ITS1F/GIGA 5.8R), extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 10 minutos. Para las segundas parejas se utilizaron los cebadores específicos ARCH1311, ACAU1660 y LETC1670 combinado con el iniciador reverso ITS4, tomando como plantilla el producto de amplificación de la primera PCR diluido 1:100. Las condiciones de amplificación fueron las siguientes: 3 minutos iniciales de desnaturalización a 95°C, seguido de 30 ciclos de desnaturalización a 95°C durante 1 minuto y 30 segundos, hibridación a 53.8°C, para ARCH1311, 58.5°C para ACAU1660 y 63°C para LETC1670 durante 1 minuto, extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 8 minutos. Las reacciones se corrieron utilizando un termociclador PTC-100 MJ Research® (Global Medical Instrumentation, Inc., Minnesota EU).

Por otra parte, el programa utilizado con los cebadores AML1/AML2 fue el siguiente: 3 minutos iniciales de desnaturalización a 94°C, seguido de 30 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 1 minuto, hibridación a 50°C durante 1 minuto, extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 10 minutos.

Finalmente, el programa usado para los cebadores 28G1/28G2 fue el siguiente: 3 minutos iniciales de desnaturalización a 94°C, seguido de 40 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45 segundos, hibridación a 55°C durante 1 minuto, extensión a 72°C durante 1 minuto y una última extensión a 72°C durante 7 minutos.

:

El programa utilizado con los cebadores específicos para *R. irregularis* Bg32 y Bg62 fue el siguiente: 3 minutos iniciales de desnaturalización a 94°C, seguido de 30 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos, hibridación a 51°C y 53°C, respectivamente, durante 30 segundos, extensión a 72°C durante 45 segundos y una última extensión a 72°C durante 7 minutos.

Electroforesis de los productos de la PCR: Los productos de PCR fueron visualizados por electroforesis en geles de agarosa al 0.8% p/v en buffer TAE 1X (40mM Tris-acetato, 1mM y EDTA a pH 8.0), a 100 voltios en buffer de corrida TAE 1X, teñidos con bromuro de etidio, en una cámara de electroforesis BIO-RAD (wide mini-sub® CellGT®). Se sembraron 8µL/25µL de reacción y para determinar los tamaños del fragmento de los productos de amplificación fue utilizado un marcador de peso molecular de ADN Hyperlydder IV de 200 líneas (Bioline® Catalogo No. BIO-33039), visualizados, analizados y registrados en el documentador de geles Syngene® con luz UV bajo el programa Quantity One® (Gel Doc XR).

Secuenciación de productos de la PCR: Se escogieron productos de PCR con los cuales se observaron amplificaciones, y se realizaron cuatro PCR con un volumen final de 50µl, posteriormente se mezclaron los productos y se concentraron con un "speedback" por 15 minutos, hasta obtener un volumen de 50µl aproximadamente. Posteriormente, se corrió un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio, en el cual se colocó 1µl del producto concentrado. Las muestras se enviaron a Corpogen para la secuenciación. Posteriormente, se realizó una limpieza de la secuencia con el programa MEGA 5.1 y el análisis se realizó mediante la herramienta BLAST.

Con el fin de diferenciar las líneas de *R. irregularis*, se corrieron los productos de la PCR en geles de acrilamida, que permitieron la identificación de cada una de las bandas o la presencia de más bandas, en el caso de mezclas.

3.2.2 Identificación de especies usando raíces colonizadas como inóculo.

Con el fin de evaluar en forma indirecta las comunidades de HFMA presentes en las raíces de uchuva, se estableció un ensayo con 15 plantas (5 plantas por repetición) en donde el inóculo empleado consistió en 3g de raíces finamente picadas, provenientes de plantas inoculadas con las comunidades y especies muestreadas en los ensayos de invernadero (capítulo2). Se utilizó como sustrato arena cuarcítica, estéril (1 hora durante 3 días consecutivos a 120°C) y los nutrientes se aplicaron empleando solución nutritiva de Hoagland y el manejo se hizo de acuerdo a la metodología presentada en el capítulo 2. Después de seis meses se cosechó la prueba y se midió porcentaje de colonización, número de espora y se identificaron los géneros y especies presentes en cada tratamiento, empleando la taxonomía a partir de la morfología de esporas (E. Sieverding, Comunicación personal; Sanders, 2003, Oehl, *et al.,* 2003; Schalamuk y Cabello, 2010).

3.2.3 Análisis estadístico

Se realizaron análisis de regresiones simples y múltiples para determinar relaciones entre variables, empleando el Programa SAS, versión 10.

3.3 Resultados

3.3.1 Evaluación de la presencia de HFMA en raíces de uchuva inoculadas con comunidades locales de HFMA

- **Análisis molecular de raíces colonizadas por comunidades de HFMA**

Las especies identificadas en raíces colonizadas se compararon con resultados obtenidos por Redecker (2000) y Velandia (2006) y con las bases de datos de las muestras secuenciadas. Los resultados del análisis molecular de raíces de uchuva colonizadas con comunidades locales de HFMA, de acuerdo a un gradiente altitudinal se pueden observar en la Figura 3.1.1.

En las comunidades asociadas a uchuva identificadas por el método molecular, se identificaron entre 1 y 3 especies de HFMA simultáneamente, de un total de 8 especies identificadas en raíces.

:

Las comunidades locales en que solamente se identificó una especie fueron M, G3, A1 y A2 con el género *Glomus y* G2 Y Z2 con el género *Funneliformis*; mientras que en las comunidades que se identificaron dos especies fueron Z1, G1, C1, C2 y C3, en todos los casos se identificaron especies de géneros diferentes.

Finalmente, las comunidades que presentaron tres especies fueron A y G4, en donde G4 (*G. intraradices, F. mosseae y A. gerdemannii)* y A (*G. intraradices, G. caledonium* y *Cetraspora pellucida*). En todas los aislamientos la de mayor frecuencia fue *G. sinuosum* y *F. geosporum* y la de menor frecuencia fue *G. proliferum* la Tabla 3.1.2.

Tabla 3.1.2 Distribución de especies de HFMA identificadas por métodos moleculares en comunidades locales de HFMA

Comunidad	A	M	Z1	Z2	G1	G2	G3	G4	C1	C2	C3	A1	A2	Total	Frecuencias
Especie															
G. intraradices	XX							XX		XX				3	23,1
G.sinuosum		XX					XX		XX		XX			4	30,8
G. caledonium					XX							XX	XX	3	23,1
G. proliferus	XX													1	7,7
F. mosseae								XX		XX				2	15,4
F. geosporus			XX	XX		XX			XX					4	30,8
A. gerdemannii					XX			XX			XX			3	23,1
C. pellucida	XX		XX											2	15,4
Géneros	2	1	2	1	2	1	1	3	2	2	2	1	1		
Especies	3	1	2	2	2	1	1	3	2	2	2	1	1		
Abundancia R. Gér	50,0	25,0	50,0	25,0	50,0	25,0	25,0	75,0	50,0	50,0	50,0	25,0	25,0		
Abundancia R. Esp	37,5	12,5	25	25	25	12,5	12,5	37,5	25	25	25	12,5	12,5		

Albán (A); Mosquera (M); Zipacón (Z1,Z2); Granada (G1,G2,G3,G4); Cómbita (C1,C2,C3); Arcabuco (A1,A2)

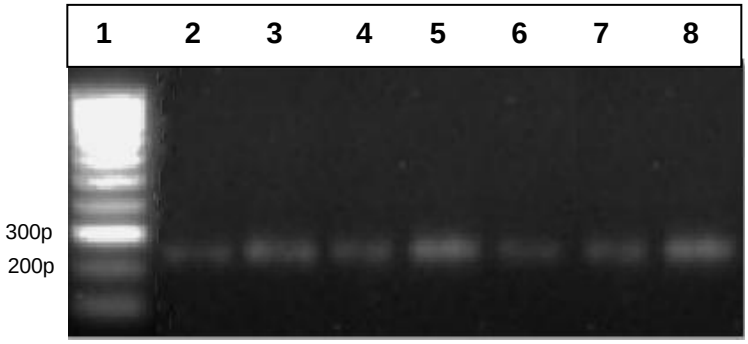


Figura 3.1.1. Amplificación obtenida a partir de la técnica molecular PCR anidada (NESTED-PCR), utilizando los cebadores (ITS1F/GLOM 5.8R) y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. Carriles (1) Marcador peso molecular; (2) Albán; (3): Cómbita 1; (4) Granada 2; (5) Arcabuco 1; (6): Combita 3; (7) Arcabuco 2 (8) Mosquera.

- **Identificación de especies usando de raíces colonizadas con comunidades locales como inóculo.**

Cuando se empleó el método de identificación taxonómica a partir de esporas de raíces inoculadas en cada una de las comunidades locales, el número de especies detectadas fue mayor, posiblemente porque a través de este método se recuperaron esporas durante un período de 4-6 meses, mientras que con el análisis molecular se identificó en ADN de un momento específico (Tabla 3.1.3).

Los resultados indican que entre 1 y 7 especies fueron identificadas en las comunidades por el método taxonómico. Solamente dos comunidades presentaron una especie, *Intraspora sp (*M) y *Kuklospora colombiana* (A1), estas especies no habían sido detectadas mediante el método molecular. Las comunidades que presentaron dos especies asociadas a sus raíces fueron con dos especies de *Glomus* (A) y con *Glomus y Pacispora* (C1); Las comunidades que presentaron tres especies fueron A, Z2, G3, C2 y C3; cuatro especies en Z1, G1; y finalmente con 7 especies G4.

Adicionalmente, al comparar el número de especies identificadas en suelo (capitulo 1) y en raíz se encontró una relación directa con un R^2= 0,58, donde G4 presentó la mayor diversidad de especies en ambas, suelo y en raíz (Figura 3.1.2.). *G. macrocarpum* fue la especie considerada generalista (capítulo 1), con mayor frecuencia de aislamiento de esporas en suelo, pero en raíz solo se detectó en tres comunidades, Z2, G1 y G4. Además esta especie se identificó en las comunidades que presentaron mayores respuestas en las variables agronómicas y de cosecha.

Racocetra tropicana se identificó en G4 y C3, comunidades que también permitieron alta respuesta de la uchuva. *Glomus proliferus*, se encontró en A, G2; *Intraspora* sp en A, M y ZIP, comunidades que produjeron baja respuesta.

G. macrocarpum que había sido identificado en todas las muestras de suelo, solamente se identificó en raíces de plantas inoculadas con G1, G4 y C2, sin embargo *Glomus*, fue el género con mayor número de especies (7) identificadas en raíces, seguido por *Acaulospora* spp (4), manteniendo la tendencia de dominancia de este género encontrada en suelos.

:

Tabla 3.1.3 Distribución de especies de HFMA identificadas por métodos morfológicos en comunidades locales de HFMA

Comunidad	A	M	Z1	Z2	G1	G2	G3	G4	C1	C2	C3	A1	A2	Total	Frecuencias
Especie															
G. macrocarpum				XX	XX			XX						3	23,1
G. brohutii	XX					XX			XX					3	23,1
G. intraradices			XX					XX					XX	3	23,1
G. agregatum											XX			1	7,7
G. proliferus	XX					XX								2	15,4
F. mosseae								XX		XX			XX	3	23,1
F. geosporus			XX											1	7,7
C. claroideum							XX							1	7,7
C. etunicatum							XX							1	7,7
E.infrequens					XX									1	7,7
A. longula								XX						1	7,7
A. morrowiae				XX						XX				2	15,4
A. denticulata							XX							1	7,7
K. colombiana												XX		1	7,7
Pacispora sp			XX	XX					XX					3	23,1
S. nodosa					XX			XX						2	15,4
R. tropicana								XX			XX			2	15,4
Intraspora sp	XX	XX	XX											3	23,1
A. troppei					XX						XX			3	23,1
Ambispora sp													XX	1	7,7
P. laccatum										XX				1	7,7
Géneros	2	1	4	3	4	2	2	5	2	3	3	1	3		
Especies	3	1	4	3	4	2	3	7	2	3	3	1	3		
Abundancia R. Géneros	15	7,7	31	23	31	15	15	38	15	23	23	7,7	23		
Abundancia R. Especies	14	4,8	19	14	19	9,5	14	33	9,5	14	14	4,8	14		

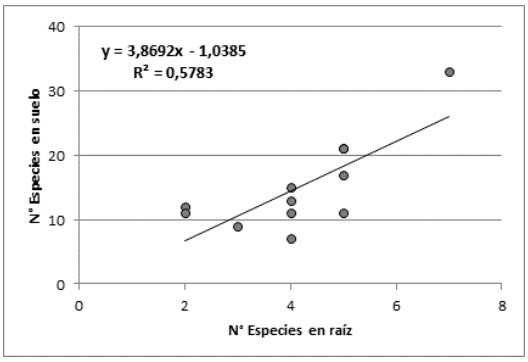


Figura 3.1.2 Relación entre número de especies identificadas en suelo y en raíz.

3.3.2 Evaluación de presencia de HFMA en plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies.

En el caso de las comunidades ensambladas con base en especies, se utilizaron dos estrategias para evaluar las especies que colonizaron las raíces de uchuva. Una fue el análisis molecular de raíces y otra la identificación taxonómica de esporas obtenidas empleando como inóculo raíces colonizadas en el ensayo biológico. En el caso del análisis molecular se pudieron identificar las especies que estaban en el momento del análisis de ADN, donde se pueden observar las bandas obtenidas con un cebador específico para *Glomus* con diferentes intensidades de bandas que dependen de la cantidad de ADN correspondiente a la especie (Figura 3.1.3.). Los resultados experimentales permitieron corroborar la presencia de especies en las raíces, es así como en el carril 4 se observa la banda obtenida para raíces inoculadas con *G. proliferus* y en el carril 6 de *G. macrocarpum*, con una alta intensidad de banda y en los carriles 7 y 8. Además se observan las bandas de las mezclas E3+4 y E1+2+3+4, tal como se resume en la Tabla 3.1.4. para los 89 y 173 ddt.

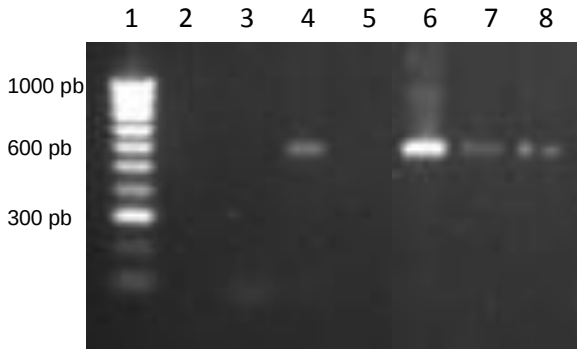


Figura 3.1.3. Amplificación obtenida a partir de los cebadores (28G1/28G2) y visualizado en gel de agarosa al 0.8%. Carriles (1): Marcador de peso; (2): E5; (3) E6; (4) E1; (5) E3; (6) E4: (7) E6: (8) E7 a los 89 ddt.

Los resultados obtenidos con el análisis molecular fueron similares a los encontrados por la identificación taxonómica de esporas correspondiente a cada uno de los tratamientos. En la Tabla 3.1.5, se ilustran el número de esporas identificadas por especie en los cinco muestreos realizados de cada tratamiento (30, 50, 89 131 y 173 ddt), que hace referencia a las comunidades ensambladas en mezclas.

:

Tabla 3.1.4. Presencia de especies en las raíces de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en especies, detectadas por métodos moleculares.

ddt	Tratamiento	E1	E2	E3	E4
89	E1	x			
	E2		x		
	E3			x	
	E4				x
	E5	xx	x		
	E6			x	xxx
	E7	x		x	xxx
173	E1	x			
	E2		x		
	E3			x	
	E4				x
	E5	xx	x		
	E6			xx	xx
	E7	xxx		x	x

En el caso de la mezcla de *Glomus proliferus + Intraspo*ra (E5), se observó predominancia de esporas de *G. proliferus* en todos los muestreos, de igual forma, en la mezcla de *Racocetra + G. macrocarpum* (E6), se observó predominancia de *Glomus macrocarpum* en todos los muestreos sobre *Racocetra.* En el caso de la mezcla de todas las especies (E7), se observa predominancia de esporas de *G. macrocarpum* y de *Racocetra* sp. hasta cerca de los 89 días, pero posterior a esta fecha, la predominancia pasa a ser de *G. proliferus*, seguido por *G. macrocarpum*. Estos resultados demuestran la gran capacidad del género *Glomus* de colonización y esporulación en condiciones de mezclas (E5, E6 y E7).

Tabla 3.1.5. Identificación de especies de HFMA colonizando raíces de uchuva, mediante el método indirecto de identificación de esporas, bajo diversos tratamientos de inoculación con comunidades ensambladas con base en especies.

ddt	Tratamiento	Número de espora pór especie de HFMA			
		G.proliferus	*Intraspora sp*	*R.tropicana*	*G.macrocarpum*
30	E5	8	6		
	E6			7	10
	E7	2	2	7	4
50	E5	20	12		
	E6			15	21
	E7	2	3	8	17
89	E5	20	9		
	E6			20	34
	E7	10	5	9	13
131	E5	60	27		
	E6			40	64
	E7	37	10	11	25
173	E5	60	21		
	E6			45	63
	E7	50	11	15	28

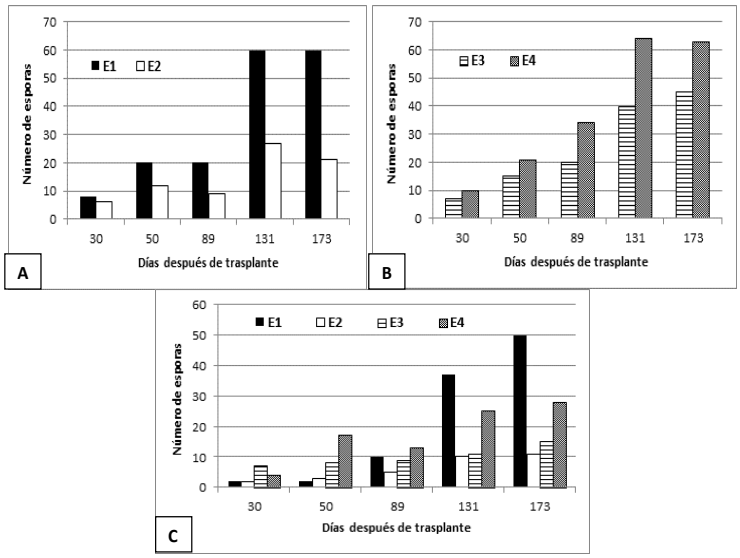


Figura 3.1.4. Esporulación de especies de HFMA, bajo condiciones de mezclas de inoculación de plantas de uchuva con mezcla de especies (A) mezcla de *G. proliferus+ Intraspora* sp. (E5) (B) Mezcla de *Racocetra + G. macrocarpum* (E6) (C) Mezcla de *G. proliferus+ Intraspora + Racocetra sp. + G. macrocarpum* (E7).

Al analizar conjuntamente los resultados del análisis molecular y los encontrados mediante la identificación taxonómica de esporas, se puede ver la predominancia de *Glomus* en las mezclas simples y múltiples. Cuando se mezclan las cuatro especies, se observa como hay una predominancia inicial de *G. macrocarpum*, pero luego cambia la situación cambia a *G. proliferum* en las raíces y en las esporas, situación que se observó en el capítulo 2, donde inicialmente la planta muestra beneficios en términos de acumulación de materia seca, pero que luego se reducen dicho beneficios.

Por tanto, se evidencia una compatibilidad funcional de *P. peruviana* con el género *Glomus*, al ser dominante en la colonización de raíces, a partir de comunidades con mezclas de dos o más especies. Es interesante observar cómo se presentaron momentos diferentes en la colonización de raíces, mediante la sustitución de especies predominantes, tal como ocurrió en con las especies de *Glomus* entre *G. proliferum* y *G. macrocarpum*, debido posiblemente a la competencia entre las especies que componen una mezclas, pero que a su vez no permite evidenciar preferencia de uchuva por especies de HFMA.

:

3.3.3 Evaluación de presencia de HFMA por plantas de uchuva inoculadas con comunidades ensambladas con base en líneas de *R. irregularis*

Para la evaluación de presencia de HFMA en raíces se realizaron análisis moleculares utilizando los cebadores específicos para líneas, cuyas características son las siguientes de acuerdo con (Croll, *etal.,* 2008).

- Línea 1= D1, Genotipo VIII pesos moleculares: Bg32 262bp y Bg62 303bp.
- Línea 2= C2 Genotipo XV pesos moleculares con los dos cebadores Bg32 243bp y Bg62 305bp
- Línea 3 = C3 Genotipo XVII pesos moleculares Bg32 272 bp y Bg62 293bp

En la Figura 3.1.5 se pueden observar tratamientos que involucraron a la línea 1, con una banda de 262 pares de bases, mientras que en la Figura 3.1.6, se puede observar la presencia en una misma raíz la presencia de una, dos o tres líneas dependiendo del tratamiento evaluado y de la colonización de la planta, con las bandas correspondientes a cada línea.

En la figura 3.1.7, se puede ver otro ejemplo de amplificación, pero empleando en este caso el cebador Bg62, mostrando unas bandas bastante claras, de dos o tres líneas encontradas en la raíz de uchuva.

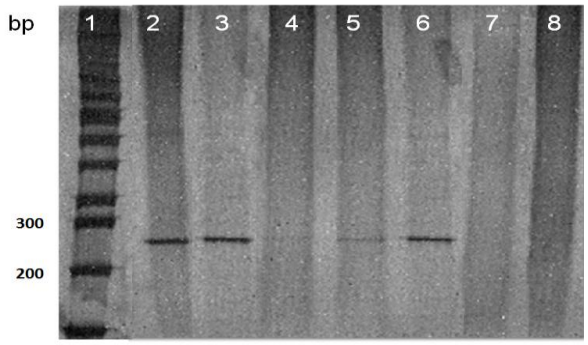


Figura 3.1.5 Amplificación de ADN de Líneas intra-específicas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg32. Carril: (1) Marcador de Peso Molecular; Carril (2) R1; (3) R1+2 (4) R2+3; (5) R1+3 (6) R1+2+3 (7) R3 (8) T_{50}. Muestreo 2. (R1=262bp; R2=243bp; R3=272 bp; Croll *et al.,* 2008)

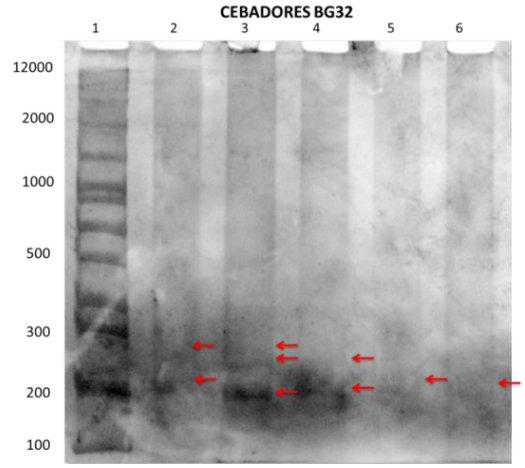


Figura 3.1.6. Amplificación de ADN de comunidades ensambladas a partir de Líneas intra-específicas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg32. Carril: (1) Marcador de Peso Molecular; Carril (2) R1+2+3; (3) R1+2+3 (4) R1+2; (5) R1+2 (6) R2+3 Muestreo 4. (R1=262bp; R2=243bp; R3=272 bp; Croll *et al.,* 2008).

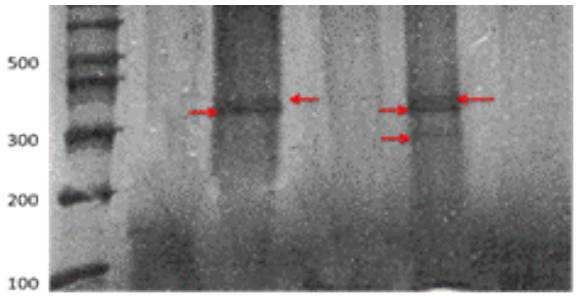


Figura 3.1.7. Amplificación de ADN de comunidades de raíz ensambladas a partir de Líneas intra-específicas de *R. irregularis* empleando el cebador Bg62. Carril: (1) Marcador de Peso Molecular; (2) R2; (3) R1+2+3; (4) R2; (5) R1+2+3; (6) T_{50}. (R1= 303 bp; R2= 305; R3= 293 bp (Croll *etal.,* 2008).

En la tabla 3.1.6, se puede ver un resumen de las respuestas obtenidas al realizar el análisis molecular de las raíces de uchuva, inoculada con líneas de *R. irregularis*. Los tratamientos inoculados con una línea individual se destacaron por presentar una banda intensa (XXX), excepto R1 y R2, mientras que en el primer muestreo mostraron bandas de intensidad intermedia (XX).

En los tratamientos con mezclas R1+2 y R1+3, se observó predominio de R1 en todas las épocas de análisis, encontrándose que para los 50 ddt, solamente se pudo identificar R1 en las raíces

:

(Figura 3.1.6). En el caso de la mezcla R2+3, se observó la presencia de R2 y R3 en las raíces, en todos los muestreos, aunque en menor intensidad (X) a los 50 ddt.

Para la mezcla múltiple R1+2+3, se observó predominancia de R1 en los dos primeros muestreos, con presencia de R2 y R3 con baja intensidad. A los 173 ddt, se observaron bandas de similar intensidad para R1 y R3 (XX) y de menor intensidad para R2 (X).

Tabla 3.1.6. Resumen de Amplificaciones de ADN de raíces inoculadas con líneas de *R. irregularis*. Cebadores Bg 32 y Bg 62

	Muestreo 2			Muestreo 4			Muestreo 6		
	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3
R1	XXX			XXX			XXX		
R2		XX			XXX			XXX	
R3			XX			XXX			XXX
R1+2	XXX			XX	X		XX	X	
	XXX			XXX			XX	X	
R1+3	X			X		X	X		X
	XX			X		X	X		X
R2+3		X	X		XX	XX		XX	XX
			X		XX	XX		XX	XX
R1+2+3	XXX		X	XXX	X	XX	XX	X	XX
	XXX	X		XXX		XX	XX	X	XX
T	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)

3.4 Discusión

En el capítulo anterior se determinó la compatibilidad funcional en el establecimiento de la simbiosis desde la perspectiva de los efectos obtenidos por la planta, donde se encontraron diferencias en los beneficios de *P. peruviana* entre comunidades locales y ensambladas con base en especies y líneas de *R. irregularis*. Estos resultados, permitieron sugerir una posible preferencia de hospedero por algunas especies o líneas, con base en la respuesta del hospedero, sin embargo, al analizar las comunidades de raíz, no fue posible evidenciar la existencia de unas relaciones de preferencia de la planta de uchuva por algunos hongos FMA. El análisis del establecimiento de la simbiosis considerando un hospedero, en este caso *P. peruviana*, frente a un número relativamente alto de especies de HFMA, también permite plantearse la pregunta de

la existencia o no de preferencia del hospedero frente a los potenciales hongos como posibles simbiontes, o si las relaciones que se presentan, en el caso de uchuva, solamente se pueden considerar como de compatibilidad funcional.

Aunque no se conocían las especies de HFMA que colonizan las raíces de uchuva, siendo este uno de los pilares para entender las relaciones de compatibilidad funcional en el establecimiento de la simbiosis, en la presente investigación se pudo evidenciar la gran capacidad de la uchuva para establecer relaciones simbióticas multiespecie y multilínea, es decir de la presencia de más de una especie o línea de HFMA que en forma simultánea coloniza la raíz de uchuva.

La presencia de múltiples especies en forma simultánea colonizando raíces se evidenció en raíces de *P. peruviana* inoculadas con comunidades locales y con comunidades ensambladas con base en especies de HFMA y en líneas de *R. irregularis*. Resultados similares han sido reportados en diversas especies vegetales, tanto en forestales, como en gramíneas y leguminosas (Allen, *et al.,* 1995; Helgason, *et al.,* 1998; 2002; Horton y Bruns, 1998; Vandenkoornhuyse, *et al.,* 2002; Helgason y Fitter, 2009) que permiten corroborar la hipótesis de la existencia de relaciones mutualistas multiespecie en la asociación con HFMA y *P. peruviana*.

Esta simbiosis presenta dimensiones espacio - temporales complejas (Helgason y Fitter, 2009). La identificación de tres especies de HFMA colonizando simultáneamente la raíz de plantas de uchuva, y hasta siete especies de hongos presentes en la raíz durante un período de siete meses de evaluación, en forma no necesariamente simultánea, fue observada en los estudios de comunidades locales, mientas que para comunidades ensambladas con base en especies y líneas se observó que las tres especies o líneas evaluadas, podían presentase simultáneamente en la raíz.

Esta interacción múltiple en raíces de uchuva, está de acuerdo con lo reportado sobre la presencia de múltiples especies de HFMA colonizando la raíz y se podría considerar, que bajo condiciones naturales (sin la inoculación de HFMA), tanto en ecosistemas como en agroecosistemas, la simbiosis presenta colonización múltiple, como lo reportan Daft, (1983); Merryweather y Fitter, (1998); Jansa, *et al*., (2003b); Vandenkoornhuyse, *et al*., (2003); Santos

:

González, *et al.*, (2007); Mummey, *etal.,* (2009) y Veresoglou y Halley (2012). Singh, *et al.,* (2008), estimaron en un centímetro de raíz la presencia de 6.88 a 9.29 unidades taxonómicas operativas (OTUs) y Öpik, *etal.*, (2009) encontraron en 20 cm de raíz de especies forestales cerca de 29 OTUs, en pastos 11 OTUs y en *P. lanceolata* 9 OTUs y si bien los OTUS no representan a una especie taxonómica, sino que corresponden a una jerarquización arbitraria de una secuencia o grupo de secuencias, la información obtenida en las investigaciones mencionadas, permite ver la característica de la simbiosis de HFMA de establecer aociación con múltiples hongos. Evaluaciones realizadas por Veresoglou y Halley (2012) determinaron que el punto de equilibrio de especies de HFMA que la planta puede mantener en su raíz está en 7 especies, reportándose bajo estas condiciones diversidad funcional y beneficios expresados en términos de transferencia de nutrientes, protección a patógenos, toma de agua y acumulación de biomasa (Verbruggen and Kiers, 2010). Sin embargo, al establecer la planta simbiosis con un alto número de especies, puede garantizar la asociación con especies cooperativas, así como correr el riesgo de establecer la simbiosis con especies no cooperativas, o asociaciones con ambas.

El hecho de encontrar evidencias de relaciones complejas por la presencia de múltiples especies en la simbiosis en una misma raíz de plantas uchuva, no descarta necesariamente la existencia de algún tipo de selección o posible preferencia del hospedero por algunas especies de HFMA. Es así como de las 46 especies identificadas en las muestras y aisladas de la rizósfera de uchuva en los Andes colombianos, solo se identificaron 21 especies activas en la asociación simbiótica y de éstas solamente tres especies de HFMA fueron detectadas en forma simultánea colonizando una misma raíz. Adicionalmente, se presentó correlación directa entre las comunidades presentes en el suelo y las comunidades establecidas en la raíz en simbiosis, en donde suelos con mayor número de especies potenciales, generan mayor número de especies en comunidades en la raíz, similares resultados fueron reportados por Oehl *et al.*, (2010). Esta información permite sugerir que la planta funciona como un filtro de las especies potenciales presentes en el suelo y aquellas con las que se establecen asociaciones simbióticas, aunque la relación de especies puede variar en el tiempo. Es importante considerar que el acceso de las especies potenciales a la raíz es limitado por la planta, como ha sido reportado por Reeves, (1985); Sylvia, (1992); Castillo, *et al.* , (2006) y Gozelak, etal., (2012), siendo esta una forma en que la planta puede controlar a los HFMA poco cooperativos.

Johnson, *et al.,* (1997) y Klironomos, (2003), mencionan que aunque existan múltiples especies de HFMA en una raíz, la funcionalidad de la simbiosis depende tanto del hongo, como del hospedero, por lo tanto la composición de las comunidades de HFMA que pueden colonizar una planta en un momento dado es de gran importancia.

La presencia de especies del género *Glomus* en todas las raíces de plantas inoculadas con comunidades locales, con excepción de Z1, permite evidenciar la compatibilidad de la uchuva con especies de este género, el cual puede considerarse como un género "generalista" tanto a nivel de comunidades de suelo como de raíz, reflejando su alta tolerancia a condiciones edáficas y altitudinales variables, factor de alta importancia en la simbiosis con uchuva, que como se mencionó anteriormente es considerada como un cultivo "nómada", por su alta movilidad en una amplia franja altitudinal de los Andes colombianos, en la cual se encuentra adaptada en forma silvestre. Esta caracterísitica del género *Glomus* hace que sea el género más abundante en el planeta, con amplia distribución en suelos con diversas características, ya que sus hábitos y estrategias de producción de esporas y crecimiento de hifas le permiten tener una alta competitividad, como se mencionó en el capítulo 1.

La existencia de preferencia de la uchuva por especies de HFMA no pudo ser comprobada a nivel de especies, ya que aunque se observaron beneficios en la planta al ser inoculada con *Racocetra* sp y *Glomus macrocarpum*, individualmente o en mezclas, como se señaló en el capítulo anterior, al analizar la composición de las comunidades en la raíz, se encontró la presencia de estas especies y adicionalmente la presencia de *G. proliferus*, con el cual no se observaron beneficios cuando se inoculó en forma individual, mostrando que la simbiosis múltiple, puede facilitar la presencia simultánea de hongos cooperativos y no cooperativos. Sin embargo, no es posible concluir si *G. proliferus* esté favoreciendo otros aspectos relacionados con la planta de uchuva, o si el hongo actúa en forma oportunista tomando el carbono fijado por la planta, estimulado por la presencia de los hongos cooperativos. En el caso de las mezclas con dos especies cooperativas, se puede plantear la posibilidad de la existencia de funcionalidad complementaria entre especies, sugerida por Koide, (2000) en la cual las especies presentes en la raíz aportan simultáneamente al beneficio de la planta.

:

Un aspecto de interés fue observado en este estudio con la mezcla de cuatro especies dos de ellas cooperativas y dos no, en donde las especies cooperativas colonizaron las raíces en etapas tempranas, pero posteriormente fueron las especies poco cooperativas las que colonizaron mayoritariamente las raíces, con efectos negativos en el desarrollo de la planta. Lo anterior permite sugerir, que si bien existe compatibilidad funcional de la planta por especies de HFMA, también las interacciones al interior de las comunidades son fundamentales debido a aspectos relacionados con la competencia entre HFMA que pueden tener una importante influencia en el desarrollo de la simbiosis.

El efecto de la colonización múltiple de HFMA en diversas especies vegetales es un tema que ha sido poco explorado, aunque Koide, *et al.,* (2000) y Smith, *et al.*, (2000), plantean que, en ecosistemas, pueden existir relaciones de funcionalidad complementaria, cuando al estar presentes dos o más especies en una raíz, los beneficios en la planta son superiores a los observados cuando solo hay una especie de HFMA, debido a diferentes hábitos de crecimiento que permiten que cada una de las especies del HFMA tome los nutrientes de diferentes zonas del suelo, sin competir entre ellas. Algunos autores han observado la predominancia de una especie al estar inoculada en forma individual o en mezcla (Daft y Hogarth, 1983; Edathil, *et al*., 1996, van der Heijden, *et al.,* 1998a, b, 2003; Jansa, *et al.,* 2008), como ocurrió con *G. macrocarpum, Racocetra* sp. y con la Línea 1 de *Rhizophagus irregularis*. Por otra parte, si bien el beneficio de la mezcla de HFMA frente al comportamiento individual de los mismos ocurrió con *G. proliferus* e *Intraspora sp.*, en donde se observó que la mezcla superó, en algunas variables como área foliar (50 y 173 ddt) y peso fresco de raíz (173 ddt) a las especies individuales como mencionan Johnson, *et al*., (2004). Con relación a la absorción de P, Jansa, *et al.*, (2008), pudieron observar complementariedad funcional al inocular mezclas *de G. intraradices y G. claroideum*, después de la octava semana de la inoculación, en donde la concentración de P foliar fue mayor con la mezcla de HFMA que con la inoculación individual, sin observarse dominancia de ninguna de las dos especies en las raíz. En el presente estudio se observaron complementariedades en la inoculación con mezclas de especies con relación a la absorción y concentración de Cu y Zn en follaje, lo cual está de acuerdo con Hart y Forsythe (2012) sobre especificidades funcionales de los HFMA con respecto a la absorción de micronutrientes.

Una vez identificada la compatibilidad funcional de la uchuva con alguna especie del género *Glomus*, se analizó si al interior de una especie, *Rhizophagus irregularis* (antes *Glomus intraradices)*, también se presentaba compatibilidad funcional de la uchuva por alguna de las líneas evaluadas, lo cual se evidenció por R1, debido a la capacidad de acumulación de materia seca por las plantas inoculadas con esta línea individualmente y en mezclas. Con las líneas 2 y 3 de *Rhizophagus irregularis*, se observó complementariedad funcional, en donde la mezcla (R2+3) superó a las líneas individuales como en el caso de concentración de N y de Mg, como mencionan Johnson, *et al*., (2004). Situación similar a la observada por Jansa, *etal.,* (2008) con relación al P, se observó con la mezcla R1+3 con relación al P, aunque los incrementos fueron muy pequeños.

Adicionalmente, se observaron dinámicas de colonización en el tiempo con variaciones en la composición de las comunidades de raíz y de la predominancia de especies o líneas intra-específicas lo cual está de acuerdo con reportes de Bever y Morton (1999); Feldmann (1998) y Feldmann, *et al*., (1998), Sanders y Croll, (2009); Ehinger, *et al,* (2009). Esto es consecuencia de la respuesta de la simbiosis a diversas condiciones de clima, como se pudo observar en el capítulo 1, en donde las comunidades de HFMA presentaron diferente composición en época seca y en época húmeda, así como en diversas altitudes o tipos de suelo, que pueden marcar dinámicas de colonización diferentes para las épocas y las localidades correpondientes al transecto evaluado, que se reflejan en las comunidades presentes en la raíz.

Las variaciones espacial y temporal de las comunidades de HFMA de suelo y raíz de uchuva, permiten sugerir la existencia de tolerancia de la simbiosis para adaptarse a las condiciones cambiantes en aspectos edafoclimáticos. Esta situación es de gran importancia en ecosistemas y agroecosistemas del trópico y especialmente del trópico andino, en donde la diversidad de suelos y de clima está asociada a gradientes altitudinales.

Por otra parte, la característica de simbiosis múltiple, también debería llevar a ampliar el concepto de preferencia. ¿Sí la simbiosis planta-HFMA es de carácter múltiple, la preferencia del hospedero por hongos FMA también lo es?. Por tanto, es importante comprender mejor la función de cada uno de los HFMA presentes en la raíz, pues algunos de ellos pueden estar

:

asociados a los beneficios que recibe la planta, mientras otros tan sólo utilizan la asociación simbiótica como fuente del carbono que exporta la planta hacia la raíces.

Aunque el conocimiento de la composición de las comunidades de HFMA de la raíz, permite un mayor entendimiento de la simbiosis, el problema de cual es o cuales son los HFMA involucrados en los beneficios directos observados en la planta está aún sin resolverse, debido a la complejidad de la simbiosis múltiple.

A la fecha, para nuestro conocimiento en los sistemas simbióticos planta en asocio con tres o más especies o líneas de HFMA, no se han encontrado relaciones entre colonización o abundancia de cada hongo FMA en raíces con la acumulación de materia seca, concentración de nutrientes u otros beneficios en la planta; por tanto la información de abundancia de uno u otro HFMA determinada por cualquiera de los métodos desarrollados hasta la fecha, es solamente de carácter informativo, pero no permite definir el papel funcional del hongo FMA evaluado.

Es necesario determinar si HFMA precoces en cuanto a colonización y esporulación, o si especies con mayor capacidad de colonización (porcentajes de colonización), son más cooperativos en la simbiosis. Para ello se requiere establecer metodologías que permitan evaluar para una simbiosis múltiple, el aporte individual de cada uno de los HFMA presentes en una comunidad de raíz y a partir de ese conocimiento establecer indicadores que permitan evaluar en forma confiable y objetiva el papel de la diversidad de comunidades de HFMA de la raíz, en los beneficios de la simbiosis, bajo condiciones naturales.

3.5 Conclusiones

1- Se evidenció el carácter de simbiosis múltiple en la asociación uchuva - HFMA con presencia simultánea de hasta 3 especies de HFMA colonizando una raíz de uchuva y hasta 7 especies que pueden asociarse con la raíz en un período de 7 meses de evaluación.

2- Las variaciones espacio-temporal de esta simbiosis múltiple refleja la tolerancia de la asociación para adaptarse a las diversas condiciones edafoclimáticas presentes en el trópico andino, del cual la uchuva es originaria.

3- La compatibilidad funcional de especies o líneas por *P. peruviana* que producen beneficios a la planta, permite determinar especies candidatas para procesos de producción de biofertilizantes para la uchuva.

4- La identificación de especies "generalistas" en las comunidades de raíces de uchuva, como en el caso de especies de *Glomus*, permite considerar a este género, como un candidato para la elaboración de un biofertilizante con una alta probabilidad de ofrecer beneficios a la uchuva bajo diversas condiciones edafoclimáticas en el trópico andino.

5- A nivel de líneas intraespecíficas se pudo observar predominancia de la Línea 1 (R1), estableciéndose una relación compatibilidad funcional por parte del hospedero con relación a esta línea, bajo cualquier modalidad de inoculación, individual, mezcla simples o mezcla múltiple. Dado que la línea 1 fue aislada en suelos de Suiza, se puede concluir que cuenta con una muy alta capacidad de colonización de especies vegetales de diverso origen.

6- La colonización multiespecie o multilínea de las raíces de uchuva, no permite diferenciar el aporte individual de las diversas especies o líneas inoculadas simultáneamente en la planta, en los beneficios de la simbiosis. Por lo tanto, en simbiosis multiespecie, la abundancia de una especie/línea no puede ser utilizada como indicador funcional o de prederencia en la simbiosis, hasta tanto se pueda diferenciar el aporte individual de cada especie.

:

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

- Se realizó la primera descripción e identificación de las comunidades de HFMA presentes en suelos de los Andes colombianos, y del efecto que ejercen las condiciones edáficas en la abundancia y composición de comunidades de HFMA asociados a cultivos de uchuva *Physalis peruviana*, con lo cual se pudo evidenciar la alta diversidad espacial y temporal de HFMA presentes en el transecto altitudinal evaluado. Estos resultados permitieron determinar una activa asociación de uchuva con HFMA en forma natural, mostrando el carácter micotrófico de la uchuva, observándose una simbiosis multi- especie o multi- línea, favorecida por procesos de compatibilidad funcional de la uchuva con especies de los géneros *Glomus y Racocetra* y de la línea 1 de *Rhizophagus irregularis.*

- Se encontró evidencia de una alta diversidad de HFMA , en un gradiente altitudinal entre 1500 a 3000 metros para los Andes colombiano, expresado en términos de abundancia, riqueza y composición de las comunidades de hongos, donde en época húmeda (150 a 350 mm mes^{-1}) se identificaron 31 especies y se alcanzaron los mayores niveles de colonización; mientras en época seca (< 20 mm mes^{-1}) se identificaron 46 especies y se registraron los mayores números de esporas por 10 g de suelo. Por otra parte, las variaciones espaciales estuvieron estrechamente relacionadas con los cambios edáficos y altitudinales. Adicionalmente, se determinó una correlación positiva entre la diversidad de comunidades edáficas con la diversidad de comunidades de HFMA presentes en la raíz de plantas de uchuva.

- Aunque los Andes colombianos no son considerados como los ecosistemas con mayor biodiversidad en el país, y dado que la investigación se realizó en cultivos agrícolas, donde se ha reportado una reducción de la diversidad de HFMA, sorprende haber encontrado mayor número de especies que en ecosistemas tradicionalmente representativos de alta biodiversidad como el bosque húmedo tropical. Esta alta diversidad de HFMA asociados a uchuva, puede explicarse a la posible co-evolución de los hongos y la uchuva, más aun siendo la uchuva originaria de esta franja altitudinal de los Andes, y que aunque se siembra

comercialmente, es una especie en proceso de domesticación. Esta alta diversidad permite sugerir que la adaptación de la planta a las diversas condiciones de suelo y clima, en algunas zonas con restricciones nutricionales se debe a su alta capacidad de establecer asociación con comunidades de HFMA.

- Los índices de diversidad de HFMA permitieron detectar a *Glomus* como el género dominante y de carácter "Generalista" por su alta presencia en las comunidades del suelo y de la raíz de uchuva, siendo *Glomus macrocarpum* la especie que con mayor frecuencia de aislamiento se registró en los suelos andinos, evidenciándose la alta tolerancia del género *Glomus* a diversas condiciones de suelo y clima, característica muy favorable para el establecimiento de la simbiosis en ambientes tan variados como los encontrados en la franja altitudinal en la cual se encuentran los cultivos de uchuva.

- Las condiciones edafoclimáticas ejercen un efecto modulador de la abundancia y composición de las comunidades de HFMA del suelo. Dentro de las características químicas que mostraron efectos sobre la abundancia y composición de las comunidades se destacan el pH y los contenidos de Al, MO, P, elementos menores (B, Zn, Cu, Fe), y en menor magnitud los contenidos de Na, Mn, S y bases intercambiables.

- En cuanto a las variables físicas de suelos, la resistencia a la penetración y la clase textural fueron elementos claves en la composición y abundancia de especies en las comunidades de HFMA, lo cual, para nuestro conocimiento, no había sido reportado previamente, encontrándose que la profundidad a la cual se determina la compactación expresada como resistencia a la penetración, presenta un efecto que permite identificar patrones específicos para los diversos órdenes de HFMA; lo anterior está asociado con la clase textural predominante, observándose para época húmeda una relación de la diversidad con los contenidos de arena, debido tanto al favorecimiento de un mayor drenaje en este tipo de suelo, como por la menor susceptibilidad a la compactación, con la reducción de los efectos directos de la compactación sobre el hospedero y por ende sobre la simbiosis.

:

- Con base en el conocimiento acerca de las interacciones de diversidad con las condiciones edáficas, se establecieron patrones de comportamiento de los diversos órdenes de HFMA, lo que contribuye en la identificación de los factores que favorecen la presencia de hongos y de las prácticas de manejo cultural que pueden reducir o incrementar la presencia de uno a más ordenes de HFMA en el suelo.

- La diversidad taxonómica de HFMA identificada en suelos a lo largo del gradiente altitudinal, se constituye en la oferta base potencial para el establecimiento de la simbiosis con *P. peruviana*, la cual se reflejó en una alta diversidad funcional observada a nivel de comunidades locales, situación que corrobora la existencia de la relación entre diversidad y función de HFMA, condicionada por procesos de compatibilidad funcional del hospedero por HFMA. Esta diversidad presente en suelos, mostró correlación positiva con las comunidades presentes en la raíz.

- Esta amplia diversidad funcional de las comunidades locales, se observó también a nivel de comunidades ensambladas artificialmente, evidenciándose una amplia variación de respuestas de la planta al ser inoculada con especies de HFMA y con líneas de *Rhizophagus irregularis*, lo cual permitió determinar la compatibilidad funcional de la uchuva por especies y líneas de hongos, al ser inoculadas tanto en forma individual como en mezcla, obteniéndose beneficios en la planta bajo condiciones de simbiosis con hongos cooperativos.

- La identificación de comunidades en la raíz permitió determinar la capacidad de la uchuva para el establecimiento de la simbiosis con múltiples especies o líneas de HFMA. Las comunidades de HFMA de la raíz mostraron variaciones en su distribución espacial y temporal, condición que demuestra la alta complejidad de las asociaciones simbióticas, así como la alta capacidad de la misma para tolerar condiciones cambiantes del ambiente. Esta característica es de gran importancia para las especies de plantas como la uchuva, adaptada a una amplia franja altitudinal de los Andes que está naturalmente relacionada con variaciones edafoclimáticas. Esta información debe servir como base para la definición de especies o líneas candidatas, para producción de biofertilizantes involucrados en prácticas de manejo

agronómico que favorezcan la presencia de hongos FMA cooperativos, que puedan ser utilizados en agro ecosistemas con diversas condiciones edáficas y climáticas.

- Los beneficios de la simbiosis permitieron incrementos, con respecto al T_{50}% en peso seco aéreo superiores al 50% en etapas iniciales de crecimiento con las comunidades C3, A2, G4 y G1, En área foliar se alcanzaron incrementos de 68% al inicio de producción con G4; que se reflejaron en incrementos en producción entre el 10 y 13% en G4, asociados con incrementos en contenidos de N. En el caso de comunidades ensambladas con base en especies, se observaron incrementos en peso seco aéreo y área foliar con especies cooperativas de los géneros *Racocetra* (de 193%, 101%) y *Glomus* (101 y 106%) especies con las mayores tasas de fotosíntesis y transpiración e incrementos en concentración de N y P, así como con la línea de *Rhizophagus irregularis* R1 con la cual se lograron incrementos superiores al 100% peso seco aéreo, volumen de raíz y peso fresco de raíz, asociada con tasas de fotosíntesis y concentración de N y bases intercambiables. Las mezclas que incluían a estas especies o a la línea 1 mostraron valores superiores a los obtenidos con especies o líneas poco cooperativas. Igualmente fue posible observar complementariedad funcional con las especies y líneas poco cooperativas, siendo mejor la inoculación con la mezcla de especies o líneas.

- La asociación simbiótica uchuva-HFMA con inoculación de comunidades locales o ensambladas artificialmente presenta un alto potencial para el manejo sostenible del cultivo en diversas condiciones edáficas y climáticas ya que se logran incrementos en crecimiento, desarrollo y producción del cultivo, con mejoras nutricionales del mismo, con el empleo de cantidades reducidas de fertilizantes (50%) convirtiéndose en una opción económica y ecológica para los productores de uchuva, que deben ser competitivos a nivel nacional e internacional y cumplir con los requerimientos de calidad e inocuidad de los mercados nacionales e internacionales.

- La especie *Glomus macrocarpum* puede ser considerada como una de las especies candidatas para los programas de producción de biofertilizantes, debido a su alta tolerancia a variaciones edafoclimáticas temporales y espaciales, al ser una especie cooperativa, con alta compatibilidad funcional por parte de la uchuva, cuando es inoculada como comunidades

:

locales o bajo sistemas ensamblados artificialmente, en forma individual o en mezcla. Un biofertilizante que cuente con esta especie "Generalista" en comunidades de suelo y de raíz, tendrá una alta probabilidad de establecer una asociación cooperativa bajo diversas condiciones edafoclimáticas de interés en agro ecosistemas.

- Bajo las condiciones de la presente investigación no se evidenciaron procesos de preferencia de la uchuva por HFMA.

4.2 Recomendaciones

1- Con base en el conocimiento de las comunidades de HFMA generado en esta investigación y con el propósito de conocer la preferencia de HFMA por diversos hospederos, se recomienda realizar análisis de los HFMA presentes en la raíz de las especies vegetales que comparten los nichos agroecológicos con la uchuva.

2- A partir de la información base de comunidades de HFMA en suelo y raíz, se sugiere realizar análisis del efecto de las prácticas agronómicas, como fertilización, labranza y rotación de cultivos sobre la composición y estructura de las comunidades de HFMA, en los Andes colombianos.

3- Determinar el comportamiento de especies identificadas en la presente investigación como "generalistas" bajo diversas condiciones ambientales, con el fin de comprobar su respuesta funcional bajo condiciones de campo.

4- Evaluar el comportamiento de las especies de HFMA "Especialistas" con relación a las características edáficas que promueven o restringen su presencia y abundancia, para establecer su papel en el mejoramiento de la tolerancia a factores de estrés de plantas de uchuva.

5- Realizar investigaciones orientadas a evaluar, en una simbiosis múltiple, el aporte individual de diversas especies o líneas de HFMA, y las interacciones de sinergismo o antagonismo, en los

beneficios de la simbiosis obtenidos por la planta, con el fin de generar indicadores de función y compatibilidad funcional de fácil medición.

6- El conocimiento básico de la abundancia y composición de especies en las comunidades de HFMA en los Andes, debe orientar el manejo agronómico del cultivo para favorecer el establecimiento de la simbiosis con el uso de prácticas culturales adecuadas, así como los programas de producción y uso de Biofertilizantes de acuerdo con las condiciones edafoclimáticas y culturales en que se establezcan los cultivos. La diversidad de HFMA identificada ofrece un amplio abanico de opciones de simbiosis a la planta que debe ser traducido en los productos biofertilizantes que presenten una combinación balanceada de especies generalistas y especialistas para afrontar las condiciones adversas bióticas y abióticas en que se desarrolla el cultivo.

:

Anexo 1: Caracterización de la diversidad de HFMA

ANEXO 1.
TABLAS ANEXO 1.1

TABLA 1.1.1 CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS SUELOS MUESTREADOS EN ÉPOCA HÚMEDA, EN ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA DE CUNDINAMARCA Y BOYACÁ.

Localidad	pH	M.O.	P	S	Al +H	Sat Al	Al	CICE	C.E.	Fe	Cu	Mn	Zn	B
		%	mg/kg		cmol/kg	%	cmol(+)/kg		dS/m	mg/kg				
Z1	5,90	16,00	24,30	25,20	0,13	0,00	0,00	16,30	1,02	76,00	2,30	4,30	5,80	0,01
Z2	6,00	17,80	13, 8	19,20	0,10	0,00	0,00	12,59	0,83	109,00	4,10	4,10	6,00	0,06
G1	5,90	16,60	32,60	14,20	0,17	0,00	0,00	11,13	0,63	108,00	14,60	24,00	0,19	0,19
G2	5,50	22,50	54,00	27,20	0,18	0,00	0,00	14,22	1,31	72,00	9,10	13,10	21,50	0,22
G3	5,50	14,70	12,00	9,00	0,30	0,00	0,00	9,10	0,81	146,00	6,40	23,10	18,00	0,58
G4	5,40	8,30	5,00	6,00	0,10	0,00	0,00	4,50	0,51	49,00	6,20	4,90	7,10	0,20
M1	5,60	6,10	35,00	24,10	0,19	0,00	0,00	11,73	0,71	283,00	4,00	16,40	24,40	0,03
A1	6,00	12,80	3,60	5,90	0,10	0,00	0,00	15,66	0,28	13,00	0,80	2,00	3,20	0,24
C1	4,90	7,10	32,70	13.2	1,89	20,00	1,45	7,18	0,16	550,00	3,50	2,70	2,10	0,03
C2	5,00	8,60	62,40	15,70	1,34	13,00	0,86	6,61	0,19	667,00	4,20	3,90	3,40	0,03
C3	5,20	10,70	15,80	16,40	0,64	3,00	0,31	10,55	0,22	872,00	5,10	8,30	4,50	0,04
Ar1	5,60	8,30	9,40	6,40	1,13	37,00	1,00	2,68	0,07	182,00	1,00	0,50	0,50	0,12
Ar2	5,00	9,40	19,60	12,90	1,43	29,00	1,18	4,13	0,29	317,00	2,00	13,40	1,70	0,09

TABLA 1.1.2 CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS SUELOS MUESTREADOS EN ÉPOCA HÚMEDA, EN ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA DE CUNDINAMARCA Y BOYACÁ. BASES INTERCAMBIABLES.

Localidad	Ca	Mg	K	Na	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K	(Ca + Mg)/K	S-Ca	S-Mg	S-K	S-Na
	cmol(+)/kg				3 - 5	12 - 18	4 - 6	12 - 20	%			
Z1	11,42	2,71	1,73	0,14	4,20	6,60	1,60	8,20	70,80	16,80	10,70	0,80
Z2	7,49	2,65	2,25	0,10	2,80	3,30	1,20	4,50	59,50	21,10	17,80	0,80
G1	8,09	1,54	1,25	0,08	5,20	6,50	1,20	7,70	72,70	13,90	11,20	0,70
G2	10,52	2,10	1,31	0,11	5,00	8,10	1,60	9,70	74,00	14,80	9,20	0,80
G3	6,60	1,00	0,99	0,27	6,60	6,66	1,01	7,67	72,52	10,98	10,87	2,97
G4	2,80	0,90	0,51	0,20	3,11	5,40	1,76	7,25	62,22	20,00	11,33	4,40
M1	8,17	2,37	0,26	0,74	3,40	31,10	9,00	40,20	69,60	20,20	2,20	6,30
A1	11,38	3,58	0,50	0,10	3,20	22,80	7,20	30,00	72,70	22,80	3,20	0,70
C1	2,80	2,16	0,22	0,10	1,30	12,50	9,60	22,10	39,00	30,10	3,10	1,40
C2	4,27	0,62	0,24	0,15	6,90	17,80	2,60	20,40	64,60	9,30	3,60	2,20
C3	7.08	1,60	1,13	0,10	4,40	6,20	1,40	7,70	67,10	15,20	10,70	0,90
Ar1	1,20	0,15	0,15	0,04	7,80	7,80	1,00	8,80	44,70	5,70	5,70	1,60
Ar2	2,08	0,34	0,23	0,06	6,10	9,10	1,50	10,60	50,30	8,20	5,50	1,40

:

TABLA 1.1.3 CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS SUELOS MUESTREADOS EN ÉPOCA SECA, EN ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ

Localidad	pH	M.O.	P	S	Al +H	Sat Al	Al	CICE	C.E.	Fe	Cu	Mn	Zn	B
		%	mg/kg		cmol/kg	%	cmol(+)/kg		dS/m	mg/kg				
Z1	5,10	11,15	49,00	42,20	0,92	11,40	0,61	4,91	0,82	195,00	1,80	15,50	2,70	0,18
Z2	5,10	13,15	39,00	38,20	1,02	14,40	0,71	4,91	0,82	195,00	1,80	15,50	2,70	0,18
G1	5,18	13,63	63,10	39,70	0,91	11,60	0,69	5,94	0,59	280,00	1,80	21,00	4,10	0,18
G2	5,18	14,34	50,40	37,60	0,91	12,10	0,64	5,28	0,71	211,00	2,50	19,90	4,60	0,18
G3	5,15	12,68	30,30	43,80	0,84	11,10	0,56	5,05	0,68	218,00	2,00	20,30	4,20	0,18
G4	5,00	9,34	30,40	37,60	0,91	12,10	0,64	5,28	0,71	211,00	1,50	19,90	2,40	0,18
M1	5,10	14,22	53,00	43,80	0,98	14,20	0,69	4,85	0,76	183,00	2,10	18,60	3,30	0,25
A1	5,14	12,92	70,10	41,00	1,01	12,00	0,66	5,51	0,64	239,00	1,70	16,30	2,50	0,18
C1	5,30	14,40	53,10	39,70	0,80	8,30	0,49	5,96	0,86	1798,00	2,10	17,00	3,80	0,16
C2	5,21	14,60	62,20	41,00	0,89	12,80	0,73	5,69	0,66	174,00	1,60	20,20	2,40	0,18
C3	5,20	14,46	36,80	44,50	0,97	12,40	0,66	5,34	0,69	185,00	1,70	16,90	2,20	0,18
Ar1	5,07	12,80	81,80	59,00	0,92	6,90	0,49	7,19	1,75	174,00	1,60	18,90	2,90	0,18
Ar2	5,11	11,97	68,30	40,00	0,88	11,50	0,61	5,33	0,67	185,00	1,40	15,90	2,40	0,18

TABLA 1.1.4 CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS SUELOS MUESTREADOS EN ÉPOCA HÚMEDA, EN ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ. BASES INTERCAMBIABLES.

Localidad	Ca	Mg	K	Na	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K	(Ca + Mg)/K	S-Ca	S-Mg	S-K	S-Na
	cmol(+)/kg				3 - 5	12 - 18	4 - 6	12 - 20	%			
Z1	**2,95**	**0,92**	**0,23**	**0,46**	**3,00**	**13,00**	**4,00**	**15,00**	**53,00**	**17,35**	**4,16**	**9,30**
Z2	**2,45**	**0,72**	**0,27**	**0,46**	**3,00**	**9,00**	**3,00**	**12,00**	**49,80**	**14,70**	**5,40**	**9,30**
G1	**3,37**	**1,07**	**0,23**	**0,36**	**3,00**	**15,00**	**5,00**	**20,00**	**56,70**	**18,00**	**3,80**	**6,10**
G2	**2,78**	**0,91**	**0,28**	**0,39**	**3,00**	**10,00**	**3,00**	**13,00**	**52,70**	**17,30**	**5,30**	**7,40**
G3	**2,71**	**0,89**	**0,24**	**0,38**	**3,00**	**11,00**	**4,00**	**15,00**	**53,60**	**17,70**	**4,70**	**7,40**
G4	**2,45**	**0,72**	**0,27**	**0,39**	**3,00**	**9,00**	**3,00**	**13,00**	**46,00**	**14,70**	**5,40**	**7,40**
M1	**2,48**	**0,69**	**0,26**	**0,44**	**4,00**	**10,00**	**3,00**	**12,00**	**51,20**	**14,20**	**5,30**	**9,00**
A1	**2,92**	**0,97**	**0,23**	**0,39**	**3,00**	**13,00**	**4,00**	**17,00**	**53,00**	**17,50**	**4,10**	**7,00**
C1	**3,18**	**1,11**	**0,41**	**0,45**	**3,00**	**8,00**	**3,00**	**10,00**	**53,40**	**18,60**	**6,90**	**7,60**
C2	**3,14**	**0,93**	**0,33**	**0,41**	**3,00**	**10,00**	**3,00**	**12,00**	**55,20**	**16,30**	**5,70**	**7,20**
C3	**3,00**	**0,73**	**0,24**	**0,41**	**4,00**	**13,00**	**3,00**	**16,00**	**56,10**	**13,70**	**4,40**	**7,60**
Ar1	**3,67**	**1,33**	**0,79**	**0,49**	**3,00**	**5,00**	**2,00**	**6,00**	**51,00**	**18,40**	**10,90**	**6,80**
Ar2	**2,88**	**0,89**	**0,25**	**0,43**	**3,00**	**12,00**	**4,00**	**15,00**	**54,00**	**16,80**	**4,70**	**8,10**

TABLA 1.1.5 CARACTERÍSTICAS FISCAS DE LOS SUELOS DE ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA DE CUNDINAMARCA Y BOYACÁ. RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN MPA

Localidad	RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN Mpa									D. Aparen DA	D. Real DR
	RP-5	RP-10	RP-15	RP-20	RP-25	RP-30	RP-35	RP-40	RP-45	g/cm³	g/cm³
Z1	0,8	1,4	2,3	2,6	3,0	3,0	2,7	2,9	1,8	0,70	2,33
Z2	1,8	2,7	3,5	3,1	3,6	3,1	3,0	2,8	2,5	0,69	2,27
G1	0,9	1,0	0,9	1,1	1,1	1,0	1,0	1,2	1,5	0,56	2,08
G2	0,5	0,6	0,7	1,1	1,4	1,3	1,0	1,1	0,9	0,58	2,04
G3	0,7	0,8	0,9	1.3	1,5	1,4	1,3	1,2	1.3	0,57	2,06
G4	0,6	0,8	0,9	1,5	1,6	1,4	1,5	1,5	1,7	0,70	2,10
M1	0,6	0,9	1,3	1,9	2,0	1,9	2,1	2,1	1,9	1,17	2,31
A1	0,6	0,7	0,7	0,7	0,5	0,6	0,5	0,7	0,7	0,61	2,25
C1	1,1	1,8	2,2	2,3	3,6	4,0	4,2	3,9	4,8	1,12	2,50
C2	1,6	2,4	3,1	4,3	3,8	4,1	4,5	4,8	4,6	1,01	2,43
C3	1,8	1,8	1,4	1,5	1,7	1,8	1,7	1,8	2,8	1,16	2,45
Ar1	1,1	1,3	1,0	1,0	0,9	2,0	2,5	2,7	2,0	0,69	2,28
Ar2	1,6	1,5	1,1	1,0	1,0	1,5	1,5	1,7	1,7	0,65	2,32

TABLA 1.1.6 CARACTERÍSTICAS FISCAS DE LOS SUELOS EN ZONAS DE PRODUCCIÓN DE UCHUVA DE CUNDINAMARCA Y BOYACÁ.

Localidad	Volcànica	Poros	TEXTURA			RETENCIÓN DE HUMEDAD Bares				
	CVOL	PT	A	L	Ar	RH 01	RH0.3	RH1	RH3	RH15
		%	Arena %	Limo %	Arcilla %	0,1	0,3	1	3	15
Z1	1	69,9	34,0	14,0	52,0	56,8	53,4	47,5	45,1	44,5
Z2	1	69,8	36,0	14,0	50,0	51,3	47,7	44,0	40,3	39,3
G1	1	73,3	36,0	10,0	54,0	57,6	55,1	52,3	50,7	50,1
G2	1	71,5	36,0	10,0	54,0	54,1	50,6	47,8	46,0	45,2
G3	0	72,0	36,0	10,0	54,0	56,1	52,8	50,7	47,3	46,8
G4	0	65,0	31,0	17,0	52,0	50,5	48,3	46,4	44,6	43,4
M1	0	49,6	25,0	22,0	53,0	47,5	47,8	45,9	42,7	42,1
A1	1	72,9	73,2	7,2	19,6	49,9	47,7	45,6	44,9	44,2
C1	0	55,2	44,0	20,0	36,0	29,3	27,7	26,5	25,5	25,0
C2	0	58,2	50,0	24,0	26,0	43,8	41,3	39,2	38,1	37,3
C3	0	52,6	40,0	34,0	26,0	49,0	46,2	44,1	42,8	42,0
Ar1	0	69,7	32,8	21,2	46,6	46,1	44,7	41,3	40,4	39,9
Ar2	0	72,0	32,8	23,2	44,6	44,4	43,2	39,1	38,3	37,7

:

ANEXO 1.2 COLONIZACIÓN E ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE HFMA

TABLA 1.2.1. PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN DE RAÍCES, NÚMERO, RIQUEZA Y ABUNDANCIA RELATIVADE ESPORAS, MORFOTIPOS, G´NEROS Y ESPECIES DE HFMA, ASOCIADOS AL CULTIVO DE LA UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ. ÉPOCA SECA.

MUESTRA	COLONIZACIÓN		ESPORAS				MORFOTIPOS			ESPECIES			GÉNEROS		
			Número		Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia
	%	D. estándar	Número	D. estándar											
Z1	10,00	2,30	702,00	65,00	78,59	9,38	7	1,90	8,5	21,00	5,22	45,7	9,00	2,90	9,0
Z2	3,00	0,80	960,00	250,00	107,51	12,83	6	1,60	7,3	15,00	3,66	32,6	8,00	2,50	8,0
G1	18,00	3,60	496,00	183,00	55,49	6,63	4	1,00	4,9	9,00	2,09	19,6	6,00	1,80	6,0
G2	15,00	4,10	337,00	98,00	37,67	4,50	6	1,60	7,3	19,00	4,70	41,3	8,00	2,50	8,0
G3	2,00	0,90	170,00	65,00	18,95	2,27	4	1,00	4,9	7,00	1,57	15,2	3,00	0,70	3,0
G4	18,00	4,10	1531,00	420,00	171,52	20,46	8	2,30	9,8	33,00	8,36	71,7	15,00	5,00	15,0
M	10,00	3,70	108,00	41,00	12,00	1,44	8	2,30	9,8	12,00	2,87	26,1	7,00	2,20	7,0
A	20,00	2,80	387,00	101,00	43,27	5,17	9	2,60	11,0	21,00	5,22	45,7	11,00	3,60	11,0
C1	2,00	0,60	474,00	145,00	53,03	6,33	7	1,90	8,5	11,00	2,61	23,9	6,00	1,80	6,0
C2	4,00	2,30	1063,00	389,00	119,06	14,21	7	1,90	8,5	17,00	4,18	37,0	9,00	2,90	9,0
C3	3,00	1,05	558,00	180,00	62,44	7,46	3	0,60	3,7	11,00	2,61	23,9	6,00	1,80	6,0
A1	0,40	1,60	245,00	140,00	27,35	3,27	4	1,00	4,9	11,00	2,61	23,9	5,00	1,40	5,0
A2	22,00	4,90	452,00	125,00	50,56	6,04	9	2,60	11,0	13,00	3,13	28,3	7,00	2,20	7,0

TABLA 1.2.2. PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN DE RAÍCES, NÚMERO, RIQUEZA Y ABUNDANCIA RELATIVADE ESPORAS, MORFOTIPOS, G´NEROS Y ESPECIES DE HFMA, ASOCIADOS AL CULTIVO DE LA UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ. ÉPOCA HÚMEDA.

MUESTRA	COLONIZACIÓN		ESPORAS				MORFOTIPOS			ESPECIES			GÉNEROS		
			Número		Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia	Número	Riqueza	Abundancia
	%	D. estándar	Número	D. estándar											
Z1	28,5	4,90	20	4,5	2,95	3,17	5	1,50	7,5	10	2,62	33,3	6	1,90	8,7
Z2	15,7	3,50	35	7,0	5,27	5,55	5	1,50	7,5	7	1,75	23,3	3	0,80	4,3
G1	7,4	2,10	40	11,0	6,05	6,34	3	0,70	4,5	4	0,87	13,3	2	0,40	2,9
G2	68,5	8,40	75	16,9	11,48	11,89	5	1,50	7,5	13	3,49	43,3	7	2,30	10,1
G3	19,0	6,30	58	18,0	8,84	9,19	3	0,70	4,5	4	0,87	13,3	2	0,40	2,9
G4	35,0	8,60	35	11,0	5,27	5,55	6	1,80	9,0	18	4,95	60,0	10	3,50	14,5
M	21,5	7,20	48	9,8	7,29	7,61	7	2,20	10,4	7	1,75	23,3	6	1,90	8,7
A	20,0	5,10	120	38,0	18,46	19,02	8	2,60	11,9	13	3,49	43,3	9	3,10	13,0
C1	31,0	7,10	20	6,8	2,95	3,17	6	1,80	9,0	8	2,04	26,7	3	0,80	4,3
C2	24,0	5,30	30	11,2	4,50	4,75	5	1,50	7,5	10	2,62	33,3	8	2,70	11,6
C3	58,0	15,10	50	17,3	7,60	7,92	3	0,70	4,5	6	1,46	20,0	4	1,20	5,8
A1	45,0	11,20	50	11,8	7,60	7,92	3	0,70	4,5	6	1,46	20,0	3	0,80	4,2
A2	15,0	5,30	50	14,9	7,60	7,92	8	2,60	11,9	9	2,33	30,0	6	1,90	8,7

TABLA 1.2.3. NÚMERO DE ESPECIES DE HFMA EN MUESTRAS DE SUELOS CULTIVADOS CON UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ - ÉPOCA HÚMEDA

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Z1	3	1	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z2	3	0	7	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	7	0	0
G1	15	8	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2	9	4	8	0	0	0	0	4	0	0	7	5	0	0	0	0	0	1	4	0	2	0	0
G3	18	7	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G4	3	1	1	0	0	0	2	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	2	3	0	2	0	0
M	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
A1	10	7	13	0	0	0	0	0	0	0	6	7	5	0	0	0	0	7	0	0	0	0	4
C1	3	2	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0
C2	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0
C3	10	6	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0
A1	5	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	6	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4	7	0	0	0	4

	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Z1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	0	0
Z2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G2	0	6	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	0	0	0	0	0	0	0
G3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G4	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2	0	0	0	0	0
M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	3	0	5	0	0	0	0	0
A1	0	0	0	0	0	0	0	4	6	0	0	0	0	9	11	0	4	0	0	34	0	0	0
C1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	2	0	2	0	0
C3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	8	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	0	7	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

1 *G. macrocarpum*
2 *G. brohutii*
3 *G. intraradices*
4 *G. agregatum*
5 *G. irregulare*
6 *G.sinuosum*
7 *G. microcarpus*
8 *Glomus sp-1*
9 *Glomus sp 2.*
10 *Glomus fasciculatum*
11 *Glomus proliferum*
12 *Funneliformis mosseae*
13 *Funneliformis geosporus*
14 *Funneliformis coronatus*
15 *Funneliformis monosporus*
16 *Simiaglomus hoi*
17 *Septoglomus constricum*
18 *Claroideoglomus claroideum*
19 *Claroideoglomus etunicatum*
20 *Claroideoglomus drummondii*
21 *Claroideoglomus luteum*
22 *Claroideoglomus walkeri*
23 *Diversispora celata*
24 *Diversispora versiformis*
25 *Entrophospora infrequens*
26 *Entrophospora nevadensis*
27 *Acaulospora longula*
28 *Acaulospora morrowiae*
29 *Acaulospora sp1*
30 *Acaulospora sp2*
31 *Acaulospora sp3*
32 *Acaulospora scrobiculata*
33 *Acaulospora rehmii*
34 *Acaulospora spinosa*
35 *Acaulospora denticulata*
36 *Kuklospora colombiana*
37 *Pacispora sp*
38 *Scutellospora sp*
39 *Racocetra tropicana*
40 *Cetraspora pellucida*
41 *Intraspora sp*
42 *Archeospora trappei*
43 *Ambispora sp*
44 *Ambispora appendicula*
45 *Paraglomus occultum*
46 *Paraglomus laccatum*

:

TABLA 1.2.4. NÚMERO DE ESPECIES DE HFMA EN MUESTRAS DE SUELOS CULTIVADOS CON UCHUVA EN CUNDINAMARCA Y BOYACÁ - ÉPOCA SECA

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Z1	7	3	9	0	9	0	5	5	2	2	0	0	15	13	12	0	0	120	100	0	0	0	0
Z2	7	0	110	0	0	0	57	3	0	0	0	100	0	0	0	0	0	115	373	0	10	0	0
G1	170	90	0	0	0	0	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	40	0	0	0	0
G2	32	14	54	0	0	0	0	5	3	2	20	45	0	0	0	0	0	1	9	0	5	84	0
G3	15	10	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	38	0	8	0	0
G4	45	10	15	24	0	0	50	5	5	5	0	100	30	10	7	0	10	216	474	0	33	0	12
M	1	0	1	0	0	0	16	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	17	20	0	1	0	0
A1	20	30	20	0	10	5	5	0	0	0	13	10	0	0	37	2	0	14	77	0	0	0	0
C1	30	21	0	0	0	0	50	0	0	0	0	48	0	0	0	0	0	76	89	30	0	0	0
C2	150	80	70	0	0	6	55	0	13	0	0	12	0	0	0	0	0	100	180	0	100	0	0
C3	66	50	0	30	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	150	70	0	0	0	0
A1	44	30	20	29	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0
A2	40	20	39	0	0	0	50	0	0	0	0	27	0	0	0	0	0	58	48	0	0	0	57

	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Z1	0	1	1	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	68	100	0	184	20	0
Z2	0	7	5	0	57	0	0	21	0	0	0	0	0	30	35	0	0	0	0	0	0	30	0
G1	0	65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	16	0	10	0	0	0	0	0	20
G2	0	5	5	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	5	23	5	0	0	0	0	0	0
G3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G4	8	30	25	10	6	5	0	4	0	0	5	5	0	70	80	50	65	102	0	9	0	6	0
M	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	4	0	4	0	19	0	0	0	0	0
A1	0	0	0	0	0	5	0	0	10	10	0	0	0	13	11	10	10	15	0	60	0	0	0
C1	0	0	0	0	0	0	0	40	10	0	0	0	0	45	35	0	0	0	0	0	0	0	0
C2	0	40	50	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	60	53	0	34	0	0	0	0	0	55
C3	0	50	50	0	0	0	0	0	0	0	15	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A1	0	20	10	0	0	0	0	0	0	0	20	23	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	30	30	10	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0

1 *G. macrocarpum*
2 *G. brohutii*
3 *G. intraradices*
4 *G. agregatum*
5 *G. irregulare*
6 *G.sinuosum*
7 *G. microcarpus*
8 *Glomus sp-1*
9 *Glomus sp 2.*
10 *Glomus fasciculatum*
11 *Glomus proliferum*
12 *Funneliformis mosseae*
13 *Funneliformis geosporus*
14 *Funneliformis coronatus*
15 *Funneliformis monosporus*
16 *Simioglomus hoi*
17 *Septoglomus constricum*
18 *Claroideoglomus claroideum*
19 *Claroideoglomus etunicatum*
20 *Claroideoglomus drummondii*
21 *Claroideoglomus luteum*
22 *Claroideoglomus walkeri*
23 *Diversispora celata*
24 *Diversispora versiformis*
25 *Entrophospora infrequens*
26 *Entrophospora nevadensis*
27 *Acaulospora longula*
28 *Acaulospora morrowiae*
29 *Acaulospora sp1*
30 *Acaulospora sp2*
31 *Acaulospora sp3*
32 *Acaulospora scrobiculata*
33 *Acaulospora rehmii*
34 *Acaulospora spinosa*
35 *Acaulospora denticulata*
36 *Kuklospora colombiana*
37 *Pacispora sp*
38 *Scutellospora sp*
39 *Racocetra tropicana*
40 *Cetraspora pellucida*
41 *Intraspora sp*
42 *Archeospora troppei*
43 *Ambispora sp*
44 *Ambispora appendicula*
45 *Paraglomus occultum*
46 *Paraglomus laccatum*

TABLA 1.2.5. INDICES DE DIVERSIDAD DE ESPECIES EN SUELOS DE UCHUVA DE CUNDINAMARCA Y BOYACÁ

	EPOCA SECA					EPOCA HÚMEDA				
	IDSH	IUN	IUNM	IDOM	FAE	IDSH	IUN	IUNM	IDOM	FAE
Z1	2,206	0,576	0,724	0,150	45,7	2,250	0,066	0,978	0,063	33,3
Z2	2,026	0,529	0,748	0,200	32,6	1,731	0,509	0,890	0,180	23,3
G1	1,951	0,510	0,847	0,186	19,6	1,347	0,396	0,972	0,253	13,3
G2	2,342	0,612	0,795	0,146	41,3	2,389	0,702	0,931	0,094	43,3
G3	1,773	0,463	0,911	0,188	15,2	1,331	0,391	0,960	0,261	13,3
G4	1,123	0,293	0,321	0,136	71,7	2,807	0,825	0,971	0,037	70,0
M	2,068	0,540	0,832	0,140	26,1	1,734	0,510	0,968	0,163	23,3
A	1,537	0,401	0,505	0,092	45,7	2,407	0,708	0,912	0,112	43,3
C1	2,270	0,593	0,947	0,112	23,9	1,804	0,530	0,927	0,133	26,7
C2	2,550	0,666	0,900	0,091	37,0	2,215	0,651	0,962	0,083	33,3
C3	2,167	0,566	0,904	0,138	23,9	1,763	0,518	0,984	0,160	20,0
A1	2,293	0,599	0,956	0,106	23,9	1,549	0,455	0,864	0,250	20,0
A2	2,471	0,645	0,963	0,089	28,3	2,079	0,611	0,946	0,122	30,0

IDSH: ïndices de Diversidad de Shannon; IUN: Índice Uniformidad entre muestras; IUNM: I. Uniformidad dentro de muestras; IDOM: Índice Dominancia de Simpson; FAE Frecuencia de aislameinto de esporas

:

ANEXO 1.3. RELACIÓN ENTRE VARIABLES EDÁFICAS Y COMUNIDADES DE HFMA

TABLA.1.3.1. PARÁMETROS PARA DEFINIR NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA VARIABLES QUÍMICAS Y FÍSICAS

VARIABLES QUÍMICA- E. SECA

	Aut oval or	Diferencia	Proporción	Acumulada
1	945.613.217	395.893.968	0,3502	0,3502
2	549.719.249	226.636.470	0,2036	0,5538
3	323.082.779	0,50218351	0,1197	0,6735
4	272.864.428	0,52489306	0,1011	0,7745
5	220.375.122	0,91044503	0,0816	0,8562
6	129.330.619	0,43592031	0,0479	0,9041
7	0,85738587	0,19359627	0,0318	0,9358
8	0,6637896	0,14608601	0,0246	0,9604
9	0,5177036	0,24909487	0,0192	0,9796
10	0,26860873	0,09151995	0,0099	0,9895
11	0,17708878	0,07151948	0,0066	0,9961
12	0,1055693	0,1055693	0,0039	10.000

VARIABLES QUÍMICA- E. HÚMEDA

	Autovalor	Diferencia	Proporción	Acumulada
1	943.004.236	342.187.305	0,3493	0,3493
2	600.816.931	262.522.719	0,2225	0,5718
3	338.294.212	0,29698958	0,1253	0,6971
4	308.595.254	132.293.452	0,1143	0,8114
5	176.301.802	0,62951596	0,0653	0,8767
6	113.350.206	0,26018791	0,042	0,9187
7	0,87331415	0,2321576	0,0323	0,951
8	0,64115655	0,25606867	0,0237	0,9747
9	0,38508787	0,20931679	0,0143	0,989
10	0,17577108	0,05472716	0,0065	0,9955

VARIABLES FÏSICA- E. HÚMEDA

	Aut oval or	Diferencia	Proporción	Acumulada
1	120.112.001	88.622.255	0,572	0,572
2	31.489.745	10.190.842	0,15	0,7219
3	21.298.903	0,4404226	0,1014	0,8233
4	16.894.677	0,6414528	0,0805	0,9038
5	10.480.150	0,5710173	0,0499	0,9537
6	0,4769977	0,2708159	0,0227	0,9764
7	0,2061817	0,0733653	0,0098	0,9862
8	0,1328164	0,0550714	0,0063	0,9925
9	0,077745	0,0237911	0,0037	0,9963
10	0,0539539	0,0403556	0,0026	0,9988
11	0,0135984	0,0024391	0,0006	0,9995
12	0,0111593	0,0111593	0,0005	10.000

TABLA 1.3.2 COMPONENTES PRINCIPALES – VARIABLES DE QUÍMICA DE SUELOS- ÉPOCA HÚMEDA

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5	PCA6	PCA7	PCA8	PCA9	PCA10	PCA11	PCA12
MSNM	-0,168327	-0,016105	0,330996	0,260165	0,034541	-0,199156	-0,116702	0,306667	0,059263	0,411194	0,108394	0,024444
pH	0,229008	0,007455	-0,266664	-0,061159	0,282589	-0,072637	-0,189716	0,136994	-0,193589	0,176346	0,595154	-0,019098
MO	0,24655	-0,173251	0,013228	0,184840	0,075641	0,325034	0,080532	-0,048051	-0,004759	-0,122263	0,081008	-0,09858
P	0,010195	0,065435	0,396343	0,246101	0,143191	0,205299	0,109691	-0,267633	-0,506847	0,293358	0,06822	0,029066
S	0,141685	0,091368	0,332058	0,295050	0,100341	-0,018594	-0,306765	0,084741	0,067386	-0,248352	-0,106081	-0,092943
Al H	-0,294087	0,00209	0,092449	0,144297	-0,039595	0,22669	0,114395	0,13524	0,054782	0,15628	-0,115316	0,047667
SAl	-0,284153	-0,088425	-0,021006	0,009757	0,192683	0,214145	-0,214117	0,117427	0,154578	-0,219078	0,220263	0,092187
Al	-0,302281	-0,007154	0,043104	0,132912	-0,005219	0,236266	0,006119	0,127259	0,047161	0,045649	-0,136969	0,057746
Ca	0,282514	0,100111	-0,063805	0,183824	0,161088	-0,033734	0,121244	0,015964	0,145006	-0,003569	-0,08834	0,895218
Mg	0,181515	0,255778	-0,199404	0,213583	-0,030044	0,059345	0,044756	0,067412	0,163805	0,032432	0,038821	-0,166149
K	0,257741	-0,157814	0,01023	0,222246	-0,052133	-0,143361	-0,065848	0,217505	0,065996	0,192118	0,080025	-0,101606
Na	0,074921	0,260663	0,258692	-0,284523	0,01781	-0,168933	-0,060322	0,189699	0,025665	0,103336	-0,105427	0,005136
Cl CE	0,262683	0,129614	-0,075418	0,240818	0,112101	-0,01463	0,103597	0,077333	0,182766	0,060783	-0,092889	-0,226878
CE	0,271788	-0,029545	0,174134	0,042716	-0,020779	0,267916	-0,330627	0,021702	0,062993	0,088087	-0,275342	-0,057624
Fe	-0,17475	0,042512	0,220368	0,200917	-0,123787	-0,387959	0,438244	-0,011653	0,319253	-0,087074	0,228132	-0,056195
Cu	0,156526	-0,086498	0,318766	-0,040374	-0,366858	0,155325	0,127952	-0,339631	-0,044548	-0,134903	0,389793	0,097022
Mn	0,154461	-0,076185	0,236397	-0,191836	-0,003278	0,098343	0,294987	0,664875	-0,328188	-0,381252	0,028387	0,022943
Zn	0,184451	0,131963	0,297657	-0,184957	-0,038613	0,19054	-0,139835	-0,070929	0,502887	-0,107761	0,217684	-0,039847
B	0,133693	-0,162221	-0,050987	-0,332508	-0,088627	0,351438	0,332167	0,141637	0,248452	0,450804	-0,081361	-0,024204
CAMG	-0,048789	-0,262649	0,148448	-0,139554	0,474207	-0,003315	0,100582	-0,078782	0,155582	0,198681	0,154575	-0,022823
CAK	-0,006681	0,367172	0,038597	-0,098156	0,274471	0,000324	0,136495	-0,080877	-0,037403	-0,072635	-0,023797	-0,079046
MGK	-0,049527	0,381971	-0,066352	0,030144	-0,104966	0,179752	0,055144	0,156375	-0,008423	0,094657	0,233193	0,002153
CAMGK	-0,019841	0,390166	0,00918	-0,064958	0,172015	0,051972	0,117994	-0,01398	-0,029963	-0,028934	0,054197	-0,058017
SCA	0,292022	0,007276	0,054608	-0,037598	0,137768	-0,20829	0,280704	-0,171782	-0,076517	0,024596	-0,2624	-0,162353
SMG	0,043946	0,279141	-0,160821	0,131867	-0,443933	0,100584	-0,014731	0,063624	-0,118749	0,160215	0,08304	0,028977
SK	0,169409	-0,295037	0,002874	0,000878	-0,268501	-0,242078	-0,087267	0,084542	-0,046509	0,057591	0,037043	0,040479

:

TABLA 1.3.3 COMPONENTES PRINCIPALES – VARIABLES DE QUÍMICA DE SUELOS- ÉPOCA SECA

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5	PCA6	PCA7	PCA8	PCA9	PCA10	PCA11
MSNM	0,086856	-0,094042	0,333333	0,057646	-0,343017	- 0, 253699	0,134584	-0,26519	0,407431	-0,150379	0,277747
pH	0,048759	0,232095	0,402458	-0,090445	-0,155197	- 0, 167004	-0,103981	0,121511	-0,113185	-0,130124	-0,303856
MO	0,020338	0,082016	0,498682	0,12745	0,021803	0, 036198	-0,329606	0,008572	-0,07043	0,062206	-0,222057
P	0,175754	0,106102	-0,021174	0,342214	0,016965	0, 30581	-0,162753	-0,478475	-0,19281	-0,033944	0,227935
S	0,239042	-0,071165	0,028398	0,23301	0,12961	0, 08563	0,340172	0,247196	0,090138	0,556868	-0,202934
AlH	-0,137248	-0,202089	0,012915	0,358603	0,116293	0, 258602	-0,315663	0,22485	0,032152	-0,031769	0,235666
SAl	-0,285635	-0,125317	0,063439	0,034616	0,073532	0, 027131	-0,232643	-0,192706	0,247814	0,190202	0,037441
Al	-0,251527	-0,01053	0,082594	0,277197	0,115987	0, 017915	-0,268273	-0,039918	0,317353	0,150953	-0,304444
Ca	0,234267	0,203804	0,044098	0,257812	-0,07956	- 0, 030354	0,058062	0,088786	0,16419	-0,147346	0,251928
Mg	0,254451	0,238726	-0,039011	0,082726	-0,017978	0, 184552	-0,013239	-0,056439	-0,016689	-0,035903	-0,115131
K	0,302285	-0,115567	-0,016189	0,043775	0,117829	0, 040234	-0,054921	-0,04878	0,063095	-0,047803	0,153311
Na	0,185197	-0,117118	-0,01578	-0,1033	-0,375947	0, 268957	-0,098927	0,247137	0,416319	-0,216402	-0,211321
CICE	0,28693	0,106248	-0,026902	0,171136	0,129299	- 0, 083103	- 0, 09463	0,056768	0,036032	-0,277696	-0,030425
CE	0,295424	-0,121439	-0,013971	0,075074	0,063161	0, 114512	0,104418	0,143847	0,180576	0,181326	0,072469
Fe	-0,124461	0,303548	-0,172275	0,002142	0,198471	0, 213101	-0,070798	0,223289	0,30537	-0,242537	-0,064861
Cu	-0,021238	0,071021	0,341062	-0,357403	0,120475	0, 326814	-0,120047	0,180392	-0,097888	0,099459	0,344967
Mn	0,033847	0,168449	0,062546	-0,126827	0,489218	- 0, 307322	0,090804	-0,200867	0,386691	0,103124	0,083504
Zn	0,031693	0,23303	0,215416	-0,361112	0,181137	0, 235537	0,052385	0,039204	0,157642	0,057893	0,197533
B	-0,070085	-0,184594	0,23527	0,0363	0,278864	0, 358187	0,365793	-0,365185	-0,006467	-0,310223	-0,297193
CAMG	-0,104287	-0,181519	0,310181	0,214988	0,164223	- 0, 001627	0,381088	0,302781	-0,169841	-0,265651	0,045705
CAK	-0,240243	0,217371	-0,019821	0,191617	-0,123321	0, 074006	0,198399	0,086672	0,012041	0,02454	0,2424
MGK	-0,177208	0,2948	-0,123423	0,048998	-0,130507	0, 175598	0,246978	-0,140659	0,156797	-0,034885	-0,170274
CAMGK	-0,247407	0,23957	-0,080049	0,130772	-0,039756	0, 033085	0,13053	0,14298	0,037619	-0,046895	0,11529
SCA	-0,031547	0,275954	0,28641	0,261682	-0,190088	- 0, 082639	0,097453	-0,009204	-0,048461	0,280965	0,05247
SMG	0,186053	0,297489	-0,066942	-0,109268	-0,121002	0, 225496	0,005306	-0,157942	-0,117282	0,190346	-0,133856
SK	0,304664	-0,124189	0,018311	-0,0016	0,112361	- 0, 018477	-0,066664	0,008349	0,059895	0,002912	-0,054317
SNA	0,08686	-0,295701	0,065613	-0,122433	-0,312607	0, 287795	0,132188	-0,122089	0,131854	0,185842	0,055824

TABLA 1.3.4 COMPONENTES PRINCIPALES – VARIABLES DE FÍSICA DE SUELOS

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5	PCA6	PCA7	PCA8	PCA9	PCA10
RP5	0,178258	0,086182	0,007791	0,374588	-0,57012	-0,035745	-0,228261	0,137258	0,112292	-0,034071
RP10	0,226906	0,240154	-0,044588	0,208346	-0,31907	-0,076878	-0,176058	-0,0392	0,095696	-0,252185
RP15	0,210875	0,365653	-0,054674	0,073485	-0,028	-0,129659	-0,119782	-0,32637	-0,112973	-0,174214
RP20	0,205439	0,352246	0,03122	0,064352	0,21315	0,212357	-0,184012	-0,06137	-0,396143	-0,11844
RP25	0,223107	0,314627	0,026404	-0,089402	0,18908	-0,126335	-0,243307	-0,13385	0,033703	0,537848
RP30	0,257321	0,220297	0,004228	-0,123201	0,08413	0,058337	0,217576	0,011982	0,032611	0,311452
RP35	0,263729	0,171157	0,025744	-0,130754	0,07269	0,19097	0,260714	0,065064	0,094029	-0,205234
RP40	0,257795	0,176354	0,017247	-0,082337	0,07263	0,280824	0,427626	0,203903	-0,079233	-0,29582
RP45	0,275525	0,029202	0,016172	-0,016692	0,07607	0,175767	-0,153945	0,484628	0,557579	0,190156
CVOL	-0,131652	0,302153	-0,336807	0,033138	0,08466	-0,664672	0,207655	0,490736	-0,143971	-0,041522
DA	0,205449	-0,17514	0,28116	0,20701	0,32007	-0,294353	-0,069309	0,040034	0,112286	-0,151798
DR	0,23843	-0,129921	-0,074534	0,279222	-0,01096	-0,235119	0,527082	-0,44109	0,344628	0,053507
PT	-0,188893	0,17137	-0,314978	-0,154992	-0,42489	0,226345	0,218538	-0,0293	0,033879	0,17736
A	0,018143	-0,096894	-0,601445	0,244123	0,26715	0,184154	-0,123467	-0,06844	0,055348	-0,036782
L	0,182069	-0,195094	0,332085	0,319433	-0,18234	0,044965	0,219635	0,232088	-0,462425	0,286215
Ar	-0,128063	0,208244	0,376556	-0,430554	-0,15876	-0,198675	0,001587	-0,07717	0,216094	-0,158421
RH01	-0,233308	0,270364	0,104002	0,215888	0,03332	0,045418	0,104786	-0,07042	0,048106	0,379491
RH03	-0,240354	0,234453	0,14471	0,212674	0,05143	0,037054	0,169021	-0,13387	0,00866	0,019935
RH11	-0,245208	0,192458	0,153341	0,223986	0,13048	0,085569	-0,068714	-0,07179	0,169915	-0,111223
RH13	-0,252381	0,150789	0,113644	0,251414	0,11575	0,148202	0,032946	0,144902	0,093331	-0,078224
RH15	-0,253325	0,146545	0,113127	0,247476	0,1162	0,149138	0,072659	0,138685	0,153323	-0,091845

:

TABLA 1.3.5. REGRESIONES MÚLTIPLES VARIABLES EDÁFICAS - VARIABLES DE COMUNIDADES DE HFMA - ÉPOCA HÚMEDA

				msnm			P			Ca/Mg			A.l			Fe			Mn			Zn			B			pH			CE		
				Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2
G. macrocarpum	E1	0,869	***	3,15			-0,59	*	0,05										**0,6**	***	**0,654**												
G. brohutii	E2	0,741	***	-7,59						**0,57**	*	**0,149**							**0,18**	**	**0,324**												
G. intraradices	E3	0,999	***	6,13	0,03	*	**0,398**						4,34	***	0,092				-0,74	**	0,008				-11,35	***	0,066				6,61	***	0,078
G. microcarpus	E7	0,682	***	-3,2												**0,01**	**	**0,245**							**26,76**	***	**0,4368**						
Glomus sp-1	E8	1	***	24,08						**-0,31**	***	**0,051**	0,2	**	1E-05	0,001	***	0,003	**-0,15**	***	**0,216**										**2,57**	***	**0,479**
Glomus proliferum	E11	0,916	***	17,09	-0,006	***	**0,501**	**0,12**	***	**0,208**									**-0,159**	***	**0,106**												
Funneliformis mosseae	E12	0,835	***	20,9	-0,008	***	**0,265**						2,1	*	0.08							**0,24**	***	**0,301**	-12,05	***	0,185						
Funneliformis geosporus	E13	0,902	***	-10,3				**-0,152**	*	**0,340**																		**1,40**	**	**0,176**			
Clareidoglomus claroideum	E18	0,901	***	43,31									**-2,53**	*	**0,239**							0,14	*	0,06									
Clareidoglomus drummondii	E20	0,941	***	-3,82	9E-05	**	0,051				**-0,28**	***	**0,246**	**0,86**	***	**0,142**									1,96	***	0,06	0,50	*	0,03			
Claroideoglomus luteum	E21	0,989	***	22,48							**-0,19**	***	**0,161**				**0,001**	**	**0,183**	**-0,068**	***	**0,204**						-0,266	*	0,067			
Diversispora celata	E23	0,438	*	-0,85																												
Acaulospora longula	E27	0,437	**	-2,61																										**7,63**	**	**0,437**
Acaulospora morrowiae	E28																															
Acaulospora sp 3	E31	1	***	-2,09	-0,003	***	**0,169**	0,008	***	0,004	-0,1	***	0,028	0,34	***	0,016	-9E-05	***	0,0174											-0,078	*	0,001
Acaulospora scrobiculata	E32	0,966	***	-9,23	-0,003	***	**0,105**										-0,002	**	0,032													
Acaulospora rehmii	E33																															
Acaulospora spinosa	E34	0,745	**	-13,5	0,008	*	**0,125**				**1,88**	**	**0,229**							**-0,51**	**	**0,225**											
Acaulospora denticulata	E35	1	***	-84,9	0,01	***	**0,1398**													-0,044	**	0,001				**41,45**	***	**0,6465**	9,25	***	0,083	-6,84	***	0,098
Kuklospora colombiana	E36	0,532	***	-1,49																												
Pacispora	E37	0,899	***	16,94	-0,005	*	**0,216**							-3,57	**	0,06							**0,45**	***	**0,146**	**-16,02**	***	**0,215**				-14,23	***	0,179
Scutellospora	E38	0,991	***	9,43	-0,006	***	**0,161**	0,09	***	0,082										-0,11	***	0,045											
Racocetra tropicana	E39	1	***	13,48																			**0,134**	***	**0,689**	**-6,06**	***	**0,1148**	-0,02	*	1E-04	-0,444	***	0,036
Cetrospora pellucida	E40	0,992	***	-0,12	-0,002	***	**0,267**										-5E-05	*	0,005							-1,14	**	0,01						
Intraspora sp	E41	0,658	**	1,31				**-0,036**	*	**0,147**													**0,15**	***	**0,292**	**-6,24**	**	**0,218**						
Archeospora troppei	E42	0,976	***	-0,32	-4E-05	*	0,011				0,068	**	0,012																					
Ambispora sp	E43	0.985	***	-48,7																											-5,35	**	0,017
Ambispora appendicula	E44	0,976	***	-0,32	-4E-05	*	0,011				0,06	**	0,013																					
Colonización																																		
Número de Esporas		1	***	-5014	-0,01	*	**0.56**	0,16	***	0,013				-12,46	***	0,038							1,34	***	0,057									
Número de Especies		0,813	**	88,08							**-1,39**	**	**0,130**							**-0,47**	***	**0,247**											
Riqueza de Especies		0,823	***	25,75							**-40,60**	**	**0,125**							**-0,139**	***	**0,245**											
Abundancia Relativa de Especies		0,814	**	76,7							**-1,39**	***	**0,130**							**-0,475**	***	**0,247**											
Frecuencia Aislamiento Especies					-0,008	*	0,21				**-5,66**	**	**0,137**							**-1,79**	***	**0,256**											
I.Div Shannon		0,519	**	6,11																**-0,04**	*	**0,289**											
I. Uniformidad Muestra		0,605	**	0,92							**-0,01**	*	**0,161**							**0,003**	**	**0,197**											
I Dominancia de Simpson		0,481	**	0,127																**0,007**	**	**0,277**									-0,103	*	0,203

TABLA 1.3.5. Continuación. REGRESIONES MÚLTIPLES VARIABLES EDÁFICAS - VARIABLES DE COMUNIDADES DE HFMA - ÉPOCA HÚMEDA

				RP-5			RP-15			RP-20			RP-45			Cvol			DR			A			L			Ar		
				Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2
G. macrocarpum	E1	0,869	*** 3,15																		**0,170**	**	**0,163**						
G. brohutii	E2	0,741	*** -7,59																		**0,170**	***	**0,268**						
G. intraradices	E3	0,999	*** 6,13				-0,61	*	0,0023				-3,02	***	0,189	-2,52	**	0,022	-4,71	*	0,017	**0,310**	***	**0,151**						
G. microcarpus	E7	0,682	*** -3,2																										
Glomus sp-1	E8	1	*** 24,08	**1,36**	***	**0,044**	-0,057	**	0,0003										**-10,8**	***	**0,112**				0,03	***	0,093	0,01	***	0,006
Glomus proliferum	E11	0,916	*** 17,09							**-1,34**	**	**0,103**																		
Funneliformis mosseae	E12	0,835	*** 20,9																											
Funneliformis geosporus	E13	0,902	*** -10,3																			**0,088**	***	**0,691**						
Clareidoglomus claroideum	E18	0,901	*** 43,31							**-1,34**	**	**0,08**										**-0,35**	***	**0,163**				**-0,56**	***	**0,351**
Clareidoglomus drummondii	E20	0,941	*** -3,82										0,25	*	0,4															
Claroideoglomus luteum	E21	0,989	*** 22,48																**-8,89**	***	**0,393**				0,03	**	0,04			
Diversispora celata	E23	0,438	* -0,85							**-0,64**	*	**0,171**										0,66	*	0,3						
Acaulospora longula	E27	0,437	** -2,61																											
Acaulospora morrowiae	E28																													
Acaulospora sp 3	E31	1	*** -2,09							0,035	**	5E-04							3,79	***	0,08	**0,029**	***	**0,685**						
Acaulospora scrobiculata	E32	0,966	*** -9,23																5,7	***	0,05	**0,07**	***	**0,775**						
Acaulospora rehmii	E33																													
Acaulospora spinosa	E34	0,745	** -13,5							-4,73	**	0,165																		
Acaulospora denticulata	E35	1	*** -84,9	-2,14	**	0,016	-3,43	**	0,0108	1,22	**	0	0,44	*	4E-04							0,009	*	0,0001						
Kuklospora colombiana	E36	0,532	*** -1,49							-1,42	*	0,002													**0,29**	**	**0,348**			
Pacispora	E37	0,899	*** 16,94																						-0,43	***	0,06			
Scutellospora	E38	0,991	*** 9,43										-0,79	**	0,019							**0,14**	***	**0,669**	0,08	**	0,013			
Racocetra tropicana	E39	1	*** 13,48							-0,409	***	0,013	0,25	***	0,01	-0,248	***	0,007	**-5,99**	***	**0,119**	0,022	***	0,01				0,003	**	0,001
Cetrospora pellucida	E40	0,992	*** -0,12																2,63	***	0,06	**0,036**	***	**0,64**						
Intraspora sp	E41	0,658	** 1,31																											
Archeospora troppei	E42	0,976	*** -0,32				**1,66**	***	**0,129**	**0,18**	*	**0,68**	-0,48	***	0,14																
Ambispora sp	E43	0.985	*** -48,7	-7,51	***	0,035							-4,09	***	0,165				20,94	***	0,028	**0,588**	***	**0,73**						
Ambispora appendicula	E44	0,976	*** -0,32				**1,66**	***	**0,129**	**0,18**	*	**0,68**	-0,48	***	0,14																
Colonización																														
Número de Esporas		1	*** -5014				-18,69	***	0,026				**-0,72**	**	**0,14**	2,72	**	0.0068	12,22	**	0,003	51,63	***	0,04	50,2	***	0,008	**49.60**	**	**0,12**
Número de Especies		0,813	** 88,08	**4,99**	*	**0,08**													**-32,09**	***	**0,354**									
Riqueza de Especies		0,823	*** 25,75	**1,49**	*	**0,08**													**-9,53**	***	**0,366**									
Abundancia Relativa de Especies		0,814	** 76,7	**4,99**	*	**0,08**													**-32,09**	***	**0,247**									
Frecuencia Aislamiento Especies				**21,02**	*	**0,09**													**-129,5**	***	**0,136**									
I.Div Shannon		0,519	** 6,11																**-1,62**	*	**0,229**									
I. Uniformidad Muestra		0,605	** 0,92							**0,019**	**	**0,24**																		
I Dominancia de Simpson		0,481	** 0,127																											

:

TABLA 1.3.5. REGRESIONES MÚLTIPLES VARIABLES EDÁFICAS - VARIABLES DE COMUNIDADES DE HFMA - ÉPOCA SECA

			msnm		MO		P		S		Na		SatK		Sat Na		Ca/Mg		Fe		Cu		Mn		Zn		B	
			Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2
G. macrocarpum	E1	0,914 *** -544					1,425 **	0,08					-8,74 *	0,041					0,67 *	0,14			**18,52 ***	**0,307**				
G. brohutii	E2	0,976 *** -314	0,05 ***	0,024			0,3 **	0,02											0,72 ***	0,163	-23,72 **	0,060	**7,5 ***	**0,195**				
G. intraradices	E3	0,659 ** 292,4																										
G. agregatum	E4	1 *** 1526	**-0,044 ***	**0,208**					**1,17 ***	**0,309**			1,06 ***	0,032													-208,4 ***	0,093
G. irregulare	E5	0,976 *** -23,4			**-1,21 ***	**0,169**			**-1,21 ***	**0,263**									-0,02 *	0,04								
G.sinuosum	E6	0,998 *** 5,23	-0,002 ***	0,018			0,037 ***	0,04	0,07 ***	0,024	-10,12 ***	0,028					-0,4 **	0,003	-0,007 **	0,004								
G. microcarpus	E7	0,54 ** 38,82					**-0,67 **	**0,227**																				
Glomus sp- medusa	E8	0,696 ** 8,27			**-1,39 ***	**0,273**															**5,46 ***	**0,301**						
Glomus sp 2. pared clara	E9	0,915 *** 9,8																							-0,81 *	0,020	**-45,07 **	**0,108**
Glomus fasciculatum	E10	0,658 *** 8,71			**-0,9 ***	**0,527**															**2,09 *	**0,131**						
Glomus proliferum	E11	1 *** 1827	**-0,02 *	**0,274**			0,217 ***	0,03					**0,951 ***	**0,488**			-2,75 ***	0,007			**12,76 ***	**0,290**	**-3,11 ***	**0,118**	0,7 ***	2E-04		
Funneliformis mosseae	E12	0,835 *** 352			**-0,65 *	**0,112**	-0,65 *	0,059	**-7,45 ***	**0,263**			**20,44 ***	**0,401**														
Funneliformis geosporus	E13	0,734 *** 70,5			**-4,55 ***	**0,702**	-0,14 *	0,06																				
Funneliformis coronatus	E14	0,686 *** 30,34			**-2,37 ***	**0,587**																						
Funneliformis mosnosporus	E15	0,98 *** 2,87			**-3,72 ***	**0,204**													-0,06 ***	0,014							**146,5 ***	**0,102**
Simioglomus hoi	E16	0,697 ** -40,6							**0,477 **	**0,399**									0,07 *	0,098								
Septoglomus constricum	E17	0,651 *** 10,49			**-1,38 ***	**0,53**																	**0,46 *	**0,112**				
Clareidoglomus claroideum	E18	0,765 *** 374,8					-2,73 ***	0,363																	**-51,5 ***	**0,402**		
Clareidoglomus etunicatum	E19	0,545 ** 789			**-61,76 **	**0,285**																						
Clareidoglomus drummondii	E20	1 *** 41,99					-0,017 **	0,001	-0,13 ***	0,012											4,12 **	0,008	-1,64 ***	0,0613	-0,38 ***	1E-04		
Claroideoglomus luteum	E21	0,885 *** 67,83																			-22,55 *	0,080					-229,8 *	0,044
Claroideoglomus walkeri	E22	0,591 ** 40,92																			**46,31 **	**0,480**						
Diversispora celata	E23	0,236 * 52,47																			**-25,98 *	**0,235**						
Diversispora versiformis	E24	0,249 * 28,06																			**-14,17 *	**0,249**						
Entrophospora infrequens	E25	1 *** -178					0,022 **	1E-04			-29,3 ***	0,007					-23,73 ***	0,02	**0,6 ***	**0,127**	**-14,33 ***	**0,237**	**4,56 ***	**0,227**			32,28 ***	8E-04
Entrophospora nevadensis	E26	0,994 *** 68,11	-0,03 ***	0,052							**-87,23 **	**0,1344**							-0,095 *	0,006			3,1 ***	0,026			**-272,1 ***	**0,111**
Acaulospora longula	E27	0,651 *** 10,49			**-1,38 ***	**0,538**																	**0,46 *	**0,1122**				
Acaulospora morrowiae	E28	0,947 *** -26,5					-0,204 **	0,04															1,92 *	0,02				
Acaulospora sp 1	E29	0,616 *** 12,95	**-0,004 ***	**0,615**																								
Acaulospora sp2	E30																											
Acaulospora sp 3	E31	0,962 *** 75,84	**-0,034 ***	**0,126**																			**-4,03 ***	**0,0866**	9,47 ***	0,097		
Acaulospora scrobiculata	E32	0,869 *** -65,2									26,46 *	0,04															**223 ***	**0,625**
Acaulospora rehmii	E33	1 *** -8,72			-0,417 ***	0,02			-0,007 ***	1E-04	0,79 *	0,012	0,11 ***	0,001									0,007 **	0,0001			36,9 ***	0,046
Acaulospora spinosa	E34	0,869 *** -9,36	-0,006 *	0,07					**0,81 ***	**0,623**																	-68,76 *	0,071
Acaulospora denticulata	E35	0,999 *** -67,1							**1,36 ***	**0,327**									**0,267 ***	**0,372**			**0,68 *	**0,101**	1,939 ***	0,01	-64,05 ***	0,05
Kuklospora colombiana	E36	0,959 *** -50,6							**0,73 ***	**0,811**			2,57 **	0,04			14,09 ***	0,06									-759 ***	0,03
Pacispora	E37	0,982 *** 514,3	-0,071 ***	0,197	**-4,81 **	**0,166**																	-3,55 *	0,01				
Scutellospora	E38	0,89 *** 343,5	-117 ***	0,1946																							-269,7 *	0,07
Racocetra tropicana	E39	0,474 ** 34,11			**-5,86 **	**0,335**																	**2,705 *	**0,139**				
Cetrospora pellucida	E40	0,99 *** 82,05			**-4,1 *	**0,262**	-163 **	0,008	**-2,64 ***	**0,168**			5,32 ***	0,07									**7,43 ***	**0,238**	**-24,1 ***	**0,208**	-114,8 **	0,008
Intraspora sp	E41	0,681 *** 241,2			**-17,27 ***	**0,681**																						
Archeospora troppei	E42	0,451 ** -130									**436,2 **	**0,187**	**-9,18 **	**0,264**														
Ambispora sp	E43	0,806 *** 2,69																							-6,42 *	0,08		
Ambispora appendicula	E44	0,451 ** -240									**802,5 **	**0,1875**	**-16,89 *	**0,264**														
Paraglomus occultum	E45	0,985 *** -9,09					-0,15 ***	0,058	-0,28 **	0,014	98,75 ***	0,068									-5,39 **	0,01						
Paraglomus laccatum	E46	0,972 *** 4,28					**0,46 ***	**0,154**			**-153,4 ***	**0,1095**											**2,62 ***	**0,249**			-141,9 ***	0,05
Colonización		1 *** 51,18	-6E-05 **	0,0002	**-2,36 ***	**0,372**	**0,36 ***	**0,265**	**-1,14 ***	**0,153**							3,29 ***	0,014					0,56 ***	0,049				
Número de Esporas		0,988 *** -1544																										
Número de Especies		0,427 ** 13,82			**-0,77 **	**0,428**																						
Riqueza de Especies		0,541 ** 18,09			**-0,74 **	**0,485**			**-0,1 *	**0,113**																		
Abundancia Relativa de Especies		0,427 ** 26,92			**-1,74 **	**0,427**																						
Frecuencia Aislamiento Especies		0,427 ** 117			**-6,4 **	**0,427**																						
I.Div Shannon		0,856 *** -1,27	**0,0008 **	**0,6337**			**0,011 ***	**0,157**													0,349 *	0,060						
I Unif Tot		0,851 *** -0,33	**0,0002 ***	**0,6357**			**0,003 ***	**0,158**													0,08 *	0,057						
IUnM		0,871 *** -0,6	**0,0004 ***	**0,5301**	**0,057 **	**0,118**											-0,124 *	0,047										
IDOMSIm		0,745 *** 0,129					**-0,001 **	**0,195**																				

MÚLTIPLES VARIABLES EDÁFICAS - VARIABLES DE COMUNIDADES DE HFMA - ÉPOCA SECA

				RP5		RP15		RP20		RP45		DR		Cvol		A		L		AR	
				Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2	Param SIG	R^2
G. macrocarpum	E1	0,914 ***	-544	**56,9 ****	**0,273**					15,12 **	0,060										
G. brohutii	E2	0,976 ***	-314	**13,96 ***	**0,126**															**-1,33 ***	**0,321**
G. intraradices	E3	0,659 **	292,4	**35,1 ***	**0,125**	**23,69 **	**0,374**					**-149,7 **	**0,534**								
G. agregatum	E4	1 ***	1526			-0,59 ***	0,007			4,71 ***	0,008	-0,78 **	1E-05			**-15,09 ***	**0,101**	**-12,39 ***	**0,153**	-14,39 ***	0,07
G. irregulare	E5	0,976 ***	-23,4	-2,82 **	0,031							9,32 **	0,03	**5,21 ***	**0,303**	**0,13 ***	**0,132**				
G.sinuosum	E6	0,998 ***	5,23			**-76 ***	**0,116**	**1,5 ***	**0,134**							**0,09 ***	**0,635**				
G. microcarpus	E7	0,54 **	38,82	**27,31 **	**0,318**																
Glomus sp- 1	E8	0,696 **	8,27			**0,87 ***	**0,123**														
Glomus sp 2.	E9	0,915 ***	9,8			**-7,24 ***	**0,338**	**8,32 ***	**0,439**												
Glomus fasciculatum	E10	0,658 ***	8,71																		
Glomus proliferum	E11	1 ***	1827									**-86,08 ***	**0,102**	-1,44 **	0,002	-15,92 ***	0,021	-15,25 ***	0,027	-16,45 ***	0,098
Funneliformis mosseae	E12	0,835 ***	352																		
Funneliformis geosporus	E13	0,734 ***	70,5																		
Funneliformis coronatus	E14	0,686 ***	30,34					1,36 *	0,099												
Funneliformis mosnosporus	E15	0,98 ***	2,87					-2,13 **	0,018					6,95 ***	0,05	**0,84 ***	**0,584**				
Simioglomus hoi	E16	0,697 **	-40,6															**0,478 **	**0,1986**		
Septoglomus constricum	E17	0,651 ***	10,49																		
Clareidoglomus claroideum	E18	0,765 ***	374,8																		
Clareidoglomus etunicatum	E19	0,545 **	789			**87,11 **	**0,299**														
Clareidoglomus drummondii	E20	1 ***	41,99	-4,83 ***	0,065			**-7,45 ***	**0,211**	**11,55 ***	**0,395**			-0,89 **	6E-04	-0,122 ***	0,037	**-0,62 ***	**0,211**		
Claroideoglomus luteum	E21	0,885 ***	67,83			**-45,47 ***	**0,247**	**57,16 ***	**0,505**												
Claroideoglomus walkeri	E22	0,591 **	40,92									**-52,23 ***	**0,109**								
Diversispora celata	E23	0,236 *	52,47																		
Diversispora versiformis	E24	0,249 *	28,06																		
Entrophospora infrequens	E25	1 ***	-178	**6,6 ***	**0,169**									19,14 ***	0,04			**4,27 ***	**0,157**	0,18 ***	0,0057
Entrophospora nevadensis	E26	0,994 ***	68,11					**9,13 ***	**0,125**					12,99 **	0,029			**3,007 ***	**0,5097**		
Acaulospora longula	E27	0,651 ***	10,49																		
Acaulospora morrowiae	E28	0,947 ***	-26,5			**40,69 ***	**0,446**	**-20,77 ***	**0,096**	**-7,72 ***	**0,335**										
Acaulospora sp 1	E29	0,616 ***	12,95																		
Acaulospora sp2	E30																				
Acaulospora sp 3	E31	0,962 ***	75,84	7,27 *	0,029					**14,78 ***	**0,424**							**-0,53 ***	**0,177**	0,47 ***	0,08
Acaulospora scrobiculata	E32	0,869 ***	-65,2													**0,269 ***	**0,204**				
Acaulospora rehmii	E33	1 ***	-8,72			0,89 ***	0,004	-1,1 ***	0,010	**-0,48 ***	**0,163**			0,032 ***	5E-04	**0,23 ***	**0,739**			-0,014 ***	0,003
Acaulospora spinosa	E34	0,869 ***	-9,36															0,547 ***	0,099		
Acaulospora denticulata	E35	0,999 ***	-67,1			5,77 ***	0,03	-1,72 ***	0,003			-17,08 **	0,007	-10,92 ***	0,04					0,11 **	0,05
Kuklospora colombiana	E36	0,959 ***	-50,6							-1,26 ***	0,020										
Pacispora	E37	0,982 ***	514,3					**10,12 ***	**0,357**	**29,96 ***	**0,144**	-131,6 **	0,03					1,325 **	0,02		
Scutellospora	E38	0,89 ***	343,5					**13,89 ***	**0,211**	**26 ***	**0,202**					**-1,59 ***	**0,189**				
Racocetra tropicana	E39	0,474 **	34,11																		
Cetrospora pellucida	E40	0,99 ***	82,05	-17,2 ***	0,02																
Intraspora sp	E41	0,681 ***	241,2																		
Archeospora troppei	E42	0,451 **	-130																		
Ambispora sp	E43	0,806 ***	2,69							**-6,91 ***	**0,195**					**1,013 ***	**0,520**				
Ambispora appendicula	E44	0,451 **	-240																		
Paraglomus occultum	E45	0,985 ***	-9,09			**8,57 ***	**0,43**			**-5,83 ***	**0,396**										
Paraglomus laccatum	E46	0,972 ***	4,28					13,69 ***	**0,400**												
Colonización		1 ***	51,18			-1,13 **	0,04	-0,8 ***	6E-04	**-2,07 ***	**0,373**			1,29 **	0,002			0,26 ***	0,07		
Número de Esporas		0,988 ***	-1544																		
Número de Especies		0,427 **	13,82																		
Riqueza de Especies		0,541 **	18,09																		
Abundancia Relativa de Especies		0,427 **	26,92																		
Frecuencia Aislamiento Especies		0,427 **	117																		
I.Div Shannon		0,856 ***	-1,27																		
I Unif Tot		0,851 ***	-0,33																		
IUnM		0,871 ***	-0,6					**-0,11 ***	**0,175**												
IDOMSIm		0,745 ***	0,129											**0,027 ***	**0,123**					**0,001 **	**0,427**

:

Anexo 2: Relación entre diversidad de HFMA y capacidad de establecimiento de simbiosis por comunidades de HFMA en *P. peruviana*

ANEXO 2.1. MULTIPLICACIÓN DE HFMA EN PLANTAS TRAMPA

TABLA 2.1. ANÁLISIS FERTILIDAD DE SUSTRATO SUELO: ARENA CUARCÍTICA.

RESULTADO ANÁLSIS LABORATORIO QUÍMICA DE SUELOS

Corpoica

USUARIO: MARGARITA RAMIREZ
DIRECCION:
DEPTO:
MUNICIPIO:
VEREDA:
FINCA:
ALTURA (a.s.n.m.) :
CULTIVO:
T. ANÁLISIS: COMPLETO
ESTADO:

										Cationes de Cambio							Elementos Menores				
Ident. Muestra	**Código de muestra**	**Prof. (cm)**	**pH**	**M.O. %**	**P**	**S**	**Al+H**	**Sat. Al %**	**Al**	**Ca**	**Mg**	**K**	**Na**	**CICE**	**C.E.**	**Fe**	**Cu**	**Mn**	**Zn**	**B**
					mg / kg		**cmol/kg**		**cmol(+) / kg**						**dS/m**	**mg / kg**				
	6791		5,5	12,8	5,8	26,5	0,48	2	0,12	2,36	1,24	1,27	0,08	5,42	0,38	336	2,3	9,0	3,6	0,32
1121																				

Interpretación de Resultados

Contenido en el suelo	6791		MA		Bajo	Alto		NL		Bajo	Bajo	Alto	Bajo		NS	Alto	Medio	Medio	Alto	Medio

Claves de Interpretación

E.A.: Extremadamente Acido	**Alc.:** Alcalino	**N.S.:** No salino	**F.S.:** Fuertemente Salino	**N.L**.: No Limitante
M.A.: Moderadamente Acido	**M.Alc.:** Muy Alcalino	**L.S.:** Ligeramente Salino	**M.F.S..:** Muy Fuertemente Salino	**L.G:** Ligeramente Limitante
C.A.: Codición Adecuada		**M.S.:** Moderadamente Salino		**N.D.:** No Detectable

Relaciones de Cationes	Valor	Interpretación
Ca / Mg	1,9	Valores ideales: 3 - 5
Ca / K	1,9	Valores ideales: 12 - 18
Mg / K	1,0	Valores ideales: 4 - 6
(Ca + Mg) / K	2,8	Valores ideales: 12 - 20

Saturación de Cationes	Valor		Interpretación
Saturación de Calcio (Ca):	43,5	%	Deficiente
Saturación de Magnesio (Mg):	22,9	%	Exceso
Saturación de Potasio (K):	23,4	%	Exceso
Saturación de Sodio (Na):	1,4	%	Bajo

Métodos de Análisis

pH:	Potenciometrico, relación suelo - agua 1:2,5	**Cationes de Cambio (Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^+, Na^+):**	Acetato de Amonio 1M a pH 7.00
M.O.:	Materia Orgánica (Walkley - Black Modificado)	**CICE:**	Capacidad de Intercambio Cationico Efectiva (Suma de Cationes)
P:	Fósforo Disponible (Bray II)	**Elementos Menores (Cu, Fe, Mn, Zn):**	Olsen Modificado
S:	Azufre Disponible (Fosfato Monocalcico)	**B:**	Boro (Fosfato Monocalcico)
Al+H:	Acidez Intercambiable, KCl 1 N	**C.E.:**	Conductividad Eléctrica (Conductimetria)
N:	Nitrógeno Total (Determinación Método de Kjeldahl)		

Fecha de Entrada	28-Dic-2010
Fecha de Salida	13-Ene-2011

Yenny Rodriguez Giraldo
Vo. Bo. DIRECTOR DEL LABORATORIO

ANEXO 2.2

TABLA 2.2.1. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 1

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	AF (c^{m2})	NH	ESP	COL (%)
A	0,18 bcde	0,02 bcd	4,02 efg	16,25 abc	0,43 b	6,50 cde	2,50 bc	4,20 ab	16,33 a
A1	0,15 bcde	0,01 cd	4,40 defg	11,33 cd	0,38 b	3,07 ef	2,33 bc	5,98 ab	17,17 a
A2	0,34 b	0,04 b	6,32 ab	11,67 bcd	0,62 b	11,24 ab	3,33 ab	8,38 a	20,33 a
C1	0,13 cde	0,02 cd	3,82 efg	6,58 cd	0,36 b	5,91 cde	2,17 cd	6,00 ab	13,92 abc
C2	0,19 bcde	0,02 bcd	4,47 def	4,42 d	0,52 b	6,21 cde	2,17 cd	6,33 ab	16,45 a
C3	0,30 bcd	0,03 bcd	5,80 bcd	14,92 abc	0,65 b	8,65 bcd	2,53 bc	8,50 a	17,78 a
G1	0,28 bcd	0,03 bcd	4,23 efg	11,63 bcd	0,51 b	9,43 bc	2,17 cd	8,50 a	18,33 a
G2	0,10 de	0,01 d	3,00 gh	7,92 cd	0,35 b	4,43 def	2,33 bc	7,62 a	14,83 ab
G3	0,17 bcde	0,02 bcd	4,45 defg	14,33 abcc	0,42 b	6,87 bcde	2,67 bc	6,67 ab	14,28 abc
G4	0,32 bc	0,04 bc	6,05 abc	19,33 ab	0,85 b	9,55 bc	3,17 abc	8,33 a	19,00 a
M	0,20 bcde	0,03 bcd	4,78 cde	14,08 abcc	0,58 b	6,59 cde	3,00 bc	6,67 ab	13,42 abc
Z1	0,21 bcde	0,02 bcd	5,17 bcde	14,58 abc	0,33 b	5,37 cdef	3,17 abc	6,28 ab	14,62 ab
Z2	0,23 bcde	0,03 bcd	5,03 bcde	23,00 a	0,33 b	4,58 def	3,17 abc	6,00 ab	14,57 abc
T10	0,06 e	0,01 d	1,80 h	20,67 ab	0,20 c	1,10 f	1,17 d	3,52 ab	8,95 bc
T50	0,20 bcde	0,04 bc	3,28 fg	20,50 ab	0,68 b	4,42 def	2,64 bc	3,50 ab	8,34 bc
T100	0,95 a	0,13 a	7,50 a	23,00 a	3,42 a	15,59 a	4,17 a	1,75 b	7,55 c
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**
CV	37,53	42,88	15,37	33,78	63,83	31,53	21,11	42,21	23,42

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Temperatura de Hoja (TH); Transpiración (TRA);
Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.2.2. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 2

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
A	0,51 def	0,03 e	7,27 cde	19,50 bc	0,50 bcd	0,29 bc	27,92 bcd	4,00 bc	30,67 cde	20,32 c
A1	0,47 ef	0,03 e	8,20 c	19,17 bc	0,55 bc	0,31 bc	15,57 bcd	4,00 bc	29,00 de	18,82 cd
A2	1,07 bcd	0,10 b	11,22 b	23,12 b	1,13 b	0,50 bc	28,32 bcd	4,17 bc	44,00 abc	32,22 ab
C1	0,36 f	0,01 e	8,33 c	16,48 b	0,53 bcd	0,19 bc	21,11 bcd	3,00 c	29,17 de	22,52 c
C2	0,55 def	0,04 de	8,33 c	18,98 bc	0,63	0,35 bc	22,08 bcd	4,50 b	21,17 ef	20,98 c
C3	1,01 bcde	0,11 b	12,18 b	19,92 bc	0,93 bc	0,49 bc	34,39 b	4,00 bc	40,00 abcd	35,52 a
G1	1,28 b	0,10 bc	14,28 ab	22,02 b	1,21 b	0,68 bc	31,59 bc	4,17 bc	44,50 ab	31,67 ab
G2	0,48 def	0,03 e	7,83 cd	18,98 bc	0,55 bcd	0,17 bc	21,14 bcd	3,83 bc	36,43 abcd	21,50 c
G3	0,37 f	0,02 e	7,18 cde	15,60 bc	0,53 bcd	0,15 c	10,47 cd	3,50 bc	32,17 bcde	25,73 bc
G4	1,18 bc	0,10 bcd	12,30 b	19,95 bc	0,73 bcd	0,76 c	35,95 b	4,50 b	45,83 a	35,55 a
M	0,68 cdef	0,04 cde	7,87 cde	23,53 b	0,49 bcd	0,45 bc	22,72 bcd	4,33 bc	28,83 de	21,60 c
Z1	0,62 cdef	0,04 e	8,93 bc	19,95 bc	0,52 bcd	0,23 bc	19,90 bcd	4,00 bc	26,97 de	22,03 c
Z2	0,52 def	0,03 e	8,20 c	18,03 bc	0,35 cd	0,19 bc	17,51 bcd	4,00 bc	33,17 abcde	22,43 c
T10	0,28 f	0,01 e	5,47 e	10,81 c	0,18 d	0,27 bc	7,19 d	3,17 c	8,00 f	10,03 de
T50	0,67 cdef	0,06 cde	8,15 c	21,35 b	0,80 bcd	0,58 bc	28,81 bc	4,02 bc	9,17 f	9,47 de
T100	3,14 a	0,50 a	18,20 a	34,07 a	2,60 a	1,92 a	57,90 a	7,15 a	10,17 f	8,34 e
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
CV	34,79	36,52	21,28	24,77	46,46	61,88	41,93	16,01	22,68	15,06

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas ($p<0,05$)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.2.3. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 3

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
A	2,71 cd	0,39 b	17,67 bcde	30,72 ab	2,75 de	2,51 bc	62,90 bcd	8,33 ab	51,50 b	31,52 abc
A1	2,87 cd	0,37 b	15,18 cde	32,78 ab	5,35 bcde	2,49 bc	58,45 bcd	8,17 ab	51,98 b	29,38 cd
A2	4,07 bcd	0,46 b	21,70 abcd	30,77 ab	7,37 bcd	3,15 bc	89,84 abc	8,50 ab	70,75 a	40,72 ab
C1	2,85 cd	0,34 b	17,15 bcde	29,65 ab	3,95 bcde	1,99 bc	60,50 bcd	7,50 ab	50,33 b	31,52 abc
C2	3,57 bcd	0,42 b	17,67 bcde	25,22 b	4,84 bcde	2,61 bc	65,59 bcd	8,17 ab	47,50 b	25,82 cde
C3	5,13 abc	0,67 b	28,10 ab	29,38 ab	7,78 bc	3,37 b	85,10 abc	9,53 ab	70,63 a	39,79 ab
G1	5,20 abc	0,52 b	23,78 abcd	34,78 ab	7,90 bc	2,94 bc	89,91 abc	9,50 ab	68,98 a	36,67 abc
G2	3,28 bcd	0,45 b	19,28 bcde	32,25 ab	7,75 bc	1,91 bc	85,80 abc	10,33 a	45,50 b	27,05 cde
G3	2,66 cd	0,26 b	12,48 de	25,85 b	5,32 bcde	1,45 c	71,02 bcd	7,83 ab	43,67 b	27,40 cde
G4	6,30 ab	0,62 b	24,95 abc	33,38 ab	8,33 b	3,19 bc	95,65 ab	9,00 ab	74,82 a	41,18 a
M	3,22 bcd	0,43 b	19,18 bcde	31,22 ab	6,53 bcd	2,19 bc	61,40 bcd	7,67 ab	43,50 b	27,30 cde
Z1	4,23 bcd	0,46 b	20,77 abcd	29,28 ab	6,50 bcd	2,41 bc	67,42 bcd	9,67 ab	39,17 b	26,94 cde
Z2	3,54 bcd	0,44 b	19,60 abcde	31,03 ab	7,24 bcd	2,54 bc	68,34 bcd	8,83 ab	38,67 b	26,33 cde
T10	0,92 d	0,18 b	8,40 e	36,75 ab	1,17 e	1,50 c	32,95 d	5,33 b	12,55 c	7,70 de
T50	3,72 bcd	0,55 b	14,78 cde	43,17 a	3,14 cde	2,09 bc	55,11 cd	7,33 ab	15,02 c	6,07 e
T100	8,18 a	1,46 a	30,85 a	44,53 a	16,33 a	7,69 a	117,15 a	11,17 ab	13,33 c	6,03 e
ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
CV	42,63	60,05	28,99	25,79	37,2	32,03	26,1	25,35	14,52	19,89

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.2.4. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 4

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
A	13,73 b	2,17 bc	43,07 bcd	64,07 ab	10,67 bc	16,78 ab	224,70 cde	20,00 bc	65,33 c	47,67 abcd
A1	11,99 bc	2,32 bc	49,40 bcd	72,47 ab	8,67 bc	15,70 abc	246,81 bcde	21,33 c	71,33 bc	45,57 abcde
A2	17,53 b	3,05 b	63,20 ab	64,73 ab	16,00 ab	20,17 a	338,52 abc	18,00 bc	99,33 ab	61,67 a
C1	10,36 bc	1,95 bc	51,47 bc	65,40 ab	8,00 bc	11,40 bcd	228,01 cde	16,00 bc	70,87 bc	41,00 abcdef
C2	12,74 bc	2,42 bc	52,80 bc	54,87 b	11,33 abc	15,03 abc	231,63 cde	18,00 bc	70,00 bc	39,67 abcdef
C3	15,85 b	2,65 b	60,93 bc	66,33 ab	12,67 abc	12,61 abc	291,01 bcd	19,33 bc	117,33 a	58,13 ab
G1	15,99 b	2,42 bc	53,53 bc	64,40 ab	11,40 abc	15,67 abc	316,19 abc	18,67 bc	112,00 a	53,67 abc
G2	9,46 bc	1,77 bc	45,20 bcd	54,53 b	7,33 c	8,95 bcd	231,33 cde	15,33 bc	68,33 bc	41,33 abcdef
G3	9,57 bc	1,74 bc	45,80 bcd	58,53 ab	8,33 bc	9,94 bcd	255,67 bcde	15,33 bc	79,67 bc	35,33 cdef
G4	17,63 b	2,71 b	64,13 ab	55,80 b	12,73 abc	10,49 bcd	368,30 ab	18,00 bc	99,33 ab	53,63 abc
M	9,93 bc	1,82 bc	40,60 cd	59,93 ab	7,64 c	8,31 cd	174,00 de	18,67 bc	65,53 c	31,50 cdef
Z1	10,96 bc	2,31 bc	52,93 bc	57,07 ab	9,80 bc	9,80 bcd	239,92 cde	19,33 bc	68,40 bc	36,33 bcdef
Z2	10,40 bc	2,26 bc	51,20 bc	56,93 ab	6,67 c	9,33 bcd	217,91 cde	18,67 bc	72,00 bc	33,23 cdef
T10	4,58 c	0,71 c	27,50 d	70,40 ab	6,13 c	4,02 d	147,42 e	12,20 c	7,13 d	6,67 f
T50	12,57 bc	1,68 bc	49,16 bcd	69,13 ab	10,80 bc	9,65 bcd	291,33 bcd	20,33 bc	7,13 d	9,33 ef
T100	39,11 a	5,86 a	84,07 a	87,33 ab	19,07 a	16,70 ab	432,83 a	35,33 a	4,27 d	8,00 ef
ANOVA	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**
CV	19,51	24,11	13,79	15,78	25,57	22,5	15,36	14,4	14,79	18,23

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.2.5 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 5

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
A	59,11 cde	9,77 bc	108,59 abcdef	72,12 b	65,40 ab	34,39 bcd	740,94 bc	42,60 bc	74,60 cd	57,33 bcd
A1	58,97 cde	10,16 bc	116,16 abcde	74,20 b	78,60 a	36,40 abcd	793,22 bc	30,00 bc	72,13 cd	54,83 cd
A2	85,69 b	20,91 a	152,99 ab	73,20 b	87,13 a	48,91 a	1058,80 abc	39,42 bc	134,53 ab	71,77 ab
C1	56,23 cde	10,72 bc	112,20 abcde	80,28 b	62,00 ab	29,49 cd	583,42 c	39,00 bc	84,07 abcd	51,17 d
C2	50,64 de	10,55 bc	107,59 bcdef	91,32 b	63,87 ab	29,75 cd	631,25 c	39,60 bc	80,41 abcd	49,93 d
C3	72,19 bcd	15,77 ab	137,98 abcd	76,27 b	74,20 a	35,99 abcd	984,59 abc	37,20 bc	116,93 abc	68,00 abc
G1	75,45 bcd	13,43 abc	132,50 abcd	80,25 b	72,53 ab	34,07 bcd	1087,09 ab	34,80 bc	124,13 abc	69,33 abc
G2	52,79 de	9,43 bc	108,45 bcdef	64,36 b	48,20 ab	25,95 cde	494,31 c	32,40 bc	82,40 abcd	55,37 cd
G3	49,72 de	7,72 bc	89,70 ef	73,05 b	59,47 ab	24,30 cde	723,47 c	43,80 bc	81,87 abcd	47,63 d
G4	89,83 ab	21,87 a	154,63 a	72,67 b	65,53 ab	36,68 abc	1422,21 ab	33,60 bc	136,27 a	79,63 a
M	50,73 de	8,66 bc	99,36 def	108,60 a	54,27 ab	22,15 de	712,68 c	54,60 b	77,00 cd	43,20 def
Z1	55,65 de	9,77 bc	102,20 cdef	69,36 b	51,60 ab	25,20 cde	761,61 bc	45,60 bc	73,93 cd	47,30 ed
Z2	47,80 de	9,59 bc	96,18 def	74,64 b	52,20 ab	22,14 de	785,46 bc	32,40 bc	78,67 bcd	44,29 edf
T10	30,72 e	4,84 a	65,13 f	91,90 b	28,47 b	11,86 e	450,99 c	20,46 c	12,43 e	8,53 f
T50	60,41 cd	9,03 bc	131,72 bcde	102,48 a	51,33 ab	28,58 cd	845,15 bc	37,85 bc	8,72 e	8,28 ef
T100	115,35 a	19,95 a	146,80 abc	107,40 a	66,00 ab	44,68 ab	1522,93 a	87,33 a	11,91 e	8,57 f
ANOVA	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**
CV	15,32	23,67	13,01	18,34	23,68	15,32	26,44	21,89	21,84	10,32

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.2.6 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 6

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	ESP	COL (%)
A	118,59 de	19,80 abcd	133,67 a	44,33 bc	52,50 abc	715,67 ab	12,67 de
A1	121,64 cde	20,57 abcd	129,80 ab	47,33 bc	60,00 ab	404,33 de	10,00 de
A2	154,53 ab	24,28 a	118,67 bc	41,17 bc	61,67 ab	313,33 f	11,83 de
C1	167,87 a	25,65 a	133,50 a	40,83 bc	52,33 abc	382,00 de	13,17 de
C2	158,23 ab	24,80 a	126,67 abc	45,83 bc	58,00 ab	525,50 cde	37,50 bc
C3	159,24 ab	26,02 a	131,50 ab	38,83 bc	68,33 a	332,67 de	18,67 cd
G1	153,91 ab	23,37 ab	134,00 a	49,00 bc	49,17 bc	460,67 cde	26,83 c
G2	148,42 abcd	23,45 ab	134,83 a	46,83 bc	57,83 ab	438,67 cde	11,67 de
G3	108,89 e	17,53 bcd	130,50 ab	50,50 b	45,83 bc	528,17 cd	19,00 de
G4	159,29 ab	24,67 a	139,17 a	48,67 bc	47,33 bc	827,83 a	50,00 a
M	150,28 abc	24,92 a	134,00 a	42,33 bc	46,83 bc	624,17 bc	41,67 b
Z1	132,89 bcde	20,77 abcd	136,00 a	45,33 bc	38,83 c	388,83 de	52,00 a
Z2	173,96 a	26,43 a	130,00 ab	45,83 bc	49,17 bc	330,33 ef	25,33 c
T10	107,92 e	14,48 d	116,50 c	67,67 a	45,00 bc	32,67	7,00 de
T50	136,82 e	16,77 cd	125,33 abc	54,80 bc	58,66 ab	39,20 hi	4,20 e
T100	190,69 ab	23,17 abc	166,00 a	34,60 c	60,80 ab	41,40	3,60 e
ANAVA	**	**	**	**	*	**	**
CV	16,90	22,10	9,30	23,40	23,80	34,70	44,50

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.2.7. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA PROVENIENTES DE DIVERSOS MUNICIPIOS PRODUCTORES DE UCHUVA. MUESTREO 7

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	ESP	COL (%)
A	257,70 bc	53,36 bc	178,33 a	45,33 c	90,00 a	327,72 efg	37,20 b
A1	221,85 bc	51,38 bc	156,67 a	41,33 c	73,33 ab	363,37 efg	27,87 c
A2	322,51 ab	60,48 bc	178,67 a	45,33 c	83,33 ab	506,73 cdef	29,52 c
C1	267,32 bc	55,22 bc	166,67 a	33,33 c	73,33 ab	482,53 cdefg	22,83 cd
C2	224,30 bc	52,33 bc	180,33 a	41,67 c	76,67 ab	580,98 cd	9,90 de
C3	265,17 bc	52,16 bc	176,00 a	37,33 c	60,00 b	810,62 a	55,83 a
G1	202,70 cd	42,02 c	177,67 a	41,67 c	76,67 ab	787,23 ab	13,93 de
G2	253,27 bc	48,85 bc	170,00 a	39,33 c	60,00 b	686,58 bc	35,00 b
G3	264,46 bc	52,36 bc	164,00 a	72,00 a	70,33 ab	420,20 defg	14,48 de
G4	258,07 bc	48,03 bc	183,00 a	44,33 c	60,00 b	478,05 cdef	30,25 bc
M	278,21 bc	56,41 bc	172,33 a	38,67 c	63,33 ab	365,93 defg	50,53 a
Z1	275,98 bc	69,34 ab	183,33 a	45,00 c	80,00 ab	444,77 defg	11,00 de
Z2	379,95 a	83,12 a	181,67 a	43,00 c	90,00 a	344,67 fg	13,02 de
T10	129,39 d	40,16 c	155,67 a	63,00 b	66,67 ab	45,93 hi	5,70 de
T50	240,37 bc	48,04 bc	173,75 a	35,50 c	67,50 ab	61,22 gh	4,62 e
T100	384,12 ab	82,38 a	191,23 a	37,00 c	86,67 ab	17,54 i	3,96 e
ANAVA	**	**	NS	**	NS	**	**
CV	21,79	20,70	10,04	17,66	20,35	39,70	34,50

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey

:

TABLA. 2.2.8. RESPUESTA DE LA UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA. VARIABLES FISIOLÓGICAS.

	TH (°C)	E $mmolH_2O^{-m2.-seg}$	PN $\mu molCO_2^{-m2.-seg}$	CG $mmolCO_2^{-m2.-seg}$
Z1	19,40 abc	26,87 e	22,81 ab	0,41 ab
Z2	21,65 a	57,10 cd	22,48 ab	0,39 ab
G1	20,53 ab	52,33 cd	24,57 ab	0,46 ab
G2	20,22 ab	60,28 cd	16,15 b	0,29 b
G3	21,02 a	46,35 cde	18,20 b	0,33 ab
G4	21,35 a	62,70 cd	18,78 b	0,33 ab
A	20,57 ab	43,25 cde	19,08 b	0,38 ab
M	21,85 a	64,33 cd	29,98 a	0,54 a
C1	20,48 ab	32,70 de	16,22 b	0,41 ab
C2	21,07 a	98,92 b	21,32 ab	0,36 ab
C3	20,83 a	44,08 cde	21,54 ab	0,38 ab
A1	19,80 ab	50,78 cd	23,76 ab	0,42 ab
A2	19,78 a	50,40 cd	24,02 ab	0,38 ab
T_{10}	18,93 abc	49,87 cde	17,17 b	0,36 ab
T_{50}	17,77 bc	72,00 cd	29,18 a	0,53 a
T_{100}	16,40 c	149,08 a	30,40 a	0,45 ab
ANAVA	**	**	**	**
CC	7,33	28,9	21,08	26,81

Temperatura de Hoja (TH); tasas de transpiración (E) Tasa de fotosíntesis neta (PN); Conductividad estomática (cg);
Letras diferentes corresponden a diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la prueba de comparación de medias de Tukey.

TABLA 2.2.9. RESPUESTA DE LA UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON DIVERSAS COMUNIDADES LOCALES DE HFMA. CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES FOLIARES.

	N %	P %	K %	Ca %	Mg %	Na mg/kg	S %
Z1	0,58 cde	0,17 ab	0,82 ab	0,50 c	0,27 ab	0,030 ab	0,38 a
Z2	1,29 abcde	0,19 ab	0,70 ab	0,56 bc	0,26 ab	0,025 ab	0,41 a
G1	1,69 ab	0,20 ab	0,73 ab	0,93 a	0,28 ab	0,030 ab	0,41 a
G2	1,23 abcde	0,14 ab	0,84 ab	0,72 abc	0,32 ab	0,020 b	0,43 a
G3	1,17 abcde	0,16 ab	1,18 a	0,66 bc	0,37 a	0,020 b	0,40 a
G4	1,43 abc	0,18 ab	1,18 a	0,64 bc	0,31 ab	0,020 b	0,39 a
M	0,32 de	0,10 b	1,09 ab	0,59 bc	0,32 ab	0,020 b	0,43 a
A	0,46 cde	0,15 ab	1,23 a	0,65 bc	0,31 ab	0,020 b	0,41 a
C1	1,19 abcde	0,20 ab	1,12 ab	0,73 abc	0,36 a	0,020 b	0,43 a
C2	0,31 e	0,16 ab	0,57 b	0,50 c	0,18 b	0,035 ab	0,40 a
C3	0,45 cde	0,19 ab	0,82 ab	0,65 bc	0,34 ab	0,060 a	0,44 a
A1	0,78 bcde	0,16 ab	1,18 a	0,75 ab	0,34 ab	0,020 b	0,39 a
A2	0,63 cde	0,19 ab	0,78 ab	0,63 bc	0,34 ab	0,035 ab	0,41 a
T-10	0,52 cde	0,09 b	0,44 b	0,51 bc	0,31 ab	0,020 b	0,39 a
T50	1,32 abcd	0,15 ab	0,88 ab	0,63 bc	0,35 ab	0,025 ab	0,40 a
T100	1,85 a	0,22 a	0,94 ab	0,69 abc	0,42 a	0,06 a	0,42 a
ANOVA	**	*	**	**	**	**	ns
CV	34,89	23,61	19,36	12,45	17,91	40,26	7,53

	Fe mg/kg	Cu mg/kg	Mn mg/kg	Zn mg/kg	B mg/kg
Z1	138,50 ef	3,50 cd	52,00 ab	31,50 b	24,68 a
Z2	174,50 def	5,00 ab	48,50 ab	39,50 b	33,67 a
G1	178,00 cdef	4,00 bcd	62,00 ab	85,00 ab	32,18 a
G2	366,50 ab	4,50 abc	57,50 ab	68,00 ab	35,36 a
G3	226,00 bcdef	5,50 a	54,50 ab	70,00 ab	42,56 a
G4	100,64 f	4,50 abc	60,50 ab	31,00 b	41,34 a
M	221,50 bcdef	4,50 abc	43,50 ab	88,00 ab	30,52 a
A	215,05 cdef	4,50 abc	33,50 b	25,00 b	33,06 a
C1	322,50 abc	4,00 bcd	53,50 ab	119,00 a	39,59 a
C2	248,50 bcde	3,00 d	38,50 ab	45,50 b	35,32 a
C3	256,50 bcde	4,00 bcd	59,50 ab	33,50 b	32,71 a
A1	366,50 ab	4,00 bcd	54,50 ab	52,00 ab	39,16 a
A2	244,50 bcdef	3,50 cd	71,00 a	47,50 b	31,22 a
T-10	312,00 abcd	4,50 abc	59,00 ab	40,50 b	30,15 a
T50	275,00 abcde	4,50 abc	71,50 a	49,50 ab	35,67 a
T100	407,00 a	4,00 bcd	70,00 a	88,00 ab	43,78 a
ANOVA	**	**	**	**	ns
CV	19,06	9,14	18,18	40,45	27,04

Letras diferentes representan diferencias significativas de acuerdo a la prueba de comparación de medias de Tukey (p<0,05)

ANOVA * (p<0,05), **(p<0,01)

:

TABLA 2.2.10. RESPUESTA DE UCHUVA EN PRODUCCIÓN A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES LOCALES DE HFMA

Tratamiento	Numero de frutos		Numero de frutos Maduros		Peso de frutos con capacho		Peso de frutos sin capacho	
Z1	147,33	bc	5,17	cdef	272,00	cd	222,11	cde
Z2	164,50	bc	9,17	ab	340,60	ab	282,45	ab
G1	152,83	bc	4,83	cdef	275,86	cd	229,06	cde
G2	138,50	bc	4,00	ef	263,08	cd	215,06	de
G3	143,50	bc	3,83	f	262,32	cd	214,61	de
G4	162,17	bc	8,50	abc	323,38	abc	266,46	bc
A	117,50	c	3,50	f	202,33	e	164,77	f
M	161,47	bc	5,50	bcdef	258,80	cde	211,47	de
C1	164,83	bc	7,67	abcde	268,30	cd	230,45	cde
C2	152,83	bc	5,50	bcdef	297,71	bc	249,38	bcd
C3	182,67	ab	8,33	abcd	294,59	bcd	249,92	bcd
A1	132,00	c	5,17	cdef	271,52	cd	226,32	cde
A2	163,17	bc	4,67	def	288,66	bcd	236,13	cd
T10	163,50	bc	8,00	abcd	232,49	de	182,57	ef
T50	174,00	bc	8,17	abcd	293,64	bcd	234,88	cd
T100	216,67	a	9,67	a	380,47	a	311,74	a
ANOVA	*		**		**		**	
CV	15,8		30,5		11,62		10,71	

Letras diferentes corresponde a diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo a la prueba de comparación de medias de Tukey.

ANOVA * (p<0,05), **(p<0,01)

TABLA 2.2.11. CORRELACIONES ENTRE CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES Y VARIABLES DE LAS COMUNIDADES DE HFMA

A) N, P y S.

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	I. Dominancia		E12		E28		E35	
N***	0,74	***	-0,31	ns	6,51**	0,40	0,01	0,16	-0,12	* 0,07	0,02	* 0,19

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	COL		E20		E22		E32	
P***	0,78	***	0,16	***	0,002	0,07	0,0023	0,32	-0,0005	**0,13	-0,004	0,32

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	E1		E2		E3		E8		E11		E14		E35	
S***	0,99	***	0,42	***	-0,0002	0,14	0,0005	** 0,1606	-0,0005	0,16	0,01	0,13	-0,0016	0,07	-0,01	0,38	0,00	0,23

B) Bases Intercambiables y Sodio

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	Uniformidad Tot		E4		E19		E28		E29		E30		E32		E38		E39	
K ***	1,00	***	2,31	***	-2,22	0,35	0,01	0,13	-0,01	** 0,2	0,01	0,02	-0,01	0,04	0,02	0,03	0,01	0,01	0,01	0,07	-0,01	0,15

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	COL		E7		E19		E20		E22		E35		E45		E46	
Ca	0,39	**	0,61	***											0,01	**0,383				
Mg***	1,00	***	0,30	***	0,00	0,03	0,001	0,05	-0,0001	0,01	0,0003	** 0,0001	0,0003	** 0,0001	0,00	0,13	-0,0023	0,27	-0,003	0,62

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	COL		Frec. Aislamiento		E4		E21		E26		E39		E41		E42	
Na***	1,00	***	0,02	***	0,00	0.0003	-0,00002	0,0001	-0,001	0,15	-0,0001	0,23	0,001	0,51	0,00001	0,02	0,0001	**0,001	0,00001	0,03

:

c- Elementos menores

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	Riqueza Especies		Frec. Aislamiento		I. Dominancia		E4		E5		E20		E22		E25		E36		E43	
Fe ***	1,00	***	440,77	***	1070,51	0,02	-129,90	0,13	-7111,95	0,05	0,29	0,01	3,34	0,01	2,99	0,12	2,44	0,15	-1,64	0,45	3,11	0,18	1,23	0,003

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	COL		msnm		iformidad Total		I. Dominancia		E1		E4		E24		E28		E35		E38		E42	
Cu ***	1,00	***	5,99	***	-0,03	0,04	-0,00001	0,24	-0,20	0,003	9,77	0,38	-0,0006	0,15	-0,01	0,01	0,01	0,0026	-0,003	0,005	0,00	0,0001	0,0002	0,0001	-0,00080	0,17

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	E2		E6		E12		E15		E24		E28		E32		E35		E46	
Mn ***	1,00	***	58,06	***	0,02	0,15	-3,68	0,53	0,05	0,01	0,01	0,00001	1,54	0,23	-0,26	0,02	-0,78	0,05	-0,19	1,00	0,26	0,001

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	msnm		I. Dominancia		E2		E5		E7		E18		E20		E22		E25		E41		E43	
Zn	1,00	***	62,48	***	0,01	0,00	0,01	0,01	0,11	0,01	-4,63	0,20	-0,34	0,01	-0,35	0,20	2,28	0,45	-0,32	0,03	0,32	0,05	0,05	0,0001	-0,22	0,05

VARIABLE	Regresión Múltiple General				Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2	Param	r^2
	R2	SIG	Intercepto	SIG	COL		E7		E13		E17		E18		E42	
B	0,96	***	41,84	***	-0,44	0,18	0,05	0,02	-3,28	0,14	11,87	0,12	-0,07	0,13	0,45	0,37

En todos los casos se presentaron diferencias altamente significativas ($p< 0,01$) para el r^2, con excepción de los casos en que se señalan específicamente diferencias a otros niveles. * ($p< 0,15$ y **$p<0.05$)

1 *G. macrocarpum*
2 *G. brohutii*
3 *G. intraradices*
4 *G. agregatum*
5 *G. irregulare*
6 *G.sinuosum*
7 *G. microcarpus*
8 *Glomus sp-1*
9 *Glomus sp 2.*
10 *Glomus fasciculatum*
11 *Glomus proliferum*
12 *Funneliformis mosseae*
13 *Funneliformis geosporus*
14 *Funneliformis coronatus*
15 *Funneliformis monosporus*
16 *Simioglomus hoi*
17 *Septoglomus constricum*
18 *Claroideoglomus claroideum*
19 *Claroideoglomus etunicatum*
20 *Claroideoglomus drummondii*
21 *Claroideoglomus luteum*
22 *Claroideoglomus walkeri*
23 *Diversispora celata*
24 *Diversispora versiformis*
25 *Entrophospora infrequens*
26 *Entrophospora nevadensis*
27 *Acaulospora longula*
28 *Acaulospora morrowiae*
29 *Acaulospora sp 1*
30 *Acaulospora sp2*
31 *Acaulospora sp 3*
32 *Acaulospora scrobiculata*
33 *Acaulospora rehmii*
34 *Acaulospora spinosa*
35 *Acaulospora denticulata*
36 *Kuklospora colombiana*
37 *Pacispora* sp
38 *Scutellospora sp*
39 *Racocetra tropicana*
40 *Cetraspora pellucida*
41 *Intraspora sp*
42 *Archeospora troppei*
43 *Ambispora sp*
44 *Ambispora appendicula*
45 *Paraglomus occultum*
46 *Paraglomus laccatum*

TABLA 2.2.12. CORRELACIONES ENTRE VARIABLES DE COSECHA Y VARIABLES DE COMUNIDADES LOCALES DE HFMA

VARIABLE	Regresión				Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2
	R2	SIG	nterceptc	SIG	msnm			ABRESP			FREC ESP			E5			E6			E12			E18			E21		
NF	1	***	180,69	***							-0,22	***	0,0009	-1,28	***	0,489							0,016	***	0,0002			
PFCC	1	***	190,79	***	0,068	***	0,628	-5,85	***	0,079										0,497	***	0,243	0,037	***	0,0233	-0,006	**	0,0001
PFSC	1	***	140,89	***	0,03	***	0,622				-2,67	**	0,1045				1,7	***	0,0039	0,467	***	0,189	0,173	***	0,0463			
														G. irregulare			*G.sinuosum*			*F. mosseae*			*C. claroideum*			*C. luteum*		

VARIABLE	Regresión				Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2	Param	SIG	R^2
	R2	SIG	nterceptc	SIG	E25			E26			E29			E31			E36			E41			E43			E46		
NF	1	***	180,69	***				0,479	***	0,086	-4,38	***	0,298				-0,96	***	0,0479				-0,08	***	0,0037	-0,55	***	0,0599
PFCC	1	***	190,79	***										0,379	***	0,004	-0,10	***	0,0007	-0,015	***	0,006				0,029	***	0,0001
PFSC	1	***	140,89	***	-0,02	**	0,0001	-0,2	***	0,003																		
					E. infrequens			*E. nevadensis*			*Acaulospora sp 1*			*Acaulospora sp 3*			*K. colombiana*			*Intraspora sp*			*Ambispora sp*			*P. laccatum*		

:

ANEXO 2.3. ESPECIES

EXPERIMENTO 2. EVALUACIÓN DE MORFO-ESPECIES AISLADAS DE SUELOS DE PLANTACIONES DE UCHUVA EN EL COMPORTAMIENTO AGRONÓMICO DE LA PLANTA, EN LOS PRIMEROS ESTADOS DE DESARROLLO A NIVEL DE INVERNADERO

TABLA 2.3.1 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON CUATRO MORFO-ESPECIES DE HFMA. MUESTREO 1

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)	PN $olCO_2^{-m2.-seg}$	cg $mmolCO_2^{-m2.-seg}$	E $\mu molH_2O^{-m2.-seg}$
1 E1	0,17 d	0,007 b	1,83 cd	15,67 a	0,30 ab	7,30 d	2,67 b	14,00 abc	12,00 ab	2,58 de	0,06 ab	1,60 abc
2 E2	0,27 bcd	0,020 b	3,67 bcd	14,00 a	0,53 ab	11,68 d	3,33 ab	14,67 abc	14,67 a	2,81 de	0,05 b	0,76 c
3 E3	0,45 b	0,037 b	4,17 abc	16,33 a	1,00 ab	23,00 bc	3,67 ab	16,67 ab	16,10 a	6,71 bc	0,11 ab	2,38 ab
4 E4	0,42 bc	0,047 b	4,60 ab	16,67 a	0,47 ab	23,72 b	3,00 ab	18,33 a	17,00 a	4,19 cde	0,08 ab	1,82 abc
5 E 1+2	0,21 cd	0,033 b	2,83 bcd	16,00 a	0,33 ab	22,77 bc	3,33 ab	14,30 abc	13,67 a	1,97 e	0,05 b	1,35 bc
6 E 3+4	0,26 bcd	0,033 b	3,67 bcd	17,33 a	0,77 ab	24,80 b	3,00 ab	16,67 ab	16,67 a	4,78 bcd	0,07 ab	1,70 abc
7 E1+2+3+4	0,25 bcd	0,033 b	2,67 bcd	15,67 a	0,43 ab	26,97 b	3,67 ab	15,00 abc	15,67 a	2,37 de	0,05 b	1,42 bc
8 T_{10}	0,12 d	0,023 b	1,61 d	16,33 a	0,08 a	10,09 d	3,33 ab	5,67 d	7,33 bc	1,42 e	0,08 ab	2,08 ab
9 T_{50}	0,22 cd	0,030 b	3,33 bcd	12,00 a	0,32 ab	15,24 cd	3,67 ab	3,93 d	5,33 c	7,04 ab	0,07 ab	1,48 bc
10 T_{-100}	1,06 a	0,127 a	6,47 a	18,87 a	0,77 ab	38,48 a	4,67 a	4,10 d	6,67 bc	10,07 a	0,12 a	2,78 a
ANOVA	**	**	**	ns	**	**	ns	**	**	**	NS	*
CV	23,42	41,49	24,89	20,69	48,78	15,92	18,5	24,69	16,74	33,31	47,14	35,4

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Transpiración (E); Tasa de Fotosíntesis neta (PN); Conductividad estomática (cg); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.3.2 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON CUATRO ESPECIES DE HFMA. MUESTREO 2

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^{-1})	PFR (g)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)	PN $\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot seg^{-1}$	cg $mmolCO_2 \cdot m^{-2} \cdot seg^{-1}$	E $\mu molH_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$
1 E1	0,64 bcd	0,05 c	6,50 b	21,13 a	1,33 bc	0,53 c	16,67 cd	8,33 a	27,50 abc	18,83 ab	18,42 ab	0,30 abc	4,69 ab
2 E2	0,75 bcd	0,07 bc	7,63 b	32,35 a	1,03 bcd	0,80 bc	20,64 cd	5,33 a	16,50 bcd	16,17 bc	17,73 ab	0,28 bc	4,30 b
3 E3	1,12 ab	0,12 b	7,60 b	31,75 a	0,92 bcd	0,77 bc	31,39 bc	7,07 a	18,83 bcd	20,83 ab	17,73 ab	0,27 bc	5,11 ab
4 E4	0,95 bc	0,08 bc	12,47 a	28,03 a	1,69 ab	1,24 b	35,42 b	7,82 a	42,00 a	22,67 a	20,42 ab	0,31 abc	4,50 ab
5 E 1+2	0,54 cd	0,05 c	6,18 b	25,25 a	0,65 cd	0,54 c	25,69 bcd	5,17 a	32,33 ab	15,67 bc	13,38 ab	0,35 ab	4,73 ab
6 E 3+4	0,65 bcd	0,06 c	8,33 b	28,80 a	1,00 bcd	0,81 bc	28,94 bc	4,50 a	36,37 a	19,00 ab	20,65 ab	0,33 ab	4,56 ab
7 E1+2+3+4	0,60 bcd	0,05 c	6,28 b	26,87 a	0,78 bcd	0,60 c	23,22 cd	5,00 a	30,33 ab	15,73 bc	15,13 ab	0,26 bc	4,40 b
8 T_{10}	0,33 d	0,02 c	4,53 b	25,85 a	0,33 d	0,35 c	15,23 d	4,17 a	7,08 cd	9,17 c	9,15 c	0,18 c	5,06 ab
9 T_{50}	0,44 cd	0,04 c	4,87 b	23,70 a	0,63 cd	0,48 c	20,68 cd	4,67 a	5,73 d	7,38 c	7,33 c	0,22 bc	5,49 a
10 T_{100}	1,62 a	0,20 a	13,80 a	32,48 a	2,45 a	1,82 a	48,33 a	7,17 a	8,95 cd	5,15 bc	23,06 a	0,34 ab	5,33 ab
ANOVA	**	**	**	ns	**	**	**	*	**	**	**	*	NS
CV	39,25	44,25	25,67	26,81	45,75	34,57	22,81	39,52	33,86	19,65	25,5	27,16	16,42

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Tasa de fotosíntesis neta (PN); Conductividad estomática (cg); tasas de transpiración (E)
Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.3.3 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN ESPECIES DE HFMA. MUESTREO 3

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
1 E1	3,55 ab	0,36 ab	26,17 b	55,43 a	2,50 a	2,50 ab	58,10 abcd	10,67 a	44,00 ab	34,00 ab
2 E2	2,31 ab	0,37 ab	26,83 b	55,17 a	2,83 a	1,94 ab	47,29 cde	7,67 a	41,33 ab	30,83 bc
3 E3	4,53 a	0,45 ab	33,50 ab	55,00 a	3,50 a	3,90 a	64,56 abc	9,33 a	54,00 a	40,00 ab
4 E4	5,12 a	0,52 ab	30,83 ab	54,67 a	3,83 a	4,43 a	72,56 a	14,73 a	38,33 a	43,00 a
5 E 1+2	3,82 ab	0,37 ab	28,50 b	54,00 a	2,67 a	3,01 ab	51,92 bcde	10,47 a	29,33 ab	30,67 bc
6 E 3+4	4,16 a	0,43 ab	29,10 b	60,93 a	3,33 a	3,82 ab	53,67 abcd	13,30 a	56,33 a	41,67 ab
7 E1+2+3+4	2,70 ab	0,28 ab	24,67 b	62,67 a	2,00 a	2,00 ab	44,03 de	11,00 a	36,67 ab	36,67 ab
8 T_{10}	0,87 b	0,09 b	14,60 c	53,03 a	1,00 a	1,11 b	31,75 e	9,13 a	9,73 bc	5,33 d
9 T_{50}	2,72 ab	0,32 ab	26,00 b	50,17 a	2,70 a	2,59 ab	50,39 cde	12,00 a	10,33 bc	8,67 d
10 T_{-100}	4,16 a	0,72 a	39,17 a	67,77 a	4,00 a	4,57 a	71,64 ab	15,00 a	16,20 c	9,13 cd
ANOVA	**	*	**	ns	ns	**	**	ns	**	**
CV	68,03	44,15	11,41	14,28	39,97	31,36	12,67	29,73	29,04	12,65

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.3.4 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN ESPECIES DE HFMA. MUESTREO 4

Tratamiento	PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
1 E1	15,81 bc	3,79 abc	55,83 abcd	65,33 ab	35,00 bc	26,42 bcd	156,00 bc	17,33 bc	82,33 ab	51,33 bc
2 E2	15,64 bc	3,71 abc	60,73 abc	60,77 ab	36,67 bc	20,31 bcd	167,14 bc	15,33 c	89,67 a	50,67 c
3 E3	25,06 ab	4,96 a	68,43 ab	49,33 ab	46,00 ab	27,03 bc	225,46 ab	16,67 c	128,33 a	70,00 a
4 E4	27,47 ab	4,02 abc	61,20 abc	55,27 ab	43,67 abc	30,22 b	230,86 ab	18,13 bc	160,00 a	68,33 ab
5 E 1+2	20,69 abc	3,51 bcd	49,40 bcd	55,20 ab	37,33 bc	19,08 cde	136,23 bcd	14,67 c	87,33 ab	48,00 c
6 E 3+4	27,35 ab	3,94 abc	54,07 abcd	48,77 b	47,67 ab	29,06 bc	211,22 ab	28,33 ab	103,63 ab	59,00 abc
7 E1+2+3+4	21,61 abc	3,95 abc	52,07 bcd	49,17 b	40,00 bc	17,22 de	87,20 cd	19,00 bc	83,05 ab	64,63 abc
8 T_{10}	10,90 c	2,17 d	37,07 d	73,60 a	23,33 bc	13,47 e	54,14 d	15,03 c	18,53 c	11,50 d
9 T_{50}	18,12 bc	3,20 cd	46,10 cd	58,70 ab	38,50 bc	23,19 bcd	112,00 cd	18,80 bc	15,33 c	9,00 d
10 T_{-100}	30,36 a	4,68 ab	72,10 a	55,78 ab	64,33 a	45,77 a	299,49 a	33,00 a	11,00 c	13,30 d
ANOVA	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**
CV	20,71	12,8	12,2	14,52	18,1	14,09	19,42	19,42	29,66	11,77

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.3.5 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CONCOMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN ESPECIES DE HFMA. MUESTREO 5

Tratamiento	PFA	PSA	ALT	LR	VR	PFR	AF	NH	ESP	COL
	(g)	(g)	(cm)	(cm)	(cm^3)	(g)	(cm^2)			(%)
1 E1	39,52 bcd	6,00 cd	127,80 ab	66,00 a	51,33 ab	38,13 def	251,68 def	51,07 a	90,00 b	65,67 ab
2 E2	31,99 bcde	5,41 cd	98,30 bc	70,17 a	56,00 ab	33,77 ef	323,47 bcde	52,33 a	88,67 b	61,00 b
3 E3	48,55 b	7,75 bcd	147,53 ab	68,00 a	69,43 a	59,39 ab	453,01 ab	50,00 a	127,00 a	78,67 ab
4 E4	46,54 bc	11,08 ab	152,07 a	78,40 a	65,00 a	42,93 cde	450,08 abc	47,00 a	134,67 a	86,40 a
5 E 1+2	29,25 de	5,52 cd	107,33 abc	74,00 a	46,67 abc	49,21 bcd	303,71 bcde	30,67 a	81,00 b	62,33 b
6 E 3+4	43,78 bcd	9,08 abc	116,27 abc	69,60 a	59,00 ab	54,30 bc	374,40 abcd	42,73 a	108,00 ab	79,50 ab
7 E1+2+3+4	31,43 cde	5,99 cd	101,73 bc	70,87 a	33,33 bc	46,27 cd	210,13 ef	41,07 a	103,67 ab	59,67 b
8 T_{10}	18,56 e	3,93 d	74,00 c	77,53 a	27,53 c	28,39 f	150,43 f	57,33 a	6,00 c	9,17 c
9 T_{50}	35,55 bcd	7,21 cd	101,80 bc	85,33 a	46,03 bc	48,00 cd	302,67 de	48,00 a	8,00 c	9,73 c
10 T_{-100}	70,32 a	12,53 a	152,67 a	90,00 a	73,67 a	67,66 a	521,28 a	54,67 a	8,33 c	8,90 c
ANOVA	**	**	**	ns	**	**	**	ns	**	**
CV	14,41	18,73	14,37	15,66	17,89	8,94	15,37	35,5	14,32	13,07

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05)de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.3.6 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN ESPECIES DE HFMA. CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES

Muestra	N	P	K	Ca	Mg	Na	S	Fe	Cu	Mn	Zn	B
	%	%	%	%	%	mg kg^{-1}	%	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}
E1	0,94 ab	0,18 a	2,86 ab	0,58 abc	0,35 ab	0,14 a	0,46 b	332,03 ab	9,73 cd	37,96 ab	48,11 abc	39,25 abc
E2	0,81 b	0,14 a	3,00 ab	0,79 ab	0,45 a	0,09 a	0,67 b	246,52 bc	10,71 cd	38,93 ab	48,91 abc	50,86 a
E3	1,79 a	0,27 a	2,68 b	0,51 bc	0,32 abc	0,06 a	0,56 b	173,25 cd	9,43 d	36,99 ab	48,67 abc	42,08 abc
E4	1,64 ab	0,28 a	2,89 b	0,46 c	0,27 bc	0,10 a	0,92 a	159,87 cd	10,71 cd	32,12 abc	43,80 bcd	43,82 abc
E1+2	0,89 b	0,16 a	2,99 b	0,52 bc	0,28 bc	0,08 a	0,54 b	184,93 cd	13,63 bc	33,09 abc	60,35 a	38,25 abc
E3+4	1,25 ab	0,21 a	3,21 ab	0,53 bc	0,32 abc	0,10 a	0,55 b	104,15 d	13,63 bc	36,01 ab	53,53 abc	46,83 ab
E1+2+3+4	1,01 ab	0,19 a	2,89 ab	0,63 abc	0,33 abc	0,07 a	0,62 b	184,93 cd	24,33 a	44,77 a	55,48 ab	44,13 ab
T_{10}	0,74 b	0,11 a	2,33 b	0,59 abc	0,22 c	0,03 a	0,50 b	392,01 a	9,71 cd	17,67 c	26,43 e	22,67 bc
T_{50}	1,44 ab	0,22 a	3,14 a	0,67 abc	0,28 bc	0,05 a	0,54 b	422,43 a	9,73 cd	22,39 bc	28,23 ed	28,66 c
T_{100}	1,78 a	0,27 a	4,27 a	0,87 a	0,36 ab	0,06 a	0,66 b	415,12 a	17,52 b	26,13 bc	38,93 cde	44,88 ab
ANOVA	*	ns	**	**	**	ns	**	**	**	***	**	**
CV.	33,92	33.78	14,47	17,35	14,43	58,91	13,81	15,61	10,52	19,08	11,88	17,99

:

ANEXO 2.4- LÍNEAS

ANEXO Ensayo Líneas de *Rhizophagus irregularis*

TABLA 2.4. 1 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* MUESTREO 1

Tratamiento		PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)
1	R1	0,44 b	0,07 b	7,00 a	17,00 a	1,58 ab	9,15 ab	3,33 abc	20,82 a	20,90 a
2	R2	0,24 bcd	0,04 bc	2,80 bc	17,83 a	0,90 b	4,88 cd	2,58 cde	17,67 a	16,88 abc
3	R3	0,11 cd	0,02 c	4,17 b	15,17 a	1,17 ab	2,76 de	3,00 bcd	17,52 a	15,60 abcd
4	R1+2	0,08 cd	0,03 c	1,92 c	17,17 a	0,13 b	1,14 e	1,67 ef	16,00 a	13,17 bcd
5	R1+3	0,27 bcd	0,04 bc	3,42 bc	19,50 a	1,17 ab	6,85 bc	3,67 ab	20,40 a	18,65 ab
6	R2+3	0,27 bcd	0,04 bc	3,50 bc	18,00 a	0,67 b	3,80 de	3,00 bcd	16,83 a	13,82 bcd
7	R1+2+3	0,38 bc	0,05 bc	3,92 b	18,50 a	1,12 ab	4,12 cde	2,17 de	17,50 a	17,32 abc
8	T_{10}	0,06 d	0,03 c	1,80 c	16,33 a	0,13 b	0,93 e	1,17 f	9,03 ab	8,78 cd
9	T_{50}	0,17 bcd	0,04 bc	2,67 bc	18,83 a	0,68 b	3,58 cde	2,83 bcd	10,45 b	9,67 d
10	T_{100}	0,95 a	0,13 a	6,75 a	21,33 a	4,33 a	11,26 a	4,17 a	9,55 b	11,40 de
	ANOVA	**	**	**	NS	**	**	**	**	**
	CV	54,84	37,83	23,49	22,61	2142,26	39,74 a	17,79	17,1	23,51

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL; Tasa de Fotosíntesis Neta (PN); Conductividad estomática (cg); Transpiración (E) Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.4.2 RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* MUESTREO 2

Tratamiento 2		PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)	PN $\mu molCO_2 \cdot m2 \cdot seg$	cg $mmolCO_2 \cdot m2 \cdot seg$	E $\mu molH_2O \cdot m2 \cdot seg$
1	R1	1,63 b	0,18 bc	11,35 b	37,62 ab	3,03 b	2,05 b	37,28 b	5,50 b	31,52 a	37,15 a	28,43 ab	0,48 ab	6,26 abc
2	R2	1,14 bc	0,13 bc	7,77 cd	34,05 ab	2,05 bc	1,51 bc	26,77 bc	5,67 b	19,05 abc	25,70 ab	26,98 abc	0,49 a	6,87 ab
3	R3	0,95 c	0,09 bc	7,58 cd	30,53 ab	1,33 c	1,05 cd	23,81 bc	4,83 b	19,17 abc	27,83 ab	21,39 bcd	0,34 ab	6,27 abc
4	R1+2	0,96 c	0,07 c	8,43 bc	35,73 ab	1,08 cd	0,90 cd	25,21 bc	4,50 bc	20,50 abc	35,67 a	18,56 d	0,30 ab	6,06 abc
5	R1+3	0,96 c	0,11 bc	7,48 cd	38,25 a	1,25 cd	1,01 cd	24,86 bc	4,67 bc	33,03 a	36,10 a	20,44 cd	0,46 ab	7,09 a
6	R2+3	0,84 cd	0,09 bc	8,05 c	37,27 ab	1,38 c	1,05 cd	20,72 cd	4,83 b	26,50 ab	22,30 a	19,51 cd	0,29 b	5,74 bcd
7	R1+2+3	1,11 bc	0,26 b	9,82 bc	33,20 ab	1,50 c	1,10 c	27,70 bc	4,33 bc	26,17 ab	35,27 a	20,98 bcd	0,33 ab	5,40 cd
8	T_{10}	0,28 d	0,03 c	4,63 d	23,35 b	0,27 d	0,27 d	7,19 d	3,17 c	9,68 c	5,67 c	17,17 d	0,36 ab	3,40 e
9	T_{50}	0,90 c	0,09 bc	7,33 cd	31,85 ab	1,15 cd	0,96 cd	25,65 bc	5,00 b	10,70 c	3,43 c	20,68 cd	0,41 ab	4,79 d
10	T_{100}	3,64 a	0,50 a	18,20 a	44,07 a	4,85 a	4,92 a	77,90 a	7,50 a	10,05 c	2,00 c	30,40 a	0,45 ab	6,01 abcd
	ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**
	CV	26,29	60,01	18,3	22,16	29,84	28,56	24,97	16,55	36,76	30,57	17,96	26,24	11,11

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL; Tasa de Fotosíntesis Neta (PN); Conductividad estomática (cg); Transpiración (E) Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.4.3.. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* MUESTREO 3

Tratamiento		PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)
1	R1	10,60 b	1,05 b	17,55 b	43,20 a	8,15 b	4,19 b	111,04 b	8,67 b	51,58 a	55,68 a
2	R2	3,16 cde	0,45 de	9,06 c	42,82 a	5,08 c	2,76 cd	53,05 de	5,67 bcd	33,54 abc	33,02 bc
3	R3	5,68 cd	0,69 bcd	11,77 cd	38,34 ab	4,58 cd	2,64 cd	75,25 cd	6,58 bc	34,84 abc	35,28 bc
4	R1+2	6,89 c	0,88 bc	12,62 c	38,42 ab	6,13 bc	3,03 bcd	88,29 bc	6,42 bc	36,08 abc	38,73 abc
5	R1+3	8,54 c	0,96 bc	13,71 c	37,02 bc	6,59 bc	3,40 bc	109,29 b	8,25 b	46,00 ab	44,10 ab
6	R2+3	1,85 e	0,29 d	7,39 d	45,39 a	2,25 d	2,01 cd	35,79 e	5,83 bcd	26,42 bc	33,93 bc
7	R1+2+3	6,67 c	0,82 bcd	13,14 c	38,25 ab	3,71 d	3,05 bcd	83,49 bc	6,50 bc	45,58 ab	47,83 ab
8	T_{10}	3,79 cd	0,35 d	9,74 d	26,96 c	2,42 d	1,40 d	56,28 de	4,42 c	10,08 d	10,33 d
9	T_{50}	6,61 c	0,97 bc	11,81 cd	34,58 bc	5,63 c	2,33 cd	100,57 b	8,58 b	8,58 d	12,32 d
10	T_{100}	19,26 a	3,36 a	26,56 a	40,68 ab	16,67 a	6,84 a	203,84 a	14,50 a	9,08 d	14,72 d
	ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	CV	50,8	53,31	32,52	19,34	51,81	38,98	52,17	29,25	24,09	22,06

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

TABLA 2.4..4. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* MUESTREO 4

Tratamiento 4		PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm2)	NH	ESP	COL (%)
1	R1	15,85 b	2,74 b	27,77 bc	42,34 abc	7,81 b	5,11 bc	186,70 b	10,00 a	73,61 a	68,02 a
2	R2	4,45 c	0,55 d	13,89 e	44,62 ab	3,73 de	2,94 cd	69,35 d	5,89 b	47,09 b	40,72 bc
3	R3	11,27 bcd	1,27 cd	20,78 cde	39,01 abcd	4,68 cde	2,98 cd	127,53 bcd	7,89 ab	52,02 b	45,47 bc
4	R1+2	11,69 bcd	1,94 bcd	25,18 bcd	38,88 abcd	6,41 bcd	5,04 bc	133,52 bcd	9,44 ab	57,94 ab	46,02 bc
5	R1+3	12,11 bc	2,32 bc	30,72 ab	34,58 bcd	7,20 bc	5,77 b	115,45 bcd	8,00 ab	65,01 ab	50,52 b
6	R2+3	4,74 cd	0,69 d	18,47 cde	40,00 abc	3,53 de	2,29 d	86,83 cd	6,33 ab	49,94 b	38,44 c
7	R1+2+3	11,24 bcd	1,95 bcd	20,40 cde	43,63 ab	5,53 cde	3,98 bcd	152,65 bc	7,33 ab	65,17 ab	49,71 b
8	T_{10}	6,57 cd	0,81 d	13,89 e	28,12 d	3,28 e	2,45 d	80,51 cd	7,81 ab	14,98 c	13,09 d
9	T_{50}	9,15 cd	1,46 cd	17,36 de	31,43 cd	5,59 cde	3,44 cd	127,79 bcd	7,22 ab	17,10 c	13,33 d
10	T_{100}	32,55 a	5,01 a	37,32 a	46,08 a	19,89 a	8,85 a	297,03 a	8,01 ab	21,80 c	10,80 d
	ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	*	**	**
	CV	41,02	48,91	27,07	18,92	28,02	34,41	38,34	33,8	24,7	15,7

Peso Fresco Parte Aérea (PFA); Peso Seco Parte Aérea (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

TABLA 2.4.5. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* MUESTREO 5

Tratamiento 5		PFA (g)	PSA (g)	ALT (cm)	LR (cm)	VR (cm^3)	PFR (g)	AF (cm^2)	NH	ESP	COL (%)
1	R1	58,22 b	7,88 b	67,54 b	46,81 bc	23,13 b	24,07 bcd	1184,52 a	30,27 b	123,53 bc	67,80 bc
2	R2	38,93 cd	4,82 cd	55,17 bc	54,55 b	19,13 b	16,82 cd	778,19 b	24,33 b	79,99 d	47,23 d
3	R3	41,77 bcd	5,00 cd	55,88 bc	48,13 bc	17,13 b	17,16 cd	887,70 ab	23,53 b	86,75 d	53,12 d
4	R1+2	35,98 cd	4,44 cd	54,91 bcd	57,56 b	19,73 b	15,91 cd	689,27 bc	22,93 b	77,51 d	49,08 d
5	R1+3	54,03 bc	6,90 bc	59,05 bc	49,43 bc	21,67 b	30,33 ab	1021,12 ab	31,40 b	160,01 a	75,72 ab
6	R2+3	35,78 cd	3,81 d	40,17 d	49,25 bc	13,93 b	13,48 d	737,85 bc	22,80 b	97,81 cd	62,77 c
7	R1+2+3	51,18 bc	6,93 bc	67,85 b	49,13 bc	26,93 ab	25,23 abc	894,05 ab	26,33 b	125,63 b	80,07 a
8	T_{10}	29,90 d	3,71 d	44,39 cd	38,05 c	19,47 b	19,91 bcd	460,17 c	19,67 b	13,77 e	18,96 e
9	T_{50}	38,04 cd	5,22 cd	55,89 bc	51,75 bc	16,79 b	16,90 cd	721,43 bc	28,40 b	19,92 e	17,35 e
10	T_{100}	84,51 a	14,85 a	85,83 a	70,99 a	40,41 a	36,43 a	1234,15 a	46,20 a	19,25 e	16,05 e
	ANOVA	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	DE	35,02	39,72	21,5	23,06	53,7	44,35	38,07	42,24	27,95	15,56

Peso Fresco Aéreo (PFA); Peso Seco Aéreo (PSA); Altura de Planta (ALT), Longitud Raíz (LR); Volumen Raíz (VR); Peso Fresco de Raíz (PFR); Área Foliar (AF); Número de Hojas (NH); Número de esporas (ESP); % Colonización (COL); Letras diferentes representan diferencias significativas ($p<0,05$) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

Tabla 2.4.7. RESPUESTA DE UCHUVA A LA INOCULACIÓN CON COMUNIDADES ENSAMBLADAS CON BASE EN TRES LÍNEAS INTRA-ESPECÍFICAS DE *Rhizophagus irregularis* . CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES

	N	P	K	Ca	Mg	Na	S	Fe	Cu	Mn	Zn	B
Muestra	%	%	%	%	%	mg kg^{-1}	%	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}
R1	2,39 a	0,21 ab	4,52 a	1,03 a	0,50 a	0,11 a	0,56 a	689,61 a	9,73 c	21,41 ab	42,83 a	29,17 abc
R2	0,83 e	0,16 b	2,96 cd	0,64 bc	0,30 bcd	0,04 b	0,56 a	636,56 ab	24,33 a	21,41 ab	29,20 b	34,88 a
R3	1,16 de	0,19 b	3,69 bc	0,65 bc	0,21 d	0,08 a	0,54 a	227,76 d	8,76 c	15,57 b	30,17 b	21,26 bc
R1+2	2,12 ab	0,18 b	4,22 ab	0,75 abc	0,34 bc	0,09 a	0,75 a	470,12 bc	21,41 ab	16,55 b	32,12 b	29,34 abc
R1+3	1,19 de	0,22 ab	4,76 a	0,96 ab	0,32 bcd	0,06 ab	0,66 a	397,12 cd	11,68 c	25,31 a	12,65 c	29,50 abc
R2+3	1,25 d	0,18 b	3,01 cd	0,68 bc	0,38 ab	0,05 ab	0,51 a	535,17 abc	6,81 c	23,36 ab	30,17 a	24,04 bcd
R1+2+3+4	1,70 c	0,19 b	4,13 ab	0,90 abc	0,39 ab	0,07 a	0,63 a	338,72 cd	8,76 c	19,47 b	49,23 b	31,83 ab
T10	1,04 de	0,21 b	2,66 d	0,62 c	0,25 d	0,05 ab	0,45 a	458,68 bc	9,71 c	18,67 b	26,43 b	19,34 d
T50	1,44 c	0,22 ab	3,14 cd	0,67 bc	0,28 cd	0,05 ab	0,54 a	422,43 cd	11,40 c	22,39 ab	28,23 b	28,66 abc
T100	1,84 bc	0,30 a	4,27 ab	0,87 bc	0,36 bc	0,06 ab	0,59 a	415,12 cd	17,52 b	24,47 a	43,27 a	34,88 a
ANOVA	**	*	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**
	9,37	23,01	7,14	13,35	12,65	46,81	26,94	15,79	14,01	16,23	9,37	11,60

Letras diferentes representan diferencias significativas (p<0,05) de acuerdo con la Prueba de Rango Múltiple de Tukey.

:

5.Bibliografía

Abel S., Ticconi CA. and de la Torre CA. (2002) Phosphate sensing in higher plants. *Physiol. Plant*. 115: 1-8

Abbott LK. (1982) Comparative anatomy of vesicular arbuscular mycorrhizas formed on subterranean clover. *Aust J Bot*. 30: 485-499

Abbott LK. and Gazey C. (1994) An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant Soil*. 159: 69-78

Abbott LK. and Robson AD. (1991) Factors influencing the occurrence of vesicular-mycorrhizas. *Agric Ecosyst Environ*. 35: 121-150

Aguilar-Fernández M., Jaramillo VJ., Varela-Fregoso L. and Gavito ME. (2009) Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza.* 19: 179-186.

Aidar MPM., Carrenho R., and Joly CA. (2004) Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chrono sequence in Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP. *Biota Neotrop*. 4: 1-15.

Akiyama K., Matsuzaki K. and Hayashi H. (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 435: 824-827

Alan C., Gange V., Brown V. and David MA. (2005) Ecological specificity of arbuscular mycorrhizae: Evidence from foliar- and seed-feeding insects. *Ecology*. 86: 603-611.

Alguacil MM., Lumini E., Roldan A., Salinas-Garcia JR., Bonfante P. and Bianciotto V. (2008) The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecol. Appl.* 18: 527-536.

Alkan N., Gadkar V., Yarden O. and Kapulnik Y. (2006) Analysis of quantitative interactions between two species of arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus mosseae* and *G. intraradices*, by real-time PCR. *Applied and Environmental Microbiology*. 7: 4192-4199.

Al-Karaki GN. and Al-Raddad A. (1997) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Mycorrhiza*. 7: 83-88.

Allen MF. (1983) Formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Atriplex gardneri* (Chenopodiaceae): seasonal response in a cold desert. *Mycologia*. 75: 773-776.

Allen MF. (1991) The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Allen EB. and Allen MF. (1990) The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. In: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), Perspectives on Plant Competition, Academic Press, Inc, San Diego, pp. 367–389.

Allen M. and MacMahon JA. (1985) Importance of disturbance on cold desert fungi: comparative microscale dispersion patterns. *Pedobiologia*. 28: 215-224.

Allen MF., Clouse SD., Weinbaum BS., Jeakins S., Friese CF. and Allen EB. (1992) Mycorrhizae and the integration of scales: from molecules to ecosystems. In: Allen, M.F. (Ed.), Mycorrhizal Functioning an Integrative Plant–Fungal Process. Chapman and Hall, New York, pp. 488-515.

Allen EB., Allen MF., Helm DJ., Trappe JM., Molina R. and Rincon E. (1995) Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant Soil.* 170: 47-62.

Alloush GA. and Clark RB. (2001) Maize response to phosphate rock and Arbuscular mycorrhizal fungi in acidic soil. Commun. *Soil Sci. Plant Anal*. 32: 231-254

Alves Da Silva D., De Oliveira Freitas N., Cuenca G., Costa Maia L. and Oehl F. (2008) *Scutellospora pernambucana*, a new fungal species in the *Glomeromycetes* with a diagnostic germination orb. *Mycotaxon*. 106: 361-370

Anderson AJ. (1988) Mycorrhizae-host specificity and recognition. *Phytopathology*. 78: 375-378.

Angelard C., Colard A., Niculita-Hirzel H., Croll D. and Sanders I. (2010) Segregation in a Mycorrhizal Fungus Alters Rice Growth and Symbiosis-Specific Gene Transcription. *Current Biology.* 20 (13): 1216-1221

Angulo R. (2003) Frutales exóticos de clima frío. Bayer CropScience, Bogotá, pp. 27–48.

Arvidsson, J. (1998) Influence of soil texture and organic matter content on bulk density, air content, compression index and crop yield in field and laboratory compression experiments. *Soil and Tillage Research*. 49:159–170.

Arvidsson, J., (1999) Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil.* 208: 9–19.

Aryal UK., Xu HL. and Fujita M. (2003) Rhizobia and AM fungal inoculation improve growth and nutrient uptake of bean plants under organic fertilization. *J. Sustain. Agric.* 21: 29-41

Augé RM. (2000) Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. In: Kapulnik Y and Douds DD Eds. Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands 384 pp.

Augé RM., Schekel KA. and Wample RL. (1986) Osmotic adjustment in leaves of VA mycorrhizal and non-mycorrhizal rose plants in response to drought stress. *Plant Physiology*. 82: 765-770.

Augé RM., Stodola AJW., Brown MS. and Bethlenfalvay GJ. (1992) Stomatal response of mycorrhizal cowpea and soybean to short-term osmotic stress. *New Phytologist*. 120: 117-125.

Avio L., Pellegrino E., Bonari E. and Giovannetti M. (2006) Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks. *New Phytologist.* 172: 347-357

Bago B., Azcón-Aguilar C., Goulet A. and Piche Y. (1998) Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 139: 382-388.

Bago B., Pfeffer PE. and Shachar-Hill Y. (2000) Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiol.* 124: 949-957.

Bago B., Pfeffer PE., Zipfel W., Lammers P. and Shachar-Hill Y. (2002) Tracking metabolism and imaging transport in arbuscular mycorrhizal fungi. Metabolism and transport in AM fungi. *Plant and Soil.* 244:189-197.

Bago B., Zipfel W., Williams RM., Chamberland H., Lafontaine JG., Webb WW. and Piche Y. (1998) *In vivo* studies on the nuclear behavior of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* grown under axenic conditions. *Protoplasma*. 203: 1-15.

Bago B., Zipfel W., Williams RM. and Piché Y. (1999) Nuclei of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by in vivo two-photon microscopy. *Protoplasma.* 209: 77-89.

Bagayoko M., George E., Romheld V. and Buerkert .B. (2000) Effects of mycorrhizae and phosphorus on growth and nutrient uptake of millet, cowpea and sorghum on a West African soil. *J. Agric. Sci.* 135: 399-407.

Barea JM. (1991) Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility. *Advances in Soil Science*. 15: 1-40.
Barea JM., El-Atrach F. and Azcon R. (1991) The role of VA mycorrhizas in improving plant N acquisition from soil as assessed with 15◦N. In: Flitton, C. (Ed), The Use of Stable Isotopes in Plant Nutrition, Soil Fertility and Environmental Studies, Joint IAEA, FAO Division, Vienna, pp. 677–808
Bartholomäus A., De la Rosa A., Santos JO., Acero LE. and Mossbrugger W. (1990) El manto de la tierra – Flora de los Andes. Guía de 150 especies de flora andina. Ed. Lerner, Bogotá.
Barrow N., Malajczuk N. and Shaw T. (1977) A Direct test of the ability of vesicular–arbuscular mycorrhiza to help plants take up fixed soil phosphate. *New Phytol.* 78 (2): 269-276
Bashan Y., Khaosaad T., Salazar BG., Ocampo JA., Wiemken A., Oehl F. and Vierheilig V. (2007) Mycorrhizal characterization of the boojum tree, *Fouquieria columnaris*, an endemic ancient tree from the Baja California Peninsula, Mexico. *Trees.* 21: 329-335
Bayliss G. (1975) The magnolid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders F., Mosse B., Tinker P. (Eds.), Endomycorrhizas. Academic Press, New York and London, pp. 373-389.
Bécard G. and Pfeffer PE. (1993) Status of Nuclear Division in Arbuscular Mycorrhizal Fungi During *In-Vitro* Development. *Protoplasma* 174: 62-68.
Bengough AG. and Mullins CE. (1991) Penetrometer resistance and root elongation rate in two sandy loam soils. *Plant and Soil*. 131: 59–66.
Bentivenga SP., Bever JD. and Morton JB. (1997) Genetic variation of morphological characters within a single isolate of the endomycorrhizal fungus *Glomus clarum* (Glomaceae). *Am. J. Bot*. 84: 1211-1216.
Bethlenfalvay GJ., Brown MS., Franson RL. and Mihara KL. (1989) The glycine-*Glomus-Bradyrhizobium* symbiosis.IX. Nutritional, morphological and physiological response of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus of *Glomus mosseae*. *Physiol. Plant.* 76: 226-232.
Bethlenfalvay GJ. and Linderman RG. (1992) Mycorrhizae in sustainable agriculture. ASA Special Publ. **N**o. 54, Madison, Wisconsin, USA.
Bever J.D. (2002). Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soi*l. 244: 281-290
Bever JD. and Morton J. (1999) Heritable variation and mechanisms of inheritance of spore shape within a population of *Scutellospora pellucida*, an arbuscular mycorrhizal fungus. *American Journal of Botany.* 86: 1209-16
Bever JD., Morton JB., Antonovics J. and Schultz PA. (1996) Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *J. Ecol.* 84: 71-82.
Bi YL., Li XL., Christie P., Hu ZQ. and Wong MH. (2003) Growth and nutrient uptake of arbuscular mycorrhizal maize in different depths of soil overlying coal fly ash. *Chemosphere.* 50: 863-869
Bidartondo MI., Redecker D., Hijri I., Wiemken A., Bruns TD., Dominguez L., Sersic A., Leake JR. and Read DJ. (2002). Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature.* 419**:** 389-392.
Blaszkowski J. (1991) Polish Glomerales VIII. *Scutellospora nodosa*, a new species with Knobby spores. Mycologia. 83(4): 537-542.
Blaszkowski J., Renker C. and Buscot F. (2006) *Glomus drummondii* and *Glomus walkeri,* two new species of arbuscular mycorrhiza fungi (Glomeromycota). *Mycological Research*. 110: 555-566
Blaszkowski J., Czerniawska B., Wubet T., Schafer T., Buscot F. and Renker C. (2008) *Glomus irregulare* a new arbuscular mycorrhizal fungus in the Glomeromyceta. *Mycotaxon*. 106: 247-267.
Bolan NS. (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plant. *Plant Soil.* 134: 189-207
Bonfante P. and Genre A. (2008). Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. Trends in Pl. Sci. 13 (9)
Bonfim JA., Vasconcellos RLF., Stürmer SL.and Cardoso EJ. (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: A gradient of environmental restoration. *Applied Soil Ecology.* 71: 7- 14
Boonlue S., Surapat W., Pukahuta C., Suwanarit P., Suwanarit A. and Morinaga T. (2012) Diversity and efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi in soils from organic chili (*Capsicum frutescens*) farms. *Mycoscience.* (2012) 53: 10-16
Borie F. and Rubio R. (1999) Effects of arbuscular mycorrhizae and liming on growth and mineral acquisition of aluminum tolerant and aluminum-sensitive barley cultivars. Journal of Plant Nutrition. 22:121-137
Borie F., Rubio R., Morales A. and Castillo C. (2000) Relationships between arbuscular mycorrhizal hyphal density and glomalin production with physical and chemical characteristics of soils under no-tillage. Rev.Chil. Hist. Nat. 73: 749-756
Borie F., Rubio R., Rouanet JL., Morales A., Borie G. and Rojas C. (2006) Effects of tillage systems on soil characteristics, glomalin and mycorrhizal propagules in a Chilean Ultisol. *Soil Till.* Res. 88: 253-261.
Borie F., Rubio R., Morales A., Curaqueo G. and Cornejo P. (2010) Arbuscular mycorrhizae in agricultural and forest ecosystems in Chile J. Soil. Sci. Plant. Nutr. 10 (3): 185-206
Bouza C. y Covarrubias D. (2005) Estimación del índice de diversidad de Simpson en sitios de muestreo. *Revista investigación Operacional.* 26 (2):187-197
Braunberger PG., Abbott LK. and Robson AD. (1997) Early vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization in soil collected from an annual clover-based pasture in a Mediterranean environment: soil temperature and timing of autumn rains. *Aust. J. Agric. Res*. 48:103-110
Breuninger M. and Requena N.(2004) Recognition events in AM symbiosis: analysis of fungal gene expression at the early appressorium stage. *Fungal Genetics and Biology*. 41: 794-80
Bronstein JL. (1994) Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol*. 9: 214-217.
Brown MS. and Bethlenfalvay GJ. (1988) The *Glycine–Glomus–Rhizobium* symbiosis. 7. Photosynthetic nutrient-use efficiency in nodulated, mycorrhizal soybeans. *Plant Physiology.* 86: 1292-1297.
Brundrett M. (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv. Ecol. Res*. 21: 171-313.
Brundrett M. and Kendrick B. (1988) The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Can. J. Bot.* 66: 1153-1173

:

Brundrett M. and Kendrick B. (1990) The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytol*. 114: 457-468.

Brundrett M. and Abbott LK. (1995) Mycorrhizal fungus propagules in the jarrah forest.2. Spatial variability in inoculum levels. *New Phytol.* 131: 461-469

Brundrett MC. (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 275-304.

Bryla DR. and Duniway JM. (1997) Water uptake by safflower and wheat roots infected with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 136: 591-601

Buchs W. (2003) Biodiversity and agri-environmental indicators-general scopes and skills with special reference to the habitat level. *Agric. Ecosysyt. Environ*. 98: 35-78.

Bürkert B. and Robson A. (1994) ^{65} Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in a root free sandy soil. *Soil Biol. Biochem.* 26: 1117-1124.

Burrows RL. and Pfleger FL. (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian J. of Botany*. 80**:** 120-130.

Calvente R., Cano C., Ferrol N., Azcón-Aguilar C. and Barea JM. (2004) Analysing natural diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in olive tree (*Olea europaea* L.) plantations and assessment of the effectiveness of native fungal isolates as inoculants for commercial cultivars of olive plantlets. *Applied Soil Ecology*. 26: 11-19

Camprubi A. and Calvet C. (1996) Isolation and screening of mycorrhizal fungi from citrus nurseries and orchards and inoculation studies. *Hort Science*. 31: 363-369.

Cano C. (1996) Manejo de un banco de germoplasma de hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA). En: Guerrero E, editor. Micorrizas. Recurso Biológico del suelo, Bogotá: Editorial Fondo FEN Colombia; p. 125-141

Caproni AL., Franco AA., Berbara RLL., Trufem SB., Granha JR. and Monteiro AB. (2003) Arbuscular mycorrhizal fungi occurrence in revegetated areas after bauxite mining at Porto Trombetas, Pará State, Brazil. *Pesq. Agropec. Brasil*. 38: 1409-1418.

Cardoso I. and Kuyper T. (2006) Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 116: 72-84

Cardoso EJBN., Navarro RB. and Nogueira MA. (2003). Absorção e tranlocaçã de manganê por plantas de soja micorrizadas, sob doses crescentes deste nutriente. *Rev. Bras. Ci. Solo*. 27: 415-423.

Carrenho R., Trufem SFB. and Bononi VLR. (2001) Fungos micorrízicos arbusculares em rizosferas de três espécies de fitobiontes instaladas em área de mata ciliar revegetada. *Acta Bot. Bras.* 15: 115-124.

Castillo C. (2005) Biodiversidad y efectividad de hongos micorrízicos arbusculares en ecosistemas agro-forestales del Centro-Sur de Chile. PhD Thesis in Sciences of Natural Resources, Universidad de La Frontera (Chile), 124 p.

Castillo C., Borie F., Godoy R., Rubio R. and Sieverding E. (2005) Diversity of mycorrhizal plant species and arbuscular mycorrhizal fungi in evergreen forest, deciduous forest and grassland ecosystems of Southern Chile. *J. Appl. Bot. Food Qual*. 80: 40-47.

Castillo C., Rubio R., Rouanet JL. and Borie F. (2006) Early effects of tillage and crop rotation on arbuscular mycorrhizal fungal propagules in an Ultisol. *Biol. Fertil. Soils*. 43: 83-92.

Cavagnaro TR. (2008) The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review. *Plant Soil*. 304: 315-325.

Cavagnaro TR., Smith FA., Smith SE. and Jakobsen I. (2005) Functional diversity in arbuscular mycorrhizas: exploitation of soil patches with different phosphate enrichment differs among fungal species. *Plant Cell Environ.* 28: 642-650.

Cavagnaro T., Jackson, L., Six J., Ferris H., Goyal S., Asami D.*, et al*. (2006) Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability, and soil aggregates in organic tomato production. *Plant Soil*. 282: 209-225

Chia CL., Nishima MS. and Evans DO. (1997) Poha. CTAHR Fact Sheet . Horticultural Commodity No 3. Univ. Hawai. Manoa

Chifflot V., Rivest D., Olivier A., Cogliastro A. and Khasa D. (2009) Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal community structure and spores distribution in tree-based intercropping and forest systems. *Agri. Ecosys. Environ*. 131: 32-39

Clapp JP., Fitter AH. and Young JPW. (1999) Ribosomal small subunit sequence variation within spores of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Scutellospora* sp*. Molecular Ecology.* 8: 915-21

Clapp JP., Rodriguez A. and Dodd JC. (2001) Inter- and intra-isolate rRNA large subunit variation in *Glomus coronatum* spores*. New Phytologist*. 149: 539-54

Clark RB. (1997) Arbuscular mycorrhizal adaption, spore germination, root colonization and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil.* 192: 15-22.

Clark CA., Zeto SK. and 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.

Clark CA., Zobel RW. and Zeto SK. (1999b) Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by of *Panicum virgatum* in acidic soil*. Biol. Fertil. Soil.* 9: 167-196.

Clayton JS. and Bagyaraj DJ. (1984) Vesicular-arbuscular mycorrhizas in submerged aquatic plants of New Zealand. *Aquatic Bot*. 19: 251-262.

Cooper KM. (1984) Physiology of VA mycorrhizal associations. In: Powell, C.L., Bagyaraj, D.G. (Eds.), VA mycorrhiza, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 155–188.

Cornejo P., Azcón-Aguilar C., Barea JM. and Ferreol N. (2004) Temporal temperatura gradient gel electrophoresis (TTGE) as a tool for characterization of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Letters*. 241: 265-270

Cornejo P., Meier S. and Borie F. (2008 a) Utilización de hongos micorrícicos arbusculares como alternativa para la recuperación de suelos contaminados por actividades mineras. *Gestión ambiental*. 16: 13-26

Cornejo P., Sieverding E. and Borie F. (2008b) Arbuscular mycorrhizal communities associated to four metallophytes in a Mediterranean ecosystem affected by cooper mining. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 8: 215-216

Cornejo P., Rubio, R., and Borie F. (2009) Mycorrhizal propagule persistence in a succession of cereals in a disturbed and undisturbed andisol fertilized with two nitrogen sources. *Chilean J. Agric. Res*. 69: 26-434.
Corradi N., Kuhn G. and Sanders IR. (2004) Monophyly of beta-tubulin and H+-ATPase gene variants in *Glomus intraradices*: consequences for molecular evolutionary studies of AM fungal genes. *Fungal Gen. and Biol.* 41: 262-273.
Corradi N. and Sanders IR. (2006) Evolution of the P-type II ATPase gene family in the fungi and presence of structural genomic changes among isolates of *Glomus intraradices*. *BMC Evolutionary Biology* 6
Corradi N., Croll D., Colard A., Kuhn G., Ehinger M. and Sanders IR. (2007) Gene copy number polymorphisms in an arbuscular mycorrhizal fungal population. *Applied and Environmental Microbiology*. 73: 366-369
Corradi N., Ruffner B., Croll D., Colard HA. and Sanders IR. (2009) High-Level Molecular Diversity of Copper-Zinc Superoxide Dismutase Genes among and within Species of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*. 75:1970-1978.
Corrêa A., Cruz C., Pérez-Tienda J. and Ferrol N. (2014) Shedding light onto nutrient responses of arbuscular mycorrhizal plants: nutrient interactions may lead to unpredicted outcomes of the symbiosis. *Plant Science*. http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.01.009.
Costanza R., D'Arge R., De Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Naeem S., O'Neill R., Paruelo J., Raskin RG., Sutton P. and Van Den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature.* 387: 253-260.
Courty PE., Franc A. and Garbaye J. (2008). Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. *Applied and Environmental Microbiology*. 74: 5792-5801.
Courtney KC., Bainard LD., Sikes BA., Koch AM., Maherali H., Klironomos JN. And Hart MM. (2012) Determining a minimum detection threshold in terminal restriction fragment length polymorphism analysis. *J. Microbiol. Methods*. 88: 14-18.
Cowden C. and Peterson C. (2009) A multi-mutualist simulation: applying biological market models to diverse mycorrhizal communities. *Ecological Modelling*. 220: 1522-1533
Cranenbrouck S., Voets L., Bivort C., Renard L., Strullu DS., and Declerck S. (2005) Methodologies for *in vitro* cultivation of arbuscular mycorrhizal fungi with root organs. *Soil Biology*. 4: 341-375.
Criollo EH. e Ibarra CV. (1992) Germinación de la uvilla (*Physalis peruviana*) bajo diferentes grados de madurez y tiempo de almacenamiento. *Act. Hort*. 310: 183-187
Croll D., Wille L., Gamper HA., Mathimaran N., Lammers PJ., Corradi N. and Sanders I. (2008) Genetic diversity and host plant preferences revealed by simple sequence repeat and mitochondrial markers in a population of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*. 178: 672-87
Croll D. and Sanders I. (2009) Recombination in *Glomus intraradices*, a supposed ancient asexual arbuscular mycorrhizal fungus. *BMC Evolutionary Biology*. 9: 13
Croll D., Giovannetti M., Koch AM., Sbrana C., Ehinger M., Lammers P. and Sanders I. (2009) Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*. 181: 924-37
Cruz J., Green C., Watson F., Wilson, M. and Martins-Loucão M.. (2004) Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. *Mycorrhiza*. 14: 177-184.
Cuenca G., De Andrade Z. and Escalante G. (1998) Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient poor tropical soils. *Soil Biol. Biochem*. 30: 711-719.
Cuenca G., Herrera R. and Menesisi E. (1990) Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. *Plant and Soil.* 126: 71-78.
Curaqueo G., Acevedo E., Cornejo P., Seguel A., Rubio R. and Borie F. (2010) Tillage effect on soil organic matter, mycorrhizal hyphae and aggregates in a mediterranean agroecosystem. R*.C. Suelo Nutr. Veg.* 10(1): 12-21.
Curaqueo G., Barea JM., Acevedo E., Rubio R., Cornejo P. and Borie **F.** (2011) Effects of different tillage system on arbuscular mycorrhizal fungal propagules and physical properties in a Mediterranean agroecosystem in central Chile. *Soil and Tillage Res*. 113: 11-18
Daft MJ. and Hogarth BG. (1983) Competitive interactions amongst four species of *Glomus* on maize and onion. *Transactions of the British Mycological Society*. 80: 339-345.
Daniell TJ., Husband R., Fitter AH. and Young JPW. (2001) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing arable crops. *FEMS Microbiol Ecol*. 36: 203-209
Davey ML, Heegaard E., Halvorsen R., Ohlson M. and Kauserud H. (2012) Seasonal trends in the biomass and structure of bryophyte-associated fungal communities explored by 454 pyrosequencing. *New Phytologist*. 195: 844-856.
David-Schwartz R., Badani H., Smadar W., Levy AA., Galili G., Kapulnik Y. (2001) Identification of a novel genetically controlled step in mycorrhizal colonization: plant resistance to infection by fungal spores but not extra-radical hyphae. *The Plant Journal*. 27: 561-569
Davidson DE. and Christensen M. (1977) Root-microfungal and mycorrhizal associations in a short grass prairie. In: The Belowground Eco systems: A synthesis of Plant-associated Processes, ed. J.K. Marshall. P 279-287. Colorado State University Press, Collins, CO.
Davies F., Potter J. and Linderman R. (1992) Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extra-radical hyphae development of pepper plants independently of plant size and nutrient content. *J. Plant Physiol*. 139: 289-294.
Davis EA., Young JL. and Linderman RG. (1983) Soil lime level pH and VA-mycorrhiza effects on growth responses of sweet gum seedlings. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47: 251-256.
de Carvalho F., de Souza F., Carrenho R., de Souza Moreira F., da Conceicao E. and Fernandes G. (2012) The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology.* 52: 9-19
de Oliveira Freitas R., Buscardo E., Nagy L., dos Santos Maciel AS., Carrenho R., Luizão R. (2014) Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological gradient in a Central Amazonian terra firme forest. *Mycorrhiza*. 24: 21-32
del Val C., Barea JM. and Azcón-Aguilar C. (1999) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungus populations in heavy-metal contaminated soils. *Applied and Environmental Microbiology*. 65: 718-723.
Dhillion SS. and Ampornpan L. (1992) The influence of inorganic nutrient fertilization on the growth, nutrient composition and vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of pretransplant rice (*Oryza sativa* L) plants. *Biol. Fertil. Soils*. 3: 85-91.

:

Díaz D. and Honrubia M. (1993) Notes on Glomerales from Spanish semiarid lands. *Nova Hedwigia*. 57: 159-168.
Dighton J., Mason, PA. and Poskitt JM. (1990) Use of P-32 to measure phosphate uptake by birch mycorrhizas. *New Phytol.* 116: 655-661
Diop T., Gueye M., Dreyfus B., Plenchette C. and Strullu DG. (1994) Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acacia albida* Del. in different areas of Senegal. *Appl. Environ.Microbiol*. 60: 3433-3436.
Douds D., Galvez L., Bécard G. and Kapulnik Y.(1998) Regulation of arbuscular mycorrhizal development by plant host and fungus species in alfalfa, New Phytol. 138: 27-35.
Douds D. Jr. and Millner PD. (1999) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ*. 74: 183-193.
Drüge U. and Schönbeck F. (1992) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on transpiration, photosynthesis and growth of flax-*Linum usitatissimum* L. in relation to cytokinin levels. *J. Plant Physiol.* 141: 40-48.
Dumbrell AJ., Nelson M., Helgason T., Dytham C. and Fitter, A.H. (2010) Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: is there a role for stochastic processes? *Journal of Ecology.* 98: 419-428.
Dumbrell AJ., Ashton PD., Aziz N., Feng G., Nelson M., Dytham C., Fitter AH. and Helgason T. (2011) Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist*. 190: 794-804
Duponnois R., Plenchette C., Thioulouse J. and Cadet P. (2001) The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology*. 17: 239-251
Duponnois R., Colombet A., Hien V. and Thioulouse J. (2005) The mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea. Soil Biol. Biochem.* 37: 1460-1468.
Edathil TT-, Manian S. and Udaiyan K. (1996) Interaction of multiple VAM fungal species on root colonization, plant growth and nutrient status of tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 59: 63-68.
Edwards SG., Fitter AH. and Young JPW. (1997) Quantification of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*, within plant roots by competitive polymerase chain reaction. *Mycological Research*. 101: 1440-1444.
Ehinger M., Koch A. and Sanders IR. (2009) Changes in arbuscular mycorrhizal fungal phenotypes and genotypes in response to plant species identity and phosphorus concentration. *New Phytologist.* 184: 412-423
Ellis J., Larsen H. and Boosalis M. (1985) Drought resistance of wheat plants inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Pl. Soil.* 86: 369-378.
Ellouze W., Hamel C., Freire Cruz A., Ishii T., Gan Y., Bouzid S. and St-Arnaud M. (2012) Phytochemicals and spore germination: At the root of AMF host preference? *Applied Soil Ecology*. 60: 98-104
Entry JA., Reeves DW., Mudd E., Lee WJ., Guertal E. and Raper RL. (1996) Influence of compaction from wheel traffic and tillage on arbuscular mycorrhizae infection and nutrient uptake by *Zea mays*. *Plant Soil.* 180: 139-146.
Entry J., Rygiewicz P., Watrud L. and Donnelly P. (2002) Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*. 7: 123-138
Eom A., Hartnett DC. and Wilson G. (2000) Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tall grass prairie. *Oecologia*. 122: 435-444.
Espinal CF., Martínez HJ. y Peña Y. (2005) La cadena de los frutales de exportación en Colombia una mirada global de su estructura y dinámica 1991-2005 Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural Observatorio Agrocadenas Colombia Bogotá, Documento de Trabajo No. 67 http://www.agrocadenas.gov.co, agrocadenas@iica.int
European Commission (2005). Agri-Environment Measures-Overview on General Principles, Types of Measures, and Application. European Commission, DG for Agriculture and Rural Development, 24.
Facelli EA., Smith SE. and Smith FA. (2009) Mycorrhizal symbiosis – overview and new insights into roles of arbuscular mycorrhizas in agro- and natural ecosystems. *Australas. Plant Pathol.* 38: 338-344.
Feldmann F. (1998) The strain-inherent variability of arbuscular mycorrhizal effectiveness: II. Effectiveness of single spores. *Symbiosis*. 25: 131-43
Feldmann F., Kruse W., Boyle C. and Lieberei R. (1998) The strain-inherent variability of arbuscular mycorrhizal effectiveness: I. Development of a test system using *Petroselinum crispum* Hoffm. as host. *Symbiosis.* 25: 115-29
Feng G. and Zhang,T. (2013) Biases during DNA extraction of activated sludge samples revealed by high throughput sequencing. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 97: 4607-4616.
Fernández MA., Jaramillo VJ., Varela-Fregoso L. and Gavito ME. (2009) Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza*. 19: 179-186
Ferrol N., Calvente R., Cano C., Barea JM. And Azcón-Aguilar C. (2004) Analysing arbuscular mycorrhizal fungal diversity in shrub-associated resource islands from a desertification threatened semiarid Mediterranean ecosystem. *Applied Soil Eco*logy 25: 123-133
Fitter A. (1991) Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions *Experientia* 47: 350-355.
Fitter AH. and Meryweather JW. (1992) Why are some plants more mycorrhizal than others? An ecological enquiry. In: Read D; Lewis D; Fitter A and Alexander I. (Eds.). Mycorrhizas in Ecosystems. CAB International, Wallingford, 26–36.
Fischer G. (2000). Crecimiento y desarrollo. En: Flórez VJ, Fischer G y Sora AD (eds.). Producción, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). Bogotá: Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia. p. 9-26.
Fisher MA. and Fule P. (2004) Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. *Forest Ecology and Management*. 200: 293-311
Fitzsimons MS., Miller RM. and Jastrow JD. (2008) Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*- 158: 117-127.
Franke-Snyder M., Douds D., Galvez L., Phillips J., Wagoner P, Drinkwater L. and Morton J. (2001) Diversity of communities of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi present in conventional versus low-input agricultural sites in eastern Pennsylvania, USA. *Appl. Soil Ecol*. 16: 35-48

Furlan V. and Bernier-Cardou M. (1989) Effect of N, P and K on formation of endomycorrhizae, growth and mineral content of onion. *Plant Soil.* 113: 167–-174.
Gadkar V., Schwartz R., Kunik T. and Kapulnik Y. (2001) Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonization. Factors Involved in Host Recognition. *Plant Physiology*. 127: 1493-1499.
Gadkar V., David-Schwartz R., Nagahashi G., Douds DD., Wininger S. and Kapulnik Y. (2003) Root exudate of pmi tomato mutant M161 reduces AM fungal proliferation in vitro. *FEMS Microbiology Letters.* 223: 193-198.
Gamper HA., Young JPW., Jones DL. and Hodge A. (2008) Real-time PCR and microscopy: are the two methods measuring the same unit of arbuscular mycorrhizal fungal abundance? *Fungal Genet Biol.* 45: 581-596
Gamper HA., Walker C. and Schüßler A. (2009) *Diversispora celata* sp. nov: molecular ecology and phylo taxonomy of an inconspicuous arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*. 182: 495-506.
Gange AC., Brown VK. and Sinclair GS. (1993) Vesicular arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Funct. Ecol*. 7: 616-622.
Gange AC. and Ayres RL. (1999) On the relation between arbuscular mycorrhizal colonization and plant benefit. *Oikos* 87 (3): 615 http://dx.doi.org/10.2307/3546829.
Gao X., Kuyper TW., Zou C., Zhang F. and Hoffland E. (2007) Mycorrhizal responsiveness of aerobic rice genotypes is negatively correlated with their zinc uptake when nonmycorrhizal. *Plant Soil*. 290: 283-291.
Garbaye J. (1994). Helper bacteria – a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol*. 128: 197-210.
Gavito ME., Pérez-Castillo D., González-Monterrubio CF., Vieyra-Hernández T.,Martínez-Trujillo M. (2008) High compatibility between arbuscular mycorrhizalfungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza*. 19: 47-60.
Gazey C., Abbott LK. and Robson A. (1992) The rate of development of mycorrhizas affects the onset of sporulation and production of external hyphae by 2 species of *Acaulospora*. *Mycol Res*. 96: 643-650
Gehring C. and Whitham T. (2002) Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences. In: van der Heijden M and Sanders I. (Eds.), Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies, vol. 157.Springer, Berlin, 295-316
Genre A., Chabaud M., Timmers T., Bonfante P. and Barkerb D. (2005) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *M. truncatula* Root Epidermal Cells before Infection *Plant Cell*.17: 3489-3499
Genre A., Chabaud M., Faccio A., Barker D. and Bonfante P. (2008) Prepenetration Apparatus Assembly Precedes and Predicts the Colonization Patterns of Arbuscular Mycorrhizal Fungi within the Root Cortex of Both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant Cell.* 20: 1407-1420
Gerdemann JW. (1968) Vesicular–arbuscular mycorrhizae and plant growth. Ann. Rev. Phytopathol. 6, 397–418.
Gerdemann J. and Nicholson T. (1963) Spores of mycorrhizal *Endogone* species, extracted from soil by wet-sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*. 46: 235-244.
Gerderman J. and Trappe JM. (1974) *Glomus convolutum.* Mycol. Mem. 5:42-44 http://www.lrz.de/~schuessler/amphylo/ http://www.lrz.de /~schuessler/amphylo/species_infos/endogonaceae_in_pacific_north_west/G+T_41-59.PDF
Gianinazzi-Pearson V., Branzanti B. and Gianinazzi S. (1989) *In vitro* enhancement of spore germination and early hyphal growth of a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus by host root exudates and plant flavonoids. *Symbiosis.* 7: 243-255.
Gibson DJ. and Hetrick BAD. (1988) Topographic and fire effects on the composition and abundance of VA mycorrhizal fungi in tall grass prairie. *Mycol.* 80: 433-441.
Giovannetti M. and Mosse B. (1980) An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular infection in roots. *New Phytol.* 84: 489-500
Giovannetti M., Azzolini D. and Citernesi AS. (1999) Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*. 65: 5571-5575
Giovannetti M. (2000) Spore germination and presymbiotic mycelial growth. In: Kapulnik, Y., Douds, D.D. (Eds.), Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Kluwer Academic Publishers, Dortrecht, The Netherlands, pp. 47-68.
Giovannetti M., Fortuna P., Citernesi AS., Morini S. and Nuti MP. (2001) The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* 151: 717-724
Giovannetti M., Sbrana C., Strani P., Agnolucci M., Rinaudo V. and Avio L. (2003) Genetic diversity of isolates of Glomus mosseae from different geographic areas detected by vegetative compatibility testing and biochemical and molecular analysis. *Applied and Environmental Microbiology*. 69: 616-624
Giovannetti M., Sbrana C., Avio L. and Strani P. (2004) Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist.* 164: 175-181
Gorzelak MA., Hambleton S. and Massicotte HB. (2012) Community structure of ericoid mycorrhizas and root-associated fungi of *Vaccinium membranaceum* across an elevation gradient in the Canadian Rocky Mountains. *Fungal Ecol*. 1–10.
Goto B., Alves da Silva G., Costa Maia L., Gomes de Souza R., Coyne D., Lawouin L., Hountondji F. and Oehl F. (2011) *Racocetra tropicana*, a new species in the Glomeromycetes from tropical areas. *Nova Hedwigia*. 92 (1-2): 69-82
Gove JH., G.P. PatiL BF., Swinde L. and Taille C. (1994) "Ecological diversity and Forest management", Handbook of statistics, 12, (eds G. P. Patil and C. R. Rao, ElsevierScience B. V.)
Goverde M., van der Heijden MGA., Wiemken A., Sanders IR. and Erhardt A. (2000) Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia.* 125: 362-369.
Grime P., Mackey L., Hillier SH. and Read DJ. (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature.* 328: 420-422.
Guadarrama P. and Álvarez-Sánchez FJ. (1999) Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*. 8: 267-270.
Guadarrama-Chávez P., Camargo-Ricalde SL., Hernández-Cuevas L., y Castillo S. (2007) Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca,México. *Bol. Soc. Bot. Mex*. 81: 133-139.

:

Guadarrama P., CastillobS., Ramos-Zapatac JA. , Hernandez-Cuevas LV. and Camargo-Ricalde L. (2014) Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia Int. J. Soil Biol*. http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.002 In press.

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

Gustafson DJ. and Casper BB. (2006) Differential host plant performance as a function of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities: experimentally manipulating co-occurring *Glomus* species. *Plant Ecology.* 183: 257-263.

Habte M- and Osorio NW. (2001) Arbuscular Mycorrhizas: Producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum. University of Hawaii, College of Tropical Agriculture and Human Resources, Honolulu, HI, 47 p. (ISBN 1-929325-10-X)

Hamel C. and Smith D. (1991) Interspecific N-transfer and plant development in a mycorrhizal field-grown mixture. *Soil Biol. Biochem*. 23: 661-665

Harley JL. and Smith SE. (1983) Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London

Hart MM. and Forsythe JA. (2012) Using arbuscular mycorrhizal fungi to improve the nutrient quality of crops; nutritional benefits in addition to phosphorus. *Sci.Hortic*. 148: 206-214.

Hart M. and Klironomos J. (2002) Diversity of Arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. In: van der Heijden M and Sanders I. (Eds.), Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies, vol. 157. Springer, Berlin,pp. 225–239.

Hart M. and Reader RJ. (2002) Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*. 153: 335-344.

Hart M. and Reader R. (2005) The role of the external mycelium in early colonization for three arbuscular mycorrhizal fungal species with different colonization strategies. *Pedobiologia*. 49: 269-279.

Hart M., Reader RJ. and Klironomos JN. (2003) Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends Ecol. Evol.* 18: 418-423.

Hartmond U., Schaesberg NV., Graham JH. and Syvertsen JP. (1987) Salinity and flooding stress effects on mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus rootstock seedlings. *Plant Soil.* 104: 37-43.

Hartnett DC. and Wilson GWT. (1999) Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology.* 80: 1187-1195

Haug I., Wubet T., Weiss M., Aguirre N., Webe, M., Gunter S., and Kottke I. (2010) Species-rich but distinct arbuscular mycorrhizal communities in reforestation plots on degraded pastures and in neighboring pristine tropical mountain rain forest. *Tropical Ecology*. 51: 125-148.

Hausmann NT. and Hawkes C. (2010) Order of plant host establishment alters the composition of arbuscular mycorrhizal communities. *Ecology* 91:2333-2343.

Hawkins HJ., Johansen A. and George E. (2000) Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*. 226: 275-285.

Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira MC., Diemer M., Dimitrakopoulos PG., Finn JA., Freitas H., Giller PS., Good J., Harris R., *etal.*. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science.* 286: 1123-1127.

Hector A., Dobson K., Minns A., Bazeley-White E. and Lawton JH. (2001a) Community diversity and invasion resistance: an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecol. Res*. 16: 819-831.

Hector A., Joshi J., Lawler SP., Spehn EM. and Wilby A. (2001b) Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*. 129: 624-628.

Helgason T., Daniell TJ., Husband R., Fitter AH. and Young JP.W (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature*. 394: 431

Helgason T., Fitter AH. and Young JPW (1999) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing *Hyacinthoides non-scripta* (bluebell) in a seminatural woodland. *Mol Ecol*. 8: 659-666

Helgason T., Merryweather JW., Denison J., Wilson P-, Young JPW. and Fitter AH. (2002) Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology.* 90**:** 371-384.

Helgason T., Merryweather JW., Young JPW., Fitter AH. (2007) Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. *J. Ecol.* 95: 623-630

Helgason T. and Fitter A. (2009) Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota) *Journal of Experimental Botany*. 1-16

Hernandez JJ. (1998) Dynamics of transitions between population interactions: a nonlinear interaction alpha-function defined. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 265: 1433-1440.

Hermans C., Hammond JP., White JP and Verbruggen N. (2006) How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation ?. *Trends Plant Sci.* 11: 106-117.

Herre EA., Knowlton N., Mueller UG., Rehner SA. (1999) The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol. Evol.* 14: 49-53.

Herold, A. (1980) Regulation of photosynthesis by sink activity – the missing link. *New Phytologist.* 86: 131-144

Hetrick BAD. and Bloom J. (1983) Vesicular arbuscular mycorrhizal fungi associated with native tall grass prairie and cultivated winter wheat. *Can. J. Bot*. 61: 2140-2146.

Hijri M and Sanders IR. (2005) Low gene copy number shows that arbuscular mycorrhizal fungi inherit genetically different nuclei. *Nature.* 433: 160-163.

Hijri I., Sykorova Z., Oehl F., Ineiche K., Mader P., Wiemken A. and Redecker, D. (2006) Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Molecular Ecology*. 15: 227-2289.

Hobbie SE. (1992) Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol*. 7: 336-339.

Hodge A., Campbell CD. and Fitter AH. (2001) An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature.* 413: 297-299.
Hodge A., Robinson D. and Fitter A. (2000) An arbuscular mycorrhizal inoculum enhances root proliferation in, but not nitrogen capture from, patches in soil. *New Phytol*. 145: 575-584.
Hodge A., Helgason T. and Fitter AH. (2010) Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecol*. 3: 267-273.
Hoeksema JD. and Bruna EM. (2000) Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia*. 125: 321-330.
Hoeksema JD., Chaudhary VB., Gehring CA., Johnson NC., Karst J., Koide RT., Pringle A., Zabinski C., Bever JD., Moore JC., Wilson GWT., Klironomos JN. And Umbanhowar J. (2010) A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecol. Lett*. 13: 394-407.
Hooker JE. and Black KE. (1995) Arbuscular mycorrhizal fungi as components of sustainable soil–plant systems.Crit. *Rev.Biotechnol*. 15: 201-212
Horan DP. and Chilvers GA. (1990) Chemotropism–the key to ectomycorrhizal formation? *New Phytol***.** 116: 297-301.
Horn R. and Lebert M. (1994) Soil compactability and compressibility. In: Soon, S.D., Ouwerkerk, C.van. Eds., Soil Compaction in Crop Production. Elsevier Publishers, Amsterdam, The Netherlands, pp. 45-69
Horton TR. and Bruns TD. (1998) Multi-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *N. Phytol*. 139: 331-339.
Hu S. and Rufty T. (2007) Linking arbuscular mycorrhizal fungi with plant health: mechanisms and challenges. *Phytopathology*. 97: 142
Husband R., HerreEA., Turner SL., Gallery R. and Young JPW. (2002a) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Mol. Ecol*. 11: 2669-2678
Husband R., Herre E. and Young J. (2002*b)* Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal **c**ommunities colonizing seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology.* 42: 131-136.
Hurlbert SH. (1971) The Nonconcept of Species Diversity: a Critique and Alternative Parameters**.** *Ecology*, 52 (4): 577-586.
Huston M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *Am Nat*. 113: 81-102
Ibijbijen J., Urquiaga S. and Ismaili M. (1996) Effect of arbuscular mycorrhizas on uptake of nitrogen by *Brachiaria arrecta* and S*orghum vulgare* from soils labelled for several years with 15N. *New Phytol.* 133 : 487-494
INVAM (**Inter. Culture Collection of Arbuscular/Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi** http://invam.caf. wvu.edu/cultures/ cultsearch.htm
Isayenkov S., Fester T. and Hause B. (2004) Rapid determination of fungal colonization and arbuscule formation in roots of *Medicago truncatula* using real-time (RT) PCR. *Journal of Plant Physiology* 161: 1379-1383.
Jakobsen I. (1995) Transport of phosphorous and carbon in VA mycorrhiza. In: Varma, A., Hock, B. (Eds.), Mycorrhiza Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology. Springer, Berlin, pp. 297–324.
Jakobsen I. (2004) Hyphal fusion to plant species connections-Giant mycelia and community nutrient flow. *New Phytol.* 164: 4-7
Jakobsen I., Abbott LK. and Robson AD. (1992a) External hyphae of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi associated with Trifolium subterraneum L. I. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol.* 120: 371-380.
Jakobsen I., Abbott LK. and Robson AD. (1992b) External hyphae of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi associated *with Trifolium subterraneum* L. 2. Hyphal transport of 32P over defined distances. *New Phytol.* 120: 509-516.
Jansa J., Mozafar A., Kuhn G., Anken T., Ruh R., Sanders IR. and Frossard E. (2003) Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol. Appl*. 13: 1164-1176.
Jansa J., Mozafar A. and Frossard E. (2005) Phosphorus acquisition strategies within arbuscular mycorrhizal fungal community of a single field site. *Plant and Soil*. 276: 163-176.
Jansa J., Smith FA. and Smith SE. (2008) Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytologist.* 177: 779-789.
Jansa J., Thonar C. and Frossard E. (2009) Enhancement of symbiotic benefits through manipulation of the mycorrhizal community composition. A*spect Appl. Biol.* 98: 9-15.
Janos DP. (1980) Vesicular–arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth author. *Ecology*. 61 (1): 151-162.
Jany JL. and Pawlowska TE. (2010) Multinucleate spores contribute to evolutionary longevity of asexual Glomeromycota. *American Naturalist*. 175: 424-435.
Jasper DA., Robson AD. and Abbott LK. (1987) The effect of surface mining on the infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Aust. J. Bot.* 35: 641-652.
Javelle A., Chalot M., Soderstrom B. and Botton B. (1999) Ammonium and methylamine transport by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutes* and ectomycorrhizas. FEMS Microbiol. Ecol. 30, 355–366.
Javaid A. (2009) Arbuscular mycorrhizal mediated nutrition in plants. *J. Plant Nutr.*32: 1595-1618.
Javot H., Pumplin N. and Harrison MJ. (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell and Environment*. 30: 310–322.
Jayachandran K. and Shetty K. (2003) Growth response and phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizae of wet prairie sawgrass. *Aquatic Botany*. 76: 281-290
Jeffries P., Spyropoulos T. and Vardavarkis E. (1988) Vesicular–arbuscular mycorrhizal status of various crops in different agricultural soils of northern Greece. *Biol. Fert. Soils*. 5, 333-337
Jenkins WR. (1964) A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Disease Reporter*. 48: 92.
Jia Y., Gray V. and Straker C. (2004) The influence of rhizobium and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. *Ann. Bot*. 94: 251-258.
Johnson CR. and Hummel RL. (1985) Influence of mycorrhizae and drought stress on growth of *Poncirus x Citrus* seedlings. *Hort. Sci*. 20: 754-755.

:

Johnson D., Vandenkoornhuyse PJ., Leake JR., Gilbert L., Booth RE., Grime JP., Young JPW. and Read DJ. (2003) Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytol*. 161: 503-515.
Johnson D., IJdo M., Genney D., Anderson I. and Alexander I. (2005) How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany.* 56 (417):1751-1760
Johnson NC., Tilman D. and Wedin D. (1992) Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73: 2034–2042.
Johnson NC., Rowland DL., Corkidi L., Egerton-Warburton LM. and Allen EB. (2003) Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology*. 84: 1895-1908.
Johnson NC., Graham JH,. and Smith FA. (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist.* 135: 575-585.
Jones DL., Hodge A. and Kuzyakov Y. (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytol.* 163: 459-480.
Kabir Z. (2005) Tillage or no-tillage: Impact on mycorrhizae. *Can. J. Plant Sci.* 85: 23-29.
Kabir Z., O`Halloran I.P., Fyles J.W. and Hamel C. (1997) Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization : Hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Plant Soil*. 192: 285-293.
Kabir Z., O`Halloran IP., Fyles JW. and Hamel C. (1998) Dynamics of the mycorrhizal symbiosis of corn: effects of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extraradical mycorrhizal hyphae in the field. Agric. Ecosyst. *Environ*. 68: 151-163.
Kahmen A., Renker C., Unsicker SB. and Buchmann N. (2006) Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology* 87: 1244-1255.
Karagiannidis N., Nikolaou N., Ipsilantis I. and Zioziou E. (2007) Effects of different N fertilizers on the activity of Glomus mosseae and on grapevine nutrition and berry composition. *Mycorrhiza* 18: 43-50.
Kaschuk G., Kuyper TW., Leffelaar PA., Hungria M. and Giller KE. (2009) Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biology & Biochemistry*. 41: 1233-1244.
Keely JE. (1980). Endomycorrhizae influence growth of Blackgum seedlings in flooded soils. *Am. J. Bot*. 67: 6-9.
Kernaghan G. (2005). Mycorrhizal diversity: Cause and effect? *Pedobiologia.* 49: 511-520
Kivlin SN., Hawkes CV. and Treseder K. (2011) Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi Soil Biology and Biochemistry. 43: 2294-2303
Kleijn D. and Sutherland WJ. (2003) How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *J. Appl. Ecol*. 40: 947-969.
Klironomos JN., Moutoglis P., Kendrick B. and Widden P. (1993) A comparison of spatial heterogeneity of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in two maple-forest soils. *Can. J. Bot.* 71: 1472-1480.
Klironomos J. (1995) Arbuscular mycorrhizae of *Acer saccharum* in different soil types. *Can. J. Bot*. 73: 1824-1830.
Klironomos J. (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. Ecology 84, 2292–2301.
Koch AM., Kuhn G., Fontanillas P., Fumagalli L., Goudet J. and Sanders IR. (2004) High genetic variability and low local diversity in a population of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proc Natl Acad Sci USA.* 101: 2369-74
Koch AM., Croll D. and Sanders IR. (2006) Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecology Letters*. 9: 103-110.
Kogel K. (2008) Compatible host–microbe interactions: Mechanistic studies enabling future agronomical solutions *J. Pl. Physiol.* 165: 1-8
Koide R. and Elliot G. (1989) Cost, benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecol.* 3: 252-255.
Koide RT., Goff MD. and Dickie IA. (2000) Componente growth efficiencies on mycorrhizal and non mycorrhizal plants. *New Phytologist*. 148: 163-168.
Koske RE. and Gemma JN. (1992) Fungal reactions to plants prior to mycorrhizal formation. In: Allen MF. (Ed.), Mycorrhizal Functioning: An Integrated Plant– Fungal Process. Chapman & Hall, New York, pp. 3–36
Kothari SK., Marschner H. and Römheld V. (1990) Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea may*s L.) in a calcareous soil. *New Phytol.* 116 : 637-645
Kothari SK., Marschner H. and Römheld V. (1991) Effect of a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus and rhizosphere micro-organisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize. *Plant Soil.* 117: 649-655.
Krebs C. (1999) Ecological Methodology, 2da. Edition, Adison Wesley, London.
Krüger M., Stockinger H., Krüger C. and Schüssler A. (2009) DNA-based species level detection of Glomeromycota: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*: 183: 212-223
Krüger M., Krüger C., Walker C., Stockinger H. and Schüssler A. (2012) Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytologist*. 193: 970-984.
Kucey RMN. and Janzen HH. (1987) Effects of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under greenhouse conditions. *Plant Soil.* 104: 71-78.
Kuhn G., Hijri M. and Sanders IR. (2001) Evidence for the evolution of multiple genomes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature.* 414: 745-748
Kwaśna H., Bateman G. and Ward E. (2008) Determining species diversity of microfungal communities in forest tree roots by pure-culture isolation and DNA sequencing. *Applied Soil Ecology*. 40: 44-56
Lambers H., Chapin FS. and Pons TL. (1998) Plant Physiological Ecology. Spring-Verlag, New York.
Lambert D., Baker H. and Cole H. (1979) The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper, and other elements. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43: 976-980.
Landis FC., Gargas A. and Givnish TJ. (2004) Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist.* 164: 493-504.
Leake J., Johnson D., Donnelly D., Muckle G., Boddy L. and Read D. (2004) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can. J. Bot*. 82: 1016-1045.

Lehmann A., Veresoglou S., Leifheit E. and Matthias M.(2014) Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants - A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*. 69: 123-131
Leigh J., Hodge A. and Fitter AH. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*. 181: 199-207.
Lekberg Y., Koide RT., Rohr JR., Aldrich-Wolfe L. and Morton JB. (2007) Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology.* 95: 95-100.
Lerat S., Lapointe L., Piche Y. and Vierheilig H. (2003) Variable carbon sink strength of different *Glomus mosseae* strains colonizing barley roots. *Canadian Journal of Botany*. 81: 886-889.
Levitt J. (1980) Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
Li H., Smith FA., Dickson S., Holloway RE. and Smith SE. (2008) Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytol.* 178: 852-862.
Li XL., George E. and Marschner H. (1991) Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant Soil*: 41–48.
Li XL., George E. and Marschner H. (1997a) Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant Soil.* 136: 41-48.
Li XL., George E., Marschner H. and Zhang JL. (1997b) Phosphorus acquisition from compacted soil by hyphae of a mycorrhizal fungus associated with red clover (*Trifolium pretense)*. *Can. J. Bot.* 75: 723-729.
Li Y., He X. and Zhao L. (2010) Tempo-spatial dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi under clonal plant *Psammochloa villosa* Trin. Bor in Mu Us sand land. *European Journal of Soil Biology* 46: 295-301
Lindahl B., Nilsson R., Tedersoo L., Aberenkov K., Carlsen T., Kjoller R., Kojalg U., Pennanen T., Rosendahl S., Stenlid J. and Kauserud H. (2013) Fungal community analysis by high-throughput sequencing of amplified markers – a user's guide. New Phytologist 199: 288-299
Liu A., Hamel C., Hamilton R., Ma B. and Smith D. (2000) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (Zea mays L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza.* 9: 331-336
Lodge DJ. (1989) The influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo- and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant Soil*. 117: 243-253.
Lodge DJ. (2000) Ecto- or arbuscular mycorrhizas – which are best? *New Phytol*. 146: 353-354.
Lloyd-Macgilp S., Chambers S., Dodd J., Fitter A., Walker C. and Young J. (1996) Diversity of the ribosomal internal transcribed spacers within and among isolates of *Glomus mosseae* and related mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 133: 103-11
Lopes P., Siqueira JO. and Stürmer SD. (2013) Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology*. 71: 72- 80
López-Ráez JA., Charnikhova T., Fernánde, I., Bouwmeester H.and Pozo MJ. (2011) Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *Journal of Plant Physiology*. 168: 294-297.
Loreau M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*. 91: 3-17.
Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime JP., Hector A., Hooper U., Huston A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. and Wardle DA. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science.* 294: 804-808.
Ludwig JA and Reynolds JF. (1988) Statistical ecology: A primer in methods and computing, John Wiley, New York.
MADR. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2002) Uchuva. Perfil de producto No 13. Sistema de Inteligencia de mercados. Corporación Colombia Internacional. Bogotá, Colombia p 12.
Magurran AE. (2004) Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford.
Maherali H. and Klironomos JN., (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*. 316: 1746-1748.
Mandyam K. and Jumpponen A. (2008) Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment. *Mycorrhiza.* 18:145-155
Marschner H. and Dell B. (1994) Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil.* 159: 89-102.
Marschner, H. (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
Marulanda A., Barea JM. and Azcón, R. (2006) An indigenous drought-tolerant strain of *Glomus intraradices* associated with a native bacterium improves water transport and root development in *Retama sphaerocarpa. Mycrobial Ecology*. 52: 670-678.
Mason PA., Musoko MO. and Last FT. (1992) Short-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in *Terminalia* plantations in Cameroon. In: D.J. Read, D.H, Lewis, A.H. Fitter and l.J. Alexander (Editors), Mycorrhizas in Ecosystems. CAB International, UK, pp. 261-267
Matsubara Y. and Harada H. (1996) Effect of constant and diurnally fluctuating temperatures on arbuscular mycorrhizal fungus infection and growth of infected asparagus (*Asparagus officinalis* L) seedlings. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci*. 65: 565-570.
May RM. (1981) Models for two interacting populations. In: May, R.M. (Ed.), Theoretical Ecology: Principles and Applications. Sinauer, Sunderland, pp. 78–104
Medina M. (1991). El cultivo de la uchuva tipo exportación. *Revista Agricultura Tropical*. 28 (2): 55-58.
Mehravaran H., Mozafar A. and Frossard E. (2000) Uptake and partitioning of P-32 and Zn-65 by white clover as affected by eleven isolates of mycorrhizal fungi. *J. Plant Nutr*. 23: 138-1395.
Mengel, K., Kirkby, E.A. (1980) Potassium in crop production. *Adv. Agron*.33: 59-110.
Merryweather, J., Fitter, A. (1998) The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta*. II. Seasonal
Michelsen A. and Rosendahl S. (1990) The effect of VA mycorrhizal fungi, phosphorus and drought stress on the growth of *Acacia nilotica and Leucaena leucocephala* seedlings. *Plant and Soil*. 124: 7-13
Miller P. (2000) Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytol.* 145:145-155.
Miller P. and Sharitz RR. (2000) Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhizal formation influences growth and nutrition of two semi-aquatic species. *Funct. Ecol.* 14: 738-748.

:

Miller R., Miller S., Jastrow S. and Rivetta C. (2002) Mycorrhizal mediated feedbacks influence net carbon gain and nutrient uptake in *Andropogon gerardii*, *New Phytol*.155: 149-162
Ming T. and Hui C. (1999) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on alkaline phosphorus activities on *Hippophae rhamnoides* drought-resistance under water stress conditions. *Trees.* 14: 113-115.
Moebius-Clune DJ., Anderson ZU. and Pawlowska T.(2013) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with a single agronomic plant host across the landscape: The structure of an assemblage. Soil Biology and Biochemistry 64: 181-190
Moebius-Clune D., Moebius-Clune B, van Es H. and Pawlowska T. (2013b) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with a single agronomic plant host across the landscape: Community differentiation along a soil textural gradient *Soil Biology and Biochemistry* 64: 191-199
Mohandas S. (1992) Effects of VAM inoculation on plant growth, nutrient level and root phosphatase activity in papaya (*Carica papaya* cv. Coorg Honey Dew). *Fertilizer Res.* 31: 263-267.
Moreira-Souza M., Trufem SFB., Gomes-da-Costa SM. and Cardoso EJBN. (2003) Arbuscular mycorrizal fungi associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze. *Mycorrhiza.* 13: 211-215.
Moreira M., Baretta D., Tsai SM. and Cardoso EJ. (2009) Arbuscular mycorrhizalfungal communities in native and in replanted Araucaria forest. *Sci. Agric.* 66: 677-684.
Mortimer PE., Pérez-Fernández MA. and Valentine AJ. (2008) The role of Arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris*. Soil Biology & Biochemistry 40, 1019–1027.
Mommer L., Dumbrell AJ., Wagemaker CAM. and Ouborg NJ. (2011) Belowground DNA-based techniques: untangling the network of plant root interactions. *Plant and Soil.* 348: 115-121
Morton FJ. (1987) Cape Gooseberry. In: Fruits of warm climates. Morton F.Edit. Univ. Miami. Media Incorp. Miami. Pp 430-434
Morton FJ. (1988) Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: Classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* 32: 267-324
Morton J. and Benny G. (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order Glomerales, two new suborders Glomineae and Gigasporineae and two new families Acaulosporaceae and Gigasporaceae with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*. 37: 471-491.
Morton J. and Redecker D. (2001) Two new families of Glomerales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia.* 93: 181-195.
Morton JB. and Bentivenga SP. (1994) Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomerales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and non-taxonomic groups. *Plant Soil.* 159: 47-59.
Mosse B. (1959) The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Transactions of the British Mycological Society.* 42: 273-86
Mosse B. (1972a) The influence of soil type and *Endogone* strain on the growth of mycorrhizal plants in phosphate deficient soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol*. 9: 529-537.
Mosse B. (1972b) Effects of different *Endogone* strains on the growth of *Paspalum notatum*. *Nature.* 229, 221-223.
Munkvold L., Kjoller R., Vestberg M., Rosendahl S. and Jakobsen I. (2004) High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 164: 357-364
Munyanziza E., Kehri HK. and Bagyaraj DJ. (1997) Agricultural intensification, soil biodiversity and agro-ecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees. *Applied Soil Ecology*. 6: 77-85
Mummey DL., Antunes PM. and Rillig MC. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi pre-inoculant identity determines community composition in roots. *Soil Biology & Biochemistry*. 41: 1173-1179
Musoko M., Last FT. and Masson PA. (1994) Populations of spores of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed soils of secondary semideciduous moist tropical forest in Cameroon. *Forest Ecol. Manag*. 63: 359-377.
Muthukumar T. and Udaiyan K. (2002) Seasonality of vesicular-arbuscular mycorrhizae in sedges in a semi-arid tropical grassland. *Acta Oecologica*. 23: 337-347
Nadian H., Smith S., Alston A. and Murray R. (1997) Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytol*. 135: 303-311.
Naeem S., Thompson LJ., Lawler SP., Lawton JH. and Woodfin RM. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature.* 368: 734-737.
Neuhauser C. and Fargione J. (2004) A mutualism–parasitism continuum model and its application to plant–mycorrhizae interactions. *Ecological Modelling*. 177: 337-352
Newman E. (1988) Mycorrhizal links between plants: Functioning and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res*. 18: 243-270.
Nogueira MA. and Cardoso EJBN. (2000) Produção de micélio externo por fungos micorrízico arbusculares e crescimento da soja em função de doses de fósforo. *Rev. Bras. Ci. Solo*. 17: 329-338.
Nogueira MA., Magelhaes GC. and Cardoso N. (2004) Manganese toxicity in mycorrhizal and phosphorus-fertilized soybean plants. *J. Plant Nutr.* 27: 141-156.
Noss RF. (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol*. 4: 355-364.
Oehl F., Sieverding E., Ineichen P., Mäder P., Boller T. and Wiemken A. (2003) Impact of Land Use Intensity on the Species Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*. 69 (5): 2816-2824
Oehl F. and Sieverding E. (2004) *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the *Glomeromycetes*. *Journal of Applied Botany.* 78: 72-82.
Oehl F., Sieverding E., Mäder P., Dubois D., Ineichen K., Boller T. and Wiemken A. (2004) Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*. 138:574-583
Oehl F., De Souza A. and Sieverding E. (2008) Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming *Glomeromycetes*. *Mycotaxon*. 106: 311-360

Oehl F., Sieverding E., Ineichen K., Mäder P., Wiemken A. and Boller T. (2009) Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 134: 257-268
Oehl F., Lackzo E., Bogenrieder A., Stahr K, Bösch R, van der Heijden M and Sieverding E. (2010) Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*. 42: 724-738
Oehl F., Jansa J., De Souza A. and Alves da Silva G. (2011a) *Cetraspora helvetica*, a new ornamented species in the *Glomeromycetes* from Swiss agricultural fields. *Mycotaxon*. 114: 71-84
Oehl F., Alves da Silva D., Costa Naia L., Ferreira de Souza N., Viera H. and Alves da Silva G. (2011b) *Orbispora* ge. Nov., ancestral in the *Scutellosporaceae* (*Glomeromycetes*). *Mycotaxon*. 116: 161-169
Oehl F., Sýkorová Z., Blaszkowski J., Sànchez-Castro I., Coyne D., Tchabi A., Lawouin L., Hountondji F. and Alves da Silva G. (2011c) *Acaulospora sieverdingii*, an ecological diverse new fungus in the Glomeromycota, described from lowland temperate Europe and tropical West Africa. *Journal of Applied Botany and Food Quality*. 87: 47-53
Oehl F., da Silva G., Goto B. and Sieverding E. (2011 d) *Glomeromycota*: Three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon*. 116: 78-120
Öpik M., Moora M., Liira J. and Zobel, M. (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*. 94: 778-790.
Öpik M., Metsis M., Daniell TJ., Zobel M. and Moora M. (2009) Largescale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist.* 184: 424-437
Öpik M., Vanatoa A., Vanatoa E., Moora M., Davison J., Kalwij JM., Reie, Ü. and Zobel M. (2010) The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*. 188: 233-241.
Öpik M., Zobel M., Cantero JJ., Davison J., Facelli JM., Hiiesalu I., Jairus T., Kalwij JS., Koorem K., Leal ME., Liira J., Metsis M., Neshataeva V., Paal J., Phosri C., Põlme S., Reier Ü., Saks Ü., Schimann H., Thiéry O., Vasar M. and Moora M. (2013) Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 23: 411-430
Ouimet R., Camiré C. and Furlan V. (1996) Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant Soil*. 179: 207-216.
Pagano MC., Zandavalli RB. and Araújo FS. (2013) Biodiversity of arbuscular mycorrhizas in three vegetational types from the semiarid of Ceará State, Brazil. *Applied Soil Ecolog*. 67: 37-46
Palenzuela J., Ferrol N., Boller T., Azcòn Aguilar C. and Oehl F. (2008) *Otospora bareai*, a new fungal species in the Glomeromycetes from a dolomitic shrub land in Sierra de Baza National Park (Granada, Spain) *Mycologia*. 100 (2): 296-305
Parniske M. (2005) Plant–fungal associations: cue for the branching connection. *Nature.* 435: 750-751.
Parniske M. (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*. 6: 763-775.
Patil GP. and Taile C. (1982)Diversity as a concept and its measurement," *Journal of the American Statistical Association*. 77: 548-567
Pawlowska T. and Taylor J. (2004) Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature.* 427: 733-737.
Peña-Venegas CP., Caronda GL., Arguelles JH. y Arcos A.L. (2007) Micorrizas arbusculares del sur de la Amazonia Colombiana y su relación con algunos factores físico químicos y biológicos del suelo. *Acta Amazonica* 37: 327-336.
Pérez E. (1996) Plantas útiles de Colombia. 5th ed. Cauca: *Cargraphics*. 707- 708
Perry DA., Margolis H., Choquette C., Molina R. and Trappe JM. (1989a) Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. *New Phytol*. 112: 501–511.
Phillips JM. and Hayman DS. (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc. 55*: 158-161
Pickles BJ., Genney DR., Potts JM., Lennon JJ., Anderson IC. and Alexander IJ. (2010) Spatial and temporal ecology of Scots pine ectomycorrhizas. *New Phytologist.* 186: 755-768.
Picone C. (2000) Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*. 32: 734–750. 130.
Pielou EC. (1974) Population and Community Ecology, Principles and Methods.
Plenchette C. and Fardeau JC. (1988) Prélèvement du phosphore par les racines et les mycorhizes. *C.R. Acad. Sci*. 4: 117-123.
Podila GK. (2002) Signaling in mycorrhizal symbioses – elegant mutants lead the way. New Phytol. 154, 541–545
Poireier Y. and Bucher M. (2002) Phosphate transport and homeostaisis in Arabidopsis. In: Somerville CR., Meyerowitz ME. (Eds). Arabidopsis Book. American Society of Plant Biologists, Rockville MD. Pp 1-35
Powell JR., Parrent L., Hart MM., Klironomos JN., Rillig MC. and Maherali H. (2009) Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 276: 4237-4245.
Proctor J. and Woodell SRJ. (1975) The ecology of serpentine soils. *Adv.Ecol. Res*. 9: 255-366.
PROFIAGRO Programa Fitosanitario para el Agro para la mitigación de las Barreras técnicas de acceso a EEUU (2007). Estudio de Factibilidad. Quito, Ecuador
Rabatin SC. (1979) Seasonal and edaphic variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of grasses by *Glomus tenius*. *New Phytol*. 83: 95-102
Rabelo Pereira C., Alves da Silva DK., de Almeida Ferreira AC., Goto BT. and Costa Maia L. (2014) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 185: 245-252.
Raman M. and Mahadevan M. (1996) Mycorrhizal research- a priority in agriculture. In "Concepts in mycorrhizal research" (ed. Mukerji, K.G.) Kluwer, Dordrecht. 41-75
Ramírez M. y Rodríguez A. (2010) Señales de reconocimiento entre plantas y hongos formador es de micorrizas arbusculares. *Revista Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria.* 11 (1): 53-60
Ramírez M. y Rodríguez A. (2012) Mecanismos de defensa y respuestas de las plantas en la interacción micorrícica: una revisión. *Revista Colombiana de Biotecnología.* 14(1): 271-284
Read DJ. (1998) Plants on the web. *Nature.* 396: 22–23.

:

Read DJ., Koucheki HK. and Hodgson J. (1976) Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural systems. I. The occurrence of infection. *New Phytol.* 77: 641-653.
Redecker D., Thierfelder H., Walker C., Werner D. (1997) Restriction analysis of PCR-amplified internal transcribed spacers of ribosomal DNA as a tool for species identification in different genera of the order Glomerales. *Applied and Environmental Microbiology*. 63: 1756-1761.
Redecker D. (2000) Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza*. 10: 73-80
Redecker D., Schüßler A., Stockinger H., Stümer S., Morton J. and Walker C. (2013) An evidence – based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. 23: 515-531.
Redecker D. (2008) Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative(s). 14 January 2008. http://tolweb.org/Glomeromycota/28715/2008.01.14 in The Tree of Life Web Project, http://tolweb.org/
Redhead JF. (1977) Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: species of the endogonaceae and their distribution. *Trans. Brit. Mycol.Soc*. 69: 275-280.
Reeves F. (1985) Survival of VA mycorrhizal fungi-interactions of secondary succession, mycorrhizal dependency in plants, and resource competition. Proceedings of the 6th North American Conference on Mycorrhizae, Bend, OR, 25-29 June 1984. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, pp. 110–113.
Remy W., Taylor TN., Hass H. and Kerp H. (1994) Four hundred million year old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc Natl Acad Sci USA.* 91: 11841-11843
Rengel Z. and Marschner P. (2005) Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. *New Phytol*. 168: 305-312
Requena N., Pérez-Solis E., Azcón-Aguilar C., Jeffries P. and Barea JM. (2001) Management of indigenous plant microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology.* 67: 495-498.
Reynolds H., Hartley A., Vogelsang K., Bever J Schultz P. (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture. *New Phytol.* 167 : 869-880
Rickerl DH., Sancho FO. and Ananth S. (1994) Vesicular arbuscular endomycorrhizal colonization of wetland plants. *J. Environ. Qual*. 23: 913-916.
Robinson-Boyer L., Grzyb I. and Jeffries P. (2009) Shifting the balance from qualitative to quantitative analysis of arbuscular mycorrhizal communities in field soils. *Fungal Ecol*. 2: 1-6
Rodriguez N., Rivera-Calvo C. y Paneque-Torres I. (2005) Efecto de las tecnologías de extracción forestal sobre la diversidad de especies leñosas en ecosistemas de pinares naturales. *Revista Chapingo*. 11 (2): 125-131
Rodríguez T., Sánchez J., Melgarejo LM. Y Caro M. (2009) Efecto de la inoculación con hongos formadores de micorrizas arbusculares sobre plántulas de caucho. *Acta Biol. Colomb.* 14 (3): 31-46
Rodriguez A., Clapp JP. and Dodd JC. (2004) Ribosomal RNA gene sequence diversity in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Journal of Ecology*. 92: 986-989.
Roger A., Getaz M., Rasmann S. and Sanders I. (2013) Identity and combinations of arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence plant resistance and insect preference *Ecological Entomology* 38 (4): 330–338
Romero CR. (1961) Frutos silvestres de Colombia. 2nd ed. Bogotá: San Juan Eudes, 342 p.
Rosendahl S. (2008) Communities, populations and individuals of Arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 178: 253-266.
Rosendahl S. and Matzen HB. (2008) Genetic structure of arbuscular mycorrhizal populations in fallow and cultivated soils. *New Phytologist.* 179: 1154-1161.
Rouphael Y., Cardarelli M., Di Mattia E., Tullio M., Rea E. and Colla G. (2010) Enhancement of alkalinity tolerance in two cucumber genotypes inoculated with an arbuscular mycorrhizal biofertilizer containing Glomus intraradices. *Biol. Fertil. Soils* 46: 499-509.
Roveda G. y Polo C. (2007) Mecanismos de adaptación de maíz asociado a *Glomus* spp en suelos con bajo contenido de Fósforo disponible. *Revista Agronomía Colombiana*. 25 (2): 349-356**.**
Roveda G., Cabra L., Ramírez M. y Peñaranda A. (2007) Efecto de las micorrizas arbusculares sobre la aclimatación y endurecimiento de mora (*Rubus glaucus*). *Revista Corpoica- Ciencia y Tecnología agropecuaria*. 8 (1): 41-49
Roveda G., Peñaranda A., Ramírez M., Baquero I. y Galindo R. (2012) Diagnóstico de la fertilidad química de los suelos de los municipios de Granada y Silvania para la producción de uchuva en Cundinamarca. *Rev. Corpoica, Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. 13 (2): 179-188
Ruzicka D., Hausmann N., Barrios-Masias F., Jackson LE. and Schachtman D. (2011) Trans-criptomic and metabolic responses of mycorrhizal roots to nitrogen patches under field conditions. *Plant Soil.* 350 : 145-162
Ryan M. and Angus J. (2003) Arbuscular mycorrhizae in wheat and field pea crops on alow P soil: increased Zn-uptake but no increase in P-uptake or yield. *Plant Soil*. 250: 225-239
Salazar MR., Jones JW., Chaves B. and Cooman A. (2008) A model for the potential production and dry matter distribution of Cape gooseberry *(Physalis peruviana* L.) *Scientia Horticulturae.* 115: 142-148
Sanders FE., Tinker PB. (1971) Mechanism of absorption of phosphate from soil by endogone mycorrhizas. *Nature*. 233: 278-279.
Sander IR. and Fitter AH. (1992) The ecology and functioning of vesicular arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. 1. Seasonal patterns of mycorrhizal occurrence and morphology. *New Phytologist.* 120: 517-524.
Sanders IR., Altm., Groppe K., Boller T. and Wiemken A. (1995) Identification of ribosomal DNA polymorphisms among and within spores of the Glomerales: application to studies on the genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist.* 130 (3): 419-427
Sanders IR. (2002) Specificity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. In: van der Heijden M., Sanders IR, eds. Mycorrhizal Ecology. Springer, 415-434.
Sanders IR. (2003) Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal simbiosis *TRENDS in Plant Science.* 8 (4)

Sanders IR. (2004) Intraspecific genetic variation in arbuscular mycorrhizal fungi and its consequences for molecular biology, ecology, and development of inoculum. *Canadian Journal of Botany* 82: 1057-62
Sanders IR. and Croll D. (2009) Genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Ann Rev Gen. 43
Santos-Gonzalez JC., Finlay RD. and Tehler A. (2007) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a seminatural grassland. *Applied and Environmental Microbiology* 73: 5613-5623.
Schalamuk .S and Cabello M. (2010) Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia*. 102(2): 261-268. DOI: 10.3852/08-118
Schwarzott D., Schüβler A. (2001) A simple and reliable method for SSU rRNA gene DNA extraction, amplification and cloning from single AM fungal spores. *Mycorrhiza*. 10: 203-207.
Schwarzott D., Walker C., and Schussler A. (2001) *Glomus*, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is nonmonophyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 21: 190 -197.
Schenck NC., Graham SO. and Green NE. (1975) Temperature and light effect on contamination and spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 67, 1189-1192
Schenck NC., Spain J., Sieverding E. and Howeler RH. (1984) Several new and unreported vesiculo arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Colombia. *Mycologia* 78 (4).
Schenck N. and Perez Y. (1988) Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. 2 ed. Florida, Univ. of Florida. 241
Schechter SP. and Bruns TD. (2008) Serpentine and non-serpentine ecotypes of *Collinsia sparsiflora* associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal assemblages. *Mol Ecol* 17:3198-3210
Scheublin TR., Van Logtestijn RSP. And van der Heijden M. (2007) Presence and dentity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. J. Ecol. 95, 631–638
Schnoor T., Lekberg I., Rosendahl S., and Olsson P. (2011) Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza*. 21: 211-220
Schüßler A., Scharzott D. and Walker C. (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research.* 105: 1413-1421.
Schüßler A. and Walker C. (2010) The *Glomeromycota.* A species list with new families and new genera. Arthur Schüßler & Christopher Walker, Gloucester. Published in December 2010 in libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University. Electronic version freely available online at www.amf-phylogeny.com.
Schwartz MW., Brigham CA., Hoeksema JD., Lyons KG., Mills MH- and van Mantgem PJ. (2000) Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia.* 122: 297-305.
Seguel A., Medina J, Rubio R, Cornejo P, Borie F. (2012) Effects of soil aluminum on early arbuscular mycorrhizal colonization of wheat and barley cultivars growing in an andisol. Chilean Journal of Agricultural Research 72(3): 449-455.
Selvam A. and Mahadevan A. (2002) Distribution of mycorrhizas in an abandoned fly ash pond and mined sites of Neyveli Lignite Corporation, Tamil Nadu, India. *Basic Appl. Ecol*. 3: 277-284.
Serralde AM. y Ramírez M. (2004) Análisis de poblaciones de micorrizas en maíz *(Zea mays)* cultivado en suelos ácidos bajo diferentes tratamientos agronómicos. *Revista Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 5(1): 31-40.
Shi P., Abbott LK., Banning NC. and Zhao B. (2012) Comparison of morphological and molecular genetic quantification of relative abundance of arbuscular mycorrhizal fungi within roots. *Mycorrhiza*. 22: 501-513
Sieverding E. and Toro ST. (1987) *Mycotaxon* 28: 209-214
Sieverding, E. (1991). Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems., Dtsch.Gesellschaft für Technische Zusam
Sieverding E. and Oehl F. (2006) Revision of E*ntrophospora* and description of *Kuklospora* and *Intraspora*, two new genera in the arbuscular mycorrhizal *Glomeromycetes*. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 80: 69-81
Sikes BA., Powell JR. and Rillig MC. (2010) Deciphering the relative contributions of multiple functions within plant–microbe symbiosis. *Ecology*.91: 1591-1597
Simard SW., Perry DA., Jones MD., Myrold DD., Durall DM. and Molina R. (1997) Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature.* 388: 579-582.
Simard S. and Durall D. (2004) Mycorrhizal networks: a review of their extent, function and importance. *Can J Bot* .82: 1140-65.
Simon L., Bousquet J., Levesque RC. and Lalonde M. (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature.* 363: 67-69.
Simpson D. and Daft MJ. (1990) Interactions between water stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant Soil.* 121: 179-186.
Singh BK., Nunan N., Ridgway K.P., McNicol J., Young JPW., Daniel, TJ., Prosser JI. and Millard P. (2008). Relationship between assemblages of mycorrhizal fungi and bacteria on grass roots. *Environ. Microbiol.* 10: 534-541.
Siqueira J. and Saggin-Júnior O. (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*. 11 (5): 245–255. http://dx.doi.org/10.1007/s005720100129.
Smith SE. and Gianinazzi-Pearson V. (1988) Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhiza plants. *Ann Rev.Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 39: 221-244.
Smith SE and Read DJ. (1997) Mycorrhizal symbiosis, 2nd Edition. Academic Press, London.
Smith SD and Read DJ. (2008). Mycorrhizal Symbiosis, (Ed 3).Academic Press
Smith SE. and Smith FA. (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia.* 104: 1-13.
Smith M., Hartnett DC. And Wilson GWT. (1999) Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant in tallgrass diversity prairie. *Oecologia.* 121: 574-582.
Smith, F.A., Jakobsen, I., Smith, S.E. (2000) Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytol*. 147: 357-366.

:

Smith SE, Smith FA, Jakobsen I. (2003) Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol.* 133: 16-20

Smith SE., Smith FA. and Jakobsen I. (2004) Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol*. 162: 511-524.

Smith FA., Grace EJ. and Smith SE. (2009) More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*. 182: 347-358.

Souza RG., Maia LC., Sales MF. and Trufem SFB. (2003) Diversidade e potencial de infectivida de fungos micorrízicos arbusculares em área de caatinga na Região de Xingó, Estado de Alagoas, Brasil. *Rev. Bras. Bot*. 26: 49-60.

Stahl PD., Christensen M. (1991) Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: breadth of environmental tolerance. *Mycol. Res.* 95: 300-307.

Stanton ML. (2003). Interacting guilds: moving beyond the pairwise perspective on mutualisms. *American Naturalist*. 162: S10-S23.

Stockinger H., Walker C. and Schussler A. (2009) '*Glomus intraradices* DAOM197198', a model fungus in arbuscular mycorrhiza research, is not *Glomus intraradices*. *New Phytologist*. 183: 1176-1187.

Stover HJ., Thorn RG., Bowle s JM., Bernards MA. and Jacobs CR. (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi and vascular plant species abundance and community structure in tallgrass prairies with varying agricultural disturbance histories. *Applied Soil Ecology*. 60: 61-70

Streitwolf-Engel R., van der Heijden MGA., Wiemken A and Sanders IR. (1997a) The ecological significance of arbuscular mycorrhizal fungal effects on clonal reproduction in plants. *Ecology.* 82: 2846-2859.

Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. and Sanders I. (1997b) Clonal growth traits of two *Prunella* species are determined by co-occurring arbuscular **mycorrhizal** fungi from a calcareous grassland. *Journal of Ecology.* 85**:** 181-191.

Stürmer SL., Siqueira JO. (2008) Diversida de de Fungos Micorrízicos Arbuscularesem Ecossistemas Brasileiros. In: Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O., Brussaard, L. (Eds.), Biodiversidade do Solo em Ecossistemas Brasileiros. Editora UFLA, Lavras, MG,pp. 537**–**583

Stürmer SL. and Siqueira JO. (2011) Species richness and spore abundance of arbus-cular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza*. 21: 255-267.

Stürmer SL; Stürmer R. and Pasqualini D. (2013) Taxonomic diversity and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota) in three maritime sand dunes in Santa Catarina state, south Brazil. *Fungal Ecology*. 6: 27-36

Su YY. and Guo LD. (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi in non grazed, restored and over grazed grassland in the Inner Mongolia steppe. *Mycorrhiza*. 17: 689-693

Subramanian KS., Balakrishnan N. and Senthil N. (2013) Mycorrhizal symbiosis to increase the grain micronutrient content in maize. *Aust. J. Crop Sci.* 7: 900-910.

Sweatt MR. and Davies FT Jr. (1984) Mycorrhizae, water relations, growth, and nutrient uptake of geranium grown under moderately high phosphorus regimes. *J. Am. Soc. Hort. Sci*. 109: 210-213.

Sylvia DM. and Williams SE. (1992) Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress. In: Bethlenfalvay G; Linderman R.Eds. Mycorrhizae in Sustainable Agriculture. *Am. Soc. Agron.* Special Publication Madison, USA. 54: 101-124.

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

Tanja R., Scheublin K., Ridgway P., Young JPW, and. Van Der Heijden M. (2004) Nonlegumes, Legumes, And Root Nodules Harbor Different Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. Applied and Environmental Microbiology: 70 (10): 6240-6246.

Taylor GE. Jr., (1978) Plant and leaf resistance to gaseous air pollution stress. *New Phytol*. 80: 523-534.

Thompson JN. (1988) Variation in interspecific interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 19: 65**–**87.

Thonar C., Schnep, A., Frossard E., Roose T. and Jansa, J. (2011) Traits related to differences in function among three arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil.* 339: 231-245.

Tilman D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology.* 80: 1455-1474.

Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*. 379: 718-720.

Tingey DT. and Taylor GE. Jr. (1982) Variation in plant response to ozone: A conceptual model of physiological events. In: Taylor Jr.,G.E., Pitelka, L.F., Clegg, M.T. Eds, Ecological Genetics and Air Pollution. Springer Verlag, New York, pp. 113-138.

Tingey DT. and Anderson CP. (1991) Physiological basis of differential plant sensitivity to changes in atmospheric quality. In: Taylor Jr.,G.E., Pitelka, L.F., Clegg, M.T. Eds.,Ecological Genetics and Air Pollution. Springer-Verlag, New York, pp. 209-234

Tinker PB. and Nye PH. (2000) Solute movement in the rhizosphere. Oxford: Oxford University Press.

Trillos O., Cotes JM., Medina CL., Lobo M. y Navas A. (2008) Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* l.), en Antioquia (Colombia). *Rev. Bras. Frutic., Jaboticabal* 30 (3): 708-715.

Trufem SFB. (1990) Aspectos ecológicos de fungos vesículo-arbusculares na matatropical úmida da ilha do Cardoso, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 4: 31-45.

Trufem SFB., Malatinszky SMM. and Otomo HS. (1994) Fungos micorrízicos arbusculares em rizosferas de plantas do litoral arenoso do Parque estadual da Ilha do Cardoso, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 8: 219-229

Turnau KZ., Miszalki Z., Trouvelot A., Bonfante P. and Gianinazzi S. (1996) *Oxalis acetosella* as a monitoring plant on highly polluted soils. En: Azcón-Aguilar C & JM Barea (eds) Mycorrhizae in integrated systems, from genes to plant development: 479-482. European Commission, Luxembourg. 689 pp.

Uhlmann E., Görke C., Petersen A. and Oberwinkler F. (2004) Arbuscular mycorrhizae from semiarid regions of Namibia. *Canadian Journal of Botany.* 82: 645-653.

Uibopuu A., Moora M., Saks Ü., Daniell T., ZobelM. And Öpik M. (2009) Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest under storey plant species. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2141-2146

United Nations. (1992). Convention on Biological Diversity. Rio de Janeiro.
Usuaga CE., Castañeda DA. y Franco AE (2008) Multiplicación de hongos Micorriza arbuscular (HMA) y efecto de la micorrización en plantas micropropagadas de banano (Musa AAA Cv. Gran Enano) (Musaceae). *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín* 61(1):4279-4290.
Vandenkoornhuyse P., Husband R., Daniell T., Watson I., Duck J., Fitter A and Young J. (2002) Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Mol. Ecol.* 11: 1555-1564.
Vandenkoornhuyse P., Ridgway KP., Watson IJ., Fitter AH. and Young JPW. (2003) Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Mol. Ecol.* 12: 3085-3095.
Van der Heijden M. (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search for underlying mechanisms and general principals. In: van der Heijden M and Sanders I. Eds. Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies, vol. 157. Springer, Berlin, pp. 243–261.
van der Heijden M. (2010) Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology*. 91: 1163-1171.
Van der Heijden M. and Sanders I. (2002) Mycorrhizal ecology ecological Studies, 157. Springer
van der Heijden M. and Scheublin T. (2007) Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytol*. 174: 24-250.
van der Heijden MGA., Boller T., Wiemken A. and Sanders I. (1998*a)* Different arbuscular **mycorrhizal** fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*. 79: 2082-2091.
van der Heijden M., Klironomos J., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I (1998b*)* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396**,** 69–72.
van der Heijden M., Streitwolf-Engel R., Riedl R., Siegrist S., Neudecker A., Ineichen K., Boller T., Wiemken A. and Sanders IR., (2006) The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist* 172: 739-752.
Velandia, D. (2006) Evaluación y caracterización de micorrizas arbusculares asociadas a yuca (*Manihot esculenta*) en dos regiones de la amazonia colombiana. Trabajo de Grado. Facultad de Ciencias, Microbiología Agrícola y Veterinaria. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
Verbruggen E. and Kiers ET (2010) Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems Evolutionary Applications ISSN 1752-4571
Veresoglou SD., Shaw LJ. and Sen R. (2010) *Glomus intraradices and Gigaspora margarita* arbuscular mycorrhizal associations differentially affect nitrogen and potassium nutrition of *Plantago lanceolata* in a low fertility dune soil. *Plant Soil.* 340: 481-490.
Veresoglou SD. and Halley JW. (2012) A model that explains diversity patterns of arbuscular mycorrhizas. *Ecological Modelling*. 231: 146-152
Vierheilig H. and Piché Y. (2002) Signaling in arbuscular mycorrhiza: facts and hypotheses. In: Manthey J, Buslig B, eds. Flavonoids in the living system. New York: Plenum Press
Violi HA., Barrientos-Priego A., Wright SF., Escamilla-Prado E., Morton JB., Menge JA. and Lovatt CJ. (2008) Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Manage*.254: 276–290
Vogelsang KM., Reynolds HL., Bever JD. (2006) Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytol*. 172: 554-562.
Walker C. (1983) Taxonomic concepts in the Endogonaceae: spore wall characteristics in species descriptions. *Mycotaxon* 18, 443-455
Walker C. and Schüßler A. (2004) Nomenclatural clarifications and new taxa in the Glomeromycota. *Mycol. Res.* 108
Walker BH. (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol*. 6: 18-23.
Walker BH., Kinzig A. and Langridge J. (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 2: 95-113.
Wang YY., Vestberg M., Walker C., Hurme T., Zhang X. And Lindstrom K. (2008) Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza*. 18: 59-68.
Wardle DA., Bonner KI. and Nicholson KS. (1997) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos.* 79: 247-258.
Wardle DA., Bardgett RD., Klironomos JN., Setälä H., van der Putten WH. And Wall DH. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*. 304: 1629-1633.
Wetzel PR. and van der Valk AG. (1996) Vesicular-arbuscular mycorrhizae in prairie pothole wetland vegetation in Iowa and North Dakota. *Can. J. Bot*. 74: 883-890.
Wetzel K., Silva G., Matczinski U., Oehl F. and Fester T. (2014) Superior differentiation of arbuscular mycorrhizal fungal communities from till and no-till plots by morphological spore -identification when compared to T-RFLP. *Soil Biology & Biochemistry.* 1-9 *Soil Biology & Biochemistry* . http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.033
Wilson J., Ingleby K., Mason PA., Ibrahim K. and Lawson GJ. (1992) Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Coˆte d'Ivoire. In: Read, D.J., Lewis, D.H., Fitter, H.J., Alexander, I.J. (Eds.), Mycorrhizas in Ecosystems. CAB International, London, pp. 268–275.
Wilson GWT. and Hartnett DC. (1997) Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *Am. J. Bot*. 84: 478-482.
Wilson GWT. and Hartnett DC. (1998) Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *Am. J. Bot.* 85: 173-1738
Wilde P., Manal A., Stodden M., Sieverding E., Hildebrandt U. and Bothe H. (2009) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soils of two salt marshes. *Environ Microbiol.* 11:1548-1561
Winkelmann G. (2007.) Ecology of siderophores with special reference to the fungi. *Biometals* 20: 379-392

:

Wohl DL., Arora S. and Gladstone JR. (2004) Functional redundancy supports biodiversity and ecosystem function in a closed and constant environment. *Ecology.* 85: 1534-1540.
Wolfe BE., Weishample PA. and Klironomos JN. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *J. Ecol*. 94: 905-914
Wright DP., Read DJ. and Scholes J.D. (1998a) Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant Cell & Environment* 21: 881-891.
Wright DP., Scholes J.D. and Read DJ. (1998b) Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of Trifolium repens L. *Plant Cell & Environment*. 21: 209-216
Wu B., Nara K. and Hogetsu T. (1999) Competition between ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus densiflora*. Mycorrhiza 9, 151–159.
Xiaohong L. and Koide R. (1994) The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytol*. 128: 211–218.
Yano K., Yamauchi A., Iijima M. and Kono Y. (1998) Arbuscular mycorrhizal formation in undisturbed soil counteracts compacted soil stress for pigion pea. *Appl. Soil. Ecol.* 10: 95-102.
Yin X. and van Laar HH. (2005) Crop Systems Dynamics – an Ecophysiological Simulation Model for Genotype-by-environment Interaction. Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
Yoo G. and Wander MM. (2006) Influence of tillage practices on soil structural controls over carbon mineralization. *Soil Science Society of America Journal*. 70: 651–659.
Young JPW. (2008) The genetic diversity of intraterrestrial aliens. *New Phytol.* 178: 465-8
Young JPW. (2009) Kissing cousins: mycorrhizal fungi get together. *New Phytologist.* 181: 751-3
Young JPW. (2012) A molecular guide to the taxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 193: 823-826.
Zandavalli RB., Stürmer SL. And Dillenburg LR. (2008) Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in forests with Araucaria in Southern Brazil. *Hoehnea* 35: 63-68.
Zangaro W. and Moreira M. (2010) Micorrizas arbusculares nos biomas Floresta Atlântica e Floresta de Araucária. In: Siqueira, J.O., de Souza, F.A., Cardoso, E.J.B.N., Tsai,S.M. (Eds.), Micorrizas 30 anos de pesquisa no Brasil. UFLA, Lavras, pp. 279–310.
Zhang Y., Guo LD., Guo L., Liu RJ. and Zhang Y. (2004) Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant and Soil*. 261: 257-263.
Zhao D. and Zhao Z. (2007) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fugi in the hot-dry valley of the Jinsha River, southwest China . *Applied Soil Ecology*. 37 (2): 118-128
Zhu YG., Laidlawb AS., Christie P. and Hammond M. (2001) The specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in perennial ryegrass–white clover pasture. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 77: 211-218