



## 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

Miguel Montilla<sup>1†</sup>, Ricardo A. Herrera-Peraza<sup>2†</sup>, Sonia Morales<sup>1</sup>, Eduardo Furrázola<sup>2\*</sup> y Maximina Monasterio<sup>1</sup>

**Palabras clave:** agricultura, Andes venezolanos, barbecho, funcionamiento micorrízico, humedad  
**Key words:** agriculture, fallow, humidity, mycorrhizal functioning, venezuelan Andes

Recibido: 08/08/2018

Aceptado: 21/11/2018

#### RESUMEN

Se presentan los resultados correspondientes al análisis de las tasas de colonización micorrízica arbuscular (MA) y las proporciones de raicillas con pelos radicales en dos páramos andinos venezolanos (Gavidia y Apure) con funcionamientos contrastantes. Las tasas de colonización MA en Gavidia y Apure aumentaron sucesionalmente con la edad del barbecho a medida que disminuyeron las proporciones de raicillas con pelos radicales. Por otra parte, las proporciones de raicillas con pelos radicales fueron menores en Apure (2 a 31%) que en Gavidia (3 a 54%). Se comprueba que en las parcelas agrícolas examinadas en ambos páramos se afecta el funcionamiento de las micorrizas y pelos radicales con respecto a las parcelas de barbecho sucesional. Por último, existió una regresión exponencial negativa entre las tasas de colonización MA y las proporciones de raicillas con pelos radicales. El hecho de que las tasas de colonización MA sean mayores en Apure que en Gavidia y las proporciones de raicillas con pelos radicales menores en el primero, parece deberse a una mayor sequedad del sustrato en el primer páramo.

#### INTRODUCCIÓN

Entre las simbiosis más importantes en la naturaleza después de las mitocondrias y los plastidios se encuentran aquellas que forman las plantas y los hongos filamentosos que habitan en el suelo (Hoysted *et al.*, 2018). Trabajos como los de Wang y Qiu (2006), Mridha y Dhar (2007), Rodríguez-Morelos *et al.* (2014), Shi *et al.*

#### ABSTRACT

The results corresponding to the analysis of arbuscular mycorrhizal (AM) colonization rates and proportions of rootlets showing root hairs at two functionally contrasting Venezuelan Andean paramus are presented. The AM colonization rates increased successionally with the fallow age at Gavidia and Apure, whereas the proportion of rootlets with root hairs diminished in the same sense. On the other hand, the proportion of rootlets with root hairs was smaller at Apure (2 to 31%) than at Gavidia (3 to 54%). That mycorrhizal and root hairs' functioning is affected at the examined agricultural plots with respect to the fallow successional ones is showed. Finally, it is showed that a negative exponential regression exist between AM colonization rates and the proportion of rootlets showing root hairs. The fact that at Apure the AM colonization rates are larger than in Gavidia, while the proportion of rootlets showing root hairs is smaller at the first site, is probably due to the highest substrate dryness in the former.

(2016) confirman la amplia ocurrencia de las micorrizas arbusculares en distintas especies vegetales. En algunas regiones tropicales la micotrofia sobrepasa el 90% de las plantas vasculares presentes en el ecosistema (Ferrer y Herrera, 1985). Aún para las Dipterocarpaceae, que durante mucho tiempo se pensó eran exclusivamente ectomicorrízicas (Smith y Read, 2008), se ha sugerido que el 75% de sus especies pueden formar micorriza

\* Autor para correspondencia: eduardof@ecologia.cu

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Apartado Postal 5101, Mérida 5202, Venezuela

<sup>2</sup> Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera Varona 11835 e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

arbuscular (Tawaraya *et al.*, 2003), confirmando la abundancia de la simbiosis micorrízica arbuscular en bosques tropicales taxonómicamente diversos.

También en los páramos andinos venezolanos se ha demostrado que más del 90% de las plantas existentes se asocian comúnmente a los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA; Montilla, 1992). Del mismo modo, Barnola y Montilla (1997) al estudiar a lo largo de una topo-secuencia, el efecto que ejercen el drenaje y la profundidad del suelo sobre las MA reportan en una parcela del rosetal-arbustal del páramo desértico El Banco, en la Sierra de la Culata, Mérida, los mayores valores de colonización micorrízica en comparación con suelos más pobremente drenados localizados en una posición topográfica más baja.

Por otra parte, se conoce que las comunidades fúngicas del suelo, incluyendo los tipos de micorriza dominantes en las raíces de las plantas, tienen lugar a lo largo de la sucesión de las comunidades vegetales (Merilä *et al.*, 2002; Reynolds *et al.*, 2003; Cázares *et al.*, 2005). En este sentido, Montilla (1992) se refiere al importante papel de las micorrizas en la recuperación del funcionamiento original del rosetal-arbustal paramero durante los períodos de descanso de la tierra o barbecho a que son sometidas las parcelas agrícolas para el cultivo de papa u otras especies después de la cosecha. Montilla (1992) también reconoce que a medida que aumenta la edad del barbecho disminuyen las proporciones de raicillas con pelos radicales, mientras que las tasas de colonización MA aumentan.

En otro trabajo realizado en el páramo El Banco, Barnola y Montilla (1997) afirman que en formaciones parameras funcionalmente contrastantes las tasas de colonización micorrízica disminuyen en el sentido rosetal-arbustal – pastizal estacional – pastizal húmedo, mientras que en el mismo sentido aumentan las proporciones de raicillas con pelos radicales. Ambos resultados demuestran que existe una fuerte correlación inversa entre el funcionamiento MA y las proporciones de raicillas con pelos radicales.

No abundan estudios acerca de la presencia de las MA en ecosistemas andinos (Diehl *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2014; Silvani *et al.*, 2016), y más bien se han realizado estudios de micorrizas arbusculares en comunidades de plantas alpinas en regiones de China (Zhang *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2018), Rusia (Onipchenko y Zobel, 2000), en montañas de Noruega (Dhillion, 1994) y territorios del Alto Ártico de Canadá (Nosko *et al.*, 1994). Estas investigaciones resultan importantes pues las áreas alpinas cubren alrededor de un 4% de la superficie terrestre y se caracterizan por ambientes con bajas temperaturas, baja presión atmosférica, cortos periodos

de crecimiento y lenta descomposición (Körner, 2003), donde los hongos MA juegan sin duda un importante papel ecológico (Oehl *et al.*, 2011; Khan *et al.*, 2015).

Con el interés de profundizar en el conocimiento acerca del funcionamiento MA en ecosistemas del páramo andino con funcionamientos contrastantes fueron colectadas muestras de raicillas a distintas profundidades en el páramo de Gavidia y de Apure, del estado de Mérida, Venezuela. Ambos páramos pueden ser considerados como hídrica y nutricionalmente contrastantes, dadas las condiciones de mayor sequedad y bajas temperaturas, y menor fertilidad en el páramo de Apure al ser comparado con el páramo de Gavidia (Monasterio y Reyes, 1980; Montilla *et al.*, 2018). El presente trabajo muestra los resultados obtenidos en cuanto a la distribución vertical de las micorrizas y las proporciones de raicillas con pelos radicales, en los primeros 20 cm de suelo en ambos páramos.

## MATERIALES Y METODOS

### Sitios de estudio

Las parcelas estudiadas en el páramo de Gavidia fueron las siguientes: P1, P6 y P12, parcelas con uno, seis y 12 años de recuperación sucesional de la vegetación original (barbechos tradicionales); PN, parcela de páramo natural; PD, parcela de cultivo de papa dejada después de la cosecha; y PT, parcela de cultivo de trigo en pleno crecimiento. En el caso del páramo de El Apure, el sitio estudiado posee como vegetación predominante el rosetal-arbustal con dominio de *Espeletia schultzii* Wedd. e *Hipericum laricifolium* Juss. Las parcelas estudiadas fueron: P1, P6 y P12, parcelas con uno, seis y 12 años de recuperación sucesional de la vegetación original (barbechos tradicionales); PN, parcela de páramo natural; PT1, parcela de trigo en pleno desarrollo en el primer año de cultivo; PT40, parcela de trigo en pleno desarrollo sometida a cultivo durante 40 años; y PBT, parcela de barbecho abandonada después de 40 años de cultivo de trigo. Las características fisiográficas de ambos páramos, variables físico-químicas de los suelos, métodos de colecta y procesamiento ulterior de las muestras son descritos por separado por Montilla *et al.* (2018).

### Caracterización de las micorrizas arbusculares y los pelos radicales

Tanto la colonización micorrízica, como los porcentajes de raicillas con pelos radicales fueron analizados a partir de la colecta de cinco monolitos de suelo de 10 x 10 cm de superficie, colectados al azar en cada sitio. Al momento del muestreo los monolitos fueron divididos de acuerdo con su profundidad, de 0 a 10 cm y de 10 a 20 cm.

Para la evaluación del porcentaje de colonización micorrízica (%CM) y los porcentajes de raicillas con pelos radicales (%PR), las raicillas fueron ablandadas y aclaradas en KOH al 10%, durante 1 h a 90°C. A continuación, fueron lavadas y acidificadas en HCl 1N para finalmente tefir con Azul de Tripán al 0.05% en lactoglicerina (Phillips y Hayman, 1970). Ambas variables estudiadas fueron estimadas utilizando el método de intersección de líneas descrito por Giovannetti y Mosse (1980), empleándose para ello placas plásticas con retículos de 0.5 pulgadas grabados en el fondo y realizando las observaciones en microscopio estereoscópico con aumento de 50x.

### Análisis estadístico

Los resultados fueron comparados mediante el uso de medias y desviaciones estándar. Para los análisis de regresión entre las tasas de colonización micorrízica arbuscular y los porcentajes de raicillas con pelos radicales, el procesamiento estadístico fue realizado por curvas de tendencia de mejor ajuste. Para este análisis, fueron utilizadas las medias y desviaciones estándar correspondientes a 12 muestras para Gavidia y 14 para Apure. El procesamiento de los datos se realizó por medio del Microsoft Office Excel.

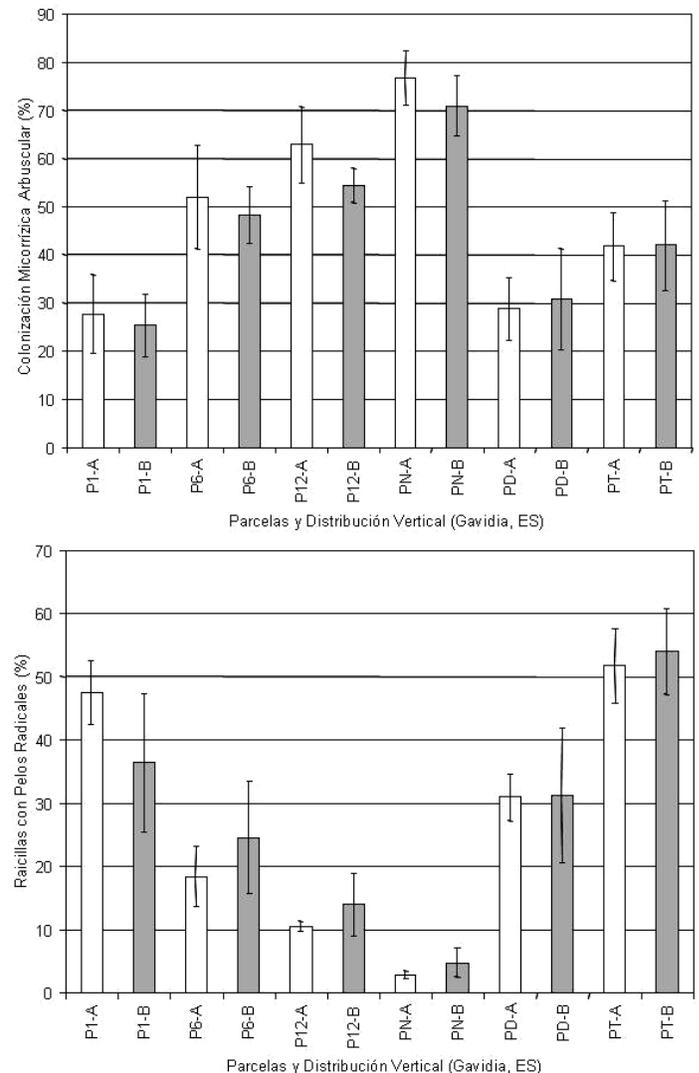
## RESULTADOS

En el páramo de Gavidia las tasas de colonización MA aumentaron significativamente a medida que avanzó la sucesión del barbecho en el sentido P1-P6-P12-PN, mientras que en el mismo sentido disminuyeron considerablemente las proporciones de raicillas con pelos radicales (Fig. 1). También se observó que las tasas de colonización MA disminuyeron significativamente en las parcelas de agricultura tradicional PD y PT, mientras que aumentaron significativamente las proporciones de raicillas con pelos radicales.

Un comportamiento similar se observó en el páramo de Apure en cuanto al aumento sucesional de las tasas de colonización MA de P1 a PN, a medida que disminuyó la proporción de raicillas con pelos radicales (Fig. 2). Sin embargo, en Apure las tasas de colonización MA resultaron altas en las parcelas agrícolas y en ellas las proporciones de raicillas con pelos radicales fueron también mayores que en las parcelas P1 a PN, lo que contrasta con el resultado obtenido para el funcionamiento de las micorrizas y los pelos radicales con respecto al encontrado en Gavidia.

Tanto en el páramo de Gavidia como en el de Apure la colonización MA tendió, en general, a disminuir al aumentar la profundidad del suelo (Fig. 1 y 2) aunque esta disminución no resultó considerable. No obstante, es

necesario destacar que mientras que en el páramo de Gavidia los porcentajes de colonización variaron de 26 a 77%, en el de Apure la variación fue de 48 a 81%, lo que evidencia que las tasas de colonización MA en Apure llegan a ser, en general, bastante mayores que en Gavidia.



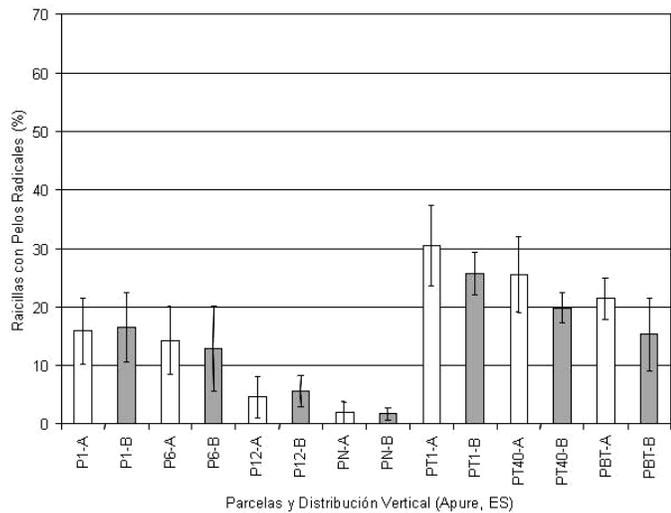
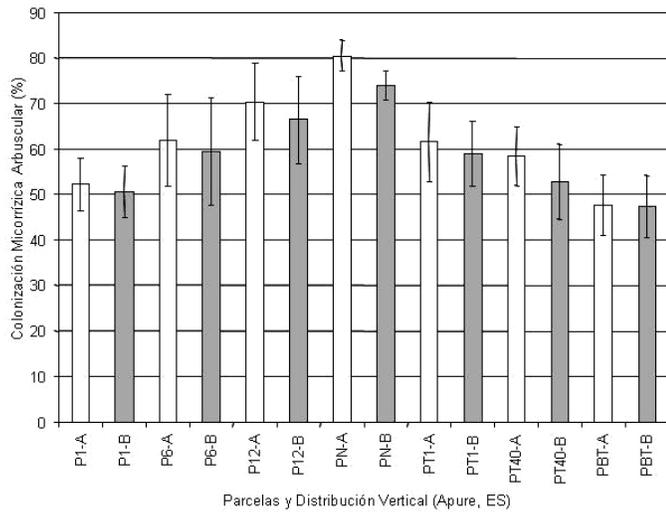
**Figura 1.** Distribución vertical de las tasas de colonización MA de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) (arriba) y los porcentajes de raicillas con pelos radicales (debajo) en el páramo de Gavidia durante la época seca.

**Figure 1.** Vertical distribution of mycorrhizal rates from 0 - 10 cm (A) and 10 - 20 cm (B) (above) and rootlet hairs percentage (below) in Gavidia paramus during the dry season.

En cuanto a las proporciones de raicillas con pelos radicales, tampoco fueron obtenidas variaciones significativas dependientes de la profundidad en ninguno de los sitios estudiados (Fig. 1 y 2). No obstante, las proporciones obtenidas para el páramo de Apure (2 a 31%) fueron, en general, bastante menores que las

obtenidas para el páramo de Gavidia (3 a 54%). Por último, la **Fig 3** muestra las curvas de regresión obtenidas al relacionar las tasas de colonización MA y las proporciones de raicillas con pelos radicales para ambos páramos.

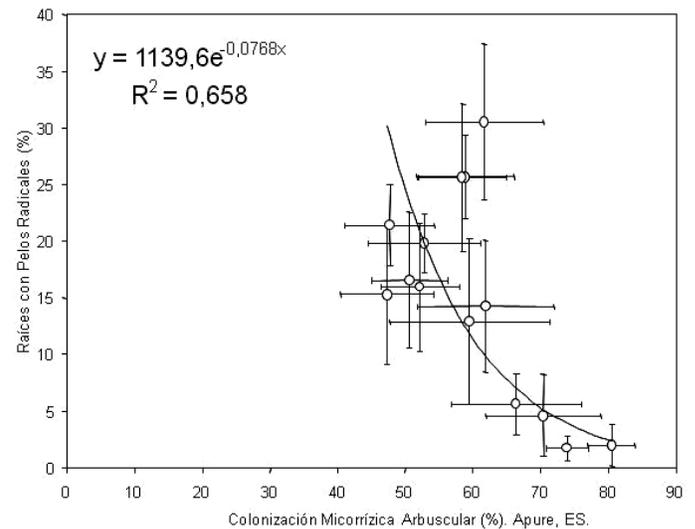
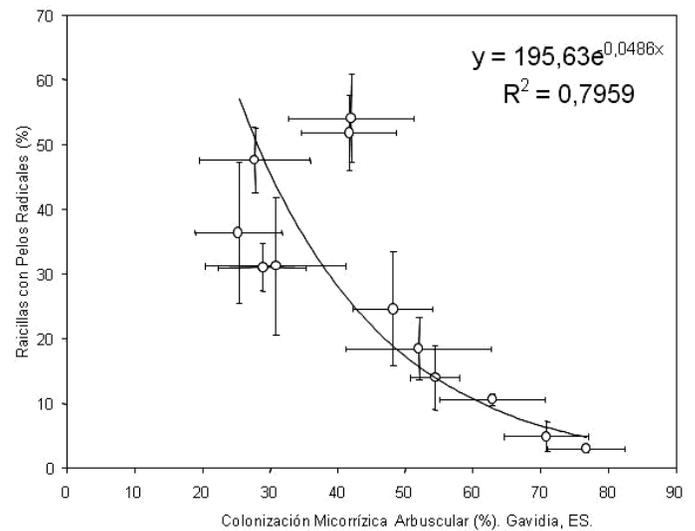
obtenidos son altos y corresponden a valores de coeficiente de correlación (R) altamente significativos para  $P < 0.01$ : 0.89 y  $n-2 = 10$ , en Gavidia; y 0.81 y  $n-2 = 12$ , en Apure).



**Figura 2.** Distribución vertical de las tasas de colonización MA de 0 - 10 cm (A) y de 10 - 20 cm (B) (arriba) y los porcentajes de raicillas con pelos radicales (debajo) en el páramo de Apure durante la época seca.

**Figure 2.** Vertical distribution of mycorrhizal rates from 0 - 10 cm (A) and 10 - 20 cm (B) (above) and rootlets with hairs percentage (below) in Apure paramus during the dry season.

Las relaciones entre las tasas de colonización MA y las proporciones de raicillas con pelos radicales en los páramos de Gavidia y Apure fueron significativas ( $P < 0.01$ ) (**Fig. 3**). En ambos casos se evidenció un comportamiento exponencial negativo, es decir, al aumentar el porcentaje de colonización micorrízica disminuyeron los pelos radicales. Como se observa en ambos casos, los coeficientes de determinación ( $R^2$ )



**Figura 3.** Curvas de regresión entre la tasa de colonización MA y el porcentaje de raicillas con pelos radicales en los páramos de Gavidia (arriba) y Apure (debajo) durante la época seca. Cada punto es la media de cinco réplicas y las barras muestran las desviaciones estándar de cada variable.

**Figure 3.** Regression curves between AM colonization rate and rootlets with hairs percentage in Gavidia (above) and Apure (below) during the dry season. Each point is result of five replicates and bars show standard deviation of each variable.

## DISCUSIÓN

Los estudios de sucesión vegetal sobre nuevos sustratos tradicionalmente se han enfocado en los factores bióticos sobre la superficie del suelo combinado con factores

climáticos, topográficos, y edáficos no biológicos (Cázares *et al.*, 2005). Sin embargo, como plantean estos propios autores, los patrones micotróficos de las plantas colonizadas correlacionan fuertemente con los estadios sucesionales de las comunidades de plantas, tanto en hábitats naturales como en hábitats perturbados (Trappe, 1987; Helm *et al.*, 1996).

Resulta bien conocido que los diferentes tipos funcionales de plantas se reemplazan unas a otras durante la sucesión. Por ejemplo, los estadios de la sucesión temprana se caracterizan por la prevalencia de especies ruderales con buena capacidad de dispersión (Caccianiga *et al.*, 2006; Lavorel *et al.*, 1999). En principio, es posible considerar diferentes tipos de estrategias entre los HMA (García de León *et al.*, 2016), ya que aislamientos, especies y familias de hongos MA exhiben diferencias funcionales e.g., en su habilidad para producir esporas, lo que facilita la dispersión a largas distancias (Chagnon *et al.*, 2013; van der Heijden y Scheublin, 2007).

El hecho de que la colonización micorrízica solo mostrara una tendencia a disminuir en los páramos de Gavidia y de Apure al aumentar la profundidad del suelo, no concuerda con lo reportado por Herrera *et al.* (1988) para un bosque tropical, ni con los datos obtenidos por Barnola y Montilla (1997) para ecosistemas de páramo, pues en ambos casos se encontró que las tasas de colonización MA disminuyeron significativamente al aumentar la profundidad del suelo. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo pudieron estar influidos por la sequía predominante durante las colectas en ambos páramos, pues en esta época las tasas de colonización aumentan drásticamente (Barnola y Montilla, 1997) de manera que probablemente las diferencias existentes son más difíciles de detectar.

Con relación a la tendencia observada en las parcelas P6, P12 y PN de Gavidia, de un aumento de la proporción de raicillas con pelos al aumentar la profundidad, ello pudiera estar relacionado con la mayor humedad existente en las capas inferiores después de estabilizado el substrato; cosa que no sucede en las parcelas sometidas a laboreo en el momento de la colecta o poco tiempo antes de la misma (P1, PD y PT). Esto se ve apoyado por la afirmación de que el desarrollo de los pelos radicales resulta fuertemente afectado por factores ambientales tales como los procesos de nutrición en la rizosfera, fitohormonas como los brasinoesteroides, giberelinas, ácido jasmónico y etileno, gases atmosféricos y microorganismos, incluyendo por supuesto los hongos MA (Katsumi *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2013).

En trabajos publicados con anterioridad (Montilla, 1992; Barnola, 1992; Barnola y Montilla, 1997) los autores han hecho referencia a disminuciones importantes de las

proporciones de raicillas con pelos radicales al aumentar la micotrofia-arbuscular del ecosistema en rosetales-arbustales parameros. También en pastizales húmedos del páramo El Banco, Barnola y Montilla (1997) discutieron que probablemente como consecuencia de su menor oxigenación, las tasas de colonización MA son menores que en un rosetal-arbustal vecino, mientras que las proporciones de raicillas con pelos radicales son mayores.

Sobre la base de estos resultados, y teniendo en cuenta las mayores tasas de micorrización arbuscular (%CM) y las menores proporciones de raicillas con pelos radicales en el páramo de Apure, parece lógico pensar que el rosetal-arbustal de este sitio pudiera ser más dependiente del funcionamiento MA que el existente en el páramo de Gavidia. Tal hipótesis concordaría con la reportada antes acerca de que a medida que disminuye la fertilidad de los suelos se hace más relevante el papel de las micorrizas arbusculares (Sieverding, 1991).

El hecho de que se observen menores tasas de colonización MA ante mayores porcentajes de raicillas con pelos radicales no resulta un fenómeno nuevo para este tipo de estudios. De hecho, distintas investigaciones han concluido que la prevalencia de los pelos radicales y la colonización de las raíces por HMA están correlacionados negativamente (Peterson, 1992; Maherali, 2014).

Por su parte Herrera *et al.* (2004) al estudiar el funcionamiento excluyente de los pelos radicales y las micorrizas arbusculares (MA) a nivel de ecosistema en bosques siempreverdes de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (Cuba) concluyeron que, si bien el fenómeno quedó demostrado, este no parece ser un proceso que ocurre comúnmente en la naturaleza. El mismo depende grandemente de los tipos biológicos (hábitos) de las plantas consideradas en el análisis (Herrera *et al.*, 2004).

Por último, está bien documentado que los pelos radicales se originan de las células epidérmicas y nacen como excrecencias o puntas creciendo de forma tubular a partir de dichas células (Pei *et al.*, 2012). El proceso de morfogénesis de los pelos radicales está determinado por la expresión de la célula encargada de su formación, el proceso de iniciación del crecimiento y el papel de los genes para el crecimiento de la punta del pelo (Rigas *et al.*, 2013). Como plantean Wu *et al.* (2016) la posibilidad de que este proceso pueda ser regulado por la colonización de los hongos MA necesita definitivamente de más investigaciones por vía molecular.

Por lo expuesto hasta aquí, se conoce de una mayor humedad ambiental en el páramo de Gavidia en comparación con la región de Apure. Estas propias

características de los páramos, causan aparentemente una disminución más gradual en el primero, y más abrupta en el segundo, donde, al parecer, la mayor aireación pudiera ser la causa de las mayores tasas de colonización MA y menores proporciones de raicillas con pelos radicales.

De forma general puede concluirse que es necesario tener en cuenta los factores edafoclimáticos y las tasas de micorrización cuando pretende analizarse la presencia de los pelos radicales en las especies vegetales presentes en los distintos ecosistemas, así como que el funcionamiento excluyente entre dichos pelos radicales y las micorrizas arbusculares parecen depender más de los tipos biológicos de plantas que de otros factores, como ya ha sido propuesto por Herrera *et al.* (2004).

### LITERATURA CITADA

- Barnola LG. 1992.** Ecología de la micorrización en tres ambientes contrastantes y sometidos a pastoreo en el piso andino superior (Mérida, Venezuela). Tesis de Licenciatura, CIELAT, Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- Barnola LG, Montilla MG. 1997.** Vertical distribution of mycorrhizal colonization, hairs, and belowground biomass in three nontrasting sites from the tropical high mountains, Mérida, Venezuela. *Arctic and Alpine Research*. 29: 206-212.
- Becerra A, Bartoloni N, Cofré N, Soterías F, Cabello M. 2014.** Arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils: vertical distribution at different soil depth. *Brazilian Journal Microbiology*. 45: 585-594.
- Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, Ceriani RM, Cerabolini B. 2006.** The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*. 112: 10-20.
- Cázarez E, Trappe JM, Jumpponen A. 2005.** Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. *Mycorrhiza*. 15: 405-416.
- Chagnon PL, Bradley RL, Maherali H, Klironomos JN. 2013.** A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*. 18: 484-491.
- Dhillon SS. 1994.** Ectomycorrhizae, Arbuscular Mycorrhiza, and Rhizoctonia sp. of Alpine and Boreal Salix spp. in Norway. *Arctic and Alpine Research*. 26: 304-307.
- Diehl P, Mazzarino MJ, Fontenla S. 2008.** Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management*. 255: 2973-2980.
- Ferrer RL, Herrera RA. 1985.** Especies micorrízicas cubanas. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 6: 75-82.
- García de León D, Moora M, Öpik M, Jairus T, Neuenkamp L, Vasar M, Guillermo Bueno C, Gerz M, Davison J, Zobel M. 2016.** Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi and plants during succession. *Acta Oecologica*. 77: 128-135.
- Giovannetti M, Mosse B. 1980.** An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*. 84: 489-500.
- Herrera RA, Rodríguez ME, Furrázola E. 1988.** Caracterización y dinámica de las fitomasas de raíces y micorrizas vesículo-arbusculares en la Sierra del Rosario. En: Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME, García EE. (eds.), *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario* Proyecto MAB No. 1, 1974-1987, 447-472. ROSTLAC, Montevideo.
- Herrera-Peraza RA, Furrázola E, Ferrer RL, Fernández Valle R, Torres Arias Y. 2004** Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*. 35: 113-123.
- Hoysted GA, Kowal J, Jacob A, Rimington WR, Duckett JG, Pressel S, Orchard S, Ryan MH, Field KJ, Bidartondo MI. 2018.** A mycorrhizal revolution. *Current Opinion in Plant Biology*. 44: 1-6.
- Helm DJ, Allen EB, Trappe JM. 1996.** Mycorrhizal chronosequence near Exit Glacier, Alaska. *Canadian Journal of Botany*. 74: 1496-1996.
- Jiang S, Liu Y, Luo J, Qin M, Collins Johnson N, Öpik M, Vasar M, Chai Y, Zhou X, Mao L, Du G, An L, Feng H. 2018.** Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal community structure and functioning along a nitrogen enrichment gradient in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*. DOI: 10.1111/nph.15112.
- Katsumi M, Izumo M, Ridge RW. 2000.** Hormonal control of root hair growth and development. En: Ridge RW, Emons AMC (eds.), *Root hairs*, 101-114, Springer, Tokyo,.
- Khan MH, Meghvansi MK, Gupta R, Veer V. 2015.** Elemental stoichiometry indicates predominant influence of potassium and phosphorus limitation on arbuscular mycorrhizal symbiosis in acidic soil at high altitude. *Journal of Plant Physiology*. 189: 105-112.
- Körner C. 2003.** Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag, New York.
- Li X, Xu M, Christie P, Li X, Zhang J. 2018.** Large elevation and small host plant differences in the arbuscular mycorrhizal communities of montane and alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Mycorrhiza*. DOI.org/10.1007/s00572-018-0850-z.
- Maherali H. 2014.** Is there an association between root architecture and mycorrhizal growth response? *New Phytologist*. 204:192-200.
- Merilä P, Smolander A, Strömmer R. 2002.** Soil nitrogen transformations along a primary succession transect on the land-uplift coast in western Finland. *Soil Biology and Biochemistry*. 34: 373-385.
- Mridha M, Dhar PP. 2007.** Biodiversity of arbuscular mycorrhizal colonization and spore population in different agroforestry trees and crop species growing in Dinajpur, Bangladesh. *Journal of Forestry Research*. 18: 91-96.
- Monasterio M, Reyes S. 1980.** Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los Páramos de los Andes Venezolanos. En: Monasterio M. (ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, 47-91. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Montilla M. 1992.** Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en Los Andes tropicales. *Suelo y Planta*. 2: 59-70.
- Montilla M, Herrera-Peraza RA, Monasterio M, Morales S, Furrázola Gómez, E. 2018.** Distribución vertical de

- raíces y raicillas en dos páramos andinos funcionalmente contrastantes. *Acta Botánica Cubana*. 217: 49-56.
- Nosko P, Bliss LC, Cook FD. 1994.** The association of free-living Nitrogen-fixing bacteria with the roots of high Arctic graminoids. *Arctic and Alpine Research*. 26: 180-186.
- Oehl F, Schneider D, Sieverding E, Burga CA. 2011.** Succession of arbuscular mycorrhizal communities in the foreland of the retreating Morteratsch glacier in the Central Alps. *Pedobiologia*. 54: 321-331.
- Onipchenko VG, Zobel M. 2000.** Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of Alpine plants in the Northwestern Caucasus. *Folia Geobotanica*. 35: 1-11.
- Pei WK, Du F, Zhang Y, He T, Ren HY. 2012.** Control of the actin cytoskeleton in root hair development. *Plant Science*. 187: 10-18.
- Peterson RL. 1992.** Adaptions of root structure in relation to biotic and abiotic factors. *Canadian Journal of Botany*. 70: 661-675.
- Phillips DJ, Hayman DS. 1970.** Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*. 55:158-161.
- Reynolds HL, Packer A, Bever JD, Clay K. 2003.** Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*. 84: 2281-2291.
- Rigas S, Ditengou FA, Ljung K, Daras G, Tietz O, Palme K, Hatzopoulos P. 2013.** Root gravitropism and root hair development constitute coupled developmental responses regulated by auxin homeostasis in the Arabidopsis root apex. *New Phytologist*. 197: 1130-1141.
- Rodríguez-Morelos VH, Soto-Estrada A, Pérez-Moreno J, Franco-Ramírez A, Díaz-Rivera P. 2014.** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of seedlings and mature trees of *Swietenia macrophylla* (Magnoliophyta: Meliaceae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 87: 9.
- Silvani VA, Colombo RP, Scorza MV, Fernández Bidondo L, Rothen CP, Scotti A, Fracchia S, Godeas A. 2016.** Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in high-altitude hypersaline Andean wetlands studied by 454-sequencing and morphological approaches. *Symbiosis*. 72: 143-152.
- Smith SE, Read DJ. 2008.** *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press Ltd, London.
- Shi NN, Gao C, Zheng Y, Guo LD. 2016.** Arbuscular mycorrhizal fungus identity and diversity influence subtropical tree competition. *Fungal Ecology*. 20: 115-123.
- Sieverding E. 1991.** Vesicular-Arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany.
- Tawaraya K, Takaya Y, Turjaman M. 2003.** Arbuscular mycorrhizal colonization of tree species grown in peat swamp forests of Central Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management*. 182: 381-386.
- Trappe JM. 1987.** Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En: Safir G (ed.), *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC, 5-25, Boca Raton, Florida.
- van der Heijden, MGA, Scheublin TR. 2007.** Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytologist*. 174: 244-250.
- Wang B, Qiu Y-L. 2006** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizae in land plants. *Mycorrhiza*. 16: 299-636.
- Wu QS, Liu CY, Zhang DJ, Zou YN, He XH, Wu QH. 2016.** Mycorrhiza alters the profile of root hairs in trifoliate orange. *Mycorrhiza*. 26: 237-247.
- Zhang YJ, Lynch JP, Brown KM. 2003.** Ethylene and phosphorus availability have interacting yet distinct effects on root hair development. *Journal of Experimental Botany*. 54: 2351-2361.
- Zhang J, Wang F, Che R, Wang P, Liu H, Ji B, Cui X. 2016.** Precipitation shapes communities of arbuscular mycorrhizal fungi in Tibetan alpine steppe. *Science Report*. DOI.org/10.1038/srep23488.