

Efecto de borde sobre la colonización micorrízico-arbuscular en la Ecorreserva La Tribuna

Raúl Posada-Almanza ¹, Hernando de Jesús Osorio-Acevedo ², Sonia Echeverry-Hernández ³, Jeison Herley Rosero-Toro ⁴

Resumen

El efecto de borde en la distribución e interacciones de especies animales y vegetales ha sido ampliamente estudiado en diferentes regiones; sin embargo, sobre los hongos de micorriza arbuscular (HMA) en zonas tropicales no se tenían referencias. El presente estudio tuvo como objetivo principal evaluar el efecto del borde sobre la colonización de raíces por este grupo de hongos, en un relicto de bosque seco tropical del sur colombiano denominado La Tribuna; asimismo, se evaluó la homogeneidad de los valores de colonización, producto de la selección del sitio de muestreo. Fueron seleccionados cinco sitios de muestreo denominados pozos debido a su cercanía a los pozos de extracción de crudo y en estos se determinaron las zonas de borde de bosque, denominadas interior, transición y exterior. En cada zona se seleccionó una especie arbórea o arbustiva predominante; de cada una se seleccionaron tres individuos y de cada uno de ellos se tomaron muestras de raíces para cuantificación de colonización por HMA, y de rizosfera para análisis fisicoquímicos, en temporadas de sequía y de lluvias. Los resultados indicaron una gran variabilidad en los parámetros edáficos, ausencia de efecto de borde sobre la colonización, sin embargo, hay diferencias significativas entre los niveles de colonización de raíz entre pozos. Se concluyó que la colonización de raíces por HMA respondió más a factores edáficos locales dentro de cada zona de borde, que al mismo efecto de borde.

Palabras clave: bosque seco tropical, efecto borde, especies vegetales, micorrizas.

*FR: 10-VII-2023. FA: 17-III-2025.

¹ Doctor en Ciencias. Universidad de Caldas, Manizales, Caldas (Colombia). Correo electrónico: raul.posada@ucaldas.edu.co.

 orcid.org/0000-0002-4806-6215 **Google Scholar**

² Biólogo. Universidad de Caldas, Manizales, Caldas (Colombia). Correo electrónico: Hernando.osorio07@gmail.com

 orcid.org/0009-0003-6957-8978

³ Magister en Microbiología. Universidad de Caldas, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas, Programa de Biología. Manizales, Caldas, Colombia. Profesora asociada Universidad Surcolombiana. sonia.echeverry@usco.edu.co.

 orcid.org/0000-0002-2270-0468 **Google scholar**

⁴ Magister en Ciencias Ambientales. Universidad Surcolombiana. Grupo de Investigación y Pedagogía en Biodiversidad, GIPB. Curador Herbario Surco, de la Universidad Surcolombiana, Neiva, Huila, Colombia. jeison.rosero@usco.edu.co.

 orcid.org/0000-0001-9702-337X **Google scholar**



COMO CITAR:

Posada-Almanza, R., Osorio-Acevedo, H., Echeverry- Hernández, S, y Rosero-Toro, J.H. (2025). Efecto de borde sobre la colonización micorrízico-arbuscular en la Ecorreserva La Tribuna. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 29(2), 33-49. <https://doi.org/10.17151/bccm.2025.29.2.2>



The edge effect on arbuscular mycorrhizal colonisation in the La Tribuna Ecoreserve

Abstract:

The edge effect on the distribution and interactions of animal and plant species has been extensively studied across different regions. However, there are no references to arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in tropical areas. This study aimed to evaluate the edge effect on root colonisation by AMF in the relict tropical dry forest of La Tribuna in southern Colombia. The homogeneity of colonisation values was also evaluated in relation to the selection of sampling sites. Five sampling sites, known as 'wells' due to their proximity to oil extraction wells, were selected, and forest edge zones were determined at these sites and labelled 'interior', 'transition' and 'exterior'. A predominant tree or shrub species was selected in each zone, and three individuals of this species were selected. Root samples were taken from each individual to quantify AMF colonization, and rhizosphere samples were collected for physicochemical analysis during the dry and rainy seasons. The results indicated significant variability in soil parameters, with no evidence of an edge effect on colonization. However, significant differences in root colonisation levels were observed between the wells. It was concluded that root colonisation by AMF responded more to local soil factors within each edge zone than to the edge effect itself.

Keywords: tropical dry forest, edge effect, plant species, mycorrhizae.

Introducción

Las micorrizas son consideradas la segunda asociación simbiótica más ampliamente distribuida a nivel mundial (Brachmann y Parniske, 2006) después de las endosimbiosis mitocondrial (Gray, 2012); se ha estudiado ampliamente en los últimos 30 años, principalmente en sistemas agrícolas productivos; más reciente, se estudia su presencia y funcionalidad en sistemas de poca o ninguna intervención como bosques y selvas (Retama-Ortiz et al., 2017; Winagraski et al., 2019), desiertos (Hernández-Zamudio et al., 2018; Stutz y Morton, 1996), grandes altitudes (Kotlínek et al., 2017), áreas costeras (Koske et al., 2008. Wang et al., 2022), entre otros.

La pérdida de ecosistemas boscosos debido a la intervención antrópica ha llevado a una notable reducción de la biodiversidad visible como animales y plantas (Xofis et al., 2023) y posiblemente dicha reducción sea mayor en la biodiversidad invisible debido a su tamaño microscópico, en la cual se incluye a los hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA), lo que podría conducir a una erosión genética (Fietz et al., 2014; Finger et al., 2014) no valorada, de estos organismos en ecosistemas aún inexplorados.

Los estudios de la asociación entre HMA y las plantas generalmente evalúan los beneficios para las especies vegetales en cuanto a producción, supervivencia, resistencia, resiliencia, control de enfermedades radicales, suministro de agua y nutrientes, entre otros (Smith y Read, 2008); también se conoce que estos hongos poseen la capacidad de asociarse simultáneamente con varias especies vegetales (Montesinos-Navarro et al., 2012; Tedersoo et al., 2020). A pesar de la amplitud de los estudios de efecto de borde con animales (Potts et al., 2016; Silvera-Chimá et al., 2024), plantas (Henao et al., 2018) e interacciones (Benítez-Malvido et al., 2014; Yang et al., 2022), resultan escasos los estudios relativos al efecto de borde sobre los HMA en sistemas boscosos.

En la Ecoreserva La Tribuna (relicto de bosque seco tropical del sur colombiano) debido a una clara demarcación de pozos para extracción de crudo, se presentan las condiciones adecuadas para delimitar el borde de bosque y evaluar sus efectos tanto en la vegetación como en el sistema edáfico; gracias a esto, se pueden evaluar los efectos de las diferentes zonas de borde, como son: interior, transición y exterior, sobre las micorrizas arbusculares a nivel de raíz.

A partir de la información de los niveles de colonización de raíces de especies vegetales seleccionadas en el borde del sistema boscoso de la Ecoreserva La Tribuna se evaluó: a) la existencia de diferencias en colonización entre áreas geográficas de borde de la Ecoreserva, b) si la relación simbiótica está asociada a la ubicación de las plantas en las zonas hacia el interior o exterior del borde y/o con las características edáficas propias de cada zona.

Debido a un conjunto de características que pueden influir de forma opuesta en la colonización por HMA: 1) los sistemas de bosques son considerados como relativamente homogéneos en su vegetación (Aguirre-Gutiérrez et al., 2020; Lobo et al., 2011), 2) las diferentes especies vegetales presentan diferentes niveles de colonización por HMA de acuerdo a múltiples factores (Jamiołkowska et al., 2018; Soudzilovskaia et al., 2015), 3) las condiciones de humedad y temperatura edáfica del interior y exterior del bosque son diferentes y, por lo tanto, les brindan a las plantas la posibilidad de responder de forma diferente (Carvalho et al., 2015; Shukla et al., 2013) y 4) los factores fisicoquímicos ejercen influencia sobre la colonización de raíces por HMA (Djotan et al., 2024; Rajpurohit y Jaiswal, 2022), se establecen las siguientes hipótesis. A) entre pozos no se encuentran diferencias en la colonización de raíces por HMA. B) las zonas de interior, transición o exterior del bosque y las características edáficas propias de cada pozo son las que influyen en los niveles de colonización de raíces por HMA.

Materiales y métodos

Área de estudio

El muestreo se llevó a cabo en la Ecoreserva La Tribuna, departamento del Huila, en periodos de sequía y lluvias de 2022; La Tribuna corresponde a un relicto de bosque seco tropical en proceso de recuperación bajo la protección de Ecopetrol (Empresa Colombiana de Petróleos), ubicado entre las veredas San Francisco y Tamarindo ($3^{\circ} 06'47.3''$ N; $75^{\circ} 37'13.2''$ O), sobre la cuenca de la quebrada El Neme. Este relicto posee características de bosque higrotropofítico de Holdridge, o BST (Holdridge, 1967) y está ubicado en un rango altitudinal entre los 400 y 800 m.s.n.m., con una temperatura promedio de 24°C , precipitación anual de 1000-1200 mm, temporadas de lluvias entre marzo - mayo y octubre - diciembre y temporadas secas entre enero - febrero y junio - septiembre (Echeverry-Hernández y Méndez-Puentes, 2017).

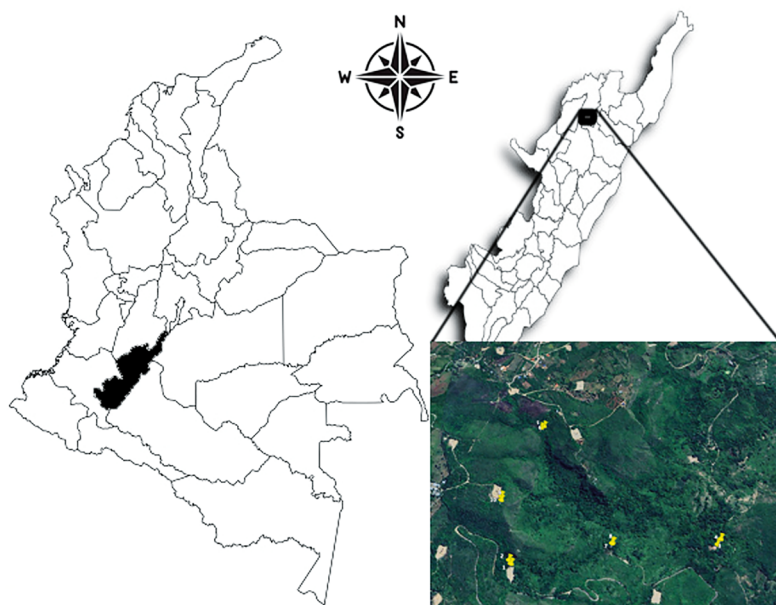


Figura 1. Mapa de ubicación de sitios de muestreo en la Ecoreserva La Tribuna (Huila – Colombia).

Nota. Colombia, Huila, Ecoreserva y localización de los cinco pozos (señalados con punteros amarillos) dentro de la Ecoreserva.

Fuente: elaboración propia.

Actividades de campo

Alrededor de la Ecoreserva se seleccionaron cinco áreas cerca de los pozos de perforación (los cuales se denominaron con el número de pozo), la presencia de pozos brindó la facilidad para la delimitación del borde de la Ecoreserva, dado que la zona externa a estos era relativamente limpia de vegetación y se encontraba expuesta directamente a la luz solar; en cada uno de los pozos hacia el interior del bosque se definió la zona correspondiente al borde apoyándose en la determinación de límites con cambios de temperatura y humedad del ambiente desde la parte externa hacia el interior del bosque y utilizando distancias de evaluación de 2 m.

Una vez definidos los límites entre las zonas exterior, transición e interior del borde del bosque, se seleccionó en cada zona una especie vegetal idealmente arbustiva o arbórea, con el fin de obtener al menos tres réplicas o individuos. Se recolectaron muestras botánicas de toda la vegetación de cada zona, incluidas las de los individuos muestreados para determinación taxonómica. Simultáneamente, se tomaron muestras de suelo, siguiendo las raíces principales de las plantas seleccionadas por zona en cada pozo hasta obtener aquellas con diámetro de 1 mm o menos, se tomaron tres muestras de estas raíces (en bolsa separada con suelo adherido) para cuantificación de colonización por HMA, y una muestra de la rizosfera circundante las cuales fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta de suelo por planta. Esta muestra de suelo se utilizó para la determinación de características fisicoquímicas y de la diversidad de HMA, esta última fue considerada como objeto de un trabajo complementario.

Actividades de laboratorio

Para la identificación taxonómica de la vegetación se utilizaron claves especializadas para cada familia botánica y se corroboró la información con especímenes de herbario. Los nombres científicos fueron confirmados según la Lista de Plantas de la WFO (<https://wfoplantlist.org/>), siguiendo APG IV. El tratamiento taxonómico y su depósito fueron realizados en el Herbario de la Universidad Surcolombiana, SURCO, bajo la numeración 13814 a 13922. Los datos botánicos incorporados en la colección se publicaron en el Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia, SiB Colombia (<https://biodiversidad.co/data?datasetKey=41a3fcac-f422-4ba1-be40-e64ca770b0f4> y <https://doi.org/10.15472/kxjahg>) y en el Sistema Global de Información sobre Biodiversidad, GBIF. (<https://www.gbif.org/dataset/41a3fcac-f422-4ba1-be40-e64ca770b0f4>).

Las pruebas fisicoquímicas fueron realizadas en el laboratorio de suelos de la Universidad de Caldas y consistieron en: la determinación de pH (Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación 5264, 2018) con potenciómetro; nitrógeno y materia orgánica (Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación 5403, 2021) por oxidación húmeda y cuantificación por colorimetría;

fósforo disponible (Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación 5350, 2020) por Bray II y cuantificación por colorimetría; y aluminio por titulación y textura (Bouyoucos, 1962). La humedad del suelo fue determinada en el laboratorio de microbiología aplicada por diferencia de peso entre la muestra húmeda y la muestra seca, tras su secado en horno a 72 °C por 72 horas.

Las raíces se lavaron con agua de grifo, se aclararon con KOH al 10 % a temperatura ambiente hasta obtener tonos transparentes, posteriormente se lavaron cuidadosamente y se sumergieron en HCl al 1 % durante 2 min, luego se retiró el HCl y se tiñeron con azul de tripano al 0,05 % durante 10 min (Sieverding, 1983). Entre ocho a diez segmentos de raíz de 1.5 a 1.8 cm de largo se colocaron perpendiculares al eje mayor del portaobjetos; luego se agregó una línea de Polivinil glicerol (PVGL) por el centro del montaje y se cubrieron con cubreobjetos de 22 x 44 mm. Al día siguiente, los montajes se sellaron con esmalte transparente (Sieverding, 1983).

La colonización de las raíces fue cuantificada a la luz de un microscopio óptico compuesto, mediante la observación de vesículas, arbuscúlos e hifas cenocíticas propias de los HMA y diferenciarlas de otros hongos (Bonfante y Genre, 2010), para lo cual se siguió el procedimiento descrito por Aguilar-Ulloa et al. (2016); el porcentaje de colonización se determinó mediante la relación entre los campos colonizados por vesículas, arbuscúlos o hifas, y el total de campos observados x 100.

Análisis estadístico

Las variables microbiológicas (Colonización por vesículas, hifas, arbuscúlos y otros hongos) y fisicoquímicas (pH, humedad, materia orgánica, nitrógeno, fósforo disponible, contenido de aluminio y textura) fueron evaluadas en cuanto a su normalidad; al no cumplir, las variables biológicas fueron normalizadas mediante: $\text{Log}_{10}(x+1)$ y $\sqrt{x}$.

Para el primer objetivo se realizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de una vía entre pozos, para el segundo objetivo se realizó un ANDEVA de una vía entre zonas y finalmente para evaluar si el comportamiento de la colonización corresponde al efecto de borde, a los parámetros fisicoquímicos o a una combinación de ambos, se realizaron modelos mixtos incluyendo como variable fija la procedencia y como variables aleatorias los parámetros fisicoquímicos y las variables biológicas. Adicionalmente, se realizó una regresión múltiple paso a paso “step by step” para identificar los parámetros fisicoquímicos y biológicos que influyeron en el comportamiento de cada variable biológica; este análisis se realizó por cada pozo y zona (de interior a exterior).

Resultados

Se obtuvieron 83 registros, distribuidos en 74 especies vegetales pertenecientes a 59 géneros en los cinco pozos muestreados, en la siguiente secuencia: pozo 2 (11), pozo 9 (13), pozo 13 (16), pozo 34 (20) y pozo 67 (23). Algunas de las especies se encontraron en varios pozos, de la siguiente manera: 65 (87.8 %) de las 74 especies estuvieron distribuidas de forma individual entre los pozos, ocho (10.8 %) en dos pozos y solo una (1.4 %) se presentó en tres pozos, lo que indicó una amplia heterogeneidad en las especies vegetales entre los sitios de muestreo alrededor de los pozos de exploración, razón por la cual la selección de especies a utilizar no fue homogénea (Tabla 1).

Tabla 1. Especies vegetales identificadas para el muestreo de raíz y de suelo, discriminadas por pozos y zonas.

Pozo\zona	Interior	Transición	Exterior
P ₀₂	<i>Sidastrum paniculatum</i>	<i>Piper tuberculatum</i>	<i>Ocotea sp.</i>
P ₀₉	<i>Paspalum sp.</i>	<i>Piper holtonii</i> **	<i>Piper holtonii</i> *, **
P ₁₃	<i>Miconia rufescens</i>	<i>Miconia sp.</i>	<i>Zornia sp.</i>
P ₃₄	<i>Miconia dependens</i>	<i>Ryania speciosa</i>	<i>Rollinia sp.</i>
P ₆₇	<i>Waltheria indica</i>	<i>Trichilia martiana</i>	<i>Piper holtonii</i> *, **

Nota. P = Pozo, el subíndice corresponde al número de pozo.

Fuente: elaboración propia.

Las especies en las zonas de interior y transición fueron diferentes en los pozos seleccionados, pero en el exterior, *Piper holtonii*, fue encontrada como especie común entre dos pozos (*). En el mismo sentido, *Piper holtonii* fue común en una zona de transición y dos del exterior (**).

Las variables edáficas mostraron variaciones tanto en los parámetros fisicoquímicos como en los biológicos de acuerdo con la Tabla 2.

Tabla 2. Media ± error estándar de las variables fisicoquímicas del suelo (primera parte) y biológicas (continuación de la tabla) evaluadas, y su diferenciación por pozo, zona, época del año y textura del suelo.

Pozo	pH	N (%)	MO (%)	P (mg/kg)	Arc (%)	Lim (%)	Arc (%)	Hum (%)		
P ₀₂	4.2 ± 0.1 c	0.30 ± 0.02	ab	7.0 ± 0.7	ab	73.0 ± 10.5 b	46.3 ± 4.4 a	26.0 ± 2.6 a	27.7 ± 2.9 a	10.9 ± 1.9 ab
P ₀₉	6.5 ± 0.3 a	0.23 ± 0.01	b	5.0 ± 0.2	b	56.7 ± 6.4 b	50.8 ± 3.6 b	18.2 ± 1.3 a	31.0 ± 2.7 a	11.3 ± 2.5 ab
P ₁₃	3.9 ± 0.1 c	0.36 ± 0.06	ab	8.9 ± 1.6	ab	11.2 ± 2.0 b	55.0 ± 3.7 a	22.7 ± 1.9 a	22.3 ± 2.7 ab	14.3 ± 1.8 ab
P ₃₄	3.9 ± 0.1 c	0.39 ± 0.03	a	9.5 ± 0.9	a	89.2 ± 20.2 b	54.2 ± 5.8 a	31.0 ± 4.8 a	14.8 ± 1.4 b	18.5 ± 2.0 a
P ₆₇	5.2 ± 0.2 b	0.29 ± 0.05	ab	6.7 ± 1.3	ab	197.5 ± 47.0 a	46.7 ± 4.9 a	23.3 ± 2.8 a	30.0 ± 3.5 a	9.7 ± 2.2 b
ANDEVA	H = 23.65**	F = 2.71*	F = 2.85*	H = 19.25***	F = 0.79	F = 2.62	F = 6.02*	F = 2.84*		
Zona										
Interior	4.5 ± 0.3 b	0.32 ± 0.02	ab	7.5 ± 0.7	ab	79.3 ± 21.2 a	47.3 ± 3.1 a	26.9 ± 3.5 a	25.8 ± 3.0 a	14.9 ± 1.8 a
Transición	4.7 ± 0.3 ab	0.36 ± 0.03	a	8.8 ± 0.8	a	110.1 ± 38.4 a	50.2 ± 4.2 a	23.1 ± 1.8 a	26.7 ± 3.2 a	14.3 ± 1.7 ab
Exterior	5.1 ± 0.4 a	0.26 ± 0.04	b	5.9 ± 1.1	b	67.1 ± 12.6 a	54.3 ± 3.0 a	22.7 ± 1.9 a	23.0 ± 2.01 a	9.6 ± 1.6 b
ANDEVA	H = 1.69**	F = 2.99*	F = 2.66*	H = 0.047	F = 1.02	F = 0.85	F = 0.48	F = 2.76*		
Época										
Secas	4.9 ± 0.3 a	0.30 ± 0.03	a	6.9 ± 0.7	a	85.9 ± 22.8 a	50.7 ± 2.8 a	24.1 ± 2.0 a	25.1 ± 2.5 a	9.2 ± 1.1 b
Lluvias	4.6 ± 0.3 a	0.33 ± 0.03	a	7.9 ± 0.8	a	85.1 ± 20.5 a	50.5 ± 3.0 a	24.3 ± 2.2 a	25.2 ± 2.04 a	16.6 ± 1.2 a
ANDEVA	H = 0.73	F = 0.65	F = 0.75	H = 0.0004	F = 0.004	F = 0.005	F = 0.0004	F = 21.03***		
Textura										
F-Ar	4.3 ± 0.3 ab	0.31 ± 0.06	ab	7.3 ± 1.5	ab	120.8 ± 66.9 a	37.8 ± 2.5 c	29.3 ± 2.6 ab	33.0 ± 1.5 ab	12.5 ± 2.6 ab
F-Ar-A	5.6 ± 0.4 a	0.26 ± 0.03	b	5.8 ± 0.7	b	61.4 ± 13.0 a	53.3 ± 1.8 ab	20.1 ± 1.0 b	26.7 ± 1.3 b	10.8 ± 1.6 b
F	4.0 ± 0.1 b	0.30 ± 0.03	ab	7.0 ± 0.8	ab	65.3 ± 24.3 a	43.3 ± 2.8 bc	37.5 ± 4.1 a	19.3 ± 2.1 c	17.9 ± 2.8 a
Ar	4.9 ± 0.1 ab	0.30 ± 0.05	ab	6.8 ± 1.3	ab	201.0 ± 83.2 a	38.0 ± 4.7 c	21.7 ± 4.8 b	40.3 ± 0.3 a	11.7 ± 3.6 ab
F-A	3.9 ± 0.1 b	0.42 ± 0.03	a	10.67 ± 0.9	a	68.7 ± 20.3 a	63.0 ± 2.5 a	22.0 ± 2.1 b	15.0 ± 1.2 c	14.6 ± 2.0 ab
ANDEVA	H = 14.33**	F = 4.40**	F = 4.61**	H = 3.63	F = 15.65***	H = 14.19**	F = 32.05***	F = 1.41*		

Pozo	C_hifas (%)		C_vesi (%)		C_arb (%)		C_OH (%)	
P ₀₂	6.3 ± 2.1	ab	0.4 ± 0.2	b	0.1 ± 0.1	a	13.8 ± 3.3	a
P ₀₉	3.1 ± 0.9	b	0.1 ± 0.1	b	0.0 ± 0.0	a	15.7 ± 3.5	a
P ₁₃	6.1 ± 1.5	ab	0.2 ± 0.2	b	0.2 ± 0.1	a	18.1 ± 2.6	a
P ₃₄	13.4 ± 2.5	a	0.9 ± 0.2	ab	0.2 ± 0.1	a	17.3 ± 2.9	a
P ₆₇	9.3 ± 1.4	ab	1.9 ± 0.6	a	0.3 ± 0.2	a	15.2 ± 3.3	a
ANDEVA	H = 19.57*		H = 18.14**		H = 4.15		H = 3.62	
Zona								
Interior	8.5 ± 1.7	a	0.9 ± 0.3	a	0.3 ± 0.1	a	13.8 ± 2.2	a
Transición	6.8 ± 1.1	a	0.7 ± 0.3	a	0.1 ± 0.1	a	19.3 ± 2.8	a
Exterior	7.6 ± 1.6	a	0.5 ± 0.2	a	0.1 ± 0.1	a	15.0 ± 2.0	a
ANDEVA	H = 0.24		H = 2.14		H = 2.39		H = 1.34	
Época								
Secas	9.3 ± 1.5	a	0.6 ± 0.1	a	0.3 ± 0.1	a	18.7 ± 2.1	a
Lluvias	6.0 ± 0.9	a	0.8 ± 0.3	a	0.03 ± 0.03	b	13.4 ± 1.7	a
ANDEVA	H = 2.04		H = 0.58		H = 5.89*		H = 3.01	
Textura								
F-Ar	6.2 ± 1.9	a	1.1 ± 0.7	a	0.0 ± 0.0	a	15.2 ± 3.9	a
F-Ar-A	6 ± 1.1	a	0.8 ± 0.3	a	0.2 ± 0.1	a	17.5 ± 2.4	a
F	11.2 ± 2.4	a	0.8 ± 0.3	a	0.1 ± 0.1	a	18.6 ± 3.1	a
Ar	5.7 ± 1.6	a	0.2 ± 0.2	a	0.1 ± 0.1	a	7.8 ± 1.6	a
F-A	10.1 ± 2	a	0.4 ± 0.2	a	0.3 ± 0.1	a	15.7 ± 2.8	a
ANDEVA	H = 5.45		H = 2.73		H = 3.17		F = 1.15	

Nota. pH= pH, N= nitrógeno total, MO= materia orgánica, P= fósforo disponible, Are= Arena, Lim= Limo, Arc= Arcilla, Hum = humedad, C_hifas= colonización por hifas, C_vesi= colonización por vesículas, C_arb= colonización por arbusculos, C_OH= colonización por otros hongos.
Fuente: elaboración propia.

Al evaluar entre pozos, los que tenían mayor contenido de fósforo disponible (P_{34} y P_{67}) presentaron mayor colonización por hifas y vesículas; a su vez, estas fueron las únicas variables biológicas que presentaron variación entre pozos. En general, los contenidos de materia orgánica fueron altos, independientemente del criterio de discriminación y del pH, el cual osciló desde fuertemente ácido hasta extremadamente ácido, con una tendencia a ser más ácidos hacia el interior del bosque; asimismo, la humedad del suelo fue mayor hacia el interior, posiblemente asociada a una menor radiación solar sobre el suelo.

Como era de esperar, la humedad del suelo varió significativamente entre temporadas, siendo mayor en la temporada de lluvias que en la de sequía, de forma inversamente proporcional a la colonización por vesículas. La textura del suelo no presentó efecto sobre las variables biológicas ni sobre el fósforo disponible, las demás variables fisicoquímicas mostraron diferencias entre texturas; se destacaron los altos valores de P disponible a pesar de no existir procesos agronómicos, en especial en las texturas con mayor contenido de arcilla como F-Ar y Ar.

Al aplicar los modelos mixtos, se encontró una alta significancia según la zona, tanto para la colonización por hifas de HMA ($F = 4270$, $P < 0.001$) como por otros hongos ($F = 2600$, $P < 0.001$); de forma tal que, para conocer las variables que se relacionaron con el comportamiento de la colonización, fue necesario llevar a cabo análisis de regresión múltiple.

Tabla 3. Coeficientes de las variables fisicoquímicas y biológicas que determinan la colonización por hifas y otros hongos en el borde de la Ecoreserva La Tribuna, discriminado por pozos y zonas.

Hifas HMA	R^2	B	Variables							
			Are	Lim	Arc	pH	Al	N	P	Col ^h
Total	0.924	-	0.01	0.01	-	-	-	-	-	-
P_{02}	0.972	-	0.02	-	-	-	-	-	-	-
P_{09}	0.906	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-
P_{13}	0.966	-	0.02	-	-	-	-	-	-	-
P_{34}	0.962	-	-	-	-	0.28	-	-	-	-
P_{67}	0.996	-	-	-	-	0.13	-	-	-	0.08
Interior	0.933	-	-	-	-	-	-	-	-	0.22
Transición	0.978	-	-	0.03	-	-	0.10	-	-	-
Exterior	0.996	-	0.04	-	-	-0.19	-	-1.95	0.00	-

Otros Hongos										Col [£]
Total	0.926	-	0.05	0.06	-	-	-	-	-	-
P ₀₂	0.976	-	0.08	-	-	-	-	-	-	-
P ₀₉	0.891	-	-	-	-	-	-	16.44	-	-
P ₁₃	0.997	-	-	0.13	-	-	0.63	-	-	-
P ₃₄	0.968	-	-	-	0.27	-	-	-	-	-
P ₆₇	0.920	-	-	-	-	-	-	-	-	3.76
Interior	0.996	2.556	-	-	-0.04	0.20	0.49	-	-	-
Transición	0.932	-	-	-	-	0.89	-	-	-	-
Exterior	0.889	-	0.06	-	-	-	-	-	-	-

Nota. ^λ = Colonización por otros hongos, [£] = Colonización por hifas de HMA, (-) = Variable no importante en el modelo, pH= pH, N= nitrógeno total, P= fósforo disponible, Are= Arena, Lim= Limo, Arc= Arcilla, Al = aluminio, Col= colonización de raíz.

Fuente: elaboración propia.

En el borde de la Ecoreserva La Tribuna, la colonización de las raíces por hifas de HMA y por otros hongos, estuvo determinada por la textura del suelo (Arena y Limo) con coeficientes muy bajos, lo que indicó que los valores fueron casi constantes; sin embargo, al analizarse los datos por pozo, tres de estos mostraron relación con el contenido de arena y dos con el pH, pero solo en el P₆₇ evidenció relación para la colonización por otros hongos. Para la colonización por otros hongos se evidenció que estos respondieron a un mosaico de parámetros fisicoquímicos y biológicos, que varía en cada caso. Es muy curioso que, solo para el P₆₇, el nivel de colonización por hongos distintos de los evaluados fuera un factor determinante de la colonización de raíces por HMA.

Al evaluarse los resultados por zona, la colonización de raíces dependió en el exterior del contenido de arena, mientras que en el interior y en la transición se relacionó con diferentes factores, entre ellos, el pH fue uno de los más frecuentes.

Discusión

Cinco pozos o localidades distribuidas alrededor de la Ecoreserva de bosque seco tropical, La Tribuna, todas ellas ubicadas en el borde y en cercanías a pozos de exploración de petróleo, presentan una riqueza de especies distinta, incluso llegando a duplicar entre pozos el número de especies vegetales presentes, lo que indica poca homogeneidad en el sistema de bosque, condición que nos permite evaluar si la colonización de raíces se relaciona con las características de la vegetación presente en los sitios, con el efecto de borde y/o con factores edáficos.

Piper holtonii es la única especie común en dos de los cinco pozos y también es común en dos zonas (transición y exterior) de solo un pozo de muestreo, lo que hace difícil utilizar la especie vegetal como criterio de unificación; lo anterior, puede influir en que se observen diferencias en el nivel de colonización por vesículas de HMA (entre 0.1 y 2 %) ya que estos varían acorde a la especie vegetal, especie de HMA y las condiciones ambientales (Shukla et al., 2013). Asimismo, los bajos niveles de colonización por hifas de HMA (entre 2 y 15 %) previamente han sido reportados por Zangaro et al., (2003) en bosques tropicales de Brasil para plantas leñosas en estado secundario tardío y de clímax.

El contenido de fósforo más alto y el de humedad más bajo del suelo se asocian directamente con el pozo con mayor colonización por vesículas de HMA, siendo el contenido de fósforo muy alto en 4 de los 5 pozos (Tabla 2). En la literatura se reportan antecedentes sobre el efecto positivo del alto contenido de fósforo en la formación de vesículas a corto plazo (Kobae et al., 2016), pero no acerca de la relación entre la humedad del suelo y el contenido de vesículas de HMA; solo se hace referencia explícita a la colonización de raíces (Bhardwaj y Chandra, 2018). Es posible que, debido a la concentración de fósforo muy alta y al porcentaje de humedad más bajo, esta última condición en supremo estresante para la planta, se fomente la acumulación de fosfatos y lípidos, ya que la acumulación de lípidos es necesaria para la formación de vesículas (Keymer et al., 2017) y actúe como una estrategia de supervivencia, un mecanismo antiestrés o de acumulación y facilitación del mantenimiento de condiciones hídricas de la planta (Balestrini et al., 2018).

Por su parte, los valores más altos de colonización por hifas de HMA se presentan en el P₃₄, el cual simultáneamente presentó los porcentajes de humedad del suelo, materia orgánica y nitrógeno más altos y el porcentaje de arcilla más bajo, factores que favorecen la colonización de HMA (Bhardwaj y Chandra, 2018; Jiang et al., 2021), en especial en ambientes con alto estrés por calor tanto en sistemas cultivados (Bhantana, 2021; da Silva y Costa, 2022), como en bosques (Dong et al., 2023; Parkash et al., 2024).

A pesar de las condiciones de sequía predominantes en el bosque seco, los contenidos de materia orgánica son altos para clima cálido ([IGAC] Instituto Geográfico Agustín Codazzi, 1998; [USDA] Departamento de agricultura de los estados Unidos, 1999), independientemente del pozo o la temporada, pero siempre mayores hacia el interior que hacia el exterior, lo que muestra un efecto de la vegetación en la deposición de materia orgánica (Barreto-García et al., 2024; Fujisaki et al., 2017; Mesele y Huising, 2024), esto favorece la mayor acumulación y permanencia de humedad edáfica hacia el interior del bosque (Li et al., 2018), ya que corresponde a una zona menos expuesta al sol directo que los alrededores como pastizales o zonas de cultivo, con más calor y sequía (Schmidt et al., 2017), en este caso, zonas donde se ubican físicamente los pozos de extracción. Por su parte, los promedios de humedad del suelo alcanzan casi

el doble en temporada de lluvias, con valores de hasta el 17 %, lo cual no favorece la formación de vesículas y resulta indiferente para la colonización por hifas de HMA.

Las vesículas de HMA funcionan como reservorios de polifosfatos y lípidos (Keymer et al., 2017) y entre sus funciones se encuentran servir de reserva de nutrientes cuando estos son necesarios para el intercambio con la planta y como fuente de nutrientes en los propágulos cuando se usan fragmentos de raíces (Smith y Read, 2008); bajas cantidades de vesículas con mayores contenidos de humedad, pueden indicar que los nutrientes del suelo se vuelven más móviles y disponibles para las plantas (Karasawa et al., 2000) y, por lo tanto, ya no se requieren estas reservas ya que se estimula preferentemente la colonización por hifas de HMA.

En el ecosistema de bosque seco tropical La Tribuna, con bajos niveles de colonización por HMA (Tabla 2), los factores que explican son relativamente uniformes, logrando una explicación cercana al 92,5 %, por pequeñas variaciones en contenidos de arena y arcilla, pero a escala local, cuando el contenido de P es extremadamente alto y la humedad del suelo es muy baja (P_{67}), al contrario de lo que ha reportado la literatura con respecto a la relación entre el contenido de P y la colonización (Lin et al., 2020; Z. Wang et al., 2024), se crean las condiciones para que la colonización de raíces por HMA afecte positivamente la colonización de raíces por otros hongos y viceversa, sustituyendo el efecto del contenido de arena y arcilla, lo que permite mantener la relación simbiótica.

En este ecosistema de bosque seco tropical, múltiples factores propios de cada pozo, sin un patrón único, explican los niveles de colonización fúngica, tal como ha sido encontrado en diferentes investigaciones (Bonfim, 2015; Pereira et al., 2020; Soti et al., 2015; Yang et al., 2022), pero solo para la colonización por hifas de HMA resulta relevante el pH. El efecto del pH sobre la colonización por HMA no es generalizado depende en gran medida de las especies nativas presentes en el suelo (Khanam et al., 2006; Zhu et al., 2007), las especies nativas se encuentran adaptadas a pH ácido (5.0 o menores), mientras que las foráneas pueden tener comportamiento diferente (Zhu et al., 2007); sin embargo, bajo condiciones ácidas como son comunes en suelos tropicales, los HMA pueden mejorar el crecimiento vegetal y la toma de nutrientes (Soti et al., 2015).

Al evaluar la respuesta de un organismo al efecto del borde en un sistema boscoso, se delimitan conceptualmente condiciones contrastantes y se esperan respuestas contrastantes dependientes de las especies (Finger et al., 2014), como se ha documentado con microorganismos en Europa (Yang et al., 2022), plantas herbáceas en Irán (Valadi et al., 2022) o diferentes especies animales (Potts et al., 2016). En el presente trabajo, las zonas de borde se delimitan a partir de parámetros climáticos aéreos (cambios en humedad relativa y temperatura del aire), pero la evaluación se realiza a nivel edáfico, donde las condiciones climáticas son más estables, no obstante,

se trata de un ambiente más rico en factores fisicoquímicos que pueden influir en la respuesta de los organismos, creando un ambiente donde tanto condiciones ambientales como fisicoquímicas afectan la respuesta de los organismos.

Al evaluar la colonización de raíces por zonas, desde el interior hasta el exterior, no se encuentran diferencias significativas, pero se evidencian contrastes en pH, nitrógeno, materia orgánica y humedad; de todos ellos, el único factor común que explica la colonización de raíz por hongos y solo en el exterior es el contenido de arena, el cual se encuentra estrechamente relacionado con la escasa vegetación y, por ende, con la baja acumulación de materia orgánica y el ambiente edáfico altamente arenoso en cercanía a los pozos de perforación. Por su parte, el pH es un factor que influye positivamente en la colonización de raíces por hongos distintos de los HMA en las zonas del interior y de transición, donde las condiciones son más ácidas, mientras que influye negativamente en las hifas de HMA en el exterior. Múltiples factores influyen en cada grupo de hongos de las distintas zonas, creando un mosaico de factores propios que influyen en cada zona, sin un patrón definido.

La primera hipótesis es refutada debido a la variabilidad en la colonización de las raíces por HMA entre las plantas presentes en los diferentes pozos, mientras que la segunda hipótesis es confirmada ya que no se detectan efectos de borde sobre la colonización de raíces por HMA y son los factores locales los que determinan sus valores en cada zona. Con base en la variabilidad de la vegetación, la influencia del fósforo y la humedad, las condiciones de sequía, la materia orgánica y el pH, se hipotetiza que en el bosque seco tropical de La Tribuna, donde predominan condiciones extremas, el ecosistema edáfico resulta frágil, por lo tanto, pequeños cambios en factores edáficos propios de las diferentes zonas afectan la colonización de las raíces por hongos (Baum et al., 2015; Bertsch, 2003; Yu et al., 2009).

Conclusiones

La Ecoreserva La Tribuna, como relicto de bosque seco tropical presentó contenidos de humedad del suelo muy bajos, independientemente de la temporada, y, en general, altas concentraciones de fósforo disponible; bajo estas condiciones, la colonización de raíces por HMA y otros hongos fue baja y estuvo levemente determinada por los contenidos de arena y limo, pero, la colonización fúngica de raíces tanto por HMA como por otros hongos en las diferentes localidades (pozos) responde a factores físicos y químicos edáficos y biológicos muy locales. Bajo este panorama, nada fue uniforme; el borde no ejerció un efecto directo y notorio en la colonización fúngica, como lo hicieron los factores edáficos de cada zona para cada pozo.

Agradecimientos

Los autores expresamos nuestro sincero agradecimiento a la Vicerrectoría de Investigaciones y Posgrados de la Universidad de Caldas, entidad que brindó su respaldo financiero a través del proyecto identificado con el código 0314321. Este apoyo resultó esencial para el desarrollo del proyecto de tesis de doctorado en ciencias denominado: Estructura de las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares en un bosque seco tropical del sur colombiano.

Referencias

- Aguilar-Ulloa, W., Arce-Acuña, P., Galiano-Murillo, F., y Torres-Cruz, T. J. (2016). Aislamiento de esporas y evaluación de métodos de inoculación en la producción de micorrizas en cultivos trampa. *Revista Tecnología En Marcha*, 29(7), 5. <https://doi.org/10.18845/tm.v29i7.2700>
- Aguirre-Gutiérrez, J., Malhi, Y., Lewis, S. L., Fauset, S., Adu-Bredue, S., Affum-Baffoe, K., Baker, T. R., Gvozdevaite, A., Hubau, W., Moore, S., Peprah, T., Ziemnińska, K., Phillips, O. L., y Oliveras, I. (2020). Long-term droughts may drive drier tropical forests towards increased functional, taxonomic and phylogenetic homogeneity. *Nature Communications*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16973-4>
- Balestrini, R., Chitarra, W., Antoniou, C., Ruocco, M., y Fotopoulos, V. (2018). Improvement of plant performance under water deficit with the employment of biological and chemical priming agents. *The Journal of Agricultural Science*, 156(5), 680–688. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000126>
- Barreto-García, P. A. B., Lopes, F. da S., Monroe, P. H. M., Paula, A. de, Martins, K. B. da S., y Nunes, M. R. (2024). Edge influence in a semi-deciduous tropical forest: An investigation of soil organic carbon fractions. *Environmental Quality Management*, 34(2). <https://doi.org/10.1002/tqem.22354>
- Baum, C., El-Tohamy, W., y Gruda, N. (2015). Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Scientia Horticulturae*, 187, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.03.002>
- Benítez-Malvido, J., Gallardo-Vásquez, J. C., Álvarez-Añorve, M. Y., y Avila-Cabadilla, L. D. (2014). Influence of matrix type on tree community assemblages along tropical dry forest edges. *American Journal of Botany*, 101(5), 820–829. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300396>
- Bertsch, F. (2003). *Absorción de nutrimentos por los cultivos*. Sello editorial Asociación costarricense de la ciencia del suelo.
- Bhantana, P., Malla, R., Prasad, S., Shoaib, M., Moussa, M., Das, B., Shanh. S., Khadka, D., Prasad. G., Poudel, K., Zhihao, D y Xiao, Ch. (2021). Use of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and Zinc fertilizers in an adaptation of plant from drought and heat stress. *Biomedical Journal of Scientific y Technical Research*, 38(3), 30357–30373. <https://doi.org/10.26717/BJSTR.2021.38.006152>
- Bhardwaj, A. K., y Chandra, K. K. (2018). Soil moisture fluctuation influences AMF root colonization and spore population in tree species planted in degraded entisol soil. *International Journal of Biosciences (IJBS)*, 13(03), 229–243. https://www.researchgate.net/publication/328404112_Soil_moisture_fluctuation_influences_AMF_root_colonization_and_spore_population_in_tree_species_planted_in_degraded_entisol_soil
- Bonfante, P., y Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant - Fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. In *Nature Communications* 1(48), 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Bonfim, J. A. (2015). *Fungos micorrizicos arbusculares e endofíticos dark septate em áreas de Mata Atlântica em um gradiente altitudinal*. [Tese de Doutorado Escola Superior de agricultura, Luiz de Queiroz Universidade de Sal paulo, Piracicaba] doi:10.11606/T.11.2015.tde-29092015-171243.
- Bouyoucos, G. J. (1962). Hydrometer method Improved for making particle size analyses of soils. *Agronomy Journal*, 54, 464–465. <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj1962.00021962005400050028x>
- Brachmann, A., y Parniske, M. (2006). The most widespread symbiosis on Earth. *PLoS Biology*, 4(7), 239–240. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040239>
- Carvalho, M., Brito, I., Alho, L., y Goss, M. J. (2015). Assessing the progress of colonization by arbuscular mycorrhiza of four plant species under different temperature regimes. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 178(3), 515–522. <https://doi.org/10.1002/jpln.201400303>
- Departamento de agricultura de los estados Unidos. (1999). *Guía para la evaluación de la calidad y salud del suelo* (p. 88). USDA.
- Da Silva, A. L., y Costa, M. F. (2022). Mycorrhization in heat stress: a pathway to agricultural sustainability. *American Journal of Agriculture and Environmental Sciences*, 10(3), 21–31.
- Djotan, A. K. G., Matsushita, N., y Fukuda, K. (2024). Within-site variations in soil physicochemical properties explained the spatiality and cohabitation of arbuscular mycorrhizal fungi in the roots of *Cryptomeria japonica*. *Microbial Ecology*, 87(1), 136–152. <https://doi.org/10.1007/s00248-024-02449-1>
- Dong, J., Jiang, Y., Lyu, M., Cao, C., Li, X., Xiong, X., Lin, W., Yang, Z., Chen, G., Yang, Y., y Xie, J. (2023). Drought changes the trade-off strategy of root and arbuscular mycorrhizal fungi growth in a subtropical Chinese Fir plantation. *Forests*, 14(1), 114. <https://doi.org/10.3390/f14010114>
- Echeverry Hernández, S., y Méndez Puentes, C. A. (2017). Estudio exploratorio de la microbiota edáfica en el Centro de investigación y educación ambiental La Tribuna, Neiva-Huila. *Ingeniería y Región*, 18, 53–64. <https://doi.org/10.25054/22161325.1833>

- Fietz, J., Tomiuk, J., Loeschcke, V., Weis-Doozt, T., y Segelbacher, G. (2014). Genetic consequences of forest fragmentation for a highly specialized arboreal mammal - the edible dormouse. *PLoS ONE*, 9(2), e88092. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088092>
- Finger, A., Radespiel, U., Habel, H. C., y Kettle, C. J. (2014). Forest fragmentation genetics: What can genetic tell us about forest fragmentation? In C. J. Kettle y L. P. Koh (Eds.), *Global Forest Fragmentation* (1st ed., pp. 50–68). CABI international. <https://doi.org/10.1079/9781780642031.0115>
- Fujisaki, K., Perrin, A.-S., Garric, B., Balesdent, J., y Brossard, M. (2017). Soil organic carbon changes after deforestation and agrosystem establishment in Amazonia: An assessment by diachronic approach. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 245, 63–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.011>
- Gray, M. W. (2012). Mitochondrial evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 4(9). <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a011403>
- Henao, N., Torres, A. M., Tafur, J. C., y Guevara, L. (2018). ¿Existe un efecto de borde sobre la estructura vegetal y el potencial de regeneración en fragmentos de bosque seco tropical? *Biota Colombiana*, 19(1), 3–20. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n01a01>
- Hernández-Zamudio, G., Sáenz-Mata, J., Moreno-Reséndez, A., Castañeda-Gaytán, G., Ogaz, A., Carballar-Hernández, S., y Hernández-Cuevas, L. (2018). Temporal diversity dynamics of the arbuscular mycorrhizal fungi of *Larrea tridentata* (Sesse y Mocino ex DC) Coville in a semi-arid ecosystem. *Revista Argentina de Microbiología*, 50(3), 301–310. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2017.07.007>
- Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. *Tropical Science Center*. Revised edition <https://app.ingemmet.gov.pe/biblioteca/pdf/Amb-56.pdf>
- Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación (INCOTEC) (2018). *Calidad del suelo determinación del Ph: NTC-5264:2018* <https://tienda.icontec.org/gp-calidad-del-suelo-determinacion-del-ph-ntc5264-2018.html>
- Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación (INCOTEC) (2020). *Calidad del suelo. Determinación de fósforo disponible: NTC 5350:2020* <https://tienda.icontec.org/gp-calidad-del-suelo-determinacion-de-fosforo-disponible-ntc5350-2020.html>
- Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación (INCOTEC) (2021). *Calidad del suelo. Determinación del carbono orgánico: NTC 5403:2021*. <https://tienda.icontec.org/gp-calidad-del-suelo-determinacion-del-carbono-organico-ntc5403-2021.html>
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. (1998). *Consideraciones generales para interpretar análisis de suelos*. (Issue 3). IGAC
- Jamiolkowska, A., Książniak, A., Gałazka, A., Hetman, B., Kopacki, M., y Skwaryło-Bednarz, B. (2018). Impact of abiotic factors on development of the community of arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: A review. *International Agrophysics*, 32(1), 133–140. <https://doi.org/10.1515/intag-2016-0090>
- Jiang, S., An, X., Shao, Y., Kang, Y., Chen, T., Mei, X., Dong, C., Xu, Y., y Shen, Q. (2021). Responses of arbuscular mycorrhizal fungi occurrence to organic fertilizer: A meta-analysis of field studies. *Plant and Soil*, 469, 89–105. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05153-y>
- Karasawa, T., Takebe, M., y Kasahara, Y. (2000). Arbuscular mycorrhizal (AM) effects on maize growth and AM colonization of roots under various soil moisture conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, 46(1), 61–67. <https://doi.org/10.1080/00380768.2000.10408762>
- Keymer, A., Pimprikar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, S. L., Delaux, P.-M., Klingl, V., Röpenack-Lahaye, E. von, Wang, T. L., Eisenreich, W., Dörmann, P., Parniske, M., y Gutjahr, C. (2017). Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhizal fungi. *ELife*, 6. <https://doi.org/10.7554/eLife.29107>
- Khanam, D., Mridha, M. A., Solaiman, A. R. M., y Hossain, T. (2006). Effect of edaphic factors on root colonization and spore population of arbuscular mycorrhizal fungi. *Bulletin of Institute of Tropical Agriculture of Kyushu University*, 29, 97–104. https://jglobal.jst.go.jp/en/detailJGLOBAL_ID=200902203676837914
- Kobae, Y., Ohmori, Y., Saito, C., Yano, K., Ohtomo, R., y Fujiwara, T. (2016). Phosphate treatment strongly inhibits new arbuscule development but not the maintenance of arbuscule in mycorrhizal rice roots. *Plant Physiology*, 171(1), 566–579. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00127>
- Koske, R. E., Gemma, J. N., Corkidi, L., Sigüenza, C., y Rincón, E. (2008). Arbuscular mycorrhizas in coastal dunes. In M. Martínez y N. P. Psuty (Eds.), *Coastal Dunes. Ecological Studies* (pp. 173–187). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-74002-5_11
- Kotlínek, M., Hlěsal, I., Košnar, J., Šmilauerová, M., Šmilauer, P., Altman, J., Dvorský, M., Kopecký, M., y Doležal, J. (2017). Fungal root symbionts of high-altitude vascular plants in the Himalayas. *Scientific Reports*, 7(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06938-x>
- Li, Y., Kang, W., Han, Y., y Song, Y. (2018). Spatial and temporal patterns of microclimates at an urban forest edge and their management implications. *Environmental Monitoring and Assessment*, 190(2), 93. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6430-4>
- Lin, C., Wang, Y., Liu, M., Li, Q., Xiao, W., y Song, X. (2020). Effects of nitrogen deposition and phosphorus addition on arbuscular mycorrhizal fungi of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*). *Scientific Reports*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69213-6>
- Lobo, D., Leon, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M., y Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17(2), 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>
- Mesele, S. A., y Huising, E. J. (2024). Soil organic carbon and nutrient characteristics of Anogeissus groves in old Opara forest reserve, Nigeria. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196 (490). <https://doi.org/10.1007/s10661-024-12636-9>
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J. G., Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2012). Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 196(3), 835–844. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.02490.x>
- Parkash, V., Kaundal, R., Paul, S., y Thapa, M. (2024). Arbuscular mycorrhizal biotization enhances stress-resistant morphophysiological traits in forest tree species. In *Biotechnological Approaches for Sustaining Forest Trees and Their Products* (pp. 277–293). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-97-4363-6_11
- Pereira, S., Leal, I. R., Tabarelli, M., y Santos, M. G. (2020). Intense mycorrhizal root colonization in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management*, 462. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117970>
- Potts, J. R., Hillen, T., y Lewis, M. A. (2016). The “edge effect” phenomenon: deriving population abundance patterns from individual animal movement decisions. *Theoretical Ecology*, 9(2), 233–247. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0283-7>
- Rajpurohit, S. S., y Jaiswal, P. (2022). Effect of physico-chemical properties on spore density and root colonization of mycorrhizal fungi in industrial wastelands in Kota, Rajasthan. *International Journal of Plant y Soil Science*, 34 (21) 114–126. <https://doi.org/10.9734/ijps/2022/v34i2131301>
- Retama-Ortiz, Y., Ávila-Bello, C. H., Alarcón, A., y Ferrera-Cerrato, R. (2017). Effectiveness of native arbuscular mycorrhiza on the growth of four tree forest species from the Santa Marta Mountain, Veracruz (Mexico). *Forest Systems*, 26(1). <https://doi.org/10.5424/fs/2017261-09636>
- Schmidt, M., Jochheim, H., Kersebaum, K.-C., Lischeid, G., y Nendel, C. (2017). Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 659–671. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022>

- Shukla, A., Kumar, A., Jha, A., Salunkhe, O., y Vyas, D. (2013). Soil moisture levels affect mycorrhization during early stages of development of agroforestry plants. *Biology and Fertility of Soils*, 49(5), 545–554. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0744-8>
- Sieverding, E. (1983). *Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo – arbuscular en el laboratorio* (1 ed.). CIAT.
- Silvera Chimá, E. D. C., Acuña Vargas, J. C., y Urbina-Cardona, N. (2024). Efecto de borde sobre anuros del bosque seco tropical, potreros y plantaciones de palma de aceite, y su relación con variables ambientales en el Caribe colombiano. *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 7(1), 149–173. <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2024.1.584>
- Smith, S. E., y Read, D. J., Elsevier (Ed) (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3.a ed.).
- Soti, P. G., Jayachandran, K., Koptur, S., y Volin, J. C. (2015). Effect of soil pH on growth, nutrient uptake, and mycorrhizal colonization in exotic invasive *Lygodium microphyllum*. *Plant Ecology*, 216(7), 989–998. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0484-6>
- Soudzilovskaia, N. A., Douma, J. C., Akhmetzhanova, A. A., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Moens, E. J., Treseder, K. K., Tibbett, M., Wang, Y., y Cornelissen, J. H. C. (2015). Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 371–382. <https://doi.org/10.1111/geb.12272>
- Stutz, J. C., y Morton, J. B. (1996). Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 74(12), 1883–1889. <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/b96-225>
- Tedersoo, L., Bahram, M., y Zobel, M. (2020). How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480). <https://doi.org/10.1126/science.aba1223>
- Valadi, G., Eshaghi Rad, J., Khodakarami, Y., Nemati Peykani, M., y Harper, K. A. (2022). Edge influence on herbaceous plant species, diversity and soil properties in sparse oak forest fragments in Iran. *Journal of Plant Ecology*, 15(2), 413–424. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab090>
- Wang, X.-Q., Wang, Y.-H., Song, Y.-B., y Dong, M. (2022). Formation and functions of arbuscular mycorrhizae in coastal wetland ecosystems: A review. *Ecosystem Health and Sustainability*, 8(1), 1–14. <https://doi.org/10.1080/20964129.2022.2144465>
- Wang, Z., Zhao, J., Xiao, D., Chen, M., y He, X. (2024). Higher colonization but lower diversity of root-associated arbuscular mycorrhizal fungi in the topsoil than in deep soil. *Applied Soil Ecology*, 194. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105195>
- Winagraski, E., Kaschuk, G., Monteiro, P. H. R., Auer, C. G., y Higa, A. R. (2019). Diversity of arbuscular Mycorrhizal fungi in forest ecosystems of Brazil: A review. *CERNE*, 25(1), 25–35. <https://doi.org/10.1590/01047760201925012592>
- Xofis, P., Kefalas, G., y Poirazidis, K. (2023). Biodiversity and conservation of forests. *Forests*, 14(9), 1871. <https://doi.org/10.3390/f14091871>
- Yang, J., Blondeel, H., Meeussen, C., Govaert, S., Vangansbeke, P., Boeckx, P., Lenoir, J., Orczewska, A., Ponette, Q., Hedwall, P.-O., Iacopetti, G., Brunet, J., De Frenne, P., y Verheyen, K. (2022). Forest density and edge effects on soil microbial communities in deciduous forests across Europe. *Applied Soil Ecology*, 179. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104586>
- Yu, R., Wang, S., Yu, Y. Z., Du, W. S., Yang, F., Yu, W. Y., y Sun, Z. W. (2009). Neutralizing antibodies of botulinum neurotoxin serotype a screened from a fully synthetic human antibody phage display library. *Journal of Biomolecular Screening*, 14(8), 991–998. <https://doi.org/10.1177/1087057109343206>
- Zangaro, W., Nisizaki, S., Domingos, J., y Nakano, E. (2003). Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 315–324. [doi:10.1017/S0266467403003341](https://doi.org/10.1017/S0266467403003341)
- Zhu, H., Yao, Q., Sun, X., y Hu, Y. (2007). Colonization, ALP activity and plant growth promotion of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi at low pH. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(4), 942–950. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.11.006>