

BIOLOGÍA DE LOS SUELOS AMAZÓNICOS

VIDA QUE SOSTIENE EL BOSQUE



Instituto
amazónico de
investigaciones científicas
SINCHI



El ambiente
es de todos

Minambiente

**Biología
de los
suelos amazónicos:
vida que sostiene el bosque**

Biología de los suelos amazónicos: vida que sostiene el bosque

Clara Patricia Peña-Venegas
Editora

Peña-Venegas, Clara Patricia (Editora)

Biología de los suelos amazónicos: vida que sostiene el bosque. Clara Patricia Peña-Venegas, (Ed.). Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, 2021

1. MICOORGANISMOS DEL SUELO 2. FAUNA EDÁFICA
3. COMPOSICIÓN DEL SUELO 4. BOSQUE HÚMEDO TROPICAL 5. AMAZONIA COLOMBIANA

ISBN: 978-958-5427-30-3

© Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI

Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible

Primera edición: diciembre de 2021

Revisión técnica:

Hernán Burbano Orjuela, Lilia L. Roa-Fuentes

Fotografías:

Daniel Castro, Andrea Mantilla, Clara Peña

Coordinación de la producción editorial e índice temático:

Diana Patricia Mora Rodríguez

Jefe Oficina de Comunicaciones

Diseño de cubierta:

Paola Aponte Celis

Corrección, diseño, diagramación e impresión:

Imagen editorial S.A.S

Reservados todos los derechos

Disponible en:

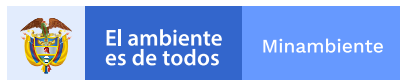
Instituto SINCHI, Calle 20 No. 5-44 Bogotá, Colombia

Tel.: 601 4442084

www.sinchi.org.co

Impreso en Colombia

Printed in Colombia



LUZ MARINA MANTILLA CÁRDENAS

Directora General

MARCO EHRLICH

Subdirector Científico y tecnológico

DIEGO FERNANDO LIZCANO BOHÓRQUEZ

Subdirector Administrativo y Financiero

Equipo de investigación

Clara P. Peña-Venegas, *Investigadora Instituto SINCHI*

Gladys Inés Cardona-Vanegas, *Investigadora Instituto SINCHI*

Carolina Díaz-Cárdenas, *Investigadora Instituto SINCHI*

María Camila Escobar, *Investigadora Instituto SINCHI*

Nórida Marín, *Investigadora Instituto SINCHI*

Dairon Cárdenas López, *Director Curador Herbario COAH Instituto SINCHI*

Alexander Feijoo Martínez, *Investigador Universidad Tecnológica de Pereira*

Daniel Castro, Fernando Fernández, *Investigador Instituto SINCHI*

Fernando Fernández, *Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia*

Agradecimientos

Los autores de este libro agradecen a la Dra. Luz Marina Mantilla Cárdenas, Directora del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, por su apoyo incondicional para continuar el estudio de la biodiversidad de los suelos amazónicos que da origen a esta publicación. Al Ministerio del Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible quien financió una buena parte de las investigaciones, salidas de campo y colectas, y esta publicación. Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá y a la Universidad Tecnológica de Pereira por permitir el desarrollo de investigaciones conjuntas entre los investigadores del Instituto SINCHI y sus investigadores, que se reflejan en algunos de los resultados que el libro recoge. A los investigadores del Instituto SINCHI Dairon Cárdenas, Carlos Hernando Rodríguez y Armando Sterling, por invitarnos a participar en sus proyectos, que fueron oportunidades enriquecedoras para nuevos estudios de la biología de los suelos amazónicos. A las comunidades indígenas y campesinas que nos acogieron y acompañaron a lo largo de estas investigaciones, haciendo de nuestras jornadas de campo espacios de diálogo y aprendizaje mutuo.

Presentación

El suelo es un recurso finito que se encuentra en riesgo y de su conocimiento y estudio se derivan medidas para su conservación y sostenibilidad. La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, estima que el 33% de los suelos del mundo presenta algún nivel de degradación, lo cual afecta directamente la producción de alimentos pues si consideramos el 95% de lo que consumimos se produce en ellos directamente, su afectación atenta contra seguridad alimentaria.

Adicionalmente, los suelos almacenan carbono y en el caso de suelos tropicales como los de la Amazonia, este carbono almacenado puede corresponder a un 32% del que se almacena en la vegetación. Con los cambios en las coberturas de los bosques amazónicos derivados entre otros por la deforestación; este carbono es emitido a la atmosfera, y contribuye así a la generación de gases invernadero y al cambio climático. De allí que en el año 2015 fuera declarado el Año Mundial del Suelo, como una forma de concientizar al mundo sobre la importancia de conservar este recurso.

La Amazonia colombiana comprende el 42,3% de la superficie continental de Colombia, que corresponde a una superficie de suelo de 483.163 km². El Instituto Geográfico Agustín Codazzi ha adelantado los análisis físicos y químicos, y la cartografía física de los suelos y ha concluido que en general son suelos muy evolucionados y que más del 70% tiene una baja fertilidad.

En el año 2016, el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, emitió la política de gestión del suelo la cual se constituye en la primera sobre la materia en el país. En ella se indica que los suelos de la Amazonia colombiana con algún grado de intervención, están en su mayoría bajo usos inadecuados de acuerdo con su vocación que es eminentemente forestal. También en este documento se identifica que existe un desconocimiento sobre los suelos del país, por lo que dentro de los objetivos planteados se encuentra el “Impulsar procesos de educación, capacitación y divulgación que fortalezcan la participación social y la gestión ambiental para la conservación y uso sostenible del suelo”.

Con esta publicación se busca atender las la recomendación de la política en materia de generación de conocimiento sobre los suelos que dé cuenta de su diversidad, de la vida que alberga y de su diversidad y de su importante función ecológica que va más allá de ser el soporte del bosque. Se encontró que se han escrito otros libros sobre la Amazonia y su diversidad, pero pocos han abordado el tema de los suelos amazónicos. Diversos autores han tratado de entender cuál es la razón de la existencia de un bosque exuberante y diverso como el bosque amazónico, que se levanta sobre unos suelos de baja fertilidad como lo son la mayoría de los suelos de la región. Las primeras investigaciones indicaban que la alta acidez y una evolución prolongada de estos suelos habían limitado su fertilidad. Pero, ¿entonces cómo se nutre el bosque amazónico? La materia orgánica pareció inicialmente la principal fuente de nutrientes para el bosque. Sin embargo, su simple presencia en el suelo no garantizaba la nutrición de las plantas, según los resultados que arrojaron diversos experimentos de laboratorio y de campo. Para la década del 70, todo indicaba que los macro y microorganismos que habitan en el suelo podrían ser el factor clave que soporta la nutrición de la vida que se desarrolla sobre él.

Así, desde la creación del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI en 1993, se planteó como un tema de interés el estudiar la vida en los suelos amazónicos. Por ello, el Instituto ha sido el pionero en la investigación de la biodiversidad de este recurso en la Amazonia colombiana, y es una de las entidades más reconocidas y que más información produce sobre este tema para la región. Aun cuando a lo largo de estos más de 25 años se ha generado una gran cantidad de información en el tema, hasta la fecha la mayoría de los resultados han sido publicados de forma particular y parcializada. Por ello se quiso publicar este libro que compila los resultados que el Instituto SINCHI ha logrado a través de sus investigaciones.

Esperamos que esta publicación se convierta en fuente de consulta para estudiantes y lectores de todas las edades, que estimule la formación de nuevos investigadores en la región, que ilustre sobre el gran potencial que tienen todos estos seres que habitan en la región bajo nuestros pies, y que promueva la conservación y el uso sostenible del recurso suelo en la Amazonia a través de la ciencia.

LUZ MARINA MANTILLA CÁRDENAS
Directora General

Prefacio

El suelo es un recurso natural finito no renovable (FAO 2015), correspondiente a la parte superior del casco terrestre. El suelo está compuesto por minerales, aire, agua, materia orgánica, y los diversos organismos que lo habitan. Es también, un sistema complejo y dinámico con múltiples funciones vitales para el mantenimiento de la flora, la fauna, y la supervivencia humana. Entre los servicios que ofrece a los ecosistemas y al hombre se encuentran la regulación hídrica; el ciclaje y producción de nutrientes para las plantas; la depuración, inmovilización y almacenamiento de contaminantes; la filtración del agua; y constituye el principal recurso para la producción de alimentos. En términos de biodiversidad, el suelo ha sido reconocido como la tercera frontera de la biodiversidad, ya que alberga la cuarta parte de la biodiversidad del planeta (FAO 2015).

En el año 2016, el gobierno colombiano a través del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible generó la Política para la Gestión Sostenible del Suelo (MinAmbiente 2016). En ella se reconoce el suelo como un componente vivo del ambiente, resaltando la importancia de los organismos del suelo en el mantenimiento de la calidad del mismo y en los servicios ecosistémicos que éste presta. Sin embargo, son pocos los estudios que dan cuenta de qué organismos habitan los suelos y su papel en los ecosistemas.

En Colombia y en el mundo existen muchos libros de suelos dedicados completamente o en algunos de sus apartes, a su componente biológico, pero son pocos los libros que han abordado el componente biológico de los suelos amazónicos (Moreira *et al.* 2008; Peña-Venegas y Cardona 2010). Como se indicará más adelante, los suelos amazónicos son en general de baja fertilidad, por cuanto dependen del reciclaje de la materia orgánica para proveer de nutrientes a las plantas y demás organismos. Este ciclaje es realizado por las comunidades biológicas que habitan el suelo. Son estos organismos los responsables en gran

medida de la sostenibilidad de los bosques amazónicos y de todos los seres vivos que viven en él.

Actualmente, la región amazónica colombiana está amenazada por procesos de deforestación asociados a la ganadería extensiva, los cultivos ilícitos, la minería y algunos cultivos comerciales que se vienen impulsando. Solo para el año 2018, Colombia había perdido 197.159 hectáreas de bosques amazónicos, y asociada a esta deforestación, llega la degradación de sus suelos. Así mismo, los suelos de la región amazónica colombiana son afectados por procesos de contaminación, principalmente por actividades mineras, agrícolas y, en menor medida, industriales, incorporando al suelo altas concentraciones de mercurio, cianuro, cadmio y otros metales, así como trazas de hidrocarburos. Los organismos del suelo son muy sensibles a estos cambios, por lo que las condiciones y los servicios ambientales que cumple se ven afectados; la degradación de los suelos se da básicamente por actividades antrópicas y no naturales. Por eso es importante conocer cuáles son los organismos que habitan estos suelos y su función, para entender así, como su pérdida o deterioro de sus comunidades, desencadena los procesos de degradación. Este libro presenta la síntesis de los inventarios de organismos del suelo que hasta ahora se conocen y amplía la información disponible sobre valioso recurso en la Amazonia colombiana

El primer capítulo está dedicado a las bacterias del suelo. Un gramo de suelo puede albergar alrededor del 1 billón de bacterias invisibles al ojo humano y que en su mayoría no son cultivables (Torsvik y Øvreås 2002). Sólo en los últimos años, y gracias al uso de técnicas moleculares, ha sido posible tener una mejor aproximación de la diversidad de este grupo de organismos. Aparentemente la diversidad de bacterias se ve directamente afectada por cambios en las diferentes variables del suelo. Por ejemplo, suelos con pH ácido, como los suelos de la Amazonia, tienden hacia una menor diversidad (Fierer y Jackson 2006).

En el segundo capítulo presenta información de los hongos del suelo. La mayoría de hongos del suelo son microscópicos y no cultivables, por cuanto para este grupo de organismos el uso de técnicas moleculares también ha permitido un avance en el conocimiento de sus comunidades (Anderson y Cairney 2004). Los hongos son un grupo diverso en los suelos y gobiernan el ciclo de carbono y la nutrición vegetal. En estudios globales se ha estimado que aproximadamente el 85.4% de los microorganismos del suelo son hongos (Tedersoo *et al.* 2014). Se dice que existe una relación planta-hongo de $1:8 \pm 10$ (Hawksworth 2001), pero esta proporción varía geográficamente. En la región

tropical y especialmente en la Amazonia los hongos formadores de micorrizas tienen un papel fundamental en la nutrición vegetal. Por tal motivo, este capítulo trata particularmente a estos hongos que a través de las asociaciones simbióticas que establecen con las plantas, tienen un rol determinante en la nutrición vegetal y la estabilidad de los ecosistemas.

Las lombrices de tierra (Oligoquetos) son el tema del tercer capítulo. Este grupo de organismos hacen parte de los denominados “ingenieros de suelo”, ya que no sólo afectan la química del suelo, sino también su estructura. Las lombrices ayudan a mineralizar la materia orgánica, contribuyen y mantienen la estructura del suelo y, muchas veces, estimulan el crecimiento de las plantas, y las protegen contra enfermedades (Marichal *et al.* 2017). La diversidad de lombrices de tierra reportada es mucho mayor en las zonas templadas que en los trópicos del planeta (Rutgers *et al.* 2016). Sin embargo, esta particular abundancia reportada podría ser la causa de los pocos estudios publicados en los trópicos, ya que las colectas, determinaciones e inventarios en las zonas tropicales han sido menores y no ha sido reportada buena parte de su diversidad.

El cuarto capítulo está dedicado a la macrofauna edáfica, correspondiente a los artrópodos terrestres que llevan todo su ciclo de vida o alguno de sus estadios en el suelo. En este grupo están las termitas (Isoptera), las hormigas (Hymenoptera), los escarabajos y cucarrones (Coleoptera), las cochinillas de tierra (Isopoda), los milpiés (Diplopoda) y algunas larvas de Coleoptera y Lepidoptera, así como ciempiés y arácnidos grandes (Moreira *et al.* 2012; Swift *et al.* 1979; Swift *et al.* 2012). Dentro de estos, las hormigas y las termitas son capaces de modificar la estructura del suelo creando galerías, nidos, cámaras y bolas de excremento que cambian la aireación, la retención de agua, la infiltración y el drenaje (De la Rosa y Negrete-Yankelevich 2012). Por ello, junto con las lombrices de tierra, son considerados los “ingenieros de suelo”. Se estima que más del 80 % de los artrópodos terrestres que habitan los suelos tropicales no han sido descritos por la ciencia, razón por la que tampoco se conocen detalles de su ecología (Wall *et al.* 2010).

El quinto capítulo explora el potencial que tiene la diversidad del suelo, no solo para el mantenimiento de sus funciones, sino como indicador de calidad de los diferentes ambientes y como agente de innovación en procesos biotecnológicos. Como será presentado, los suelos amazónicos son muy heterogéneos y biodiversos, por lo que varios organismos utilizan diferentes rutas metabólicas y expresan una alta tolerancia al estrés, lo que favorece su uso en procesos

biotecnológicos. Otras poblaciones biológicas son sensibles a cambios en su entorno, siendo buenas indicadoras ambientales. En el capítulo se presentan tres ejemplos: dos de comunidades indicadoras de calidad de ambientes amazónicos y una tercera del potencial de algunas levaduras amazónicas en la producción de alcohol a partir de almidones de yuca.

Con éste libro se espera contribuir al conocimiento de la biodiversidad de los suelos de la región amazónica, y en especial de la Amazonia colombiana, así como su potencial de uso.

Tabla de Contenido

Introducción general	15
Paisajes y suelos de la Amazonia colombiana	16
Importancia del suelo y su biodiversidad	18
Organismos del suelo	19
Referencias	20
Capítulo 1. Bacterias del suelo	27
Introducción	30
Bacterias edáficas de la Amazonia	30
Microbiota de suelos de tierra firme y afloramientos rocosos de sabanas naturales de los departamentos de Guainía y Vaupés – Colombia (Estudio de caso)	33
Composición de la comunidad bacteriana de suelos del departamento de Vaupés	35
Composición de la comunidad bacteriana de suelos del departamento de Guainía	36
Factores fisicoquímicos de los suelos asociados a la composición de las comunidades bacterianas	38
Agradecimientos	40
Referencias	40
Capítulo 2. Hongos formadores de micorrizas	47
Introducción	50
Micorrizas arbusculares	51
Ectomicorrizas	53
Micorrizas en la Amazonia colombiana	54
Conclusión	65
Agradecimientos	65
Referencias	65
Capítulo 3. Lombrices de tierra (Oligoquetos)	73
Introducción	76
Diversidad de lombrices de tierra en la Amazonia colombiana	79

Conclusiones	83
Agradecimientos	83
Referencias	83
Capítulo 4. Macrofauna edáfica	87
Introducción	89
Protocolo de muestreo de la macrofauna del suelo y hojarasca. Monolito TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility Program)	91
Tipo de coberturas muestreadas	93
Grupos funcionales de la macrofauna edáfica	94
Comunidades de la macrofauna edáfica	97
Distribución vertical de la macrofauna edáfica	99
Riqueza de familias de macrofauna edáfica	101
Hormigas en suelos amazónicos	107
Termitas en suelos amazónicos	112
Conclusiones	116
Agradecimientos	117
Referencias	117
Capítulo 5. Organismos de suelos amazónicos y su potencial de uso	125
Introducción	127
Las lombrices de tierra, indicadores de intervención de ecosistemas amazónicos	128
Las termitas, otro indicador de intervención de ecosistemas amazónicos	130
Uso potencial de microorganismos edáficos amazónicos en fermentaciones alcohólicas	131
Conclusiones	135
Agradecimientos	136
Referencias	136
Índice temático	139

Introducción general

América del Sur ha sido un continente aislado de otros continentes desde el Cretácico medio ca. 100 Ma. Este hecho además de los diferentes eventos geotectónicos, los cambios climáticos, interacciones ecológicas modernas y la limitada dispersión (Swenson 2012), se ha traducido en que sea un continente rico en especies endémicas. América del Sur puede ser dividida en una América andina-patagónica templada (formada por la alta y media montaña, valles interandinos, sabanas y llanuras) y una América tropical guayanesa-brasileña (cubierta por selvas, cerrados) (Fittkau *et al.* 1968 – 1969; Rull *et al.* 2005)

En la América tropical se encuentra la región amazónica, como el continuo de bosque húmedo tropical más extenso del planeta. Su río principal es el Amazonas, cuyo curso ha cambiado en la historia geológica de la región. El río Amazonas corría inicialmente en dirección este-oeste, con salida al océano Pacífico. Pero, entre 10.3 y 6.4 Ma (Bershaw *et al.* 2010), ocurre el levantamiento de la cordillera de los Andes, haciendo que el río Amazonas cambie su curso de oeste a este, con salida al océano Atlántico (Hoorn *et al.* 1995; Antonelli *et al.*, 2009). Este evento se considera como el evento geológico más importante que definió la Amazonia *sensu stricto* y moldeó los patrones de la biodiversidad en América del Sur (Luebert *et al.* 2011), y especialmente en la región amazónica.

La región amazónica corresponde al área de la cuenca de los ríos Amazonas y Tocantins dominada por el bioma del forestal amazónico de tierra baja y se extiende por Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Perú, Suriname y Venezuela. Es reconocida como una región megadiversa por poseer el 10 % de la biodiversidad terrestre mundial en el 0,7 % del área.

En Colombia la región amazónica tiene una extensión de 483.164 km² (SINCHI 2017), ocupa el 6,4 % del territorio que conforman los países del Tratado de Cooperación Amazónica (PNUMA y OTCA 2009) y el 42,3 % del territorio continental de Colombia (Eva y Huber 2005). La región amazónica

colombiana corresponde a la alta cuenca amazónica, lugar en el que, dada la transición entre los Andes y la Amazonia, y la Amazonia y la Orinoquia, se genera una mayor diversidad respecto a otras zonas de la cuenca. Se estima que la región amazónica colombiana alberga alrededor del 50 % de los seres vivos de Colombia (Prieto y Arias 2008). Por tal motivo, la Amazonia colombiana es una de las áreas priorizadas para la conservación, y donde se localiza el 45,4 % de todas las áreas protegidas del país, con un total de 7,3 millones de hectáreas (IGAC 2015).

Son muchos los estudios que dan cuenta de la gran diversidad que se encuentra en la Amazonia colombiana (IAvH 2017). Pero la mayoría de la diversidad amazónica registrada corresponde a aquella que habita sobre el suelo. Sin embargo, se afirma que la mayor diversidad del planeta no está sobre la superficie del suelo sino debajo de él. Se estima que el suelo puede albergar un cuarto de la biodiversidad del planeta (FAO 2015), siendo los suelos tropicales, incluyendo los suelos de la Amazonia, los que albergan mayor biodiversidad.

Paisajes y suelos de la Amazonia colombiana

La región amazónica colombiana incluye diversos paisajes (Figura 1). La zona norte alta que parte del Nudo de los Pastos, en la divisoria de los ríos que corren en dirección occidente-oriente hacia la Amazonia, y continúa en dirección norte hasta el cerro Triunfo donde nace el río Guayabero, el nacimiento del río Sanza y la desembocadura del río Güejar hasta encontrar el río Ariari, está dominada por un paisaje típico andino de montaña, con presencia de algunos páramos. (SINCHI 2017).

Del río Ariari baja hasta la boca del caño Jabón en el río Guaviare, pasando por los nacimientos de los ríos Siare, Itevite y Uvá hasta la desembocadura del río Vichada en el Orinoco (SINCHI 2017), que se caracteriza por una transición del paisaje andino al de paisaje de sabana, con un relieve casi plano, con bosques más bajos y ralos. También incluye paisajes con formaciones rocosas que son producto de afloramientos del Escudo Guayanés, una de las formaciones geológicas más antiguas de la Tierra. Allí las coberturas vegetales corresponden a sabanas naturales de arenas blancas, conformadas por arbustales, matorrales y sabanas abiertas, (Cárdenas 2007), sobre suelos superficiales, limitados por la presencia de gravilla (Cárdenas 2007). Estos afloramientos rocosos son también reconocidos como centros de diversidad

con un alto nivel de endemismo (Cárdenas *et al.* 2017; Cantero *et al.* 2016; Smith y Cleff, 1988).

Hacia el sur, tanto el paisaje andino en el occidente como el paisaje de sabana en el oriente comienzan una transición a un paisaje de lomeríos y ligeras ondulaciones, con un bosque típico de Amazonia como lo es el bosque húmedo tropical. Este bosque continúa hasta los límites con Perú sobre los ríos Putumayo y Amazonas, en su zona más sur del país. El paisaje es de terrazas aluviales con bosques de tierra firme, con árboles de gran porte y con sotobosques densos y diversos. En las zonas más bajas aparecen bosques inundables bañados por ríos de aguas negras (Igapó) que nacen en la misma región amazónica (Duque *et al.* 1997; Nuñez-Avellaneda y Duque 2001), que crecen sobre depósitos de sedimentos muy meteorizados de la planicie amazónica, con predominio de arenas de cuarzo y arcillas tipo caolinita muy ácidas, y de baja fertilidad. En las zonas inundables de ríos de origen andino ocurren las várzeas, con bosques desarrollados a partir de los sedimentos aluviales heterogéneos provenientes de

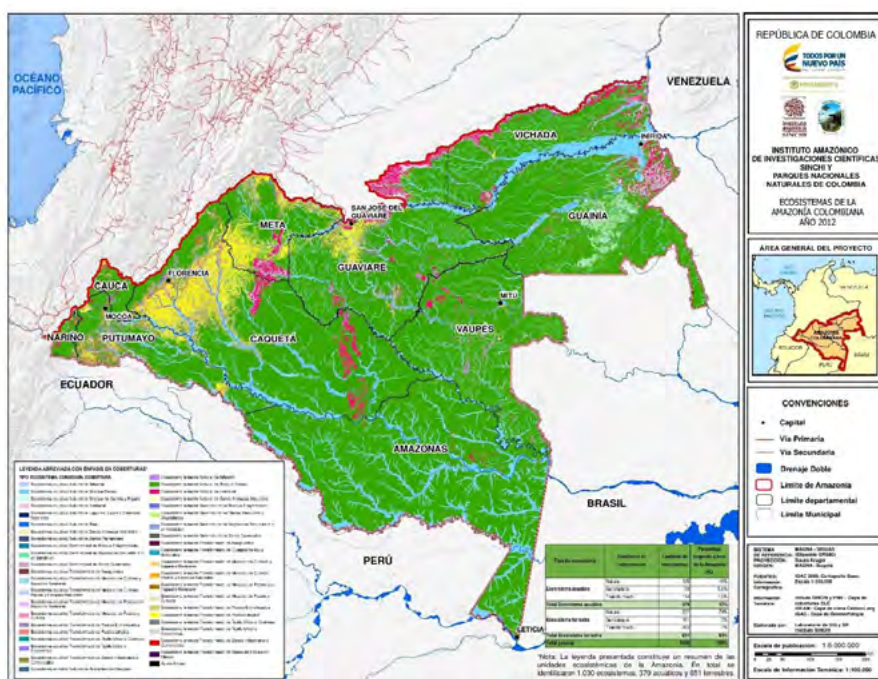


Figura 1. Mapa de la región amazónica colombiana.

Fuente: SIATAC.

la cordillera oriental (Cárdenas 2007), y que reciben periódicamente sedimentos de origen andino que proporcionan a los suelos una recarga de nutrientes.

Esta diversidad de paisajes también se ve reflejada en una diversidad de suelos en la región, que varían en textura y fertilidad, y que se resumen en cinco grandes órdenes, según la nomenclatura USDA, que es la nomenclatura oficial que sigue Colombia para la clasificación de sus suelos (Malagón 2003): los Inceptisoles son los suelos más estructurados y más abundantes en la Amazonia colombiana, seguidos por los Oxisoles, con alta acidez y baja fertilidad. Los Entisoles son frecuentes en las zonas inundables de ríos de origen andino como lo son las várzeas y en menor cantidad los Ultisoles y Espodosoles en zonas con alta presencia de formaciones rocosas originadas del Escudo Guyanés. Existe un sexto grupo de suelo amazónico de origen no natural que no es reconocido por el sistema de clasificación de suelos USDA, pero que ha sido recientemente reconocido por el Sistema Internacional de Clasificación de Suelos (IUSS Working Group WRB 2015): los Antrosoles. Estos corresponden a suelos de origen antrópico y localizados en zonas donde se asentaron grupos indígenas ancestrales. De acuerdo con su fertilidad, en la Amazonia podemos encontrar desde suelos de alta fertilidad como los Antrosoles, pasando por suelos de moderada fertilidad como los Entisoles e Inceptisoles, hasta aquellos de baja fertilidad como los Oxisoles, Espodosoles y Ultisoles; lo cual genera un amplio rango de condiciones edáficas y nichos para los organismos del suelo.

Importancia del suelo y su biodiversidad

Dada la limitada fertilidad de una buena parte de los suelos de la región, una significativa porción de los nutrientes que mantienen la vida, depende de un cuidadoso equilibrio entre la disponibilidad y calidad de materia orgánica, y de la capacidad de los organismos para transformarlos en moléculas que otros organismos toman como nutrientes. De la composición y abundancia de los diferentes grupos de organismos edáficos, dependerá que se den o no las diferentes transformaciones de la materia orgánica, procesos en los que interviene más de un grupo biológico.

El ciclaje de nutrientes afecta muchas propiedades ecológicas de los bosques como el crecimiento de los árboles, la productividad, el secuestro de carbono en el suelo y las emisiones de gases con efecto invernadero (Bodelier 2011; Canadell y Raupach 2008; Levy-Booth *et al.* 2014; Rousk y Bengtson 2014). Por su

parte, las plantas generan exudados radiculares que son fuente de compuestos orgánicos solubles como azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos, que atraen a las poblaciones microbianas, haciendo de la rizósfera una zona de alta actividad biológica (Harkes *et al.* 2020; Lima-Perim *et al.* 2016), y donde ocurren interacciones planta-microorganismo (Devi y Soni 2020) con diferente grado de especificidad.

Organismos del suelo

Los organismos del suelo pueden dividirse en microorganismos y macroorganismos. Los microorganismos constituyen un componente abundante de la biomasa total de organismos que habitan la Tierra y representan la mayor fuente de biodiversidad (Gans *et al.* 2005; Rusch *et al.* 2007). Una pequeña cantidad de suelo alberga una gran diversidad de organismos, que incluye procariotas como bacterias y arqueas y eucariotas como hongos, algas, nemátodos y protistas (Bignell *et al.* 2012; Swift *et al.* 1979; Swift *et al.* 2012). Los hongos del suelo se clasifican en varios grupos entre los que se encuentran los micromicetos, que forman estructuras reproductivas fácilmente observables (setas y orejas) y de los cuales algunos son formadores de ectomicorrizas; hongos formadores de líquenes, los cuales se unen simbióticamente con algas; hongos endófitos como los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA); y hongos entomógenos, siendo importantes patógenos de insectos y controladores biológicos. Los microorganismos en general, desempeñan funciones críticas en procesos biogeoquímicos de mineralización, degradación y humificación de compuestos orgánicos (Falkowski *et al.* 2008).

Existen dos rutas para estudiar la diversidad de los microorganismos del suelo (Devi y Soni 2020). Una ruta son las técnicas dependientes de cultivo, que permiten el aislamiento de los organismos, lo cual facilita su identificación taxonómica, caracterización fisiológica y potencial metabólico. Sin embargo, esta metodología no proporciona información sobre la composición de las comunidades microbianas predominantes (Varjani y Upasani 2017), ya que gran parte de las comunidades microbianas que habitan los suelos no son fácilmente recuperables en medios de cultivo (Bruce *et al.* 2010). Tampoco permite hacer inferencias ecológicas sobre las comunidades naturales (Devi y Soni 2020).

La segunda ruta corresponde al uso de métodos independientes de cultivo, basado principalmente en el uso de técnicas de biología molecular. Esta técnica

se basa en la extracción y análisis de los ácidos nucleicos (Satyanarayana *et al.* 2017) presentes en un suelo, y en especial de secuencias conservadas de su genoma como las del gen 16S rRNA. En la actualidad, el estudio del gen 16S rRNA se realiza mediante secuenciación de alto rendimiento (Metzker 2010), lo cual permite evaluar la diversidad de las comunidades microbianas en ecosistemas complejos (Xia *et al.* 2016). El estudio microbiológico basado en secuencias de genomas completos de comunidades microbianas, evita la necesidad de aislar y cultivar especies microbianas individuales (Zeyauallah *et al.* 2009).

Otras aproximaciones incluyen la metatranscriptómica y la metaproteómica, que proporcionan información sobre la estructura taxonómica de los microorganismos en el suelo y sus características funcionales por medio del estudio del ARNm, o su componente proteico (Dubey *et al.* 2020). Estos avances han permitido generar mayor información sobre la composición y estructura de las comunidades microbianas en diversos ecosistemas.

Los macroorganismos están referidos a la edafofauna, compuesta por invertebrados que pasan toda o una parte de su vida dentro del suelo, sobre la superficie inmediata de éste, en la hojarasca superficial y en los troncos caídos en descomposición (Cabrera 2012). Esta fauna ha sido clasificada por su tamaño y su función en grupos funcionales; esta clasificación puede variar según autores, pero una de las más aceptadas describe a la macrofauna como a los organismos cuyo diámetro corporal varía entre 2 y 20 mm. Dentro de la macrofauna se incluyen: lombrices de tierra y otros anélidos, insectos como termitas, hormigas, escarabajos, también otros artrópodos como arañas, opiliones, cochinillas, milpiés, y ciempiés y otros tipos de artrópodos que actúan como transformadores de hojarasca. La mesofauna comprende los organismos cuyo diámetro corporal varía entre 0,1 a 2,0 mm y a los otros microorganismos (*Symphyla*, *Pauropoda*, *Acarina*, *Collembola*, *Protura* y *Diplura*).

Referencias

Anderson I.C., Cairney J.W.G. 2004. Diversity and ecology of soil fungal communities: increased understanding through the application of molecular techniques. *Environmental Microbiology* 6(8): 769–779.

Antonelli A., Nylander J.A.A., Persson C., Sanmartín I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 9749–9754.

- Bershaw J., Garziona C.N., Higgins P., MacFadden B.J., Anaya F., Alvarenga H. 2010. Spatial–temporal changes in Andean plateau climate and elevation from stable isotopes of mammal teeth. *Earth and Planetary Science Letters* 289: 530–538.
- Bignell D.E., Constantino R., Csuzdi C., Karyanto A., Konaté S., Louzada J., Susilo F., Tondohm J., Zanetti R. 2012. Macrofauna. In: Moreira, F, Huising, E, Bignell, D.E. (Eds.). *Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo*. Instituto Nacional de Ecología, México. p.91–148.
- Bodelier P.L.E. 2011. Toward understanding, managing, and protecting microbial ecosystems. *Frontiers in Microbiology* 2: 80.
- Bruce T., Martinez I.B., Neto O.M., Vicente A.C.P., Kruger R.H., Thompson F.L. 2010. Bacterial community diversity in the Brazilian Atlantic forest soils. *Microbial ecology* 60(4): 840–849.
- Cabrera G. 2012. La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Resultados obtenidos en Cuba. *Pastos y Forrajes* 35(4): 349–363.
- Canadell J.G., Raupach M.R. 2008. Managing forests for climate change mitigation. *Science* 320:1456–1457.
- Cantero J.J., Núñez C., Mulko J., Brandolín P., Amuchastegui A. 2016. Vegetación y flora de afloramientos basálticos del centro de Argentina. *Arnaldoa* 23 (1): 185 – 218.
- Cárdenas D. 2007. *Flora del Escudo Guayanés en Inírida (Guainía, Colombia)*. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá. 186 pp.
- Cárdenas R.E., Donoso D.A., Argiotti A., Dangles O. 2017. Functional consequences of realistic extinction scenarios in Amazonian soil food webs. *Ecosphere* 8(2): e01692.
- De la Rosa I.N.D., Negrete-Yankelevich S. 2012. Distribución espacial de la macrofauna edáfica en bosque mesófilo, bosque secundario y pastizal en la reserva La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(1): 201–215.
- Dubey R.K., Tripathi V., Prabha R., Chaurasia R., Singh D.P., Rao C.S., El-keblawy A., Abhilash P.C. 2020. Metatranscriptomics and metaproteomics for microbial communities profiling. En: Dubey R.K., Tripathi V., Prabha R., Chaurasia R., Singh D.P., Rao C.S., El-Keblawy A., Abhilash P.C. (Eds.). *Unraveling the soil microbiome*. Springer. Pp. 51–60
- Duque S.R., Ruiz J.E., Gómez J., Roessler E. 1997. Limnología. En: IGAC. *Zonificación ambiental para el plan colombo-brasílerico (eje Apaporis – Tabatinga: PAT)*. Bogotá, Colombia. Editorial Linotipia.

- Eva H.D., Huber O. 2005. Una propuesta para la definición de los límites geográficos de la Amazonía. European Commission, Luxembourg, 38 pp.
- Falkowski P.G., Fenchel T., Delong E.F. 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science* 320 (5879):1034–39.
- FAO—Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura FAO. 2015. Año internacional de los suelos. 2015. <http://www.fao.org/soils-2015/es/> (Consulta: 19/01/2018).
- Fierer N., Jackson R.B. 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(3): 626–631.
- Fittkau E.J., Illies J., Klinge H., Schwabe G., Sioli J.C.H. 1968-1969. Biogeography and ecology in South America. The Hague: W. Junk N. V. Publishers. 2: 946 p.
- Gange A. 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 369–372.
- Gans J., Wolinsky M., Dunbar J. 2005. Microbiology: Computational improvements reveal great bacterial diversity and high toxicity in soil. *Science* 309 (5739):1387-1390.
- Harkes P., Steenbrugge J.J.M., Elsen S.J.J., Suleiman A.K.A., Haan J.J., Holterman M.H.M., Helder J. 2020. Shifts in the active rhizobiome paralleling low meloidogyne chitwoodi densities in fields under prolonged organic soil management. *Frontiers in Plant Science* 10 (1697): 1–14.
- Hawksworth D.L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1±5 million species estimate revisited. *Mycological Research* 105(12): 1422-1432.
- Hoorn C., Guerrero J., Sarmiento G.A., Lorente M.A. 1995. Andean tectonics as a cause of changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23: 237–240.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 2015. Suelos y tierras de Colombia. Primera edición. Bogotá. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 1399p.
- Instituto Alexander von Humboldt. 2017. Reporte de estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia 2018. <http://reporte.humboldt.org.co/biodiversidad/2017/index.html> (Consulta: 27/09/2018)
- IUSS Working Group WRB. 2015. Base referencial mundial del recurso suelo 2014 Actualización Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. FAO, Roma. 2015.

Levy-Booth D.J., Prescott C.E., Grayston S.J.. 2014. Microbial functional genes involved in nitrogen fixation, nitrification and denitrification in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 75:11-25.

Lima-Perim J.E., Romagnoli E.M., Dini-Andreote F., Durrer A., Dias A.C.F., Andreote F.D. 2016. Linking the composition of bacterial and archaeal communities to characteristics of soil and flora composition in the Atlantic rainforest. *PLoS ONE* 11(1): e0146566.

Luebert F., Hilger H.H., Weigend M. 2011. Diversification in the Andes: Age and origins of South American Heliotropium lineages (Heliotropiaceae, Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 90–102.

Malagón D. 2003. Ensayo sobre tipología de suelos colombianos—Énfasis en génesis y aspectos ambientales. *Revista de la Academia Colombiana de la Ciencia* 27 (104): 319-341.

Marichal R., Praxedes C., Decaëns T., Grimald M., Oszwald J., Brown G.G., Desjardins T., Junior M.L.S., Feijoo A., M.N.D. Oliveira, Velasquez E., Lavelle P. 2017. Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *European Journal of Soil Biology* 83: 43-51.

Metzker M.L. 2010. Sequencing technologies the next generation. *Nature Reviews Genetics* 11(1): 31–46.

MinAmbiente-Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Grupo de Divulgación de Conocimiento y Cultura Ambiental. Política para la gestión sostenible del suelo. Bogotá, D.C., Colombia. 2016. p. 94

Moreira F., Huising J., Bignell D. 2012. Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. Instituto Nacional de Ecología, México. 337 pp.

Moreira F.M.S., Siqueira J.O., Bussaard L. 2008. Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros. Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.

Núñez-Avellaneda M., Duque S. R. 2001. Estudio del fitoplancton en ambientes acuáticos de la Amazonia colombiana. En: C. Franky (Editor). *IMANI MUNDO*, estudios en la Amazonia colombiana. Universidad Nacional de Colombia, Instituto Amazónico de Investigaciones IMANI. Bogotá, Editorial Unibiblos.

Peña-Venegas C.P., Cardona G.I. 2010. Dinámica de los suelos amazónicos: Procesos de degradación y alternativas para su recuperación. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. 122p.

Prieto A., Arias J.C. 2008. Diversidad biológica del sur de la Amazonia colombiana. *Corpoamazonia*, p. 75-255. (Fecha de consulta 18-10-2018). http://www.corpoamazonia.gov.co/files/planes/biodiversidad/diagnostico/AMAZONIA_C2.pdf

- PNUMA-Programa de la Naciones Unidas para el Medio Ambiente, OTCA-Organización del Tratado de Cooperación Amazónica. 2009. Geoamazonia. PNUMA y OTCA. Ciudad de Panamá, Panamá. p. 167.
- Rousk J., Bengtson P. 2014. Microbial regulation of global biogeochemical cycles. *Frontiers in Microbiology* 5(103):1–3.
- Rull V., Abbott M.A., Polissar P.J., Wolfe A.P., Bezada M., Bradley R.S. 2005. 15,000-yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quaternary Research* 64 (3): 308–317.
- Rusch D.B., Halpern A.L., Sutton G., Heidelberg K.B., Williamson S., Yooshep S., Wu D., Eisen J.A., Hoffman J.M., Remington K., Beeson K., Tran B., Smith H., Baden-Tillson H., Stewart C., Thorpe J., Freeman J., Andrews-Pfannkoch C., Venter J.E., Li K., Kravitz S., Heidelberg J.F., Utterback T., Rogers Y.H., Falcón L.I., Souza V., Bonilla-Rosso G., Eguiarte L.E., Karl D.M., Sathyendranath S., Platt T., Bermingham E., Gallardo V., Tamayo-Castillo G., Ferrari M.R., Strausberg R.L., Neelson K., Friedman R., Frazier M., Venter J.C. 2007. The sorcerer II global ocean sampling expedition: Northwest Atlantic through Eastern Tropical Pacific. *PLoS Biology* 5(3): e77.
- Rutgers M., Orgiazzi A., Gardi C., Römbke J., Jänsch S., Keith A.M., Neilson R., Boag B., Schmidt O., Murchie A.K., Blackshaw R.P., Pérès G., Cluzeau D., Guernion M., Briones M.J.I., Rodeiro J., Piñeiro R., Cosín D.J.D., Sousa J.P., Suhadolc M., Kos I., Krogh P.H., Faber J.H., Mulder C., Bogte J.J., Wijnen H.J., Schouten A.J., Zwart D. 2016. Mapping earthworm communities in Europe. *Applied Soil Ecology* 97: 98–111.
- Satyanarayana S.D.V., Krishna M.S.R., Kumar P.P. 2017. Optimization of high-yielding protocol for DNA extraction from the forest rhizosphere microbes. *3 Biotech* 7(2): 91.
- SINCHI. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI <http://www.sinchi.org.co/region-amazonica-colombiana>. 2017. (Consulta: 18/01/2018)
- Smith J.M.B., Cleef A.M. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of biogeography* 15: 631–645.
- Swenson J.J., Young B.E., Beck S., Comer P., Córdova J.H., Dyson J., Dirk E., Encarnación F., Ferreira W., Franke I., Grossman D., Hernandez P., Herzog S.K., Josse C., Navarro G., Pacheco V., Stein B.A., Timaná M., Tovar A., Tovar C., Vargas J., Zambrana-Torrelío C.M. 2012. Plant and animal endemism in the eastern Andean slope: Challenges to Conservation. *BMC Ecology* 12:1.
- Swift M., Heal O., Anderson J. 1979. *The composition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford, UK. 373 p.

Swift M., Bignell D., Moreira F., Huising J. 2012. El inventario de la biodiversidad biológica del suelo: conceptos y guía general. Capítulo en: Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. Instituto Nacional de Ecología, México. pp 29-52.

Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., Kõljalg U., Yorou N.S., Wijesundera R., Ruiz R.V., Vasco-Palacios A.M., Thu P.Q., Suija A., Smith M.E., Sharp C., Saluveer E., Saitta A., Rosas M., Riit T., Ratkowsky D., Pritsch K., Põldmaa K., Piepenbring M., Phosri C., Peterson M., Parts K., Pärtel K., Otsing E., Nouhra E., Njounkou A.L., Nilsson R.H., Morgado L.N., Mayor J., May T.W., Majuakim L., Lodge D.J., Lee S.S., Larsson K.H., Kohout P., Hosaka K., Hiiesalu I., Henkel T.W., Harend H., Guo L., Greslebin A., Grelet G., Geml J., Gates G., Dunstan W., Dunk C., Drenkhan R., Dearnaley J., De Kesel A., Dang T., Chen X., Buegger F., Brearley F.Q., Bonito G., Anslan S., Abell S., Abarenkov K. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346 (6213): 1256688.

Torsvik V., Øvreås L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinions in Microbiology* 5: 240–245.

Varjani S.J., Upasani V.N. 2017. A new look on factors affecting microbial degradation of petroleum hydrocarbon pollutants. *International Biodeterioration and Biodegradation* 120:71–83.

Wall D.H., Bardgett R.D., Kelly E.F. 2010. Biodiversity in the dark. *Nature Geoscience* 3: 297–298.

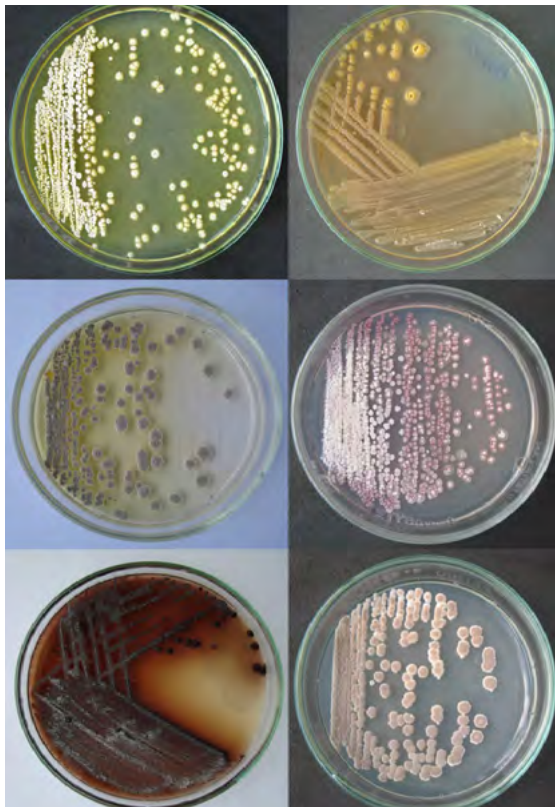
Xia Z., Bai E., Wang Q., Gao D., Zhou J., Jiang P., Wu J. 2016. Biogeographic distribution patterns of bacteria in typical chinese forest soils. *Frontiers in Microbiology* 7(1106):1–17.

Zeyaulah M., Kamli M.R., Islam B., Atif M., Benkhayal F.A., Nehal M., Rizvi M.A., Ali A. 2009. Metagenomics -An advanced approach for non-cultivable microorganisms. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews* 4:49–54.

Capítulo 1.

Bacterias del suelo

Gladys Inés Cardona*, Carolina Díaz-Cárdenas, María Camila Escobar, Nórdida Marín, Dairon Cárdenas López



Actinomicetes.

Foto: Andrea Mantilla

* Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Bogotá calle 20 #5-44, Bogotá, Colombia
e-mail: gcardona@sinchi.org.co

Resumen

Los microorganismos son los organismos más abundantes y funcionalmente importantes de la biósfera. Gracias a su capacidad de adaptación y versatilidad metabólica participan en la transformación de casi todos los compuestos orgánicos y minerales presentes en la litósfera e hidrósfera. En el suelo, el dominio *Bacteria* es el grupo predominante. Su estructura y diversidad está influenciada por factores ambientales como el pH, la temperatura, la textura del suelo, la capacidad de retención de agua del suelo, la composición y disponibilidad de nutrientes, el uso del suelo y el tipo de vegetación, entre otros. Aunque los grupos bacterianos predominantes cambian dependiendo de las condiciones de cada bioma, los suelos amazónicos reportan con frecuencia bacterias del Filum *Proteobacteria* de las clases *Gammaproteobacteria*, *Alfaproteobacteria*, *Betaproteobacteria* y *Deltaproteobacteria*, y de los Fila *Acidobacteria*, *Firmicutes* y *Actinobacteria*, los cuales están principalmente asociados al ciclo del carbono.

Palabras clave: Microbiología del suelo, organismos Procariotas, diversidad microbiana.

Abstract

Microorganisms are the most abundant and functionally important organisms in the biosphere. Due to their capacity for adaptation and metabolic versatility, they participate in the transformation of almost all organic and mineral compounds present in the lithosphere and hydrosphere. In the soil, the *Bacteria* domain are predominant. Their structure and diversity are influenced by environmental factors such as pH, temperature, soil texture, the water retention capacity of the soil, the composition and availability of nutrients, the land use and the type of vegetation, among others. Although the predominant bacterial groups change depending on the conditions of each biome, in Amazonian soils bacteria of the phylum *Proteobacteria* and the classes *Gammaproteobacteria*, *Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria* and *Deltaproteobacteria*; and the phyla *Acidobacteria*, *Firmicutes* and *Actinobacteria* are frequently reported. They participate mainly in metabolic processes associated to carbon cycle.

Keywords: Soil microbiology, Prokaryotic organisms, microbial diversity.

Introducción

Las bacterias constituyen una comunidad abundante en la Tierra. Se ha estimado que un gramo de suelo puede contener 10^9 - 10^{10} procariotas (Devi y Soni 2020). Su estructura y diversidad está influenciada por factores ambientales como el pH (Fierer y Jackson 2006; Lauber *et al.* 2009), la salinidad (Lozupone y Knight 2007), la temperatura, la capacidad de retención de agua del suelo (Xia *et al.* 2016), la composición y disponibilidad de nutrientes (Broughton y Gross 2000; Liu *et al.* 2010; Naether *et al.* 2012), el uso del suelo y el tipo de vegetación (Rampelotto *et al.* 2013; Merloti *et al.* 2019), entre otros. No es muy claro el rol que las bacterias tienen en el suelo, pero aparentemente afectan la estabilidad, productividad y resiliencia de los suelos frente a condiciones de estrés y disturbios (Torsvik y Øvreås 2002).

Bacterias edáficas de la Amazonia

Actualmente, muchos de los estudios realizados en bacterias, buscan establecer la diversidad taxonómica y funcional de estos microorganismos (Paula *et al.* 2014). En suelos de bosques tropicales de la región amazónica, con valores de pH $\leq 4,5$, baja saturación de bases, altos nivel de saturación de aluminio y pobres en nutrientes, predominan los Fila *Acidobacteria* y *Proteobacteria* de las clases *Alfa*, *Beta*, *Gamma* y *Delta-Proteobacteria*. Estos Fila han sido reportados como grupos microbianos que participan en el ciclo de carbono y nitrógeno del suelo (Faoro *et al.* 2010; Janssen 2006; Díaz-Cárdenas *et al.* 2012; Kielak *et al.* 2016). Otros grupos bacterianos reportados en menor cantidad, son los Fila *Gemmatimonadetes* (1,6%), *Actinobacteria* (1,2%), *Bacteroidetes* (1%), *Chloroflexi* (0,66%), *Nitrospira* (0,4%), *Planctomycetes* (0,4%), *Firmicutes* (0,26%), y *OP10* (0,13%) (Faoro *et al.* 2010).

Sin embargo, los grupos bacterianos predominantes en el suelo cambian de acuerdo a las condiciones fisicoquímicas y ambientales de los sitios de muestreo. Mendes y Tsai (2018) reportaron que la composición taxonómica y funcional de la microbiota presente a lo largo de un gradiente de transición entre bosque húmedo tropical-restinga y manglar, en el sureste de Brasil, es dominada por organismos del dominio *Bacteria* (94,5%), seguido por *Eucarya* y *Archaea* (< 3,5%). Dentro del dominio *Bacteria*, en todas las muestras analizadas a lo largo del gradiente, reportaron predominio del Filum *Proteobacteria* (60%), de las clases *Gamma* (32,3%), *Alfa* (28,8%), *Beta* (24%) y *Delta-proteobacteria*

(13,5%). En menor cantidad reportaron los Fila *Firmicutes* (8,1%), *Acidobacteria* (6,9%) y *Actinobacteria* (6,2%). Las diferencias principales entre las muestras tomadas a lo largo del gradiente, se debe a la presencia de los Fila *Bacterioidetes* (1%), *Deinococcus-Thermus* (1%), *Plantomycetes* (1%), *Poribacteria* (1%) y *Gemmatimonadetes* (1%) en los suelos de bosque húmedo tropical, mientras en suelo de restinga reportaron gran abundancia de *Acidobacterias*, *Chlamydiae* y *Thaumarchaeota*. A nivel funcional, también hubo diferencias entre las muestras. Las muestras de suelos forestales se caracterizaron por genes asociados al metabolismo del azufre, potasio y nitrógeno, de compuestos aromáticos y del transporte de membrana, entre otros (Mendes y Tsai 2018).

El uso del suelo también es un factor que afecta la composición de las comunidades bacterianas que habitan en él. Rampelotto y colaboradores (2013) estudiaron la comunidad microbiana por medio de secuenciación de alto rendimiento basada en pirosecuenciación en áreas con bosque natural y en zonas intervenidas por agricultura en las sabanas del Cerrado-Brasil, encontrando el predominio de los Fila *Proteobacteria* (30,2%) y *Acidobacteria* (30,3%) seguido de *Actinobacteria*, *Bacterioidetes*, *Firmicutes*, y *Gemmatimonadetes*. Siendo las *Acidobacterias* más predominantes en los suelos de bosque que en las zonas agrícolas, abundancia aparentemente relacionada con cambios en el pH del suelo en las dos coberturas.

Por su parte, Merloti y colaboradores (2019) en un estudio realizado por medio de una PCR cuantitativa de genes funcionales y secuenciación por Illumina Miseq de muestras de suelos de bosque y suelos agrícolas del estado de Pará-Brasil, encontraron que los suelos de bosques albergan mayor abundancia de organismos del dominio *Bacteria* que de *Archaea*. En el dominio *Bacteria* predominaron los Fila *Proteobacteria* (27%) y *Acidobacteria* (15%), seguido de *Plantomycetes* (6%), *Thermotogae* (<1%) y *WD272* (<1%). Igualmente encontraron que la transformación del bosque a zonas agrícolas aumenta los genes *amoA* y *nirK* asociados a los procesos de nitrificación y desnitrificación respectivamente (Merloti *et al.* 2019).

La composición de bacterias también cambia por influencia de la rizosfera, en donde cada especie vegetal probablemente selecciona un microbioma específico (Lambais *et al.* 2014). Las comunidades bacterianas asociadas a la filósfera, dermósfera y rizósfera de siete especies arbóreas de un bosque de Sao Paulo-Brasil, obtenidas a partir de una reacción en cadena de la Polimerasa (PCR), electroforesis en gel con gradiente desnaturante (DGGE) y posterior secuenciación de genes 16S rRNA, mostró que cada especie arborea

selecciona diferentes comunidades bacterianas (Lambais *et al.* 2014). En la filósfera y la dermósfera de las especies arbóreas predominaron especies de *Gammaproteobacterias* (51% de OTUS), principalmente relacionadas con organismos del género *Pseudomonas* spp., mientras que en la rizósfera predominaron *Alphaproteobacteria* (38%) y *Acidobacteria* GpI (21%).

Fonseca y colaboradores (2018), realizaron un estudio para evaluar la composición bacteriana de la rizósfera de la especie *Brosimum guianense*, un árbol nativo amazónico, así como del suelo total. Tanto en rizósfera de *Brosimum guianense* como en suelo total el dominio *Bacteria* (<93%) fue el más abundante. Allí predominaron los Filum *Proteobacteria* (18%), *Actinobacteria* (17%) y *Acidobacteria* (16%). En la rizósfera de *Brosimum guianense* se encontró un mayor número de especies bacterianas asociadas al ciclo de carbono y nitrógeno, así como especies asociadas a la descomposición de la materia orgánica (Fonseca *et al.* 2018).

Otros trabajos en la Amazonia colombiana, presentan una descripción general del inventario de microorganismos de suelos, bajo diferentes coberturas vegetales en los departamentos de Amazonas y Vaupés, (Cardona-Vanegas y Peña-Venegas 2011; Cardona *et al.* 2011; Díaz-Cárdenas *et al.* 2015; Peña-Venegas y Cardona-Vanegas 2007; Peña-Venegas y Cardona 2007). Allí, se describen los grupos microbianos observados por técnicas tradicionales de cultivo y por técnicas moleculares como son la amplificación, clonación y secuenciación Sanger del gen 16S rRNA, haciendo énfasis en comunidades de bacterias solubilizadoras de fosfato, diazótrofes, fijadoras simbióticas de nitrógeno (*Rhizobium* spp.) y actinomicetos. Entre las bacterias solubilizadoras de fosfato se han encontrado los géneros: *Pseudomonas* spp., *P. cepacia*, *P. gladioli*, *Xanthomonas* spp., *X. maltophilia*, *Enterobacter agglomerans*, y *Chromobacterium* sp. (Useche 2003). Para el estudio de las bacterias fijadoras de nitrógeno (conocidas como diazótrofes), se ha usado la secuenciación del gen *nifH* que codifica para la enzima dinitrogenasa reductasa. Por medio de esta metodología se identificaron las familias: *Enterobiaceae* (*Enterobacter*), *Pseudomonales-Moraxellaceae* (*Acinetobacter*), *Xanthomonaceae* (*Frateuria* y *Dyella*), *Burkholderiaceae* (*Pandoraea* y *Burkholderia*), y *Bacillaceae* (*Bacillus*), como bacterias potencialmente fijadoras de nitrógeno (Mantilla, 2008). En cuanto al inventario de Actinomicetos, se han identificado seis géneros: *Streptomyces*, *Nocardia*, *Nocardiosis*, *Agromyces*, *Saccharomonospora* y *Microbispora* (Cardona 2004).

Además de aportar información sobre los inventarios de estos grupos microbianos, en el departamento de Guaviare se exploró el potencial de los

actinomicetos y bacterias diazótrofes en la producción de compuestos indólicos como el ácido indol acético (AIA) que actúa como promotor de crecimiento vegetal y su capacidad fijadora de nitrógeno, con el fin de evaluar el potencial de uso de estos microorganismos nativos en la producción orgánica de frutales amazónicos, y el desarrollo de biofertilizantes para la región (Cardona *et al.* 2011).

Cómo se ha presentado, hasta ahora el mayor estudio de las comunidades bacterianas de suelos amazónicos se ha centrado en aquellas comunidades existentes en suelos de tierra firme (suelos arcillosos ácidos de baja fertilidad), por ser estos los más comunes. Sin embargo, a la fecha son pocos los estudios que han explorado otros suelos amazónicos. En el presente capítulo, se quiso mostrar a partir de un estudio de caso las diferencias en la composición bacteriana de suelos de afloramientos rocosos frente a los de tierra firme, como un aporte al conocimiento bacteriano de los suelos amazónicos.

Microbiota de suelos de tierra firme y afloramientos rocosos de sabanas naturales de los departamentos de Guainía y Vaupés - Colombia (Estudio de caso)

Para este trabajo se realizó una colecta de muestras compuestas de suelo rizosférico a una profundidad de 0-30 cm en seis puntos espaciados 24 m uno del otro (Tabla 1.1). Las muestras fueron conservadas a temperatura ambiente hasta su llegada a la sede del Instituto SINCHI en Bogotá. Allí, alícuotas de las muestras de suelo fueron almacenadas a -80°C para la posterior extracción de ADN. Las muestras de ADN fueron analizadas a partir de un meta-análisis de las comunidades bacterianas mediante el uso de técnicas de secuenciación masiva por Illumina Miseq. Para ello, se realizó la extracción de ADN utilizando el kit Nucleo Spin Soil (Machery Nagel), a partir de 0.8 g de cada suelo y siguiendo las indicaciones del fabricante.

Las muestras de ADN fueron cuantificadas y secuenciadas en una corrida de *paired-end* MiSeq 2X300 (Macrogen). La región V3-V4 del 16S ARNr fue amplificada con los iniciadores S-D-Bact-0341-b-S-17, 5-CCTACGGGN-GGCWGCAG-3 y S-D-Bact-0785-a-A-21, 5-GACTACHVGGGTATC-TATCC-3 descritos por (Herlemann *et al.* 2011).

El análisis de calidad de las secuencias se realizó con los programas FastQC (Andrews *et al.* 2012) y MultiQC (Ewels *et al.* 2016). Con los archivos

Tabla 1.1. Descripción de los sitios de muestreo (Area promedio muestreada en cada sitio: 1 Ha)

Nomenclatura	Departamento	Cobertura	Descripción
VP11	Vaupés	Afloramiento Rocoso-AR	Afloramiento rocoso en Caño Carurú de aguas negras, sábanas de Kuw. Sector con cúmulos de roca de dos a tres metros que emergen de la sabana. Es un enclave montañoso con árboles de 10 metros.
VP16	Vaupés	Sabanas naturales con afloramiento rocoso-SNAR	Sabanas naturales con afloramiento rocoso en Caño Carurú de aguas negras, sábanas de Kuw. Sector dominado por arbustos, cerró Kuw morro pelado.
GBM2	Guainía	Sotobosque Denso-SBD	Cerro Mavecure. Bosque bajo de 12 metros, con emergentes de 15 metros sobre afloramiento rocoso, abierto, con bajo epifitismo.
GSN3	Guainía	Sabana Natural Abierta-SNA	Sabanas abiertas de arenas blancas naturales.

que mostraron calidades superiores a 25 (índice de Phred), se continuó con el ensamblaje Paired-End, que fue realizado mediante la herramienta Flash versión 1.2.11 (Magoč y Salzberg 2011), para la cual se utilizaron parámetros de solapamiento mínimo de 10 pares de bases (pb) y máximo de 350 (pb). Posteriormente, se realizó un nuevo análisis en el que se reportaron calidades de alrededor 35 pares de bases. Para evaluar patrones ecológicos generados por la diferenciación de taxones estrechamente relacionados, se utilizó el algoritmo Deblur (Amir *et al.* 2017) disponible en el software QIIME2 (versión 2019.1) (Bolyen *et al.* 2019), que identifica diferencias ecológicas entre taxones cuyos amplicones difieren en un solo par de bases permitiendo la agrupación de secuencias exactas en Unidades Operacionales Taxonómicas (OTU).

Con el fin de normalizar todas las muestras estudiadas, se procedió a ratificar la tabla de secuencias a una profundidad de 10.000 secuencias. Este parámetro se seleccionó de acuerdo a la información de las curvas de alfa rarefacción, las cuales fueron construidas utilizando las métricas de Shannon y OTUs observados. Las secuencias representativas seleccionadas por Deblur, se usaron para estimar las relaciones filogenéticas entre los OTUs seleccionados, usando el algoritmo SEPP (SATé-enabled phylogenetic placement) (Janssen *et al.* 2018). Debido a que se observó gran cantidad de secuencias con frecuencias bajas, se conservaron las secuencias que presentaran frecuencias superiores a 100, para graficar sólo los taxones más abundantes. Finalmente, la asignación

taxonómica de las secuencias previamente encontradas, se realizó mediante el uso del clasificador Sklearn (Naive Bayes Classifier), el cual usa la base de datos Silva 132 para el gen 16S ARNr. Mediante este proceso se generó una tabla de secuencias con asignación para cada nivel taxonómico.

Composición de la comunidad bacteriana de suelos del departamento de Vaupés

Los porcentajes de abundancia mostraron un predominio del Dominio *Bacteria* sobre *Archaea*.

Tanto en la muestra VP11 como en la VP16 tres grupos predominaron *Proteobacteria*, *Acidobacteria* y *Actinobacteria*, pero con abundancias diferentes. En la muestra VP11, los grupos que predominaron en su orden fueron *Proteobacteria*, *Acidobacteria* y *Actinobacteria*, mientras que para la muestra VP16 el orden correspondió a *Actinobacteria*, seguido de *Proteobacteria* y *Acidobacteria* (Figura 1.1). Los grupos detectados en menor cantidad, pero que presentan cambios entre las dos muestras, correspondieron a *Firmicutes*, *Chloroflexi* y *Verrucomicrobia*.

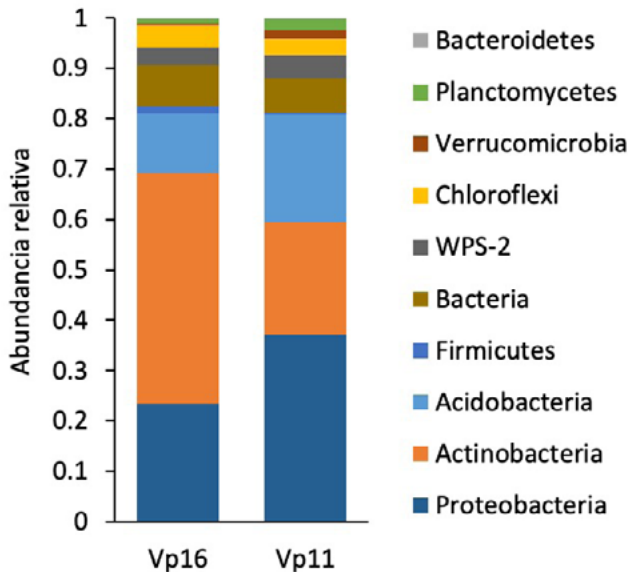


Figura 1.1. Abundancia relativa de la composición microbiana de muestras de suelo del departamento de Vaupés.

Al profundizar a nivel taxonómico en cada una de las muestras, se encontró que en la muestra Vp11 predominaron las familias *Xanthobacteraceae* (Clase *Alfaproteobacteria*) (22%) y *Acidothermaceae* (Filum *Actinobacteria*) (11,3%), seguido de *Solibacteraceae* (Subgroup 3) (Filum *Acidobacteria*) (10%), *Elsterales* (Clase *Alfaproteobacteria*) (8,4%), *Hyphomicrobiaceae* (Clase *Alfaproteobacteria*) (6%), *Koribacteraceae* (Filum *Acidobacteria*) (5,2%), *Acidobacteriales*; D_4_ Uncultured (3,5%) y *Streptomycetaceae* (Filum *Actinobacteria*) (3,2%). En la muestra Vp16 predominaron las familias *Acidothermaceae* (Filum *Actinobacteria*) (32,5%) y *Xanthobacteraceae* (clase *Alfaproteobacteria*) (11,6%), seguido del orden *Acidobacteriales* (7,5%), *Mycobacteriaceae* (Filum *Actinobacteria*) (5,4%), *Rhodomicrobiaceae* (Clase *Alfaproteobacteria*) (4,7%), *Ktedonobacteraceae* (Filum *Chloroflexi*) (4,3%), *Burkholderiaceae* (clase *Gammaproteobacteria*) (4,3%) y *Beijerinckiaceae* (clase *Alfaproteobacteria*) (4,2%).

Composición de la comunidad bacteriana de suelos del departamento de Guainía

Los porcentajes de abundancia de estos suelos también mostraron un predominio del Dominio *Bacteria* sobre *Archaea*.

La composición del Dominio *Bacteria*, varió en las dos muestras de suelo evaluadas. En la muestra GBM2 predominaron los Fila *Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, y *Verrucomicrobia*, mientras que en la muestra GSN3, predominó *Proteobacteria* seguido de *Bacteroidetes* y *Actinobacteria* (Figura 1.2). Al analizar en detalle los grupos bacterianos predominantes, se observó que en la muestra GBM2, predominan grupos de la clase *Alfaproteobacteria*, en particular del orden *Rhizobiales*, familia *Xanthobacteraceae* (17%) y el orden *Chthoniobacterales* (Filum *Verrucomicrobia*) (10,2%), seguido de las familias *Solibacteraceae* (Subgroup 3) (Filum *Acidobacteria*) (5%), *Bacillaceae* (*Firmicutes*) (4,4%), *Koribacteraceae* (*Acidobacteria*) (4,3%) y *Gammaproteobacteria Incertae Sedis*;D_4 (3,4%).

En la muestra GSN3 predominaron las familias *Sphingobacteriaceae* (Filum *Bacteroidetes*) (30%) y *Burkholderiaceae* (clase *Gammaproteobacteria*) (21,2%), seguido de *Acidothermaceae* (Filum *Actinobacteria*) (5%), *Bacillaceae* (Filum *Firmicutes*) (5%) y *Caulobacteraceae* (*Alfaproteobacteria*) (4,5%).

Las familias con abundancias iguales o menores al 10%, presentaron las mayores diferencias entre las muestras estudiadas. Sin embargo, es de resaltar la predominancia de las familias *Acidothermaceae* y *Xanthobacteriaceae* en las

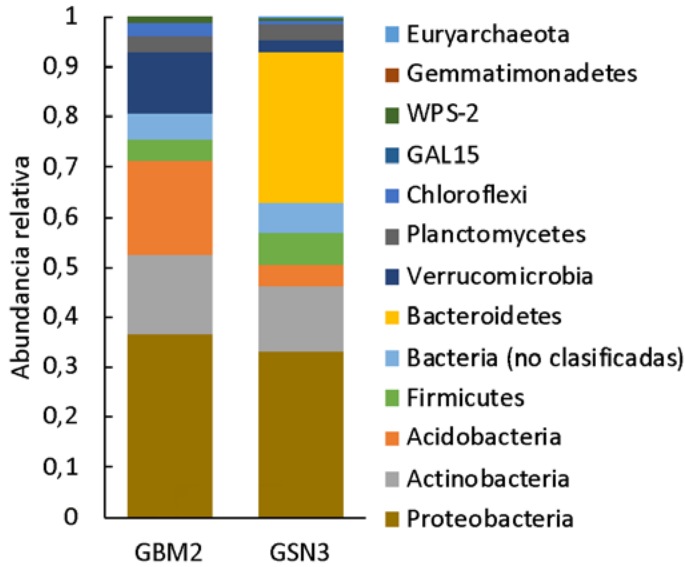


Figura 1.2. Abundancia relativa de la composición microbiana de muestras de suelo del departamento de Guainía.

muestras de afloramientos rocosos, que contrastan notablemente con los grupos microbianos predominantes en los suelos de tierra firme. Con respecto a la familia *Acidothermaceae*, también se ha reportado en suelos ácidos donde crecen Hayas y Abetos, y asociados a la descomposición de sustratos complejos como quitina y polifenoles (Bárta *et al.* 2017). A la fecha solo se ha descrito un género y especie denominado *Acidothermus cellulolyticus*. Esta cepa es acidófila, termofílica y degrada celulosa (Mohagheghi *et al.* 1986), por lo que podría ser un grupo importante en procesos de descomposición de materia orgánica de alta complejidad y baja degradabilidad.

Los organismos de la familia *Xanthobacteriaceae* son un grupo diverso metabólicamente, que incluye organismos heterotróficos, quimiolitotróficos facultativos, metalitróficos (Oren 2014), quimioheterótrofos aerobios, quimio-litoautótrofos facultativos en presencia de hidrógeno y/o compuestos de azufre reducido, y metilotrófos. Algunas bacterias de esta familia también pueden fijar nitrógeno (Kappler y Nouwens 2013; Oren 2014). Con respecto al orden *Chthoniobacterales* (*Verrucomicrobia*), esta familia bacteriana participa en el metabolismo del nitrógeno mediante la asimilación de amonio, en el metabolismo de compuestos aromáticos, y en la síntesis de vitaminas como biotina y riboflavina (Cernava *et al.* 2017).

Con respecto a las características principales de la familia *Sphingobacteriaceae*, este grupo ha sido reportado en suelos agrícolas y en suelos en compost, y se ha sugerido que está involucrado en el ciclaje de carbono (Lambiase 2014). También se han descrito como potenciales organismos autotróficos y degradadores de compuestos aromáticos.

Factores fisicoquímicos de los suelos asociados a la composición de las comunidades bacterianas

La composición fisicoquímica de los suelos de Vaupés y Guainía son diferentes (Tabla 1.2), lo cual se ve reflejado en la composición de las comunidades bacterianas que allí habitan. Una de las variables en que difieren es la clase textural (porcentajes de arena, limo y arcilla). Las muestras GSN₃ (Guainía), VP₁₁ y VP₁₆ (Vaupés) corresponden a suelos arenosos, mientras la muestra GBM₂ (Guainía) corresponde a un suelo franco. Los suelos de afloramientos rocosos del Vaupés fueron más ácidos que las muestras de suelo del Guainía, pero en general, todos los suelos presentan una baja fertilidad.

Un análisis de correlación canónica (ACC) (Braak y Verdonschot 1995) (Figura 1.3) evidenció las diferencias de la muestra GBM₂ (sotobosque) de las demás muestras, dada su textura y mayores valores en carbono orgánico (CO), fósforo (P) y potasio (K). Los grupos microbianos propios de esta muestra son *Chloroflexi* Tk10, *Actinobacteria* y *Phycisphaerae*, grupos involucrados en procesos de degradación de materia orgánica (Colatriano *et al.* 2018; Ivanova *et al.* 2016) y, por ende, posiblemente relacionados con la mineralización de la materia orgánica proveniente de la hojarasca (Rosas-Patiño *et al.* 2017).

En las muestras GSN₃, VP₁₁ y VP₁₆, predominó la Clase *Acidimicrobiia* y el Filum WPS-2, los cuales pueden sobrevivir en ambientes altamente ácidos (Hu *et al.* 2018; Trexler *et al.* 2014). En la muestra GSN₃ los grupos bacterianos predominantes son del Filum *Firmicutes* y las clases *Thermoplasmata* y *Clostridia*. Estos tres grupos incluyen representantes anaerobios, algunos fijadores de nitrógeno (Buscardo *et al.* 2018), otros involucrados en el ciclo del carbono (Araujo *et al.* 2018) o con capacidad para utilizar diferentes sustratos. También son resistentes a pHs ácidos (Gamboa *et al.* 2005), y en general, son organismos resistentes a la desecación y a altas temperaturas (Mendes *et al.* 2015).

Tabla 1.2. Características fisicoquímicas de los suelos muestreados

Muestra	A%	L%	Ar%	Textura	pH	A.I	S.A.I	C.O	CIC	Ca	Mg	K	Na	BT	SB	P
GBM2	67	13,9	19,1	FA	4,8	2,3	83,6	3,5	16,1	0,05	0,12	0,25	0,03	0,45	2,8	2,7
GSN3	96,6	1,7	1,7	A	5,2	0,07	41,2	0,2	0,72	0,01	0,01	0,03	0,05	0,1	13,9	1,2
VP11	86,9	9,9	3,2	A	4,2	0,64	56,1	0,7	2,6	0,07	0,17	0,08	0,18	0,50	19,2	0,49
VP16	94,9	1,9	3,2	A	3,9	0,62	62	0,9	2,5	0,06	0,12	0,05	0,15	0,38	15,2	0,14

À: Arena; L: Limo; Ar: Arcilla; F: Franco; A.I = Acidez intercambiable; S.A.I = Porcentaje de saturación de acidez intercambiable; C.O = Carbono orgánico; CIC = Capacidad de Intercambio Catiónico; B.T = Bases totales; SB = Porcentaje de saturación de bases.

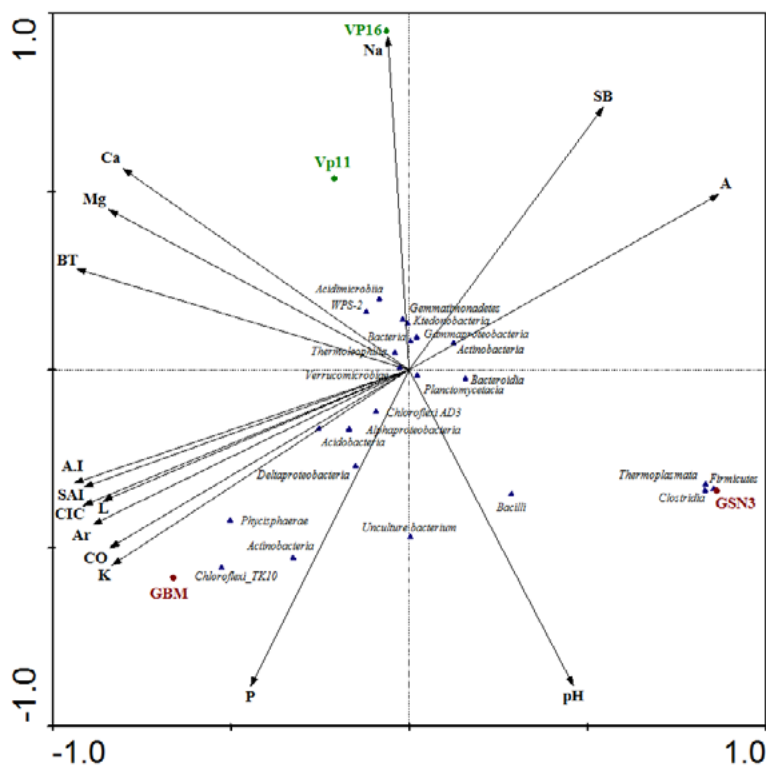


Figura 1.3. Análisis de correspondencia canónica (ACC) entre la diversidad bacteriana y la composición fisicoquímica de los suelos. Eje 1: 56.2 %; Eje 2: 92.8%.

Conclusiones

El estudio de las comunidades microbianas, y en especial de organismos del dominio *Bacteria*, es indispensable para mejorar la comprensión sobre la dinámica y estructura de estas comunidades en los suelos. Aunque no resulta fácil determinar los factores más importantes que estructuran la composición taxonómica y funcional de las comunidades microbianas, diferentes estudios han evidenciado que factores como el tipo de cobertura vegetal, características fisicoquímicas del suelo e interacciones microbianas, entre otras, moldean la composición y estructura de las comunidades microbianas en los suelos.

La composición de la comunidad bacteriana de suelos amazónicos de tierra firme y suelos arenosos o de formaciones rocosas, difieren significativamente en su composición. Cada comunidad refleja las rutas metabólicas posibles que permiten el mantenimiento de las mismas comunidades bacterianas y de las coberturas vegetales allí existentes.

Agradecimientos

Agradecimientos al grupo de Fauna Amazónica Colombiana del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI por la colecta de una parte de las muestras de suelo.

Referencias

Amir A., McDonald D., Navas-Molina J.A., Kopylova E., Morton J.T., Xu Z.Z., Kightley E.P., Thompson L.R., Hyde E.R., Gonzalez A., Knight R. 2017. Deblur rapidly resolves single-nucleotide community sequence patterns. *MSystems* 2(2): e0019.

Andrews S., Krueger F., Segonds-Pichon A., Biggins L., Krueger C., Wingett S. 2012. FastQC: A quality control tool for high throughput sequence data. Babraham Institute. Available online at: [Http://Www.Bioinformatics.Babraham.Ac.Uk/Projects/Fastqc](http://www.Bioinformatics.Babraham.Ac.Uk/Projects/Fastqc).

Araujo A.S.F., Mendes L.W., Bezerra W.M., Nunes L.A.P.L., Lyra M.C.C.P., Figueiredo M.V.B., Melo V.M.M. 2018. Archaea diversity in vegetation gradients from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Microbiology* 49(3): 522–528.

Bárta J., Tahovská K., Šantrůčková H., Oulehle F. 2017. Microbial communities with distinct denitrification potential in spruce and beech soils differing in nitrate leaching. *Scientific Reports* 7(9738): 1–15.

Bolyen E., Rideout J.R., Dillon M.R., Bokulich N.A., Abnet C.C., Al-Ghalith G.A., Alexander H., Alm E.J., Arumugam M., Asnicar F., Bai Y., Bisanz J.E., Bittinger K., Brejnrod A., Brislawn C.J., Brown C.T., Callahan B.J., Caraballo-Rodríguez A.M., Chase J., Cope E.K., Da Silva R., Diener C., Dorrestein P.C., Douglas G.M., Durall D.M., Duvallet C., Edwardson C.F., Ernst M., Estaki M., Fouquier J., Gauglitz J.M., Gibbons S.M., Gibson D.L., Gonzalez A., Gorlick K., Guo J., Hillmann B., Holmes S., Holste H., Huttenhower C., Huttley G.A., Janssen S., Jarmusch A.K., Jiang L., Kaehler B.D., Kang K.B., Keefe C.R., Keim P., Kelley S.T., Knights D., Koester I., Kosciółek T., Kreps J., Langille M.G.I., Lee J., Ley R., Liu Y.X., Loftfield E., Lozupone C., Maher M., Marotz C., Martin B.D., McDonald D., McIver L.J., Melnik A.V., Metcalf J.L., Morgan S.C., Morton J.T., Naimey A.T., Navas-Molina J.A., Nothias L.F., Orchanian S.B., Pearson T., Peoples S.L., Petras D., Preuss M.L., Pruesse E., Rasmussen L.B., Rivers A., Robeson M.S., Rosenthal P., Segata N., Shaffer M., Shiffer A., Sinha R., Song S.J., Spear J.R., Swafford A.D., Thompson L.R., Torres P.J., Trinh P., Tripathi A., Turnbaugh P.J., Ul-Hasan S., Hooft J.J.J., Vargas F., Vázquez-Baeza Y., Vogtmann E., Hippel M., Walters W., Wan Y., Wang M., Warren J., Weber K.C., Williamson C.H.D., Willis A.D., Xu Z.Z., Zaneveld J.R., Zhang Y., Zhu Q., Knight R., Caporaso J.G. 2019. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature Biotechnology* 37(8):852–857.

Braak, C.J.F., Verdonschot P.F.M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57(3):255–289.

Broughton L.C, Gross K. 2000. Patterns of diversity in plant soil microbial communities along a productivity gradient in a Michigan old-field. *Oecologia* 125:420–427.

Buscardo E., Geml J., Schmidt S.K., Freitas H., Cunha H.B., Nagy L. 2018. Spatio-temporal dynamics of soil bacterial communities as a function of Amazon forest phenology. *Scientific Reports* 8:4382.

Cardona-Vanegas G.I., Peña-Venegas C.P. 2011. Estado Del Inventario de Microorganismos En Suelos de La Amazonía Colombiana. Bogotá D.C–Colombia.

Cardona G. I., Peña-Venegas C. P., Ramírez M., Torres M. 2011. Composición y uso potencial de comunidades microbianas asociadas a la rizósfera de frutales promisorios en la Amazonia colombiana. En: J. A. Barrera, S. Hernández, and L. Melgarejo (Eds.). *Estudios ecofisiológicos en la amazonia colombiana* P. 116 Bogotá D.C–Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.

Cardona G.I. 2004. Evaluación de la diversidad de actinomicetos en suelos bajo tres coberturas vegetales en el sur del trapecio amazónico colombiano. Pontificia Universidad Javeriana.

Cernava T., Erlacher A., Aschenbrenner I.A., Krug L., Lassek C., Riedel K., Grube M., Berg G. 2017. Deciphering functional diversification within the lichen microbiota by meta-omics. *Microbiome* 5(82):1–13.

Colatriano D., Tran P.Q., Guéguen C., Williams W.J., Lovejoy C., Walsh D.A. 2018. Genomic evidence for the degradation of terrestrial organic matter by pelagic Arctic ocean chloroflexi bacteria. *Communications Biology* 1(90):1–9.

Devi S., Ruchi S. 2020. Relevance of microbial diversity in implicating soil restoration and health management. En: R. S. Meena (Eds.). *Soil Health Restoration and Management*. Singapore: Springer. Pp. 161–202.

Díaz-Cárdenas C., Cardona G., Meza A.C., Cárdenas D.L. 2015. Microorganismos en suelos de la Amazonia colombiana—Departamento de Vaupés. En: Informe del estado del Medio Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables 2012, 2013 y 2014. Tomo II: Deforestación y afectación de los ecosistemas por ocupación del territorio y actividades económicas. Pp. 185–193

Díaz-Cárdenas C., Cardona G.I., Cárdenas D.L., Peña-Venegas C.P. 2012. Composición de las comunidades bacterianas de suelos de bosques húmedos tropicales con diferente composición florística del departamento de Caquetá—Amazonia Colombiana. *Revista Colombiana Amazónica* 5:197–212.

Ewels P., Magnusson M., Lundin S., Käller M. 2016. MultiQC: Summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report. *Bioinformatics* 32(19): 3047–3048.

Faoro H., Alves A.C., Souza E.M., Rigo L.U., Cruz L.M., Al-Janabi S.M., Monteiro R.A., Baura V.A., Pedrosa F.O. 2010. Influence of soil characteristics on the diversity of bacteria in the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Applied and Environmental Microbiology* 76(4): 4744–4749.

Fierer N., Jackson R.B. 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:626–631.

Fonseca J.P., Hoffmann L., Cabral B.C.A., Dias V.H.G., Miranda M.R., Martins A.C.A., Boschiero C., Bastos W.R., Silva R. 2018. Contrasting the microbiomes from forest rhizosphere and deeper bulk soil from an Amazon rainforest reserve. *Gene* 642:389–397.

Gamboa M.M., Rodríguez E., Vargas P. 2005. Diversity of mesophilic clostridia in Costa Rican soils. *Anaerobe* 11(6):322–326.

Herlemann D.P.R., Labrenz M., Jürgens K., Bertilsson S., Waniek J.J., Andersson A.F. 2011. Transitions in bacterial communities along the 2000 Km salinity gradient of the Baltic sea." *ISME Journal* 5:1571–1579.

Hu D., Cha G., Gao B. 2018. A phylogenomic and molecular markers based analysis of the class Acidimicrobiia. *Frontiers in Microbiology* 9:987.

Ivanova A.A., Kulichevskaya I.S., Merkel A.Y., Toshchakov S.V., Dedysh S.N. 2016. High diversity of Planctomycetes in soils of two lichen-dominated sub-Arctic ecosystems of northwestern Siberia. *Frontiers in Microbiology* 7(2065):1–13.

Janssen P.H. 2006. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology* 72:1719–1728.

Janssen S., McDonald D., Gonzalez A., Navas-Molina J.A., Jiang L., Xu Z.Z., Winker K., Kado D.M., Orwoll E., Manary M., Mirarab S., Knight R. 2018. Phylogenetic placement of exact amplicon sequences improves associations with clinical information. *MSystems* 3(3): e00021.

Kappler U., Nouwens A.S. 2013. Metabolic adaptation and trophic strategies of soil bacteria-C₁-metabolism and sulfur chemolithotrophy in *Starkeya novella*. *Frontiers in Microbiology* 4(304):1–12.

Kielak A.M., Barreto C.C., Kowalchuk G.A., Veen J.A., Kuramae E.E. 2016. The ecology of Acidobacteria: Moving beyond genes and genomes. *Frontiers in Microbiology* 7:744.

Lambais M.R., Lucheta A.R., Crowley D.E. 2014. Bacterial community assemblages associated with the phyllosphere, dermosphere, and rhizosphere of tree species of the Atlantic forest are host taxon dependent. *Microbial Ecology* 68(3):567–574.

Lambiase A. 2014. The family Sphingobacteriaceae. En: E. Rosenberg, E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, and F. Thompson (Eds.). *The Prokaryotes: Other Major Lineages of Bacteria and The Archaea* Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg. Pp. 907–914.

Lauber C.L., Hamady M., Knight R., Fierer N. 2009. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied and Environmental Microbiology* 75:5111–5120.

Liu Z., Fu B., Zheng X., Liu G. 2010. Plant biomass, soil water content and soil N: P ratio regulating soil microbial functional diversity in a temperate steppe: a regional scale study. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 445–450.

Lozupone C.A., Knight R. 2007. Global patterns in bacterial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(27):11436–11440.

- Magoč T., Salzberg S.L. 2011. FLASH: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics* 27(21):2957–2963.
- Mantilla A. 2008. Distribución de bacterias diazótropas y su capacidad fijadora de nitrógeno asociadas con tres coberturas vegetales en paisajes de terraza y varzea en suelos del sur del trapecio amazónico colombiano. Pontificia Universidad Javeriana.
- Mendes L.W., Tsai S.M., Navarrete A.A., Hollander M., Veen J.A., Kuramae E.E. 2015. Soil-borne microbiome: Linking diversity to function. *Microbial Ecology* 70(1):255–265.
- Mendes L.W., Tsai S.M. 2018. Distinct taxonomic and functional composition of soil microbiomes along the gradient forest-Restinga-mangrove in Southeastern Brazil. *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology* 111(1):101–114.
- Merloti L.F., Mendes L.W., Pedrinho A., Souza L.F., Ferrari B.M., Tsai S.M. 2019. Forest-to-agriculture conversion in Amazon drives soil microbial communities and N-cycle. *Soil Biology and Biochemistry* 137:107567.
- Mohagheghi A., Grohmann K., Himmel M. 1986. Isolation and characterization of *Acidothermus cellulolyticus* Gen. Nov., Sp. Nov., a new genus of thermophilic, acidophilic, cellulolytic bacteria. *International Journal of Systematic Bacteriology* 36(3):435–443.
- Naether A., Foesel B.U., Naegele V., Wüst P.K., Weinert J., Bonkowski M., Alt F., Oelmann Y., Polle A., Lohaus G., Gockel S., Hemp A., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Pfeiffer S., Renner S., Schöning I., Weisser W.W., Wells K., Fisher M., Overmann J., Friedrich M.W. 2012. Environmental factors affect acidobacterial communities below the subgroup level in grassland and forest soils. *Applied and Environmental Microbiology* 78:7398–7406.
- Oren A. 2014. The Family Xanthobacteraceae. En: E. Rosenberg, E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, and F. Thompson (eds.). *The Prokaryotes: Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria* Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. Pp. 709–726.
- Paula F.S., Rodrigues J.L.M., Zhou J., Wu L., Mueller R.C., Mirza B.S., Bohannan B.J.M., Nüsslein K., Deng Y., Tiedje J.M., Pellizari V.H. 2014. Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. *Molecular Ecology* 23(12):2988–2999.
- Peña-Venegas C.P., Cardona-Vanegas G.I. 2007. Diversidad biológica del sur de la Amazonia colombiana. En: *Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana*. Pp. 182–188.
- Peña-Venegas C.P., Cardona G.I. 2007. Diversidad microbiana en suelos de la región amazónica colombiana. En : Instituto Amazónico de Investigaciones

Científicas SINCHI. Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la amazonia colombiana. Bogotá D.C–Colombia. Pp. 69–78.

Rampelotto P.H., Ferreira A.S., Barboza A.D.M., Roesch L.F.W. 2013. Changes in diversity, abundance, and structure of soil bacterial communities in Brazilian savanna under different land use systems. *Microbial Ecology* 66(3):593–607.

Rosas-Patiño G., Puentes-Páramo Y.J., Menjivar-Flores J.C. 2017. Relación entre el pH y la disponibilidad de nutrientes para cacao en un Entisol de la Amazonia colombiana. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 18(3):529–541.

Torsvik V., Øvreås L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinions in Microbiology* 5: 240–245.

Trexler R., Solomon C., McClure E.E., Brislawn C.J., Grube A.M., Wright J.R., Rosenberger A., Peterson M.P., Keddache M., Mason O.U., Hazen T.C., Grant C.J., Lamendella R. 2014. Assessing impacts of unconventional natural gas extraction on microbial communities in headwater stream ecosystems in Northwestern Pennsylvania. *Frontiers in Microbiology* 5:522.

Useche Y. 2003. Caracterización de bacterias y hongos solubilizadores de fosfato bajo tres usos de suelo en el sur del trapecio amazónico. Universidad Nacional de Colombia.

Xia Z., Bai E., Wang Q., Gao D., Zhou J., Jiang P., Wu J. 2016. Biogeographic distribution patterns of bacteria in typical Chinese forest soils. *Frontiers in Microbiology* 7(1106):1–17.

Capítulo 2.

Hongos formadores de micorrizas

Clara P. Peña-Venegas*



Espora de hongo Glomeraceae formador de micorrizas arbusculares.

Foto: Clara P. Peña-Venegas

* Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Avenida Vásquez Cobo Calle 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia
e-mail: cpena@sinchi.org.co

Resumen

Los hongos formadores de micorrizas forman asociaciones con las plantas que juegan un papel importante en su nutrición y en el mantenimiento de suelos saludables. En la Amazonia, dados los bajos niveles de fósforo que presentan buena parte de sus suelos, esta asociación adquiere una mayor relevancia en la nutrición de las plantas. En el caso específico de la Amazonia colombiana se han reportado 156 taxones virtuales (unidades taxonómicas filogenéticamente definidas) de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) que corresponden al 49 % de la diversidad mundial y al 68 % de la diversidad reportada para los trópicos. Aun cuando las ectomicorrizas son menos frecuentes en los suelos amazónicos, también se han reportado en algunas especies de árboles afines a esta asociación. Las plantas son en general colonizadas por varias especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares. En los trópicos, las raíces de las plantas son colonizadas en promedio por 18 taxones virtuales por planta. En la región amazónica colombiana, especies altamente dependientes de esta simbiosis, como la yuca (*Manihot esculenta* Crantz), son colonizadas por un número de 14 a 19 taxones virtuales de hongos formadores de micorrizas arbusculares diferentes. A pesar de la gran diversidad de estos organismos tanto en la región como en el país y la necesidad de las plantas de esta asociación para su adecuada nutrición, su aplicación en la agricultura, en procesos de biorremediación o restauración no se ha dado en Colombia.

Palabras clave: Amazonas, diversidad, nutrición vegetal, simbiosis, suelos.

Abstract

Mycorrhizal fungi form plant-fungal associations with an important role in plant nutrition and maintaining the health of soils. In the Amazon region, where most of the soils have commonly low concentrations of phosphorus, arbuscular mycorrhizal associations are more relevant for plant nutrition. In the Colombian Amazon region 156 virtual taxa (phylogenetically-defined taxonomic units) had been reported. Those represents 49% of the world and 68% of the Tropics arbuscular mycorrhizal fungal diversity. Although ectomycorrhizas also occur in Amazonian soils, these are less frequent and mainly associated to tree species with high affinity for this association.

Plants are commonly colonized by many arbuscular mycorrhizal fungal species. In the Tropics, plant roots are colonized in average by 18 virtual taxa per plant. In the Colombian Amazon region, plant species highly dependent of this symbiotic association such as manioc (*Manihot esculenta* Crantz) are colonized by 14 to 19 different arbuscular mycorrhizal fungal virtual taxa. Although the high diversity

of arbuscular mycorrhizal fungi of the region and country, and the need of plants for this associations to improve their nutrition, the use of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture, bioremediation or soil restoration had not been implemented in Colombia.

Keywords: Amazon, diversity, plant nutrition, soils, symbiosis.

Introducción

Los hongos formadores de micorrizas pueden ser clasificados en dos grandes grupos: los endomicorrízicos y los ectomicorrízicos. Los endomicorrízicos son simbioses obligados que forman asociaciones planta-hongo de tipo inespecífico denominadas micorrizas arbusculares (Helgason y Fitter 2009), y que viven dentro de las raíces de las plantas y requieren necesariamente dicha asociación para sobrevivir.

Los ectomicorrízicos forman ectomicorrizas; asociaciones simbióticas planta-hongo específicas entre especies de hongos formadores de micorrizas y especies de plantas de las familias Dipterocarpaceae y Fabaceae (Moyersoen 2012; Vasco-Palacios *et al.* 2014; Roy *et al.* 2016; Corrales *et al.* 2018), Gneta-ceae, Nyctaginaceae, y Polygonaceae (Singer y Araujo 1979; Singer *et al.* 1983; Tedersoo *et al.* 2010; Moyersoen 2012; Moyersoen y Weiss 2014; Corrales *et al.* 2018; Vasco-Palacios *et al.* 2018), sin la dependencia del hongo por la planta para sobrevivir. La asociación les da a los hongos formadores de micorrizas la condición especial de habitar simultáneamente dos ambientes: la raíz de la planta y el suelo. Por lo tanto, su desempeño estará influenciado por cambios en cualquiera de los dos ambientes.

La taxonomía de los hongos formadores de micorrizas se basa en la descripción de caracteres morfológicos de las esporas que forman hongos Glomeromycotina formadores de micorrizas arbusculares extra radicalmente o de caracteres morfológicos de cuerpos fructíferos de hongos Ascomycota y Basidiomycota formadores de ectomicorrizas. Sin embargo, en los últimos años se han comenzado a aplicar técnicas moleculares para determinar su filiación genética a partir de la caracterización de secuencias del gen que codifica para la subunidad ARN ribosomal (SSU rRNA), las cuales son amplificadas y aisladas luego de ser seleccionadas con los iniciadores NS31 y AML2 (Lee *et al.* 2008; Simon *et al.* 1992) específicos para hongos formadores de micorrizas arbusculares o el iniciador ITS para hongos ectomicorrízicos (Tedersoo *et al.* 2014).

Las dos técnicas (morfológica y genética) no generan necesariamente la misma información, pues no todas las morfoespecies de esporas o de cuerpos fructíferos han sido acompañadas de estudios moleculares. Así mismo, muchas secuencias que han sido identificadas como propias de HMA, no se sabe si producen esporas extraradicualmente que pudieran ser recuperadas. Se ha demostrado que es importante hacer colectas de suelos en épocas contrastantes ya que pueden existir diferencias en la producción de esporas de HMA (Hayman 1970) y de cuerpos fructíferos; siendo recomendable buscar en época de lluvia los cuerpos fructíferos de hongos ectomicorrízicos. En la Amazonia colombiana no existen estaciones por ser una zona tropical, y el régimen de lluvia es, en general unimodal, con algunos períodos más secos y definidos en la zona norte de la región. Para estas zonas sería recomendable tomar datos en las dos épocas del año.

Micorrizas arbusculares

El principal beneficio que la micorriza arbuscular le confiere a la planta es una mayor asimilación de fósforo (P), elemento importante en la síntesis proteica y en la producción de energía (ATP). Adicionalmente, la micorriza arbuscular también mejora la absorción de microelementos como el zinc (Jansa *et al.* 2003; Marschner y Dell 1994), le confiere mayor resistencia contra patógenos a la planta (Newsham *et al.* 1995; Vaast *et al.* 1998), mayor tolerancia a la sequía (Davies *et al.* 1992) y mayor tolerancia a la toxicidad de aluminio y magnesio en el suelo (Cuenca 2001). Además, los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) trabajan sinérgicamente con bacterias fijadoras de nitrógeno y promotoras del crecimiento, generando un efecto conjunto positivo que incide directamente en una mejor nutrición de las plantas.

Por su parte, la planta provee al hongo con carbohidratos como fuente de energía. Dada la importancia de esta asociación para las plantas, se estima que casi todas las plantas existentes establecen algún tipo de micorriza, y que, de éstas, el 90% establecen micorrizas arbusculares (Fitter y Moyersoen 1996).

Además de la función que cumplen las micorrizas arbusculares en la nutrición de las plantas, los HMA también tienen un papel importante en el mantenimiento de la estructura del suelo y la prevención de la erosión, así como en la detoxificación de los suelos. Estos hongos producen una proteína denominada glomalina, la cual actúa como un pegante (Miller y Jastrow 2000), adhiriendo

materia orgánica y formando agregados biológicos estables en el suelo. También, el mismo micelio del hongo actúa como un microtaladro aumentando la microporosidad del suelo. Se ha observado que los HMA son capaces de colonizar plantas en ambientes contaminados por arsénico (Bona *et al.* 2011), antraceno (Debiane *et al.* 2008) y fenol (Ibañez *et al.* 2011), teniendo así un papel importante en la biorremediación de suelos expuestos a agroquímicos, a contaminantes industriales y a suelos degradados por minería. Por tal motivo, se considera que los hongos formadores de micorrizas arbusculares tienen un papel más preponderante en los suelos que otros grupos de hongos y que su rol es multifuncional.

Se ha observado que en la Amazonia colombiana, existe una mayor abundancia de esporas de HMA en bosques secundarios y pasturas que en bosques primarios (Peña-Venegas *et al.* 2006), por cuanto los recuentos y estimación de la diversidad por métodos que dependen de la recuperación de esporas del suelo puede generar interpretaciones equivocadas sobre la diversidad y abundancia de géneros y especies de aquellas que esporulan poco, que no esporulan o que solo lo hacen como respuesta a condiciones de estrés.

Para corregir errores en la estimación de la diversidad de HMA a partir del recuento directo de esporas recuperadas del suelo, y asegurar la calidad de las esporas para su identificación, se recomienda el uso de plantas trampa (Sieverding 1991) para multiplicar los propágulos existentes en la muestra de suelo y estimular la producción de esporas de otras especies de HMA allí presentes, pero no evidentes. Esta metodología ha sido desarrollada con éxito para la multiplicación de esporas de HMA de la Amazonia colombiana usando como planta trampa, kudzú (*Pueraria* sp.) (CIAT 2000). Sin embargo, hacer esta multiplicación toma seis meses, periodo de espera demasiado prolongado en el caso de proyectos de corta duración. Por esta razón, en muchos casos, y aun teniendo en cuenta que no toda la comunidad está representada en las esporas de HMA que se colectan directamente del suelo y que, además, algunas de ellas pueden estar en mal estado (hiperparasitadas, rotas o parcialmente comidas por otros organismos), las esporas se preparan directamente para su determinación taxonómica. Es así como se incursiona cada día más en el uso de técnicas moleculares, que permiten una mayor precisión en la determinación de la comunidad de HMA en muestras de suelo o raíces de plantas, utilizando la descripción de esporas como un complemento a la identificación molecular.

Por la técnica de descripción de morfoespecies de esporas se han reportado aproximadamente 260 especies de HMA (Schüßler y Walker 2010). La aplicación de técnicas moleculares cambió en los últimos años la taxonomía de

los hongos formadores de micorrizas arbusculares (Figura 2.1.). Por técnicas moleculares hasta el año 2015 en la base de datos MaarjAM (Öpik *et al.* 2010) se han reportado aproximadamente 5264 secuencias y 348 taxones virtuales (VT), que son unidades taxonómicas filogenéticamente definidas y que de alguna manera equivalen a las especies. De acuerdo a los datos reportados por las secuencias moleculares, las zonas más muestreadas corresponden a Europa y Norteamérica, siendo los países tropicales poco explorados, incluyendo regiones bien conservadas como la Amazonia.

Reino: Hongo Filo: Glomeromycota Sub-filo: Glomeromycotina	Clases	Ordenes	Familias	Géneros	Glomeraceae	<i>Glomus, Funneliformis, Simiglomus, Septoglomus, Rhizophagus</i>
					Claroidoglomeraceae	<i>Claroidoglomus, Viscospora</i>
					Acaulosporaceae	<i>Acaulospora, Kuklospora</i>
					Diversisporaceae	<i>Diversispora, Redeckera, Otospora</i>
					Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>
					Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i>
					Scutellosporaceae	<i>Scutellospora, Orbispora</i>
					Racocetraceae	<i>Racocetra, Cetraspora</i>
					Dentiscutataceae	<i>Dentiscutata, Fuscata, Quattonica</i>
					Intraornatosporaceae	<i>Intraornatospora, Paradentiscutata</i>
Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>					
Archaeosporales	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>				
	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora, Intraspora</i>				
	Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i>				
Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>				

Figura 2.1. Clasificación de los hongos formadores de micorrizas arbusculares vigente desde el año 2012.

Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas tienen un papel relevante en la nutrición de las plantas micorrizadas, ya que pueden degradar directamente la materia orgánica y movilizar directamente nutrientes hacia la planta (Singer y Araujo 1979), ayudando así a las plantas a establecerse en suelos de baja fertilidad. Se ha evidenciado que los bosques con alta presencia de ectomicorrizas almacenan mayores niveles de carbono que los bosques dominados por micorrizas arbusculares (Averill *et al.*

2014). Sin embargo, esto no ha sido probado en bosques tropicales, y mucho menos en bosques amazónicos.

Una revisión exhaustiva de bibliografía evidenció que en Colombia han sido reportadas 172 especies de hongos formadores de ectomicorrizas (Peña-Venegas y Vasco-Palacios 2019), con géneros asociados principalmente a Basidiomycota. De estos, 15 géneros de hongos formadores de ectomicorrizas han sido reportados en la región amazónica colombiana, provenientes de los departamentos de Amazonas y Caquetá (Peña-Venegas y Vasco-Palacios 2019): *Amanita*, *Austroboletus*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Coltricia*, *Coltriciella*, *Fistulinella*, *Gloeocantharellus*, *Lactarius*, *Lactifluus*, *Polyporoletus*, *Russula*, *Sarcodon*, *Singerocomus*, y *Tremellogaster*.

Es importante anotar que, estos reportes corresponden al muestreo de especies forestales que ya han sido reportadas como hospederas de ectomicorrizas, pero que otras especies nativas podrían ser también huéspedes de ectomicorrizas, pero por el desconocimiento que existe y los limitados muestreos realizados en la región, la diversidad de hongos ectomicorrízicos en la región amazónica colombiana puede estar subestimada.

Micorrizas en la Amazonia colombiana

Los suelos de la región amazónica son muy variables en su composición y fertilidad (Quesada *et al.* 2010). Han sido evaluadas diversas variables edáficas en torno a la asociación micorriza arbuscular en suelos amazónicos, como la acidez y la disponibilidad de fósforo. La alta acidez de los suelos amazónicos es una condición natural en la cual organismos como los HMA se han adaptado; bajo estas circunstancias, se dan asociaciones benéficas efectivas con las plantas. En promedio, la acidez de los bosques amazónicos con un bajo nivel de perturbación es de 3,5-4,0 (Peña-Venegas y Cardona 2010). La acidez disminuye con la transformación del paisaje en otras coberturas, llegando a ser mayor a 5,0 (Peña-Venegas y Cardona 2010; Peña-Venegas *et al.* 2007). Sin embargo, se ha observado que la acidez no constituye un factor que afecte el establecimiento de la micorrización arbuscular de las plantas en la región amazónica colombiana.

Uno de los elementos limitantes en los suelos amazónicos es el fósforo. Se ha estimado que 2/3 de los suelos poseen menos de 100 mg kg⁻¹ de fósforo total extractable y 1/3 de estos tiene menos de 50 mg kg⁻¹ (Quesada *et al.* 2010). Dada la limitada disponibilidad de fósforo en los suelos amazónicos, las plantas suelen

establecer asociaciones micorriza arbuscular lo cual permite explorar mucho más suelo a través de su micelio externo, comparado con un uso exclusivo de su sistema radicular, supliendo esta limitación edáfica. Se ha demostrado además, que por la red de micelio que establece el HMA, se crea una red que interconecta plantas y que a través de esa red se intercambian nutrientes teniendo un efecto positivo en todo el sistema (Walder *et al.* 2012). Se estima que un 80% de las plantas vasculares de la región amazónica presentan la asociación micorriza arbuscular (Moyersoen 1993).

Dada la diversidad de suelos de la Amazonia colombiana, en esta región no sólo se encuentran suelos con baja disponibilidad de fósforo, sino que también existen parches de suelos antrópicos (también conocidos como Terras Pretas), con concentraciones de fósforo disponible superiores a los 100 mg kg⁻¹. Se ha sugerido que las asociaciones con HMA en ecosistemas con alta disponibilidad de fósforo podrían ser inhibidas o ser menos efectivas que aquellas que ocurren en suelos con baja disponibilidad (Howeler *et al.* 1982; Howeler y Sieverding 1983). Sin embargo, se ha encontrado que por lo menos para algunas plantas cultivadas en la región amazónica colombiana como la yuca (*Manihot esculenta* Crantz), el caucho (*Hevea brasiliensis*) o el ají (*Capsicum* sp.), la micorrización arbuscular no se ve afectada por la disponibilidad de fósforo en el suelo (Peña-Venegas 2010; 2015).

Se han muestreado diversos puntos de la Amazonia colombiana con el propósito de estudiar la riqueza de este grupo de organismos en la región (Figura 2.2).

En bosques tropicales de todo el mundo se han reportado un total de 228 especies de HMA (Marinho *et al.* 2018). En la Amazonia colombiana se han reportado 156 VT (Tabla 2.1) de 13 especies diferentes: *Acaulospora* sp., *Ambispora* sp., *Archaeospora* sp., *Claroideoglopus* sp., *Dentiscutata* sp., *Diversispora* sp., *Gigaspora* sp., *Glomus* sp., *Kuklospora* sp., *Paraglopus* sp., *Racocetra* sp., *Rhizophagus* sp., y *Scutellospora* sp. (Figura 2.3).

El número de VT reportado para la Amazonia colombiana corresponde a aproximadamente al 49 % de la diversidad de VT mundial. Todos los géneros y especies reportadas están incluidas en la lista de especies de HMA reportadas para los trópicos (Marinho *et al.* 2018). Adicionalmente, se han observado esporas obtenidas de plantas trampa o directamente aisladas de suelo con morfologías que corresponden a las especies *Entrophospora* sp., *Funneliformis* sp., *Viscospora* sp. (Peña-Venegas *et al.* 2006), *Cetraspora* sp., *Simiglopus* sp., y *Septoglopus* sp. (Figura 2.3).

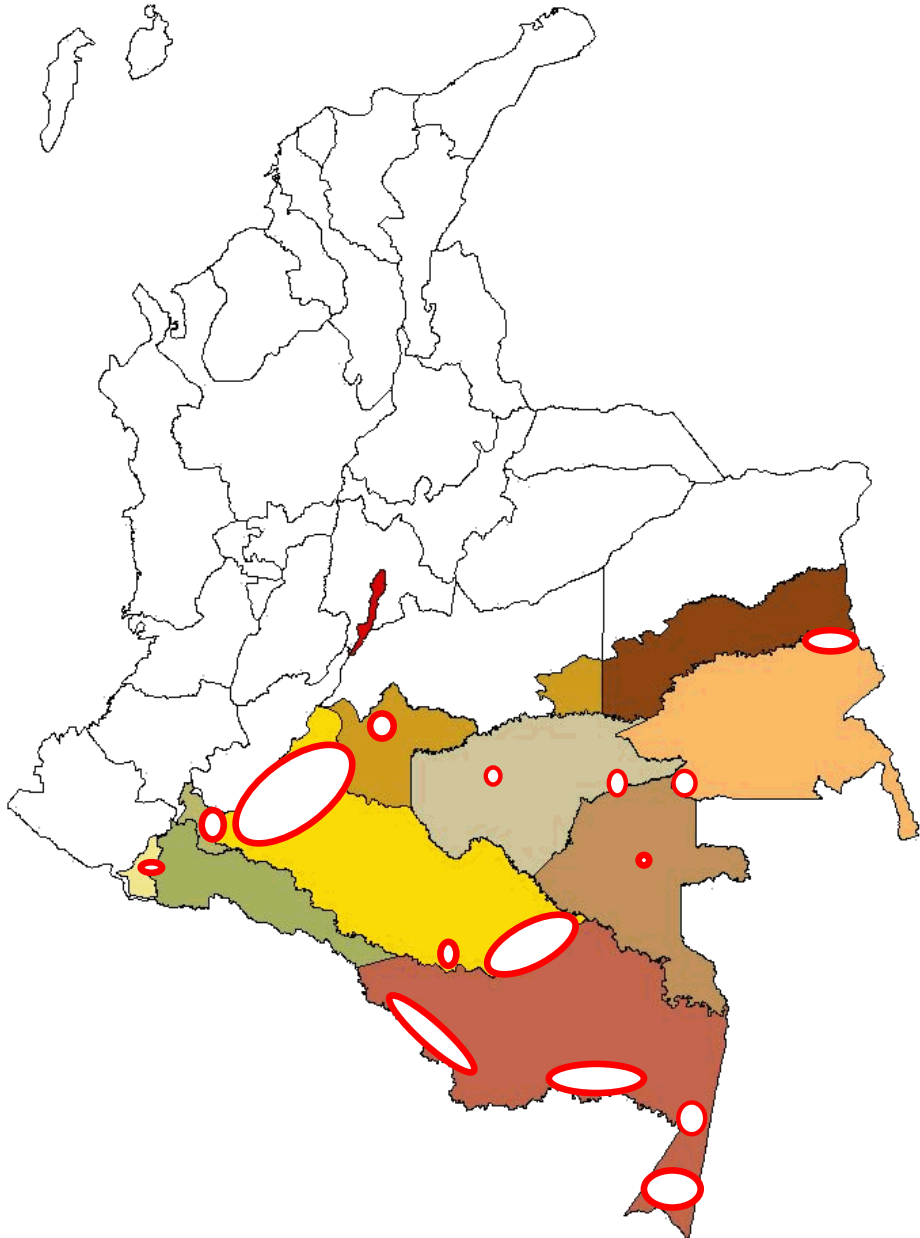


Figura 2.2. Mapa de la región amazónica colombiana donde el Instituto SINCHI ha recolectado muestras para el estudio de los hongos formadores de micorrizas arbusculares.

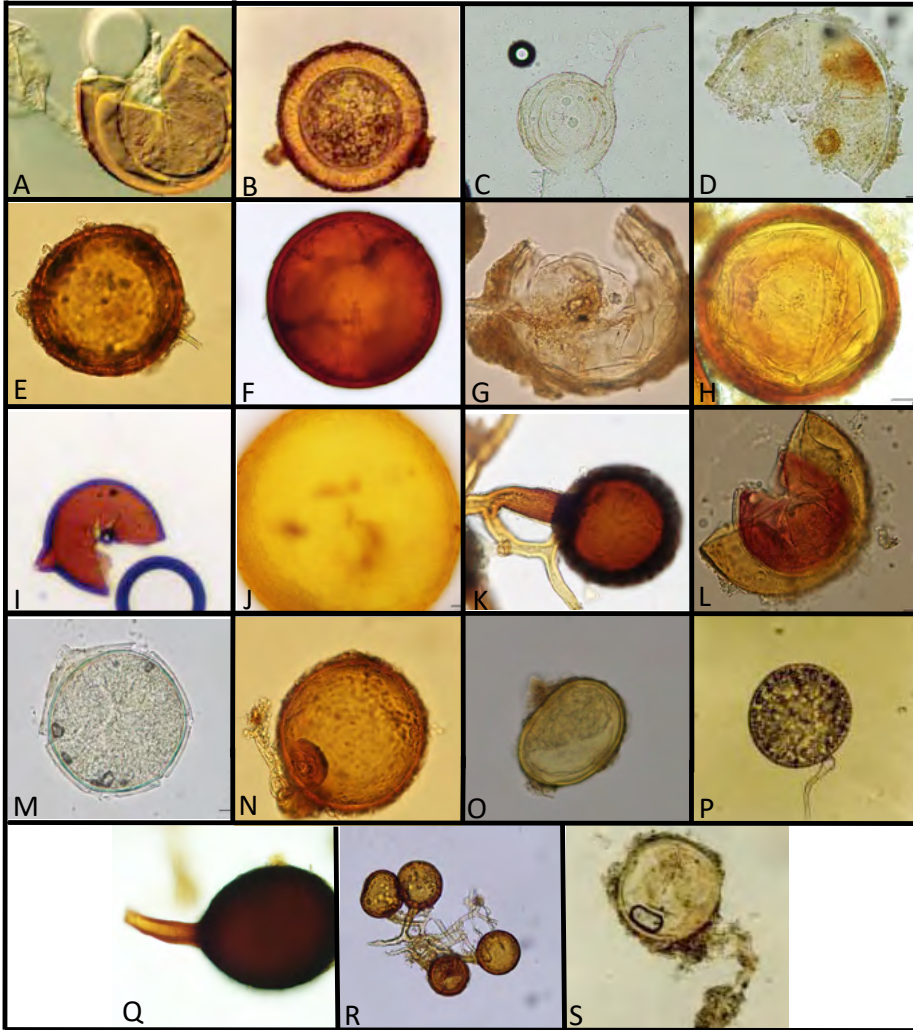


Figura 2.3. Géneros de hongos formadores de micorrizas arbusculares encontrados en la región amazónica colombiana: A. *Acaulospora morrowiae*; B. *Ambispora leptoticha*; C. *Archaeospora* sp.; D. *Cetraspora pellucida*; E. *Claroideoglopus etunicatum*; F. *Dentiscutata* sp.; G. *Diversispora* sp.; H. *Entrophospora* sp.; I. *Funneliformis coronatum*; J. *Gigaspora decipiens*; K. *Glomus* sp.; L. *Kuklospora colombiana*; M. *Paraglopus* sp.; N. *Racocetra castanea*; O. *Rhizophagus manihotis*; P. *Scutellospora* sp.; Q. *Septoglopus constrictum*; R. *Simiglopus hoi*; S. *Viscospora viscosum*.

La comunidad de HMA en suelos amazónicos se caracteriza por la dominancia de las familias Glomeraceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae (Freitas *et al.* 2014). Los géneros más diversos y representativos en los suelos de la región amazónica son *Glomus* y *Acaulospora* (Martin *et al.* 2001; Caproni *et al.* 2003; Peña-Venegas *et al.* 2007; Stürmer y Siqueira 2011), una condición que parece repetirse a lo largo de todos los trópicos (Marinho *et al.* 2018).

Tabla 2.1. Taxones virtuales encontrados en suelos de la Amazonia colombiana hasta diciembre de 2017 (Base de datos Instituto SINCHI). Los taxones siguen la nomenclatura designada en la base de datos MaarjAM (<https://maarjam.botany.ut.ee/>).

VT	Género	especie	VT	Género	especie
GCL-2	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00280	<i>Glomus</i>	sp.
INTA-6	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00292	<i>Glomus</i>	sp.
LH-Gl01	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00293	<i>Glomus</i>	sp.
LH-Gl05	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00295	<i>Glomus</i>	sp.
LH-Gl06	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00304	<i>Glomus</i>	sp.
LH-Gl07	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00312	<i>Glomus</i>	sp.
LH-Gl08	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00322	<i>Glomus</i>	sp.
MO-G63	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00327	<i>Glomus</i>	sp.
MO-G73	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00342	<i>Glomus</i>	sp.
MO-G74	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00343	<i>Glomus</i>	sp.
MO-G75	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00359	<i>Glomus</i>	sp.
MO-G76	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00360	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00064	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00361	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00068	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00363	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00069	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00364	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00070	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00368	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00072	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00370	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00074	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00381	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00076	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00383	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00077	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00397	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00079	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00398	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00080	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00399	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00082	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00403	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00083	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00410	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00084	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00413	<i>Glomus</i>	sp.

VT	Género	especie	VT	Género	especie
VTX00087	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00417	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00089	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00418	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00092	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00419	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00093	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00420	<i>Glomus</i>	sp.
VTX00096	<i>Glomus</i>	sp.	MO-A8	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00101	<i>Glomus</i>	sp.	MO-Ac11	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00108	<i>Glomus</i>	sp.	MO-Ac12	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00109	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00012	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00111	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00014	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00112	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00015	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00113	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00019	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00114	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00024	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00115	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00026	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00117	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00028	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00122	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00030	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00124	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00102	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00125	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00175	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00126	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00227	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00129	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00230	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00130	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00231	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00135	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00272	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00137	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00328	<i>Acaulospora</i>	sp.
VTX00143	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00242	<i>Ambispora</i>	leptoticha
VTX00149	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00283	<i>Ambispora</i>	fennica
VTX00151	<i>Glomus</i>	sp.	LH-Ar03	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00153	<i>Glomus</i>	sp.	MO-Ar10	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00163	<i>Glomus</i>	sp.	MO-Ar8	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00166	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00004	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00167	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00005	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00179	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00009	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00180	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00051	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00182	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00376	<i>Archaeospora</i>	sp.
VTX00183	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00057	<i>Claroideoglomus</i>	sp.
VTX00186	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00193	<i>Claroideoglomus</i>	lamellosum
VTX00191	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00255	<i>Dentiscutata</i>	heterogama

**Biología de los suelos amazónicos:
vida que sostiene el bosque**

| 60 |

VT	Género	especie	VT	Género	especie
VTX00194	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00061	<i>Diversispora</i>	epigea
VTX00199	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00039	<i>Gigaspora</i>	decipiens
VTX00202	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00249	<i>Kuklospora</i>	sp.
VTX00204	<i>Glomus</i>	sp.	MO-P2	<i>Paraglomus</i>	sp.
VTX00209	<i>Glomus</i>	sp.	MO-P3	<i>Paraglomus</i>	sp.
VTX00212	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00001	<i>Paraglomus</i>	sp.
VTX00214	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00238	<i>Paraglomus</i>	occultum
VTX00215	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00239	<i>Paraglomus</i>	brasilianum
VTX00219	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00281	<i>Paraglomus</i>	laccatum
VTX00222	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00349	<i>Paraglomus</i>	sp.
VTX00223	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00090	<i>Rhizophagus</i>	manihotis
VTX00224	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00105	<i>Rhizophagus</i>	intraradices
VTX00235	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00264	<i>Rhizophagus</i>	clarum
VTX00248	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00041	<i>Racocetra</i>	castanea
VTX00253	<i>Glomus</i>	sp.	LH-Sc01	<i>Scutellospora</i>	sp.
VTX00268	<i>Glomus</i>	sp.	MO-S4	<i>Scutellospora</i>	sp.
VTX00269	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00052	<i>Scutellospora</i>	sp.
VTX00270	<i>Glomus</i>	sp.	VTX00318	<i>Scutellospora</i>	sp.

Se ha sugerido que no existen endemismos de HMA (Davison *et al.* 2015) o que los muestreos aún no han sido suficientes para permitir una mayor separación biogeográfica entre especies (Öpik y Davison 2016). Los inventarios de HMA en la región amazónica colombiana indican que la composición y distribución de VT no es muy variable entre regiones parecidas (Figura 2.4). La distancia y la altitud son factores que pueden incidir de manera más clara en la diversificación de las comunidades de estos hongos en la región.

Las plantas no son colonizadas por una sola especie de HMA. En general, son micorrizadas por un conjunto de especies de HMA que varía entre especies de plantas, ecosistemas y usos del suelo. Se ha reportado que las plantas en los trópicos albergan un mayor número de HMA que las de ecosistemas templados (Öpik *et al.* 2006). Especies de plantas de un bosque templado pueden albergar entre 8 y 15 especies (como VT) en sus raíces (Saks *et al.* 2014) con un promedio de 5,6 VT por planta (Öpik *et al.* 2006), mientras plantas de bosques tropicales albergan en sus raíces un promedio de 18,2 VT por planta (Öpik *et al.* 2006). Se ha observado que en la Amazonia también existe una mayor esporulación de

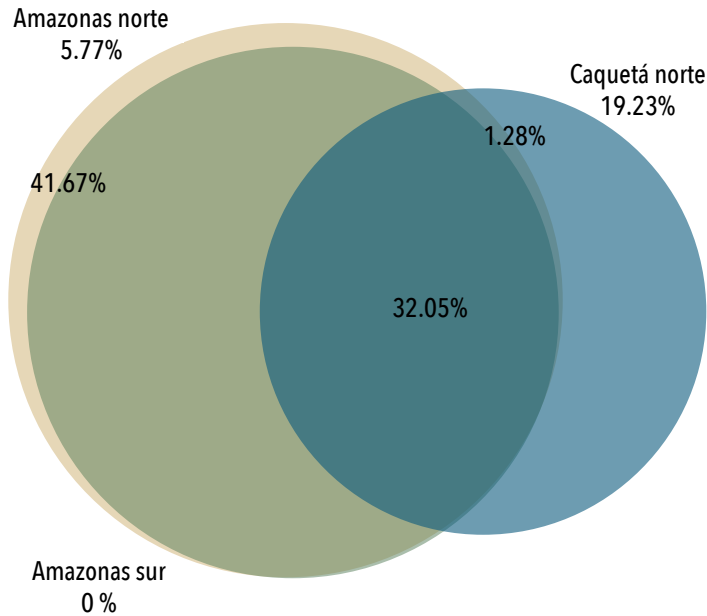


Figura 2.4. Porcentajes de taxones virtuales de hongos formadores de micorrizas arbusculares exclusivos y compartidos entre localidades cercanas (zona norte y sur del departamento de Amazonas con menos de 450 km lineales) y distantes (departamento de Caquetá con más de 450 km lineales) de la región.

HMA en bosques secundarios y suelos intervenidos que en suelos de bosques conservados (Leal *et al.* 2009; Pereira *et al.* 2014).

Las plantas en ecosistemas naturales tienden a albergar un mayor número de HMA en sus raíces que las de suelos agrícolas o pastizales. En plantaciones comerciales de caucho (*Hevea brasiliensis*) y yuca en Tailandia, las raíces de estas dos especies albergan entre 8 y 38 VT (Herrmann *et al.* 2016), siendo el promedio mundial 5,2 VT (Öpik *et al.* 2006). En la Amazonia colombiana se ha reportado que la yuca se asocia con 73 (León 2015) a 89 VT (Peña-Venegas 2015) diferentes, siendo una planta con alta afinidad por esta asociación. Es importante indicar que estos dos trabajos anteriores son los únicos que han reportado la comunidad de HMA asociados a raíces de plantas provenientes de la región amazónica colombiana. Dada la relevancia de entender cómo ocurre la colonización a nivel de raíz y la diversidad allí existente, se hace necesario que en Colombia y la región se dé un amplio uso de estas herramientas moleculares.

De todos los VT asociados con la yuca, la mayor cantidad de simbiontes corresponden al género *Glomus*. Sin embargo, establece una abundante y frecuente asociación con *Rhizophagus manihotis*, independientemente de las condiciones

edáficas en que esta planta sea cultivada (Peña-Venegas 2015; Peña-Venegas *et al.* 2019). Se ha establecido que la yuca crece y produce particularmente bien en suelos donde está presente *R. manihotis* (Howeler y Sieverding 1983; Howeler 2002) aún fuera de la Amazonia y particularmente en suelos ácidos con bajos niveles de fósforo, lo que sugiere que puede existir algún grado de especificidad entre la yuca y esta especie de HMA. Aun cuando *R. manihotis* se considera un simbionte importante de la yuca en la región amazónica colombiana, ésta especie no ha sido recuperada en suelos bajo bosques amazónicos húmedos tropicales (Stürmer y Siqueira 2011; Leal *et al.* 2009; Freitas *et al.* 2014) donde seguramente coloniza plantas nativas, pero que por el bajo número de muestreos realizados en la zona no ha permitido evidenciarla.

Adicionalmente a la yuca, la asociación micorriza arbuscular también ha sido estudiada en otras especies amazónicas como: borojó (*Borojoa patinoi*), chontaduro (*Bactris gasipaes*) (Possú *et al.* 2004), inchi (*Caryodendron orinocence*) (Pinto 1988; Pinto y Pedraza 1988) y ají (*Capsicum* sp.) (Peña-Venegas 2010). El estudio de la asociación micorriza arbuscular en estas especies se ha centrado en la estimación de la colonización radicular, la cuantificación de esporas por gramo de suelo, y la asociación de estas variables con algunos parámetros edáficos. En la Amazonia colombiana el uso de HMA no ha sido implementado en la agricultura, ni en la recuperación de suelos degradados, tampoco en la biorremediación. El estudio de esta asociación se ha centrado en establecer sus inventarios en la región y en el reporte de la colonización natural que establecen con diversas plantas; sin embargo, su potencial es enorme para el desarrollo de una agricultura más sostenible y en la recuperación de suelos contaminados o degradados.

Los hongos formadores de ectomicorrizas han sido menos estudiados en la región amazónica colombiana. A partir de la colecta de cuerpos fructíferos y la determinación molecular de hongos ectomicorrícicos que colonizan las raíces de las especies arbóreas *Dicymbe uaiparuensis* (Fabaceae), *Aldina* sp. (Fabaceae), y *Pseudomonotes tropenbossi* (Dipterocarpaceae), Vasco-Palacios (2016) aumentó a 114 el número de especies de hongos formadores de ectomicorrizas en la región (Tabla 2.3). Como se muestra en la tabla 2.3., las familias más abundantes son *Russulaceae* con 28 especies, *Clavulinaceae* con 15 especies, *Hymenochaetaceae* y *Boletaceae* con 14 especies, *Amanitaceae* con 12 especies y *Cantharellaceae* con 6 especies. De estas, el 27% no habían sido reportadas para Colombia y el 21% corresponden a especies nuevas, no descritas a la fecha.

Tabla 2.3. Hongos ectomicorrícicos de la Amazonia colombiana asociados a las especies arbóreas *Dicymbe uaiparuensis* y *Aldina* sp. en bosques de suelos arenosos y a *Pseudomonotes tropenbossi* en bosques de tierra firme.

Especie	Asociado a <i>Dicymbe uaiparuensis</i> o <i>Aldina</i> sp. (73 especies)	Asociado a <i>Pseudomonotes tropenbossi</i> (83 especies)
<i>Amanita campinaranae</i>	X	X
<i>Amanita crebresulcata</i>	X	
<i>Amanita lanivolva</i>	X	
<i>Amanita xenocybe</i>	X	X
<i>Amanita</i> sp.	5	5
<i>Aureoboletus</i> sp.		3
<i>Austroboletus amazonicus</i>		X
<i>Austroboletus festivus</i>		X
<i>Bolletelus ananas</i> var. <i>minor</i>		X
<i>Clavulina amazonensis</i>	X	X
<i>Clavulina cinereoglebosa</i>		X
<i>Clavulina cirrhata</i>		X
<i>Clavulina cornnata</i>	X	
<i>Clavulina craterelloides</i>		X
<i>Clavulina effusa</i>	X	X
<i>Clavulina griseohumicola</i>		X
<i>Clavulina guyanensis</i>		X
<i>Clavulina kunmudlutsa</i>	X	X
<i>Clavulina nigricus</i>		X
<i>Clavulina rosiramea</i>		X
<i>Clavulina sprucei</i>	X	X
<i>Clavulina tepurumenga</i>		X
<i>Clavulina</i> sp.	X	X
<i>Coltricia barbata</i>		X
<i>Coltricia cinnamomea</i>	X	
<i>Coltricia dependella</i>		X
<i>Coltricia hamata</i>	X	X
<i>Coltricia verrucata</i>	X	
<i>Coltricia</i> sp.	2	4
<i>Coltriciella cylindrica</i>		X
<i>Coltriciella dependens</i>	X	X
<i>Coltriciella minuta</i>	X	X
<i>Coltriciella oblectabilis</i>		X
<i>Cortinarius amazonicus</i>		X
<i>Cortinarius</i> sp.	2	7
<i>Craterellus atratoides</i>	X	X
<i>Craterellus atratus</i>	X	X
<i>Craterellus cinereofimbriatus</i>	X	X

Especie	Asociado a <i>Dicymbe uai-paruensis</i> o <i>Aldina</i> sp. (73 especies)	Asociado a <i>Pseudomonas tropenbossi</i> (83 especies)
<i>Craterellus strigosus</i>	x	x
<i>Craterellus</i> sp.		2
<i>Elaphomyces compleximurus</i>		x
<i>Entoloma</i> sp.		x
<i>Fistulinella campinarae</i> var. <i>scrobiculata</i>		x
Helotiales sp.	5	
<i>Inocybe</i> sp.	x	2
<i>Lactarius annulifer</i>		x
<i>Lactarius brasiliensis</i>	x	
<i>Lactarius</i> subgen. <i>plinthogalus</i>		x
<i>Lactarius subiculata</i>		x
<i>Lactarius</i> sp.	2	
<i>Lactifluus annulifer</i>	x	
<i>Lactifluus subiculatus</i>	x	
<i>Lactifluus</i> sp.	4	2
<i>Pseudolostoma volvata</i>		x
<i>Pseudotulostoma volvatum</i>		x
<i>Rubinoboletus</i> sp.		x
<i>Rhodocollybia turpis</i>		x
<i>Russula gelatinivelata</i>		x
<i>Russula hygrophytica</i>	x	
<i>Russula foetens</i>	x	
<i>Russula rhizomorpha</i>	x	
<i>Russula rosea</i>	x	
<i>Russula puiggarii</i>	x	x
<i>Russula</i> sp.	8	9
<i>Sarcodon colombiensis</i>		x
<i>Sarcodon rufogriseus</i>	x	x
<i>Sebacina</i> sp.	6	2
<i>Sistrotrema</i> sp.		x
<i>Scleroderma</i> sp.		2
<i>Telephoral</i> sp.		2
<i>Tomentella</i> sp.	2	
<i>Tremello dendron</i> sp.		2
<i>Tremello gaster surinamensis</i>		x
<i>Tylopilus pakaraimensis</i>		x
<i>Tylopilus vinaceipallidus</i>		x
<i>Tylopilus</i> sp.		2
<i>Xerocomus amazonicus</i>		x
<i>Xerocomus/pyhloporus</i> sp.		x
<i>Xerocomus</i> sp.	x	x

Los resultados indican que en los bosques amazónicos coexisten estos dos tipos de micorriza. Es interesante destacar que los bosques amazónicos de tierra firme han sido en general catalogados como bosques dominados por micorrizas arbusculares. Sin embargo, se encontró un mayor número de especies de hongos ectomicorrizicos en estos bosques que en bosques amazónicos arenosos, lo que indica que seguramente existen muchos más hospederos de ectomicorrizas en los bosques amazónicos que aún no han sido identificados.

Conclusión

La región amazónica colombiana alberga una gran diversidad de hongos formadores de micorrizas que, por las limitaciones en nutrientes de los suelos, constituyen un gran potencial para la conservación de coberturas naturales y antrópicas. Es necesario promover su uso, no sólo para una agricultura más sostenible, sino también para procesos de biorremediación y recuperación de suelos degradados.

Agradecimientos

Al grupo de investigación del profesor Martin Zobel y Maarja Õpik, del Instituto de Botánica y Ecología de la Universidad de Tartu (Estonia), por el apoyo en la determinación taxonómica de hongos formadores de micorrizas arbusculares de la Amazonia colombiana a través de técnicas moleculares. Así mismo, a Aida Vasco-Palacios por compartir información valiosa sobre ectomicorrizas para este capítulo.

Referencias

- Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505: 543–545.
- Bona E., Marsano F., Massa N., Cattaneo C., Cesaro P., Argese E., Toppi L.S., Cavaletto M., Graziella B. 2011. Proteomic analysis as a tool for investigating arsenic stress in *Pteris vittata* roots colonized or not by arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Proteomics* 74: 1338–1350.

Caproni A.L., Franco A.A., Berbara R.L.L., Granha J.R.D.D., Ribeiro E.M.D., Saggin E.O.J. 2003. Infective capacity of arbuscular mycorrhizal fungi in reforested areas after bauxite mining in the Para State, Brazil. *Pesquisas Agropecuárias Brasileiras* 38:937–945.

CIAT. 2000. Catálogo de cepas de micorrizas arbusculares. Centro Internacional de Agricultura Tropical. 78 p.

Corrales A., Henkel T.W., Smith M.E. 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics—biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist*

Cuenca G., Andrade Z., Meneses E. 2001. The presence of aluminum in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to increased acidity. *Plant and Soil* 231: 233–241.

Davies F.T.J., Potter J.R., Linderman R.G. 1992. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extra-radical hyphae development of pepper plants independently of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology* 139(3): 289-294.

Davison J, Moora M, Öpik M, Adholeya A, Ainsaar L, Bâ A, Burla S., Diedhiou A.G., Hiiesalu I., Jairus T., Johnson N.C., Kane A., Koorem K., Kochar M., Ndiaye C., Pärtel M., Reier Ü., Saks Ü., Singh R., Vasar M., Zobel M. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349: 970-973.

Debiane D, Garzon G, Verdin A, Fontaine J, Durand R, Grandmougin-Ferjani A., Shirali P, Sahraoui A.L.H. 2008. In vitro evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environmental and Experimental Botany* 64(2): 120-127.

Fitter A.H., Moyersoen B. 1996. Evolutionary trends in root–microbe symbioses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 351(1345): 1367–1375.

Freitas R.O., Buscardo E., Nagy L., Maciel A.B.S., Carrenho R., Luizão R.C.C. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological gradient in a Central Amazonian terra firme forest. *Mycorrhiza* 24(1):21–32.

Hayman D.S. 1970. Endogone spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat is influenced by season and soil treatment. *Transactions of the British Mycological Society* 54:53-58.

Helgason T., Fitter A.H. 2009. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*: 60 (9): 2465–2480.

Herrmann L., Lesueur D., Bräu L., Davison J., Jairus T., Robain H., Robin A., Vasar M., Wiriyakitnateeku W., Öpik M. 2016. Diversity of root-associated

arbuscular mycorrhizal fungal communities in a rubber tree plantation chronosequence in Northeast Thailand. *Mycorrhiza* 26: 863–877.

Howeler R.H. 2002. Cassava mineral nutrition and fertilization. En: Hillocks, R.J., Thresh, J.M., Bellotti, A.C. (Eds.). *Cassava: Biology, production and utilization*. CAB International, Guildford, UK. pp. 140-141.

Howeler R.H., Cadavid L.F., Burckhardt E. 1982. Response of cassava to VA mycorrhizal inoculation and phosphorus application in greenhouse and field experiments. *Plant and Soil* 69 (3):327-339.

Howeler R.H., Sieverding E. 1983. Potentials and limitations of mycorrhizal inoculation illustrated by experiments with field-grown cassava. *Plant and Soil* 75(2): 245-261.

Ibañez S.G., Medina M.I., Agostini E. 2011. Phenol tolerance, changes of antioxidative enzymes and cellular damage in transgenic tobacco hairy roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Chemosphere* 83(5): 700-705.

Jansa J., Mozafar A., Frossard E. 2003. Long-distance transport of P and Zn through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus in symbiosis with maize. *Agronomie* 23(5-6): 481–488.

Leal P.L., Stürmer S.L., Siqueira J.O. 2009. Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology* 40(1): 111-121.

Lee J., Lee S., Young J.P.W. 2008. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 65:339-349.

León D. Comunidades nativas de hongos formadores de micorrizas arbusculares asociadas a yuca silvestre en la Amazonia colombiana en época seca y lluviosa bajo dos tipos de paisaje (denudación y llanura aluvial). Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 312 p.

Marinho F., Silva I.R., Oehl F., Maia L.C. 2018. Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. *Sydowia* 70: 107-127.

Marschner H., Dell B. 1994. Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159(1): 89–102.

Martin J., Bereau M., Louisanna E., Ocampo J.A. 2001. Arbuscular mycorrhizas in *Dicorynia guianensis* and *Eperua falcata* trees from primary tropical rain forest of French Guiana. *Symbiosis* 31:283–291.

Miller R.M., Jastrow J.D. 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. En: Kapulnik Y., Douds D.D. (Eds.). *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and Function*. Kluwer Academic, Dordrecht. Pp. 3-18.

Moyersoen B. 1993. Ectomicorrizas y micorrizas vesículo-arbusculares en *Caatinga* Amazónica del Sur de Venezuela. *Scientia Guaianae* 3: 1-82.

Moyersoen B. 2012. Dispersion, an important radiation mechanism for ectomycorrhizal fungi in Neotropical lowland forests? In: Sudarshana, P. (Ed.). *Tropical Forest*. InTech, pp. 93-116.

Moyersoen B., Weiss M. 2014. New Neotropical sebacinales species from a *Pakaraimaea dipterocarpacea* forest in the guayana region, southern Venezuela: structural diversity and phylogeography. *Plos One* 9: e103076.

Newsham K.K., Fitter A.H., Watkinson A.R. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology* 83(6): 991-1000.

Öpik M., Davison J. 2016. Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology* 24: 106-113.

Öpik M., Moora M., Liira J., Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94(4): 778-790.

Öpik M., Vanatoa A., Vanatoa E., Moora M., Davison J., Kalwij J.M., Reier Ü., Zobel M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* 188 (1): 223-241.

Peña-Venegas C.P. 2015. People, soil and manioc interactions in the upper Amazon region. Wageningen University. 210 p.

Peña-Venegas C.P. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in the Amazon region. En: *Mycorrhiza: occurrence in natural and restored environments*. M. Pagano (Eds). Nova Publishers, New York. Pp. 75 – 86.

Peña-Venegas C.P, Cardona G.I. 2010. Dinámica de los suelos amazónicos: procesos de degradación y alternativas para su recuperación. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá. Pp. 52-56.

Peña-Venegas C.P., Cardona G.I., Arguelles J.H., Arcos A.L. 2007. Micorrizas arbusculares del sur de la Amazonia colombiana y su relación con algunos factores fisicoquímicos y biológicos del suelo. *Acta Amazonica* 37:327-336.

Peña-Venegas C.P., Cardona G.I., Mazorra A., Arguellez J.H., Arcos A.L. 2006. *Micorrizas arbusculares de la amazonia colombiana. Catálogo Ilustrado*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. 90p.

Peña-Venegas C.P., Kuyper T.W., Davison J., Jairus T., Vasar M., Stomph T.J., Struik P.C., Öpik M. 2019. Distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities

associate with different manioc landraces and Amazonian soils. *Mycorrhiza* 29 (3): 263–275.

Peña-Venegas C.P., Vasco-Palacios A.M. 2019. Endo- and Ectomycorrhizas in Tropical Ecosystems of Colombia. In: M. C. Pagano, M. A. Lugo (Eds.). *Mycorrhizal Fungi in South America*. Fungal Biology. Springer Nature Switzerland AG 2019. Pp. 111-146.

Pereira C.M.R., Silva D.K.A., Ferreira A.C.A., Goto B.T., Maia L.C. 2014. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 185(1): 245–252.

Pinto V.J. 1988. Evaluación de la ocurrencia de la simbiosis micorrizal en plantas de inchi (*Caryodendron orinocense* Kast) de diferentes edades en San José del Guaviare. Tesis Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

Pinto V.J., Pedraza J. 1988. Cambios estacionales de la población micorrizal relacionada con las características climáticas y edáficas en suelos donde crece el inchi (*Caryodendron orinocense* Kast) en San José del Guaviare. *Suelos Ecuatoriales* 18: 226-239.

Possú W.B., Unigarro A., Rosero S.C., Solarte A.F. 2004. Determinación de hongos formadores de micorrizas (HMA) en *Theobroma cacao* L, *Musa* sp., *Simmonds, Borojoa patinoi*. Cuatr y *Bactris gasipaes* HBK en el municipio de Tumaco, Nariño. *Revista de Ciencias Agrícolas* 21.

Quesada C.A., Lloyd J., Schwarz M., Patiño S., Baker T.R., Czimeczik C., Fyllas N.M., Martinelli L., Nardoto G.B., Schmerler J., Santos A.J.B., Hodnett M.G., Herrera R., Luizão F.J., Arneith A., Lloyd G., Dezzeo N., Hilke I., Kuhlmann I., Raessler M., Brand W.A., Geilmann H., Moraes F.J.O., Carvalho F.P., Araujo F.R.N., Chaves J.E., Cruz J.O.F., Pimentel T.P., Paiva R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7: 1515–1541.

Roy M., Schimann H., Braga-Neto R., Silva R.A.E., Duque J., Frame D., Wartchow F., Neves M.A. 2016. Diversity and distribution of ectomycorrhizal fungi from Amazonian lowland white-sand forests in Brazil and French Guiana. *Biotropica* 48: 90–100.

Saks Ü., Davison J., Öpik M., Vasar M., Moora M., Zobel M. 2014. Root-colonizing and soil-borne communities of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate forest understorey. *Botany* 92(4): 277–285.

Shüßler A., Walker C. 2010. The Glomeromycota: A species list with new families and new genera. <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/> (Consulta: Julio/2016)

Sieverding E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Technical Cooperation-Federal Republic of Germany (GTZ), Eschbom. 371 p.

Simon L., Lalonde M., Bruns T.D. 1992. Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from VA endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Applied and Environmental Microbiology* 58:291-295.

Singer R., Araujo, I. 1979. Litter decomposition and ectomycorrhizas in Amazonian forests 1. Composition of litter decomposing and ectomycorrhizal basidiomycetes in latosol–terra–firme rainforest and in white podzol campinarana. *Acta Amazonica* 9: 25–41.

Singer R., Araujo I., Ivory M.H. 1983. The ectotrophically mycorrhizal fungi of the Neotropical lowlands, especially Central Amazonia. *Nova Hedwigia Beihefte* 77:1–352.

Stürmer S.L., Siqueira J.O. 2011. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21(4) :255–267.

Tedersoo L., Bahram M., Pölme S., Kõljalg U., Yorou N.S., Wijesundera R., Ruiz R.V.,

Vasco-Palacios A.M., Thu P.Q., Suija A., Smith M.E., Sharp C., Saluveer E., Saitta A., Rosas M., Riit T., Ratkowsky D., Pritsch K., Pöldmaa K., Piepenbring M., Phosri C., Peterson M., Parts K., Pärtel K., Otsing E., Nouhra E., Njouonkou A.L., Nilsson R.H., Morgado L.N., Mayor J., May T.W., Majuakim L., Lodge D.J., Lee S.S., Larsson K.H., Kohout P., Hosaka K., Hiiesalu I., Henkel T.W., Harend H., Guo L., Greslebin A., Grelet G., Geml J., Gates G., Dunstan W., Dunk C., Drenkhan R., Dearnaley J., De Kesel A., Dang T., Chen X., Buegger F., Brearley F.Q., Bonito G., Anslan S., Abell S., Abarenkov K. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346: 1256688.

Tedersoo L., Sadam A., Zambrano M., Valencia R., Bahram M. 2010. Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a Neotropical biodiversity hotspot. *The ISME Journal* 4: 465–471.

Vaast P., Caswell-Chen E.P., Zasoski R.J. 1998. Influences of a root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, and two arbuscular mycorrhizal fungi, *Acaulospora mellea* and *Glomus clarum* on coffee (*Coffea arabica* L.). *Biology and Fertility of Soils* 26(2): 130–135.

Vasco-Palacios A.M. 2016. Ectomycorrhizal fungi in Amazonian tropical forests in Colombia. Utrecht University. Utrecht, Netherland.

Vasco-Palacios A.M., Franco-Molano A.E., Tedersoo L., Boekhout T. 2014. Ectomycorrhizal (EcM) fungi associated with tropical lowland forests in Amazonia, Colombia. *Actualidades Biológicas* 36: 56–57.

Vasco-Palacios A.M., Hernández J., Peñuela-Mora M.C., Franco-Molano A.E., Boekhout T. 2018. Ectomycorrhizal fungi diversity in a white sand forest in western Amazonia. *Fungal Ecology* 31: 9-18.

Walder F., Niemann H., Natarajan M., Lehmann M.F., Boller T., Wiemken A. 2012. Mycorrhizal Networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiology* 159: 789–797.

Capítulo 3.

Lombrices de tierra (Oligoquetos)

Alexander Feijoo Martínez*



Lombriz de tierra y sus galerías en el suelo.

Foto: Daniel Castro

Resumen

De toda la macrofauna del suelo, las lombrices de tierra son un grupo poco estudiado en la Amazonia colombiana. Con base en los muestreos realizados en los departamentos de Amazonas, Caquetá y Putumayo se han encontrado cinco familias de lombrices de tierra: Rhinodrilidae, Glossoscolecidae, Acanthodrilidae, Megascolecidae y Ocnerodrilidae. Estos muestreos han permitido la determinación de 30 especies de lombrices de tierra, de las cuales 23 son nativas, seis exóticas y una incierta. Estas especies son epigeas (13) y endógeas (17) donde la mayoría de ellas habitan en los 20 primeros centímetros del suelo. Del número total de especies halladas, 13 fueron consideradas como nuevas especies para la ciencia. De las especies nativas encontradas, las de mayor distribución fueron dos especies nuevas para la ciencia *Rhinodrilus alecrisus* y *Rhinodrilus buree*, además de *Periscolex coreguaje*. De las especies exóticas peregrinas, las más frecuentes fueron *P. corethrurus*, *Amyntas gracilis*, *Dichogaster (D.) affinis*, *D. (D.) bolau* y *Dichogaster (D.) saliens*, que se encontraron en ambientes altamente perturbados. Los resultados muestran que las lombrices de tierra en la Amazonia colombiana, al igual que otros grupos de la región son altamente biodiversas pero que se hace necesario un mayor número de muestreos de estos organismos para poder estimar de manera más precisa su riqueza.

Palabras clave: Amazonia, diversidad, epigeas, endógeas, Oligoquetos.

Abstract

From all the edaphic macrofauna, earthworm is one of the groups poorly studied in the Colombian Amazon region. Based on collections in the Amazonas, Caquetá and Putumayo states of Colombia, five earthworm families had been reported: Rhinodrilidae, Glossoscolecidae, Acanthodrilidae, Megascolecidae and Ocnerodrilidae. Within those, 30 species of earthworms had been found, from them 23 species are native, six are exotic, and one is undetermined. The earthworm species are epigeous (13) and endogenous (17) living mainly in the first 20 cm depth of soil. From the total number of species reported, 13 were new species for science. The most frequent native earthworm species with broad distribution were *Rhinodrilus alecrisus*, *Rhinodrilus buree*, and *Periscolex coreguaje*. The exotic earthworm species with broad distribution were *P. corethrurus*, *Amyntas gracilis*, *Dichogaster (D.) affinis*, *D. (D.) bolau* and *Dichogaster (D.) saliens*, found mainly in highly disturbed environments. Results showed that the earthworms in the Colombian Amazon region are as diverse as other groups of organisms there but more number of sampling efforts are required to estimate in a more accurate way the richness of earthworms in the region.

Keywords: Amazonia, diversity, epigeous, endogenous, Oligochaeta.

Introducción

Los centros de endemismo ricos en especies presentan grandes dimensiones, apreciable diversidad ecológica, suelos y clima ricos de alguna complejidad interna, lo cual ha sido poco explorado para las lombrices de tierra.

El escenario geológico en el cual comenzó la diversificación de las lombrices es incierto. Sin embargo, se ha estimado como el Cretácico tardío o el comienzo del Terciario para el origen de la familia Lumbricoidea y sugieren que la distribución actual de los géneros se alcanzó probablemente durante el Cenozoico temprano (Bouché 1972; Omodeo y Rota 2008; Novo *et al.* 2011). En el caso de los Glossoscolecoidea se ignora su origen, y se supone que después de la separación de América del Sur 65 millones de años atrás (Colombo y Joly 2010), se extinguieron de África los Glossoscolecidae (estrechamente relacionado con los Eudrilidos africanos), y los Rhinodrilidae debido a las incursiones marinas en el área durante el Cretáceo (Sims 1980) y la ocurrencia de varias fases climáticas durante el cuaternario (Haffer y Prance 2002). Los hallazgos actuales sugieren que, al ocurrir el levantamiento de las cordilleras en América del Sur, las familias y géneros existían con la presencia de ancestros de Haplotaxida que presentaban molleja esofágica en el segmento seis, ocho pares de glándulas calcíferas a partir del segmento siete, dos pares de gónadas masculinas con sus conductos deferentes independientes en la zona del clítelos y presencia de cámaras copulatorias (Cordero 1945). Sin embargo, James y Davidson (2012) no obtuvieron resultados que apoyan la hipótesis que demostrara la derivación de los Crassicitellata de los Haplotaxidae.

El efecto de los eventos geotectónicos y la manera de influir en la distribución de las poblaciones de lombrices ha sido poco documentado para América del Sur. Los primeros estudios de Cordero (1945) y Righi (1972) consideraron la mayor parte de las dos regiones (guayanesa-brasilera y andina-patagónica) como el centro dispersión de las especies holoándricas de Rhinodrilidae (con presencia de dos pares de testículos, un par en el segmento 10 y otro en el 11, con un par de poros externos) y las metándricas de Glossoscolecidae (con un par de testículos en 10, o en 11). Así mismo, propusieron para el centro de origen de las dos familias a la cordillera central de los Andes entre el paralelo 5° de latitud sur a 10° de latitud N. Además, Cordero (1945) afirma que las regiones centrales ocupadas por la cuenca del Amazonas y antiguamente por mares epi-continuales, se opusieron a la expansión geográfica de las lombrices que quedaron acantonadas en los Andes y en el Escudo brasileño, hecho que

retrasó y limitó las posibilidades de dispersión, que posteriormente lograron las especies de los géneros *Rhinodrilus* y *Andiorrhinus* (Rhinodrilidae), y las metáncricas de *Glossodrilus* y *Righiodrilus* (Glossoscolecidae).

En 1893 Ude publica un material donde describe la primera especie de lombriz para Colombia (*Anteus distinctus*) y posteriormente, Michaelsen (1913) presenta un listado de nuevas especies recolectadas en los departamentos de Antioquia, Cundinamarca, Tolima y valle del Cauca, y de aquí en adelante se avanzó hasta llegar a 142 especies descritas para el país. Sin embargo, son muy precarios los nuevos hallazgos para el país en relación a la alta biodiversidad de especies (quizás más de 1000), lo que muestra los pocos esfuerzos adelantados. Los estudios tardaron 117 años, después de describir la primera especie, para obtener las primeras especies nuevas para el conocimiento en la Amazonia colombiana (Feijoo y Celis 2010). Esto es un indicio de la falta de estudios y especialistas que adelanten la tarea de búsqueda, identificación y descripción de las novedades de la región.

En la Amazonia, en el centro y norte de la cordillera de los Andes, la mayoría de las especies recolectadas se incluyeron dentro de las familias Rhinodrilidae y Glossoscolecidae, separadas de acuerdo con la presencia de molleja en la cavidad del segmento 6. En la primera familia, los géneros se caracterizan por la presencia de uno a nueve pares de glándulas calcíferas entre los segmentos 7 a 15, mientras que, en la segunda, hay un par en el segmento 10, o 11, u 11-12.

A partir de los hallazgos recientes (Feijoo *et al.* 2004; Brown y Fragoso 2007; Feijoo y Celis 2010, 2011, 2012), se ha encontrado que el hipotético centro de distribución para las lombrices en la cordillera de los Andes, está en duda, debido a la repartición aleatoria de los géneros entre las regiones guayana-brasileña y andina.

En el caso de la región amazónica se han encontrado 202 especies nativas, de las cuales la mayoría (124) fueron recolectadas en Brasil (Feijoo *et al.* 2017), mientras que en Colombia se han encontrado 14 especies nativas (Feijoo *et al.* 2020) y cinco exóticas (Feijoo y Celis 2012). Debido a las pocas recolectas realizadas; no obstante, se destacan los esfuerzos recientes de recolección desde el año 2007 (proyecto AMAZ) hasta los años 2016 y 2017 (Instituto SINCHI y Universidad Tecnológica de Pereira), los que han generado algunas publicaciones relacionadas con taxonomía (Feijoo y Celis 2010, 2011, 2012; Feijoo *et al.*, 2020).

En este capítulo se presentan los primeros resultados que documentan la distribución de lombrices de tierra en tres departamentos (Amazonas, Caquetá

y Putumayo) de la Amazonia colombiana, con registros de lugares de recolecta, usos del terreno, las categorías y la agrupación en nativas o exóticas.

Área de Estudio

El área de muestreo se situó en los departamentos de Amazonas: municipios de Leticia, corregimientos de La Chorrera, Puerto Arica y Puerto Alegría; en el departamento de Putumayo, municipio de Puerto Leguizamo; y en el departamento de Caquetá, municipios de Florencia y Morelia, entre los $1^{\circ}26'28,8''$ y los $4^{\circ}07'14''$ sur; y los $69^{\circ}57'07''$ y los $75^{\circ}41'32,4''$ oeste (Figura 3.1). El área corresponde a la denominada *tierra firme* caracterizada por suelos no inundables del orden de los Inceptisoles y Oxisoles (USDA, 1999).

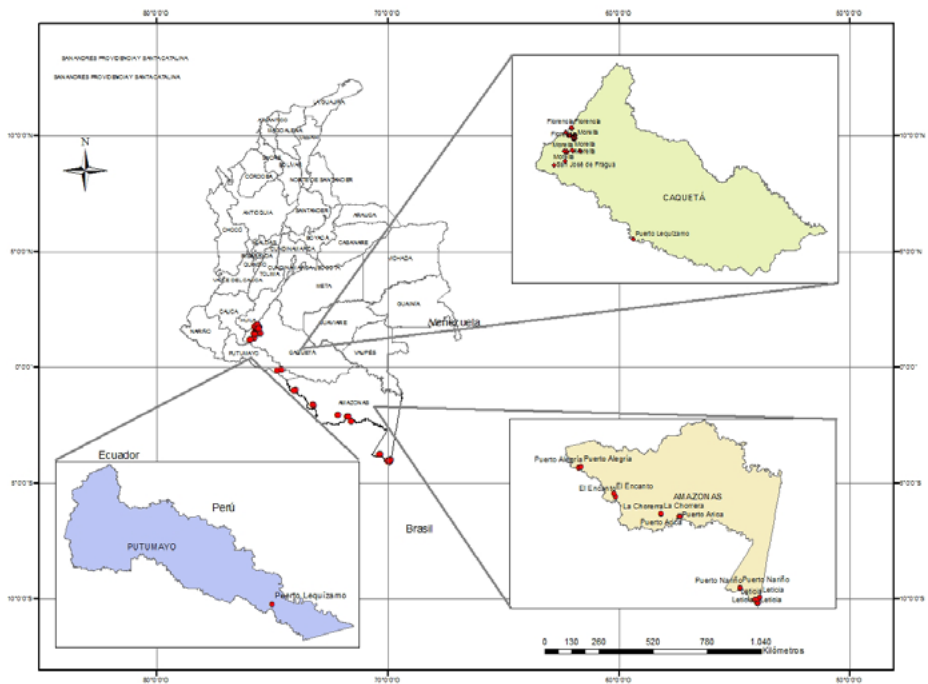


Figura 3.1. Sitios de muestreo de las especies de lombrices de tierra.

Mapa: Delio Mendoza- Instituto SINCHI.

Los primeros muestreos para las lombrices de tierra se realizaron en junio del 2008, municipios de Belén de Los Andaquíes ($01^{\circ}21'05''$ N, $75^{\circ}49'18,8''$ W; $01^{\circ}19'46,5''$ N, $75^{\circ}48'37,8''$ W), Florencia ($01^{\circ}32'32,5''$ N, $75^{\circ}36'02''$ W; $01^{\circ}23'31,4''$ N, $75^{\circ}29'28,7''$ W), y Morelia ($01^{\circ}28'12,4''$ N, $75^{\circ}40'01''$ W; $01^{\circ}26'24,2''$ N, $75^{\circ}42'07''$ W), en el departamento de Caquetá. En 27 fincas se situaron 135

puntos de muestreo en pastizales degradados, pastizales degradados con árboles dispersos, pastizales mejorados, cultivos de caucho, rastrojos, relictos de selva y sistemas agroforestales (Feijoo y Celis 2010, 2011, 2012).

El segundo y tercero, se llevaron a cabo en el departamento de Amazonas, comunidad de San Antonio de los Lagos, quebrada Yahuaraca, a 95 m; entre el 28 de junio y el 14 de julio de 2016, en el departamento de Amazonas bajando por el río Igara Paraná desde La Chorrera hasta la desembocadura del río Putumayo en Puerto Arica y en las riberas del río Putumayo hasta Puerto Leguizamo. Se recolectaron muestras en bosques primarios con baja intervención y bosques secundarios de diferentes edades en Lago Grande (río Igara Paraná), Puerto Arica (desembocadura del río Igara Paraná), comunidad de Puerto Sábalo (río Putumayo), Puerto Alegría (río Putumayo), y Puerto Leguizamo (río Putumayo, departamento de Putumayo).

El rango altitudinal de los muestreos se situó entre 95 y 100 m s.n.m. en zonas de planicies y lomeríos leves, con precipitación promedio anual de 2800 mm³. El cuarto, en los municipios de Florencia y Morelia, sector de Lagunilla (150 m s.n.m.), el día 19 de marzo de 2016 y otro, también en Florencia, sector de Doradas Altas el día 6 de abril de 2016 (1000 m s.n.m.) (Feijoo *et al.*, en prensa).

Para los muestreos de las localidades dos, tres y cuatro, se utilizó la metodología *Tropical Soil Biology and Fertility-TSBF* (Anderson e Ingram 1993), con recolectas manuales en mantillo, 0-10, 10-20, 20-30 cm de profundidad en monolitos de 25 x 25 x 30 cm en cinco puntos de sub-muestreo por cada lugar, en un área de 60 x 60 m². Las lombrices fueron recolectadas y separadas manualmente en recipientes plásticos, luego se fijaron y conservaron en alcohol al 95 %. Los especímenes fueron examinados mediante observación externa utilizando un estereomicroscopio Nikon (SMZ800). Los holotipos y paratipos fueron depositados en la Colección Nacional de Lombrices de Tierra de la Universidad Tecnológica de Pereira (CNLT-UTP) (Feijoo y Celis 2010, 2011, 2012; Feijoo *et al.*, 2020).

Diversidad de lombrices de tierra en la Amazonia colombiana

En la Amazonia colombiana se han encontrado cinco familias de lombrices de tierra: Rhinodrilidae, Glossoscolecidae, Acanthodrilidae, Megascolecidae y Ocnodrilidae. De ellas, las dos primeras de origen Neotropical, incluyen especies nativas, excepto *Pontoscolex* (*Pontoscolex*) *corethrurus*. Viven en ambientes

diversos desde selvas, pequeños relictos, orillas de ríos, agroecosistemas forestales hasta sistemas simplificados con cultivos en surco. Las restantes han sido introducidas por el hombre del norte de América, África, Asia y Europa, y viven en ambientes próximos a suelos urbanos de Belén de los Andaquíes, Florencia, Leticia, Morelia, Puerto Nariño, en huertos de cultivos, pastizales, sistemas agroforestales o próximas a las riberas de los ríos en donde la vegetación original fue talada.

En los muestreos se hallaron 12 géneros, de los cuales siete pertenecen a Rhinodrilidae, dos a Ocnerodrilidae y uno en cada una de las restantes familias. Se destaca la alta plasticidad y capacidad de dispersión de los géneros *Andiodrilus*, *Andiorrhinus*, *Rhinodrilus* (con tres pares de glándulas calcíferas en los segmentos 7-9) y *Martiodrilus* (siete u ocho pares de glándulas calcíferas en los segmentos 7-13 o 14), grupos que probablemente tienen como principal centro de origen y dispersión la región guyanesa-brasileña (provincia biogeográfica de la Amazonia) y en la Andina (provincia de los Andes). En su mayoría contienen especies que habitan en la superficie del suelo o en los primeros 20 cm de profundidad.

También se resalta la presencia del género *Periscolex* (un par de glándulas calcíferas en el segmento 7), que contiene especies que habitan solamente la hojarasca, en troncos en avanzado estado de descomposición, en brácteas de las bromelias o debajo del musgo. Los géneros *Dichogaster*, *Amynthas*, *Ocnerodrilus* y *Eukerria*, contienen especies exóticas de amplia distribución mundial y que viven en los primeros 5 cm del suelo de ambientes altamente perturbados (Figura 3.2.; Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Especies de lombrices de tierra y características ecológicas por uso del terreno

Especies	U.T.	Municipio	C.E.	N/E
RHINODRILIDAE				
1. <i>Andiodrilus</i> sp. nov. 1	PRL 9-05, Cercaviva	Leticia	En	N
2. <i>Andiodrilus nonuya</i> , Feijoo y Celis 2012	Relicto de Selva	Belén de Los Andaquíes, Florencia	En	N
3. <i>Andiorrhinus (Amazonidrilus)</i> sp. nov. 1	25-2-16		En	N
4. <i>Andiorrhinus (Amazonidrilus)</i> sp. nov. 2	25-2-16		En	N
5. <i>Andiorrhinus (Turedrilus) yukuna</i> , Feijoo y Celis 2012	Relicto de Selva	Belén de Los Andaquíes, Florencia	En	N
6. <i>Diachaeta (Amazo) sabalomurui</i> , Feijoo et al., 2020	Cercaviva	Leticia	En	N

Especies	U.T.	Municipio	C.E.	N/E
7. <i>Martiodrilus (Maipure) huitoto</i> , Feijoo y Celis 2011	Relicto de Selva	Belén de Los Andaquíes, Florencia	En	N
8. <i>Martiodrilus (Maipure) sp. nov. 1</i>	PRM 17-02, PRM 20-04, Cercaviva		Ep	N
9. <i>Martiodrilus (Maipure) sp. nov. 2</i>	PRM 22-05: Litter, Cercaviva	Leticia	Ep	N
10. <i>Martiodrilus (Cordilleroscolex) mirania</i> , Feijoo y Celis 2011	Ribera del río Pescador	Belén de Los Andaquíes	En	N
11. <i>Perisocolex coreguaje</i> , Feijoo y Celis 2012	PA305 0-10	Florencia	Ep	N
12. <i>Rhinodrilus alecrisus</i> , Feijoo et al., 2020	PRL 4-04, Cercaviva	Leticia	Ep	N
13. <i>Rhinodrilus buree</i> , Feijoo et al., 2020	PRM 24-03, Cercaviva	Leticia	Ep	N
14. <i>Rhinodrilus muruiborane</i> , Feijoo et al., 2020	Cercaviva	Leticia		N
15. <i>Rhinodrilus sinchi</i> , Feijoo et al., 2020	PA302 0-10		Ep	N
16. <i>Pontoscolex (Pontoscolex) bora</i> , Feijoo y Celis 2012	Relicto de Selva	Belén de Los Andaquíes, Florencia	En	N
17. <i>Pontoscolex corethrurus</i> (Muller, 1856)	25-2-16, PRL 33-03-16	Belén de Los Andaquíes, Florencia	En	E
GLOSSOSCOLECIDAE				
18. <i>Rhigidrilus andake</i> , Feijoo y Celis 2010	Pastizal	Belén de Los Andaquíes	En	N
19. <i>Rhigidrilus inga</i> , Feijoo y Celis 2010	Pastizal	Florencia	En	N
20. <i>Rhigidrilus muinane</i> , Feijoo y Celis 2010	Pastizal	Florencia	En	N
21. <i>Rhigidrilus sp. nov. 1</i>	25-2-16, PRM 17-05, Cercaviva	Leticia	En	N
22. <i>Rhigidrilus sp. nov. 2</i>	25-2-16, Cercaviva	Leticia	En	N
23. <i>Rhigidrilus sp. nov. 3</i>	25-2-16, Cercaviva	Leticia	En	N
24. <i>Rhigidrilus sp. nov. 4</i>	Muestreo (9)	Leticia	En	N
ACANTHODRILIDAE				
25. <i>Dichogaster (Dip.) affinis</i> (Michaelsen, 1890)	Cercaviva	Belén de Los Andaquíes, Leticia	Ep	E
26. <i>Dichogaster (Dip.) baloui</i> (Michaelsen, 1891)	Cercaviva	Leticia, Florencia	En	E
27. <i>Dichogaster (Dip.) saliens</i> (Beddard, 1893)		Florencia	Ep	E
MEGASCOLECIDAE				
28. <i>Amyntas gracilis</i> (Kinberg, 1867)	Puerto Nariño	Puerto Nariño; Leticia, Florencia	Ep	E
OCNERODRILIDAE				
29. <i>Ocnerodrilus occidentalis</i> (Eisen, 1878)	Pastizal	Florencia	Ep	E
30. <i>Eukerria sp.</i>	Cercaviva	Leticia	Ep	?

U.T. = Uso del Terreno; C.E. = Categoría Ecológica; Ep = Epígea; En = Endógea; N/E = Nativa / Exótica.

Se encontraron 30 especies, de las cuales 23 son nativas, seis exóticas y en una es incierta por no haberse identificado la especie. Las especies pertenecen a las categorías ecológicas epígeas (13) y endógeas (17), la mayoría de ellas (17) habitan las capas de 0-20 cm (Figura 3.1; Tabla 3.1) y las restantes viven en el mantillo, en la rizósfera o en los primeros 5 cm de profundidad del suelo (Tabla 3.1).

Del número total de especies halladas, 13 fueron consideradas como nuevas para la ciencia por este autor, y de ellas, cinco se describieron (*Rhinodrilus alecrisus*, *R. buree*, *R. muruiboarane*, *Rhinodrilus sinchi* y *Diachaeta (Amazo) sabalomurui*) en Feijoo et al. (2020).

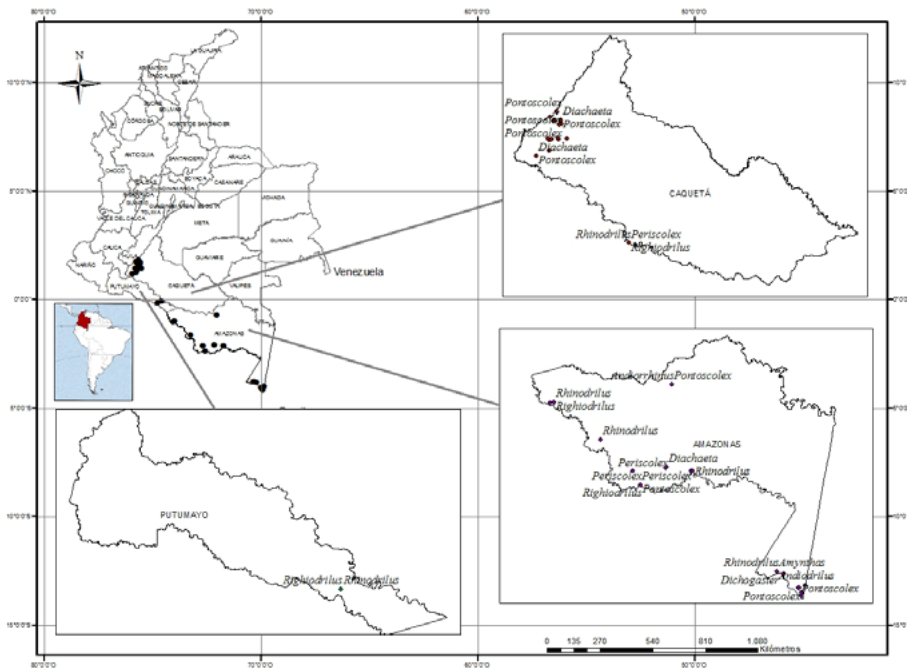


Figura 3.2. Distribución de géneros de lombrices de tierra en la Amazonia colombiana. Mapa: Delio Mendoza-Instituto SINCHI

De las especies nativas encontradas *R. alecrisus*, *R. buree* y *Perisocolex coreguaje* fueron las de mayor distribución, mientras que en las especies exóticas peregrinas fueron *P. corethrurus*, *Amyntas gracilis*, y *Dichogaster (D.) affinis*, *D. (D.) bolau* y *Dichogaster (D.) saliens*, que se encontraron en ambientes altamente perturbados.

Conclusiones

Los resultados muestran que se hace necesario un mayor número de muestreos de estos organismos en la región amazónica colombiana, pues cada vez que se hace una nueva recolecta se encuentra nueva información para la región. Es importante indicar que existen pocos expertos taxónomos de Oligoquetos en Colombia que estudien la región amazónica, lo cual dificulta aún más los avances en determinar la diversidad real de lombrices de tierra con que cuenta la región, siendo un campo que abre grandes posibilidades para jóvenes investigadores interesados en estos organismos. Además de su diversidad, hace falta estudiar la ecología y los ciclos de vida de las diferentes especies encontradas y más de aquellas reportadas por primera vez en la región amazónica.

El presente trabajo da cuenta de la necesidad de continuar con los muestreos de lombrices de tierra en la región para estimar su biodiversidad. Igualmente surge la necesidad de estudiar la ecología de estos organismos, pues mucha de la información está basada en inferencias a partir de los lugares y condiciones donde se realizaron las colectas.

Agradecimientos

Un agradecimiento especial al investigador Delio Mendoza del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI por el apoyo en la elaboración de los mapas para este capítulo.

Referencias

Anderson J., Ingram J. 1993. Tropical soil Biology and fertility a handbook of methods. 2nd ed. Cab International. 21p.

Bouché M. 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Annales de Zoologie et Ecologie Animale, Numéro hors-série. Institut National de la Recherche Agronomique. Paris. p. 72-82.

Brown G., Fragoso C. 2007. Minhocas na América Latina: Biodiversidad e Ecología. Embrapa Soja, Londrina, Brasil. 545 pp.

- Colombo A.F., Joly C.A. 2010. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian Journal of Biology* 70 (3): 697-708.
- Cordero E.H. 1945. Oligoquetos Sudamericanos de la familia. Glossoscolecidae, VI. Los géneros de la subfamilia Glossoscolecinae, sus probables relaciones filéticas y su distribución geográfica actual. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natatural Montevideo* 1 (22): 1-29.
- Feijoo M.A., Quintero H., Fragoso C., Moreno G.A. 2004. Patrón de distribución y listado de especies de las lombrices de tierra (Annelida, Oligochaeta) en Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 202:197-220.
- Feijoo M.A., Celis L.V. 2010. Tres nuevas especies de *Righiodrilus* Zicsi 1995 (Annelida, Oligochaeta: Glossoscolecidae) de la Amazonía colombiana. *Acta Amazonica* 40 (1):231-240.
- Feijoo M.A., Celis L.V. 2011. Earthworms (Oligochaeta: Glossoscolecidae) of the Amazon region of Colombia. *Zootaxa* 3201: 27-44.
- Feijoo M.A., Celis L.V. 2012. New species of earthworms (Oligochaeta: Glossoscolecidae) in the Amazon region of Colombia. *Zootaxa* 3458:103-119.
- Feijoo M.A., Brown G., James S. 2017. New species of *Andiorrhinus* Cognetti, 1908 (Oligochaeta: Rhinodrilidae) from Venezuela and Brazil. *Zootaxa* 4363(1): 55-78.
- Feijoo M.A., Peña-Venegas, C. P., Zuluaga, L. F. 2020. Especies nuevas de lombrices de tierra (Oligochaeta: Rhinodrilidae) de la Amazonía colombiana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91 (2020): e913085.
- Haffer J., Prance G.T. 2002. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Estudios Avanzados* 46:1-33.
- James S.W., Davidson S.K. 2012. Molecular phylogeny of earthworms (Annelida: Crassiditellata) based on 28S, 18S and 16S gene sequences. *Invertebrate Systematics* 26:213-229.
- Michaelsen W. 1913. Die oligochaten Columbias. In: Fuhnnann O. y Mayor, E. (Eds.). *Voyage D'exploration scientifique en Columbie*. Ed. Mem. Soco neuchat. *Sci nat.*, 5: 202-252.
- Novo M., Almodóvar A., Fernández R., Giribet G., Díaz D.J. 2011. Understanding the biogeography of a group of earthworms in the Mediterranean basin—The phylogenetic puzzle of Hormogastridae (Clitellata: Oligochaeta). *Molecular Phylogenetic Evolution* 61:125-135.

Omodeo P, Rota E. 2008. Earthworm diversity and land evolution in three Mediterranean districts. Proceeding of California Academy of Sciences 59 Supplement I (5):65-83.

Righi G. 1972. Bionomic considerations upon Glossoscolecidae (Oligochaeta). Pedobiologia 12 S: 254-260.

Sims R.W. 1980. A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotaenida: Oligochaeta). Zoology series 39 (2):103-124.

Ude H. 1893. Beiträge zur Kenntnis ausländischer Regenwürmer.
Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 57: 57-75.

Capítulo 4.

Macrofauna edáfica

Daniel Castro*, Fernando Fernández**



Diplópodo forrajeando suelo.

Foto: Daniel Castro

* Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Avenida Vásquez Cobo Calle 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia
e-mail: danilekaz80@gmail.com

** Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 No. 45 – 03, Bogotá D.C.
e-mail: ffernandez@unal.edu.co

Resumen

La diversidad de la fauna edáfica en los suelos se ve afectada por cambios en las coberturas vegetales. En el caso de la macrofauna se ha podido establecer una relación entre su composición y la salud de los suelos. En el presente capítulo se expone el inventario de la macrofauna edáfica en tres departamentos de la región amazónica colombiana: Amazonas, Caquetá y Putumayo. Se presenta un listado de las familias que se encuentran en los suelos amazónicos, y una actualización de la información correspondiente a la diversidad de termitas (Blattodea: Isoptera) y hormigas (Hymenoptera: Formicidae), dos de los grupos más abundantes e importantes de la macrofauna del suelo.

Palabras clave: Ingenieros de ecosistema, hormigas, termitas, TSBF, uso el suelo.

Abstract

The diversity of edaphic fauna in soils is affected by disturbs in vegetation. A relationship between soil macrofauna composition and the health of soils has been established. This chapter presents the inventory of edaphic macrofauna in three states of the Colombian Amazon region: Amazonas, Caquetá and Putumayo. It is also presented a list of families of taxonomic groups found in Amazonian soils, and an update of information about termites (Blattodea: Isoptera) and ants (Hymenoptera: Formicidae) diversity, two of the most abundant and most important groups of the macrofauna in the soils of this region.

Keywords: Ants, ecosystem engineers, land uses, termites, TSBF.

Introducción

En los últimos años se ha evidenciado el importante rol que desempeña la macrofauna en la estructura del suelo (Decaëns *et al.* 1999; Barros *et al.* 2001; Mathieu *et al.* 2005; Bignell *et al.* 2012; Velásquez *et al.* 2012), en especial con las lombrices, termitas y hormigas, llamados “ingenieros de ecosistema” (Lavelle 1997; Decaëns *et al.* 1999; Culliney 2013). Estos grupos ayudan a mantener la productividad del suelo debido a que intervienen directamente en los procesos de reciclaje y descomposición de nutrientes. Igualmente se ha evidenciado que modifican las propiedades físicas del suelo (Mathieu *et al.* 2005). Así, la generación de agregados y estructura del suelo cambia dependiendo de si las condiciones son favorables o no para la macrofauna (Lavelle y Spain 2001; Coleman *et al.* 2002).

Se sabe que la riqueza, la abundancia y la diversidad de estos organismos se ven altamente influenciadas por los diferentes cambios de uso de suelo (Suárez *et al.* 2015). Por ello, la macrofauna edáfica se ha propuesto como indicadora de estados de perturbación dada su respuesta a las diversas alteraciones antrópicas al medio ambiente (Barros *et al.* 2001). Estos cambios permiten predecir la dinámica del ciclaje de nutrientes y las transformaciones ocurridas en el suelo en cada lugar (Bunning y Jiménez 2003; Benito *et al.* 2005; Rossi *et al.* 2006; Cabrera 2012).

El bosque tropical se asocia a menudo con suelos de baja fertilidad (Jordan 1985) donde la macrofauna es un factor benéfico para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de los suelos naturales (Lavelle *et al.* 2006; Ackerman *et al.* 2009). Es poco lo que se sabe del estado natural de la macrofauna en los suelos amazónicos colombianos (Lo-Man-Hung *et al.* 2011; Franco *et al.* 2012; Rodríguez *et al.* 2018). En los últimos años se ha reconocido que los suelos tienen un componente biológicamente activo (Rossi *et al.* 2006; Bignell *et al.* 2012; Rousseau *et al.* 2014; González y Lodge 2017), comprendiendo mejor el rol que juega la macro, meso y microfauna edáfica (Lavelle 1997; Lavelle *et al.* 1997; Barros *et al.* 2002). De todos los componentes de la macrofauna del suelo, las lombrices, las termitas y las hormigas son los más conspicuos por su rol en la estructuración, conformación física del perfil, y en los procesos de descomposición de la materia orgánica (Decaëns *et al.* 1994; Jiménez *et al.* 2003; López-Hernández 2011; Bignell *et al.* 2012; Cabrera 2012; Velásquez *et al.* 2012). Los cambios en la macrofauna son evidentes en departamentos como Caquetá, el cual ha experimentado en los últimos años cambios drásticos en la cobertura vegetal (Barros *et al.* 2002; Suárez *et al.* 2015; Rodríguez *et al.* 2018).

De los estudios realizados en la Amazonia se ha encontrado que las hormigas, los colémbolos y los coleópteros son los grupos más abundantes, por exhibir una heterogeneidad de hábitos alimenticios y nichos, con predominancia de los detritívoros, los cuales actúan principalmente transformando la hojarasca (Cárdenas *et al.* 2017).

En este capítulo se expone la diversidad de los diferentes grupos de macrofauna encontrados en suelos amazónicos colombianos y su respuesta a los diferentes usos del suelo y grados de perturbación. Se hace especial énfasis en el estado del arte que existe en el conocimiento de estos organismos, con un enfoque particular en los estudios referentes a hormigas y termitas de la región.

Protocolo de muestreo de la macrofauna del suelo y hojarasca. Monolito TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility Program)

Existen diversos protocolos de muestreo para los diferentes tipos de organismos de suelo dependiendo de su función en el ecosistema y del tipo de hábitat. Para estudiar la macrofauna edáfica, los métodos se basan en la recolecta de organismos del suelo. Uno de los métodos más complejos es el esquema de muestreo por puntos (Huisling *et al.* 2012) que trata de capturar la mayor cantidad de grupos funcionales que habitan en el suelo. Este muestreo integra trampas *pitfall* para la captura de escarabajos y otros insectos de hojarasca que tienen su actividad en horas de la noche, trampas Winkler para mesofauna de hojarasca, monolitos para macrofauna, transecto para termitas de madera, termiteros epigeos y aéreos, y núcleos de suelo que son pequeños monolitos útiles para la captura de mesofauna, como ácaros y colémbolos. La microfauna se captura a través de trampas de Berlaisse-Turgen.

El muestreo por puntos presenta una fortaleza: poder capturar diferentes organismos de distintos grupos funcionales además de capturar la macro, mesofauna, y microfauna. Sin embargo, requiere de una gran complejidad logística, de equipos y personal, lo cual puede limitar el muestreo en ciertos lugares alejados y de difícil acceso.

El muestreo más aceptado para el inventario de la macrofauna edáfica es la metodología del TSBF (Figuras 4.1 y 4.2) (Anderson e Ingram 1993), que se basa en la captura y recolección de organismos del suelo (visibles al ojo humano), para determinar presencia y densidad de población en un volumen de suelo conocido. El muestreo por monolitos TSBF, por el contrario, se puede concentrar en un grupo específico de organismos o en la macrofauna en general. Este método consiste en la excavación de un monolito de 25 x 25 cm, donde con un marco de madera se indica la posición del monolito y la hojarasca, y profundidades de 0 -10 cm, 10 - 20 cm y 20 - 30 cm son recolectadas y analizadas para la captura de macrofauna (Anderson e Ingram 1993). Este método puede ser robustecido con la instalación de trampas *pitfall* (Swift y Bignell 2001) para la recolección de escarabajos, y extracciones con trampas Winkler (Bestelmeyer *et al.* 2000), para hormigas presentes en la hojarasca del suelo. Este método es ampliamente aceptado por tener una gran representatividad en los taxones colectados, debido a que se recogen importantes muestras de lombrices de tierra,

hormigas y termitas, pero no es muy útil para ciertos taxones de mesofauna, pues se trabajan muestras de gran volumen.



Figura 4.1. Extracción de muestras en monolito TSBF.

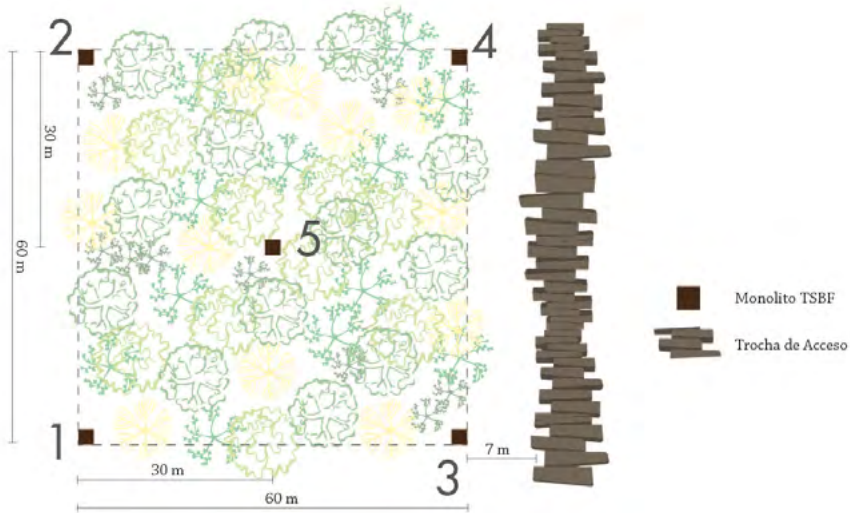


Figura 4.2. Esquema de muestreo.

Cada muestra es analizada en campo capturando de forma manual todo tipo de organismos invertebrados que se encuentren en la muestra, los cuales son preservados en alcohol etílico al 80 % (en el caso de los artrópodos). Cada persona que apoya el muestreo se dedica cuidadosamente a buscar estos organismos en pequeños volúmenes de suelos hasta analizar el volumen total de cada muestra

(Figura 4.3). Finalmente, los individuos recolectados son etiquetados y empaquetados para su posterior limpieza e identificación en el laboratorio.

Estos han sido los métodos adaptados por el Instituto SINCHI para el estudio de la macrofauna en la región amazónica colombiana. Los resultados que se presentan a continuación son resultado de dichos métodos.



Figura 4.3. Recolecta de especímenes de los volúmenes de suelos de las diferentes profundidades.

Tipo de coberturas muestreadas

La información aquí consignada corresponde a muestreos realizados en tres departamentos de la Amazonia colombiana: Caquetá, Putumayo y Amazonas, los cuales comprenden zonas de transición andino-amazónica a una altitud de 1800 msnm hasta el sur del departamento de Amazonas en límites con Perú y Brasil con una altitud de 95 msnm. En total se muestrearon 71 localidades en 13 municipios diferentes (Figura 4.4), con cuatro coberturas diferentes:

Bosque primario: Corresponde a los bosques maduros con un alto grado de conservación que no han sido talados ni intervenidos en al menos 25 años. Se localizan principalmente en el departamento del Amazonas.

Bosque secundario: Son bosques que han sido significativamente intervenidos, pero con un periodo de recuperación mayor a los 10 años. Aún conservan especies de gran envergadura y un gran porcentaje de especies pioneras. Estos bosques se localizan en su mayor parte en el departamento de Caquetá, en donde la ganadería extensiva ha fragmentado los parches de bosque y donde han sido aprovechadas las especies maderables más importantes.

Rastrojo: Cobertura de vegetación joven secundaria con edades entre 4 y 10 años presente en lugares muy intervenidos que ha comenzado una sucesión

secundaria después de la alteración total de su cobertura. Presenta una vegetación de muy baja área basal, baja altura y cobertura.

Pastura: Potreros o coberturas dominadas por gramíneas con muy poca vegetación no herbácea. Por lo general, han tenido un uso ganadero por mucho tiempo. Presenta suelos muy compactos y poco fértiles. Están localizados principalmente en el departamento de Caquetá.

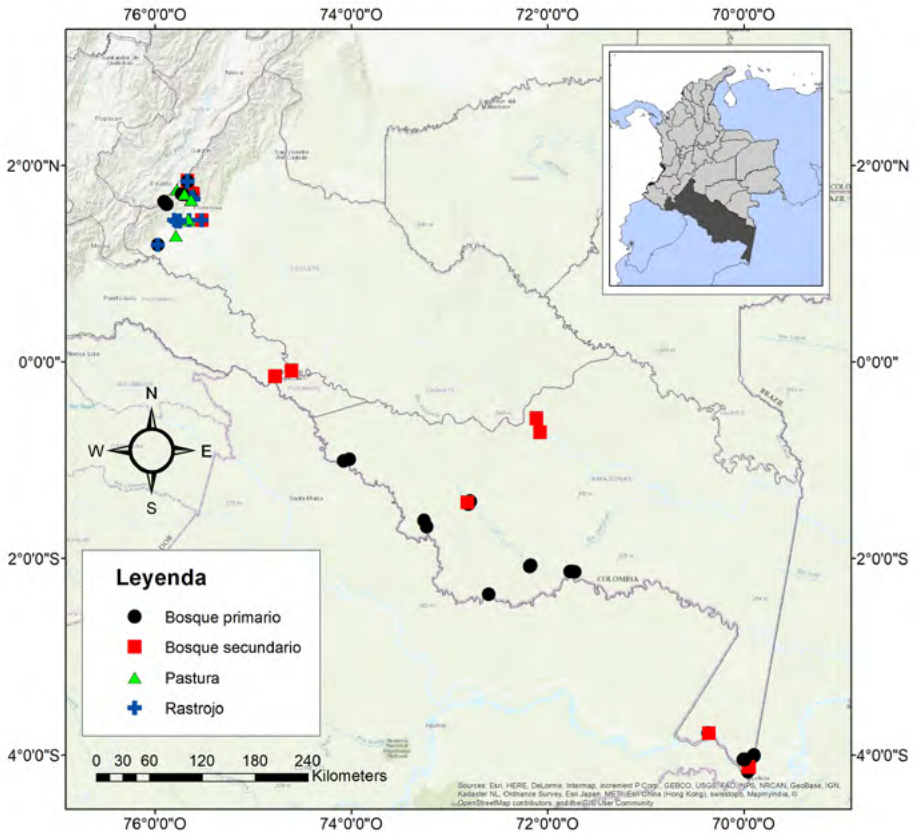


Figura 4.4. Mapa de localidades y coberturas.

Grupos funcionales de la macrofauna edáfica

Dada la diversidad de organismos que conforman la macrofauna edáfica, una forma de poder analizar las comunidades es clasificándolos en grupos funcionales, como: ingenieros de ecosistema, detritívoros, herbívoros y depredadores (Moore *et al.* 2004; Zerbino *et al.* 2008; Cabrera 2012; Suárez *et al.* 2015).

Los ingenieros de ecosistema (lombrices, hormigas y termitas) tienen una alta actividad en el suelo creando galerías y nidos subterráneos. Se alimentan de diversos sustratos que van desde madera seca, hasta humus del suelo. Contribuyen a formar agregados y en la descomposición de materia orgánica (Lavelle *et al.* 1997; Jouquet *et al.* 2011; Culliney 2013; Wu *et al.* 2015). Aunque estos grupos de organismos pueden tener especies especialistas con hábitos alimenticios (como las termitas detritívoras o las hormigas depredadoras), su alta densidad en los suelos los hace tener un rol más importante que otros grupos edáficos.

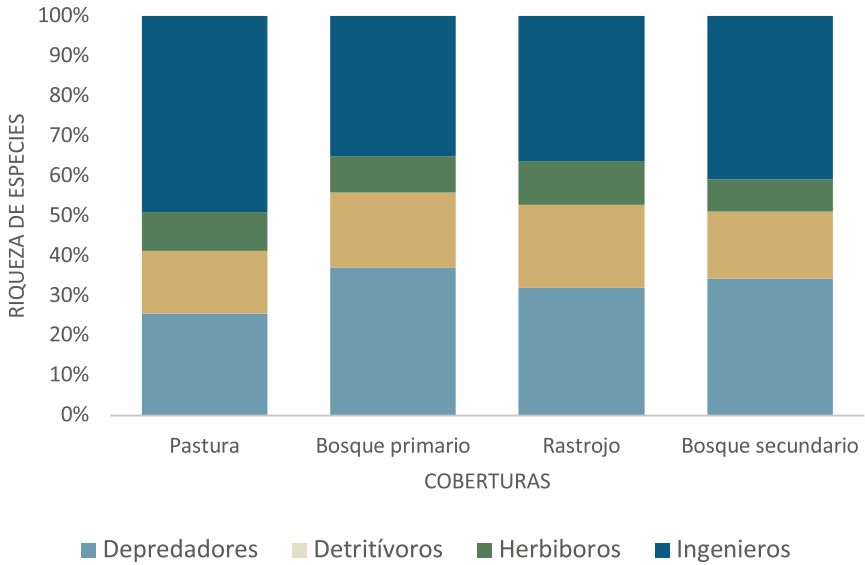
Los detritívoros se alimentan de materia orgánica no viva de origen animal y vegetal por lo que son de vital importancia para la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Entre estos se encuentran organismos como milpiés (Diplopoda), cochinillas de tierra (Isopoda), algunos dipluros (Campodeidae), algunos coleópteros (Scarabaeidae, Dermestidae, Passalidae), algunos opiliones (Opilionida), cucarachas (Blattodea) y muchos insectos en sus estados inmaduro, mayormente coleópteros. Los herbívoros son los organismos que se alimentan de materia vegetal viva, como los ortópteros, insectos palo (Phasmatodea) y algunos hemípteros.

Por último, los depredadores, son controladores biológicos de las poblaciones de otros organismos edáficos. Los de gran tamaño construyen sus madrigueras en el suelo, creando grandes galerías que ayudan a la aireación y porosidad del suelo, mejorando sus propiedades físicas. Entre variedad de depredadores, los más representativos son las arañas, algunos coleópteros (Carabidae, Coccinellidae, Staphylinidae, Cerambycidae), milpiés (Chilopoda), pseudoscorpiones, escorpiones, tijeretas (Dermaptera), algunos dipluros (Japygidae) y algunos opiliones.

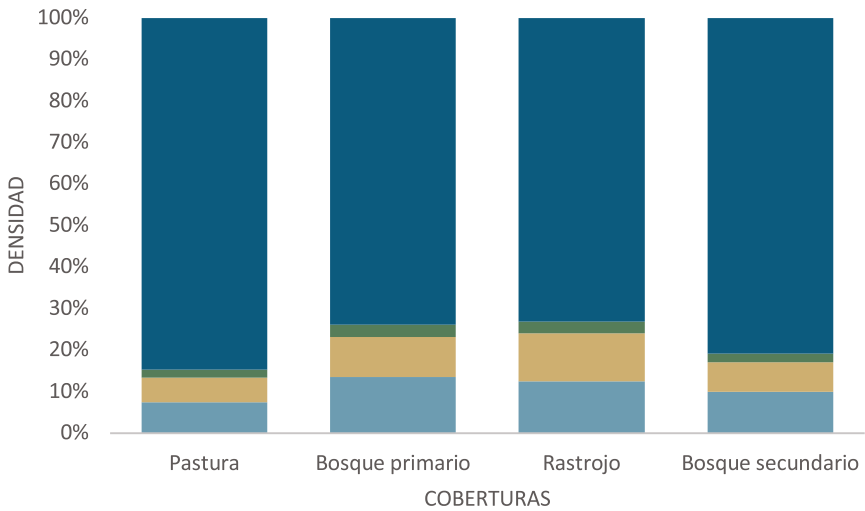
El grupo más abundante y diverso en los suelos amazónicos tanto en ecosistemas naturales como perturbados son los ingenieros de ecosistema (hormigas y termitas). Los depredadores, al igual que la densidad de detritívoros, son los que mayormente se ven afectados por el grado de perturbación del suelo. Los herbívoros son el grupo con menos dominancia en los suelos amazónicos, su comportamiento no se ve altamente afectado por el grado de perturbación.

La riqueza de especies es contrastante con la densidad; esto indica que los suelos son altamente diversos en especies, pero el aporte de biomasa se concentra en sólo algunos grupos funcionales, en su mayor parte la de los ingenieros. Los depredadores tienen una alta riqueza de especies en ecosistemas naturales; los detritívoros y los herbívoros tienen una proporción similar

en cuanto a densidad y riqueza. La cobertura que mayor contraste presenta son las pasturas, por lo general muy pobres en vegetación y con suelos muy degradados (Figura 4.5).



A



B

Figura 4.5. Importancia relativa de los grupos funcionales en suelos amazónicos de a) riqueza de morfoespecies y b) densidad de individuos.

Comunidades de la macrofauna edáfica

Las comunidades de macrofauna edáfica están compuestas por grupos taxonómicos clasificados entre 15 y 22 grupos con gran contraste ecológico (Barros *et al.* 2008). Entre los grupos más importantes encontramos Formicidae, Coleoptera, Isoptera, larvas, Chilopoda, Diplopoda, Blattodea, Hemiptera, Diplura, Isopoda, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpionida, Schizomida y Dermatera, además de otros organismos no tan diversos en suelos como Mantodea y Phasmatodea, y otros que no son fáciles de recolectar en monolitos de suelo como Onychophora, Scorpiones y Ricinulei. Aunque las termitas (Isoptera) son un clado subordinado del orden Blattodea, para el análisis de los grupos taxonómicos en la macrofauna edáfica son considerados en grupos distintos.

Aproximadamente por cada monolito de 25 x 25 x 30 cm se pueden encontrar doce morfoespecies (Figura 4.6). Las hormigas son el grupo más rico con cuatro especies en promedio por monolito. Los coleópteros y las termitas tienen en promedio una especie. Los demás grupos tienen una media inferior a una morfoespecie por monolito. Estos valores obtenidos para suelos de la Amazonia colombiana son un poco más bajos que los reportados para suelos de bosques amazónicos brasileños (Barros *et al.* 2004, 2008) por las coberturas no naturales que fueron muestreadas y que hacen disminuir su valor con respecto a las coberturas naturales, pero la tendencia de riqueza en los grupos taxonómicos es similar.

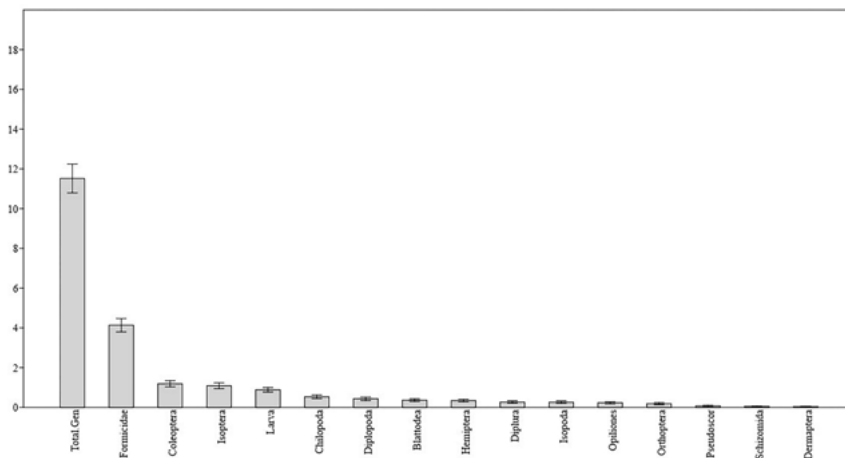


Figura 4.6. Riqueza media de morfoespecies por monolito en los principales grupos de macrofauna del suelo.

Los suelos amazónicos pueden llegar a albergar en total una densidad media de 495 individuos de macrofauna edáfica por metro cuadrado. Los ecosistemas naturales presentan la mayor densidad con una media de 626 individuos en bosques de vegetación secundaria y 557 individuos en bosques maduros; por otra parte, en las coberturas de suelos perturbados y degradados la densidad puede llegar a disminuir desde un 51 % hasta un 12 %, donde las pasturas comprenden una media de 490 y los rastrojos 322 individuos.

En la tabla 4.1 se exponen los valores de densidad calculadas por el número de individuos por metro cuadrado que se encontraron en cada uno de los grupos. La cobertura de menor densidad de individuos fue el rastrojo. La densidad más alta corresponde al bosque secundario, que por su proceso de sucesión con recambio de especies y buena disponibilidad de alimento es propicio para que diversos organismos puedan existir. Esto puede traducir en grupos muy densos que aportan un número significativo de biomasa al suelo. Sin embargo, hay grupos que son muy pocos densos e igual pueden estar aportando una cantidad significativa de biomasa como algunos grupos de Arachnida y Miriapoda (Barros *et al.* 2002, 2004).

Los resultados también muestran que la densidad de hormigas se mantiene constante, no siendo afectadas por cambios en las coberturas. Otros grupos son mucho más sensibles al cambio de cobertura, como es el caso de los coleópteros que se reducen en más de un 38 % en suelos perturbados; así como en las larvas de insectos y milpiés.

Las termitas son poco abundantes en los rastrojos, a pesar de ser insectos que se adaptan a coberturas muy intervenidas. Allí predominan géneros de termitas sin soldados como *Anoplotermes*, *Humitermes* y *Rubeotermes*, y establecen colonias muy densas, al igual que especies de termitas forrajeras que forman termiteros grandes como *Embiratermes* y *Mapinguaritermes*. En bosques secundarios, las termitas son altamente densas, dada la oferta de materia orgánica que se presenta, la cual permite la proliferación de estos organismos y el recambio de especies entre las zonas más intervenidas y las más conservadas (Eggleton *et al.* 1996; Araújo *et al.* 2015).

Tabla 4.1. Densidad (Ind x m²) de grupos taxonómicos de macrofauna edáfica en suelos amazónicos.

Grupo	Pastura	Rastrojo	Bosque secundario	Bosque primario
Formicidae	200.73	210.61	187.45	195.93
Isoptera	216.36	26.43	323.81	222.90
Coleoptera	7.64	18.61	30.30	27.41
Araneae	12.73	14.96	16.45	21.75
Larvas	7.64	14.43	19.91	16.80
Chilopoda	10.18	3.48	9.96	13.97
Hemiptera	8.00	5.91	9.96	9.55
Diplopoda	7.64	5.57	7.79	9.81
Blattodea	7.27	3.48	5.63	8.22
Isopoda	2.55	4.70	4.76	7.07
Diplura	2.18	4.35	1.30	6.19
Opiliones	2.18	3.48	2.16	5.48
Orthoptera	0.36	2.43	2.16	4.95
Pseudoscorpionida	0.73	0.87	0.87	1.77
Hymenoptera	0.36	1.04	0.43	1.41
Schizomida	0.73	0.17	0.87	1.41
Dermaptera	1.82	0.52	0.43	0.88
Phasmatodea	0.00	0.00	0.43	0.44
Thysanoptera	0.36	0.35	0.43	0.09
Symphyla	0.36	0.00	1.30	0.00
Scorpiones	0.00	0.00	0.43	0.35
Archaeognatha	0.00	0.00	0.36	0.27
Onychophora	0.00	0.00	0.36	0.27
Ricinulei	0.00	0.17	0.00	0.27

Distribución vertical de la macrofauna edáfica

La distribución vertical explica cómo es la dinámica de la macrofauna a lo largo del perfil del suelo hasta una profundidad máxima muestreada de 30 cm.

El primer estrato (hojarasca) presentó una mayor abundancia de macrofauna en las coberturas más intervenidas, debido a que en este estrato la macrofauna es más activa en las transformaciones de la materia orgánica al tener suelos degradados (Barros *et al.* 2002; Antony *et al.* 2011). Sin embargo, existe

una diferencia con las coberturas de bosque donde el estrato con mayor abundancia es de 0 – 10 cm (Figura 4.7). En las pasturas existe una mayor ocurrencia de macrofauna en la hojarasca que en el horizonte de 0 – 10 cm. Esta puede ser una consecuencia de la compactación del suelo, la cual permite una alta actividad biológica únicamente en la superficie del suelo y no en otros estratos.

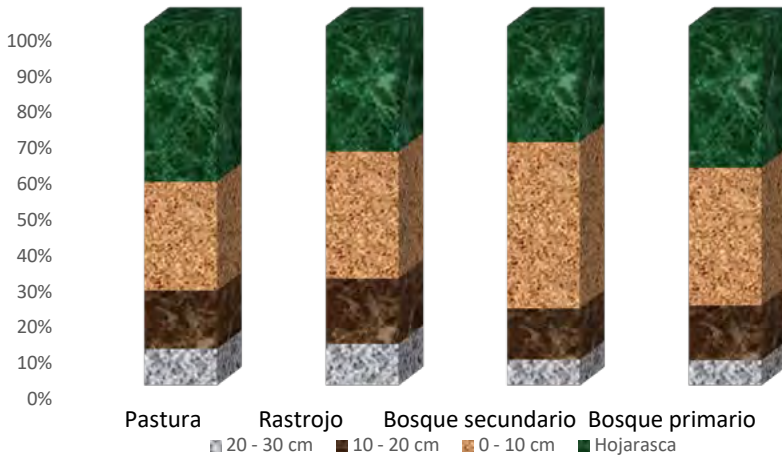


Figura 4.7. Distribución vertical de la macrofauna en los suelos amazónicos colombianos.

La profundidad con menor número de individuos de macrofauna edáfica fue la de 20 – 30 cm donde la materia orgánica es limitada; la actividad biológica es menor y generalmente predominan insectos no sociales (Gillison *et al.* 2003; Decaëns *et al.* 2004; Zerbino 2005).

En la figura 4.8 se aprecia el comportamiento de los siete grupos taxonómicos con una abundancia mayor a 150 ocurrencias. Se observa la dominancia de las hormigas en todos los estratos y en todas las coberturas. El comportamiento de las termitas y coleópteros varía según la cobertura y la profundidad. La variación radica principalmente en los dos primeros estratos en donde, respecto a la hojarasca, predominan los coleópteros sobre las termitas, mientras que en la profundidad de 0 – 10 cm se encuentra una predominancia de las termitas. Este comportamiento se puede explicar por la función de cada grupo de insectos, puesto que la mayoría de escarabajos recolectados se especializan como saprófagos, carnívoros, coprófagos y carroñeros, para lo cual el hábitat más adecuado es la hojarasca. En cambio, entre las termitas, el grupo más dominante fue el

de los humíferos, especializados en comer materia orgánica en alto grado de descomposición y suelo, por lo que sus nidos se sitúan bajo la hojarasca. Las arañas, los quilópodos y los diplópodos son mayormente dominantes en los estratos más altos.

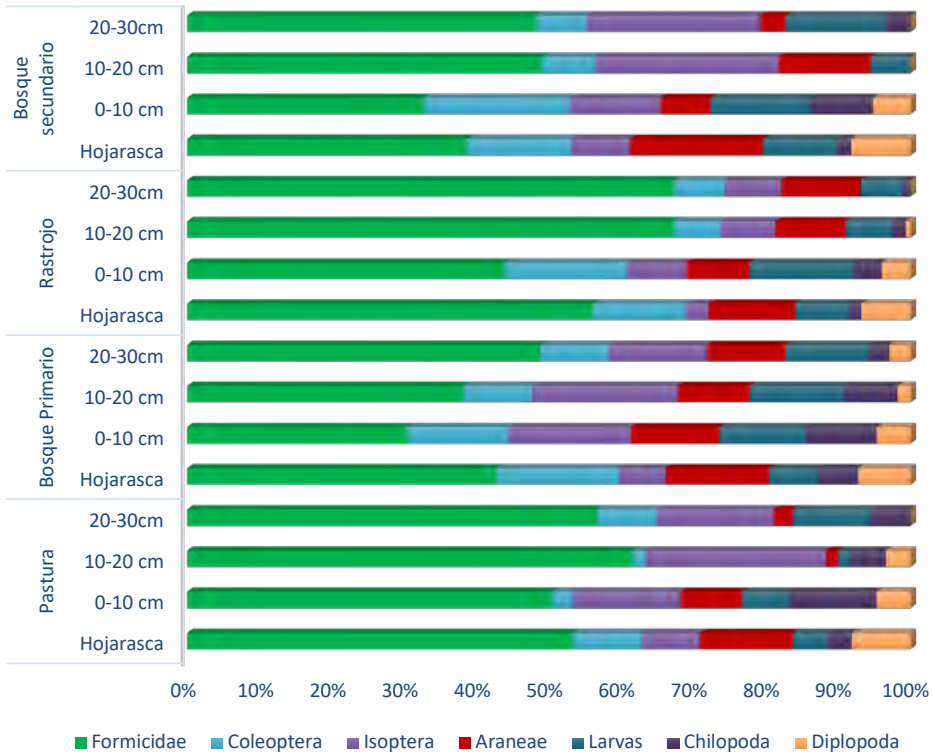


Figura 4.8. Composición de la distribución vertical de los principales grupos taxonómicos en las cuatro coberturas vegetales.

Riqueza de familias de macrofauna edáfica

Los estudios de macrofauna en suelos colombianos no han determinado cuál puede llegar a ser la riqueza de familias existentes (Decaëns *et al.* 2001, 2004; Cerón *et al.* 2008; Suárez *et al.* 2015). La macrofauna de los suelos amazónicos colombianos, excluyendo los Oligoquetos, está compuesta por artrópodos representados en siete clases diferentes con 26 órdenes y 138 familias.

La importancia en términos de diversidad de algunos grupos taxonómicos se puede observar en la cantidad de morfoespecies o familias encontradas. Como se observa en la tabla 4.2 los grupos de arañas y coleópteros son los grupos con mayor riqueza de familias (32 y 24 respectivamente), según colecciones entre el periodo 2015 -2017

Tabla 4.2. Listado preliminar de familias de macrofauna edáfica en suelos amazónicos con su respectivo número de morfoespecies (msp) asociadas. *Departamento:* Am: Amazonas, Ca: Caquetá, Pu: Putumayo; *Coberturas* BP: Bosque primario, BS: Bosque secundario, R: Rastrojo, P: Potrero.

Clase/Orden/Familia	No. msp	Departamento	Cobertura
ARACHNIDA (6 órdenes, 51 familias)			
Araneae (32 Familias)			
Anapidae	5	Am	BP, BS, R
Anyphaenidae	7	Am, Ca	BP, BS, P
Araneidae	19	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Barychelidae	12	Am, Ca, Pu	BP, BS, R
Caponiidae	3	Am	BP, BS
Clubionidae	13	Am, Ca, Pu	BP, BS, R
Corinnidae	2	Am, Ca	BP
Ctenidae	6	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Ctenizidae	1	Am	BP
Deinopidae	1	Ca	BP
Dipluridae	1	Am	BP, R
Gnaphosidae	5	Am, Ca	BP, BS, R, P
Linyphiidae	5	Am, Ca	BP, BS, R, P
Lycosidae	1	Am, Ca	R, P
Nemesiidae	4	Am, Ca	BP, BS, R, P
Nephilidae	1	Ca	BP
Oonopidae	6	Am, Ca	BP, BS, R, P
Paratropidae	1	Am	BP
Philodromidae	1	Am, Pu	BP, BS
Pholcidae	2	Am, Ca	BP, BS
Pisauridae	1	Am	BP
Prodidomidae	1	Am	BS
Salticidae	16	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Scytodidae	2	Am	BP, R
Sparassidae	1	Am	BP

Clase/Orden/Familia	No. msp	Departamento	Cobertura
Symphytognathidae	1	Am, Ca	BS, R
Theraphosidae	4	Am, Ca, Pu	BP, BS
Theridiidae	5	Am, Pu	BP, BS
Theridiosomatidae	4	Am	BP, BS, R
Thomisidae	1	Ca	BP
Uloboridae	1	Am	BP
Zoropsidae	2	Am	BS, R
Opiliones (12 Familias)			
Agoristenidae	1	Am	BP
Biantidae	1	Am	BP
Cosmetidae	4	Am, Ca	BS, R
Cranidae	2	Am	BP
Gonyleptidae	4	Am, Ca, Pu	BP, R, P
Manaosbiidae	1	Am	R
Neogoveidae	1	Am	BP
Samoidae	4	Am, Ca	BP, R
Sclerosomatidae	1	Ca	BP
Stygnidae	1	Am	BP
Stygnommatidae	6	Am, Ca	BP, BS, R, P
Zalmoxidae	6	Am, Ca	BP, BS, P
Pseudoscorpiones (3 Familias)			
Chernetidae	2	Am, Ca, Pu	BP, BS
Chthoniidae	4	Am, Ca	BP, BS, R
Withiidae	3	Am	BP
Ricinulei (1 Familia)			
Ricinoididae	2	Ca	BP, R
Schizomida (1 Familia)			
Hubbardiidae	5	Am, Ca	BP, BS, R, P
Scorpiones (2 Familias)			
Buthidae	3	Am	BP
Chactidae	1	Am	BP
CHILOPODA (2 órdenes, 5 familias)			
Geophilomorpha (3 Familias)			
Ballophilidae	3	Am, ca	BP, P
Geophilidae	2	Am	BP, R
Macronicophilidae	2	Am	BP, BS, R
Scolopendromorpha (2 Familias)			
Scolopendridae	5	Am, Ca	BP, BS, P

Clase/Orden/Familia	No. msp	Departamento	Cobertura
Scolopocryptopidae	17	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
DIPLOPODA (6 órdenes, 12 familias)			
Glomeridesmida (1 Familia)			
Glomeridesmidae	9	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Polydesmida (7 Familias)			
Aphelidesmidae	1	Am	BP
Chelodesmidae	7	Am, Ca	BP, BS, R
Cryptodesmidae	3	Am, Ca, Pu	BP, BS, R
Fuhrmannodesmidae	5	Am, Ca	BP, BS, R, P
Paradoxosomatidae	1	Am	BP
Platyrhacidae	1	Pu	BS
Pyrgodesmidae	1	Ca	R
Siphonophorida (1 Familia)			
Siphonophoridae	1	Am, pu	BP, BS
Spirobolida (2 Familias)			
Rhinocridae	2	Am, Ca	BP
Spirobololidae	1	Ca	BS
Stemmiulida (1 Familia)			
Stemmiulidae	7	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
DIPLURA (1 orden, 2 familias)			
Diplura (2 Familias)			
Campodeidae	2	Am, Ca	BP, BS, R
Japygidae	2	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
INSECTA (10 órdenes, 65 familias)			
Archaeognatha (1 Familia)			
Meinertellidae	2	Ca	BP, BS
Blattodea (4 Familias)			
Blaberidae	1	Ca	BP
Blattidae	22	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Rhinotermitidae	4	Am, Ca	BP, BS, R, P
Termitidae	71	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Coleoptera (24 Familias)			
Anobiidae	1	Pu	BS
Anthribidae	2	Ca	R
Bostrichidae	2	Am	BP
Buprestidae	1	Am	BP
Byrrhidae	1	Am, Ca	BP, BS
Cantharidae	1	Am	BP

Clase/Orden/Familia	No. msp	Departamento	Cobertura
Carabidae	12	Am, Ca	BP, BS, R
Cerambycidae	1	Am	BS
Chrysomelidae	15	Am, Ca, Pu	BP, BS, R
Curculionidae	11	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Dermeestidae	3	Am, Ca	BP, BS, R
Elateridae	4	Am, Ca	BP, BS
Elmidae	1	Am	BS
Erotylidae	1	Am	BP
Hydrophilidae	4	Am, Ca	BP, BS
Hydroscaphidae	1	Am, Pu	BP, BS, R
Laemophloeidae	2	Am	BP
Leiodidae	1	Am	BP
Melolonthidae	1	Ca	R
Microsporidae	1	Ca	R
Passalidae	3	Ca, Pu	BP, BS
Scarabaeidae	15	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Staphylinidae	30	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Tenebrionidae	7	Am, Ca	BP, BS, R
Dermaptera (3 Familias)			
Anisolabididae	3	Ca	BP, P
Hemimeridae	1	Am	BP
Labiduridae	4	Ca	BP, BS, R
Hemiptera (17 Familias)			
Aradidae	1	Am	BP
Belostomatidae	1	Ca	P
Berytidae	4	Am	BP
Cercopidae	2	Am, Ca	BP, R
Cicadellidae	2	Ca	R, P
Cicadidae	4	Am, Ca, Pu	BP, R
Cydnidae	3	Am, Ca	BP, BS, R, P
Enicocephalidae	1	Am	R
Gelastocoridae	3	Am, Ca	BP, BS
Largidae	1	Am	BS, R
Lygaeidae	1	Ca	BP
Membracidae	1	Am	BS
Nabidae	1	Am	BS
Nepidae	1	Am	BS
Pentatomidae	3	Ca	R

Clase/Orden/Familia	No. msp	Departamento	Cobertura
Reduviidae	6	Am, Ca	BP, R, P
Rhopalidae	2	Ca	BS, R, P
Hymenoptera (4 Familias)			
Dryinidae	1	Ca	BP
Formicidae	218	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Mutillidae	2	Ca	BP, BS
Thynnidae	2	Am	BP, BS
Mantodea (2 Familias)			
Mantidae	1	Am	BP
Thespidae	1	Ca	BP
Orden Orthoptera (6 Familias)			
Acrididae	2	Ca	R
Eumastacidae	1	Am	BP
Gryllacrididae	7	Am, Ca	BP, BS
Gryllidae	12	Am, Ca, Pu	BP, BS, R, P
Gryllotalpidae	5	Am, Ca	BP, BS, R
Tettigoniidae	1	Am	BO
Orden Phasmatodea (3 Familias)			
Diapheromeridae	2	Ca	BP
Heteronemiidae	3	Am, Ca	BP, BS
Pseudophasmatidae	1	Ca	BP
Orden Thysanoptera (1 Familia)			
Phlaeothripidae	2	Am, ca	BS, R
ONYCHOPHORA (1 orden, 1 familia)			
Onychophora (1 Familia)			
Peripatidae	2	Ca	BP, BS
MALACOSTRACA (1 orden, 3 familias)			
Isopoda (3 Familias)			
Armadillidae	4	Am, Ca	BS, R
Porcellionidae	3	Am, Ca	BP, BS, R
Styloniscidae	3	Am, Ca	BP, R
SYMPHYLA (1 orden, 1 familia)			
Symphyla (1 Familia)			
Scutigereidae	1	Ca	BS, P

Hormigas en suelos amazónicos

Colombia alberga actualmente un 9 % de las especies de hormigas del mundo, con 11 subfamilias registradas y 1200 especies reportadas (Antwiki 2016; Fernández *et al.* 2019). Del total de las 11 subfamilias reconocidas en Colombia, todas estuvieron presentes en la porción de la región amazónica colombiana muestreada, lo cual es una alta representación para una sola región, comparada con el resto del territorio nacional. La única subfamilia ausente fue Agroecomyrmecinae. Esta subfamilia, de carácter relictual con una sola especie viviente conocida (*Tatuidris tatusia*) es raramente coleccionada en la región neotropical (Donoso 2012).

Dentro de la macrofauna edáfica, las hormigas son siempre uno de los grupos más importantes, debido a su abundancia y diversidad en ecosistemas naturales y agrosistemas (Decaëns *et al.* 1994; Barros *et al.* 2004; Cabrera 2012). Aunque viven desde el subsuelo hasta las copas de los árboles, son habitantes del suelo por excelencia (Rojas-Fernández 2001).

Se distinguieron 218 especies en 60 géneros representando un 20 % de la riqueza de hormigas del país. Esta cifra es importante teniendo en cuenta el método de colecta usado (TSBF), no incluyendo los métodos “estándar” de colecta para estos insectos (Manual, Winkler, *pitfall*, Malaise y cebos) (Fernández 2003; Castro *et al.* 2018). Además, tampoco se incluyeron hormigas de otros sustratos o hábitats como arbóreas, epífitas o nómadas.

El número de géneros (60) es más de la mitad de los 105 conocidos para Colombia (Fernández *et al.* 2019). La subfamilia más abundante y diversa es Myrmicinae, representando el 43 % de las muestras y el 45 % de las especies. Esta subfamilia es dominante tanto en ecosistemas naturales como perturbados de la Amazonia (Wilkie *et al.* 2007; Mertl *et al.* 2009). Muchas especies de la subfamilia son comunes en coberturas perturbadas, sobretudo en pasturas (Figura 4.9). Los géneros *Pheidole* y *Wasmannia* son muy comunes en este tipo de coberturas, al igual que especies de la subtribu Attina.

El rastrojo, a diferencia de las otras coberturas, presenta dos géneros dominantes que no ocurren en las demás coberturas: *Crematogaster* (Myrmicinae) y *Acropyga* (Formicinae). Es interesante que, en principio, las *Crematogaster* consideradas más bien arbóreas, están presentes en el suelo. Parte de la explicación es que algunas especies de este género son generalistas y con flexibilidad en la nidificación (Longino 2003). *Acropyga* si es un género típico del suelo, algunas asociadas a raíces y en simbiosis con hemípteros (LaPolla 2004).

La hojarasca es el estrato donde las hormigas se encuentran en mayor abundancia. En tres de las cuatro coberturas se encontró una dominancia hasta del 42,3 %. El rastrojo fue la cobertura donde las hormigas fueron más abundantes en la profundidad de 0 – 10 cm, aunque la hojarasca sea el estrato más representativo (Barros *et al.* 2002; Antony *et al.* 2011), al igual que para otros artrópodos (Cerón *et al.* 2008; Rosa y Negrete-Yankelevich 2012).

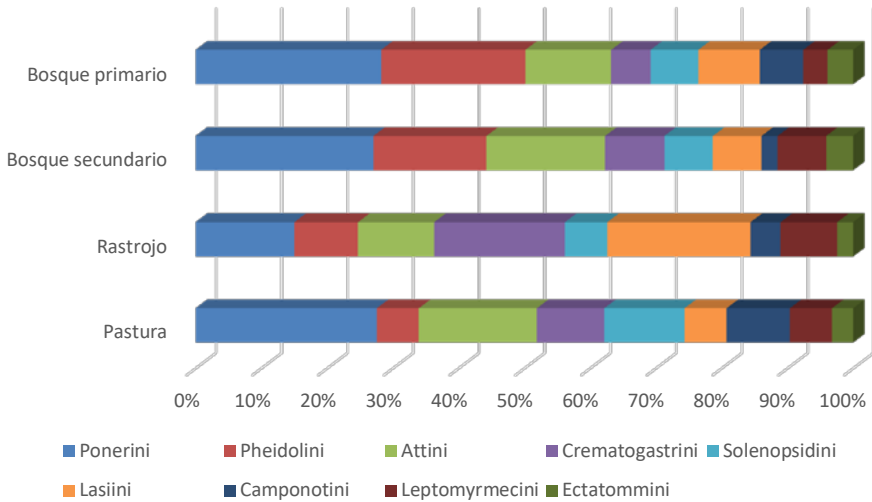


Figura 4.9. Composición de las principales tribus de hormigas.

La subfamilia Myrmicinae es la más abundante y además la más dominante en todas las profundidades y coberturas (Figura 4.10). Algunos géneros se especializan en los estratos más altos como es el caso de *Megalomyrmex*, *Cephalotes* y *Pheidole*, y otros en los horizontes más bajos como *Tranopelta*, *Trachymyrmex* s.l. y *Solenopsis*. Géneros como *Acropyga* y *Nylanderia* de la subfamilia Formicinae igualmente se encuentran principalmente en los estratos más bajos; por esta razón, esta subfamilia tiene una representatividad importante en la profundidad de 20 – 30 cm donde muy pocas especies son encontradas. Este mismo caso sucede con el género *Typhlomyrmex* de la subfamilia Ectatomminae.

La mayoría de Ponerinae comprende hormigas depredadoras y están equipadas con un aguijón funcional. Muchas son depredadoras, pero en algunas, la fuente de alimentación puede ser flexible. En las dos primeras profundidades hay una abundancia importante de géneros como *Hypoponera*, *Odontomachus* y *Rasopone*. Unos géneros que no son muy abundantes, pero se encuentran en las profundidades más bajas de 10-20 cm y 20 – 30 cm son *Centromyrmex* y *Cryptopone*.

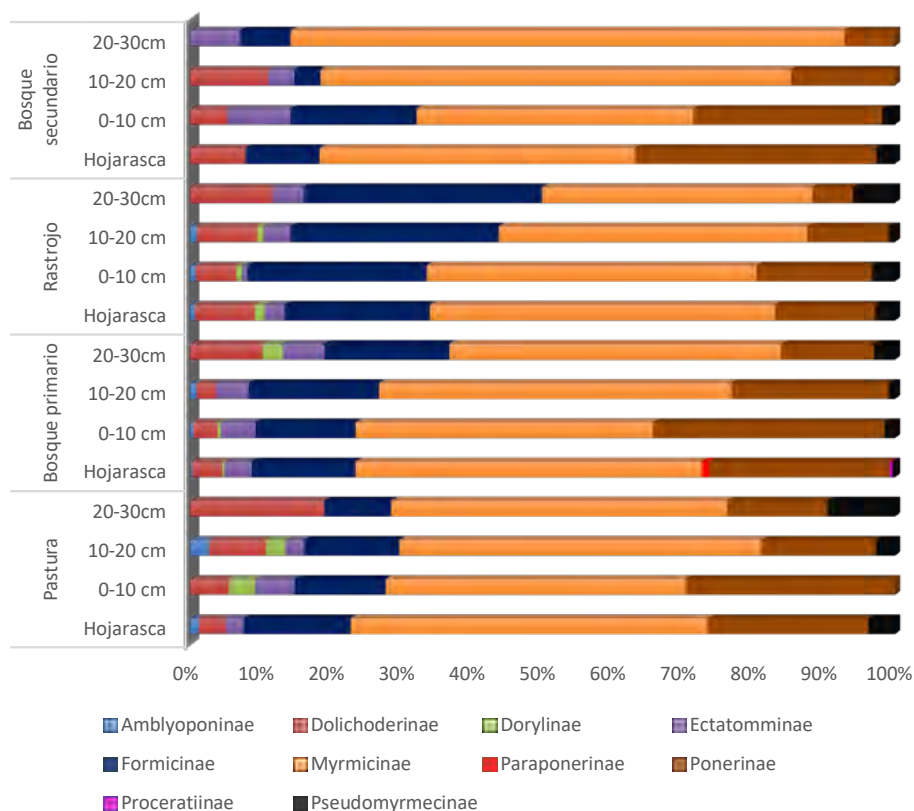


Figura 4.10. Distribución vertical en el suelo de las subfamilias de hormigas.

La metodología TSBF permite incrementar la ocurrencia de especies clasificadas como hipogeas (Vasconcelos 2009), que viven en los estratos del suelo inferiores a la hojarasca, pero desfavorece la colecta de otro tipo de especies que pueden vivir en el suelo pero que por sus hábitos de forrajeo o por la vibración del suelo cuando se va excavando el monolito no son recuperadas. En este caso, métodos de recolecta como Winkler o *pitfall* son muy efectivos, y al poder integrar los resultados con el TSBF se podría tener una visión más completa de la estructura de la myrmecofauna del suelo.

El monolito permite dar un panorama de cómo se compone un volumen determinado de suelo en una cobertura o tipo de suelo en específico. No pueden colectarse todas las especies que viven en el suelo, pero las que componen principalmente los diferentes estratos son colectadas, y con el número de repeticiones la probabilidad de colecta de especies raras es mayor; géneros como

Acropyga, *Centromyrmex*, *Tranopelta* y *Typhlomyrmex* de gran importancia para el suelo tienen una posibilidad de captura más favorable con los monolitos.

La riqueza de hormigas en la cuenca del Amazonas es notable (Tabla 4.3). Estudios han arrojado más de 300 especies para un sitio específico en Ecuador, con recolectas desde el subsuelo hasta las copas de los árboles (Wilkie *et al.* 2010). El muestreo aquí presentado corresponde a un solo método: el de los monolitos; y básicamente un sustrato: el suelo. Aun así, el número de especies identificadas es significativo, y claramente por una mayor cobertura geográfica explorada que incluyó áreas de piedemonte Andino-Amazónico, zonas de chagras indígenas, bosques de arenas blancas, bosques húmedos tropicales y zonas intervenidas. Las hormigas encontradas representan una alta diversidad y de recambio de especies. Los factores que permiten esta mayor diversidad incluye la diversidad de coberturas antrópicas, el efecto altitudinal y el buen estado de conservación de los bosques naturales (Wilkie *et al.* 2007, Torchote *et al.* 2010, Sanabria *et al.* 2014, Marsh *et al.* 2018).

Tabla 4.3. Géneros de hormigas de suelos amazónicos con su respectivo número de morfotipos (msp). Coberturas: BP – Bosque primario, BS – Bosque secundario, R – Rastrojo, P – Pastura.

Subfamilia	Género	No. msp	No. Ocurrencias	Cobertura
Amblyoponinae	<i>Prionopelta</i>	1	2	R
	<i>Fulakora</i>	1	6	P
Dolichoderinae	<i>Azteca</i>	5	22	BP, BS, R, P
	<i>Dolichoderus</i>	6	15	BP, R, P
	<i>Linephitema</i>	3	53	BP, BS, P
	<i>Cheliomyrmex</i>	1	1	BS
	<i>Eciton</i>	1	1	BP
Dorylinae	<i>Labidus</i>	1	3	BS, P
	<i>Leptanilloides</i>	1	1	BP
	<i>Neivamyrmex</i>	1	5	BP, BS
Ectatomminae	<i>Ectatomma</i>	5	12	BP, R, P
	<i>Gnamptogenys</i>	8	18	BP, R, P
	<i>Typhlomyrmex</i>	5	15	BP, BS, P

Subfamilia	Género	No. msp	No. Ocurrencias	Cobertura
Formicinae	<i>Acropyga</i>	6	96	BP, R, P
	<i>Brachymyrmex</i>	5	21	BP, BS, P
	<i>Camponotus</i>	14	68	BP, BS, R, P
	<i>Gigantiops</i>	1	1	BP
	<i>Myrmelachista</i>	1	2	BP
	<i>Nylanderia</i>	4	59	BP, BS, R, P
Myrmicinae	<i>Acromyrmex</i>	1	1	BP
	<i>Apterostigma</i>	6	6	BP, BS, R, P
	<i>Atta</i>	1	5	BP, P
	<i>Blepharidatta</i>	1	1	BP
	<i>Cardiocondyla</i>	1	2	BS
	<i>Carebara</i>	2	1	P
	<i>Cephalotes</i>	4	9	BP, BS, P
	<i>Creumatogaster</i>	16	132	BP, BS, R, P
	<i>Cyphomyrmex</i>	5	15	BP, BS, R, P
	<i>Hylomyrma</i>	2	3	BP, BS
	<i>Kempfidris</i>	1	1	R
	<i>Megalomyrmex</i>	5	18	BP, P
	<i>Myoceporus</i>	1	3	BP, BS
	<i>Myrmicocrypta</i>	3	5	BP
	<i>Nesomyrmex</i>	1	1	BS
	<i>Ochetomyrmex</i>	1	1	BP
	<i>Octostruma</i>	2	3	BP
	<i>Pheidole</i>	27	206	BP, BS, R, P
	<i>Procryptocerus</i>	1	1	BP
	<i>Rogeria</i>	1	9	BP, P
	<i>Sericomyrmex</i>	1	11	BP, R
	<i>Solenopsis</i>	7	62	BP, BS, R, P
	<i>Strumigenys</i>	3	5	BP, R
	<i>Trachymyrmex s.l.</i>	4	37	BP, BS, R, P
	<i>Tranopelta</i>	1	73	BP, BS, P
	<i>Wasmannia</i>	1	29	BP, BS, R, P
Paraponerinae	<i>Paraponera</i>	1	4	BP

Subfamilia	Género	No. msp	No. Ocurrencias	Cobertura
Ponerinae	<i>Anochetus</i>	3	8	BP, P
	<i>Centromyrmex</i>	2	19	BP, BS, P
	<i>Cryptopone</i>	2	16	BP, BS
	<i>Dinoponera</i>	1	1	BP
	<i>Hypoponera</i>	7	138	BP, BS, R, P
	<i>Leptogenys</i>	1	1	BP
	<i>Mayaponera</i>	1	14	BP, BS, R, P
	<i>Neoponera</i>	5	7	BP
	<i>Odontomachus</i>	10	9	BP, BS, P
	<i>Pachycondyla</i>	4	21	BP, BS, R
	<i>Pseudoponera</i>	1	3	BP
	<i>Rasopone</i>	4	34	BP, R
Proceratiinae	<i>Proceratium</i>	1	1	BP
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex</i>	6	26	BP, BS, R, P

Termitas en suelos amazónicos

El estudio de las termitas en el país no está tan avanzado como el de las hormigas. Es poco lo que se conoce de su ecología y mucho menos de su taxonomía. La mayor parte de los estudios se han enfocado en la importancia económica de estos insectos como plaga y su incidencia en cultivos y plantaciones comerciales (Gutiérrez *et al.* 2004; Abadía y Arcila 2009; León *et al.* 2009; Pinzón *et al.* 2012); pero lo cierto es que las termitas tienen una gran importancia en los ecosistemas naturales colombianos (Casalla y Korb 2019).

Las termitas están clasificadas en cuatro grupos, debido a sus hábitos alimenticios: **humívoros**, que son consumidores de suelo que se alimentan de suelo mineral y humus; **intermedios**, que se alimentan de la interface suelo-madera; **xilófagos**, que se alimentan de madera; y **consumidores de hojarasca**, que se alimentan de hojarasca y pequeños trozos de madera (Souza y Brown 1994; Eggleton *et al.* 1997; Barbosa 2012).

Los suelos amazónicos albergan una gran cantidad de especies de termitas. La falta de estudios relacionados con estos organismos en el país ha hecho pasar desapercibida su gran biodiversidad. Los nuevos registros y nuevas especies que se han podido datar en los últimos años, abre las puertas a todo un nicho de trabajo para el estudio de las termitas, no sólo en la región amazónica sino

en el país (Castro y Peña-Venegas 2018; Castro *et al.* 2018, 2020; Pinzón y Castro 2018).

La composición de las comunidades de termitas en el suelo varía de las encontradas en los estratos epigeos y arbóreos donde otras especies de termitas nidifican (Dibog *et al.* 1999; Almeida *et al.* 2017). En el suelo se encuentran mayormente especies de la subfamilia Apicotermatinae que se caracterizan en el neotrópico por la ausencia de la casta del soldado y su identificación ha sido un problema taxonómico (Bourguignon 2016). En los últimos años el estudio de estas termitas ha podido esclarecer un poco más su taxonomía, en donde la descripción de nuevos géneros y las redescrpciones de especies han permitido hacer una mejor identificación de estas especies (Bourguignon *et al.* 2010, 2016; Scheffrahn 2013; Acioli y Constantino 2015; Scheffrahn *et al.* 2017; Castro *et al.* 2018, 2020).

Las termitas humívoras son muy ricas en especies en bosques primarios. La mayor parte de sus especies están presentes en esta cobertura. En ecosistemas perturbados estas especies disminuyen considerablemente su riqueza. En las pasturas con un grado de perturbación alto, se encuentra una gran riqueza de termitas de algunas especies en particular que encuentran en este ambiente un lugar propicio para vivir, como es el caso de la especie *Humutermes krishnai*. El 43% de los géneros colectados en suelo fueron humívoros. Este registro es relevante dada la importancia de los géneros para los ecosistemas tropicales (Palin *et al.* 2011); dado que en gran número de inventarios estos grupos no son colectados con frecuencia (Constantino 1991; Ackerman *et al.* 2009).

Las xilófagas son las termitas que generalmente son más abundantes y ricas en especies, representan el 22 % de la riqueza de géneros y el 20 % en especies en los suelos amazónicos. Los consumidores de hojarasca son los que presentan una menor riqueza de géneros (14 %) y especies (20 %). El grupo más rico en especies son los intermedios con el 33,3 % de las especies encontradas. En este grupo se encontraron géneros muy ricos en especies como *Silvestritermes* y *Neocapritermes*, con las siguientes especies: *S. minutus*, *S. heyeri*, *S. gnomus* *N. brasiliensis*, *N. guyana*, *N. opacus*, *N. pumilis*, *N. talpa*, *N. talpoides*, *N. taracua* y *N. utiariti*.

El género *Syntermes* perteneciente al grupo de los consumidores de hojarasca también presentó un número importante de especies reportadas en todas las coberturas y en todos los departamentos. Las especies identificadas fueron: *S. chaquimayensis*, *S. crassilabrum*, *S. nanus*, *S. spinosus*, *S. territus* y *S. molestus*, además de otras dos morfoespecies donde sólo se colectó el obrero.

Para los suelos amazónicos colombianos se conocen 76 morfoespecies de termitas (Tabla 4.4) en 37 géneros, 7 subfamilias y 2 familias, con un total de 540 ocurrencias. La subfamilia más abundante fue Apicotermiinae que corresponde al grupo de las termitas subterráneas sin soldado con el 39 % del total de las muestras colectadas. Según los listados de especies existentes para Colombia, sólo se habían reportado cinco géneros de la subfamilia Apicotermiinae: *Anoplotermes*, *Grigiotermes*, *Patawatermes*, *Ruptitermes* y *Tonsuritermes* (Vargas-Niño et al. 2005; Pinzón et al. 2012; Pinzón et al. 2017; Constantini et al. 2018). Pero, como se observa en la Tabla 4.4, para la Amazonia colombiana se registran 12 géneros, para un total de 19 morfoespecies. Además, se encontraron especies con géneros aun no descritos, siendo el mayor registro de riqueza para especies de termitas sin soldado en Colombia. Este hallazgo se logra después de trabajar la disección de la válvula entérica, carácter diagnóstico en los obreros de estas termitas (Figura 4.11).

Tabla 4.4. Géneros de termitas de suelos amazónicos y morfoespecies (MF). Coberturas: BP – Bosque primario, BS – Bosque secundario, R – Rastrojo, P – Pastura. Grupo alimenticio: X – xilófago, HU – Humívoro, H – Consumidor de hojarasca, IN, intermedio.

Familia	Subfamilia	Género	No. MF	No. Ocurrencias	Cobertura	Grupo Alimenticio
Rhinotermitidae	Coptotermitinae	<i>Coptotermes</i>	1	2	BP, R	X
	Heterotermitinae	<i>Heterotermes</i>	2	62	BP, BS, R, P	X
	Rhinotermitinae	<i>Rhinotermes</i>	1	1	BS	X
Termitidae	Apicotermiinae	<i>Anoplotermes</i>	5	136	BP, BS, R, P	HU
		<i>Compositermes</i>	1	3	BP, R	HU
		<i>Disjunctitermes</i>	2	22	BP, BS	HU
		<i>Echinotermes</i>	1	1	BP	HU
		<i>Humutermes</i>	2	15	R, P	HU
		<i>Hydrecotermes</i>	1	8	BP, P	HU
		<i>Longustitermes</i>	1	7	BP	HU
		<i>Patawatermes</i>	2	11	BP	HU
		<i>Rubeotermes</i>	1	14	BP, P	HU
		<i>Ruptitermes</i>	1	2	BP	HU
		<i>Rustitermes</i>	1	10	BS, R, P	HU
		<i>Tonsuritermes</i>	1	3	BP, BS	HU

Familia	Subfamilia	Género	No. MF	No. Ocurrencias	Cobertura	Grupo Alimenticio
Termitidae (continuación)	Nasutitermitinae	<i>Araujotermes</i>	1	1	BS	IN
		<i>Atlantitermes</i>	1	3	BP, BS	IN
		<i>Caetetermes</i>	1	1	BP	H
		<i>Ereymatermes</i>	1	1	BP	HU
		<i>Nasutitermes</i>	6	37	BP, BS, R, P	X
		<i>Obtusitermes</i>	1	2	BP	X
		<i>Subulitermes</i>	1	1	P	HU
		<i>Triangularitermes</i>	1	4	BP, BS	X
		<i>Velocitermes</i>	3	3	BP, P	H
		<i>Cornitermes</i>	2	5	BP	H
	Syntermitinae	<i>Cyrliliotermes</i>	1	9	BP	HU
		<i>Embiratermes</i>	4	23	BP, BS	IN
		<i>Labiatermes</i>	1	1	P	HU
		<i>Mapinguaritermes</i>	2	10	BP, BS, P	IN
		<i>Rhynchotermes</i>	1	5	BP, BS	H
		<i>Silvestritermes</i>	3	14	BP, BS	IN
		<i>Syntermes</i>	8	31	BP, BS, R, P	H
		<i>Crepititermes</i>	1	1	P	HU
		<i>Cylindrotermes</i>	2	17	BP, BS, R	X
		<i>Neocapritermes</i>	8	69	BP, BS, R, P	IN
Termitinae	<i>Orthognathotermes</i>	1	2	BS	HU	
	<i>Planicapritermes</i>	1	3	BP	X	
	<i>Termes</i>	2	3	BP, P	IN	

Syntermitinae y Termitinae tuvieron una abundancia muy similar con el 19,3 % y el 18,7 % respectivamente. El género más abundante fue *Anoplotermes* con el 18 %, y estuvo representado por cuatro especies, cuatro especies descritas *A. janus*, *A. banski*, *A. meridianus* y *A. parvus*, y una especie aún no descrita para la ciencia. Igualmente es significativa la ocurrencia de la especie xilófaga *Heterotermes tenuis* que es encontrada a lo largo de toda la Amazonia y en todas las coberturas vegetales.



Figura 4.11. Válvulas entéricas de cuatro géneros diferentes de termitas sin soldado reportadas en suelos amazónicos. A *Anoplotermes janus*, B. *Disjunctitermes insularis*, C. *Patawatermes nigripunctatus*, D. *Humutermes krishnai*.

Fotos: Castro 2019

Conclusiones

La fauna del suelo es sensible a factores relacionados con su estado de conservación, con el uso del suelo y con la geografía. Esta última, es muy importante porque se ha podido evidenciar cómo el papel de las cuencas influye en la composición de las comunidades de la macrofauna del suelo.

La metodología TSBF es una importante herramienta para el estudio de la biología del suelo al permitir analizar la fauna encontrada en un volumen determinado, hacer estimaciones de densidad y biomasa, y establecer la distribución vertical de las especies en el suelo. Sin embargo, es importante resaltar que el complemento de muestreos de TSBF con trampas *pitfall* o *Winkler*

contribuiría enormemente a tener una imagen más precisa de la diversidad real de la macrofauna edáfica.

Actualmente se cuenta con información taxonómica importante de hormigas y termitas de suelos amazónicos que antes no existía para la región. Aun cuando se ha logrado un avance significativo en el estudio de hormigas y termitas, falta ampliar las investigaciones a coleópteros, arañas, isópodos y miriápodos, encontrando respuestas adicionales a cómo estos organismos están influenciando la composición y la estructura del suelo, además de su susceptibilidad al cambio de uso del suelo e intervenciones antrópicas.

Agradecimientos

Por su ayuda en identificación de parte del material se agradece a los biólogos Daniela Martínez, Eduardo Flórez, William Galvis, Sebastián Galvis, Gianpiero Fiorentino, Camila Tocora, y los estudiantes de biología Andrés Meneses y Stefania Sánchez.

Referencias

Abadía J.C., Arcila A. 2009. Termitas en cultivos de limón en los departamentos del Atlántico y Magdalena, Colombia. *Boletín Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10: 36–46.

Acioli A.N.S, Constantino R. 2015. A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermatinae). *Zootaxa* 4032(5): 451–492.

Ackerman I.L., Constantino R., Gauch H.G., Lehmann J., Riha S.J., Fernandes E.C.M. 2009. Termite (Insecta: Isoptera) species composition in a primary rain forest and agroforests in central Amazonia. *Biotropica* 41(2): 226–233.

Almeida C.S., Cristaldo P.F., Florencio D.F., Ribeiro E.J.M., Cruz N.G., Silva E.A., Costa D.A., Araújo A.P.A. 2017. The impact of edge effect on termite community (Blattodea: Isoptera) in fragments of Brazilian Atlantic Rainforest. *Brazilian Journal of Biology* 77(3): 519–526.

Anderson J., Ingram J. 1993. Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods. 2nd ed. Cab International. 21p.

Antony L.M.M.K., Rayandra U., Nery S., Nogueira L.B., Roy V.M.J.K.A., Auxiliadora M. 2011. Invertebrados edáficos em sítios de terra preta de índio e solos adjacentes na Amazônia Central. *Revista Igapó IFAM* 5: 61–73.

Antwiki. 2016. Diversity by Country. Página disponible en http://www.antwiki.org/wiki/Diversity_by_Country. (Consulta: 01 Dec. 2016)

Araújo V., Silva M.P., Vasconcellos A. 2015. Soil-sampled termites in two contrasting ecosystems within the semiarid domain in Northeastern Brazil: Abundance, biomass, and seasonal influences. *Sociobiology* 62(1): 70–75.

Barbosa P.R. 2012. Hábitos alimentares de cupins Sul-Americanos da família Termitidae (Insecta: Isoptera): 54.

Barros E., Pashanasi B., Constantino R., Lavelle P. 2002. Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils* 35(5): 338–347.

Barros E., Curmi P., Hallaire V., Chauvel A., Lavelle P. 2001. The role of macrofauna in the transformation and reversibility of soil structure of an oxisol in the process of forest to pasture conversion. *Geoderma* 100(1-2): 193–213.

Barros E., Mathieu J., Tapia-Coral S., Nascimento A., Lavelle P. 2008. Comunidades da macrofauna de solo na Amazônia Brasileira. In: Moreira, F, Siqueira, J, Brussaard, L. (Eds.). *Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros*. Universidade Federal de Lavras, Lavras. p.171–191.

Barros E., Grimaldi M., Sarrazin M., Chauvel A., Mitja D., Desjardins T., Lavelle P. 2004. Soil physical degradation and changes in macrofaunal communities in Central Amazon. *Applied Soil Ecology* 26(2): 157–168.

Benito N.P., Brossard M., Pasini A., Guimarães M.D.F., Bobillier B. 2005. Transformations of soil macroinvertebrate populations after native vegetation conversion to pasture cultivation (Brazilian Cerrado). *European Journal of Soil Biology* 40(3-4): 147–154.

Bestelmeyer B.T., Agosti D., Alonso L.E., Brandão R.F., Brown J.W.L., Delabie J.H.C. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: An Overview, description, and evaluation. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. p.122–128.

Bignell D.E., Constantino R., Csuzdi C., Karyanto A., Konaté S., Louzada J, Susilo F., Tondohm J., Zanetti R. 2012. Macrofauna. En: Moreira F, Huising E., Bignell D.E. (Eds.). *Manual de Biología de Suelos Tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo*. Instituto Nacional de Ecología, México. p. 91–148.

Bourguignon T. 2016. The soldierless Apicotermitinae: insights into a poorly known and ecologically dominant tropical taxon. *Insectes Sociaux* 63(1): 39-50.

- Bourguignon T., Scheffrahn R.H., Krecke J., Nagy Z.T., Sonet G., Roisin Y. 2010. Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): redescription of the genus *Anoplotermes* and description of *Longustitermes*, gen. nov. *Invertebrate Systematics* 24(4): 357–370.
- Bourguignon T., Scheffrahn R.H., Nagy Z.T., Sonet G., Host B., Roisin Y. 2016. Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): redescription of the genus *Grigiotermes* Mathews and description of five new genera. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176(1): 15–35.
- Bunning S., Jiménez J. 2003. Indicators and assessment of soil biodiversity/soil ecosystem functioning for farmers and governments. OECD Expert Meeting on indicators of soil erosion and soil biodiversity indicators (25 – 28 March). Rome, Italy. p.1–22.
- Cabrera G. 2012. La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Resultados obtenidos en Cuba. *Pastos y Forrajes* 35(4): 349–363.
- Cárdenas R., Donoso D., Argoti A., Dangles O. 2017. Functional consequences of realistic extinction scenarios in Amazonian soil food webs. *Ecosphere* 8 (2):e01692.
- Casalla R., Korb J. 2019. Termite diversity in Neotropical dry forests of Colombia and the potential role of rainfall in structuring termite diversity. *Biotropica* 51: 165– 177.
- Castro D., Peña-Venegas C.P. 2018. First record of *Embiratermes ignotus* Constantino 1991 (Termitidae: Syntermitinae) in Colombia. *Dugesiana* 25: 111–113.
- Castro D., Scheffrahn R.H., Carrijo T.F. 2018. *Echinotermes biriba*, a new genus and species of soldierless termite from the Colombian and Peruvian Amazon (Termitidae, Apicotermitinae). *ZooKeys* 748: 21–30.
- Castro D, Constantini JP, Scheffrahn RH, Carrijo TF, Canello EM. 2020. *Rustitermes boteroi*, a new genus and species of soldierless termites (Blattodea, Isoptera, Apicotermitinae) from South America. *ZooKeys* 922: 35–49.
- Castro D., Fernández F, Meneses A., Tocora M., Sanchez S., Peña-Venegas C. 2018. A preliminary checklist of soil ants (Hymenoptera: Formicidae) of Colombian Amazon. *Biodiversity Data Journal* 6: e29278.
- Cerón P., Montenegro S., Noguera E. 2008. Macrofauna en suelos de bosque y pajonal de la reserva natural Pueblo Viejo, Nariño, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de las Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 32: 447–453.
- Coleman D., Fu S., Hendrix P., Crossley D. 2002. Soil foodwebs in agroecosystems: impacts of herbivory and tillage management. *European Journal of Soil Biology* 38(1): 21–28.

- Constantini J., Carrijo T.F., Palma-Onetto V., Scheffrahn R.H., Carnohan L.P., Šobotník J., Cancellor E. 2018. *Tonsuritermes*, a new soldierless termite genus and two new species from South America (Blattaria: Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae). *Zootaxa* 4531 (3): 383–394.
- Constantino R. 1991. Termites (Isoptera) from the lower Japurá River, Amazonas State, Brazil. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Etnographia* 7(2): 189–224.
- Culliney T. 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture* 3(4): 629–659.
- Decaëns T., Mariani L., Lavelle P. 1999. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* 13: 87–100.
- Decaëns T., Lavelle P., Jimenez J.J., Rippstein G.G.E. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *European Journal of Soil Biology* 30: 157–168.
- Decaëns T., Jiménez J.J., Rangel A., Cepeda A., Moreno A., Lavelle P. 2001. La macrofauna del suelo en la sabana bien drenada de los Llanos Orientales. CIAT. pp.III.
- Decaëns T., Jiménez J.J., Barros E., Chauvel A., Blanchart E., Fragozo C., Lavelle P. 2004. Soil macrofaunal communities in permanent pastures derived from tropical forest or savanna. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 301–312.
- Dibog L., Eggleton P., Norgrove L., Bignell D.E., Hauser S. 1999. Impacts of canopy cover on soil termite assemblages in an agrisilvicultural system in southern Cameroon. *Bulletin of Entomological Research* 89(2): 125–132.
- Donoso D.A. 2012. Additions to the taxonomy of the armadillo ants (Hymenoptera, Formicidae). *Zootaxa* 3503: 61–81.
- Eggleton P., Bignell D.E., Sands W.A., Mawdsley N.A., Lawton J.H., Wood TG, Bignell N.C. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, Southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 351(1335): 51–68.
- Eggleton P., Eggleton P., Homathevi R., Jeeva D., Jones D.T., Davies R.G., Maryati M. 1997. The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, east Malaysia. *Ecotropica* 3: 119–128.
- Fernández F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 398 p.

Fernández F., Guerrero R.J., Delsinne T.D. 2019. Filogenia y Sistemática. In: Fernández, F, Guerrero R.J., Delsinne T.D. (Ed.), Hormigas de Colombia, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. p. 57 – 90.

Franco Á., González J.D., Montaña S., Ulloa L., Martelo N., Martínez D, Morales, D.M., Romero N., Cardona L.F, David D., Luque, F., Ruiz D., Camero-Rubio E., Zuluaga-Ramírez S., Pinilla-Agudelo G.A. 2012. Estudio regional de los ecosistemas acuáticos y terrestres de la Región de Carimagua, Llanos Orientales, Meta, Colombia. 235p.

Gillison A.N., Jones D.T., Susilo F.X., Bignell D.E. 2003. Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along a land-use intensification gradient in lowland Sumatra. *Organisms Diversity and Evolution* 3(2): 111-126.

González G., Lodge D.J. 2017. Soil biology research across latitude, elevation and disturbance gradients: A review of forest studies from Puerto Rico during the past 25 years. *Forests* 8(6): 178.

Gutiérrez A.I., Uribe S., Quiroz J. 2004. Termitas asociadas a plantaciones de *Eucalyptus* spp. en una reforestadora en Magdalena, Colombia. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 72: 54–59.

Huising E., Coe R., Cares J., Louzada J., Zanetti R., Moreira F., Susilo F.X., Konaté S., Noordwijk M., Huang S.P. 2012. Diseño y estrategias de muestreo para la evaluación de la biodiversidad del suelo. En: Moreira, F, Huising, E, Bignell, D.E. (Eds.), *Manual de biología para suelos tropicales, muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo*. Instituto Nacional de Ecología. México. p.53–90.

Jiménez J.J., Decaëns T., Thomas R.J., Lavelle P. 2003. La macrofauna del suelo : Un recurso natural aprovechable pero poco conocido. En: Jiménez J.J.; Richard T.J. (Eds.). *El arado natural: Las comunidades de macroinvertebrados del suelo en las sabanas neotropicales de Colombia*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia: Pp. 1-17.

Jordan C. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems: Principles and their application in management and conservation*. John Wiley & Sons. England. 190p.

Jouquet P., Traoré S., Choosai C., Hartmann C., Bignell D. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology* 47(4): 215–222.

LaPolla J. 2004. Acrophyga (Hymenoptera: Foricidae) of the world. *Contributions of the American Entomological Institute* 33(3): 1–130.

Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategy that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research* 27: 93-132.

- Lavelle P., Spain A. 2001. Soil ecology. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands. 654p.
- Lavelle P., Decaëns T., Aubert M. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42: 3–15.
- Lavelle P.M., Bignell D.E., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Lavelle P., D. Bignell, Lepage M., Wolters V., Roger P. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159–193.
- León G., Alfonso M., Pablo J., John M.A., Zuluaga J. 2009. Manejo de termitas o comejenes en el cultivo del caucho. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica. 1-20p.
- Lo-Man-Hung N.F., Marichal R., Candiani D.F., Carvalho L.S., Indicatti R.P., Bonaldo A.B., Cobo D.H.R., Feijoo A.M., Tselouiko S., Praxedes C., Brown G., Velasquez E., Decaëns T., Oszwald J., Martins M., Lavelle P. 2011. Impact of different land management on soil spiders (Arachnida: Araneae) in two Amazonian areas of Brazil and Colombia. *Journal of Arachnology* 39 (2): 296–302.
- Longino J.T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151: 1–150.
- López-Hernández D. 2011. La actividad de la macrofauna (Termitas y Oligoquetos) en los suelos de sabana. *Venesuelos* 11(1-2): 15-25.
- Marsh C.J., Feitosa R.M., Louzada J., Ewers R.M. 2018. Is β -diversity of Amazonian ant and dung beetles communities elevated at rainforest edges ?. *Journal of Biogeography* 45 (8): 1966-1979.
- Mathieu J., Rossi J.P., Mora P., Lavelle P., Martins P.F.D.S., Rouland C., Grimaldi M. 2005. Recovery of soil macrofauna communities after forest clearance in Eastern Amazonia, Brazil. *Conservation Biology* 19(5): 1598–1605.
- Mertl A.L., Wilkie K.T.R., Traniello J.F.A. 2009. Impact of flooding on the species richness, density and composition of Amazonian litter-nesting ants. *Biotropica* 41: 633–641.
- Moore J., Berlow E., Coleman D.C., Ruitter P., Dong Q., Hastings A., Johnson N., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584–600.
- Palin O.F., Eggleton P., Malhi Y., Girardin C.A.J., Rozas-Dávila A., Parr C.L. 2011. Termite diversity along an Amazon-Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica* 43: 100–107.

- Pinzon O.P., Castro D. 2018. New records of termites (Blattodea: Termitidae: Syntermitinae) from Colombia. *Journal Threatened Taxa* 10(9): 12218–12225.
- Pinzon O.P., Baquero L., Beltran M. 2017. Termite (Isoptera) diversity in a gallery forest relict in the Colombian Eastern Plains. *Sociobiology* 64: 92–100.
- Pinzón O.P., Hernández A.M., Malagón L.A. 2012. Diversidad de termitas (Isoptera: Termitidae, Rhinotermitidae) en plantaciones de caucho en Puerto López (Meta, Colombia). *Revista Colombia Entomologica* 38: 291–298.
- Rodríguez J., Paladines Y., Astudillo E., Lopez D., Durán E., Suárez J. 2018. Soil macrofauna under different land uses in the Colombian Amazon. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 53 (12): 1383–1391.
- Rojas-Fernández P. 2001. Las hormigas del suelo en México: Diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera:Formicidae). *Acta Zoologica Mexicana* 1: 189–238.
- Rosa I.N., Negrete-Yankelevich S. 2012. Distribución espacial de la macrofauna edáfica en bosque mesófilo, bosque secundario y pastizal en la reserva La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(1): 201–215.
- Rossi J.P., Mathieu J., Cooper M., Grimaldi M. 2006. Soil macrofaunal biodiversity in Amazonian pastures: Matching sampling with patterns. *Soil Biology and Biochemistry* 38(8): 2178–2187.
- Rousseau G.X., Rogério P., Celentano D., Carvalho C. 2014. Macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras, florestas e pastos no Centro de Endemismo Belém, Amazônia Oriental. *Acta Amazonica* 44(4): 499–512.
- Sanabria C., Lavelle P., Fonte S.J. 2014. Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology* 84: 24–30.
- Scheffrahn R.H. 2013. *Compositermes vindai* (Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae), a new genus and species of soldierless termite from the Neotropics. *Zootaxa* 3652: 381–391.
- Scheffrahn R.H., Carrijo T.F., Postle A.C., Tonini F. 2017. *Disjunctitermes insularis*, a new soldierless termite genus and species (Isoptera, termitidae, apicotermitinae) from Guadeloupe and Peru. *ZooKeys*: 71–84.
- Souza O.F.F., Brown V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10(2): 197–206.
- Suárez J., Humphrey E., Bautista D., Patiño G.R. 2015. Macrofauna edáfica asociada con sistemas agroforestales en la Amazonía colombiana. *Acta Agronomica* 64(3): 214–220.

- Swift M., Bignell D. 2001. Standard methods for assessment of soil biodiversity and land use practice. 40 p.
- Torchote P., Sitthicharoenchai D., Chaisuekul C. 2010. Ant species diversity and community composition in three different habitats: Mixed deciduous forest, teak plantation and fruit orchard. *Tropical Natural History* 10(1): 37–51.
- Vargas-Niño A.P., Sánchez-Muñoz O.D., Serna-Cardona F.J. 2005. Lista de los géneros de Termitidae (Insecta: Isoptera) de Colombia. *Biota Colombiana* 6: 181–190.
- Vasconcelos H.L. 2009. Formigas do solo nas florestas de Amazônia: Padroes de diversidade e respostas aos distúrbios naturais e antrópicos. En: Moreira, F, Siqueira, J, Brussaard, L. (Eds.). *Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros*, Universidade Federal de Lavras, Lavras—MG.. p.323–343.
- Velásquez E., Fonte S.J., Barot S., Grimaldi M., Desjardins T., Lavelle P. 2012. Soil macrofauna-mediated impacts of plant species composition on soil functioning in Amazonian pastures. *Applied Soil and Ecology* 56: 43–50.
- Wilkie K.T.R., Mertl A.L., Traniello J.F.A. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PLoS One* 5(10): e13146.
- Wilkie K.T.R., Mertl A.L., Traniello J.F.A. 2007. Biodiversity below ground: Probing the subterranean ant fauna of Amazonia. *Naturwissenschaften* 94(9): 725–731.
- Wu H., Lu X., Tong S., Batzer D.P. 2015. Soil engineering ants increase CO₂ and N₂O emissions by affecting mound soil physicochemical characteristics from a marsh soil : A laboratory study. *Applied Soil and Ecology* 87: 19–26.
- Zerbino M.S. 2005. Evaluación de la densidad, biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo en diferentes sistemas de producción. Universidad de la Republica. 92p.
- Zerbino M.S., Altier N.A., Morón A., Rodríguez C. 2008. Evaluación de la macrofauna del suelo en sistemas de producción en siembra directa y con pastoreo. *Agrociencia* 7: 44–55.

Capítulo 5.

Organismos de suelos amazónicos y su potencial de uso

Clara P. Peña-Venegas*, Daniel Castro**, Alexander Feijoo***



Termitas en tierra.

Foto: Daniel Castro

* Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Avenida Vásquez Cobo Calle 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia
e-mail : cpena@sinchi.org.co

** Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Avenida Vasquez Cobo Calle 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia
e-mail: danilelkas80@gmail.com

*** Universidad Tecnológica de Pereira, Facultad de Ciencias Ambientales. A.A. 097. Complejo La Julita. Pereira, Colombia.
e.mail: afeijoo@utp.edu.co

Resumen

Las variadas condiciones edáficas de la región amazónica colombiana inciden en la composición y abundancia de las diferentes comunidades biológicas, lo cual genera una gran diversidad de especies con numerosas capacidades de adaptación que constituyen un potencial para Colombia. El país depende en gran medida de insumos importados para sus procesos biotecnológicos y no existe un valor agregado a la biodiversidad en términos de su potencial de uso, lo que se traduce en una brecha para el uso de la biodiversidad en la innovación, y para monitorear y resolver problemas ambientales y biotecnológicos del país. Se presenta el ejemplo del uso de las lombrices de tierra y las termitas como especies indicadoras de disturbios, así como también el uso de algunas poblaciones de levaduras con potencial industrial en procesos que incluyen fermentaciones alcohólicas. La ampliación de los inventarios y la evaluación del potencial de la biología de los suelos, constituye un recurso enorme para la innovación en Colombia.

Palabras clave: Bioetanol, biorremediación, indicadores biológicos, fermentación.

Abstract

The diversity of soils in the Colombian Amazon region drive the composition and abundance of biological communities, resulting in a high diversity of species with a high adaptation potential which constitutes an opportunity for Colombia. Colombia depends significantly from imported materials for its biotechnological processes. Biodiversity does not have an over value by its potential itself, being limited the use of biodiversity in innovation, environmental monitoring, and a tool to solve environmental and biotechnological problems. This chapter presents the use of earthworms and termites as indicators of disturbed areas, and some Amazonian yeasts with potential to be used in industrial alcoholic fermentations. Knowing more about biological inventories of soil micro- and macro-organisms and evaluating their potential is a unique opportunity for innovation in Colombia.

Keywords: Biological indicators, bioetanol, bioremediation, fermentation.

Introducción

Los suelos amazónicos son muy diversos, partiendo desde los suelos ácidos de baja fertilidad (Espodosoles, Ultisoles, Oxisoles), hasta suelos menos ácidos y de gran fertilidad (Antrosoles) (Fraser *et al.* 2011). Esta diversidad de suelos ha influido en procesos de diversificación y diferenciación de comunidades

biológicas en los suelos de la región, como se ha demostrado en algunos hongos ectomicorrízicos (Corrales *et al.* 2018). También ha permitido que algunas comunidades que habitan en condiciones desfavorables, hayan evolucionado adaptándose y siendo eficientes metabólicamente en esas condiciones adversas (Mantilla-Paredes *et al.* 2009). Así, para algunos microorganismos la alta acidez o la limitación de algunos nutrientes no constituye una condición de estrés sino un entorno natural y comfortable para su desarrollo.

Adicionalmente, algunos grupos de organismos son más sensibles a cambios de su ambiente, por lo que pueden constituir indicadores de perturbación. Cambios en sus comunidades están asociados a cambios en los ciclos biogeoquímicos y, por ende, a cambios en la fertilidad del suelo y su capacidad de proveer nutrientes a las plantas.

Estas características hacen que comunidades edáficas tengan un potencial de uso importante. En este capítulo se presentan algunas poblaciones que pueden ser usadas como indicadores de disturbios y otras con potencial biotecnológico.

Las lombrices de tierra, indicadores de intervención de ecosistemas amazónicos

En la región amazónica colombiana existen especies de lombrices de tierra, nativas y exóticas. Se ha encontrado que la distribución de especies nativas y exóticas en el suelo está inversamente relacionada con el grado de intervención de los ecosistemas (Marichal *et al.* 2010). En ecosistemas altamente intervenidos, la especie exótica *Pontoscolex corethrurus* tiende a colonizar y desplazar las lombrices nativas (Lavelle y Lapied 2003), llegando a ser la única especie presente en el suelo. Esta especie ha sido también reportada como especie dominante en otras zonas intervenidas de la Amazonia brasileña y de Guyana (Nunes *et al.* 2006; Marichal *et al.* 2010; Rossi *et al.* 2010)

Si se compara la diversidad de lombrices de tierra en zonas de la Amazonia colombiana con una alta intervención como lo son las zonas de praderas, con la diversidad de lombrices existentes en zonas donde predomina la cobertura boscosa natural, se encuentra que *P. corethrurus* presenta una ocurrencia mayor al 70 % en suelos praderizados (Figura 5.1), dominando la comunidad de lombrices de tierra de esta zona. Por el contrario, en los municipios de Leticia y Puerto Nariño, en el departamento de Amazonas, donde predomina el bosque nativo, *P. corethrurus* solo corresponde al 10 % de las ocurrencias.

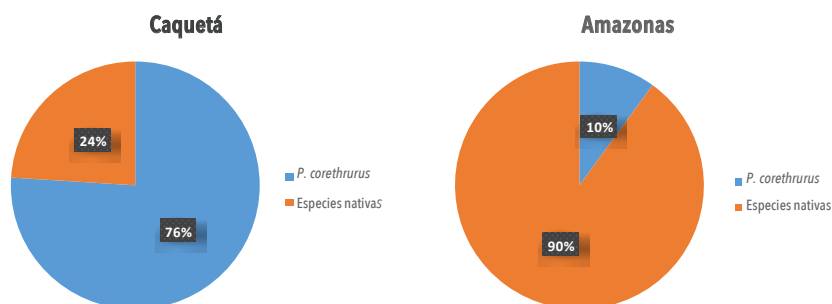


Figura 5.1. Ocurrencia de *Pontoscolex corethrurus* y de especies nativas de lombrices de tierra nativas en zonas de pasturas introducidas en el departamento de Caquetá (n= 75) y zonas de bosque natural del departamento de Amazonas (n=22).

No solo existe una dominancia de *P. corethrurus* de las zonas de la Amazonia colombiana con mayor intervención, sino que su presencia está también relacionada con una disminución de la riqueza de géneros de lombrices de tierra (Tabla 5.1). La riqueza de géneros de lombrices de tierra correspondió casi el doble en la zona sur del departamento de Amazonas pese a que el esfuerzo de muestreo fue 1/3 del realizado en el departamento de Caquetá.

Tabla 1. Riqueza de especies de lombrices de tierra encontradas en zonas de pasturas introducidas en el departamento de Caquetá y zonas de bosque natural del departamento de Amazonas.

Caquetá (n=75)	Amazonas (n= 22)
<i>Andiodrilus</i> sp 1	<i>Andiorrhinus (Amazonidrilus)</i> sp 1
<i>Diachaeta</i> sp 1	<i>Andiorrhinus (Amazonidrilus)</i> sp 2
<i>Martiodrilus (Maipure)</i> sp 1	<i>Andiodrilus</i> sp 2
<i>Martiodrilus (Maipure)</i> sp 2	<i>Amyntasgracilis</i>
<i>Pontoscolex (Pontoscolex) corethrurus</i>	<i>Diachaeta (Amazo)</i> sp1
<i>Rhinodrilus</i> sp1	<i>Dichogaster (Diplothecodrilus) bolau</i>
<i>Rhinodrilus</i> sp2	<i>Dichogaster (Diplothecodrilus) affinis</i>
<i>Righiodrilus</i> sp 1	<i>Martiodrilus (Maipure)</i> sp 1
	<i>Martiodrilus (Maipure)</i> sp 2
	<i>Rhinodrilus</i> sp1
	<i>Rhinodrilus</i> sp2
	<i>Righiodrilus</i> sp 1
	<i>Righiodrilus</i> sp 2
	<i>Righiodrilus</i> sp 3

Las comunidades de lombrices de tierra son claramente un indicador de disturbio. Estos resultados de la riqueza de especies en la comunidad de lombrices, no sólo advierte sobre los cambios ocurridos en el suelo, sino que tienen implicaciones asociadas con su fertilidad. Los suelos amazónicos en general exhiben una baja fertilidad, siendo la materia orgánica la principal fuente de nutrientes para las plantas. Existe un equilibrio entre la materia orgánica lábil que libera nutrientes que de forma inmediata usan las plantas, y la materia orgánica no-lábil de descomposición lenta que actúa como depósito de nutrientes futuros para las plantas.

Barois y colaboradores (1993) encontraron que la ingesta de suelo que hace *P. corethrurus* reestructura la materia orgánica haciendo lábiles fuentes no-lábiles. Aun cuando esto puede tener inicialmente un efecto positivo en la nutrición de las plantas, hace que la fertilidad del suelo se agote rápidamente (López-Hernández *et al.* 1993). Dada la baja fertilidad de los suelos amazónicos, este cambio en la comunidad de lombrices de tierra conlleva una aceleración en los procesos de degradación de los suelos.

Las termitas, otro indicador de intervención de ecosistemas amazónicos

Las termitas son uno de los grupos de macrofauna edáfica más abundantes en los suelos amazónicos. Sin embargo, es también uno de los más sensibles a los cambios en los ecosistemas. Se ha encontrado que existe una relación inversa entre la diversidad de termitas en el suelo y el grado de intervención (Figura 5.2). Se encontró un 26 % de las especies de termitas en las pasturas, un 43 % en los sistemas productivos y un 96 % de las especies en bosques. Adicionalmente, la composición de las comunidades de termitas también cambia con el grado de intervención, donde los ecosistemas con menor disponibilidad de materia orgánica presentan una menor ocurrencia de termitas xilófagas, y una disminución de termitas consumidoras de hojarasca y de materia orgánica en estados intermedios.

El aumento de termitas xilófagas en suelos intervenidos podría convertirse en un problema de plagas en sistemas productivos si no se garantiza un control sobre estas poblaciones, aunque su presencia es fundamental para poder garantizar la descomposición de la madera dispuesta por la tala y la caída de ramas de los árboles plantados.

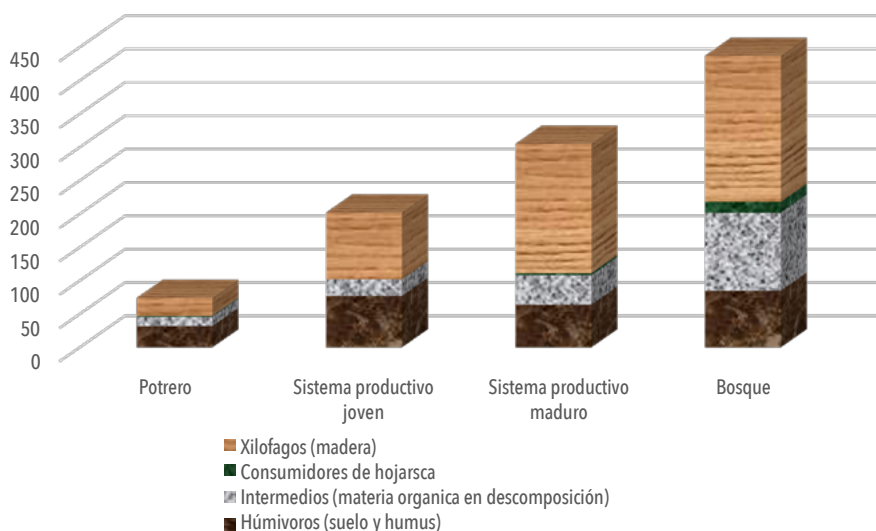


Figura 5.2. Abundancia de termitas en suelos con diferente grado de intervención.

Como se muestra, las termitas son también un indicador claro de disturbio de los ecosistemas amazónicos, donde no solo su abundancia es afectada por el cambio de uso del suelo. Además, la riqueza de especies y de grupos funcionales responde a las perturbaciones del suelo, y permite predecir cambios en la fertilidad del suelo.

Uso potencial de microorganismos edáficos amazónicos en fermentaciones alcohólicas

Las fermentaciones son procesos muy importantes en la industria para la obtención de diversos productos. Este proceso ha sido principalmente usado para la obtención de diversos alimentos y bebidas, pero en los últimos años ha tomado relevancia en la producción de bioetanol como combustible verde. La producción de etanol parte de la transformación de azúcares en alcohol a partir de procesos enzimáticos. Enzimas que en su gran mayoría han sido obtenidas de microorganismos, o en su defecto, se usa el microorganismo vivo para que durante el proceso éste haga la transformación. En la obtención de etanol de primera generación, las principales fuentes de azúcares son la caña de azúcar (base de la producción de bioetanol en Colombia y Brasil) o almidones como el de la yuca (base de la producción de bioetanol en India).

Actualmente, las levaduras son los principales microorganismos usados en la producción de bioetanol. La capacidad de las levaduras en el proceso de fermentación no ha sido superada por ningún otro microorganismo. Sin embargo, el proceso tiene una gran limitación ya que las altas concentraciones de etanol en el medio son tóxicas para las levaduras (Sarkar *et al.* 2012). La levadura más utilizada a escala industrial para la producción de etanol es *Saccharomyces cerevisiae*. A pesar de su eficiencia en la fermentación, no soporta concentraciones elevadas de etanol por encima de los 60 g/l, además, es lenta en el momento de catabolizar los substratos, por lo que la fermentación de los azúcares es larga. Se han realizado varios intentos para modificar genéticamente levaduras con este fin, sin embargo, los intentos no han sido aún promisorios.

En el proceso tradicional de transformación de almidones en etanol, el pH se ajusta a 5.0-6.0 y se calienta a 80-90 °C. A esa temperatura se adiciona una dosis de α -amilasa termoestable para transformar el almidón en azúcares que luego son fácilmente fermentados. La α -amilasa termoestable sigue siendo obtenida comercialmente de diversos microorganismos, y presentan estabilidad en rangos de pH de 5.0-7.0 y temperaturas óptimas desde 55 hasta 100 °C. (Haki y Rakshit, 2003).

Entre el año 2008 y 2010, se emprendió la búsqueda de microorganismos edáficos capaces de fermentar almidones de yuca y producir etanol, como aporte a la problemática de esta industria en términos de eficiencia, y poder depender en menor grado de insumos importados, base actual de la producción e bioetanol en Colombia.

Se buscaron cepas con capacidad amilolítica (degradación del almidón de yuca a azúcares) y de cepas fermentadoras (transformación de los azúcares en etanol). En la selección de cepas amilolíticas, las cepas preseleccionadas fueron evaluadas frente a cepas comerciales ATCC 23842 de *Bacillus amyloliquefaciens* y ATCC 12759 de *Bacillus liqueniformis*. Las cepas se evaluaron a un pH entre 3.0-4.5, una concentración de sólidos (sustrato) entre 12-38 %, a una temperatura entre 20 y 40 °C que son las condiciones en que trabajan las cepas comerciales.

A partir de los aislamientos se obtuvieron 84 potenciales microorganismos de los cuales, 11 cepas eran fermentadoras exclusivamente, cinco cepas amilolíticas exclusivamente y 63 cepas que poseían la capacidad de hidrolizar almidón y a su vez fermentar. De éstas se seleccionaron cinco, que presentaban características deseables para su uso en un proceso biotecnológico.

Los resultados (Figura 5.3) mostraron que la máxima producción de α -amilasas ocurrió a pH 5.5 con un tiempo de reacción de 30 horas. En estas

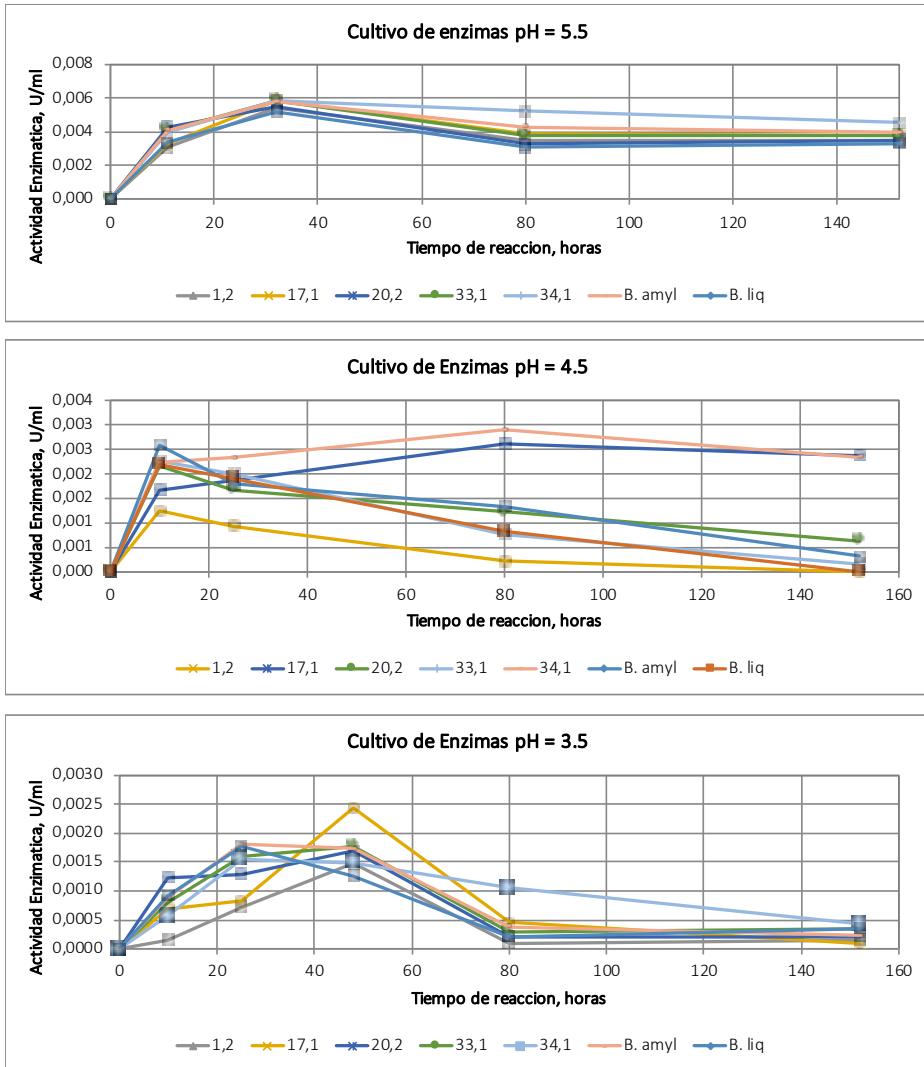


Figura 5.3. Curvas de producción de enzimas por pH para las diferentes cepas.

condiciones la cepa que más produjo enzimas fue la cepa nativa 17.1 con un equivalente de 0,0059 U/ml. Para pH 4.5 el pico de producción se dio para la cepa nativa 34.1 en la hora 80 con un valor de 0,0029 U/ml, que representa una pérdida en la actividad enzimática del 50% respecto al pH 5.5. La cepa nativa 17.1 tuvo un comportamiento similar a este valor de pH. Por su parte, a pH 3.5, el mayor pico lo alcanzó la cepa nativa 17.1 en la hora 48 con 0,0024 U/ml.

Las cepas comerciales mostraron comportamientos bajos o moderados, frente a las cepas con mejor desempeño (Figura 5.3).

La evaluación de la estabilidad enzimática de las cepas a diferentes pH y a diferentes temperaturas, mostró que la cepa nativa 17.1 fue la que produjo las enzimas más termoestables ya que a 90 °C y pH 4.5 presentó una mayor actividad enzimática con 0,0026 U/ml (Figura 5.4).

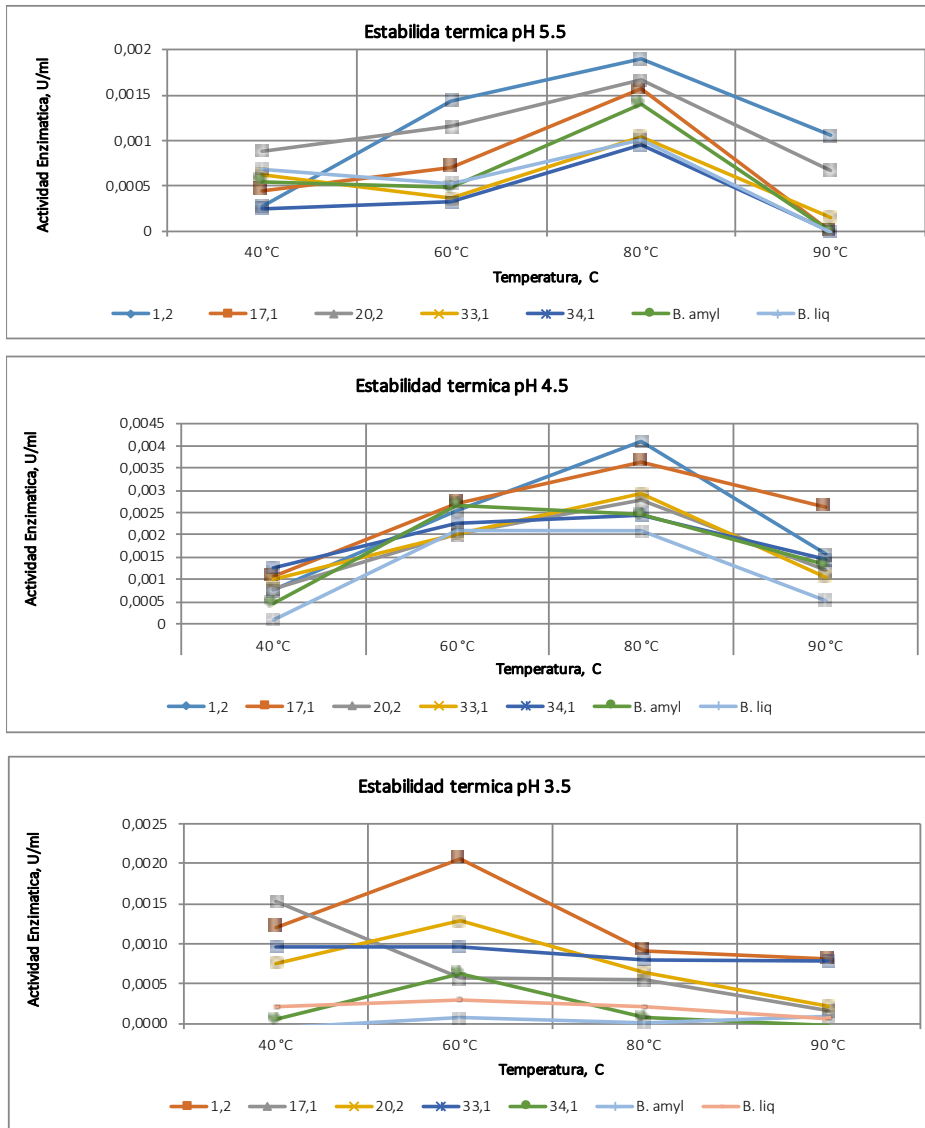


Figura 5.4. Pruebas de estabilidad térmica y de pH de las diferentes cepas evaluadas.

Para la selección de cepas fermentadoras, se realizaron ensayos de fermentación con las cepas 17.1, 24.3, 26.1, 34.1 y la cepa comercial de *Saccharomyces cerevisiae* ATCC 7754, a valores de pH de 5.5 y 4.5 y temperatura ambiente (28-30 °C). Los resultados mostraron que las cepas 17.1 y la cepa 24.3 presentaban características de fermentación similares a la de la cepa de referencia.

En conclusión, la cepa nativa 17.1 mostró rendimiento positivo en la reducción de los almidones a azúcares, y en su capacidad fermentadora, lo que la sitúa como un organismo con gran potencial para ser usado en la industria de las fermentaciones. La caracterización taxonómica de la cepa por técnicas moleculares evidenció que la cepa corresponde a la levadura *Issatchenkia orientalis*, también denominada como *Candida krusei* o *Candida acidothermophilum*. Ha sido usada en la producción de etanol en condiciones de aerobiosis, cuya reacción se caracteriza por no producir ácidos (Shunichi *et al.* 2008) y en la producción de licores a partir de maíz (Liu *et al.* 2004). También ha sido reportada como una cepa usada en la obtención de etanol a partir de madera (Kadam y Schmidt 1997). La literatura reporta que su desempeño suele ser mejor que el de *Saccharomyces cerevisiae*. Se caracteriza por ser una levadura tolerante a altas temperaturas y concentraciones de sal. El rango de temperatura de desempeño reportado para esta levadura es de 37-42 °C, con un óptimo de 40 °C.

Conclusiones

Los organismos edáficos no solo mantienen la fertilidad del suelo, sino que pueden ser usados con diversos propósitos. Algunas comunidades como las de lombrices de tierra y termitas, pueden ser usadas como indicadores de perturbación/recuperación del suelo, facilitando los monitoreos de procesos de restauración, rehabilitación o recuperación de ecosistemas intervenidos. Por otra parte, los microorganismos edáficos, por su versatilidad metabólica y por estar acostumbrados a condiciones de estrés en el suelo, constituyen un potencial para la innovación y el desarrollo biotecnológico del país, evidenciando un valor real de la biodiversidad que se conserva. A la fecha, la región amazónica ha ofrecido al país y al mundo registros de su gran biodiversidad y esto es el momento de dar a conocer su enorme potencial de uso.

Agradecimientos

Al Ministerio de Agricultura a través de su programa PRONATTA por haber financiado el proyecto 2008Z3933 Aislamiento y caracterización molecular de levaduras con buena capacidad fermentadora para la producción de bioetanol.

Referencias

Barois I., Villemin G., Lavelle P., Toutain F. 1993. Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta) intestinal tract. *Geoderma* 56:57-66.

Corrales A., Henkel T.W., Smith M.E. 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics—biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist*

Fraser J.A., Teixeira W., Falcao N., Woods W., Lehmann J., Junqueira A.B., 2011. Anthropogenic soils in the Central Amazon: from categories to a continuum. *Area* 43: 264-273.

Haki G.D., Rakshit S.K. 2003. Developments in industrially important thermostable enzymes: A review. *Bioresouration Technology* 89:17-34.

Kadam K.L., Schmidt S.L. 1997. Evaluation of *Candida adicothermophilum* in ethanol production from lignocellulosic biomass. *Applied Microbiology and Biotechnology* 48:709-713.

Lavelle P., Lapied E. 2003. Endangered earthworms of Amazonia: A homage to Gilberto Righi. *Pedobiologia* 47: 419– 427.

López-Hernandez D., Lavelle P., Fardeau J.C., Niño M. 1993. Phosphorus transformations in two P-sortion contrasting tropical soils during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil Biology and Biochemistry* 25:789-792.

Liu H.J., Liu D.H., Zhong J.J. 2004. Oxygen limitation improves glycerol production by *Candida krusei* in a bioreactor. *Process Biochemistry* 39:1899-1902.

Mantilla-Paredes A.J., Cardona G.I., Peña-Venegas C.P., Murcia U., Rodríguez M., Zambrano M.M. 2009. Distribución de bacterias potencialmente fijadoras de nitrógeno y su relación con parámetros fisicoquímicos en suelos con tres coberturas vegetales en el sur de la Amazonia colombiana. *Internacional Journal of Tropical Biology and Conservation* 57 (4): 1119-1139.

Marichal R., Praxedes C., Decaëns T., Grimald M., Oszwald J., Brown G.G., Desjardins T., Junior M.L.S., Feijoo A., M.N.D. Oliveira, Velasquez E., Lavelle P. 2017. Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *European Journal of Soil Biology* 83: 43-51.

Nunes D.H., Pasini A., Benito N.P., Brown G.G. 2006. Earthworm diversity in four land use systems in the region of Jaguapitã, Paraná State, Brazil. *Caribbean Journal of Science* 3:331-338.

Rossi J.P., Celini L., Mora P., Mathieu J., Lapied E., Nahmani J., Ponge J.F., Lavelle P. 2010. Decreasing fallow duration in tropical slash-and-burn agriculture alters soil macro invertebrate diversity: a case study in southern French Guiana. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135:148-154.

Sarkar N., Ghosh S.K., Bannerjee S., Aikat K. 2012. Bioethanol production from agricultural wastes: An overview. *Renewable Energy* 37: 19-27.

Shunichi N, Tomotake M, Hideyuki N, Toru I, Keiji S, Dai K. (2008). *Candida krusei* produces ethanol without production of succinic acid: A potential advantage for ethanol recovery by pervaporation membrane separation. *FEMS Yeast Research*. 8: 706-714.

Índice temático

- Acanthodrilidae 75, 79, 81
Acaulospora morrowiae 57
Acaulospora sp. 59, 55
acidez 6, 18, 54, 128
ácido indol acético 33
Acidobacteria 29, 30, 31, 32, 35, 36, 43
Acropyga 107, 108, 110, 111
Actinobacteria 29, 30, 31, 32, 35, 36, 38
actividad enzimática 133, 134
afloramientos del Escudo Guayanés 16
afloramientos rocosos 13, 16, 33, 37, 38
Agroecomymecinae 107
Agromyces 32
agroquímicos 52
aireación 11, 95
ají 55, 62
Aldina sp. 62, 63, 64
alimentos 5, 9, 131
almidones 12, 131, 132, 135
almidones de yuca 12, 132
Alphaproteobacteria 29, 32, 36, 44
aluminio 30, 51
Amanita 54, 63
Amanitaceae 62
Amazonas 15, 17, 32, 49, 54, 61, 75, 76, 77, 78, 79, 89, 93, 102, 110, 120, 128, 129
Amazonia 5, 6, 10, 13, 16, 17, 18, 30, 51, 52, 53, 58, 60, 62, 75, 77, 80, 90, 107, 115
brasileña 128
colombiana 5, 6, 10, 12, 13, 14, 16, 18, 32, 39, 49, 52, 54, 55, 61, 62, 63, 65, 75, 77, 78, 82, 93, 97, 114, 128, 129
Ambispora leptoticha 57, 59
Ambispora sp. 55
Amyntas gracilis 75, 81, 82
Andiodrilus 80
Andiodrilus nonuya 80, 129
Andiodrilus, sp. 80, 129
Andiorrhinus 77, 80, 129
Anoplotermes 98, 114, 115, 116
Anteus distinctus 77
antrosoles 18, 127
Arachnida 98, 102
arañas 20, 95, 101, 102, 117
arbustales 16
Archaea 30, 31
Archaeospora sp. 55, 57, 59
arenas blancas 16, 34, 110
arsénico 52
artrópodos 20, 92, 101, 108
artrópodos terrestres 11
Attina 107
Austroboletus 54
Austroboletus amazonicus 63
Austroboletus festivus 63
azúcares 19, 131, 132, 135

- Bacillaceae (Bacillus)* 32
- bacterias
- bacterias diazotrofas 33, 44
- bacterias edáficas 13, 30
- bacterias fijadoras de nitrógeno 32, 50
- bacterias solubilizadoras de fosfato 32
- Bacteroidetes* 30, 36
- Bactris gasipaes* 62, 68
- baja área basal 94
- baja fertilidad 5, 6, 9, 17, 18, 33, 38, 53, 90, 127, 130
- bebidas 131
- bioetanol 127, 130, 132, 136
- biofertilizantes 33
- biomasa 19, 95, 98, 116, 124
- biorremediación 49, 52, 62, 65, 127
- Blattodea 89, 95, 97, 99, 104, 117, 119, 123
- Boletaceae 62
- borojó 62
- Borojoa patinoi* 62, 69
- bosque primario 93, 99-102, 108-110, 114
- bosque secundario 21, 93, 98-102, 108-110, 114, 123
- bosques amazónicos arenosos 65
- bosques naturales 110
- bosques tropicales 30, 54, 55, 60
- Brosimum guianense* 32
- Burkholderiaceae*
(*Pandoraea* y *Burkholderia*) 32
- Burkholderiaceae* 36
- Campodeidae 95, 104
- Candida acidothermophilum* 135
- Candida krusei* 135-137
- Cantharellaceae 62
- Cantharellus* 54
- caña de azúcar 131
- Capsicum* sp. 55, 62
- Caquetá 42, 54, 61, 75, 77, 78, 89, 90, 93, 94, 102, 129
- Carabidae 95, 105
- Caryodendron orinocence* 162
- caucho 61, 79, 122, 123
- cepa nativa 133, 134
- cepas 66, 132-134
- cepas aminolíticas 132, 134
- cepas comerciales 132, 135
- cepas fermentadoras 132, 135
- Cerambycidae 95, 105
- cerro Triunfo 16
- Cetraspora pellucida* 57
- Cetraspora* sp. 55
- Chilopoda 95, 97, 99, 101, 103, 105
- Chlamydiae* 31
- Chloroflexi* 30, 35, 37, 38, 42
- chontaduro 62
- Chromobacterium* sp. 32
- ciclaje de carbono 10, 38
- ciclo de carbono 30, 32
- ciclos biogeoquímicos 128
- ciempiés 10, 21
- Claroideoglopus etunicatum* 57
- Claroideoglopus* sp. 55, 58
- Clavulina* 54
- Clavulinaceae 62
- coberturas 31, 54, 93, 94, 99, 100, 102, 107, 108, 113, 114
- coberturas antrópicas 110
- coberturas de bosque 100
- coberturas de suelos perturbados 98
- coberturas no naturales 97
- coberturas perturbadas 107
- coberturas vegetales 16, 32, 40, 42, 44, 89, 101, 115, 136
- coberuras naturales 65, 97

- Coccinellidae 95
- cochinillas 20
- cochinillas de tierra 11, 95
- colémbolos 90, 91
- coleópteros 90, 95, 97, 98, 100, 102, 117
- colonización natural 62
- colonización radicular 62
- Coltricia* 54, 63
- Coltriciella* 54, 63
- combustible verde 131
- composición bacteriana de la rizósfera 32
- compuestos indólicos 33
- comunidad microbiana 31
- comunidades biológicas 9, 127
- comunidades microbianas 19, 20, 40, 41
- condiciones de estrés 30, 52, 134
- condiciones fisicoquímicas 30
- contaminantes industriales 52
- controladores biológicos 19, 95
- Crassiclitellata 76, 84
- Crematogaster* 107, 111, 123
- cuantificación de esporas 62
- cucarachas 63, 95
- cuenca amazónica 15
- cuerpos fructíferos 50, 51
- cuerpos fructíferos
 - colecta de 62
- D. (D.) bolau* 75, 82, 129
- Deinococcus-Thermus* 31
- Dentiscutata* sp. 53, 55, 57, 59
- depredadores 94, 95
- Dermaptera 95, 97, 99, 105
- Dermestidae 95, 105
- dermósfera 31, 32
- descomposición de la materia orgánica
 - 32, 90
- descomposición de nutrientes 89
- detritívoros 90, 94, 95
- Dichogaster* 80
- Dichogaster (D.) affinis* 75, 81, 82
- Dichogaster (D.) saliens* 75, 82
- Dichogaster (Dip.) baloui* 81, 82
- Dicymba uaiparuensis* 62-64
- Diplopoda 11, 95, 97, 99, 101, 104
- diplópodos 101
- dipluros 95
- Dipterocarpaceae 50, 62
- disponibilidad de alimento 98
- disponibilidad de fósforo 54, 55
- disponibilidad de nutrientes 29, 30, 45, 95
- disturbios 30, 124, 127
- Diversispora* sp. 53, 55, 57, 60
- Dominio Bacteria 29-32, 35, 36, 40
- ecosistemas intervenidos 135
- ectomicorrizas 13, 18, 49, 50, 53, 54, 62, 65, 68
- electroforesis en gel con gradiente desnaturante (DGGE) 31
- Embiratermes 98, 115, 119
- Enterobacter agglomerans* 32
- entisoles 18
- Entrophospora* sp. 53, 55, 57
- enzimas 131, 133, 135
- escarabajos 11, 20, 91, 100
- escorpiones 95
- especies exóticas peregrinas 75, 82
- especies holoándricas 76
- especies pioneras 93
- espodosoles 18, 127
- esporas 50-52, 55, 62
- esporas de HMA 51, 52
- esporas del suelo 52
- esporas recuperadas del suelo 52
- estabilidad enzimática 134

- estados de perturbación 90
- estrés en el suelo 135
- Eucarya* 30
- Fabaceae 50, 62
- familia Lumbricoidea 76
- fermentaciones 131
- fermentaciones alcohólicas 127, 131
- filiación genética 50
- filósfera 31, 32
- Firmicutes* 29, 30, 31, 33, 35, 36, 38
- Fistulinella* 54, 64
- formaciones geológicas 16
- Formicinae 107-109, III
- Funneliformis coronatum* 57
- Funneliformis* sp. 53, 55
- galerías 11, 73, 95
- Gammaproteobacterias* 32
- ganadería extensiva 10, 93
- Gemmatimonadetes* 30, 31
- genes funcionales 31
- Gigaspora decipiens* 57, 60
- Gigaspora* sp. 53, 55
- glándulas calcíferas 76, 77, 80
- Gloeocantharellus* 54
- glomalina 51
- Glomus* sp. 53, 54, 56, 58, 61, 70
- Glossoscolecidae 75-77, 79, 81, 84, 85, 136
- gramíneas 94
- gravilla 16
- grupos microbianos 30, 32, 37, 38,
- Guainía 21, 33, 34, 36-38
- Guaviare 16, 32, 69
- Haplotaxidae 76
- hemípteros 95, 107
- herbívoros 94, 95
- heterogeneidad de hábitos alimenticios 90
- Hevea brasiliensis* 54, 61
- HMA 19, 49, 51, 54, 55, 58, 60-62, 69
- hojarasca 20, 38, 80, 90, 91, 99-101, 108, 109, 112-114, 130
- holotipos 79
- hongos Ascomycota 50
- hongos Basidiomycota 50, 54
- hongos ectomicorrízicos 51, 54, 64, 128
- hongos endomicorrízicos 50
- hongos formadores de micorrizas 10, 19, 47, 49, 50-53, 56, 57, 61, 65, 67, 69
- hongos Glomeromycotina 50
- hormigas 20, 89-92, 95, 97, 98, 100, 107-110, 112, 117
- hormigas arbóreas 107
- hormigas depredadoras 95, 108
- hormigas epífitas 107
- hormigas nómadas 107
- humíferos 101
- humus del suelo 95
- Humutermes* 98, 114
- Humutermes krishnai* 113, 116
- Hymenochaetaceae 62
- inceptisoles 18, 78
- inchi 62, 69
- India 131
- indicador de intervención 130
- ingenieros de ecosistema 89, 95
- ingenieros de suelo 11
- insectos 19, 20, 91, 95, 98, 107, 112
- insectos no sociales 100
- insectos palo 95
- interacciones microbianas 40
- Isopoda 11, 95, 97, 99, 106
- Issatchenkia orientalis* 135
- Itevite 16
- Japygidae 95, 105

- Kuklosora* sp. 55, 60
Kuklospora colombiana 57
Lactarius 54, 64
Lactifluus 54, 64
Leticia 78, 80, 81, 128
levaduras amazónicas 12
licores 135
lombrices de tierra 11, 79, 128
 nativas 129
 comunidades de 128, 130
 familias de 75, 79
 géneros de 82, 129
 especies de 75, 80, 128, 129
 diversidad de 11, 79, 80
 distribución de 77
macrofauna edáfica 11, 87, 89-91, 94, 97-
 102, 107, 117, 130
madrigueras 95
magnesio 51
maíz 135
Manihot esculenta Crantz 49, 55
Mapinguaritermes 98, 115
Martiodrilus 80, 81, 129
materia orgánica 9, 11, 18, 32, 37, 38, 52, 53,
 90, 95, 98-101, 130, 131
materia vegetal viva 95
matorrales 16
Megascolecidae 75, 79, 81
mesofauna 20, 91, 92
metabolismo del azufre 31
micelio del hongo 52
micorrizas arbusculares 19, 47-53, 56, 57,
 61, 65
Microbispora 32
microfauna 90, 91
milpiés 11, 20, 95, 98
minería 10, 52
Miriapoda 98
molleja 76, 77
monolitos 79, 91, 97, 110
morfoespecies de esporas 51, 52
Myrmicinae 107-109, 110, 122
nidificación 107
nidos subterráneos 95
nitrógeno 31-33, 36-38, 44, 51, 136
nitrógeno del suelo 30
Nitrospira 30
Nocardia 32
Nocardiosis 32
Nudo de los Pastos 16
nuevos hallazgos 77
nutrición de las plantas
nutrición vegetal 6, 49, 51, 53, 130
Ocneroдрilidae 75, 79-81
oligoquetos 11, 14, 73, 75, 83, 84, 101
OP10 30
opiliones 20, 94, 97, 99, 103
Opilionida 95
Orinoco 16
ortópteros 95
oxisoles 18, 78, 127
P. cepacia 32
P. corethrurus 75, 82, 128, 129
P. gladioli 32
paisaje Andino 16, 17
Paraglomus sp. 55, 57, 60
paratipos 79
Passalidae 95, 105
pasturas 52, 96, 98, 100, 107, 113, 129, 130
Perisoclex coreguaje 75, 81, 82
Phasmatodea 95, 97, 99
Pheidole 107, 108, 110
pirosecuenciación 31
plagas 121, 131

- Planctomycetes* 30, 43
 planta trampa kudzú 52
 plantas micorrizadas 53
 plantas nativas 62
 plantas vasculares 55
Plantomycetes 31
 poblaciones de levaduras 127
 Polimerasa 31
Polyporoletus 54
Pontoscolex corethrurus 79, 81, 128, 129, 136
Poribacteria 31
 porosidad del suelo 52, 95
 potasio 31, 38
 potencial biotecnológico 128
 potencial industrial 127
 procesos de reciclaje 89
 procesos enzimáticos 131
 producción de alcohol 12
Proteobacteria 29-32, 35, 36
Pseudomonales-Moraxellaceae
 (*Acinetobacter*) 32
Pseudomonas spp. 32
Pseudomonotes tropenbossi 62-64
 pseudoscorpiones 95, 103
Pueraria sp. 52
 Puerto Nariño 80, 81, 128
 Putumayo 17, 75, 78, 79, 89, 93, 102
 quilópodos 101
R. alecrisus 82
R. buree 82
R. manihotis 62
Racocetra castanea 53, 56, 60
Racocetra sp. 55
 rastrojo 93, 98-102, 107-110, 114
 rastrojos 79, 98
 recuperación de suelos
 contaminados 62
 recurso suelo 6, 22
 régimen de lluvia 51
Rhinodrilidae 75-77, 79, 80, 84
Rhinodrilus 75, 77, 80-82, 129
Rhizogloinus manihotis 57, 60, 61
Rhizogloinus sp. 55
 río Ariari 16
 río Guayabero 16
 río Güejar 16
 río Sanza 16
 río Siaré 16
 río Vichada 16
 rizósfera 19, 31, 32, 41, 82
Rubeotermes 98, 114
Russula 54, 64
 rutas metabólicas 10, 40
 sabanas abiertas 16, 34
 sabanas naturales de arenas blancas 16
Saccharomonospora 32
Saccharomyces cerevisiae 132, 135
 sal 135
Sarcodon 54, 64
Scarabaeidae 94, 104
Scutellospora sp. 53, 55, 57, 60
 secuenciación 20, 31-33
Septogloinus constrictum 57
Septogloinus sp. 53, 55
 servicios ecosistémicos 9, 90
 simbiote 62
 simbioses 50, 61
 simbiosis 49, 106
Simigloinus hoy 57
Simigloinus sp. 53, 55
Singerocomus 54
Staphylinidae 95, 105
Streptomyces 32
 sucesión 93, 98

- suelo
 - superficie del 16
 - bacterias del 10, 13, 27
 - diversidad del 11
 - estructura del 11, 51, 89, 117
 - hongos del 11, 19
 - microorganismos del 10, 19
 - gestión del 15
 - uso sostenible del 15
 - uso del 29-31, 116, 117, 131
 - franco 38
- suelos ácidos 37, 62, 127
- suelos agrícolas 31, 38, 61
- suelos arcillosos ácidos de baja fertilidad 33
- suelos arenosos 38, 40, 63
- suelos con baja disponibilidad de fósforo 55
- suelos de bosque 31
- suelos de bosques 31, 61, 97
- suelos forestales 31
- suelos naturales 90
- suelos praderizados 128
- suelos tropicales 11, 16, 21, 25, 118, 121
- tala 130
- Tatuidris tatusia* 107
- taxones 34, 49, 53, 58, 91, 92
- taxones virtuales 61
- técnicas moleculares 10, 32, 50, 52, 53, 65, 135
- termitas 11, 20, 89, 90, 92, 95, 97, 98, 100, 112-114, 117, 127, 130, 131, 135
 - consumidoras de hojarasca 130
 - xilófagas 130
 - comunidades de 113, 130
 - de madera 91
 - detritívoras 95
 - sin soldado 98, 114, 116
 - forrajeras 98
- termiteros 98
- termiteros aéreos 91
- termiteros epigeos 91
- Terras Pretas 55
- Thaumarchaeota* 31
- Thermotogae* 31
- tijeretas 95
- tolerancia al estrés 11
- trampas de Berlaiss-Turgen 91
- trampas pitfall 91, 117
- trampas Winkler 91
- Tremellogaster* 54, 64
- TSBF 79, 89, 91, 92, 107, 109, 116
- Ultisoles 18, 127
- Unidades Operacionales Taxonómicas 34
- uso del suelo 29-31, 116
 - cambio de 117, 131
- Uvá 16
- vegetación joven secundaria 93
- vegetación no herbácea 94
- Verrucomicrobia* 35-37
- versatilidad metabólica 29, 135
- Viscospora* sp. 53, 55
- Viscospora viscosum* 57
- Wasmannia* 107, 111
- WD272 31
- X. maltophilia* 32
- Xanthomonaceae* (*Frateuria* y *Dyella*) 32
- Xanthomonas* spp. 32
- yuca 45, 55, 61, 62, 131, 132
- zonas agrícolas 31
- α -amilasa termoestable 132
- α -amilasas 132

