

Artículo original

Hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en bosques secos tropicales (BST) afectados por fuego y depósitos fluviovolcánicos en el departamento del Tolima, Colombia

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the tropical dry forest affected by fire and fluviovolcanic deposits in the department of Tolima, Colombia

✉ Laura Daniela Devia-Grimaldo¹, ✉ Urley Adrián Pérez-Moncada²,
✉ Edwin Orlando López-D³, ✉ Maryeimy Varón-López^{1,*}

¹ Grupo de Genética y Biotecnología Vegetal y Microbiana (GEBIUT), Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

² Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA, C.I.), Mosquera, Colombia

³ Grupo de Investigación en Zoología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Resumen

El bosque seco tropical concentra la mayor parte de la biodiversidad del mundo y, sin embargo, es uno de los ecosistemas más degradados en Colombia. Para su conservación es importante conocer la diversidad de microorganismos del suelo que lo integran, como los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). En este estudio se evaluó el efecto del fuego y los depósitos fluviovolcánicos en la composición, abundancia y diversidad de los HMA en suelos de bosque seco tropical del departamento del Tolima, Colombia. El estudio se desarrolló en cuatro áreas: dos con vegetación nativa en la Reserva Natural Santafé de los Guaduales (RN) y en Armero (AN), otra afectada por el fuego de un incendio forestal (RQ) y la cuarta por depósitos fluviovolcánicos (ADV). La identificación de las morfoespecies de HMA se hizo mediante la extracción de esporas directamente del suelo (SD) y en cultivos trampa (CT) con el método de tamización en húmedo con posterior montaje en láminas y observación microscópica de la morfología de las esporas. Se identificaron 64 morfoespecies pertenecientes a cuatro órdenes, nueve familias y 17 géneros, de las cuales la familia Glomeraceae presentó el mayor número de morfoespecies indicadoras. En las cuatro áreas evaluadas se registraron diferencias significativas en la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de HMA, siendo RQ el área con la mayor abundancia y diversidad, seguida de AN. Estos resultados representan un importante aporte al conocimiento de las comunidades de microorganismos del bosque seco tropical y su respuesta ante diferentes eventos antrópicos y naturales, y contribuye al inventario nacional de los HMA.

Palabras clave: Hongos que forman micorrizas arbusculares; Hongos del suelo; Cultivos trampa; Bosque seco tropical; Perturbaciones.

Abstract

The tropical dry forest (TDF) concentrates most of the world's biodiversity but currently it is one of the most degraded ecosystems in Colombia. For its conservation, it is important to understand the diversity of soil microorganisms that are part of it, such as the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Here we evaluated the effect of fire and fluviovolcanic deposits on the composition, abundance, and diversity of the AMF in tropical dry forest soils in the department of Tolima, Colombia. We selected four areas: two with native vegetation in Santafé de Los Guaduales Natural Reserve (RN) and Armero (AN), one affected by a forest fire (RQ), and another one by fluviovolcanic deposits (ADV). We identified the AMF morphotypes by extracting spores directly from the soil (SD) and from trap cultures (TC) using the wet sieving method and subsequently mounting them on plates for the microscopic observation of their morphology. A total of 64 morphotypes were identified

Citación: Devia-Grimaldo LD, Pérez-Moncada UA, López-D EO, Varón-López M. Hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en bosques secos tropicales (BST) afectados por fuego y depósitos fluviovolcánicos en el departamento del Tolima, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(177):1137-1153, octubre-diciembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1482>

Editor: Jairo Castaño Zapata

***Correspondencia:**

Maryeimy Varón López;
mvaronl@ut.edu.co

Recibido: 27 de mayo de 2021

Aceptado: 28 de septiembre de 2021

Publicado: 15 de diciembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

distributed in four orders, nine families, and 17 genera, the Glomeraceae family registering more indicator morphospecies. The four areas showed significant differences in their AMF communities' composition, abundance, and diversity; RQ was the area with the highest abundance and diversity followed by AN. Our results are an important contribution to the knowledge of TDF microorganism communities and their behavior in soils affected by different natural events. They also contribute to the national inventory of fungi with adaptive capacities.

Keywords: Arbuscular mycorrhizal fungi; Soil fungi; Trap crops; Tropical dry forest; Disturbances.

Introducción

El bosque seco tropical es uno de los hábitats más amenazados en el mundo por actividades antropogénicas como los incendios forestales y, con menor frecuencia, por eventos naturales como las erupciones volcánicas (Bocanegra-González, *et al.*, 2018). El fuego afecta los procesos biológicos y biogeoquímicos de los ecosistemas (Verma & Jayakumar, 2015, 2018) modificando las propiedades fisicoquímicas del suelo (Verma & Jayakumar, 2012), la diversidad de las comunidades vegetales y de microorganismos como los hongos totales, saprófitos y hongos micorrízicos arbusculares (HMA), contándose estos últimos entre los más susceptibles (Longo, *et al.*, 2014; Cofré, *et al.*, 2018; Day, *et al.*, 2019), especialmente en las estructuras miceliales y en la colonización micorrízica *in situ*; por el contrario, por ser estructuras de resistencia, las esporas no se ven drásticamente afectadas (Xiang, *et al.*, 2015; Sun, *et al.*, 2015; Holden, *et al.*, 2016), aunque algunas veces a cierta profundidad, el calor producido por el fuego rompe su latencia (Claridge, *et al.*, 2009).

Aunque los eventos naturales como las erupciones volcánicas no son frecuentes, al estudiar los HMA en suelos afectados por este fenómeno se ha encontrado que su riqueza y diversidad disminuyen, pero aumentan de nuevo al pasar los años (Gemma & Koske, 1990) mediante el establecimiento inicial de taxones generalistas y tolerantes con capacidades de adaptación y colonización que pueden tener implicaciones en la resiliencia de la vegetación después de una perturbación volcánica (Wu, *et al.*, 2007; Aguilera, *et al.*, 2018; Borie, *et al.*, 2019; Atunnisa & Ezawa, 2019).

Los HMA pertenecen al filo Glomeromycota y hacen parte de los microorganismos ecológicamente más importantes del planeta (van der Heyde, *et al.*, 2017), debido a que establecen simbiosis con el 72 % de las plantas vasculares, aumentando en estas la absorción de agua y de nutrientes como el fósforo y nitrógeno a cambio de los carbohidratos y lípidos asimilados por la planta (Keymer & Gutiahr, 2018; Lanfranco, *et al.*, 2018). Los HMA tienen un papel clave en los ecosistemas terrestres, pues regulan los ciclos de nutrientes (Smith, *et al.*, 2011), influyen en la estructura y multifuncionalidad del suelo (van der Heyde, *et al.*, 2009), establecen plántulas, descomponen la hojarasca, y forman y agregan el suelo (Rillig & Mummey, 2006; Lindahl, *et al.*, 2007). Además, confieren a las plantas tolerancia a la sequía, los metales pesados, las enfermedades, y los patógenos, entre otros factores (Auge, 2001; Girma, 2015; Zhang, *et al.*, 2015; Garcia, *et al.*, 2016; Brundrett & Tedersoo, 2018).

A pesar de que el fuego y las erupciones volcánicas reducen la diversidad de morfoespecies de HMA comparada con la de las áreas naturales preservadas (de Assis, *et al.*, 2018), si las condiciones climáticas, edáficas y de vegetación son favorables (Orgiazzi, *et al.*, 2016; Whitman, *et al.*, 2019), las comunidades pueden restablecerse en el curso de unos decenios, lo que contribuye a una rápida recuperación del ecosistema después de una perturbación de ese tipo (Dove & Hart, 2017; Saini & Sharma, 2019).

En Colombia los estudios sobre los HMA se han centrado principalmente en cultivos de frutas, hortalizas y legumbres (Gómez & Sánchez de Prager, 2012; Guzmán, *et al.*, 2013; Peña-Venegas, 2015; Rodríguez & Sanders, 2015; Montenegro-Gómez, *et al.*, 2017; Ramírez-Gómez, *et al.*, 2019; Sandoval-Pineda, *et al.*, 2020) como promotores del crecimiento y el rendimiento vegetal (Castillo, *et al.*, 2012; Hernández-Ortega, *et al.*, 2012) o por su efecto en la tolerancia de las plantas frente a factores fisicoquímicos (Aguilera, *et al.*, 2014; Seguel, *et al.*, 2016).

Los estudios sobre la asociación de las micorrizas en ecosistemas naturales (**Peña-Venegas, et al., 2019**) y el inventario de HMA en el país son escasos, principalmente en ecosistemas de bosque seco tropical con perturbaciones por el fuego y los depósitos fluviovolcánicos, los cuales pueden generar gran variabilidad en la respuesta microbiana debido al elevado número de factores que se ven alterados y que repercuten en los microorganismos. En este contexto surgió la pregunta sobre qué incidencia han tenido el fuego y los depósitos fluviovolcánicos en las comunidades de HMA del bosque seco tropical del departamento del Tolima. En este sentido, se plantea que en las áreas perturbadas por fenómenos antrópicos y naturales, la composición de los hongos micorrízicos está dominada por microorganismos tolerantes y que la abundancia y diversidad es menor que las de las áreas naturales. Por este motivo, el presente estudio se propuso evaluar el efecto del fuego y los depósitos fluviovolcánicos en la composición, la abundancia y la diversidad de los HMA en suelos de bosque seco tropical del departamento del Tolima, Colombia.

Materiales y métodos

Área de estudio y muestreo

El estudio se desarrolló en cuatro áreas del departamento del Tolima: dos se encuentran en el municipio de Ibagué, en la Reserva Ecológica Santafé de Los Guadales (4°24'17,84" N & 75°11'46,02" O), a una distancia de 284 m entre ellas; otra, con condiciones de bosque nativo (RN), y la cuarta afectada por el fuego de un incendio forestal (RQ) ocurrido dos años antes del muestreo. La zona se encuentra a 1.090 m s.n.m. y presenta una temperatura promedio de 21,1 °C. En el área RN domina la vegetación leñosa y en la RQ las herbáceas de la familia Poaceae del género *Brachiaria*.

Las otras dos áreas están ubicadas en el municipio de Armero (4°55'52,5" N & 74°52'36,3" O), a una distancia de 4.881,2 m entre ellas, una con bosque nativo (AN) y otra afectada por depósitos fluviovolcánicos provenientes de la erupción del volcán Nevado del Ruiz en 1985 (ADV) (**Figura 1**). La zona se encuentra a 352 m s.n.m. y

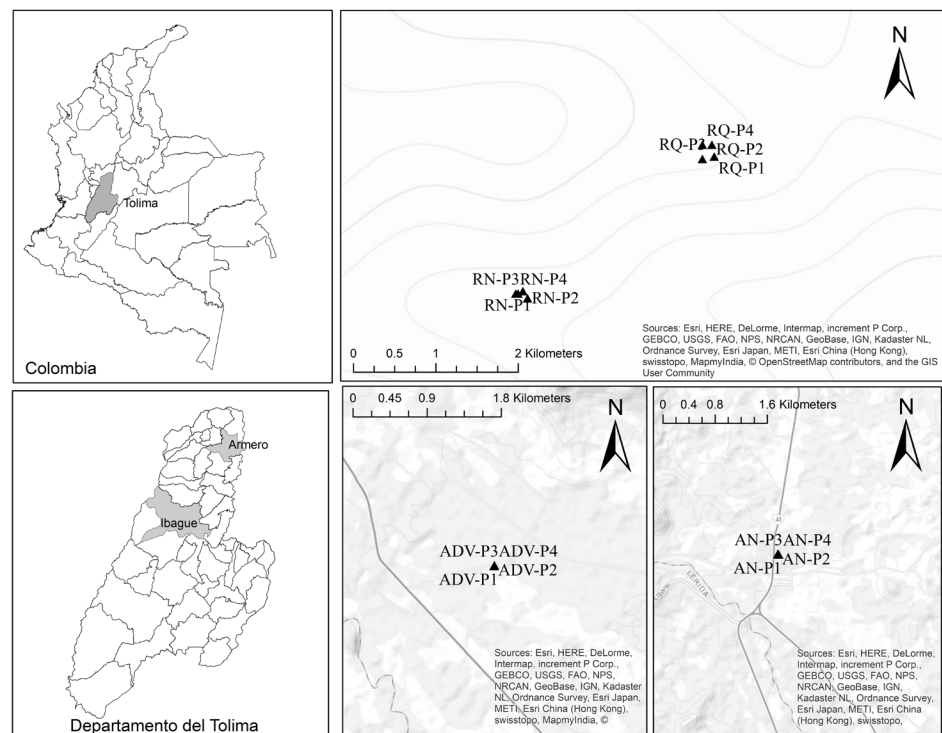


Figura 1. Áreas de muestreo de bosque seco tropical del departamento del Tolima, Colombia

presenta una temperatura promedio de 34,1 °C. La cobertura vegetal de AN está dominada principalmente por las familias Fabaceae, Poaceae, Asteraceae, Malvaceae y Euphorbiaceae (Esquivel, *et al.*, 2016), en tanto que la ADV es un área empleada en actividades agrícolas.

En puntos aleatorios de cada área se tomaron cuatro muestras compuestas de suelo desde el horizonte A, a una profundidad de 0 a 20 cm, con un barreno holandés. Las muestras se almacenaron a 4 °C hasta el momento de su análisis.

Multiplicación de HMA

Se hicieron cultivos trampa utilizando la metodología de Morton, *et al.* (1995), con el fin de detectar aquellas morfoespecies de HMA que no esporulaban en campo en el momento del muestreo (Posada, *et al.*, 2018). Los cultivos se establecieron a partir de la siembra de plántulas de sorgo (*Sorghum bicolor*) en macetas que tenían como sustrato una mezcla de suelo y arena en proporción 2:1 (v/v), colocadas en autoclaves durante una hora por 3 días a 121 °C y 15 lb/pulg². Posteriormente, el suelo extraído en campo se utilizó como inóculo. El sorgo es una planta de la familia Poaceae de rápida germinación y altamente micotrófica, por lo que se emplea como planta huésped para la multiplicación de estos hongos (Sánchez de Prager, *et al.*, 2010).

Los cultivos se mantuvieron en el invernadero del Grupo de Genética y Biotecnología Vegetal y Microbiana de la Universidad del Tolima (GEBIUT) durante tres meses, se regaron a capacidad de campo cada 48 horas y se fertilizaron cada 30 días empleando la solución nutritiva de Hoagland & Amon (1950). Después de 120 días, los cultivos se sometieron a estrés hídrico y mecánico para estimular la producción de esporas.

Extracción e identificación morfológica de esporas de HMA

Mediante el método de tamización en húmedo y centrifugación en gradiente de sacarosa (Gerdemann & Nicolson, 1963), se extrajeron las esporas de HMA a partir de 10 g de las muestras directas de suelo (SD) y de los cultivos trampa (CT). Las esporas se cuantificaron y separaron en placas de Petri de 80 mm con cuadrículas de 1 cm bajo un microscopio estereoscópico (Brundrett, *et al.*, 1994). Posteriormente, se agruparon y montaron en portaobjetos de vidrio con polivinil lactoglicerol (PVLG) y PVLG + reactivo de Melzer (1:1 v/v) (Morton, 1988). Estas se observaron a 40 x y 100 x en un microscopio compuesto Primo Star y se fotografiaron usando una cámara acoplada Axiocam ERc 5s de cinco megapíxeles en el programa Zen.

Con base en las características morfológicas de las esporas; color, diámetro, número de paredes, tamaño, forma de la conexión hifal y tipo de ornamentaciones, se hizo la identificación taxonómica teniendo como referencia el manual de Pérez & Schenk (1990) y la información disponible en los sitios web *International Culture Collection of Arbuscular & Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi* (<http://fungi.invam.wvu.edu/the-fungi/species-descriptions.html>), así como, la del profesor Janusz Blaszowski (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/index.html>). Además, se tuvieron en cuenta publicaciones científicas que dan soporte para la clasificación de género y morfoespecies (Blaszowski & Chwat, 2013; Sieverding, *et al.*, 2014; Pereira, *et al.*, 2015) y el apoyo de personal del laboratorio de microbiología agrícola de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA).

Análisis del suelo

Se analizó el pH en suspensión de suelo y agua en proporción de 1:2,5 (p/v), la conductividad eléctrica (CE) según la norma colombiana NTC 5596:2008, la materia orgánica (MO) por el método de Walkley & Black, el fósforo disponible (P) por el método de Bray II y el calcio (Ca²⁺), el magnesio (Mg²⁺), el potasio (K⁺) y el sodio (Na⁺) intercambiable por acetato de amonio (CH₃COONH₄ 1M pH 7,0). Por último, la capacidad de intercambio catiónico (CICE) y la saturación de Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, y Na⁺ se determinaron por cálculo. Las muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Química Analítica del Centro de Investigación Tibaitatá de AGROSAVIA en Mosquera, Cundinamarca. Las variables químicas fueron evaluadas por área de muestreo.

Análisis ecológico

Se calculó la composición de los HMA correspondiente a las morfoespecies que componen cada una de las áreas y la abundancia de esporas a partir del número total de esporas en 10 g^{-1} de suelo, la abundancia relativa de cada morfoespecie y la diversidad a partir de los números efectivos de Hill. Las series de Hill incluyen la diversidad de orden, $q=0$, que equivale a la riqueza de morfoespecies; $q=1$, que se basa en el exponente de Shannon-Wiener (H') y corresponde al número de morfoespecies raras, y el orden $q=2$ a partir del inverso de Simpson (D'), que determina el número de morfoespecies muy abundantes o dominantes (Hill, 1973). Asimismo, a partir de las muestras de suelo extraídas directamente en campo (SD), se identificaron las morfoespecies “indicadoras” correspondientes a aquellas con alta especificidad y fidelidad a un área determinada (Dufrêne & Legendre, 1997).

Análisis estadístico

Para evaluar los cambios en la composición de la comunidad de HMA en los sitios de muestreo, se empleó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (ENMM) y un análisis de similitud (ANOSIM) utilizando la distancia de Bray Curtis. Las diferencias en la abundancia de esporas de HMA se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA) con pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks), homogeneidad de la varianza (prueba de Levene) y comparación de Tukey ($p \leq 0,05$). Sin embargo, no se cumplieron los supuestos de normalidad, por lo cual se recurrió a una Kruskal Wallis con prueba *post hoc* por pares.

Para determinar diferencias en la diversidad de los HMA, se hizo una extrapolación y una interpolación utilizando los números de Hill (Chao, *et al.*, 2014). Este análisis permitió establecer en qué suelos se registró una mayor diversidad de HMA. Con el fin de determinar las morfoespecies indicadoras en cada una de las áreas de SD, se utilizó el análisis indicador de especies propuesto por Dufrêne & Legendre (1997). Se consideraron los taxones con un valor indicador ($VI \geq 80\%$ y $p \leq 0,05$), como lo sugieren Tejada-Cruz, *et al.* (2008). Por último, se realizó un análisis canónico de correspondencias (ACC) a partir de la transformación de las abundancias (raíz cuadrada) para inferir la relación entre las comunidades de HMA y las características químicas del suelo. Todos los análisis estadísticos se hicieron en el programa estadístico “R” versión 3.4.1 (R Core Team, 2020).

Resultados

Composición de la comunidad de HMA

El análisis ENMM reveló que la composición de los HMA difirió significativamente entre las áreas de muestreo (Figura 2), lo que se confirmó en el ANOSIM en las muestras de SD ($R=0,9828$, $p=0,001$) y de CT ($R=0,937$, $p=0,001$). Sin embargo, a pesar de que

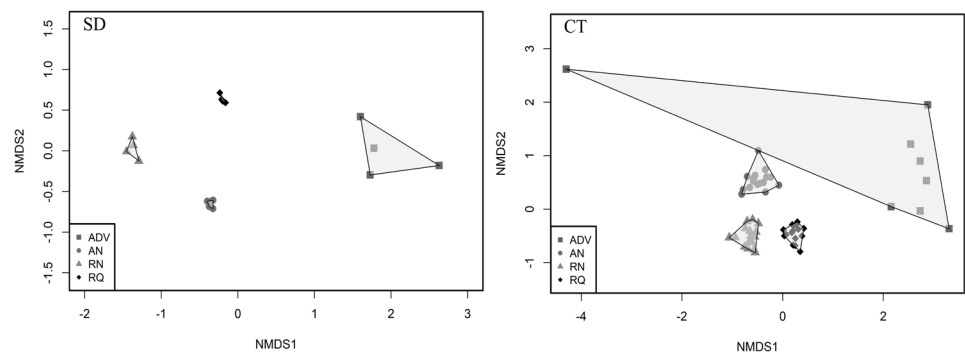


Figura 2. Diagrama de ordenación ENMM de la composición de HMA en las áreas de bosque seco tropical del departamento del Tolima

cada área evaluada exhibió su propia composición de HMA, se logró detectar que las áreas perturbadas desarrollaron una comunidad característica, en tanto que las naturales presentaron morfoespecies similares entre ellas.

Se registraron 64 morfoespecies pertenecientes a cuatro órdenes, nueve familias y 17 géneros en todas las áreas de muestreo desde SD y CT, con *Glomus* y *Acaulospora* como los géneros con más representantes (**Tabla 1**). En las áreas de la Reserva se recolectaron 50 morfoespecies, de las cuales 27 se encontraron en RQ y SD, 33 en RQ y CT, 15 en RN y SD y 19 en RN y CT. Por otra parte, Armero presentó 34 morfoespecies: 14 en AN y SD, 23 en AN y CT, 9 en ADV y SD y 19 en ADV y CT.

Orden	Familia	Morfoespecies de HMA	Abundancia relativa %								
			RN		RQ		AN		ADV		
			SD	CT	SD	CT	SD	CT	SD	CT	
Glomerales	Glomeraceae	<i>Funneliformis mosseae</i>	2,7	3,2	4,8			12,3	45,4		
		<i>Funneliformis geosporum</i>		2,1	2,7		1,9				
		<i>Glomus microcarpum</i>	10,4	11,4	4,3	6,7	71,3	29,7	3,4	0,4	
		<i>Glomus atrouva</i>		4,2	6,3	5,7		0,8	2,1	0,3	
		<i>Glomus badium</i>	2,1	6,4	8,6	7,2	2	8,3		1,1	
		<i>Glomus coremioides</i>			2,6					0,7	
		<i>Glomus albidum</i>			9,4			4,6	3,4	0,2	
		<i>Glomus aureum</i>		7,5	10,6	6,7	2	5,5	1,3	0,2	
		<i>Glomus caledonium</i>			4,2	5,8				0,2	
		<i>Glomus clavisporum</i>				2	1,2				
		<i>Glomus heterosporum</i>				0,6					
		<i>Glomus gibbosum</i>			1,9		2,4				
		<i>Glomus glomerulatum</i>					0,9				
		<i>Glomus tenerum</i>					0,4				
		<i>Glomus trufemi</i>					0,6				
		<i>Glomus coronatum</i>					0,5				
		<i>Glomus hyderabadensis</i>					0,5				
		<i>Glomus sp</i>			13,5	4,6					
		<i>Glomus sp1</i>				4,2		1,5			
		<i>Rhizoglomus fasciculatum</i>		6,2	5,3	7,1		1,9	9,1		1,3
		<i>Rhizoglomus agregatum</i>		12,1	5,5	3	5,6		4,8		
		<i>Rhizoglomus sp</i>							1		
		<i>Rhizoglomus sp1</i>					1,9				
		<i>Rhizoglomus intraradices</i>								1,3	
		<i>Rhizoglomus manihotis</i>		5,2	3,5	0,9	2				
		<i>Sclerocystis pachycaulis</i>				0,9					
		<i>Sclerocystis sinuosum</i>		3,8		6,6	4,7	2,7	2,7		
		<i>Sclerocystis rubiforme</i>				5,8	8,6				
		<i>Simiglomus hoi</i>						1,1			
		<i>Septoglomus constrictum</i>		2,1			1,2		1		
		<i>Septoglomus deserticola</i>		3,8	0,6		2,2				0,4

Glomerales	Entrophosporaceae	<i>Entrophospora</i> sp					0,3	
		<i>Entrophospora báltica</i>	10,3	8,4	7,1		1,3	
		<i>Claroideoglomus</i> sp			2,4	0,9		0,6
		<i>Claroideoglomus</i> sp1	3,5					
		<i>Claroideoglomus luteum</i>	1,4					
		<i>Claroideoglomus lamellosum</i>						0,7
		<i>Claroideoglomus etunicatum</i>						3,1
		Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i> sp	1,3			
<i>Acaulospora</i> sp1					2,2	0,3		
<i>Acaulospora morrowiae</i>	1,4							
<i>Acaulospora spinosa</i>					6,4			
<i>Acaulospora mellea</i>	1,4			1,1	1,9	3,5	7,5	
<i>Acaulospora foveata</i>	0,6			2,8	3,4			
<i>Acaulospora reducta</i>	22,9			5,5	3,4	6,4	4	
<i>Acaulospora colombiana</i>	2,2			1,4	0,6			
<i>Diversispora epigaea</i>	4,9					0,8	0,6	
<i>Diversispora trimurales</i>	7,1							
<i>Diversispora aurantia</i>				1,7				
<i>Diversispora clara</i>	1							
<i>Diversispora</i> sp					3	36,6		
<i>Diversispora</i> sp1	3,1							
Diversisporaceae	<i>Redeckera</i> sp					3	0,4	
	<i>Redeckera</i> sp1				3			
	<i>Redeckera</i> sp2	1,7	1,3					
	Pacisporaceae	<i>Pacispora</i> sp			0,2			
<i>Pacispora</i> sp1		0,8						
Archaeosporales	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i> sp			0,6	0,2	71,5	0,2
		<i>Ambispora</i> sp1	1,4					
Gigasporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i> sp	0,8					
	Scutellosporaceae	<i>Scutellospora</i> sp			1	0,7		
	Racocetraceae	<i>Racocetra</i> sp		0,4				
		<i>Cetraspora pellucida</i>				0,3		

Abundancia de la comunidad de HMA en el bosque seco tropical

La abundancia presentó diferencias significativas entre las áreas de muestreo ($p \leq 0,05$), siendo mayor en RQ, con un total de 899 esporas en 10 g^{-1} de suelo en SD y 1.867 esporas en 10 g^{-1} de suelo en los CT. Las áreas naturales (RN y AN) mostraron abundancias similares en SD; sin embargo, en los CT fueron diferentes entre sí, con la mayor abundancia en RN. De todas las áreas evaluadas, ADV presentó la menor abundancia tanto en SD como en CT (**Figura 3**). En los CT aumentó 2,1 veces el número de esporas en RQ y RN, 1,83 veces en AN y 4,4 en ADV.

De todas las morfoespecies encontradas, las más abundantes fueron *Ambispora* sp. y *Funneliformis mosseae* en ADV en muestras de SD y CT, respectivamente, seguidas de *Glomus microcarpum* en AN-SD, AN-CT y RN-CT, *Acaulospora reducta* en RN-SD, *Glomus aureum* y *Sclerocystis rubiforme* en RQ en SD y CT, respectivamente (**Tabla 1**).

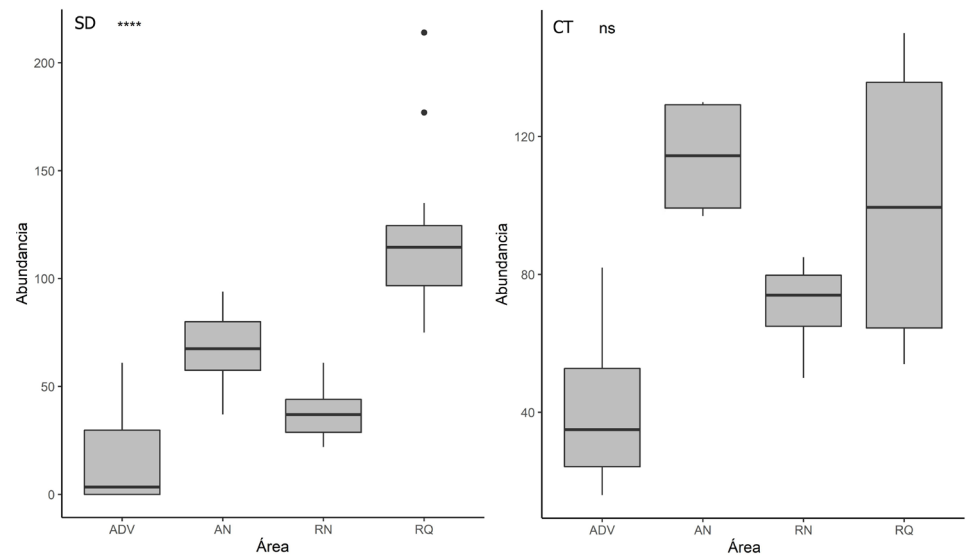


Figura 3. Abundancia de HMA en las áreas de estudio de bosque seco tropical del departamento del Tolima. ****= $p < 0,001$; ns = no significativo

Diversidad de HMA en el bosque seco tropical

A partir de la extrapolación e interpolación del número efectivo de especies ($q=0$, $q=1$ y $q=2$) en SD y CT, se determinó que RQ concentró la mayor riqueza y diversidad de morfoespecies; en contraste, las áreas AN y ADV registraron el menor número de morfoespecies. Los intervalos de confianza obtenidos en el análisis permitieron evidenciar diferencias significativas de la diversidad de HMA en las áreas evaluadas (**Figura 4**).

Morfoespecies de HMA indicadoras en bosque seco tropical

En la Reserva, RN presentó como morfoespecies indicadoras a *Glomus* sp. y *Septoglomus deserticola*; en RQ fueron *Acaulospora* sp., *Claroideoglomus luteum*, *Claroideoglomus* sp., *Funneliformis geosporum*, *Glomus caledonium*, *Sclerocystis pachycaulis*, *S. rubiforme*, *Glomus atrouva*, *G. albidum* y *G. aureum*. En la zona de Armero, las morfoespecies indicadoras de AN fueron *G. microcarpum* y *Scutellospora* sp., en tanto que en ADV fue *Ambispora* sp. (**Tabla S1**, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/1482/3154>).

Análisis del suelo

Los resultados indican que tres de las cuatro áreas de estudio (RQ, RN y AN) presentaron un pH ácido y solo ADV exhibió un pH alcalino y un alto contenido de P, K⁺, Mg²⁺, CICE y saturación de Ca²⁺. RQ se caracterizó por presentar bajos contenidos de nutrientes con excepción del Na⁺. Las áreas naturales (RN y AN) mostraron parámetros químicos similares, en los que se destaca un elevado contenido de Mg²⁺ y CE. Por último, la materia orgánica fue baja en las áreas de la Reserva y alta en Armero, principalmente en ADV (**Tabla S2**, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/1482/3155>).

Análisis canónico de correspondencias (ACC)

Ninguna de las variables químicas evaluadas influyó de manera significativa en la distribución de la comunidad de HMA. Sin embargo, en el diagrama de ordenación fue posible evidenciar una asociación positiva entre las variables de saturación de K y Na⁺ con las morfoespecies de las familias Glomeraceae y Acaulosporaceae. Además, fue posible identificar que las áreas naturales (RN y AN) exhibían una composición similar de la comunidad al compartir el 48 % de las morfoespecies y los altos niveles de Mg²⁺ y CE.

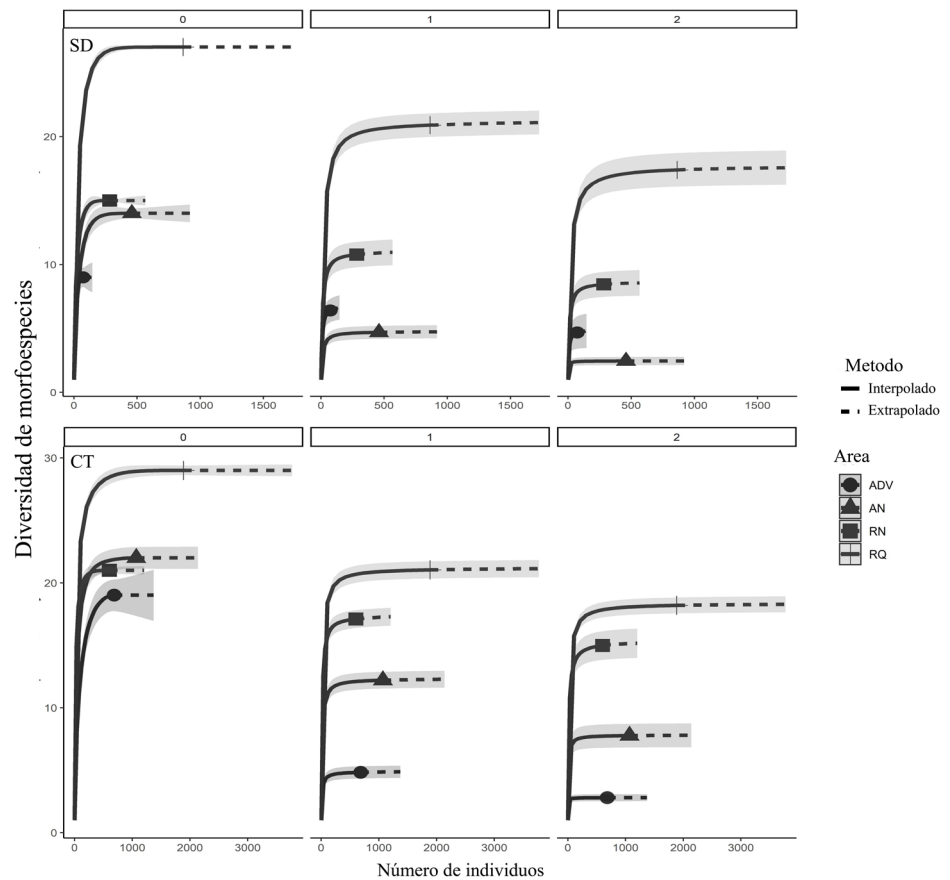


Figura 4. Diversidad de morfoespecies de HMA en las áreas de estudio de bosque seco tropical del departamento del Tolima

En ADV se registraron taxones como *Ambispora* sp., *Funneliformis mosseae*, *Redeckera* sp., *Rhizoglyphus intraradices* y *Diversispora* sp., los cuales podrían tener la capacidad de desarrollarse en pH alcalino con altos contenidos de nutrientes, principalmente P y K⁺ (Figura 5).

Discusión

En general, los resultados del estudio sugieren que la composición, abundancia y diversidad de las comunidades de HMA difirieron significativamente, especialmente en suelos afectados por el fuego, seguidos de las áreas naturales y menor medida en el área de depósitos fluviovolcánicos.

Los resultados observados en RQ pueden atribuirse a la cobertura vegetal presente en esta área, dominada por gramíneas del género *Brachiaria* (Leal, et al., 2013), las cuales encuentran mejores oportunidades de crecimiento y establecimiento en suelos afectados por el fuego debido a la eliminación de la cubierta del dosel y un aumento en la entrada de luz al sotobosque (Coroi, et al., 2004). Se ha reportado que algunas especies de este género son huéspedes potenciales de HMA debido a su fácil establecimiento simbiótico y asociación con una alta producción de esporas (Sánchez de Prager, et al., 2010; Álvarez-Lopezello, et al., 2019). En algunos trabajos se han reportado resultados similares, observándose un incremento en la abundancia de HMA después de experimentar incendios forestales, resultados que fueron atribuidos no al efecto del fuego y sí al aumento en la diversidad de herbáceas que se presentaron después del suceso (Dhillon, et al., 1988; Zhang, et al., 2004; Mirzaei, 2016; Dove & Hart, 2017; Carson, et al., 2019). Además,

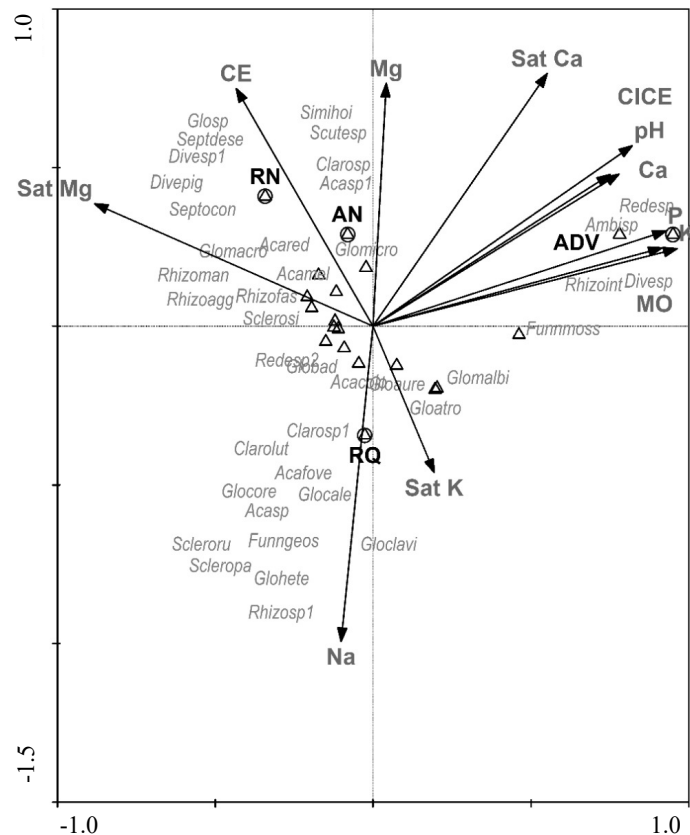


Figura 5. Diagrama trilíneo (*triplot*) del análisis canónico de correspondencias (ACC) de la abundancia de las morfoespecies de HMA y las variables químicas del suelo

algunas esporas de HMA son termotolerantes y su germinación es estimulada por el estrés frente al fuego (Dhillion, *et al.*, 1988; Purin & Rillig, 2007; Mirzaei, 2016; Ambrosino, *et al.*, 2018), sin embargo, es una reacción que depende de la intensidad del mismo (Holden, *et al.*, 2016; Verma & Jayakumar, 2018).

En el área de depósitos fluviovolcánicos, los menores valores observados pueden explicarse debido a que la erupción del volcán Nevado del Ruiz cubrió gran parte del suelo natural, modificando sus propiedades y eliminando la cobertura vegetal (Torres Benítez, 2013). A pesar de que en esta área se han iniciado nuevos procesos de formación de suelos, con una sucesión vegetal representada por 72 familias en las que se destacan Asteraceae, Malvaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae y Poaceae (Esquivel, *et al.*, 2016), la abundancia y la diversidad de HMA después de 33 años de ocurrido el evento sigue siendo escasa. Estos resultados pueden deberse a las características generadas por la exposición a las cenizas volcánicas (Satti, *et al.*, 2007), o al efecto de la agricultura extensiva ejercida en la zona, la cual tiene un fuerte efecto negativo en la riqueza y diversidad de estos hongos debido al alto aporte de nutrientes producto de la fertilización que disminuye la dependencia simbiótica de las plantas y los HMA (Sieverding, 1991; Thirkell, *et al.*, 2017; Hage-Ahmed, *et al.*, 2019).

En las áreas naturales (RN y AN) se encontró que la composición y riqueza tiende a ser similar, pese a las diferencias significativas y a la localización en distintas zonas, lo que se explicaría por la similitud en las condiciones edafoclimáticas y de composición vegetal del bosque seco tropical conservado (Pizano & García, 2014). Estas áreas se caracterizaron por presentar las familias Scutellosporaceae, Gigasporaceae y Racocetraceae, las cuales se han reportado principalmente en zonas conservadas y se han catalogado como sensibles y

menos capaces de adaptarse a las perturbaciones por el gran tamaño de sus esporas ($>200 \mu\text{m}$) (Morton & Benny, 1990), lo cual las hace más susceptibles al daño físico (Tchabi, *et al.*, 2008; Allen, *et al.*, 2009; Turrini & Giovannetti, 2011; Chagnon, *et al.*, 2013; van der Heyde, *et al.*, 2017). De allí la importancia del cuidado de las áreas naturales, ya que son el reservorio de morfoespecies de HMA esenciales para el mantenimiento de los bosques nativos.

Una alta diversidad vegetal como la encontrada en las áreas naturales permite tener más morfoespecies raras de HMA debido a que existe un mayor número de huéspedes (Hontoria, *et al.*, 2019; Davison, *et al.*, 2020; Guzman, *et al.*, 2021). Las morfoespecies raras o poco frecuentes son producto de la respuesta coevolutiva entre los HMA y las plantas para un mejor beneficio simbiótico; estas desarrollan capacidades funcionales según los requerimientos del huésped de su preferencia (van der Heijden, *et al.*, 2003; Oliveira, *et al.*, 2006; Helgason, *et al.*, 2007). Por otro lado, la dominancia de algunas morfoespecies como las observadas en las áreas de depósitos fluviovolcánicos puede explicarse por la ausencia de distintos huéspedes y al establecimiento de hongos generalistas, los cuales tienen la capacidad de tolerar cambios o alteraciones en el ecosistema (Chagnon, *et al.*, 2013) y de colonizar plantas en procesos de sucesión, generando competitividad e inhibiendo la incorporación de HMA de lenta germinación, sensibles y específicos (Helgason, *et al.*, 2007).

El número de morfoespecies encontradas en este estudio fue mayor al registrado en otras investigaciones en bosque seco tropical (Chaudhary, *et al.*, 2014; Balázs, *et al.*, 2015; de Assis, *et al.*, 2018; Carrillo-Saucedo, *et al.*, 2018), con excepción de 80 morfoespecies registradas por Marinho, *et al.* (2019) en Brasil. Los principales géneros identificados en el presente trabajo fueron *Glomus* y *Acaulospora*, similar a lo reportado en otras zonas de bosque seco tropical del mundo (Holste, *et al.*, 2016; de Assis, *et al.*, 2018; Sousa, *et al.*, 2018; Mahdhi, *et al.*, 2019; Wang, *et al.*, 2019; Rodrigues, *et al.*, 2021) y de Colombia (García, *et al.*, 2000; Herrera & Arana, 2010; Rodríguez-López, *et al.*, 2015).

La familia Glomeraceae, con los géneros *Glomus*, *Sclerocystis*, *Funneliformis* y *Septoglomus*, presentó la mayoría de las morfoespecies indicadoras en todas las áreas de muestreo, con excepción de ADV, donde fue *Ambispora* sp. Esto puede deberse a que las especies de la familia Glomeraceae producen numerosas esporas de pequeño diámetro en un periodo corto de tiempo, tienen altas tasas de germinación, renovación de hifas, mayor eficiencia en el uso del carbono y tolerancia a condiciones extremas, lo que les confiere una gran capacidad adaptativa y amplia distribución en todo el mundo (Krüger, *et al.*, 2015; Martínez-García, *et al.*, 2015; Trejo, *et al.*, 2016; Stürmer, *et al.*, 2018; Carrillo, *et al.*, 2018; Wang, *et al.*, 2019). La familia Ambisporaceae ha sido registrada como indicadora de áreas alteradas y se ha encontrado que las concentraciones de P en el suelo tienen una menor influencia en esta comparada con otras familias de HMA (van der Heyde, *et al.*, 2017; Phillips, *et al.*, 2019; Marinho, *et al.*, 2019). Sin embargo, el efecto de las variables ambientales cambia de un taxón a otro y se necesita una mejor comprensión de la respuesta de algunos géneros y familias frente algún tipo de estrés.

Por otro lado, en diversos trabajos se sugiere que las propiedades químicas, principalmente el pH y los nutrientes como el P, son factores particularmente importantes que afectan fuertemente la distribución de las morfoespecies y la germinación de esporas de micorrizas (Xiang, *et al.*, 2015; Xu, *et al.*, 2017; Sousa, *et al.*, 2018; Tipton, *et al.*, 2018; Day, *et al.*, 2019; Řezáčová, *et al.*, 2019; Dudinszky, *et al.*, 2019; Jiang, *et al.*, 2020), y a pesar de que en este estudio no se encontró una influencia estadísticamente significativa de las variables químicas y las comunidades de HMA, se observó en las morfoespecies de la familia Acaulosporaceae una mayor capacidad de establecerse en suelos ácidos (Phillips, *et al.*, 2019; Wang, *et al.*, 2019), como los de RQ, RN y AN. Asimismo, la familia Glomeraceae, capaz de tolerar diferentes condiciones químicas del suelo, se registró en las cuatro áreas evaluadas, así como morfoespecies como *Ambispora* sp. y *F. mosseae*, cuya

abundancia no se ve alterada en suelos con altas concentraciones de P, como el caso de ADV, además de ser tolerantes a las perturbaciones (van der Heyde, *et al.*, 2017; Zhang, 2016; Mahdhi, *et al.*, 2019).

Los resultados de este estudio evidencian la gran diversidad de morfoespecies de hongos micorrízicos que hacen parte del bosque seco tropical en comparación con otros ecosistemas. Este estudio informa sobre la composición, abundancia y diversidad de HMA basada en el muestreo de áreas perturbadas y naturales del bosque seco en el departamento del Tolima.

Conclusión

La composición, abundancia y diversidad difirieron entre las áreas de muestreo de bosque seco tropical, siendo mayores en la zona afectada por el fuego debido a la presencia de plantas herbáceas altamente micotróficas, como las gramíneas del género *Brachiaria*, y a la gran adaptabilidad y dominancia de las familias Glomeraceae y Acaulosporaceae.

Las áreas naturales se caracterizaron por presentar comunidades de HMA similares a pesar de estar distantes, probablemente por la semejanza en las condiciones edafoclimáticas y la vegetación particular del bosque seco tropical conservado, que permite el establecimiento de morfoespecies raras, sensibles y específicas con afinidad por suelos naturales y una mayor diversidad de huéspedes.

Agradecimientos

A la Universidad del Tolima y al Grupo de Investigación de Genética y Biotecnología Vegetal y Microbiana (GEBIUT), por permitir el desarrollo de este trabajo en su laboratorio de microbiología y micorrizas, y a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA, C.I.), por la capacitación en taxonomía.

Información Suplementaria

Tabla S1. Análisis de morfoespecies indicadoras de HMA en cuatro áreas de BST a partir de muestras de suelo extraídos directamente en campo (SD). Ver tabla S1 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1482/3154>

Tabla S2. Características químicas de las áreas evaluadas de BST del departamento del Tolima. Ver tabla S2 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1482/3155>

Contribución de los autores

LDG: investigación, experimentación y escritura; MVL: administración de proyectos, recursos, supervisión, adquisición de fondos y escritura; UPM: identificación, conceptualización, supervisión de taxonomía y escritura; ELD: supervisión, análisis estadístico, conceptualización, edición y escritura

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no existe conflicto de intereses que pueda afectar la publicación de este estudio.

Referencias

- Aguilera, P., Cornejo, P., Borie, F., Barea, J. M., von Baer, E., Oehl, F. (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Triticum aestivum* L. plants growing in an Andosol with high aluminum level. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **186**: 178-184.
- Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L. V., del Castillo, R. F., Robles, C. (2019). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Brachiaria brizantha* pastures in lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*. **65** (3): 197-201.
- Allen, E. B., Allen, M. F., Egerton-Warburton, L., Corkidi, L., Gómez-Pompa, A. (2003). Impacts of early-and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications*. **13** (6): 1701-1717.

- Ambrosino, M. L., Cabello, M. N., Busso, C. A., Velázquez, M. S., Torres, Y. A., Cardillo, D. S., Rodríguez, G.** (2018). Communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with perennial grasses of different forage quality exposed to defoliation. *Journal of Arid Environments*. **154**: 61-69.
- Auge, R.M.** (2001). Water relations, drought and vesicular–arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. **11**: 3-42.
- Atunnisa, R. & Ezawa, T.** (2019). Nestedness in arbuscular mycorrhizal fungal communities in a volcanic ecosystem: selection of disturbance-tolerant fungi along an elevation gradient. *Microbes and environments*. ME19073.
- Balázs, T. K., Blaszkowski, J., Chwat, G., Góralaska, A., Gáspár, B. K., Lukács, A. F., Kovács, G. M.** (2015). Spore-based study of arbuscular mycorrhizal fungi of semiarid sandy areas in Hungary, with *Diversispora jakucsiae* sp. Nov. *Mycol. Prog.* **14**: 1-11.
- Bocanegra-González, K. T., Thomas, E., Guillemín, M. L., de Carvalho, D., Gutiérrez, J. P., Caicedo, C. A., González, M. A.** (2018). Genetic diversity of *Ceiba pentandra* in Colombian seasonally dry tropical forest: Implications for conservation and management. *Biological Conservation*. **227**: 29-37.
- Borie, F., Aguilera, P., Castillo, C., Valentine, A., Seguel, A., Barea, J. M., Cornejo, P.** (2019). Revisiting the nature of phosphorus pools in Chilean volcanic soils as a basis for arbuscular mycorrhizal management in plant acquisition. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. **19** (2): 390-401.
- Blaszkowski, J. & Chwat, G.** (2013). *Septoglomus deserticola* emended and new combinations in the emended definition of the family *Diversisporaceae*. *Acta Mycologica*. **48** (1): 89-103.
- Brundrett, D.L., Glytsis, E.N., Gaylord, T.K.** (1994). Modelos de capas homogéneas para rejillas de relieve superficial dieléctricas de alta frecuencia espacial: diseños de difracción cónica y antirreflejos. *Óptica aplicada*. **33** (13): 2695-2706.
- Brundrett, M. C. & Tedersoo, L.** (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*. **220** (4): 1108-1115.
- Carrillo-Saucedo, S. M., Gavito, M. E., Siddique, I.** (2018). Arbuscular mycorrhizal fungal spore communities of a tropical dry forest ecosystem show resilience to land-use change. *Fungal Ecology*. **32**: 29-39.
- Carson, C. M., Jumpponen, A., Blair, J. M., Zeglin, L. H.** (2019). Soil fungal community changes in response to long-term fire cessation and N fertilization in tallgrass prairie. *Fungal Ecology*. **41**: 45-55.
- Castillo, C. G., Puccio, F., Morales, D., Borie, F., Sieverding, E.** (2012). Early arbuscular mycorrhiza colonization of wheat, barley and oats in Andosols of southern Chile. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. **12** (3): 511-524.
- Cofré, N., Urcelay, C., Wall, L. G., Domínguez, L., Becerra, A.** (2018). El potencial de colonización micorrícico-arbuscular varía entre prácticas agrícolas y sitios en diferentes áreas geográficas de la región Pampeana. *Ecología Austral*. **28** (3): 581-592.
- Coroi, M., Skeffington, M. S., Giller, P., Smith, C., Gormally, M., O'Donovan, G.** (2004). Vegetation diversity and stand structure in streamside forests in the south of Ireland. *Forest Ecology and Management*. **202** (1-3): 39-57.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*. **84** (1): 45-67.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., Klironomos, J. N.** (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*. **18** (9): 484-491.
- Chaudhary, V. B., O'Dell, T. E., Rillig, M. C., Johnson, N. C.** (2014). Multiscale patterns of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and diversity in semiarid shrublands. *Fungal Ecology*. **12**: 32-43.
- Claridge, A. W., Trappe, J. M., Hansen, K.** (2009). Do fungi have a role as soil stabilizers and remediators after forest fire? *Forest Ecology and Management*. **257** (3): 1063-1069.
- Davison, J., Moora, M., Jairo, T., Vasar, M., Öpik, M., Zobel, M.** (2016). Reglas de ensamblaje jerárquico en comunidades de hongos micorrízicos arbusculares (AM). *Biología y Bioquímica del Suelo*. **97**: 63-70.
- Day, N. J., Dunfield, K. E., Johnstone, J. F., Mack, M. C., Turetsky, M. R., Walker, X. J., Baltzer, J. L.** (2019). Wildfire severity reduces richness and alters composition of soil fungal communities in boreal forests of western Canada. *Global Change Biology*. **25** (7): 2310-2324.
- de Assis, D. M. A., De Melo, M. A. C., da Silva, D. K. A., Oehl, F., da Silva, G. A.** (2018). Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the Northeast of Brazil. *Botany*. **96** (12): 859-871.

- Dhillion, S.S., Andersen, R.C., Liberta, A.E.** (1988). Effect of fire on the mycorrhizal ecology of little bluestem (*Schizachyrium scoparium*). *Can. J. Bot.* **66**: 706-713.
- Dove, N. C. & Hart, S. C.** (2017). Fire reduces fungal species richness and in situ mycorrhizal colonization: a meta-analysis. *Fire Ecology*. **13** (2): 37-65.
- Dudinszky, N., Cabello, M. N., Grimoldi, A. A., Schalamuk, S., Golluscio, R. A.** (2019). Role of grazing intensity on shaping arbuscular mycorrhizal fungi communities in Patagonian semiarid steppes. *Rangeland Ecology and Management*. **72** (4): 692-699.
- Dufrêne, M. & Legendre, P.** (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. **67** (3): 345-366.
- Esquivel, H. E., Tinoco, F., Torres, A. J.** (2016). La sucesión vegetal en los lodos fluviovolcánicos de Armero-Tolima-Colombia 30 años después de la erupción del volcán Arenas del Nevado del Ruiz: Plant succession in the fluvial-volcanic mud from Armero-Tolima-Colombia 30 years after the eruption of the “Nevado del Ruiz” Volcano. *Caldasia*. **38** (1): 101-116.
- García, C., Franco, D., Arturo, M., Quintero, J., Rao, I. M.** (2000). Catálogo de cepas de micorrizas arbusculares. Colombia.
- Garcia, K., Doidy, J., Zimmermann, S. D., Wipf, D., Courty, P. E.** (2016). Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends in Plant Science*. **21** (11): 937-950.
- Gemma, J. N. & Koske, R. E.** (1990). Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. *American Journal of Botany*. **77** (9): 1193-1200.
- Gerdemann, J. W. & Nicolson, T. H.** (1963). Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*. **46** (2): 235-244.
- Girma, G.** (2015). Microbial bioremediation of some heavy metals in soils: an updated review. *Egyptian Academic Journal of Biological Sciences. G. Microbiology*. **7** (1): 29-45.
- Gómez, A.F. & Sánchez de Prager, M.** (2012). Actividad biológica de hongos formadores de micorriza arbuscular en un suelo humic dystrodepts cultivado con maíz y diferentes fuentes de fertilización. *Acta Agronómica*. **61** (5): 57.
- Guzmán, O.A., Castaño-Zapata, J., Sánchez de Prager, M.** (2013). Estudio preliminar del efecto de microorganismos benéficos sobre el tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y el nematodo del nudo radical (*Meloidogyne* spp.) *Revista Agronomía*. **21**: 51-64.
- Guzman, A., Montes, M., Hutchins, L., DeLaCerde, G., Yang, P., Kakouridis, A., Dahlquist-Willard, R. M., Firestone, M. K., Kremen, C.** (2021). Crop diversity enriches arbuscular mycorrhizal fungal communities in an intensive agricultural landscape. *New Phytologist*. **231** (1): 447-459.
- Hage-Ahmed, K., Rosner, K., Steinkellner, S.** (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi and their response to pesticides. *Pest Management Science*. **75** (3): 583-590
- Helgason, T., Merryweather, J. W., Young, J. P. W., Fitter, A. H.** (2007). Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. *Journal of Ecology*. **95** (4): 623-630.
- Hernández-Ortega, H. A., Alarcón, A., Ferrera-Cerrato, R., Zavaleta-Mancera, H. A., López-Delgado, H. A., Mendoza-López, M. R.** (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient status, and total antioxidant activity of *Melilotus albus* during phytoremediation of a diesel-contaminated substrate. *Journal of Environmental Management*. **95**: S319-S324.
- Herrera, E. M. C. & Arana, R. C.** (2010). Hongos micorrizo arbusculares asociados a los principales cultivos de los suelos sulfatados ácidos de Córdoba, Colombia. *Suelos Ecuatoriales*. **40** (1): 57-61
- Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. **54** (2): 427-432.
- Hoagland, D. R. & Arnon, D. I.** (1950). The water-culture method for growing plants without soil. Circular. California Agricultural Experiment Station, 347 p. (2nd edition).
- Holden, S. R., Rogers, B. M., Treseder, K. K., Randerson, J. T.** (2016). Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire. *Environmental Research Letters*. **11** (3): 035004.
- Holste, E. K., Holl, K. D., Zahawi, R. A., Kobe, R. K.** (2016). Reduced aboveground tree growth associated with higher arbuscular mycorrhizal fungal diversity in tropical forest restoration. *Ecology and Evolution*. **6** (20): 7253-7262.
- Hontoria, C., García-González, I., Quemada, M., Roldán, A., Alguacil M.M.** (2019). El cultivo de cobertura determina la composición de la comunidad de HMA en el suelo y en las raíces del maíz después de una rotación continua de cultivos de diez años. *Science of the Total Environment*. **660**: 913-922.

- Jiang, S., Hu, X., Kang, Y., Xie, C., An, X., Dong, C., Shen, Q.** (2020). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in the rhizospheric soil of litchi and mango orchards as affected by geographic distance, soil properties and manure input. *Applied Soil Ecology*. **152**: 103593.
- Keymer, A. & Gutjahr, C.** (2018). Cross-kingdom lipid transfer in arbuscular mycorrhiza symbiosis and beyond. *Current Opinion in Plant Biology*. **44**: 137-144.
- Krüger, M., Teste, F. P., Laliberté, E., Lambers, H., Coghlan, M., Zemunik, G., Bunce, M.** (2015). The rise and fall of arbuscular mycorrhizal fungal diversity during ecosystem retrogression. *Molecular Ecology*. **24** (19): 4912-4930.
- Lanfranco, L., Fiorilli, V., Gutjahr, C.** (2018). Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. **220** (4): 1031-1046.
- Leal, P. L., Siqueira, J. O., Stuermer, S. L.** (2013). Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology*. **71**: 72-80.
- Lindahl, B. D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S. E., Hogberg, P., Stenlid, J., Finlay, R. D.** (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*. **173**: 611-620.
- Longo, S., Nouhra, E., Goto, B. T., Berbara, R. L., Urcelay, C.** (2014). Effects of fire on arbuscular mycorrhizal fungi in the Mountain Chaco Forest. *Forest Ecology and Management*. **315**: 86-94.
- Mahdhi, M., Tounekti, T., Abada, E., Al-Faifi, Z., Khemira, H.** (2020). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with acacia trees in southwestern Saudi Arabia. *Journal of Basic Microbiology*. **60** (4): 322-330.
- Marinho, F., Oehl, F., da Silva, I. R., Coyne, D., da Nóbrega Veras, J. S., Maia, L. C.** (2019). High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fungal Ecology*. **40**: 82-91.
- Martínez-García, L. B., Richardson, S. J., Tylisanakis, J. M., Peltzer, D. A., Dickie, I. A.** (2015). Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*. **205** (4): 1565-1576.
- Mirzaei, J.** (2016). Impacts of two spatially and temporally isolated anthropogenic fire events on soils of oak-dominated Zagros forests of Iran. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. **40** (1): 109-119. Doi: 10.3906/TAR-1406-61
- Montenegro-Gómez, S.P., Gómez-Posada, S., Barrera-Berdugo, S.E.** (2017). Efecto de la gallinaza sobre *Azotobacter* sp., *Azospirillum* sp., y hongos micorrízicos arbusculares en un cultivo de cebolla (*Allium fitulosum*). *Revista Entramado*. **26**: 250-257.
- Morton, J. B.** (1988). Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon*. **32**: 267-324.
- Morton, J.B. & Benny, G.L.** (1990). Clasificación revisada de hongos micorrízicos arbusculares (Zygomycetes): un nuevo orden, Glomales, dos nuevos subórdenes, Glomineae y Gigasporineae, y dos nuevas familias, Acaulosporaceae y Gigasporaceae, con una enmienda de Glomaceae. *Mycotaxon*. **37**: 471-491.
- Morton, J. B., Bentivenga, S. P., Bever, J. D.** (1995). Discovery, measurement, and interpretation of diversity in arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). *Can. J. Bot.* **73** (S1): 25-32.
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M. J. I., Chotte, J-L., De Deyn, G. B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N. C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L., Montanarella, L., Moreira, F. M. S., Ramírez, K. S., Scheu, S., Singh, B. K., Six, J., van der Putten, W. H., Wall, D. H. (Eds.)** (2016). Global soil biodiversity atlas. European Commission. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp.
- Peña-Venegas, C.P.** (2015). People, soil and manioc interactions in the upper Amazon region. PhD. Thesis. Wageningen University ISBN: 978-94-6257-322-2.
- Peña-Venegas, C. P. & Vasco-Palacios, A. M.** (2019). Endo- and Ectomycorrhizas in Tropical Ecosystems of Colombia. En Pagano, M. C., & Lugo, M. A. (Eds.), *Mycorrhizal fungi in South America*. (pp 111-145). Springer.
- Pereira, C. M., Goto, B. T., da Silva, D. A., de Ferreira, A. A., de Souza, F. A., da Silva, G. A., ... & Oehl, F.** (2015). *Acaulospora reducta* sp. nov. and *A. excavata*-two glomeromycotan fungi with pitted spores from Brazil. *Mycotaxon*. **130** (4): 983-995.
- Pérez, Y. & Schenck, N.C.** (1990). Un código único para cada especie de hongos micorrízicos VA. *Micología*. **82** (2): 256-260.
- Pizano, C. & García, H.** (2014). El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá (Colombia) Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Bogotá (Colombia).

- Posada, R. H., de Prager, M. S., 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 México. *Agroforestry Systems*. **92** (2): 555-574.
- Purin, S. & Rillig, M.C.** (2007). La proteína fúngica micorrízica arbuscular glomalina: Limitaciones, avances y una nueva hipótesis para su función. *Pedobiología*. **51** (2): 123-130.
- Phillips, M. L., Weber, S. E., Andrews, L. V., Aronson, E. L., Allen, M. F., Allen, E. B.** (2019). Fungal community assembly in soils and roots under plant invasion and nitrogen deposition. *Fungal Ecology*. **40**: 107-117.
- R Core Team.** (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Gómez, M., Pérez-Moncada, U., Serralde-Ordóñez, D., Peñaranda-Rolón, A., Roveda-Hoyos, G., Rodríguez, A.** (2019). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi communities associated with cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) crops. *Agronomía Colombiana*. **37** (3): 239-254.
- Řezáčová, V., Slavíková, R., Konvalinková, T., Zemková, L., Řezáč, M., Gryndler, M., Jansa, J.** (2019). Geography and habitat predominate over climate influences on arbuscular mycorrhizal fungal communities of mid-European meadows. *Mycorrhiza*. **29** (6): 567-579.
- Rillig, M. C. & Mummey, D. L.** (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*. **171**: 41-53.
- Rodríguez, A. & Sanders, I. R.** (2015). The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. *The ISME Journal*. **9** (5): 1053-1061.
- Rodríguez-López, C. P., de León, A. N., Arboleda-Valencia, J. W., Valencia-Jiménez, A., Valle-Molinares, R. H.** (2015). Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a plantas de *Zea mays* l. en un agroecosistema del Atlántico, Colombia. *Agronomía*. **23** (1): 20-34.
- Rodrigues, L. A., da Silva, D. K. A., Yano-Melo, A. M.** (2021). Arbuscular mycorrhizal fungal assemblages in conservation unit of Atlantic forest areas under native vegetation and natural regeneration. *Microbial Ecology*. **82**: 122-134.
- Saini, R. & Sharma, S.** (2019). Climate resilient microbes in sustainable crop production. *Contaminants in Agriculture and Environment: Health Risks and Remediation*. **1**: 264.
- Sánchez de Prager, M., Posada, R., Velásquez, D., Narváez, M.** (2010). Metodologías básicas para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. 36 p.
- Sandoval-Pineda, J. F., Pérez-Moncada, U. A., Rodríguez, A., Torres-Rojas, E.** (2020). High cadmium concentration resulted in low arbuscular mycorrhizal fungi community diversity associated to cocoa (*Theobroma cacao* L.). *Acta Biológica Colombiana*. **25** (3): 333-344.
- Satti, P., Mazzarino, M. J., Roselli, L., Crego, P.** (2007). Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina. *Geoderma*. **139** (1-2): 229-240.
- Seguel, A., Castillo, C. G., Morales, A., Campos, P., Cornejo, P., Borie, F.** (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis in four Al-tolerant wheat genotypes grown in an acidic Andisol. *Journal of soil science and plant nutrition*. **16** (1): 164-173.
- Sieverding, E.** (1991). Ecology of VAM fungi in tropical agrosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. **9** (1): 369-390.
- Sieverding, E., Berndt, R., Oehl, F.** (2014). Rhizoglomerus, a new genus of the Glomeraceae. *Mycotaxon*. **129** (2): 373-386.
- Sousa, N. M. F., Veresoglou, S. D., Oehl, F., Rillig, M. C., Maia, L. C.** (2018). Predictors of arbuscular mycorrhizal fungal communities in the Brazilian tropical dry forest. *Microbial Ecology*. **75** (2): 447-458.
- Sun, J., Miller, J. B., Granqvist, E., Wiley-Kalil, A., Gobbato, E., Maillet, F., Maillet, F., Cottaz, S., Samain, E., Venkateshwaran, M., Fort, S., Morris, R. J., Ané, J., Dénarié, J., Oldroyd, G. E.** (2015). Activation of symbiosis signaling by arbuscular mycorrhizal fungi in legumes and rice. *The Plant Cell*. **27** (3): 823-838.
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F. A.** (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*. **156** (3): 1050-1057.
- Stürmer, S. L., Bever, J. D., Morton, J. B.** (2018). Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza*. **28** (7): 587-603.

- Tejeda-Cruz, C., Mehlreter, K., Sosa, V. J.** (2008). Indicadores ecológicos multi-taxonómicos. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. *Biodiversidad, Manejo y Conservación*. **78**: 271-278.
- Tipton, A. G., Middleton, E. L., Spollen, W. G., Galen, C.** (2019). Anthropogenic and soil environmental drivers of arbuscular mycorrhizal community composition differ between grassland ecosystems. *Botany*. **97** (1): 85-99.
- Torres-Benítez, A. J.** (2013). Estudio de la composición fisicoquímica de los lodos fluviovolcánicos de Armero, Tolima, y su relación con los procesos de sucesión vegetal 25 años después de la erupción del volcán arenas del nevado del Ruíz. Tesis pregrado, Universidad del Tolima.
- Turrini, A. & Giovannetti, M.** (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their in situ conservation. *Mycorrhiza*. **22** (2): 81-97.
- Tchabi, A., Coyne, D., Hountondji, F., Lawouin, L., Wiemken, A., Oehl, F.** (2008). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in sub-Saharan Savannas of Benin, West Africa, as affected by agricultural land use intensity and ecological zone. *Mycorrhiza*. **18** (4): 181-195.
- Thirkell, T. J., Charters, M. D., Elliott, A. J., Sait, S. M., Field, K. J.** (2017). Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. *Journal of Ecology*. **105** (4): 921-929.
- Trejo, D., Barois, I. & Sangabriel-Conde, W.** (2016). Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*. **90** (2): 265-279.
- van Der Heijden, M. G., Wiemken, A., Sanders, I. R.** (2003). Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*. **157** (3): 569-578.
- van der Heijden, M. G. A. & Horton, T. R.** (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*. **97**: 1139-1150.
- van der Heyde, M., Ohsowski, B., Abbott, L. K., Hart, M.** (2017). Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context-dependent. *Mycorrhiza*. **27** (5): 431-440.
- Verma, S. & Jayakumar, S.** (2012). Impact of forest fire on physical, chemical and biological properties of soil: A Review. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*. **2** (3): 168-176.
- Verma, S. & Jayakumar, S.** (2015). Post-fire regeneration dynamics of tree species in a tropical dry deciduous forest, Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*. **341**: 75-82.
- Verma, S. & Jayakumar, S.** (2018). Effect of recurrent fires on soil nutrient dynamics in a tropical dry deciduous forest of Western Ghats, India. *Journal of Sustainable Forestry*. **37** (7): 678-690.
- Wang, J., Wang, G. G., Zhang, B., Yuan, Z., Fu, Z., Yuan, Y., Zhang, J.** (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with tree species in a planted forest of eastern China. *Forests*. **10** (5): 424.
- Whitman, T., Whitman, E., Woolet, J., Flannigan, M. D., Thompson, D. K., Parisien, M. A.** (2019). Soil bacterial and fungal response to wildfires in the Canadian boreal forest across a burn severity gradient. *Soil Biology and Biochemistry*. **138**: 107571.
- Wu, B., Hogetsu, T., Isobe, K., Ishii, R.** (2007). Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the southeast slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza*. **17** (6): 495-506.
- Xiang, X., Gibbons, S. M., Yang, J., Kong, J., Sun, R., Chu, H.** (2015). Arbuscular mycorrhizal fungal communities show low resistance and high resilience to wildfire disturbance. *Plant and Soil*. **397** (1-2): 347-356.
- Xu, X., Chen, C., Zhang, Z., Sun, Z., Chen, Y., Jiang, J., Shen, Z.** (2017). The influence of environmental factors on communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Chenopodium ambrosioides* revealed by MiSeq sequencing investigation. *Scientific Reports*. **7**: 1-11.
- Zhang, Y., Guo, L. D. & Liu, R. J.** (2004). Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant and Soil*. **261** (1): 257-263.
- Zhang, X., Chen, B., & Ohtomo, R.** (2015). Mycorrhizal effects on growth, P uptake and Cd tolerance of the host plant vary among different AM fungal species. *Soil Science and Plant Nutrition*. **61** (2): 359-368.
- Zhang, B., Li, S., Chen, S., Ren, T., Yang, Z., Zhao, H., Han, X.** (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi regulate soil respiration and its response to precipitation change in a semiarid steppe. *Scientific Reports*. **6**: 1-10.