



Biomasa de raíces finas y micorrizas arbusculares en tres humedales altoandinos del sur de Ecuador con distinto grado de perturbación

Diana Silva¹ , Carolina Kalinhoff^{1,*} , María Gabriela Camargo-Mora² , Omar Antonio Guerrero³

(1) Departamento de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, 1101608 Loja, Ecuador.

(2) Departamento de Arquitectura y Urbanismo, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, 1101608 Loja, Ecuador.

(3) Departamento de Geociencias, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, 1101608 Loja, Ecuador.

* Autora de correspondencia: Carolina Kalinhoff [cgkalinhoff@utpl.edu.ec]

> Recibido el 21 de julio de 2022 - Aceptado el 08 de marzo de 2023

Como citar: Silva, D., Kalinhoff, C., Camargo-Mora, M.G., Guerrero, O.A. 2023. Biomasa de raíces finas y micorrizas arbusculares en tres humedales altoandinos del sur de Ecuador con distinto grado de perturbación. *Ecosistemas* 32(1): 2429. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2429>

Biomasa de raíces finas y micorrizas arbusculares en tres humedales altoandinos del sur de Ecuador con distinto grado de perturbación

Resumen: Las raíces finas, y los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) representan estrategias alternativas en la construcción de superficies absorbentes subterráneas, que a su vez constituyen rasgos funcionales clave para los humedales altoandinos. En este trabajo, se comparó la biomasa de raíces finas, el porcentaje, y la anatomía de colonización por HMA en tres humedales (>3000 m.s.n.m.): 1) Jimbura-Amaluza, 2) Tres Lagunas-Yacuambi, y 3) Chinchilla-Saraguro a tres profundidades del suelo (0-10, 10-20 y 20-30 cm). El grado de perturbación geo ecológica relativa es alto en Chinchilla-Saraguro medio en Tres Lagunas-Yacuambi, y bajo en Jimbura-Amaluza. La profundidad tuvo un efecto significativo sobre la biomasa de raíces finas, pero no sobre la colonización micorrícica. La biomasa de raíces finas de 0-10 cm de profundidad en Jimbura-Amaluza fue 57% mayor que en Tres Lagunas-Yacuambi, y 66.7% mayor que en Chinchilla-Saraguro. La colonización micorrícica fue significativamente mayor en los humedales más conservados, que en el humedal menos conservado (Chinchilla-Saraguro). La presencia exclusiva de colonización micorrícica tipo Paris en los tres humedales, coincide con reportes previos en ecosistemas alpinos, y en numerosas plantas con micoheterotrofia parcial (aporte suplementario de carbohidratos provenientes del hongo, en beneficio de la planta). Adicionalmente, en el presente estudio se observaron hongos septados oscuros (HSO) conjuntamente con los HMA, al igual que en otros ecosistemas de gran altitud con condiciones extremas de temperatura, humedad, y radiación. Nuestros resultados mostraron que la biomasa de raíces finas en los primeros centímetros del suelo es altamente susceptible a las perturbaciones, mientras que la colonización micorrícica es menos susceptible. Este estudio contribuye a la comprensión del impacto de las perturbaciones sobre los humedales altoandinos, y proporciona evidencia de la presencia de interacciones bióticas clave para su funcionamiento y sustentabilidad.

Palabras clave: hongos micorrícicos; páramo; perturbación; raíces finas

Fine roots biomass and arbuscular mycorrhizae in three high Andean wetlands of southern Ecuador with different degrees of disturbance

Abstract: Fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) represent alternative strategies in the construction of underground absorbent surfaces, which in turn constitute key functional features for high Andean wetlands. In this work, the biomass of fine roots, the percentage, and the anatomy of colonization by AMF were compared in three wetlands (>3000 m.s.n.m.): 1) Jimbura-Amaluza, 2) Tres Lagunas-Yacuambi, and 3) Chinchilla-Saraguro at three soil depths (0-10, 10-20 and 20-30 cm). The degree of relative geo-ecological disturbance is high in Chinchilla-Saraguro, medium in Tres Lagunas-Yacuambi, and low in Jimbura-Amaluza. Depth had a significant effect on fine root biomass, but not on mycorrhizal colonization. Fine root biomass from 0-10 cm depth at Jimbura-Amaluza was 57% higher than at Tres Lagunas-Yacuambi, and 66.7% higher than at Chinchilla-Saraguro. Mycorrhizal colonization was significantly higher in the most conserved wetlands, than in the least conserved wetland (Chinchilla-Saraguro). The exclusive presence of Paris-type mycorrhizal colonization in the three wetlands coincides with previous reports in alpine ecosystems, and in numerous plants with partial mycoheterotrophy (supplemental supply of carbohydrates from the fungus, for the benefit of the plant). Additionally, in the present study dark septate fungi (HSO) were observed together with AMF, as well as in other high-altitude ecosystems with extreme conditions of temperature, humidity, and radiation. Our results showed that the fine root biomass in the top few centimeters of the soil is highly susceptible to disturbance, while mycorrhizal colonization is less susceptible. This study contributes to the understanding of the impact of disturbances on high Andean wetlands, and provides evidence of the presence of key biotic interactions for their functioning and sustainability.

Keywords: mycorrhizal fungi; paramo; disturbance; fine roots

Introducción

Los humedales altoandinos son de gran importancia económica y social, porque almacenan y regulan el agua que fluye aguas abajo desde la cima de estos ecosistemas fluviales montanos. Solo en Ecuador más de tres millones de personas se benefician del suministro de agua del páramo para consumo humano, riego de suelos agrícolas, y generación hidroeléctrica (Forsgren et al. 2015). Los humedales de montaña actúan como reguladores y depuradores

hídricos, almacenan grandes cantidades de agua y carbono, controlan la erosión del suelo, y mantienen una diversidad biológica única caracterizada por un alto nivel de endemismo (Fonkén 2014; Passuni y Fonkén 2015). Además, los humedales altoandinos presentan una gran fragilidad debido a su lenta capacidad de respuesta ante perturbaciones (Convención Ramsar 2005). Cualquier alteración en el funcionamiento de estos ecosistemas (en particular de su hidrología), genera fuertes impactos y degradación (Valencia Rojas y Figueroa Casas 2015).

Las actividades humanas como el pastoreo de ganado, el cultivo, la deforestación y la construcción de carreteras exponen al suelo a impactos climáticos negativos, disminuyendo la actividad microbiana y la producción de materia orgánica (Crespo et al. 2010; Valencia Rojas y Figueroa Casas 2015). Un componente microbiano clave de la rizosfera son los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) que forman simbiosis con alrededor del 80% de las especies vegetales (Zhang et al. 2014; Wang et al. 2015; Avila-Salem et al. 2020). Los HMA pertenecen al phylum Glomeromycota, un grupo de simbiosis altamente especializados biótrofos obligados de las plantas (Lanfranco et al. 2016). Actualmente se sabe que los HMA se han reproducido de forma asexual durante más de 500 millones de años, pero se han descubierto regiones genómicas y organizaciones nucleares vinculadas con la reproducción sexual (Riley y Corradi 2013; Yildirim et al. 2020). En la simbiosis los HMA reciben monosacáridos y lípidos de la planta hospedera (Rich et al. 2017), y la planta mejora el balance hídrico, la nutrición mineral, y adquiere una mayor resistencia a condiciones ambientales estresantes (Santander et al. 2017; Bukovská et al. 2021). El ciclo de vida de los HMA comienza con la germinación de propágulos (raíces infectadas, esporas y micelio externo) y de la colonización interna de las raíces vivas de sus hospederos (Parniske 2008). En la fase intraradicular se desarrollan estructuras típicas del hongo: Arbusculos, vesículas, y enrollados hifales. Los arbusculos son una interfaz de intercambio de nutrientes entre ambos simbiosis (Harrison 2005), las vesículas almacenan reservas en forma de lípidos y fósforo (Olsson et al. 2011), y los enrollados hifales pueden contener arbusculos, y cumplir la misma función de estos (Smith y Smith 2011). El ciclo de vida de los HMA culmina con el crecimiento de un micelio que se extiende desde la raíz colonizada hacia el suelo (fase extraradicular); produciendo nuevas esporas, y aumentando el área de exploración del suelo para la captación de agua y nutrientes para la planta (Giovannetti et al. 2010).

Las micorrizas actúan como una extensión del sistema radicular, y las plantas con alta colonización por HMA suelen tener menos ramificación de la raíz bajo limitación de nutrientes (Kramer-Walter y Laughlin 2017). Las raíces finas junto con los HMA representan una mayor entrada de carbono orgánico al suelo, y la presencia de la micorriza estabiliza el carbono durante la descomposición de la hojarasca (Verbruggen et al. 2016). En algunos casos se ha observado una relación directa entre la colonización por HMA y la cantidad de raíces finas, favoreciendo la estabilidad de los agregados del suelo (Wei et al. 2019); mientras que en otros casos estos dos parámetros han respondido de manera diferente, dependiendo de la heterogeneidad del suelo (Maherali 2014). El factor principal que influencia la colonización por HMA en diferentes biomas del mundo son las raíces finas, y la reserva global de carbono intraradicular de los HMA podría acercarse a 0.4 Pg de peso seco (Treseder y Cross 2006).

Las raíces finas pueden ajustar sus fenotipos en respuesta a la falta de recursos aumentando su biomasa, cambiando su frecuencia de ramificación, y ajustando su longitud (Freschet et al. 2015; Kramer-Walter y Laughlin 2017). En humedales altoandinos, la biomasa de raíces finas vivas y muertas, aumenta con el aumento de la altitud debido al cambio de la comunidad vegetal, la temperatura, y la precipitación; dando como resultado la formación de materia orgánica, y la acumulación de carbono en el suelo (Sierra Cornejo et al. 2020). En relación con los efectos de las perturbaciones sobre las raíces finas de humedales altoandinos, estas tienden a distribuirse de manera homogénea en perfiles de suelo perturbados de 30 cm, mientras que en localidades menos perturbadas se acumula una mayor proporción en los primeros 5-10 cm de suelo (Montilla et al. 2002). Dado que las raíces y los hongos micorrícicos representan estrategias alternativas en la construcción del área de superficie absorbente subterránea, es importante comprender la dinámica de estos dos componentes en respuesta a las perturbaciones ecosistémicas (McCormack et al. 2017).

Los suelos en los páramos andinos se caracterizan por ser franco-arenosos, con pH de fuerte a moderadamente ácidos, altos

contenidos de carbono orgánico y nitrógeno total, una tendencia a una alta relación C/N, bajos contenidos de Na y moderada capacidad de intercambio catiónico (Montilla et al. 2018). Bajo estas condiciones los HMA producen mayores cantidades de proteínas del suelo relacionadas con la glomalina (PSRG), sustancias orgánicas viscosas que aumentan el tamaño y la estabilidad de los agregados, y el secuestro de carbono (Agnihotri et al. 2022; Holátko et al. 2021). Además, la diversidad de HMA es también importante en términos funcionales ya que la velocidad de colonización es mayor en la familia Glomeraceae, en comparación con Acaulosporaceae y Gigasporaceae que pueden tardar semanas en colonizar las raíces (Medina-García 2022). Estos beneficios de los HMA contribuyen a la sustentabilidad de los ecosistemas de Páramo, y destacan la importancia de la conservación del inóculo nativo de estos hongos. Los estudios de interacciones entre especies de HMA residentes e introducidas muestran que los resultados competitivos también varían entre los taxones de hongos, por lo que la respuesta de colonización y el contenido de PSRG dependen también de estas interacciones (Holátko et al. 2021).

El análisis histológico de las raíces permite evaluar la frecuencia de las estructuras intraradicales de los HMA, y se expresa como porcentaje de colonización micorrícica (Phillips y Hayman 1970). Este porcentaje puede utilizarse como una medida de los beneficios de los HMA para sus hospederos (Treseder 2004). Por otro lado, la anatomía de la colonización intraradicular ha despertado un reciente interés por su potencial indicador de mutualismo o micoheterotrofia en la simbiosis micorrícico-arbuscular (Giessemann et al. 2021). Existen dos tipos anatómicos de colonización micorrícica, Arum y Paris. En el tipo "Arum" las hifas se extienden a lo largo de los espacios intercelulares produciendo ramificaciones laterales cortas dentro de las células corticales para formar arbusculos, mientras que en el tipo "Paris", las hifas intracelulares se extienden directamente de célula a célula formando enrollados hifales, y no se observan hifas intercelulares (Montañez et al. 2010). La anatomía Arum predomina en plantas de cultivo, y presenta una mayor tasa de propagación dentro de las raíces en comparación con las estructuras del tipo Paris; que se han reportado frecuentemente en plantas herbáceas silvestres (Kubota et al. 2005; Yamato 2004). Recientes estudios indican la presencia de micoheterotrofia, o recepción de carbono procedente del hongo en algunas plantas hospederas que exhiben colonización tipo Paris (Giessemann et al. 2021), lo cual implica un cambio en la interpretación de las relaciones hongo-planta en ecosistemas terrestres (Giessemann et al. 2020).

La mayoría de la población ecuatoriana dependen de los humedales altoandinos, por su importancia en el abastecimiento de agua para consumo humano y para actividades socioeconómicas-productivas (Hofstede et al. 2003). Por este motivo resulta prioritario comparar el estado de conservación del recurso suelo en estos ecosistemas y proponer posibles escenarios de manejo sustentable. Los HMA juegan un papel clave en la estructura del suelo y la multifuncionalidad de los ecosistemas (Van Der Heijden et al. 2015), sin embargo, existen pocas referencias de HMA en ecosistemas de páramo altoandino (altitud ≥ 3000 m.s.n.m.). En los bosques altoandinos de Colombia se han reportado 2000, 1500 y 400 esporas por cada 100 gramos de suelo seco, en bosque maduro, sucesión tardía y sucesión temprana respectivamente (López y Peña 2018). Otro estudio realizado en páramos de Venezuela, indica una mayor colonización micorrícica en suelos bien drenados de arbustal de rosetas, en comparación con suelos mal drenados y más fértiles de pastos húmedos (Barnola y Montilla 1997).

El objetivo del presente trabajo fue cuantificar la biomasa de raíces finas, el porcentaje, y la anatomía de la colonización por hongos micorrícicos arbusculares en tres humedales altoandinos con diferente grado de intervención antrópica al sur de Ecuador. El humedal Chinchilla-Saraguro, se encuentra afectado por tala, quema y ganadería, sumado a la erosión eólica. El humedal Tres Lagunas-Yacuambi presenta baja intervención antrópica, pero está sometido a procesos de erosión eólica. El humedal Jimbura-Amaluzza

es el mejor conservado, debido a su ubicación entre dos parques nacionales; que lo protegen de la erosión eólica, y de la intervención humana. Nos planteamos como hipótesis que las estructuras micorrícicas serán más abundantes, y la biomasa de raíces finas más alta en los humedales mejor conservados, en comparación con el humedal menos conservado.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los sistemas complejos de humedales altoandinos de la provincia de Loja, se encuentran limitados por las provincias de Zamora-Chinchiipe, Azuay y El Oro y están ubicados por encima de los 3000 m.s.n.m. Para este estudio, se analizaron muestras de suelo aledañas a la laguna de Chinchilla-Saraguro, Tres Lagunas-Yacuambi, y la laguna negra de Jimbura-Amaluza. Las condiciones climáticas de los sistemas de humedales evaluados se muestran en la **Tabla 1**. La datos climáticos fueron obtenidos del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología de Ecuador (INAMHI) para el periodo 1970 - 2012.

A partir de los 3000 m.s.n.m. la vegetación de páramo herbáceo es dominada por plantas de roseta, matas de hierbas o juncos, plantas de cojín, cactus y arbustos esclerófilos que acumulan turba. También es frecuente la presencia de parches de bosques altoandinos dominados por *Polylepis* spp. y *Gynoxis* spp. Otros géneros de pequeños árboles que se pueden encontrar en baja densidad son: *Oreopanax*, *Buddleja*, *Weinmannia*, *Escallonia*, *Miconia*, y *Hesperomeles*. Entre los géneros arbustivos típicos de esta zona se encuentran: *Calceolaria*, *Chuquiraga*, *Diplostegium*, *Loricaria*,

Hypericum, *Bejaria*, *Cavendishia*, *Brachyotum*, *Monnina* y *Rubus*. Los géneros más importantes de gramíneas que forman el pajonal que ocupa la mayor extensión de los humedales evaluados, son: *Calamagrostis*, *Festuca* y *Stipa*. Entre los helechos que también se han reportado en la región para este ecosistema, se encuentran los siguientes géneros: *Elaphoglossum*, *Polystichum*, *Hypolepis* y *Thelypteris* (Vásconez et al. 2011).

En los humedales evaluados en el presente estudio, se reconocen diferentes grados de perturbación producidos por la intervención del hombre y por procesos geológicos. La caracterización de estos humedales permitió establecer los grados de perturbación, a través de criterios geo ecológicos (RAMSAR y otros), ajustados a regiones de páramos tropicales (Guerrero et al. 2022). En el humedal Chinchilla-Saraguro, las actividades antrópicas de tala, quema y ganadería han afectado en gran medida el ecosistema, como también la erosión eólica y las superficies colmatadas que afectan el drenaje de agua (**Fig. 1**). El humedal Tres Lagunas-Yacuambi no se encuentra muy intervenido por el hombre, pero está sometido a procesos de erosión eólica, y se caracteriza por tener lagunas medio colmatadas, y tipo espejo de agua producto de la fusión del hielo y del agua de escorrentía (**Fig. 2**). El humedal mejor conservado es el complejo Jimbura-Amaluza que se encuentra dentro del Parque Nacional Yacurí, y está vinculado al Parque Nacional Podocarpus. Ambos parques se encuentran protegidos por áreas bajo régimen de administración ambiental del país, permitiendo su sustentabilidad y creando barreras vegetales que amortiguan los impactos de la temperatura sobre la hidrología del lugar. Por su ubicación, la vegetación de Jimbura-Amaluza está protegida de procesos eólicos y contiene humedales tipo espejos de agua, y semicolmatados, y colmatados (**Fig. 3**).

Tabla 1. Condiciones climáticas de los sistemas de humedales evaluados (valores medios anuales). Los datos mostrados corresponden a un promedio de valores entre los años 1970 y 2012.

Table 1. Climatic conditions of the evaluated wetland systems (average annual values). The data shown correspond to an average of values between the years 1970 and 2012.

Sistema – humedal	Estación climática	Temperatura (°C)	Precipitación anual (mm)	Coefficiente de humedad
Chinchilla - Saraguro	Saraguro	14.7	787	1.3
Tres lagunas - Yacuambi	Zamora	21.4	1547	5.7
Jimbura - Amaluza	Amaluza	20.0	1670	7.4



Figura 1. Sistema de humedales altoandinos Chinchilla-Saraguro. **a)** Humedal principal de Chinchilla y lagunas menores, en un sistema semicolmatado palustre (profundidad promedio ≤ 2.5 metros), y baja formación de suelos orgánicos. **b)** Acercamiento orilla de humedal principal. **c)** y **d)** Vistas del avance significativo de la frontera agrícola.

Figure 1. Chinchilla-Saraguro high Andean wetland system. **a)** Chinchilla main wetland and smaller lagoons, in a semi-colmated marshy system (average depth ≤ 2.5 meters), and low organic soil formation. **b)** Main wetland shore approach. **c)** and **d)** Views of the significant advance of the agricultural frontier.



Figura 2. Sistema de humedales altoandinos Tres Lagunas-Yacuambi. **a)** Lagunas Yacuambi 1 y Yacuambi 2, en un sistema semicolmatado mixto (profundidad promedio ≤ 5 metros), y alta formación de suelos orgánicos. **b)** Detalle de la laguna Yacuambi 1. **c)** Detalle de la laguna Yacuambi 2. **d)** Acercamiento Yacuambi 2.

Figure 2. Tres Lagunas-Yacuambi high Andean wetland system. **a)** Lagunas Yacuambi 1 and Yacuambi 2, in a semi-colmated mixed system (average depth ≤ 5 meters), and high formation of organic soils. **b)** Detail of the Yacuambi 1 lagoon. **c)** Detail of the Yacuambi 2 lagoon. **d)** Yacuambi 2 approach.



Figura 3. Sistema de humedales altoandinos Jimbura-Amaluza. **a)** Espejo de agua de la Laguna Negra, en un sistema semicolmatado lacustre (profundidad ≥ 10 metros) sin formación de suelos orgánicos. **b)** Sistema rocoso escalonado. **c)** Salida de agua. **d)** Detalle de espejo de agua de la Laguna negra.

Figure 3. Jimbura-Amaluza high Andean wetland system. **a)** Water mirror of Laguna Negra, in a semi-colmated lacustrine system (depth ≥ 10 meters) without organic soil formation. **b)** Stepped rocky system of difficult access. **c)** Water outlet. **d)** Detail of Laguna Negra water mirror.

Muestreo

En enero de 2021 (temporada más seca del año) se recolectaron de forma aleatoria cinco muestras de suelo mediante la técnica del monolito de Böhm (1979), en puntos aledaños a las lagunas de los tres sistemas de humedales. La vegetación dominante en los sitios de muestreo fue tipo cojín y herbazal. Cada monolito se colectó con una herramienta tipo barreno de hierro, de 30 cm de altura y 5 cm de diámetro (volumen de 196.35 cm³). Cada monolito fue separado en tres profundidades desde la superficie hasta 30 cm (0-10, 10-20 y 20-30 cm), y secado a temperatura ambiente antes de su procesamiento. Las muestras tenían alta humedad en todos los casos, pero ningún sitio de colecta era pantanoso. En la **Tabla 2** se muestran las coordenadas de los puntos de colección de los monolitos.

Cuantificación de la biomasa de raíces finas

Se separaron manualmente las raíces del suelo seco de cada profundidad en dos categorías: i) diámetro ≤ 2.0 mm, y ii) diámetro entre 2.0 y 6.0 mm, utilizando pinzas, lupas manuales de 50X y reglas calibradas para clasificarlas. La extracción de raíces fue completa, siguiendo la metodología de clasificación de raíces para vegetación herbácea perenne y de vida corta (MacDicken 1997), exceptuando el paso de tamizado húmedo de suelos. Las raíces fueron lavadas con agua corriente, secadas al aire y llevadas a peso constante a 60°C por 48 horas para tomar los datos de peso en seco. Las raíces de la primera categoría (diámetro ≤ 2 mm) fueron consideradas como la fracción de raíces finas en el presente

estudio, y no se discriminó entre raíces vivas y muertas. Los resultados fueron expresados como biomasa de raíces finas en kg/m³.

Tinción y cuantificación de colonización por hongos micorrízicos arbusculares

Una alícuota de raíz fina de cada profundidad fue aclarada en una solución de KOH al 10% a "baño maría" a 90°C durante 30 minutos, lavada tres veces con agua destilada, acidificada con HCl al 10% por 15 minutos, y teñida con azul de tripán en lactoglicerina al 0.05% a 90°C durante 15 minutos (Phillips y Hayman 1970). Para registrar por separado la presencia de estructuras HMA (arbusculos, hifas, vesículas e hifas no septadas), se utilizó el método de intersección magnificada (McGonigle et al. 1990), en 100 campos de observación con un aumento de 200X en un microscopio óptico de campo claro.

Análisis estadístico

Se aplicaron transformaciones de arco seno a los porcentajes de colonización, y una transformación Log₁₀ a los valores de biomasa de raíces finas, debido a que no cumplieron el supuesto de normalidad para el análisis de varianza ANOVA. Se analizó el efecto de la localidad y la profundidad de la muestra, y la interacción de estos factores, por medio de un ANOVA factorial con un nivel de significancia de $p=0.05$. Sobre los análisis significativos se realizaron comparaciones múltiples con la corrección de Bonferroni. Todos los análisis y gráficos fueron realizados en el programa estadístico R (R Core Team 2022).

Tabla 2. Coordenadas UTM de los puntos de recolección de las muestras de suelo (monolitos).

Table 2. UTM coordinates of soil sample collection points (monoliths).

Sistema de humedales Jimbura-Amaluzá			Sistema de humedales Chinchilla-Saraguro			Sistema de humedales Tres Lagunas-Yacuambi		
Código	x	y	Código	x	y	Código	x	y
P1-J	697401	9561932	P1-CHIN	678270	9600890	P1-LAG	678270	9600890
P2-J	674178	9478776	P2-CHIN	678306	9600922	P2-LAG	678306	9600922
P3-J	674306	9478708	P3-CHIN	678328	9601011	P3-LAG	678328	9601011
P4-J	674286	9478951	P4-CHIN	678300	9601059	P4-LAG	678300	9601059
P5-J	674391	9478901	P5-CHIN	678272	9601090	P5-LAG	678272	9601090

Resultados

Biomasa de raíces finas

La biomasa de raíces finas para los tres humedales en las profundidades evaluadas se muestra en la **Figura 4**. En el humedal mejor conservado (Jimbura-Amaluzá) se observó una biomasa total de raíces finas 47 a 50% mayor que los humedales Tres Lagunas-Yacuambi, y Chinchilla-Saraguro. El R² de la biomasa de raíces fue más alto, indicando que el modelo ANOVA factorial explicó un 54% de la variabilidad de los datos. En el sistema de humedal Jimbura-Amaluzá, la biomasa de raíces finas fue mayor en la profundidad de 0-10 cm, con respecto a los valores observados de 10-20 y de 20-30 cm de profundidad. En el humedal Tres Lagunas-Yacuambi, la biomasa sigue la misma tendencia, con un valor significativamente mayor en los primeros 10 cm de profundidad, mientras que en el humedal Chinchilla-Saraguro la biomasa de raíces finas se hace más homogénea en el perfil hasta los 20 cm, y disminuye a 30 cm (**Fig. 4**).

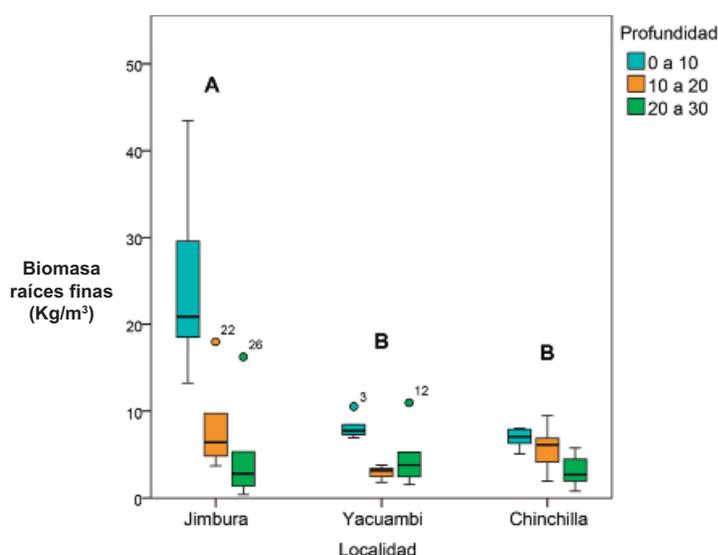


Figura 4. Biomasa total de raíces finas (diámetro ≤ 2 mm) en tres profundidades del suelo de los humedales Jimbura-Amaluzá, Tres Lagunas-Yacuambi y Chinchilla-Saraguro. Las cajas incluyen al 50% de los datos, los bigotes indican los valores máximo y mínimo. Los puntos aislados representan los puntos externos (outliers) de cada distribución. Letras diferentes indican diferencias significativas entre humedales.

Figure 4. Total biomass of fine roots (diameter ≤ 2 mm) in three soil depths of the Jimbura-Amaluzá, Tres Lagunas-Yacuambi and Chinchilla-Saraguro wetlands. The boxes include 50% of the data, the whiskers indicate the maximum and minimum values. The isolated points represent the external points (outliers) of each distribution. Different letters indicate significant differences between wetlands.

Colonización micorrícica

En los tres humedales evaluados, el rango de colonización por micorrizas arbusculares fue de 50 a 100% en Jimbura-Amaluzá, y Tres lagunas-Yacuambi, y de 40 a 65 % en Chinchilla (Fig. 5). Además de HMA, se observaron y cuantificaron otro grupo de hongos endófitos; los HSO (Fig. 5). Se observó un efecto significativo de la localidad sobre la colonización total por HMA, vesículas e hifas, así como también sobre los HSO (Fig. 5). En todas estas variables, el humedal Chinchilla-Saraguro presentó valores de colonización menores que los observados en el humedal Jimbura-Amaluzá (Fig. 5). Al comparar la colonización de los humedales Jimbura y Yacuambi, se observaron valores similares en la colonización total por HMA y porcentaje de HSO (Fig. 5). La presencia de vesículas e hifas fue 54% mayor en

Jimbura que en las otras dos localidades. El rango de colonización por arbuscúlos y por enrollados hifales de los tres humedales fue de 30% a 80%, y de 10% a 30% respectivamente (Fig. 5).

La profundidad no determinó efectos sobre ninguna variable de colonización por HMA (Fig. 5). Se determinó una interacción entre la localidad y profundidad de la muestra sobre la presencia de hongos septados, probablemente debido a la poca presencia de estos hongos en la capa superficial en la localidad de Yacuambi.

En los tres sistemas de humedales, el tipo anatómico de colonización por micorrizas arbusculares fue exclusivamente el tipo París (Figs. 6, 7 y 8). No se observó colonización del tipo Arum en ninguno de los campos observados (número total de campos observados al microscopio de campo claro, entre todos los humedales = 1471).

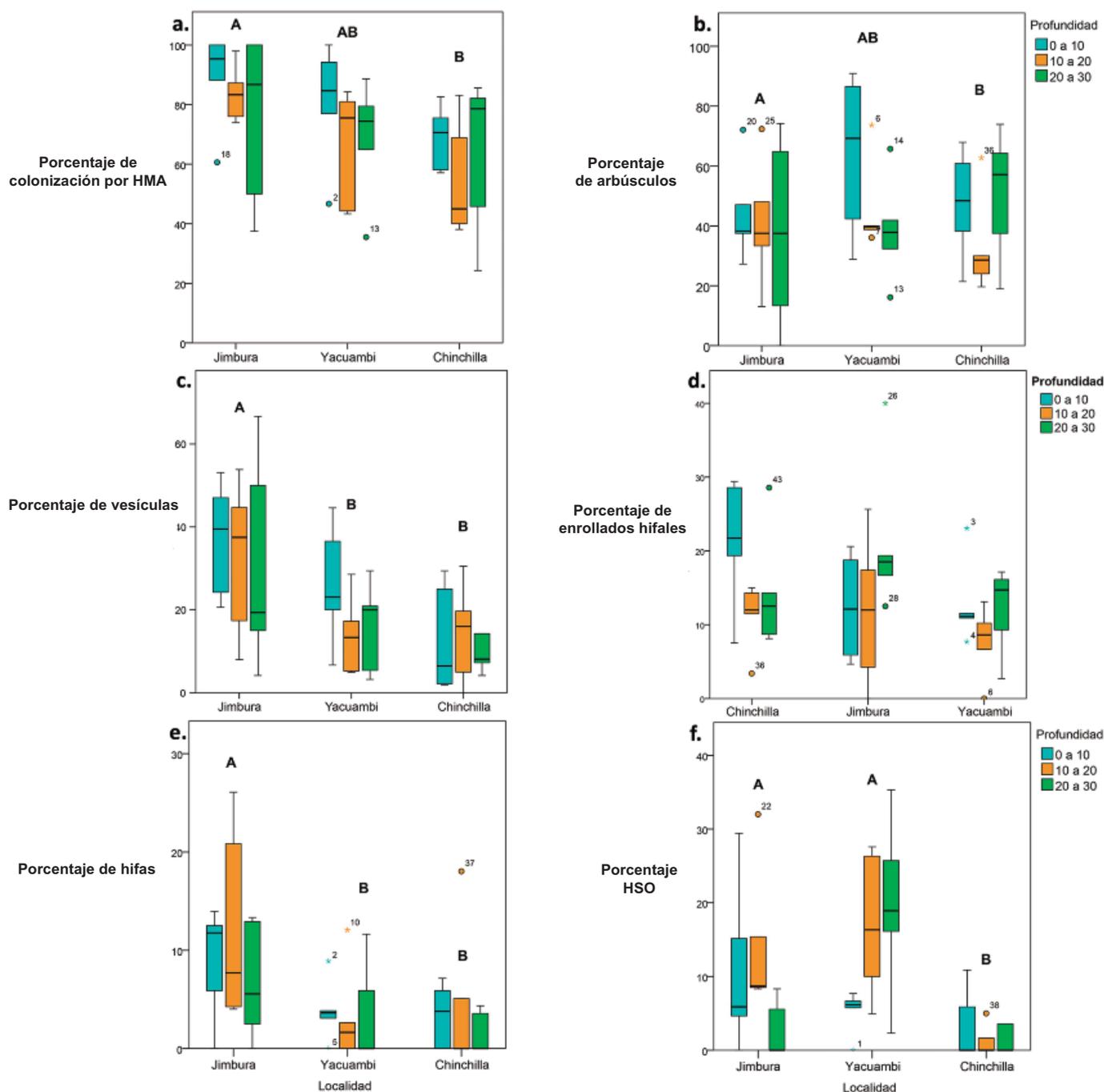


Figura 5. Porcentaje de colonización por hongos micorrícicos arbusculares (HMA) y hongos septados oscuros (HSO), en los humedales Jimbura-Amaluzá, Tres Lagunas-Yacuambi y Chinchilla-Saraguro. **a)** colonización total por HMA; **b)** arbuscúlos; **c)** vesículas; **d)** enrollados; **e)** hifas; **f)** colonización total por HSO. Las cajas incluyen al 50% de los datos, los bigotes indican los valores máximo y mínimo. Los puntos aislados representan los puntos externos (outliers) de cada distribución. Letras diferentes indican diferencias significativas entre humedales.

Figure 5. Percentage of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate fungi (HSO), in the Jimbura-Amaluzá, Tres Lagunas-Yacuambi and Chinchilla-Saraguro wetlands. **a)** total colonization by AMF; **b)** arbuscules; **c)** vesicles; **d)** coils; **e)** hyphae; **f)** total colonization by HSO. The boxes include 50% of the data, the whiskers indicate the maximum and minimum values. The isolated points represent the external points (outliers) of each distribution. Different letters indicate significant differences between wetlands.

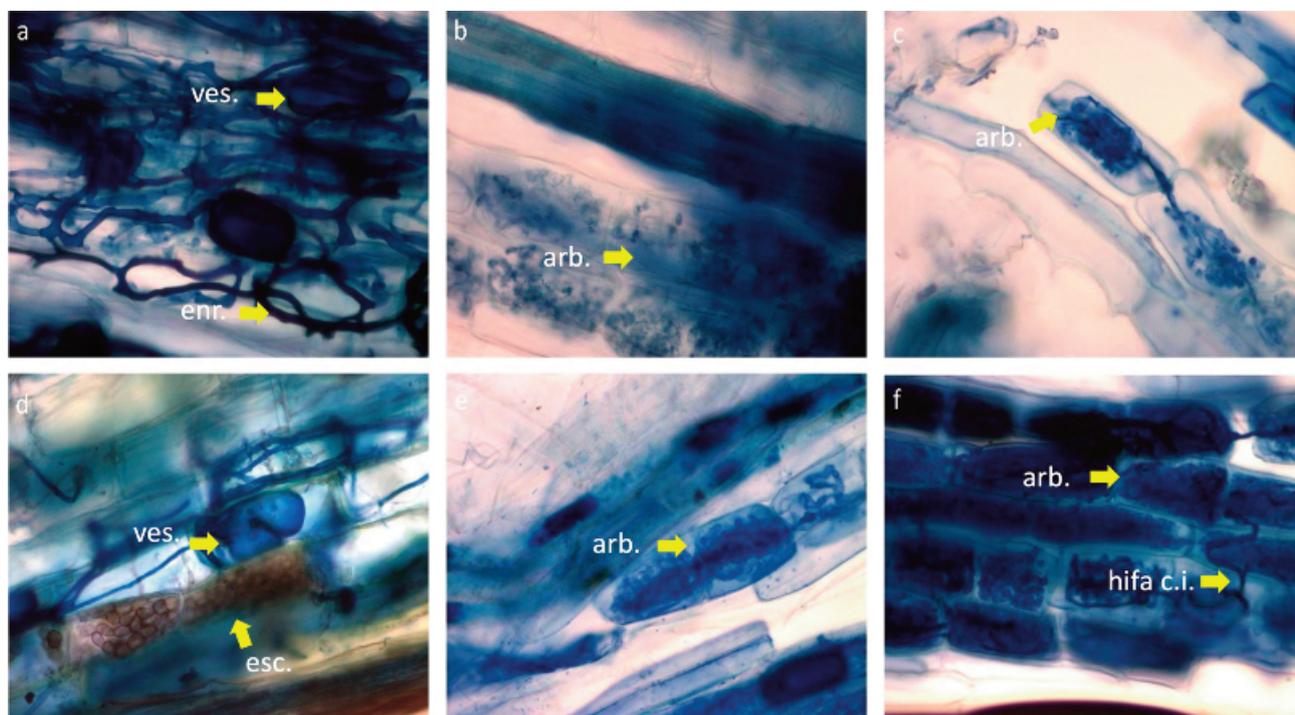


Figura 6. Colonización micorrizica tipo Paris y hongos septados oscuros en el humedal Jimbura-Amaluza. Nota: **a)** vesículas y enrollados hifales, **b y c)** arbusculos, **d)** vesícula de micorriza arbuscular y esclerocio de hongo septado oscuro **e)** arbusculos y vesículas, y **f)** hifa corredora intracelular formando enrollados hifales y arbusculos emergentes. Todas las imágenes se encuentran a 400x de magnificación. arb.=arbusculos; ves.=vesículas; enr.=enrollados; hifa c.i. =hifa corredora intracelular; esc.= esclerocios.

Figure 6. Paris-type mycorrhizal colonization and dark septate fungi in the Jimbura-Amaluza wetland. Note: **a)** vesicles and hyphal coils, **b and c)** arbuscules, **d)** arbuscular mycorrhizal vesicle and sclerotia of dark septate fungus **e)** arbuscules and vesicles, and **f)** Intracellular runner hypha forming hyphal coils and emerging arbuscules. All images are at 400x magnification. arb.=arbuscules; ves.=vesicles; enr.= coils. hifa c.i.= intracellular running hypha; esc.= sclerotia.

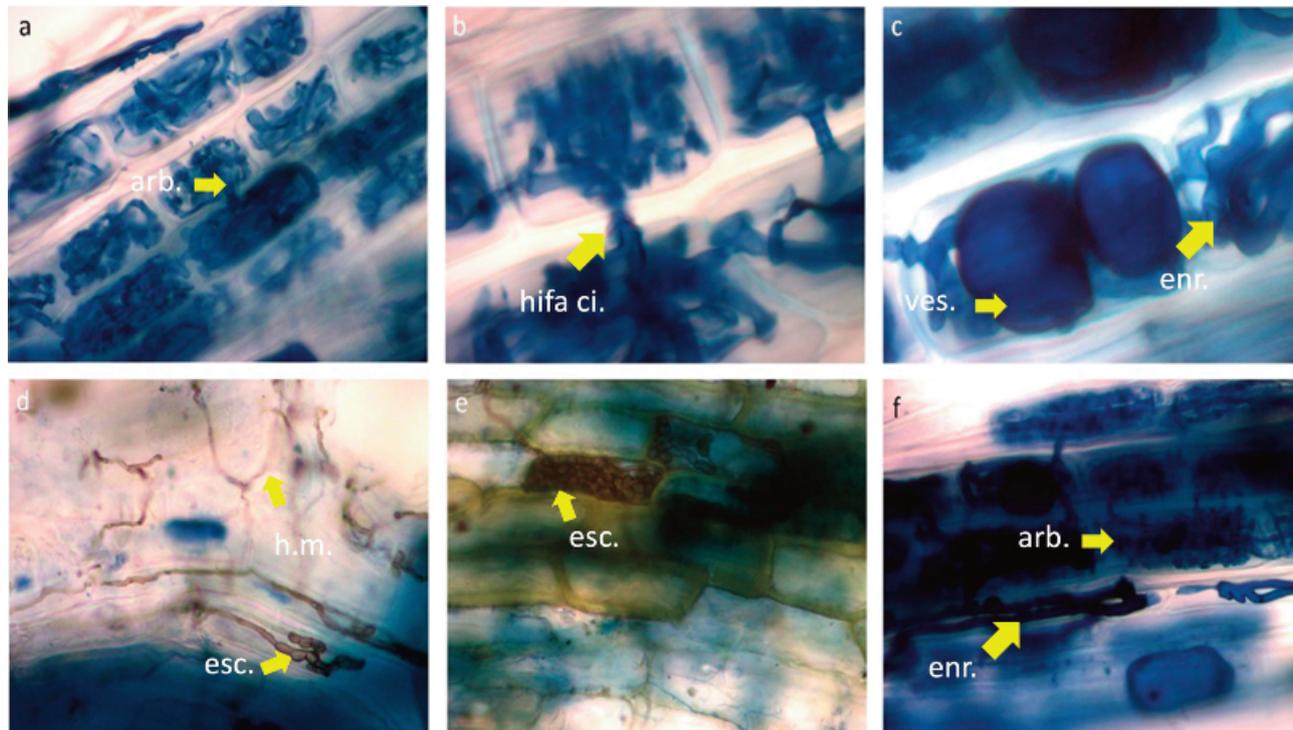


Figura 7. Colonización micorrizica tipo Paris y hongos septados oscuros en el humedal Tres lagunas-Yacuambi. Nota: **a)** arbusculos (400x), **b)** detalle de conexión hifal entre arbusculos (1000x), **c)** vesícula y enrollado hifal intracelular (1000x), **d)** hifas melanizadas de hongos septados oscuros (400x), **e)** esclerocio de hongo septado oscuro (400x) y **f)** vesículas, enrollados hifales y arbusculos (400x). arb.=arbusculos; ves.=vesículas; enr.=enrollados; hifa c.i. =hifa corredora intracelular; esc.= esclerocios; h.m.= hifas melanizadas.

Figure 7. Paris-type mycorrhizal colonization and dark septate fungi in the Tres lagunas-Yacuambi wetland. Note: **a)** arbuscules (400x), **b)** detail of hyphal connection between arbuscules (1000x), **c)** vesicle and intracellular hyphal coil (1000x), **d)** melanized hyphae of dark septate fungi (400x), **e)** sclerotia of dark septate fungus (400x) and **f)** vesicles, coiled hyphals and arbuscules (400x). arb.=arbuscules; ves.=vesicles; enr.=coils; hypha c.i. =intracellular running hypha; esc.= sclerotia; h.m.= melanized hyphae.

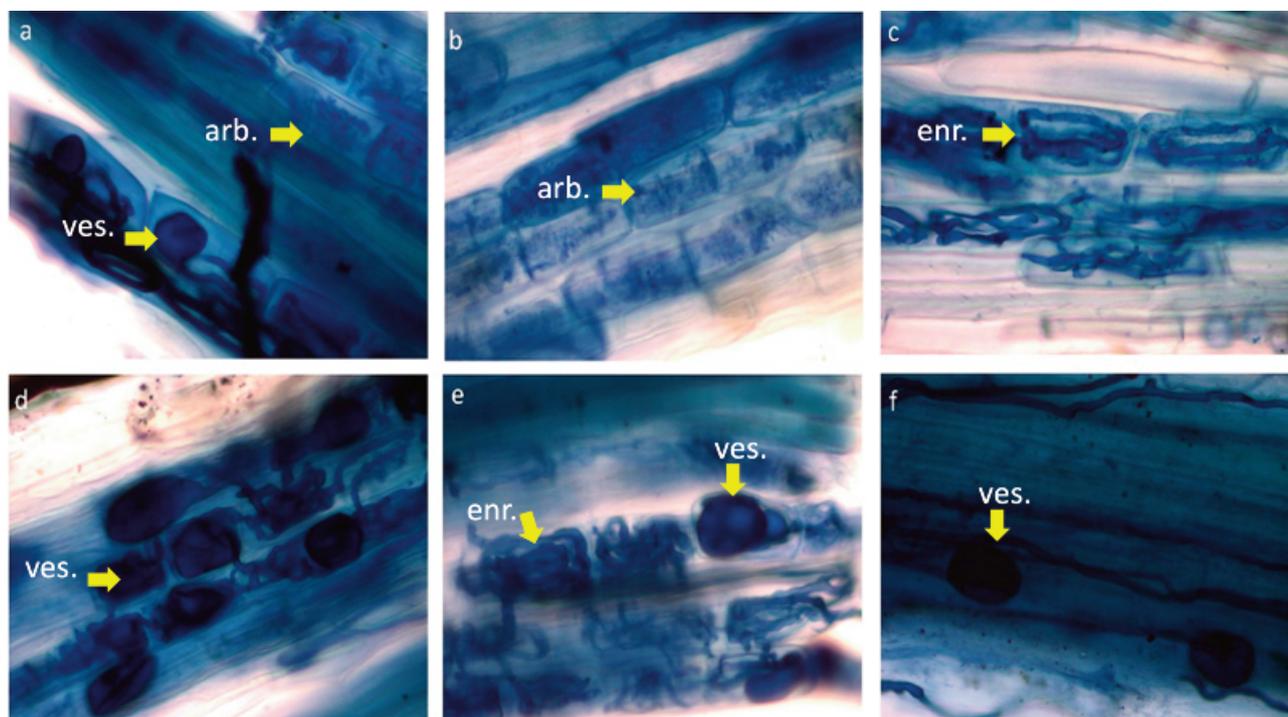


Figura 8. Colonización micorrízica en el humedal Chinchilla-Saraguro. Nota: **a)** vesículas, enrollados hifales, y arbuscúlos, **b)** arbuscúlos, **c)** enrollados hifales, **d-e)** vesículas y enrollados hifales, y **f)** hifas formando vesículas. Todas las imágenes se encuentran a 400x de magnificación. arb.=arbuscúlos; ves.=vesículas; enr.=enrollados.

Figure 8. Mycorrhizal colonization in the Chinchilla-Saraguro wetland. Note: **a)** vesicles, hyphal coils, and arbuscules **b)** arbuscules, **c)** hyphal coils, **d-e)** vesicles and hyphal coils, and **f)** hyphae forming vesicles. All images are at 400x magnification. arb.=arbuscules; ves.=vesicles; enr.=coils.

Discusión

Los estudios previos sobre patrones de distribución vertical de biomasa de raíces finas, y de colonización micorrízica en humedales altoandinos son antiguos; y realizados en Colombia y Venezuela (Barnola y Montilla 1997; Montilla et al. 2018), lo cual limita la comparación de datos. La dificultad comparativa se acentúa, al observar las diferencias climáticas entre estos ecosistemas andinos. Estos pueden tener una alta humedad, como en el caso de los humedales del presente estudio; o ser más secos, como es el caso de los páramos venezolanos. A pesar de estas diferencias, encontramos que el humedal Jimbura-Amaluz de nuestro estudio, y un páramo conservado de Venezuela; presentaron colonización micorrízica, y biomasa de raíces finas altas en los primeros centímetros del suelo (Barnola y Montilla 1997). De manera similar, la homogeneidad de raíces finas entre profundidades observada en los humedales menos conservados de nuestro estudio, también fue reportada en un páramo tensionado por las condiciones del clima y naturaleza del suelo (Montilla et al. 2018).

En nuestro estudio, las formaciones de plantas herbáceas tipo cojín estuvieron presentes en la mayoría de los puntos de muestreo. Estas plantas presentan formas de crecimiento compactas y de bajo porte, que cubren el suelo a manera de tapiz, proporcionando condiciones microclimáticas favorables que mitigan el efecto de las bajas temperaturas y de la sequía, ayudando a la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Chen et al. 2019). En el Páramo central de Chile, las almohadillas producidas por especies como *Azorella madreporica* favorecen la acumulación de propágulos de micorrizas arbusculares y la asociación de estos hongos con las plantas hospederas que crecen en estos cojines (Casanova-Katny et al. 2011). Para las plantas andinas nativas la micorrización mediada por el cojín podría ser un factor esencial para su supervivencia, a diferencia de las especies de plantas exóticas, las cuales pueden ser menos dependientes de las micorrizas dentro del cojín (Casanova-Katny et al. 2011). Es posible que la presencia de estas formaciones vegetales contribuyera la alta colonización micorrízica observada en nuestro estudio.

La profundidad del suelo tuvo un efecto significativo sobre la distribución de las raíces, pero no sobre la colonización micorrízica. Los HMA pueden mejorar el crecimiento de las plantas en condiciones de baja fertilidad, mejorar su equilibrio hídrico y ayudar a las plantas a establecerse en nuevas áreas. Varios factores como el pH del suelo, el contenido de humedad, las alteraciones del suelo y la vegetación determinan la distribución de estos hongos (Shukla et al. 2013). Adicionalmente, las capas de suelo poco profundas (0-30 cm) proporcionan suficiente espacio para la esporulación de HMA ya que el suelo está suelto, poroso y aireado, lo que explicaría la alta colonización observada en el presente estudio. En cambio, en las capas de suelo más profundas (30–50 cm) no analizadas en este estudio, el suelo suele ser más denso y no favorece la formación de HMA (Shukla et al. 2013).

Las raíces también se encontraron asociadas con hongos septados oscuros (HSO), los cuales se caracterizan por tener hifas pigmentadas o hialinas y microesclerocios (Lugo et al. 2018). Aunque los estudios sobre el papel de los HSO en la ecofisiología vegetal y en el funcionamiento de los ecosistemas es limitado; se sabe que aumentan la concentración de fósforo disponible en la rizosfera, favoreciendo la funcionalidad de los HMA (Fusconi y Mucciarelli 2018). Los HSO se encuentran en una amplia gama de hábitats, ya que son más tolerantes a las condiciones adversas que los HMA, debido a sus hifas melanizadas resistentes a la sequía y al estrés térmico, dos condiciones predominantes en las tierras altas de América del Sur (Moura y Cabral 2019). Los suelos de los humedales altoandinos presentan un bajo contenido de fósforo, un pH ácido, y fluctuaciones extremas de la temperatura diaria (Moura y Cabral 2019). Estas condiciones pueden aumentar la colonización de HMA y HSO, resultando en una posible correlación positiva entre los dos endófitos (Huo et al. 2021). Sin embargo, en este estudio, no encontramos una correlación significativa entre HMA y HSO (datos no mostrados); esto puede explicarse por el hecho de que nuestra área de estudio no involucró perturbaciones extremas, y el suelo aún mantiene su sostenibilidad. En estos ecosistemas, los HSO podrían estar degradando nutrientes complejos y liberando sustancias simples como C, N y P, y poniéndolos a disposición de los HMA, estimulando la for-

mación o evitando la degradación de arbusculos (Fusconi y Mucciarelli 2018). Los arbusculos se forman por la ramificación de las hifas del hongo, y la extensión simultánea de la membrana de la célula hospedera; aumentando el área de contacto planta-hongo y el intercambio eficiente de nutrientes. Los arbusculos tienen una vida útil de dos a ocho días antes de colapsar y ser sustituidos por nuevos arbusculos (Luginbuehl y Oldroyd 2017).

En la región andina, la colonización por HMA se ha encontrado a lo largo de un rango altitudinal desde el páramo andino norte, los Andes bolivianos altos, los Andes centrales altos, sitios de elevación media de la Puna hasta la elevación más baja en el extremo sur andino (400-700 m.s.n.m.) (Moura y Cabral 2019). Se ha observado un efecto negativo de la altitud sobre la colonización por HMA en 35 especies de pastos nativos de la Puna Argentina, en elevaciones de 3320 a 4314 m.s.n.m. (Lugo et al. 2012). Por otro lado, la altitud también es considerado un predictor débil de la distribución y colonización de HMA ya que la colonización a nivel local está determinada por otras múltiples variables coexistentes (Ranelli et al. 2015). En ecosistemas de gran altitud como el Himalaya se ha reportado la colonización conjunta de HMA y HSO desde los 3400 hasta los 5800 m.s.n.m., y la presencia única de HSO de 5800 a 6150 m.s.n.m. (Kotlínek et al. 2017). Otros autores indican que los efectos altitudinales sobre los AMF se encuentran opacados por otros gradientes ambientales, y por la identidad de la planta huésped, y que los beneficios de los HMA en ecosistemas de motaña no se han identificado todavía (Wahl y Spiegelberger 2016).

El tipo morfológico de colonización Paris fue dominante en el presente estudio. Esta morfología se caracteriza por la formación de hifas intracelulares que desarrollan enrollados con arbusculos emergentes en las células corticales (Fusconi y Mucciarelli 2018). Las plantas con colonización tipo Paris suelen presentar micoheterotrofia parcial; es decir, las plantas pueden mostrar un rango continuo entre autotrofia y heterotrofia fúngica completa para un aporte de nutrientes suplementario (Parra-Rivero et al. 2018). En comparación con las plantas autótrofas que presentan anatomía del tipo Arum, la micoheterotrofia parcial del tipo París puede ser más beneficiosa para la nutrición y el crecimiento de las plantas (Giesemann et al. 2020). Existe una ganancia simultánea de carbono proveniente de dos fuentes, la propia fotosíntesis y los HMA, y también mayores concentraciones de nitrógeno total en comparación con las plantas autótrofas (Giesemann et al. 2021). Además, para la obtención de carbono orgánico, la micoheterotrofia parcial no interactúa solo con los hongos en cuestión, sino también con las plantas donantes potenciales en el ecosistema (Giesemann et al. 2020).

Las estructuras del tipo Paris han sido observadas en comunidades naturales, donde la penetración repetida de hifas en las células corticales hacen que su desarrollo sea relativamente lento (Smith y Smith 2011). Las hifas enrolladas en el tipo Paris proveen un área interfacial tan amplia como los arbusculos, lo cual podría estar relacionado con la transferencia de nutrientes en especies vegetales tolerantes a estrés ambiental y de crecimiento lento (Crişan y Stoie 2021). En este sentido aún existen dudas sobre los mecanismos de transferencia de nutrientes entre simbioses, y sobre la adaptación de la planta huésped a entornos específicos bajo la anatomía tipo París. El tipo morfológico presente en un ecosistema depende de múltiples factores, tales como el genotipo de la planta, las condiciones ambientales y los taxones de HMA involucrados (Giesemann et al. 2020).

En los humedales altoandinos las modificaciones hidro-geomorfológicas, las condiciones del terreno, y las actividades antrópicas están cambiando las propiedades químicas y físicas (cf. pH, oxígeno, nutrientes, contaminantes); y la dinámica natural de su biota (Valencia Rojas y Figueroa Casas 2015). El drenado y desecación de los humedales afectan la disponibilidad de agua, y estimula la oxidación del carbono almacenado en ellos, con liberación de CO₂ y la consecuente pérdida del reservorio de carbono (Hernández 2010). Para garantizar la sostenibilidad de la extracción de agua dulce del humedal menos conservado evaluado en nuestro estudio

(el humedal Chinchilla-Saraguro), la creación de áreas protegidas, y la restauración ecológica de la vegetación podrían ser acciones clave. En el ámbito de la restauración ecológica de humedales altoandinos, Indicadores biológicos como la colonización por HMA y la biomasa de raíces finas podrían incorporarse a estrategias de monitoreo de sustentabilidad de suelos.

Conclusión

Encontramos una evidencia de los efectos de distintos grados de perturbación antrópica sobre la biomasa de raíces finas, la colonización por micorrizas arbusculares, y la colonización por hongos septados oscuros en humedales por encima de los 3000 m.s.n.m. de la provincia de Loja. Nuestros resultados indican que el humedal Chinchilla-Saraguro, que presentaba un mayor grado de perturbación (antrópica y geológica) exhibió los menores valores en todos los parámetros evaluados. El humedal con perturbación geológica (Tres Lagunas-Yacuambi) presentó valores de biomasa radicular y colonización micorrízica muy similares a los observados en el humedal más conservado (Jimbura-Amaluza). La presencia exclusiva del tipo morfológico Paris de colonización micorrízica en todas las raíces evaluadas podría indicar micoheterotrofia parcial en las formaciones vegetales tipo cojín y herbazal. Este trabajo representa el primer reporte para la región.

Contribución de los autores

Diana Silva: Investigación, Redacción - borrador inicial. Carolina Kalinhoff: Conceptualización, Análisis Formal, Redacción - revisión y edición. María Gabriela-Camargo Mora: Recursos, Supervisión. Omar Antonio Guerrero: Metodología, Redacción - revisión y edición.

Financiación

Este trabajo fue financiado por la Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL), "Convocatoria de proyectos de investigación UTPL 2020, línea estratégica: Recursos Naturales, Biodiversidad y Geodiversidad". PROY_INV_ARQ_2020_2816: Sostenibilidad de los Sistemas de Humedales Alto Andinos como recurso potencial de agua potable. Provincia de Loja.

Referencias

- Agnihotri, R., Sharma, M.P., Prakash, A., Ramesh, A., Bhattacharjya, S., Patra, A.K., Manna, M.C., et al. 2022. Glycoproteins of arbuscular mycorrhiza for soil carbon sequestration: Review of mechanisms and controls. *Science of The Total Environment* 806: 150571.
- Avila-Salem, M.E., Montesdeoca, F., Orellana, M., Pacheco, K., Alvarado, S., Becerra, N., Marín, C., et al. 2020. Soil Biological Properties and Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities of Representative Crops Established in the Andean Region from Ecuadorian Highlands. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 20: 2156-2163.
- Barnola, L.G., Montilla, M.G. 1997. Vertical distribution of mycorrhizal colonization, root hairs, and belowground biomass in three contrasting sites from the tropical high mountains, Merida, Venezuela. *Arctic and Alpine Research* 29: 206-212.
- Böhm, W. 1979. *Methods of Studying Root Systems. Ecological Studies*. Springer Verlag. New York, Estados Unidos.
- Bukovská, P., Rozmoš, M., Kotianová, M., Gančarčíková, K., Dudáš, M., Hřelová, H., Jansa, J. 2021. Arbuscular Mycorrhiza Mediates Efficient Recycling From Soil to Plants of Nitrogen Bound in Chitin. *Frontiers in Microbiology* 12: 1-16.
- Casanova-Katny, M.A., Torres-Mellado, G.A., Palfner, G., Cavieres, L.A. 2011. The best for the guest: High Andean nurse cushions of Azorella madreporica enhance arbuscular mycorrhizal status in associated plant species. *Mycorrhiza* 21: 613-622.
- Chen, J.G., He, X.F., Wang, S.W., Yang, Y., Sun, H. 2019. Cushion and shrub ecosystem engineers contribute differently to diversity and functions in alpine ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 30: 362-374.

- Convención Ramsar 2005. *Estrategia Regional de Conservación y Uso Sostenible de los Humedales Altoandinos*. Gobiernos de Ecuador y Chile, Quito, Ecuador, CONDESAN, TNC-Chile.
- Crespo, P., Célleri, R., Buytaert, W., Feyen, J., Iñiguez, V., Borja, P., De Bievre, B. 2010. Land use change impacts on the hydrology of wet Andean páramo ecosystems. *IAHS-AISH Publication* 336: 71-76.
- Crışan, I., Stoei, A. 2021. Seasonal arbuscular mycorrhiza colonization dynamic displays genotype-specific pattern in iris sibirica I. *Notulae Scientia Biologicae* 13: 1-9.
- Fonkén, M.M. 2014. An introduction to the bofedales of the Peruvian High Andes. *Mires and Peat* 15: 1-13.
- Forsgren, A., Pinel, S., Lopez-Rodriguez, F., Morocho Cuenca, J.R. 2015. The Social and Cultural Importance of High Andean Wetlands: Addressing the Stewardship Approach for Wetland Management. *The International Journal of Sustainability in Economic, Social, and Cultural Context* 10: 13-28.
- Freschet, G.T., Swart, E.M., Cornelissen, J.H.C. 2015. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist* 206: 1247-1260.
- Fusconi, A., Mucciarelli, M. 2018. How important is arbuscular mycorrhizal colonization in wetland and aquatic habitats? *Environmental and Experimental Botany* 155: 128-141.
- Giesemann, P., Rasmussen, H.N., Liebel, H.T., Gebauer, G. 2020. Discreet heterotrophs: green plants that receive fungal carbon through Paris-type arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 226: 960-966.
- Giesemann, P., Rasmussen, H.N., Gebauer, G. 2021. Partial mycoheterotrophy is common among chlorophyllous plants with Paris-type arbuscular mycorrhiza. *Annals of botany* 127: 645-653.
- Giovannetti, M., Avio, L., Sbrana, C. 2010. Fungal Spore Germination and Pre-symbiotic Mycelial Growth – Physiological and Genetic Aspects. En Koltai, H., Kapulnik, Y. (eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, pp. 3-32. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.
- Guerrero, O.A., Mora, M.G.C., Torres, B.I. 2022. Caracterización y clasificación geocológica y ambiental: humedales altoandinos de la provincia de Loja-Ecuador. *Axioma*, 1(26), 19-28.
- Harrison, M.J. 2005. Signaling in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Annual Review of Microbiology* 59: 19-42.
- Hernández, M.E. 2010. Suelos de humedales como sumideros de carbono y fuentes de metano. *Terra Latinoamericana* 28: 139-147.
- Hofstede, R., Mena V., Segarra, P. 2003. *Los páramos del mundo : proyecto atlas mundial de los páramos*. EcoCiencia Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos. Quito, Ecuador. ISBN 9978-43-505-0.
- Holátko, J., Brtnický, M., Kučerík, J., Kotianová, M., Elbl, J., Kintl, A., Kynický, J., et al. 2021. Glomalinal – Truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein. *Soil Biology and Biochemistry* 153: 108116.
- Huo, L., Gao, R., Hou, X., Yu, X., Yang, X. 2021. Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte colonization in Artemisia roots responds differently to environmental gradients in eastern and central China. *Science of the Total Environment* 795: 148808.
- Kotlínek, M., Hiiesalu, I., Košnar, J., Šmilauerová, M., Šmilauer, P., Altman, J., Dvorský, M., et al. 2017. Fungal root symbionts of high-altitude vascular plants in the Himalayas. *Scientific Reports* 7: 1-14.
- Kramer-Walter, K.R., Laughlin, D.C. 2017. Root nutrient concentration and biomass allocation are more plastic than morphological traits in response to nutrient limitation. *Plant and Soil* 416: 539-550.
- Kubota, M., McGonigle, T.P., Hyakumachi, M. 2005. Co-occurrence of Arum- and Paris-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* 15: 73-77.
- Lanfranco, L., Bonfante, P., Genre, A. 2016. The mutualistic interaction between plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Microbiology spectrum* 4: 4-6.
- López, F., Peña, D. 2018. Presencia de esporas de hongos micorrizicos arbusculares en cinco estados sucesionales de bosque altoandino colombiano. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental* 9: 135-147.
- Luginbuehl, L.H., Oldroyd, G.E. 2017. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology* 27: R952-R963.
- Lugo, M.A., Negritto, M.A., Jofré, M., Anton, A., Galetto, L. 2012. Colonization of native Andean grasses by arbuscular mycorrhizal fungi in Puna: a matter of altitude, host photosynthetic pathway and host life cycles. *FEMS microbiology ecology*, 81: 455-466.
- Lugo, M.A., Menoyo, E., Allione, L.R., Negritto, M.A., Henning, J.A., Anton, A.M. 2018. Arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes associated with grasses from the Argentine puna. *Mycologia* 110: 654-665.
- MacDicken, K.G. 1997. *A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects*. Winrock International Inst. for Agricultural Development. Arlington, Estados Unidos.
- Maherali, H. 2014. Is there an association between root architecture and mycorrhizal growth response? *New Phytologist* 204: 192-200.
- McCormack, M.L., Guo, D., Iversen, C.M., Chen, W., Eissenstat, D.M., Fernandez, C.W., Li, L., et al. 2017. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist* 215: 27-37.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L., Swan, J.A. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115: 495-501.
- Medina-García, L.R. 2022. Los hongos micorrizicos arbusculares y su rol en los agroecosistemas. *Cultivos Tropicales* 43: e14. Disponible en: <https://ediciones.inca.edu.cu/index.php/ediciones/article/view/1650>
- Montañez, O., Vargas, C., Marco, C., Cuervo, J. 2010. Mycorrhizal colonization in avocado plants (*Persea americana* L.). *Revista U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica* [online] 13: 51-60. Disponible en: <http://www.scielo.org.co/pdf/rudca/v13n2/v13n2a07.pdf>
- Montilla, M., Herrera-peraza, R., Monasterio, M. 2002. Influencia De Los Periodos De Descanso Sobre La Distribución Vertical De Raíces , Micorrizas Arbusculares Y Pelos Radicales En Páramos Andinos Venezolanos Influence of Fallow Periods on the Vertical Distribution of Roots, Arbuscular Mycorrhizae and Root. *Ecotropicos* 15: 83-96.
- Montilla, M., Peraza, R.A.H., Morales, S., Gómez, E.F.F., Monasterio, M. 2018. Distribución vertical de las micorrizas y pelos radicales en dos páramos andinos funcionalmente contrastantes/Vertical distribution of mycorrhizas and root hairs in two contrasted functionally andean paramus. *Acta Botánica Cubana* 217(3). Disponible en: <http://revistas.geotech.cu/index.php/abc/article/view/254>
- Moura, J.B., Cabral, J.S. 2019. Mycorrhizas in Central Savannahs: Cerrado and Caatinga. En: Pagano, M., Lugo, M. (eds.). *Mycorrhizal fungi in south america*, pp. 193-202. Springer Nature Switzerland.
- Olsson, P.A., Hammer, E.C., Pallon, J., van Aarle, I.M., Wallander, H. 2011. Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as revealed by PIXE analysis. *Fungal Biology* 115: 643-648.
- Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6: 763-775.
- Parra-Rivero, S.M., Maciel-De Sousa, N.M., Sanabria-Chopite, M.E., Pineda, J. 2018. Descripción anatómica de la colonización de hongos micorrizicos arbusculares en dos leguminosas arbóreas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24: 183-196.
- Passuni, E.O., Fonkén, M.S.M. 2015. Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system. *Mires and Peat* 15 (2014 / 2015) Article 14, 1–21.
- Phillips, J.M., Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-168.
- Ranelli, L.B., Hendricks, W.Q., Lynn, J.S., Kivlin, S.N., Rudgers, J.A. 2015. Biotic and abiotic predictors of fungal colonization in grasses of the Colorado Rockies. *Diversity and Distributions* 21: 962-976.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. [Accedido 5 de julio de 2022] Disponible en: <https://www.r-project.org/>.
- Riley, R., Corradi, N. 2013. Searching for clues of sexual reproduction in the genomes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* 6: 44-49.
- Rich, M.K., Nouri, E., Courty, P.E., Reinhardt, D. 2017. Diet of arbuscular mycorrhizal fungi: bread and butter?. *Trends in Plant Science* 22: 652-660.
- Santander, C., Aroca, R., Ruiz-lozano, J.M., Olave, J., Cartes, P., Borie, F., Cornejo, P. 2017. Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. *Mycorrhiza* 27: 639-657.
- Shukla, A., Vyas, D., Jha, A. 2013. Soil depth: An overriding factor for distribution of Arbuscular Mycorrhizal fungi. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 13: 23-33.
- Sierra Comejo, N., Hertel, D., Becker, J.N., Hemp, A., Leuschner, C. 2020. Biomass, Morphology, and Dynamics of the Fine Root System Across a 3,000-M Elevation Gradient on Mt. Kilimanjaro. *Frontiers in Plant Science* 11: 13.

- Smith, S.E., Smith, F.A. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. *Annual Review of Plant Biology* 62: 227-250.
- Treseder, K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* 164: 347-355
- Treseder, K.K., Cross, A. 2006. Global Distributions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecosystems* 9: 305-316.
- Valencia Rojas, M.P., Figueroa Casas, A. 2015. Vulnerabilidad de humedales altoandinos ante procesos de cambio: tendencias del análisis. *Revista Ingenierías Universidad de Medellín* 14: 29-42.
- Van Der Heijden, M., Martin, F., Sanders, I.R. 2015. Tansley review Mycorrhizal ecology and evolution : the past, the present and the future. *New Phytologist* 205: 1406-1423.
- Vásconez, P.M., Castillo, A., Flores, S., Hofstede, R., Josse, C., Lasso, S., et al. 2011. *Páramo*. EcoCiencia, Editorial Universitaria Abya-Yala y EC. Quito, Ecuador. Disponible en: <https://ecociencia.org/wp-content/uploads/2022/02/PARAMO.pdf>
- Verbruggen, E., Jansa, J., Hammer, E.C., Rillig, M.C. 2016. Do arbuscular mycorrhizal fungi stabilize litter-derived carbon in soil?. *Journal of Ecology* 104: 261-269.
- Wahl, A.L., Spiegelberger, T. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi in changing mountain grassland ecosystems: a challenge for research. *Botany* 94: 435-458.
- Wang, L., Wu, J., Ma, F., Yang, J., Li, S., Li, Z., Zhang, X. 2015. Response of arbuscular mycorrhizal fungi to hydrologic gradients in the rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel growing in the Sun Island Wetland. *BioMed Research International*, vol. 2015. Disponible en: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2015/810124/>
- Wei, L., Vosátka, M., Cai, B., Ding, J., Lu, C., Xu, J., Yan, W., et al. 2019. The Role of Arbuscular Mycorrhiza Fungi in the Decomposition of Fresh Residue and Soil Organic Carbon: A Mini-Review. *Soil Science Society of America Journal* 83: 511-517.
- Yamato, M. 2004. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of weeds on vacant land. *Mycorrhiza* 14: 127-131.
- Yildirim, G., Kokkoris, V., Corradi, N. 2020. Parasexual and sexual reproduction in arbuscular mycorrhizal fungi: room for both. *Trends in Microbiology* 28: 517-519.
- Zhang, Q., Sun, Q., Koide, R.T., Peng, Z., Zhou, J., Gu, X., Gao, W., et al. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal mediation of plant-plant interactions in a marshland plant community. *The Scientific World Journal* vol. 2014. Disponible en: <https://www.hindawi.com/journals/tswj/2014/923610/>