

Micorrizas arbusculares asociadas a la especie en peligro de extinción *Gustavia romeroi* (Lecythidaceae)

Arbuscular mycorrhiza associated with *Gustavia romeroi* (Lecythidaceae), a species at risk of extinction

Fanery Santafe Pulgarín ¹, Raúl Posada Almanza ^{2*}

- Recibido: 19/Oct/2021
- Aceptado: 04/Abr/2023
- Publicación en línea: 03/Ago/2023

Citación: Santafe F, Posada R. 2024. Micorrizas arbusculares asociadas a la especie en peligro de extinción *Gustavia romeroi* (Lecythidaceae). *Caldasia* 46(1):45-58. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v46n1.98555>

ABSTRACT

Gustavia romeroi is an endemic species of Colombia that is endangered due to the conversion of forests into agricultural systems, deforestation, habitat fragmentation, and hunting of dispersing agents, whose edaphic interactions, essential for its conservation, are unknown. This study aimed to evaluate the degree of arbuscular mycorrhizal association of *G. romeroi*, some ecological interactions, and associated arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) morphospecies with respect to the age of the plant at different raining regimes. Seventy-two soil and root samples were taken from four diameter classes (seedling, juvenile, sapling, tree) in dry and rainy seasons to evaluate physicochemical variables, root colonization percentage, and mycorrhizal communities, which were analyzed using interaction networks and ecological attributes. Colonization ranged from 14.9 to 92.9%, with differences between diameter classes in the rainy season ($p = 0.0061$), higher in juveniles and saplings. Seventy-nine AMF morphospecies were recorded, mainly from the genera *Acaulospora* and *Glomus*. No differences in morphospecies composition were found between diameter classes in any season but between raining regimes ($p = 0.027$). The ecological interaction network showed particular morphospecies for raining regimes and diameter classes and revealed the formation of four modules. The symbiotic association of *G. romeroi* with AMF was demonstrated, besides ecological aspects such as the AMF morphospecies nesting and their modularity, which contributes to understanding the dynamics of species in their natural environment and the improvement of their conservation plans.

Keywords: AMF communities, conservation, ecological interaction, symbiotic association.

¹ Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Calle 65 No. 26-10, Manizales, Caldas, Colombia, fanerysantafe@gmail.com

² Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Calle 65 No. 26-10, Manizales, Caldas, Colombia, raul.posada@ucaldas.edu.co

* Autor para correspondencia.



RESUMEN

Gustavia romeroi es una especie endémica de Colombia que se encuentra en peligro de extinción por la conversión de bosques en sistemas agropecuarios, deforestación, fragmentación del hábitat y la caza de agentes dispersores, de la cual se desconocen sus interacciones edáficas siendo importantes para su conservación. El objetivo de este estudio fue evaluar el grado de asociación micorrízico arbuscular de *G. romeroi*, las interacciones ecológicas y morfoespecies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) asociadas respecto a la edad de la planta en diferentes épocas. Se tomaron 72 muestras de suelo y raíces de cuatro clases diamétricas (plántula, juvenil, arbolito, árbol) en época seca y lluviosa; las variables fisicoquímicas, porcentaje de colonización y las comunidades micorrízicas se analizaron mediante una red de interacción y atributos ecológicos. La colonización varió de 14,9 a 92,9 %, con diferencias entre clases diamétricas en época de lluvias ($p = 0,0061$), siendo mayor en juveniles y arbolitos. Se registraron 79 morfoespecies HMA principalmente de los géneros *Acaulospora* y *Glomus*. No se encontraron diferencias en la composición de morfoespecies entre clases diamétricas en ninguna época, pero si entre épocas ($p = 0,027$). La red de interacciones ecológicas mostró morfoespecies particulares para épocas y clases diamétricas y también la formación de cuatro módulos. Se demostró la asociación simbiótica de *G. romeroi* con HMA y aspectos ecológicos como el anidamiento de morfoespecies de HMA y su modularidad, lo cual contribuye a entender la dinámica de la especie en su entorno natural y al mejoramiento de los planes para su conservación.

Palabras clave: asociación simbiótica, comunidades de HMA, conservación, interacciones ecológicas.

INTRODUCCIÓN

El 90 % de las especies vegetales forman micorrizas (Ferlian *et al.* 2018), siendo las micorrizas arbusculares (MA) el tipo más común, el cual se establece con $\leq 80\%$ de las plantas terrestres (Wipf *et al.* 2019), debido a la adaptabilidad de los hongos de micorrízicos arbusculares (HMA) tanto a las condiciones ambientales como a su amplia gama de huéspedes (Rosendahl *et al.* 2009). Esta asociación puede generar ventajas a las plantas, tales como mejorar su crecimiento, su tolerancia al estrés, su resistencia a enfermedades (Chen *et al.* 2018), el uso de nutrientes del suelo y la respuesta a las limitaciones abióticas (Symanczik *et al.* 2018), como sequía, salinidad o poca disponibilidad de nutrientes, debido a una mejor adaptación o mejor suministro de agua y nutrientes a las plantas colonizadas (Lehnert *et al.* 2018).

Ecológicamente la micorriza arbuscular se considera funcionalmente redundante ya que, cuando los hongos son desarraigados del suelo, otras especies del mismo grupo con funciones similares pueden colonizar la planta (Gosling *et al.* 2016). Así mismo, otro factor que caracteriza los grupos de especies de HMA es la poca especialización (Govindan *et al.* 2020), es decir que se pueden asociar con una gran diversidad de especies de plantas. Además, en ocasiones se presenta un anidamiento de especies de HMA

(Atunnisa y Ezawa 2019) cuando hay interacción de especies especialistas con subconjuntos de grupos de especies generalistas (Bascompte *et al.* 2003).

Por otro lado, se conoce que la edad de las plantas es un factor determinante en la composición de la estructura de las comunidades de HMA (Lu *et al.* 2019). Autores como Rodríguez-Morelos *et al.* (2014), trabajando con *Swietenia macrophylla* King, reportan una mayor diversidad de HMA en plantas maduras debido a que la probabilidad de ser colonizado por una comunidad más diversa de HMA aumenta con el tiempo en que los árboles han estado en los ecosistemas naturales; sin embargo, no hay consenso ya que Chakraborty *et al.* (2016) evidenciaron una mayor diversidad de HMA en árboles jóvenes de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.

El grado de colonización micorrízico también es influenciado por la edad de la planta. Montañaño *et al.* (2001) hallaron que cuando aumentaba la edad de las plantas de maíz, el porcentaje de colonización por HMA disminuía, es decir, que se puede encontrar mayor colonización en plantas jóvenes, posiblemente porque cuando se encuentran en desarrollo son muy vulnerables al estrés abiótico (sequía, calor, falta de nutrientes), hasta que establecen un sistema de raíces profundas que les permite acceder a las reservas de agua subterráneas (Chen *et al.* 2018). Resultados similares han sido reportados en especies como *Eucalyptus*

viminalis Labill. y *Hevea brasiliensis* (de Mendonça Bellei et al. 1992, Chakraborty et al. 2016).

Las condiciones climáticas del entorno también afectan la colonización por HMA, Vieira et al. (2020) trabajando en un ecosistema tropical, encontraron una tasa de colonización mayor en época seca, contrario a lo indicado por Lara-Pérez et al. (2014), quienes trabajaron con un helecho arborescente encontraron mayor colonización en época lluviosa. Estas discrepancias pueden estar relacionados con las fluctuaciones en las épocas, la fenología de las plantas (Kowal et al. 2020) o quizás, con las especies vegetales.

Por otro lado, se conoce que la diversidad y el establecimiento de los HMA son influenciados por factores químicos del suelo como el contenido de materia orgánica, nitrógeno, fósforo, pH, factores físicos como la temperatura, la aireación, la textura (Smith y Read 2008) y condiciones ambientales como la época, siendo mayor la riqueza en época lluviosa (Lara-Pérez et al. 2014).

Gustavia romeroi S.A. Mori y García-Barr, llamada comúnmente chupo rosado, coco hediondo o mula muerta, es endémica de Colombia y se distribuye principalmente en el valle del Magdalena, desde los 200 hasta 500 m.s.n.m. (Mori y García-Barriga 1975). Pertenece a la familia Lecythidaceae, clase Magnoliopsida, orden Ericales. *Gustavia* es el segundo género con mayor número de especies (26) en Colombia, de las cuales siete se encuentran en peligro de extinción (EN), incluida *G. romeroi* (Celis, 2023). Por lo anterior, enfrenta un riesgo alto de extinción en estado de vida silvestre por la conversión de los bosques en sistemas agropecuarios, la deforestación, la fragmentación de su hábitat y la caza de agentes dispersores (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2012).

Dentro de la familia Lecythidaceae, Peña-Vanegas et al. (2006) han reportado a *Cariniana pyriformis* Miers en asociación micorrízica con HMA. En cuanto al género *Gustavia*, un estudio de Moreira et al. (1997) en la Amazonia central reporta a *G. elliptica* S.A. Mori sin asociación con HMA, desconociéndose más reportes. Los proyectos en pro de la conservación de *G. romeroi*, no han tenido en cuenta sus interacciones edáficas, a pesar de que conocer la interacción micorrízica de la especie a nivel de raíz y sus peculiaridades puede contribuir a mejorar la probabilidad de éxito de los planes para su conservación. El presente estudio buscó a) evaluar el grado de asociación micorrízica

arbuscular de *G. romeroi* en sus diferentes clases diamétricas; y b) determinar las especies de HMA que pueden estar involucradas en esta asociación y su interacción con las clases diamétricas, evaluando también la existencia de especialización o agrupación de los HMA que se asocian con *G. romeroi*, relacionados con las épocas y las clases diamétricas. Se hipotetiza que individuos de edad avanzada tendrán una menor colonización micorrízica y una mayor riqueza de HMA y se espera encontrar poca especialización en las comunidades de HMA y un anidamiento de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fase de campo

El estudio se realizó en el área de influencia del trasvase Manso, entre los límites de los municipios de Samaná y Norcasia (Caldas), en el corregimiento de Berlín. La zona de vida corresponde al bosque pluvial premontano. El área de muestreo se encuentra entre los 450-850 m.s.n.m., con 5500 mm anuales de precipitación promedio, distribuidos en un régimen de lluvias bimodal, con periodos seco entre diciembre-febrero y junio-agosto y lluvioso entre marzo-mayo y septiembre-noviembre (ISAGEN 2001). En esta zona se encuentren especies arbóreas como *Casearia* sp1, *Cupania* sp1, *Tectaria* sp1, *Vismia macrophylla* Kunth y *Vismia* sp1, especies sin registros de actividad micorrízica excepto algunas especies de *Casearia* y *Tectaria*. Los sitios de muestreo fueron La Mula (5°33' Norte, 74°52' Oeste), La Campiña (5°29' Norte, 74°54' Oeste) y Planes (5°33' Norte, 74°54' Oeste) (Fig. 1), sitios con la mayor cantidad de individuos de *Gustavia romeroi* de la zona.

Debido a la ausencia de clases diamétricas (CD) definidas para *Gustavia romeroi* previo al presente estudio, se definieron de forma similar a como Gonçalves de Oliveira et al. (2018) y Barbosa de Araújo et al. (2018) lo hicieron en bosques ombrófilos en Brasil. Cuatro clases diamétricas (CD) fueron establecidas basado en el diámetro a la altura del pecho (DAP), siguiendo los lineamientos de Sturges (1926) para definir rangos y número de CD: 1) plántulas (área basal ≤ 1 cm y altura $< 1,5$ m), 2) juveniles (DAP entre 1,1 y 5,9 cm y altura $> 1,5$ m), 3) arbolito (DAP entre 6 y 12,9 cm) y 4) árbol (DAP ≥ 13 cm). Se realizaron tres repeticiones para clase diamétrica en tres sitios de muestreo (La Mula, La Campiña y Planes) en época seca (agosto) y lluviosa (noviembre) del 2019, para un total de 72 muestras. De cada planta se tomaron raíces delgadas y una

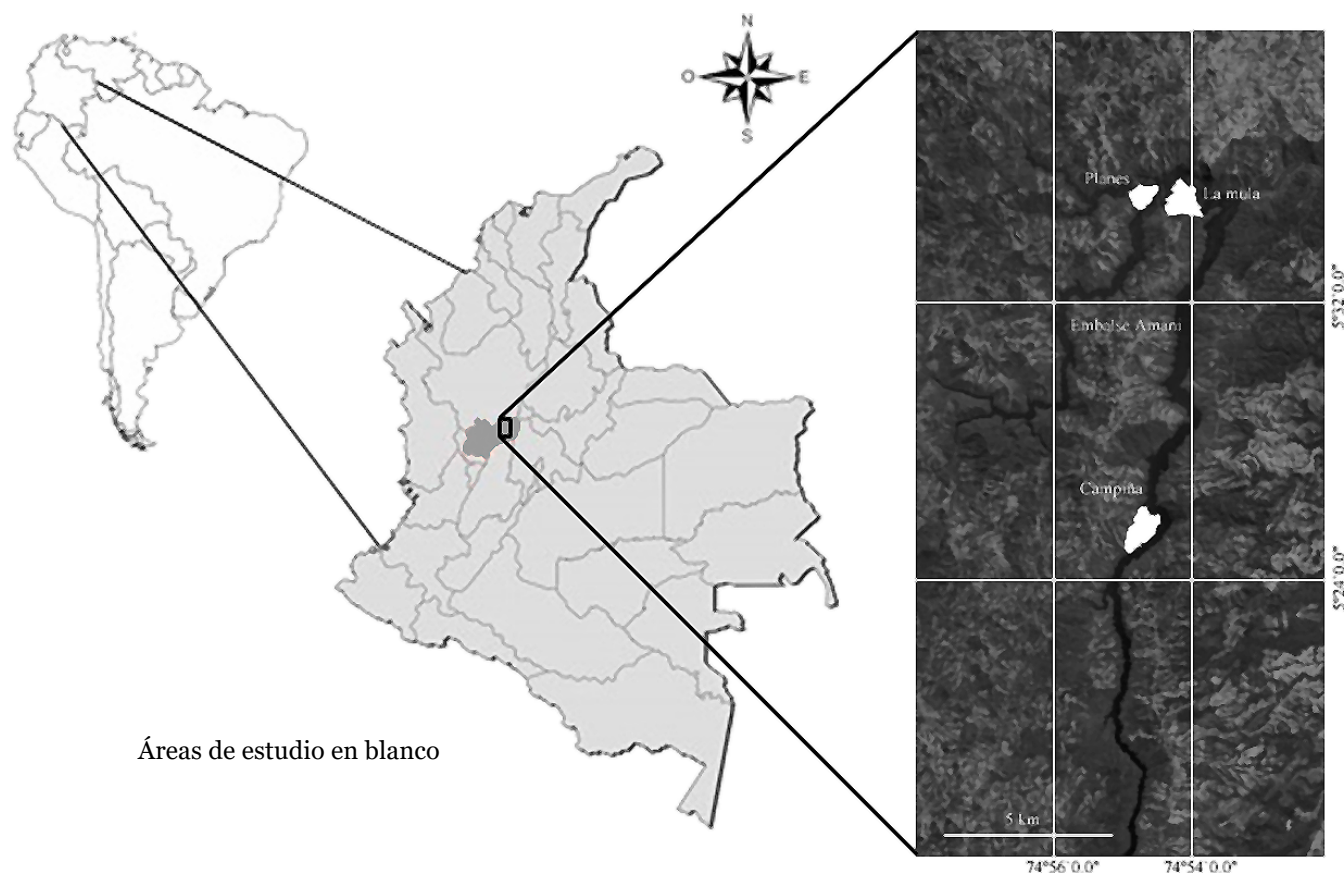


Figura 1. Área de estudio. Sector La Mula, La Campaña y Planes (Caldas, Colombia), área de influencia del trasvase Manso entre los límites de Samaná y Norcasia. La zona que rodea los sitios de muestreo corresponde al embalse Amani. Ilustrado por Raúl Posada y Fanery Santafé.

muestra compuesta de suelo alrededor de cada planta (tres puntos equidistantes al fuste de la planta < 20 cm). Las muestras fueron conservadas en bolsas de cierre hermético hasta su análisis en el laboratorio. Se envió una muestra de suelo (1 kg) por sitio de muestreo al Laboratorio de Química y Fertilidad de Suelos de la Universidad de Caldas, donde se siguieron las técnicas de ICONTEC para evaluar los contenidos de fósforo disponible mediante Bray II y cuantificación por colorimetría, nitrógeno y materia orgánica por oxidación húmeda y cuantificación por colorimetría, la materia orgánica fue transformada a carbono orgánico (CO) (Martínez *et al.* 2008). El aluminio se hizo mediante titulación, el pH en disolución de suelo 1:1 en agua y la humedad se cuantificó por diferencia de peso.

Fase de laboratorio

Las esporas fueron extraídas de acuerdo a Daniels y Skipper (1982), empleando 5 g de suelo, tamices de 600, 250, 125 y 45 μm , concentración de sacarosa al 70 %, y centrifugación a 3500 rpm durante 5 minutos. La extracción de las esporas se realizó en un estereoscopio Carl Zeiss mo-

delo STEMI 305 y se montaron en láminas portaobjetos, tiñéndolas con una mezcla de polivinil glicerol (PVGL) y reactivo de Melzer en proporción 1:1 (v/v) (Brundrett *et al.* 1996) para su posterior identificación.

Las esporas se identificaron a morfoespecie o a su categoría superior a partir de parámetros morfológicos de las esporas como: color de la spora y de la hifa de soporte, presencia o ausencia de escudo, número de paredes y capas, forma y unión de la hifa de soporte, presencia, ausencia y posición de septo, presencia de cicatrices, presencia de sáculo, ornamentaciones, esporas agrupadas o solitarias, tipo de agrupación y la reacción en Melzer, comparándolos con la información disponible en el International Culture Collection of Arbuscular y Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi - INVAM (<https://invam.wvu.edu/>) y con la colección de Glomeromycota del profesor Januż Blaskowski (www.zor.zut.edu.pl) como referentes mundiales.

Para el aclaramiento, las raíces se sumergieron en KOH 10 % (Phillips y Hayman 1970) y se autoclavarón por quince

horas ya que las raíces eran muy gruesas y oscuras, procedimiento que permitió visualizar las estructuras micorrízicas, posteriormente se llevaron al baño de maría en peróxido alcalino de amonio NH_4OH 0,5 % - H_2O_2 0,5 % (1:1) v/v (Kormanic y McGraw 1982) durante 20 min. Las raíces del primer muestreo se les adicionó HCl al 1 % y se tiñeron con tinta Shaeffer al 5 % en vinagre a 90°C por 1 minuto (Vierheilig *et al.* 1998), el exceso de colorante se retiró con agua y lactoglicerol puro. Finalmente, se realizaron montajes de diez fragmentos paralelos de raíz de 1 cm en un portaobjetos, y aquellos se prepararon con PVGL. Para la tinción de las raíces del segundo muestreo se siguió la metodología propuesta por Rodríguez *et al.* (2015) que fue consultada posteriormente debido a que se deseaba una mejor tinción para la óptima visualización de las estructuras micorrízicas.

La colonización se evaluó empleando un microscopio Leica ICC50 en 40x, en cada campo visual se indicó la presencia o no de alguna estructura micorrízica (arbusculo, vesícula o hifa) como indicativo de colonización. El cálculo del porcentaje de colonización se realizó mediante la siguiente fórmula: Colonización (%) = (C/T) x100, en donde (C) corresponde al número de campos colonizados por cualquier estructura de HMA y (T) al número total de campos observados (Sánchez de Prager *et al.*, 2010).

Análisis estadístico

El esfuerzo de muestreo se calculó mediante curva de acumulación de especies con 1000 permutaciones, bajo el modelo Chao 2 empleando Estimates 9.1.0. Se verificó la normalidad de datos (Shapiro-Wilk) y la homogeneidad de varianzas (Levene) en el software R 3.6.1. Para comparar la colonización entre épocas y entre clases diamétricas, se realizó un ANDEVA de dos vías. Para evaluar la interacción entre clases diamétricas y época, se realizó un ANDEVA factorial y separación de medias por Tukey con Infostat/E. Las diferencias en la composición de morfoespecies de HMA se analizaron mediante ANOSIM basada en Bray-Curtis en el programa PAST 3.17. Las tendencias de asociación de morfoespecies de HMA con las clases diamétricas y las épocas, se visualizaron mediante redes de interacciones ecológicas empleando Gephi 0.9.2 con distribución Yifan Hu y para evaluar atributos ecológicos se emplearon métricas como distribución de grado, modularidad (M) (Quambimo), anidamiento cuantitativo (WNO-DF) (Almeida-Neto y Ulrich 2011) y especialización (H_2) empleando el paquete BIPARTITE en R Studio 1.3.959, realizando 1000 permutaciones para obtener los modelos nulos.

RESULTADOS

La riqueza de HMA estimada por Chao 2 reveló que los muestreos representan el 74 % de la riqueza de los HMA. La tabla 1 muestra que los suelos donde crece *Gustavia romeroi* son ácidos (3,9-4), con alto contenido de aluminio (2,5-2,6 unidades) y bajos niveles de fósforo disponible (0,3-4,3 ppm). La relación carbono/nitrógeno indica una eficiente degradación.

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos de los suelos de la zona de estudio en época seca y lluviosa.

Época	H (%)	pH	Al (cmol/Kg)	P (mg/kg)	CO (%)	N (%)	C/N
Secas	23,2±1,4	3,9±0,1	2,6±0,5	0,3±0,3	8,5±1,1	0,6±0,05	15,2
Lluvias	31,3±0,8	4,0±0,2	2,5±0,9	4,3±2,8	8,3±0,4	0,6±0,02	15

H: humedad; Al: aluminio; CO: carbono orgánico; P: fósforo disponible; N: nitrógeno.

Se registraron 79 morfoespecies de HMA (Tabla 2), registrando mayor riqueza en época lluviosa (68), que en época seca (36). Las familias mejor representadas fueron Acaulosporaceae y Glomeraceae con el 48,9 % y 42,2 % de morfoespecies, respectivamente. El mayor número de morfoespecies encontradas pertenecen a los géneros *Acaulospora* (36) y *Glomus* (26), seguido de *Claroideoglomus* (5), *Rhizoglomus* (4), *Funneliformis* (2). *Dominikia*, *Intraspora*, *Kuklospora*, *Simiglomus*, *Rhizophagus* y *Septoglomus* presentaron solo una morfoespecie. Los géneros más frecuentes fueron *Acaulospora* y *Glomus*, que se registraron tanto en época seca como lluviosa. Los géneros *Intraspora* y *Simiglomus* se encontraron solo en época seca, mientras *Dominikia* y *Kuklospora* solo durante las lluvias (Tabla 2).

Sin importar la época, lo géneros *Acaulospora*, *Glomus* y *Claroideoglomus* fueron los más comunes entre las clases diamétricas, registrando en época seca la mayor riqueza en plantas juveniles con 22 morfoespecies y en árboles con 20 morfoespecies. En época lluviosa también predominó el género *Rhizophagus* entre las clases diamétricas y se registró la mayor riqueza de HMA en arbolitos con 41 morfoespecies y en árboles con 36 morfoespecies. El ANOSIM basado en presencia - ausencia indicó ausencia de diferencias en la composición de morfoespecies entre las clases diamétricas en época seca ($R_{ANOSIM} = 0,01$, $p > 0,05$) o lluviosa ($R_{ANOSIM} = - 0,018$, $p > 0,05$), y diferencias mínimas entre épocas ($R_{ANOSIM} = 0,165$, $p = 0,027$).

Tabla 2. Morfoespecies de HMA identificadas en suelo rizosférico de *Gustavia romeroi* en las diferentes clases diamétricas en época seca y lluviosa. Grado del análisis de redes de interacción ecológica.

Morfoespecies	AS ^κ	BS ^κ	CS ^κ	DS ^κ	AL ^{ff}	BL ^ϑ	CL ^ϑ	DL ^Δ	Grado*
<i>Acaulospora alpina</i> Oehl, Sýkorová y Sieverd.		x							1
<i>Acaulospora bireticulata</i> F.M. Rothwell y Trappe		x		x			x		3
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. y Trappe.				x			x		2
<i>Acaulospora mellea</i> Spain y N.C. Schenck.	x	x	x	x	x	x	x	x	8
<i>Acaulospora</i> sp01	x		x						2
<i>Acaulospora</i> sp21			x						1
<i>Acaulospora</i> sp46				x			x	x	3
<i>Acaulospora</i> sp05	x	x							2
<i>Acaulospora</i> sp53	x	x		x		x		x	5
<i>Acaulospora</i> sp20				x					1
<i>Claroideoglossum</i> sp02	x	x	x	x		x		x	6
<i>Funelliformis</i> sp06		x				x			2
<i>Glomus brohultii</i> R.A. Herrera, Ferrer y Sieverd.	x	x	x	x	x	x	x	x	8
<i>Glomus rubiforme</i> (Gerd y Trappe) R. T. Almeida y N.C. Schenck.				x			x		2
<i>Glomus pallidum</i> I.R. Hall		x							1
<i>Glomus</i> sp26		x	x	x					3
<i>Glomus</i> sp29	x	x	x	x	x	x	x	x	8
<i>Glomus</i> sp03	x	x	x	x					4
<i>Glomus</i> sp39	x	x	x	x	x	x	x	x	8
<i>Glomus taiwanense</i> (C.G. Wu y Z.C. Chen) R.T. Almeida y N.C. Schenck.		x							1
<i>Intraspora</i> sp01				x					1
<i>Rhizoglossum</i> sp06				x	x				2
<i>Simiglomus</i> sp02	x			x					2
<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff y Bloss.		x			x	x	x	x	5
<i>Acaulospora</i> sp10					x		x	x	3
<i>Acaulospora</i> sp20					x				1
<i>Acaulospora</i> sp21					x				1
<i>Acaulospora</i> sp22					x		x	x	3

(Continúa)

Morfoespecies	AS ^x	BS ^x	CS ^x	DS ^x	AL ^{ff}	BL ²	CL ²	DL ^Δ	Grado*
<i>Acaulospora</i> sp04					x			x	2
<i>Acaulospora</i> sp51		x			x	x	x	x	5
<i>Acaulospora</i> sp55					x			x	2
<i>Acaulospora</i> sp56		x			x	x			3
<i>Acaulospora</i> sp07					x	x			2
<i>Claroideoglossum</i> sp08					x				1
<i>Funelliformis</i> sp07					x				1
<i>Glomus</i> sp11					x		x		2
<i>Glomus</i> sp58	x				x		x		3
<i>Rhizoglossum</i> sp07					x				1
<i>Acaulospora capsicula</i> Błaszk.						x			1
<i>Acaulospora myriocarpa</i> (Spain, Sieverd. y N.C. Schenck) Oehl, G.A. Silva, B.T. Goto y Sieverd							x		1
<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. y S. Toro						x	x		2
<i>Acaulospora</i> sp33						x	x		2
<i>Acaulospora</i> sp08					x	x	x	x	4
<i>Acaulospora</i> sp80							x	x	2
<i>Acaulospora</i> sp85							x		1
<i>Claroideoglossum walkeri</i> (N.C. Schenck y G.S. Sm.) C. Walker y A. Schussler							x		1
<i>Dominikia aurea</i> (Oehl y Sieverd.) Błaszk., Chwat, G.A. Silva y Oehl						x	x		2
<i>Glomus flavisporum</i> (M. Lange y E.M. Lund) Trappe y Gerd.	x	x	x	x	x	x	x	x	8
<i>Glomus magnicaule</i> I.R. Hall							x		1
<i>Glomus</i> sp15						x			1
<i>Glomus</i> sp23							x		1
<i>Glomus</i> sp32					x	x	x		3
<i>Glomus</i> sp40							x		1
<i>Glomus</i> sp43							x		1
<i>Glomus</i> sp62					x	x	x		3
<i>Glomus</i> sp77						x			1
<i>Glomus</i> sp09				x		x	x		3

(Continúa)

Morfoespecies	AS ^x	BS ^x	CS ^x	DS ^x	AL ^{ff}	BL [≅]	CL [≅]	DL ^Δ	Grado*
<i>Septoglomus viscosum</i> T.H. Nicolson) C. Walker, D. Redecker, Stiller y A. Schüßle.							x		1
<i>Rhizoglomus fasciculatus</i> Sieverd., G.A. Silva y Oehl.						x			1
<i>Rhizophagus</i> sp02				x	x	x	x	x	5
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe y Gerd.								x	1
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain y N.C. Schenck			x	x	x			x	4
<i>Acaulospora paulinae</i> Błaszk.						x		x	2
<i>Acaulospora</i> sp18								x	1
<i>Acaulospora</i> sp09	x	x			x	x	x	x	6
<i>Acaulospora</i> sp06		x		x	x	x	x	x	6
<i>Acaulospora</i> sp81							x	x	2
<i>Acaulospora</i> sp87								x	1
<i>Acaulospora</i> sp88								x	1
<i>Claroideoglomus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walke y Schuessler					x	x	x	x	4
<i>Claroideoglomus</i> sp10	x				x	x	x	x	5
<i>Glomus sinuosum</i> (Gerd. y B.K. Bakshi) R.T. Almeida y N.C. Schenck.								x	1
<i>Glomus</i> sp01						x	x	x	3
<i>Glomus</i> sp53							x	x	2
<i>Glomus</i> sp55								x	1
<i>Glomus</i> sp56							x	x	2
<i>Glomus</i> sp65		x			x	x	x	x	5
<i>Kuklospora</i> sp02								x	1
<i>Rhizoglomus</i> sp11				x	x	x		x	4

Convenciones: A: Plántula, B: Juvenil, C: Arbolito, D: Árbol; S: Secas, L: Lluvias.

^x Categorías clase-época que hasta *Simiglomus* sp02 conforman el plot 1.

^{ff} Categorías clase-época que desde *Acaulospora delicata* a *Rhizoglomus* sp07 conforman el plot 2

[≅] Categorías clase-época que desde *Acaulospora capsicula* a *Rhizophagus* sp02 conforman el plot 3

^Δ Categorías clase-época que desde *Acaulospora elegans* conforman el plot 4

* Indica la cantidad de asociaciones o interacciones clase-época para cada morfoespecie de hongo.

La colonización varió entre 14,9-92,9 %, y solo se encontraron diferencias de colonización entre clases diamétricas en lluvias (Tabla 3), siendo mayor la colonización en ju-

veniles y arbolitos. Entre épocas no se encontraron diferencias de colonización y tampoco se encontró interacción entre época y clase diamétrica $p > 0,05$ (Tabla 3).

Tabla 3. Media \pm error estándar del porcentaje de colonización por HMA en raíces de *Gustavia romeroi* por clase diamétrica para cada época. Pruebas estadísticas entre clases diamétricas, entre épocas y para la interacción entre época y clase diamétrica.

Interacciones	Porcentaje de colonización de raíces				Prueba estadística
	Plántula	Juvenil	Arbolito	Arbol	
Seca	41,8 \pm 6,0a	48,0 \pm 6,2a	52,3 \pm 6,7a	51,6 \pm 6,90a	$F_3 = 0,54$, $p = 0,64$
Lluviosa	40,0 \pm 5,5a	63,3 \pm 5,6b	64,7 \pm 5,70b	57,1 \pm 3,2ab	$F_3 = 4,96$, $p = 0,0061$
Entre épocas					$F_1 = 3,62$, $p = 0,061$
Época x clase diamétrica					$F_3 = 0,865$, $p = 0,464$

Filas con la misma letra representan promedios estadísticamente similares de acuerdo a Tukey.

En las redes de interacción ecológica se encontró que la distribución por grado mostró una separación de épocas (lluvias y secas) en diferentes extremos de la figura, así como morfoespecies centrales comunes para varias clases diamétricas y épocas (Fig. 2). En cuanto al número de interacciones o asociaciones, solo el 9,9 % de las morfoespecies (8/79) son las más comúnmente asociadas a las diferentes clases diamétricas de *Gustavia romeroi*; dentro de estas ocho morfoespecies están: *Acaulospora mellea*, *Glomus brohultii*, *G. flavisporum*, *Glomus* sp. 29 y *Glomus* sp. 39 las cuales tuvieron ocho interacciones, y *Claroideoglomus* sp. 2, *Acaulospora* sp. 6 y *Acaulospora* sp. 9 que tuvieron seis interacciones; el resto de las morfoespecies se encontraron heterogéneamente distribuidas (Tabla 2).

BIPARTITE mostró una modularidad superior al modelo nulo ($M = 0,276$, $p = 0,007$), demostrando la existencia de los módulos (Tabla 2). Se encontró que no hay una especialización de las morfoespecies ($H_2 = 0,273$) pero si animamiento ($WNODF = 22,814$, $\mu = 0,143$, $p = 0,000$); esto indica que dentro del grupo de morfoespecies de HMA que se asocian con los diferentes estados de desarrollo de *Gustavia romeroi* y épocas de muestreo hay preferencia de algunas morfoespecies de HMA por grupos clase-época (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Según el modelo Chao 2 se obtuvo el 74 % de las morfoespecies esperadas, suficiente para representar la composición de las comunidades de HMA. Este modelo que ha sido aplicado en otros estudios de HMA sobre diversidad (Lara-Pérez *et al.* 2014, Hernández-Zamudio *et al.* 2018), ha mostrado la presencia de especies raras o poco frecuentes

y su integración en las comunidades de HMA en ambientes particulares como los ecosistemas tropicales.

Los bajos niveles de fósforo disponible (< 15 ppm), acompañado al carácter muy fuertemente ácido del suelo (4,6-5,0) y un alto contenido de aluminio (2,6 cmol/kg) sin variación entre épocas en ninguna de estas variables, crean un ambiente limitante para el desarrollo de muchas especies vegetales, pero adecuado para que *Gustavia romeroi* pueda establecer asociación con HMA. La acidez, además de afectar a las plantas, tiene influencia tanto en la solubilidad del fósforo como en la abundancia de los HMA (Porter *et al.* 1987), siendo un factor que actúa en la selección a favor de especies de HMA en suelos ácidos con pH entre 5,9 y 6 sobre *Glomus macrocarpum* Tul. y C. Tul., *Glomus indicum* Blaszk., Wubet & Harikumar y especies del género *Funneliformis* (Bainard *et al.* 2014).

La relación carbono/nitrógeno de 15,2 y 15,0 en la época seca y de lluvias, respectivamente, se encuentra dentro de los rangos óptimos en el que ocurre una mineralización neta del nitrógeno (Hadas *et al.* 2004). Se obtuvieron valores de nitrógeno (N) entre 0,46 y 0,65 %, relacionados con bajas tasas de colonización en las plántulas, ya que los altos niveles de N total ($> 0,2$ %) en el suelo disminuyen la formación de micorrizas, por ende la tasa de colonización de raíces y la densidad de esporas (Lin *et al.* 2020).

Las 79 morfoespecies de HMA encontradas no se aleja mucho de los reportes en algunos estudios recientes, que encontraron 39 especies en diferentes ecosistemas en el sureste de Chile (Castillo *et al.* 2006), 61 en Europa central (Oehl *et al.* 2010), 85 en Apia-Risaralda (Colombia), Xalapa, Coatepec y Teocelo en el estado de Veracruz, México (Posada *et al.* 2018) y 58 en Cundinamarca, Antioquia y

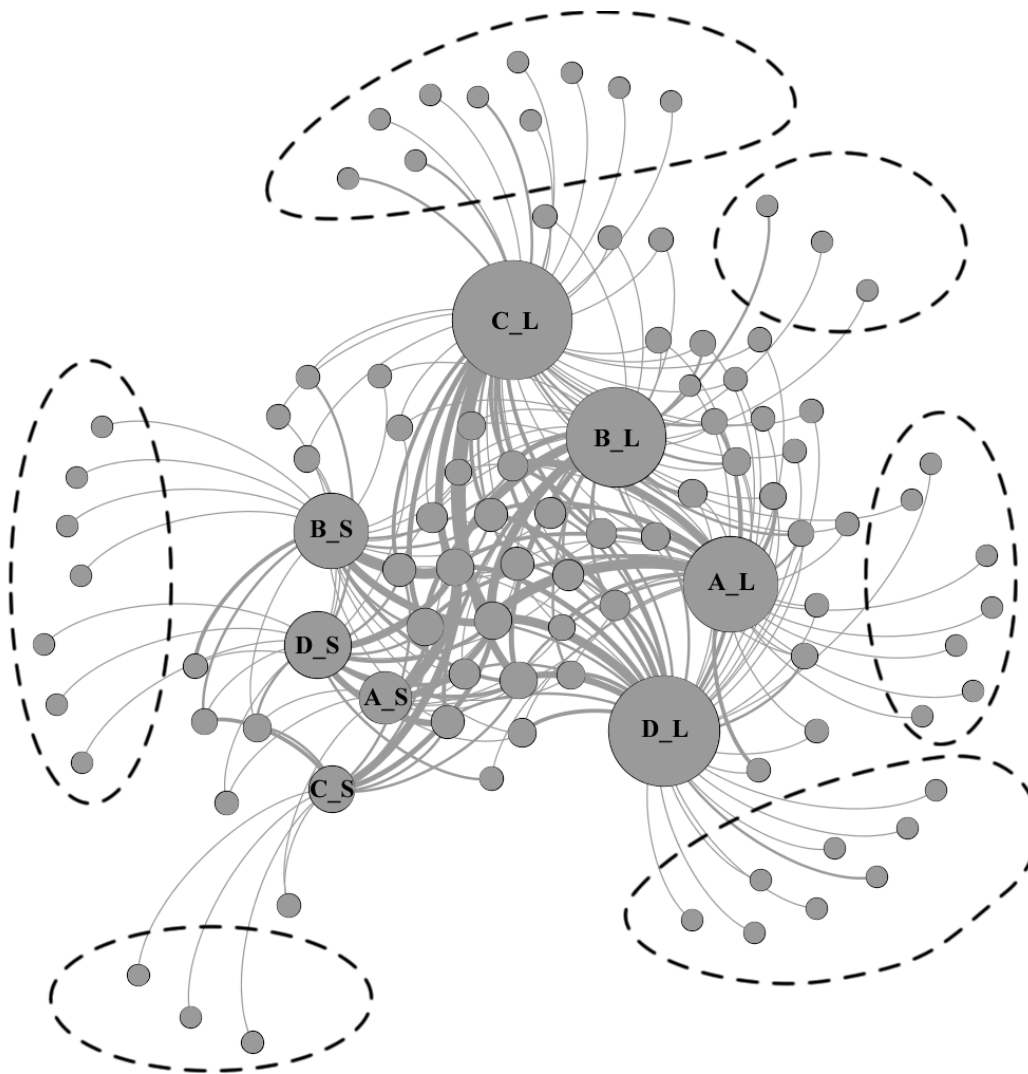


Figura 2. Red de interacción ecológica con distribución por grado. Los círculos con letras corresponden a las clases diamétricas A: Plántulas, B: Juveniles, C: Arbolito, D: Árbol. Las épocas se asocian con la clase diamétrica luego del “_”, L: Lluvias, S: Secas. Los círculos pequeños corresponden a las morfoespecies de HMA; el tamaño de los círculos corresponde al grado de asociación, entre más grande mayor grado, los centrales corresponden a entre seis y ocho grados, los laterales rodeados por línea discontinua a uno.

Magdalena en Colombia (Mahecha-Vásquez *et al.* 2017). Los géneros *Acaulospora*, *Claroideoglossum*, *Dominikia*, *Funnelliformis*, *Glomus* y *Rhizophagus* han sido previamente reportados por Hernández-Zamudio *et al.* (2018) y géneros como *Simiglomus*, *Intraspora*, *Kuklospora* y *Rhizoglossum* han sido reportados por varios autores en regiones tropicales (Mahecha-Vásquez *et al.* 2017, Marinho *et al.* 2018). El hecho de que en este estudio los géneros *Acaulospora* y *Glomus* fueron los más comunes, tanto en época seca como lluviosa, y entre clases diamétricas es debido a que conforman el mayor número de especies de HMA actualmente. En el estudio de Bonfim *et al.* (2016) reportan la predominancia de estos géneros en la región

de Picinguaba y Santa Virginia en el estado de São Paulo (Brasil).

En época seca la mayor riqueza de HMA se obtuvo en juveniles (22) y árboles (20), mientras en época lluviosa fue en arbolitos (41) y árboles (36). Este resultado muestra una asociación de la riqueza con la madurez de las plantas debido a que cuando los árboles han estado más tiempo en los ecosistemas naturales, la posibilidad de ser colonizado por una comunidad más diversa de propágulos de HMA puede aumentar (Rodríguez-Morelos *et al.* 2014). Esto se ha mostrado con abetos, donde individuos con mayor edad pueden funcionar como ejes o centros de actividad “hub”

de redes de micorrizas, importante para aportar a la conservación, regeneración y restauración de los bosques (Simard 2009). Estos resultados también se asemejan a los obtenidos por Rodríguez-Morelos *et al.* (2014) con *Swietenia macrophylla* King en un bosque húmedo tropical, donde encontraron una mayor diversidad de especies de HMA asociados en plantas maduras en comparación con las plántulas.

Las diferencias en la composición de morfoespecies entre épocas, evidenciadas en la distribución por grado (Fig. 2) y por el ANOSIM, concuerdan con el estudio de Alves *et al.* (2015) en el que la composición de especies de HMA en una región tropical (Mataraca-Brasil) difirió entre época seca y lluviosa. La riqueza de HMA en la época lluviosa (68) fue casi el doble de la época seca (36), debido a que las esporas pueden ser fácilmente transportadas por el agua (Warner *et al.* 1987), inundando los suelos donde pueden permanecer viables (Ramos-Zapata *et al.* 2011). Estos datos coinciden con los de Lara-Pérez *et al.* (2014), quienes demostraron en Veracruz - México que la riqueza y diversidad de las comunidades de HMA están positivamente correlacionadas con las lluvias. Sin embargo, estudios como el de Bonfim *et al.* (2016), evaluando siete especies arbóreas, sugieren que para esta especie, la época no influyó en la riqueza de especies de HMA. Estas diferencias pueden estar relacionadas con el nivel de intensidad y duración de la luz del día, las características morfo-fisiológicas de la planta huésped y la diferencia en la dinámica de esporulación de cada especie (Oehl *et al.* 2009).

La similitud en la composición de morfoespecies de HMA en las clases diamétricas para ambas épocas es de esperarse, dado que se trata de una única especie vegetal. Sin embargo, en una misma época, las morfoespecies “especialistas” de HMA imprimen pequeñas diferencias que se evidencian en la modularidad y el anidamiento entre clases diamétricas sin mayores variaciones en la composición general de las especies, ampliando lo declarado por Lu *et al.* (2019), en donde la composición de HMA varía con el estado de desarrollo de la planta.

El hecho de que la colonización de raíces de *Gustavia romeroi* no difirió entre épocas, indica que posiblemente la planta no requiere de la asociación para soportar el déficit hídrico, y/o quizás el alto contenido de carbono orgánico en el suelo amortigua los efectos de la sequía. Sin embargo, el incremento en estos niveles solo en juveniles y arbolitos

en época lluviosa (Tabla 3), posiblemente se asocie a la fisiología de la planta ya que los estados más fuertes y activos como los juveniles y adultos jóvenes quizás sean los de mayor fructificación, la cual se da a inicios de la estación húmeda (Mori y Kallunki 1976), cuando hay mayores niveles de colonización; sin embargo, su confirmación requiere estudios más detallados y específicos. Estos resultados concuerdan con los de Mendonça Bellei *et al.* (1992), quienes estudiaron 28 plantaciones de *Eucalyptus viminalis* de dos a quince meses de edad en Santa Catarina (Brasil), y con Chakraborty *et al.* (2016), quienes investigaron tres plantaciones de caucho de diferentes edades en el Noreste de India, ambos estudios evidenciaron una mayor colonización de raíces por HMA en plantas jóvenes.

La comunidad de HMA asociada a *Gustavia romeroi* formó cuatro módulos o agrupamientos, uno de ellos correspondiente a todas las clases diamétricas en época seca (S), confirmando que para esta época se tiene la misma composición. En lluvias (L) se forman tres módulos, juvenil (BL) y arbolito (CL) en uno solo, los cuales son estados intermedios con un mayor porcentaje de colonización; plántulas (AL) y árboles (DL) se encuentran en módulos independientes, donde la mayoría de las morfoespecies (48/68) son exclusivas de una o dos clases diamétricas, confirmando un anidamiento donde hay preferencias de morfoespecies como *Dominikia aurea*, *Acaulospora reh-mii* y *A. myriocarpa* hacia algunas clases diamétricas en época lluviosa. De lo anterior, se confirma con especies morfológicamente identificadas, lo declarado por Montesinos-Navarro *et al.* (2012) con técnicas moleculares, respecto a la modularidad y el anidamiento existente entre HMA y las especies de plantas sobre el ensamblaje de las comunidades. Por lo tanto, la modularidad demostrada implica que las especies pueden formar agrupaciones, de tal manera que subconjuntos de especies débilmente interrelacionados están fuertemente conectados internamente (Olesen *et al.* 2007), y el anidamiento demostró la interacción de las especies especialistas con subconjuntos de especies generalistas. El anidamiento y la modularidad se evidencian como peculiaridades de la estructura de las comunidades de HMA asociadas a *G. romeroi*.

CONCLUSIONES

Este es el primer estudio que informa sobre la asociación simbiótica de *Gustavia romeroi* con hongos micorrízicos arbusculares en condiciones naturales, con valores de co-

lonización entre 14,9-92,9 % en diferentes épocas y etapas de su desarrollo vegetal, encontrando mayor riqueza de HMA en individuos adultos en época lluviosa indicando que posiblemente funcionen como centros de acumulación o acopio de especies de HMA, ya que los árboles adultos son lo que más se asocian con las diferentes especies de estos hongos, los cuales, a su vez, tienden a asociarse con estos estadios de desarrollo, pudiendo contribuir con el establecimiento de plántulas de *G. romeroi* cercanas y aportando a la conservación de esta especie en la zona. A pesar de que muchas morfoespecies de HMA se comportan como generalistas, en el sistema de *G. romeroi* las comunidades de estos hongos forman varios módulos de morfoespecies distintivos en época de lluvias y actúan como un solo módulo en época seca; al interior de estos módulos se encuentra una especificidad de las comunidades a establecer asociaciones con clases diamétricas-épocas específicos. La edad de las plantas y el régimen de lluvia influyen tanto en el nivel de colonización como en la organización modular de especies de HMA que se asocian con *G. romeroi* y queda por establecerse si lo mismo ocurre con otras especies vegetales.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

FSP diseño, toma de datos, análisis y escritura del documento; RHPA concepción, diseño, toma de datos, análisis y escritura del documento.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la empresa ISAGEN por el financiamiento de este proyecto realizado como trabajo de grado del primer autor, que hace parte del proyecto titulado “Implementación y seguimiento del plan de restauración ecológica y del plan de conservación para la especie *Gustavia romeroi* S.A. Mori & García-Barr en el trasvase Manso (Caldas, Colombia)” convenio 33/75 entre la Universidad de Caldas e ISAGEN. Declaramos que no existen conflictos de intereses.

LITERATURA CITADA

Almeida-Neto M, Ulrich W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ. Model. Softw.* 26(2):173–178. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>

- Alves DK, Paiva F, Costa IE, Gomes R, Oehl F, Alves G, Tibúrcio UM, Costa L. 2015. The community of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and revegetated coastal areas (Atlantic Forest) in northeastern Brazil. *Biodivers. Conserv.* 24(9): 2213–2226. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0968-7>
- Atunnisa R, Ezawa T. 2019. Nestedness in Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in a Volcanic Ecosystem : Selection of Disturbance-tolerant Fungi along an Elevation Gradient. *Microb. Environ.* 34(3):327–333. doi: <https://doi.org/10.1264/jsm2.ME19073>
- Bainard LD, Bainard JD, Hamel C, Gan Y. 2014. Spatial and temporal structuring of arbuscular mycorrhizal communities is differentially influenced by abiotic factors and host crop in a semi-arid prairie agroecosystem. *FEMS Microbiol. Ecol.* 88(2):333–344. doi: <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12300>
- Barbosa de Araújo LH, Almeida F, da Silva JA, Costa da Nóbrega C, Alves CH. 2018. Spatial Distribution and Diametric structure of tree species in a dense Ombrophilous forest in Rio Grande do Norte, Brazil. *J. Exp. Agric. Int.* 28(2): 1–10. <https://doi.org/10.9734/jeai/2018/42105>
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100(16): 9383–9387. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bonfim JA, Figueidero RL, Gumiere T, Colombo D, Oehl F, Nogueira EJB. 2016. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in a Brazilian Atlantic Forest Toposequence. *Microb. Ecol.* 71(1):164–177. doi: <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0661-0>
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N. 1996. Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. Canberra: ACLAR Monograph.
- Castillo CG, Borie F, Godoy R, Rubio R, Sieverding E. 2006. Diversity of mycorrhizal plant species and arbuscular mycorrhizal fungi in evergreen forest, deciduous forest and grassland ecosystems of Southern Chile. *J. Appl. Bot. Food Qual.* 80(1):40–47.
- Celis M. 2023. *Gustavia*. En Bernal R, Gradstein SR, Celis M, editores. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Chakraborty K, Sinha S, Debnath A, Roy DA, Saha AK, Das P. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization in three different age groups of rubber plantations in Tripura, North-East India. *Plant Pathol. Quar.* 6(2):122–131. doi: <https://doi.org/10.5943/ppq/6/2/2>
- Chen M, Arato M, Borghi L, Nouri E, Reinhardt D. 2018. Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi - from ecology to application. *Front. Plant Sci.* 9(1270): 1–14. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01270>
- Daniels BA, Skipper, HA. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck NC, editor. *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*.

- Saint Paul, Estados Unidos: American Phytopathological Society. p. 29-35.
- Bellei M, Garbaye J, Gil M. 1992. Mycorrhizal succession in young *Eucalyptus viminalis* plantations in Santa Catarina (southern Brazil). *For. Ecol. Manage.* 54(1-4):205-213. doi: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90013-9](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90013-9)
- Ferlian O, Biere A, Bonfante P, Buscot F, Eisenhauer N, Fernandez I, Hause B, Herrmann S, Krajinski-Barth F, Meier IC, Pozo MJ, Rasmann S, Rillig MC, Tarkka MT, van Dam NM, Wagg C, Martinez-Medina A. 2018. Growing Research Networks on Mycorrhizae for Mutual Benefits. *Trends Plant Sci.* 23(11):975-984. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.08.008>
- Gonçalves de Oliveira TW, Schmitz R, Zea JD, Dalla AP, Sanquetta CR. 2018. Behavior of the diametric distribution of ecological groups in a Mixed Ombrophilous Forest fragment. *Floresta* 48(3): 413-424. doi: <https://doi.org/10.5380/rev.v48i3.56466>
- Gosling P, Jones J, Bending GD. 2016. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management. *Mycorrhiza*. 26(1):77-83. doi: <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0651-6>
- Govindan M, Rajeshkumar PP, Yamini CK, Mohamed M, Rashmi CR, Nair AB. 2020. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Status of Mango (*Mangifera indica*) Cultivars Grown in Typic Quartzipsamments Soil. *Agric. Res.* 9(2):188-196. doi: <https://doi.org/10.1007/s40003-019-00432-8>
- Hadas A, Kautsky L, Goek M, Kara EE. 2004. Rates of decomposition of plant residues and available nitrogen in soil, related to residue composition through simulation of carbon and nitrogen turnover. *Soil Biol. Biochem.* 36(2):255-266. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.012>
- Hernández-Zamudio G, Sáenz-Mata J, Moreno-Reséndez A, Castañeda-Gaytán G, Ogaz A, Carballar-Hernández S, Hernández-Cuevas L. 2018. Dinámica de la diversidad temporal de los hongos micorrícicos arbusculares de *Larrea tridentata* (Sesse & Mocino ex DC) Coville en un ecosistema semiárido. *Rev. Argent. Microbiol.* 50(3):301-310. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ram.2017.07.007>
- ISAGEN 2001. Diseño de rescate de flora terrestre: actualización de la información florística en el área de influencia de la Central Hidroeléctrica La Miel I. Norcasia, Fundación Convida.
- Kormanik PP, McGraw, AC. 1982. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. En: Schenck NC, editor. *Methods and principles of mycorrhizal research*. Saint Paul, Estados Unidos: American Phytopathological Society. p. 37-45.
- Kowal J, Arrigoni E, Serra J, Bidartondo M. 2020. Prevalence and phenology of fine root endophyte colonization across populations of *Lycopodiella inundata*. *Mycorrhiza*. 30(5):577-587. doi: <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00979-3>
- Lara-Pérez LA, Noa-Carrazana JC, Hernández-González S, Alarcón-Gutiérrez E, Sánchez-Velásquez LR, Zulueta-Rodríguez R, Lara-Capistrán L, Andrade-Torres A. 2014. Diversity and colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in the tree fern *Alsophila firma* in rainy and dry season. *Symbiosis*. 62(3):143-150. doi: <https://doi.org/10.1007/s13199-014-0279-x>
- Lehnert H, Serfling A, Friedt W, Ordon F. 2018. Genome-wide association studies reveal genomic regions associated with the response of wheat (*Triticum aestivum* L.) to mycorrhizae under drought stress conditions. *Front. Plant Sci.* 9(1728):1-24. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01728>
- Lin C, Wang Y, Liu M, Li Q, Xiao W, Song X. 2020. Effects of nitrogen deposition and phosphorus addition on arbuscular mycorrhizal fungi of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*). *Sci. Rep.* 10(12260). doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69213-6>
- Lu N, Xu X, Wang P, Zhang P, Ji B, Wang X. 2019. Succession in arbuscular mycorrhizal fungi can be attributed to a chronosequence of *Cunninghamia lanceolata*. *Sci. Rep.* 9(18057). doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54452-z>
- Mahecha-Vásquez G, Sierra S, Posada R. 2017. Diversity indices using arbuscular mycorrhizal fungi to evaluate the soil state in banana crops in Colombia. *Appl. Soil Ecol.* 109:32-39. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.09.017>
- Marinho F, da Silva IR, Oehl F, Maia LC. 2018. Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. *Sydowia*. 70:107-127. doi: <https://doi.org/10.12905/0380.sydowia70-2018-0107>
- Martínez E, Fuentes JP, Acevedo E. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *R. C. Suelo Nutr. Veg.* 8(1):68-96. doi: <https://doi.org/10.4067/S0718-27912008000100006>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. 2012. Política nacional para la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos (PNGIBSE). [Revisada el: 3 de Mayo de 2019]. <https://www.minambiente.gov.co/>
- Montaño NM, Quiróz V, Cruz-flores G. 2001. Colonización micorrízica arbuscular y fertilización mineral de genotipos de maíz y trigo cultivados en un Andisol. *Terra*. 19(4): 337-344.
- Montesinos-Navarro A, Segarra-Moragues J, Valiente-Banuet A, Verdú M. 2012. The network structure of plant – arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 194(2):536-547. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04045.x>
- Moreira FW, de Oliveira L, Becker P. 1997. Ausência de micorrizas vesículo-arbusculares efetivas em *Lecythidaceas* numa área de floresta primária da Amazônia Central. *Acta Amaz.* 27(1):3-8. doi: <https://doi.org/10.1590/1809-43921997271008>
- Mori SA, Kallunki JA. 1976. Phenology and Floral Biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in Central Panama. *Biotropica*. 8(3):184-192. doi: <https://doi.org/10.2307/2989684>
- Mori S, García-Barriga H. 1975. A new Colombian Species of *Lecythidaceae* A new Colombian Species of *Lecythidaceae*. *Caldasia*. 11(53):51-54.
- Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M, Sieverding E. 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biol. Biochem.* 42(5):724-738. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>

- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Wiemken A, Boller T. 2009. Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134(3-4):257-268. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.07.008>
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS.* 104(50):19891-19896. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Peña-Vanegas CP, Cardona GI, Mazorra A, Arguellez JH, Arcos AL. 2006. Micorrizas arbusculares de la Amazonia colombiana catálogo ilustrado. Primera edición. Leticia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI).
- Phillips JM, Hayman DS. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55(1):158-161. doi: [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Porter WM, Robson AD, Abbott LK. 1987. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *J. Appl. Ecol.* 24(2): 659-662. doi: <https://doi.org/10.2307/2403901>
- Posada RH, de Prager M, Heredia-Abarca G, Sieverding E. 2018. Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. *Agroforest. Syst.* 92(2):555-574. doi: <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0030-0>
- Ramos-Zapata JA, Zapata-Trujillo R, Ortíz-Díaz JJ, Guadarrama P. 2011. Arbuscular mycorrhizas in a tropical coastal dune system in Yucatan, Mexico. *Fungal Ecol.* 4(4):256-261. doi: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.12.002>
- Rodríguez-Morelos VH, Soto-Estrada A, Pérez-Moreno J, Franco-Ramírez A, Díaz-Rivera P. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of seedlings and mature trees of *Swietenia macrophylla* (Magnoliophyta: Meliaceae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 87(9):1-10. doi: <https://doi.org/10.1186/s40693-014-0009-z>
- Rodríguez Y, Arias L, Medina A, Mujica Y, Medina LR, Fernández K, Mena A. 2015. Alternativa de la técnica de tinción para determinar la colonización micorrízica. *Cultiv. Trop.* 36(2):18-21.
- Rosendahl S, McGee P, Morton JB. 2009. Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Mol. Ecol.* 18(20):4316-4329. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04359.x>
- Sánchez de Prager M, Posada R, Velásquez D, Narváes M. 2010. Metodologías básicas para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Primera edición. Palmira, Colombia: Universidad nacional de Colombia.
- Simard SW. 2009. The foundational role of mycorrhizal networks in self-organization of interior Douglas-fir forests. *For. Ecol. Manage.* 258:95-107. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.001>
- Smith SE, Read DJ. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Tercera edición. Gran Breña: Elsevier Ltd.
- Sturges HA. 1926. The choice of a class interval. *J. Am. Stat. Assoc.* 21(153):65-66. doi: <https://doi.org/10.1080/01621459.1926.10502161>
- Symanczik S, Lehmann MF, Wiemken A, Boller T, Courty PE. 2018. Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought. *Mycorrhiza* 28(8):779-785. doi: <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0853-9>
- Vieira WG, de Moura JB, Fernandez R, Maciel AP, de Carvalho DJ, Mendes GH, dos Santos JM, Moreira RM, Dutra S. 2020. Seasonal Variation in Mycorrhizal Community of Different Cerrado Phytophysiomies. *Front. Microbiol.* 11(576764). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.576764>
- Vierheilig H, Coughlan AP, Wyss U, Piché Y. 1998. Ink and Vinegar, a Simple Staining Technique for Arbuscular-Mycorrhizal Fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* 64(12):5004-5007. doi: <https://doi.org/10.1128/aem.64.12.5004-5007.1998>
- Warner NJ, Allen MF, MacMahon JA. 1987. Dispersal Agents of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi in a Disturbed Arid Ecosystem. *Mycologia.* 79(5):721-730. doi: <https://doi.org/10.1080/00275514.1987.12025452>
- Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, Recorbet G, Courty PE. 2019. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytol.* 223(3): 1127-1142. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.15775>