LA MICORRIZACIÓN DEL ALISO Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata CON SUELOS NATIVOS Y SU INFLUENCIA SOBRE EL CRECIMIENTO

THE MYCORRHIZATION IN ALDER Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata WITH NATIVE SOILS AND IT'S INFLUENCE IN THE GROWTH

Catalina Botero¹ y Jenny Dussán²

Resumen

Se estudió la influencia de las micorrizas arbusculares (MA) presentes en los suelos nativos sobre el crecimiento del alíso Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata, comparando la producción de biomasa (hojas, tallo y raíces) y el porcentaje de infección en las raíces por MA y ectomicorrizas (ECM). Se utilizaron tres suelos de origen y cantidad de esporas diferentes; con dos tratamientos, suelo pasteurizado y suelo no pasteurizado. Los resultados comprobaron la dependencia de la relación simbiótica de las plantas de Alnus con las MA, obteniéndose mayor crecimiento a niveles más altos de infección. Así mismo, la simbiosis mutualística simultánea con el actinomycete Frankia y con ECM en sus raíces se correlaciona con un mejor desarrollo de las plantas, aumentando su capacidad de sobrevivir en condiciones adversas tales como suelos erosionados y secos. De tal forma que la presencia de esta triple simbiosis mutualística en raíces de Alnus, hacen que esta especie vegetal tenga una gran potencialidad como regeneradora de suelos erosionados, en programas de reforestación, capacidad poco aprovechada debido al manejo inadecuado en vivero y el desconocimiento del lento proceso de micorrización, que no permiten obtener las condiciones mínimas para su desarrollo óptimo después del trasplante.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, aliso, Alnus acuminata, suelos nativos, ectomicorrizas, Frankia, recuperación de suelos.

Abstract

The influence of arbuscular mycorrhizal fungi (AM) present in native soils in the growth of alder *Alnus acuminata* H.B.K. subsp. *acuminata* was studied, by the comparison of the total biomass production (leaves, stem, roots) and the percentage of infection in roots by MA and ectomycorrhizal fungi (ECM). It's was utilized three different soils; with two treatment, pasteurized soil and not pasteurized soil. The results show that a dependence of simbiotic relation of the plants *Alnus* with MA had greater growth at the levels of highest infection. At the same time it was prove a mutualistic symbioses with the actinomycete *Frankia* acting in a simultaneous with ECM, that correlated with a better development of the plants, and at the same time increased its capacity of survival in adverse conditions as erode and dry soils. The presence of triple mutualistic symbioses in the *Alnus acuminata* roots, shows the potential of this tree in the regeneration of eroded soils and reforestation programs. Due to the inadequate management of nursery and the lack of knowledge of the slow process of mycorrhization, it has not been tauces the advantase of this symbioses.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, alder, Alnus acuminata, native soils, ectomycorrhizal fungi, Frankia, soil recovery.

INTRODUCCIÓN

El aliso, Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata, es un árbol nativo que protege cuencas hi-

drográficas, es maderable y tiene capacidad para recuperar suelos por presentar tres simbiosis mu-

Recibido: octubre de 2000; aprobado para publicación: marzo de 2001

¹ Profesora de cátedra, Universidad de los Andes-CIMIC, Santafé de Bogotá, Colombia. E-mail: catoca87@hotmail.com.

² Profesora asociada, Departamento de Ciencias Biológicas, Directora del Centro de Investigaciones Microbiológicas (CIMIC), Universidad de los Andes-CIMIC, Santafé de Bogotá, Colombia. E-mail: jdussan@uniandes.edu.co.

tualísticas con el actinomycete Frankia, los hongos micorriza arbusculares (MA) y los hongos ectomicorrízicos (ECM) (Bernal y Correa, 1989; Tovar, 1989). Se observa la recuperación rápida del suelo debido a que la descomposición de sus hojas se convierte en una fuente de abono natural con un contenido de nitrógeno entre 2.4 y 3.3%, sin tener en cuenta el nitrógeno obtenido a partir de los nódulos y raíces en las regiones donde Alnus se desarrolla naturalmente (Sicco et al... 1965; Tarrant y Trappe, 1971). A pesar de la importancia fundamental de sus características biológicas y ecológicas, en Colombia la Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR) sólo está utilizándolo en catorce hectáreas por año para los programas de reforestación y de recuperación de suelos. En suelos erosionados como los de la región de Tominé (Cundinamarca) su mortalidad después de ser transplantado es mayor de 80% (com. per. Ingenieros de CAR), posiblemente por la falta de conocimiento sobre la biología del árbol en sus primeras etapas de crecimiento, donde el grado de micorrización puede ser crítico para su desarrollo inicial y posterior transplante.

Por lo anterior, y dados los problemas de erosión y la necesidad de una verdadera reforestación y recuperación de los suelos, el objetivo del siguiente trabajo fue determinar la influencia de las micorrizas en el crecimiento del Alnus acuminata utilizando suelos nativos como inoculantes de micorrizas arbusculares (MA) y ectomicorrizas (ECM) que puedan llegar a emplearse en programas de recuperación más efectivos. El suelo nativo usado como inóculo aumentó la probabilidad de infección por micorrizas obteniéndose cepas competitivas y adaptadas. Sin embargo, el manejo que se haga en la remoción del suelo influye directamente en la capacidad de colonización del mismo, ya que es afectada cuando tiene un bajo contenido de esporas y de micelio en sus raíces y rizosfera (Barea y Requema, 1997; Ferrera et al., 1993; Helm y Carling, 1993a y 1993b; Jasper et al., 1989; Volkamar y Woodbury, 1989).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio. El estudio se realizó en la finca El Carraco, vereda Tominé, Guatavita, Cundinamarca (Colombia), a una altitud de 2.668 msnm y una temperatura promedio de 12 a 14 °C. Esta región presenta erosión eólica avanzada, veranos prolongados y heladas. Allí se estableció un invernadero cubierto con plástico, sin paredes laterales, donde se localizaron los árboles.

Material biológico. Plantas de Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata, Herbario Nacional Colombiano, col 396017. El semillero fue realizado en el vivero de la CAR-Neusa, localizado en la represa del Neusa, departamento de Cundinamarca, con semilla garantizada. El suelo se abonó con triple 15, cascarilla y cal, de acuerdo con la metodología de rutina utilizada por ellos. La germinación duró veinticinco días, y entre los días 45 y 60 de crecimiento se inocularon con Frankia a partir de nódulos del actinomycete provenientes de un árbol cercano al vivero. Para la inoculación se extrajeron los nódulos, se lavaron y maceraron diluyendo l g de nódulo en 20 ml de agua estéril. Filtrado el macerado, se aplicó sobre el suelo para trasplantar, mezclándolo muy bien. Luego se pasaron los árboles a una bolsa negra con capacidad para 400 g de suelo, se regaron dos veces al día v se protegieron de las heladas. Los árboles permanecieron en este vivero hasta la edad de cinco meses aproximadamente, cuando fueron trasladados a la región de Tominé para dar inicio al ensayo de transferencia de suelos. Es a esta edad en la que los árboles son utilizados para reforestar.

Suelos. Provenientes de tres regiones diferentes de Colombia: suelo CAR (C), obtenido en el vivero CAR-Neusa, lugar donde se llevó a cabo el semillero; suelo Barbosa (B), proveniente de un bosque nativo cercano al municipio de Barbosa, departamento de Santander; suelo Tominé (T), que se obtuvo alrededor de los árboles de A. acuminata crecidos en forma natural en la región de Tominé.

Tratamientos. Cada muestra de suelo se dividió en dos. Una parte se pasteurizó y la otra se utilizó tratando de removerla lo menos posible.

Se realizó una pasteurización ligera del suelo que consistió en colocar el suelo humedecido en baño de María, manteniéndolo a una temperatura interna de 80-90 °C durante dos horas. Esta pasteurización leve no cambia las características fisicoquímicas propias del suelo (Hamel, 1996). Los árboles sembrados en estos suelos pasteurizados fueron la base para medir el efecto de las MA sobre el crecimiento de A. acuminata.

Con cada tipo de suelo (C, B, T) y para cada tratamiento (pasteurizado y no pasteurizado), se llenaron 40 bolsas con tres kilogramos de suelo cada una, para un total de 240 bolsas.

Trasplante de los árboles. Al azar, los árboles se trasplantaron en Tominé en cada una de las 240 bolsas y se regaron dos veces por semana durante diez meses con agua de la región. Todos los árboles, de acuerdo con el tratamiento y tipo de suelo, se distribuyeron en el invernadero en bloques completos al azar (Ferrera et al., 1993; Little y Hills, 1991).

Mediciones realizadas en laboratorio, Mensualmente se realizó un muestreo destructivo con cuatro repeticiones por tratamiento y tipo de suelo por un periodo de diez meses. Las variables a evaluar fueron biomasa (peso seco) de tallo, raíz y hojas que se analizaron por los métodos gravimétricos conocidos (Huss y Ohlsson, 1992; Matteucci y Colma, 1988). El porcentaje de infección de ECM y de MA se determinó utilizando la coloración azul de tripano, por el método de Phillips and Hayman (1970) indicado por Sieverding en 1983, para después determinar el porcentaje de infección de micorrizas en las raíces como el número de campos infectados por cien dividido entre el número total de campos observados. La infección por hongos de ECM se evaluó por la presencia de red de Hartig, manto y de fíbulas en el micelio que cubría la raíz. Las MA, por la presencia de arbúsculos, vesículas y esporas presentes en la raíz, y los actinomycetes Frankia por la presencia de nódulos que se observaron macroscópicamente en la raíz.

El análisis estadístico se llevó a cabo utilizando el sistema SAS, con análisis de varianza de tres vías con interacciones dobles y prueba de Duncan para las tres vías (Little y Hills, 1991).

RESULTADOS

Alnus acuminata presentó simbiosis con el actinomiceto Frankia, las MA y las ECM en todos los suelos con niveles diferentes de micorrización de acuerdo con el suelo y el tratamiento pasteurizado o no pasteurizado.

Cuando los árboles fueron trasplantados en la región de Tominé a los diferentes suelos, en todos se observaron los nódulos de *Frankia*, bien desarrollados y con su color anaranjado característico, lo cual fue una constante durante todo el ensayo.

Los tres tipos de suelo presentaron deferencias en sus características químicas y el número de esporas (tabla 1). Los suelos C y B presentaron niveles altos de materia orgánica (entre 16 y 12%, respectivamente) y de nitrógeno total (entre 0.8 y 0.6%, respectivamente) y bajos en fósforo (menos de 7 ppm), contrario al suelo T con 1% de materia orgánica, nitrógeno total de 0.05% y 21 ppm de fósforo. La mayor cantidad de materia orgánica pudo favorecer el desarrollo de ectomicorrizas alcanzando porcentajes hasta del 18.4% en el suelo C en contraste con las MA que en el mismo suelo alcanzó solamente el 1.0% de colonización de sus raíces (tabla 4).

Así mismo, todos los suelos presentaron pH ácido con rangos altos de aluminio, en especial B. En este caso el aliso mostró una adaptación a niveles elevados de aluminio, que pueden llegar a ser tóxicos, y a pH ácido.

La tabla 2 muestra los cuadrados medios del análisis de varianza para las variables biomasa tallo,

Tabla 1. Características químicas y recuento de esporas de micorrizas arbusculares (MA) de los suelos investigados como fuentes de inóculo nativo para micorrizas

Componentes y características del suelo	Suelo CAR (C)	Suelo Barbosa (B)	Suelo Tominé (T)
Profundidad (cm)	10	10	10
M.O.(%) Walkley Black, colorimetría	16.3	12,2	1.00
C (%)	7.11	7.11	0.58
N % Semimicro Kjeldahl	0.81	0.61	0.05
pH (1:2)	5.0	4.80	4.90
Al Meq./100 g	1.68	4.28	1.84
Ca Meq./100 g	0.82	4.12	2.89
Mg Meq./100 g	0.66	1.65	2.06
K Meq./100 g	0.25	0.70	1.07
Na Meq./100 g	0.29	0.37	0.33
P (ppm) BRAY II	6	5	21
Esporas MA/100 g suelo fresco	400-600	3.600-4.500	1.400-1.800

Tabla 2. Cuadrados medios de análisis de varianza para las variables biomasa: tallo, hojas y raíz, y porcentajes de micorrizas arbusculares (MA) y de ectomicorrizas (ECM)

Fuente de variación	GL	Biomasa tallo	Biomasa hojas	Biomasa raíz	MA	ECM
Mes	8	8.97 **	6.90 **	119.2 **	221.06 **	2.115.56 **
Suelo	2	0.41 *	0.08 ns	1.00 ns	187.01 **	167.24 ns
Pasteurización	1	10.31 **	23.56 **	99.9 **	736.95 **	1.676.87 **
Mes x suelo	16	0.14 ns	0.39 ns	1.15 ns	44.31 *	164.73 **
Mes x pasteurizado	8	1.29 ns	1.47 **	10.61 **	105.41 **	223.37 **
Suelo x pasteurizado	2	0.06 ns	0.29 ns	0.44 ns	104.22 *	38.38 **
Ептог	178	0.23	0.4	2.06		-
Total	215					

^{*} y **: significativo al 5% y al 1%, respectivamente; ns = no significativo; GL: grados de libertad.

biomasa hojas, biomasa raíz, porcentaje de ECM y porcentaje de MA, que indican diferencias altamente significativas en tiempo, pasteurización y suelos. Las MA mostraron diferencias altamente significativas en los suelos, mientras que las ECM no.

En las interacciones dobles donde se compararon las variables mes y suelo, y sólo tuvieron diferencias significativas las MA y las ECM. La biomasa del tallo no presentó diferencias significativas. La interacción mes con pasteurización mostró diferencias altamente significativas en biomasa de raíz y hojas y en porcentaje de MA y ECM. Suelo nativo como fuente de inóculo de micorrizas. La tabla 3 muestra el potencial de inóculo de los suelos nativos, donde el suelo sin pasteurizar alcanzó niveles de micorrización del 12.5% que equivale a 89% más de infección que los suelos pasteurizados para las MA, y en las ECM fue de 32.1%, que equivale a 53% más del pasteurizado (figura 1).

En cuanto a biomasa, fue mayor en raíz (63%), seguido de tallo (51%) y hojas (46%). La inferencia del suelo nativo (sin pasteurizar) sobre el crecimiento se observó a medida que transcurrieron los meses. Cuando se evalúan los resul-

Tabla 3. Comparación del aumento en biomasa de hojas, tallos y raíces de *Alnus acuminata* H.B.K. subsp. *acuminata* y porcentaje de infección por micorrizas arbusculares (MA) y ectomicorrizas (ECM) durante diez meses en suelo pasteurizado y no pasteurizado

Mes	Tratamiento	Biomasa tallo/g	Biomasa hojas/g	Biomasa raíz/g	MA (%)	ECM (%)
2	No pasteurizado	0.32	0.41	0.82	0.00	2.00
2	Pasteurizado	0.22	0.44	0.73	0.00	2.00
3	No pasteurizado	0.30	0.72	1,03	0.00	3.00
3	Pasteurizado	0.29	0.61	0.96	0.00	3.00
4	No pasteurizado	0.52	1.42	1.32	0.58	4.00
4	Pasteurizado	0.50	1.09	1.11	0.00	3,91
5	No pasteurizado	0.78	1.70	2.37	0.33	7.66
5	Pasteurizado	0.55	1.38	2.12	0.00	5.66
6	No pasteurizado	1.20	2.15	4.42	1.91	17.58
6	Pasteurizado	0.84	1.30	3.69	0.08	13.08
7	No pasteurizado	1.77	2.77	6.70	6.08	26.41
7	Pasteurizado	1.01	1.44	3.54	0.25	15.00
8	No pasteurizado	1.51	1.67	6.24	5.33	25.83
8	Pasteurizado	1.33	0.89	3.64	0.16	21.25
9	No pasteurizado	2.30	2.17	7.38	11.91	27.36
9	Pasteurizado	1.18	1.15	4.91	0.33	16. 75
10	No pasteurizado	2.47	2.33	7.58	12.50	32.16
10	Pasteurizado	1.26	1.08	4.83	1.33	15.08

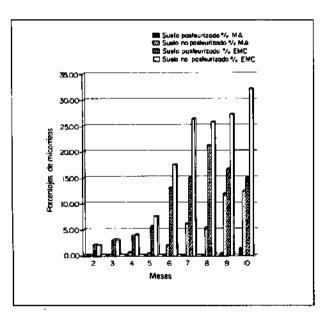


Figura 1. Porcentaje de micorrizas arbusculares (% MA) y de ectomicorrizas (% ECM) en raíces de Alnus acuminata H.B.K. subsp. acuminata en suelos pasteurizados y no pasteurizados durante diez meses

tados utilizando cada tipo de suelo por separado se advierte cómo el efecto de las micorrizas en el desarrollo de los árboles fue mayor en suelos nativos (sin pasteurizar) y con bajos niveles de materia orgánica que en suelos pasteurizados (tabla 3).

La simbiosis con *Frankia* aparentemente no se afectó al tratar el suelo del semillero con el fertilizante triple 15, ni tampoco por la pasteurización. Por el contrario, las ECM, cuyo inóculo provenía del suelo utilizado para el semillero, diminuyeron la colonización en más de 50% después del tratamiento (tabla 3).

Se encontró que la mayor capacidad de colonización para MA la tuvo el suelo Barbosa, seguido por el de Tominé. En esto pudo influir la capacidad de colonización de las raíces y de competencia de los diferentes hongos presentes en la muestra, la agresividad, la cantidad de inóculo, las características del suelo, los marcadores genéticos de la planta, su crecimiento, entre otros (Gianinazzi et al., 1985).

Para las ECM los resultados indicaron que el suelo CAR del semillero original tenía una población alta para esta clase de micorrizas, en contraste con la MA, que fue baja.

Aumento en biomasa de Alnus acuminata y su relación con las tres simbiosis que puede desarrollar. A medida que trascurrió el ensayo las diferencias en cuanto a la biomasa producida fueron cada vez más notorias. En el décimo mes, los árboles de A. acuminata en suelo no pasteurizado llegaron a tener entre 50 y 63% más de biomasa en comparación con los crecidos en suelos pasteurizados. De la misma manera, los níveles de micorrización en los suelos no pasteurizados alcanzaron 12.5% para MA y 32.1% para ECM, mientras que para los suelos pasteurizados fueron 1.33 y 15.08%, respectivamente (tabla 3).

La micorrización de A. acuminata fue lenta. Solamente hasta el séptimo mes se observó un aumento significativo en los niveles de micorrizacion, pasando de 1.91% en el sexto mes a 6.08% en el séptimo. Estos niveles de infección son muy bajos, al compararlos con los que encontramos en ensayos previos con árboles regenerados naturalmente en la región de Tominé, donde se obtuvieron niveles de infección mayores de 70% para las MA. Sin embargo, los resultados de la tabla 4 mostraron cómo los suelos transferidos, tanto los pasteurizados como los no pasteurizados, lograron colonizar MA en proporciones de seis veces más para el suelo B y cinco veces más para el suelo T, comparados con el suelo C utilizado rutinariamente en la obtención de los semilleros de A. acuminata. Para las ECM fue al contrario: la mezcla con otros suelos disminuyó su colonización en una proporción de 0.7 veces para suelo B y 0.8 veces para suelo T, comparados también con el suelo C.

DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados anteriores se corroboró que A. acuminata presentó simbiosis tripartita con MA, ECM y Frankia, en los tres suelos del ensayo. Esta simbiosis fue determinante para su desarrollo, en especial en suelos áridos, con niveles bajos de materia orgánica, niveles altos de aluminio y pH ácidos, como fue el caso del suelo Tominé (T). Según Mosse (1973), citado por Orozco (1998), existe una cierta especificidad de las MA en términos de la efectividad de la simbiosis y el tipo de suelo. La especificidad de las micorrizas a los hospederos es muy amplia, y aunque existen diferencias en grado de susceptibilidad del huésped, parece ser más importante la adaptabilidad del hongo a determinadas condiciones del suelo, especialmente pH, fertilidad, aluminio y aireación, características que se deben tener en cuenta en el momento de escoger los suelos para realizar semilleros y trasplantar los árboles. De hecho, se ha encontrado que las MA nativas son más efectivas que las poblaciones de MA introducidas, y su eficiencia está en función de las condiciones del medio ambiente del suelo y la severidad de los disturbios, sean éstos físicos, químicos o bióticos (Bagyaraj, 1992; Gianinazzi et al., 1985; Hayman, 1982).

De lo anterior se podría inferir que la presencia de micorrizas ayudó a la asimilación de varios elementos esenciales en la nutrición de A. acuminata, que podían ser escasos en un suelo erosionado, como en el caso del suelo T. De tal forma que la micorriza, después de la colonización biotrófica mutualística de la raíz del árbol, desarrolló micelio externo que colonizó el suelo que rodea la raíz, y así ayudó a la planta a captar más

Tabla 4. Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares (% MA) y ectomicorrizas (% ECM) en raíces de Alnus acuminata H.B.K., subsp. acuminata en un periodo de diez meses en tres suelos diferentes de Colombia

Tratamiento	Suelo CAR (% MA)	Suelo CAR (% ECM)	Suelo Barbosa (% MA)	Suelo Barbosa (% EMC)	Suelo Tominé (% MA)	Suelo Tominé (% ECM)
Pasteurizado	0.134	11.68	0.88	10.02	0.69	10.22
No pasteurizado	1.02	18.45	6.32	14.43	5.38	15.57

eficazmente los nutrientes de lenta difusión en la solución edáfica, como por ejemplo el fósforo. Así mismo le brindo protección frente a situaciones de estrés, tanto abióticos como bióticos (Olivares y Barea, 1991).

El hecho de que las MA mostraran diferencias altamente significativas con los suelos indica que sí se debe tener en cuenta la clase de suelo a utilizar en el semillero, su preparación, la adición de químicos y todo aquello que pueda influir en un mejor desarrollo de las micorrizas y en el trasplante de los árboles. De acuerdo con lo anterior se obtendrán mayores o menores niveles de colonización por los hongos.

Se encontró cómo la pasteurización leve, además de eliminar las esporas de MA, retarda el desarrollo de los inóculos presentes en el suelo original del semillero, en su mayoría de ECM. Ésta sería la razón por la cual los niveles de infección de ECM se vieron reducidos en 46%.

Cuando se realizan programas de reforestación y recuperación de suelos con este género, se requiere que en el momento de ser trasplantados en el suelo erosionado la simbiosis con MA también esté establecida. Por tanto los suelos empleados en semilleros deben contener niveles altos de inóculo de MA, más competitivos frente a las ECM, lo que no sucedió con los suelos C, provenientes del subpáramo de la región del Neusa que presentaron mayor cantidad de ECM, debido a la presencia de coníferas en la región. Además, las MA se pueden ver afectadas por los fertilizantes, desinfectantes y fungicidas utilizados en la realización de semilleros (Menge, 1982).

Las MA presentes en el suelo sin pasteurizar mostraron su capacidad de desarrollo ante la presencia de mayores niveles de infección de ECM, pero a medida que aumentó la colonización por MA, se hizo menor la diferencia con respecto a la colonización por ECM, lo que indica cierto grado de competencia entre estos dos tipos de micorrizas. Sin embargo, se ha encontrado que en condiciones naturales una planta estaba aso-

ciada generalmente con más de un hongo micorrízico, como es el caso del A. acuminata, formándose un complejo de micorrizas más eficiente que los hongos considerados individualmente (López y Garbaye, 1989). En el caso de Frankia, la formación de nódulos se observa en ambos tipos de suelo, aunque hay reportes que dicen que el potencial de nodulación es mayor en suelos provenientes de plantaciones con coníferas y alisos (Miller et al., 1992).

En investigaciones posteriores a más largo plazo se podría determinar el tipo de interacción, si la hay, entre las MA y las ECM, y los beneficios que esto puede presentar al árbol en condiciones adversas.

En este estudio preliminar se mostró cómo el uso de cepas nativas de MA y de ECM es una alternativa que puede ser la solución para disminuir la alta tasa de mortalidad del aliso después de ser trasplantado. Se debe empezar a buscar micorrizas más infectivas y efectivas, como también informar que los semilleros de árboles que van a ser utilizados en reforestación no deberían ser hechos en forma rutinaria, sin diferenciar cada especie, su uso y, sobre todo, el suelo donde va a ser sembrado, sino teniendo en cuenta ciertas características como el hecho de que las ECM colonizan bien en presencia de humus crudo y materia orgánica, mientras que las MA son capaces de desarrollarse en suelos erosionados, sin capa vegetal y con déficit hídrico (Barea y Requema, 1997; Guerrero et al., 1996).

AGRADECIMIENTOS

A la Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR) por el apoyo y la información suministrada durante la ejecución de este proyecto; al doctor Orlando Martínez del Instituto de Genética de la Universidad de los Andes, por la planeación y el análisis estadístico; a Hernando Valencia, M. Sc., profesor asociado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional, por sus orientaciones científicas; y al CIMIC, por la orientación y el respaldo económico.

REFERENCIAS

- Bagyaraj J. 1992. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae.
 En: Arora, Dilip K (eds.). Handbook of applied mycology vol 4: Fungal biotechnology. Varanasi, India. pp. 3-75.
- Barea JM, Requema N. 1997. Recuperación de espacios degradados en ambientes mediterráneos: Elección de especies, propagación y establecimiento de las plantas. En: Seminario internacional "La simbiosis Rhizobium-Micorrizas en la rehabilitación y manejo sostenible del suelo". Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 1997. pp. 297-325.
- Bernal HY, Correa JE. 1989. Especies vegetales promisorias de los países del convenio Andrés Bello. Guadalupe, México.
- Ferrera R, González MC, Rodríguez M. 1993. Manual de agromicrobiología. Trillas, México.
- Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S, Trouvelot A. 1985. Evaluation of the infectiveness and effectiveness of indigenous vesicular-arbuscular fungal populations in some agricultural soils in Burgundy. Can J Bot 63:1.521-1.524.
- Guerrero E, Azcon C, Barea JM, Moyersoen B, Orozco C, Cano C, Mejía D, Mayer J, Rivillas C, Rivera de Bustos E. 1996. Micorrizas, recurso biológico del suelo. Fondo FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá.
- Hamel C. 1996. Manejo básico de la micorriza arbuscular -MA-con énfasis en suelos degradados. En: Memorias del curso talter "Manejo básico de micorriza arbuscular-MA- con énfasis en suelos degradados". Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- **Hayman DS.** 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 70:1.119-1.132.
- Helm JM, Carling DE. 1993a. Use of soil transfer for reforestation on abandoned mined lans in Alaska: I. Effects of soil transfer and phosphorus on growth and mycorrhizal formation by *Populus balsafimera*. Mycorrhiza 3:97-106.
- Helm JM, Carling DE. 1993b. Use of soil transfer for reforestation on abandoned mined lans in Alaska: II. Effects of soil transfer from different successional stages on growth and mycorrhizal formation by *Populus balsafimera* and *Alnus crispa*. Mycorrhiza 3:107-114.
- Huss-Danell K, Ohlsson H. 1992. Distribution of biomass and nitrogen among plant parts and soil nitrogen in young Alnus incana stand. Can J Bot 70:1.545-1.549.

- Jasper DA, Abbott LK, Robson AD. 1989. Hiphae of a vesicular arbuscular mycombizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. New Phytolog 112:1.101-1.107.
- Little TM, Hills J. 1991. Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura .Trillas, México.
- López R, Garbaye J. 1989. Some aspects of a double symbiosis with ectomycorthizal and VAM fungi. Agricult, Ecosyst and Environm 29:263-266.
- Matteucci S, Colma A. 1988. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía 22, Serie Biología. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington DC.
- Menge JA. 1982. Effect of soil furnigants and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. Phytopathology 70:1,125-1,132.
- Miller SL, Koo CD, Molina R. 1992. Early colonization of red and Douglas fir by ectomycorrhizal fungi and Frankia in soils from the Oregon Coast Range. Mycorrhiza 2(2):53-61.
- Olivares J, Barea JM. 1991. Fijación y movilización biológica de nutrientes: fijación de nitrógeno y micorrizas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Orozco FH. 1988. Investigaciones sobre micorrizas en Colombia.

 Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Medellín, Colombia.
- Sicco G, Venegas L, Muñoz V. 1965. Informe forestal del departamento de Caldas. IV Monografía del Alnus jorullensis H.B.K. de Caldas. Fondo de Desarrollo y Diversificación de Zonas Cafeteras, Sector Forestal, Manizales.
- Sieverding E. 1983. Manual de métodos de investigación de la micorriza vesículo arbuscular en el laboratorio. CIAT, Cali.
- Tarrant R, Trappe J. 1971. The role of *Alnus* in improving the forests environment. *Plant and Soil*, Special Volume: 335-348.
- Tovar OC. 1989. Algunos aspectos de la nutrición mineral en atiso (Alnus acuminata H.B.K). Tesis de biólogo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Volkamar KM, Woodbury W. 1989. Effects of soil temperature and depth on colonization and root and shoot growth of barley inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae indigenous to Canadian prairie soil. Can J Bat 67:1.702-1.706.