



COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN AGROECOSISTEMAS DEL ÁREA DE PROTECCIÓN DE FLORA Y FAUNA CAÑÓN DEL USUMACINTA EN TABASCO, MÉXICO †

[COMPOSITION OF COMMUNITIES OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI IN AGROECOSYSTEMS OF THE USUMACINTA CANYON FLORA AND FAUNA PROTECTION AREA IN TABASCO, MÉXICO]

Juan David Ricárdez-Pérez¹, Gilberto Villanueva-López^{2*},
Ulises Rodríguez-Robles³, Hans Van der Wall⁴, Iván Oros-Ortega⁵
and Luis Alberto Lara-Pérez⁵

¹Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carr. Villahermosa-Reforma km 15.5 s.n., Ranchería Guineo 2da Sección, Centro, C.P. 86280, Villahermosa, Tabasco, México. Email: juan.ricardez@estudianteposgrado.ecosur.mx

²Ganadería Sustentable y Cambio Climático. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carr. Villahermosa-Reforma km 15.5 s.n., Ranchería Guineo 2da Sección, Centro, C.P. 86280, Villahermosa, Tabasco, México. Email: gvillanueva@ecosur.mx

³Laboratorio de Ecosistemas y Agroecosistemas Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR), Av. Independencia Nacional #151 C.P. 48900, Autlán, Jalisco, México. Email: ulises.rodriguez@academicos.udg.mx

⁴Agroecología. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carr. Villahermosa-Reforma km 15.5 s.n., Ranchería Guineo 2da Sección, Centro, C.P. 86280, Villahermosa, Tabasco, México. Email: hvanderwal@ecosur.mx

⁵Instituto Tecnológico de la Zona Maya (IZTM), Carr. Chetumal-Escárcega km 21.5 s.n., Ejido Juan Sarabia, C.P. 77965, Othón P. Blanco, Quintana Roo, México. Email: ivanoros1109@hotmail.com; ingluislara@gmail.com

*Corresponding author

SUMMARY

Background. The mutualistic interaction with Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) is one of the main strategies used by plants to improve their absorption of nutrients and cope with adverse environmental conditions. They are ubiquitous microorganisms that help maintain soil health and crop nutrition, which is why they are considered an essential component in agroecosystems. However, its presence is affected by multiple biotic and abiotic factors such as tree cover and management intensity. **Objective.** Evaluate and compare the AMF communities and tree cover of the main agroecosystems present in the Usumacinta Canyon Flora and Fauna Protection Area (APFFCU) in the humid tropics of southeastern México. **Methodology.** The abundance of spores and the number of AMF morphospecies and the density and diversity of trees were counted in 25 plots of the agroecosystems Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) and Plantación Forestal (PF). An Analysis of Variance (ANOVA) was applied to the set of data obtained from each variable to detect the presence of significant differences between each of the agroecosystems evaluated. Likewise, to observe the effect between the variables, the Pearson correlation analysis was carried out. Finally, Principal Component Analysis (PCA) was carried out to visualize the grouping of the study plots. **Results.** The ANOVA detected significant differences when comparing the variables of interest. The highest abundance of spores was found in P and PF, while A and PF presented the highest richness of AMF morphospecies. Acaulosporaceae and Glomeraceae were the most representative families and *Acaulospora kentinensis* was the only morphospecies that was observed in all the agroecosystems evaluated. The highest values of tree density and diversity were observed in A. The lowest tree density was present in P and the lowest tree diversity in PF. The PCA allowed us to group the plots

† Submitted August 24, 2023 – Accepted January 29, 2024. <http://doi.org/10.56369/tsaes.5126>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

ISSN: 1870-0462.

ORCID: J.D. Ricárdez-Pérez: <http://orcid.org/0000-0002-3287-4269> G. Villanueva-López: <http://orcid.org/0000-0001-9200-2553> U. Rodríguez-Robles: <http://orcid.org/0000-0001-5667-8898> H.v.d. Wal: <http://orcid.org/0000-0002-2765-8596> I. Oros-Ortega: <http://orcid.org/0000-0002-7542-5391> L.A. Lara-Pérez: <http://orcid.org/0000-0003-1617-6441>

with the highest tree density, spore abundance and morphospecies richness on average. **Implications.** The information derived from this study highlights the importance of the presence of trees in agricultural productivity and the design of long-term sustainable agroecosystems. **Conclusion.** It was concluded that the AMF communities of the agroecosystems evaluated in the APFFCU vary in spore abundance and morphospecies richness, which is correlated with the characteristics of their tree cover.

Key words: mycorrhizal symbiosis; biodiversity; adaptability; humid tropics.

RESUMEN

Antecedentes. La interacción mutualista con los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA) es una de las principales estrategias utilizadas por las plantas para mejorar su absorción de nutrientes y hacer frente a condiciones ambientales adversas. Son microorganismos ubicuos que ayudan a mantener la salud del suelo y la nutrición de los cultivos por lo que son considerados como un componente esencial en los agroecosistemas. No obstante, su presencia se ve afectada por múltiples factores bióticos y abióticos como la cobertura arbórea y la intensidad de manejo. **Objetivo.** Se evaluaron y compararon las comunidades de HMA y la cobertura arbórea de los principales agroecosistemas presentes en el Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU) en el trópico húmedo del sureste de México. **Metodología.** Se contabilizó la abundancia de esporas y el número de morfoespecies de HMA y la densidad y diversidad de árboles en 25 parcelas de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF). Al conjunto de datos obtenidos de cada variable se les aplicó un Análisis de Varianza (ANOVA) para detectar la presencia de diferencias significativas entre cada uno de los agroecosistemas evaluados. Así mismo, para observar el efecto entre las variables se realizó el análisis correlación de Pearson. Por último, se llevó a cabo el Análisis de Componentes Principales (ACP) para visualizar la agrupación de las parcelas de estudio. **Resultados.** El ANOVA detectó diferencias significativas al comparar las variables de interés. La mayor abundancia de esporas se encontró en P y PF, mientras que, A y PF presentaron la mayor riqueza de morfoespecies de HMA. Acaulosporaceae y Glomeraceae fueron las familias más representativas y *Acaulospora kentinensis* fue la única morfoespecie que se observó en todos los agroecosistemas evaluados. Los valores más altos de densidad y diversidad arbórea se observaron en A. La menor densidad arbórea se presentó en P y la menor diversidad arbórea en PF. El ACP permitió agrupar las parcelas con mayor densidad arbórea, abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies en promedio. **Implicaciones.** La información derivada de este estudio destaca la importancia de la presencia de árboles en la productividad agrícola y el diseño de agroecosistemas sostenibles a largo plazo. **Conclusión.** Se concluyó que las comunidades de HMA de los agroecosistemas evaluados en la APFFCU varían en abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies, lo cual está correlacionado con las características de su cobertura arbórea. **Palabras clave:** simbiosis micorrízica; biodiversidad; adaptabilidad; trópico húmedo.

INTRODUCCIÓN

Los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA) se asocian con las raíces de cerca del 90 % de las especies de plantas vasculares terrestres y son considerados como microorganismos que mejoran la absorción de nutrientes de las plantas hospederas (Begum *et al.*, 2019). La interacción mutualista con estos microorganismos es un mecanismo por el cual las plantas hospederas pueden generar cambios a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico que le permiten adaptarse al estrés ambiental producido por eventos climáticos extremos como las sequías (Fang y Xiong, 2015, Ilyas *et al.*, 2021). Además, los HMA ayudan a mantener la humedad del suelo por medio de la glomalina, una glicoproteína que se excreta por el micelio extrarradical y que protege al suelo de la desecación al aumentar la capacidad de retención de humedad (Begum *et al.*, 2019). Por lo tanto, los HMA tienen un amplio impacto ecológico en los agroecosistemas al mantener la salud del suelo y mejorar la nutrición de los cultivos (Begum *et al.*, 2019).

A pesar de que los HMA dependen mayormente de factores bióticos y abióticos para su dispersión, son organismos ubicuos, ampliamente distribuidos a nivel global y con bajo nivel de endemismo (Davison *et al.*, 2016). En la actualidad se conocen 334 especies de HMA, las cuales se encuentran presentes en el suelo en forma de micelio extraradical o esporas (Alaux *et al.*, 2020). La identificación de las especies de HMA por lo general se realiza mediante microscopía, observando rasgos propios de las esporas como su tamaño, color, forma y las características de sus capas (Oehl *et al.*, 2011). No obstante, la identificación de morfoespecies puede generar algunas complicaciones por el dimorfismo que presentan algunos géneros. Además algunas especies podrían no estar esporulando al momento de realizar los muestreos o encontrarse en forma de micelio extraradical por lo que la riqueza de los HMA puede verse infravalorada (Alaux *et al.*, 2020. Sun *et al.*, 2016).

La abundancia y la diversidad de los HMA puede verse afectada por la intensidad del manejo de los agroecosistemas (Oehl *et al.*, 2010). Las prácticas de manejo convencional como la labranza profunda, la aplicación de fertilizantes sintéticos, y la quema de

residuos son actividades que pueden modificar la composición de las comunidades de HMA al afectar la densidad de las esporas, la longitud de las hifas y el potencial de colonización de los propágulos (Alguacil *et al.*, 2008, Barraclough y Olsson, 2018, Sasvári *et al.*, 2011). De igual manera, el uso de agroquímicos como herbicidas, insecticidas y fungicidas, es un riesgo potencial para el desarrollo de la simbiosis micorrízica principalmente por la exposición prolongada a sus compuestos activos (Hage-Ahmed *et al.*, 2018). La composición de las especies vegetales establecidas en los agroecosistemas es otro factor importante que puede tener influencia sobre las comunidades de los HMA (Oehl *et al.*, 2010).

Estudios recientes han remarcado la importancia funcional del componente arbóreo por su efecto positivo sobre las comunidades micorrízicas (Dierks *et al.*, 2021, Grünfeld *et al.*, 2019, Veresoglou *et al.*, 2017). El impacto que ejercen los árboles sobre las propiedades físicas y químicas del suelo promueven la creación de microambientes adecuados para el desarrollo de la simbiosis micorrízica (Dierks *et al.*, 2021, Veresoglou *et al.*, 2017). En este sentido, la densidad y diversidad de las especies de árboles puede tener un mayor impacto sobre la composición de los HMA en comparación con otros factores que están relacionados con la presencia de los árboles (Dierks *et al.*, 2021, Grünfeld *et al.*, 2019). Los árboles actúan como una fuente de propágulos que inclusive benefician a otras especies de plantas hospederas de HMA como las herbáceas (Veresoglou *et al.*, 2017). Los resultados reportados por Veresoglou *et al.* (2017) demostraron que las especies leñosas pueden considerarse como “islas” de propagación de HMA en ecosistemas templados. Esto sugiere que la introducción de árboles es de vital importancia desde la perspectiva del manejo sustentable de los agroecosistemas tropicales debido a los beneficios que los HMA pueden aportar a cultivos como el de *Zea mays* L. (Dierks *et al.*, 2021, Veresoglou *et al.*, 2017).

A pesar del rol tan importante que juegan los HMA en el desarrollo de una agricultura sustentable, existe poca información sobre su distribución en las regiones de clima tropical (Rincón *et al.*, 2021). Es esencial identificar los factores que contribuyan a mantener las comunidades de HMA que permitan mejorar la adaptabilidad de los agroecosistemas tropicales de frente al CC. Las hipótesis de las cuales parte este estudio son las siguientes: (1) la abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies de HMA variará al comparar diferentes agroecosistemas; que (2) la variación en la composición de las comunidades de HMA estará relacionada con las diferencias de diversidad y densidad de la cobertura arbórea de los agroecosistemas; y que (3) la presencia de los HMA se

verá afectada en los agroecosistemas que presentan prácticas de manejo convencional. Por tanto, los objetivos fueron evaluar la abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA; determinar su relación con la diversidad y densidad de la cobertura arbórea; y describir la historia de uso y las prácticas de manejo realizadas en los agroecosistemas; potrero; milpa; huerto familiar; acahual; y plantación forestal del Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU) en Tenosique, Tabasco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en las comunidades de El Repasto, Nueva Jerusalén, Ignacio Allende, Francisco Villa, Nueva Estancia, Álvaro Obregón, Francisco I. Madero Cortázar, Miguel Hidalgo y Bejucal, ubicadas en el APFFCU, en el municipio de Tenosique (Figura 1). Tenosique se encuentra ubicado en la Subregión Ríos de Tabasco, en el trópico húmedo del sureste de México. Presenta clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Am), con una temperatura promedio entre los 24 y 28 °C y precipitación anual promedio entre los 1500 y 2500 mm (INEGI, 2010). Predominan los suelos Cambisoles, Leptosoles, Luvisoles, y Regosoles (Geissen *et al.*, 2009). El área de muestreo se encuentra ubicada dentro de un polígono irregular ubicado en las coordenadas 17°15'18.24"N, 91°17'32.25"O; 17°19'22.81"N, 91°19'21.48"O; 17°19'31.60"N, 91° 5'29.91"O; y 17°15'12.94"N, 91° 3'59.77"O. En la APFFCU principalmente se practica la ganadería extensiva y la agricultura de temporal, aunque otras actividades como la carpintería, la floricultura, el turismo y las plantaciones de especies forestales, de palma de aceite y de caña también contribuyen al sustento económico (CONANP 2015). Por lo tanto, abundan los potreros con pastizales cultivados, las plantaciones forestales de especies maderables como *Tectona grandis* L. y *Gmelina arborea* Roxb y la agricultura de diversos cultivos anuales y perenes (CONANP 2015). Como consecuencia de la deforestación se encuentran fragmentos de bosque tropical lluvioso que albergan especies vegetales como *Swietenia macrophylla* King, *Cedrela odorata* L., *Andira galeottiana* Standl., *Sabal mexicana* Mart., *Attalea butyracea* Mutis ex L. f., *Spondias mombin* L., *Tabebuia rosea* Bertol. DC., *Ceiba pentandra* L. Gaertn, *Nectandra ambigens* Blake C. K. Allen, *Enterolobium cyclocarpum* Jacq. Griseb., *Castilla elastica* Sessé, *Calophyllum brasiliense* Cambess., y *Cordia alliodora* Ruiz & Pav. Además, existe una importante presencia de acahuals de diferentes edades como consecuencia del abandono de parcelas dedicadas al cultivo tradicional de maíz (Milpa) (García-Domínguez *et al.*, 2018).

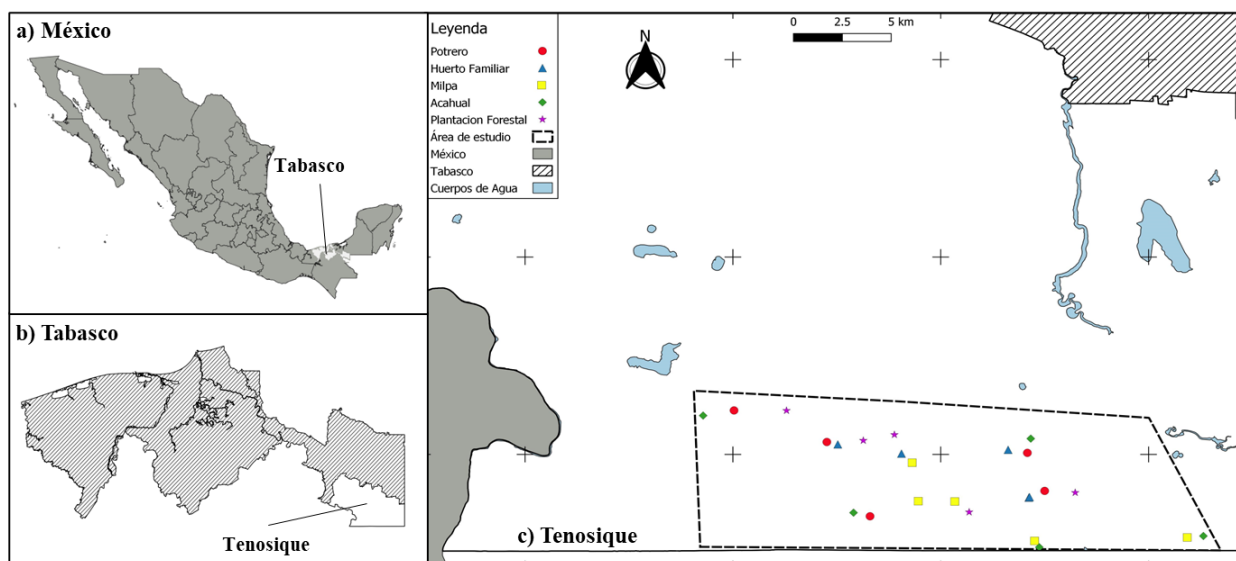


Figura 1. Distribución de las parcelas de muestreo en el APFFCU; a) localización del estado de Tabasco en México; b) localización del municipio de Tenosique en Tabasco; y c) localización de las parcelas de muestreo. (Elaboración propia).

Identificación y selección de agroecosistemas

La selección de los agroecosistemas se realizó con la participación voluntaria de 40 familias que residen en las comunidades antes mencionadas. Por medio de una entrevista semiestructurada se conocieron los principales usos de sus tierras. Como resultado se obtuvo que los principales agroecosistemas de la zona son Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF). Del total de parcelas registradas se seleccionaron de forma aleatorizada 5 por cada uno de los agroecosistemas utilizando la función ALEAT del software EXCEL. Cada parcela corresponde a una repetición para un total de 25 unidades muestrales y pertenecen a 22 propietarios diferentes. Se llevó a cabo una nueva entrevista semiestructurada a los propietarios de estas parcelas para conocer historia de uso y las prácticas de manejo que se llevan a cabo en cada una de ellas. La extensión de las parcelas variaba de acuerdo con el tipo de agroecosistema. Los acahuals presentaban una superficie aproximada de 10000 a 15000 m²; los huertos familiares de 1000 a 1800 m²; las milpas de 10000 a 35000 m²; los potreros de 35000 a 50000 m²; y las plantaciones forestales de 10000 a 20000 m². La distancia promedio entre parcelas era de 8264.21 m con una separación en línea recta de 44.60 m entre las más cercanas y 26469.50 m las más alejadas.

Muestreo de suelo

En febrero de 2019, se hicieron calicatas de 1 x 1 m al centro de cada una de las parcelas. Con ayuda de un cilindro de acero inoxidable se tomaron muestras de

suelo de las paredes laterales a tres diferentes profundidades, de 0-10 cm, de 10-20 y de 20-30 cm y se mezclaron para elaborar muestras compuestas de los primeros 30 cm de profundidad de aproximadamente 150 g. Las muestras se almacenaron en bolsas de polietileno y fueron llevadas al Laboratorio de Ecofisiología Vegetal y Sistemas Agroforestales (LEVSA) de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) unidad Villahermosa, donde fueron procesadas para los análisis de extracción e identificación de HMA.

Muestreo y estimación de la diversidad y densidad arbórea

En las parcelas de A y PF, en el punto de muestreo de suelo, se delimitó un área rectangular de 500 m² (20 x 25 m) dentro de la cual se realizó el inventario forestal. Cuando la densidad arbórea lo permitió (P y M) o el tamaño de la parcela era reducido (HF), el inventario forestal se llevó a cabo con el total de árboles dentro de la parcela. Se registraron el número de árboles y se identificaron por nombre común y científico de acuerdo con Ochoa-Gaona *et al.* (2012). La densidad arbórea se estimó multiplicando el total de individuos contabilizados en el área de 500 m² por 20 para calcular el número de árboles por hectárea de cada agroecosistema (árboles h⁻¹). Para estimar la diversidad de especies arbóreas en cada parcela se utilizó el número de Hill *q1* para determinar la diversidad verdadera (*D*) la cual se expresa de la siguiente manera: $D = \exp(H')$, donde H' corresponde al índice de diversidad de Shannon.

Conteo de esporas e identificación de morfoespecies de HMA

A las muestras de suelo se les retiraron las piedras y restos vegetales, posteriormente se extendieron sobre charolas plásticas y se dejaron secar a temperatura ambiente durante aproximadamente dos semanas. El tiempo de secado fue variado, entre 10 a 20 días de acuerdo con el contenido de humedad y composición del suelo. Una vez secas, fueron molidas y tamizadas a un tamaño de partícula de 2 mm y se tomó una submuestra de 50 g de cada muestra compuesta (Robertson *et al.*, 1999). En esta submuestra se realizó el aislamiento de las esporas de HMA mediante el método de tamizado húmedo con centrifugado en solución de sacarosa al 60 % a 2,000 rpm (Gerdemann y Nicholson, 1963). Las esporas se observaron en un microscopio estereoscópico de la marca Zeiss modelo Stemi 305 con ayuda de una caja de Petri cuadrículada. Se contabilizaron todas las esporas presentes independientemente de su madurez y viabilidad. Para la identificación de las morfoespecies, las esporas se extrajeron con ayuda de una micropipeta de punta fina para depositarlas en portaobjetos. Posteriormente, se colocó una gota de solución de alcohol polivinílico, ácido láctico y glicerol para fijar esporas. De igual manera se observó si las esporas presentaban reacción a la solución de Melzer (Bagyaraj y Stürmer, 1995). Con un microscopio óptico Zeiss Primo Star con aumento de hasta 400x con una cámara acoplada Axiocam erc 5s se capturaron fotografías de las esporas para ser identificadas. Para la identificación solo se seleccionaron las esporas que presentaron la mayoría de sus rasgos morfológicos distintivos, tales como, color, forma, tamaño, hifa de sujeción y características de las capas. La identificación de las morfoespecies se llevó a cabo contrastando con la información de las bases de datos de la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) de la West Virginia University (<https://invam.wvu.edu>) y por la University Agriculture in Szczecin, Poland (<http://www.zor.zut.edu.pl>). Se estimó la abundancia de esporas de HMA presentes en el total de la submuestra tamizada (50 g). La riqueza de HMA corresponde al número de morfoespecies observadas en cada parcela y se ajustó utilizando el valor estimado de cobertura (SC) de la muestra sugerido por Chao y Jost (2012).

Análisis estadísticos

El análisis de los datos se realizó con ayuda del software estadístico de código abierto R-Project v4.1.1 (R Core Team, 2020). Se descartaron datos anómalos

por medio del criterio de Chauvenet y se comprobó que cada conjunto de observaciones cumpliera con los criterios de normalidad utilizando la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de Levene para comprobar la homogeneidad de las varianzas. Cuando no se encontró normalidad en los datos se procedió a realizar la normalización mediante fórmulas, $\ln(x)$, x^2 , etc. Se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) para las variables de abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies HMA y diversidad y densidad arbórea. Se aplicó la prueba post-hoc de Fisher LSD de la menor diferencia significativa ($p \leq 0.05$). Finalmente, se realizó la prueba de correlación de Pearson y el Análisis de Componentes Principales (ACP) con las variables antes mencionadas.

RESULTADOS

Manejo de las parcelas

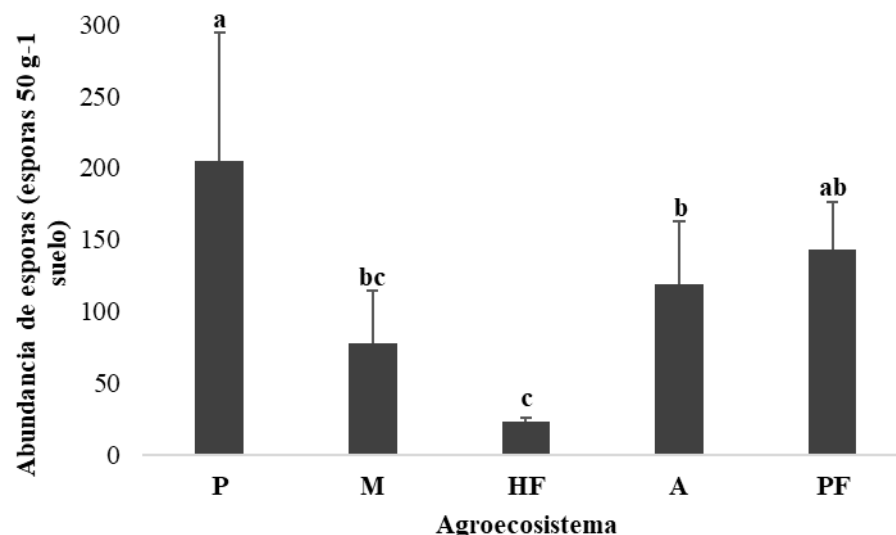
Las parcelas presentaron un manejo diversificado, sin embargo, en la mayoría de los casos las prácticas de manejo son convencionales (Tabla 1). Por ejemplo, se registró el uso de al menos ocho diferentes productos agroquímicos orientados al control de malezas con ingredientes activos tales como, isopropilamina de N-fosfonometil glicina; dimetilamina del ácido 2,4-diclorofenoxiacético; y dicloruro de 1,1'-dimetil-4,4' bipiridinio; entre otros. Estos son herbicidas que varían en su mecanismo de acción, algunos son selectivos y otros no selectivos. En menor medida se registró el uso de insecticidas elaborados a partir de cipermetrina o clorpirifos como ingrediente activo y cuyo uso solo se detectó en HF. Para el establecimiento del cultivo del maíz en el agroecosistema M se practica tradicionalmente la labranza cero y regularmente se realiza la fertilización por medio de la aplicación de urea o abonos orgánicos.

Abundancia de esporas y riqueza morfoespecies de HMA

Se contabilizaron en total 2 521 esporas. La abundancia de esporas presentó diferencias significativas ($F=7.85$, $p=0.0019$) entre los diferentes agroecosistemas (Figura 2). El mayor número de esporas se observó en P, con una media de 244.66 esporas 50 g^{-1} suelo ($\sigma=89.27$) y no fue diferente de PF con 143.50 esporas 50 g^{-1} suelo ($\sigma=32.72$). La PF no fue diferente de A y M con 118.67 esporas 50 g^{-1} suelo ($\sigma=43.88$) y 77.5 esporas 50 g^{-1} suelo ($\sigma=37.22$). Mientras que HF con una media de 23.5 esporas 50 g^{-1} suelo ($\sigma=2.52$) fue significativamente diferente del resto de los agroecosistemas a excepción de M.

Tabla 1. Historia de uso y características de manejo de las parcelas de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México.

Agroecosistema	Edad (años)	Colindancias	Aplicación de agroquímicos	Características principales
Potrero	≤40	Poterros y acahuals.	No	Están destinados a la producción extensiva de ganado vacuno con herbáceas forrajeras como <i>Brachiaria brizantha</i> Stapf. Por lo general, se introducen árboles maderables y frutales dispersos o como cercas vivas, aunque en ocasiones el componente arbóreo está ausente.
Milpa	≤50	Potreros y acahuals.	Sí	Por lo general se establece de forma tradicional, mediante el sistema de roza-tumba-quema, con periodos de descanso de 2 a 5 años y asociando el cultivo de maíz con frijol, calabaza, yuca y pepino. Suelen introducirse árboles frutales y maderables dentro o en los alrededores de la parcela.
Huerto familiar	≤40	Caminos de terracería, terrenos baldíos viviendas y otros huertos familiares.	Sí	Se observan animales domésticos, así como aves de corral, cerdos y borregos en libertad o en pequeños corrales. Es habitual el barrido y la quema de hojarasca, residuos orgánicos vegetales y animales y desechos domésticos. Por lo anterior, el suelo se encuentra desnudo y con anegaciones.
Acahual	≤20	Potreros, acahuals, milpas y vegetación originaria.	No	Se originan como parte del proceso de regeneración de la milpa tradicional o por incendios accidentales. El manejo agrícola es prácticamente nulo.
Plantación forestal	≤10	Potreros, acahuals y en ocasiones inmersos en parches de vegetación originaria.	Sí	Mayormente se establecen monocultivos de <i>T. grandis</i> L. pero pueden establecerse otras especies arbóreas maderables y frutales o con pastos de corte. Puede presentarse el acceso de ganado vacuno.

**Figura 2.** Abundancia promedio (+SD) de esporas de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México. Distintas letras entre cada barra indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo con la prueba de Fisher LSD ($p \leq 0.05$).

Por otra parte, se hallaron diferencias significativas ($F=3.99$, $p=0.015$) en la riqueza de las morfoespecies de los agroecosistemas evaluados. La mayor riqueza se encontró en A ($SC=0.54$) y PF ($SC=0.60$) con una media de 4.46 ($\sigma=1.02$) y 4.30 ($\sigma=1.89$) morfoespecies observadas por cada parcela y tuvieron diferencias con HF ($SC=0.85$) y P ($SC=0.80$) cuyos valores fueron los más bajos con 2.08 ($\sigma=0.52$) y 2.04 ($\sigma=1.12$) respectivamente. Con una media de 3.28 ($\sigma=1.55$) morfoespecies M ($SC=0.73$) no presentó diferencias significativas con los demás agroecosistemas. En total se registraron 12 morfoespecies pertenecientes a 7 géneros de 5 familias distintas (Tabla 2). Las familias con mayor representatividad fueron *Acaulosporaceae* (4) y *Glomeraceae* (3). *Acaulospora kentinensis* (Ak) fue la única morfoespecie que se encontró en los cinco diferentes agroecosistemas seguido de *Claroideoglossum etunicatum* (Ce), *Rhizopogon clarus* (Rc) y *Rhizopogon intraradices* (Ri) que solo estuvieron ausentes en los agroecosistemas HF y A. No obstante, Ce se encontró en un 56 % de las parcelas muestreadas (14), mientras que Ak, Ri y Rc solo en el 36, 32 y 20 % de los sitios muestreados respectivamente.

Diversidad y densidad de árboles

Se contabilizaron 1 017 árboles representados por 98 especies pertenecientes a 78 géneros de 39 familias

distintas. Las familias con mayor representatividad de especies fueron Fabaceae, Malvaceae y Rutaceae con 16, 11 y 9 especies respectivamente. Un tercio de las especies registradas se encontraban dentro de estas tres familias que en total incluían al 19 % de individuos contabilizados. *Citrus* fue el género con mayor presencia con ocho especies, seguido de *Inga* con cuatro especies y *Heliocarpus* con tres. *Annona*, *Carica*, *Cecropia*, *Cordia*, *Lonchocarpus*, *Manilkara*, *Pouteria*, *Spondias* y *Tabebuia* fueron representados por dos especies y el resto de los géneros con solo una especie cada uno. El 47 % de los árboles inventariados pertenecían a las especies *T. grandis* (198), *T. roseae* (144), *S. macrophylla* (78) y *C. odorata* (55). La tabla 2 muestra la distribución de los individuos en cada uno de los agroecosistemas estudiados.

La figura 3 muestra las medias de la diversidad de especies arbóreas de los agroecosistemas evaluados, las cuales presentaron diferencias significativas ($F=14.23$, $p=.00005$). A presentó la mayor diversidad con un promedio de 16.74 especies ($\sigma=5.15$) y fue significativamente diferente a los demás agroecosistemas, seguido por el HF con un valor de 11.29 especies ($\sigma=3.18$). M, P y PF presentaron en promedio una diversidad de 5.04 especies ($\sigma=3.37$), 4.63 ($\sigma=2.65$) especies y 1.47 especies ($\sigma=1.05$) respectivamente. Estos últimos fueron semejantes entre sí, pero diferentes en comparación con A y HF.

Tabla 2. Presencia de morfoespecies de HMA en muestras de suelo de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México.

Familia	Morfoespecie	Agroecosistema				
		P	M	HF	A	PF
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora delicata</i> (Ad)		*			*
	<i>Acaulospora kentinensis</i> (Ak)	*	*	*	*	*
	<i>Acaulospora mellea</i> (Am)					*
	<i>Acaulospora scrobicollata</i> (As)		*	*	*	
Claroideoglossomaceae	<i>Claroideoglossum etunicatum</i> (Ce)	*	*		*	*
	<i>Claroideoglossum lamellosum</i> (Cl)				*	*
Diversisporaceae	<i>Diversispora eburnea</i> (De)				*	
Gigasporaceae	<i>Dentiscutata heterogama</i> (Dh)			*		*
	<i>Gigaspora gigantea</i> (Gg)					*
Glomeraceae	<i>Funneliformis verruculosus</i> (Fv)		*			
	<i>Rhizopogon clarus</i> (Rc)	*	*		*	
	<i>Rhizopogon intraradices</i> (Ri)	*	*	*		*

Tabla 3. Distribución de individuos y especies de árboles de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México.

Agroecosistema	Familias	Géneros	Especies	Individuos
Potrero	10	13	14	38
Milpa	22	27	32	246
Huerto Familiar	22	25	38	251
Acahual	25	44	48	243
Plantación Forestal	4	4	4	204

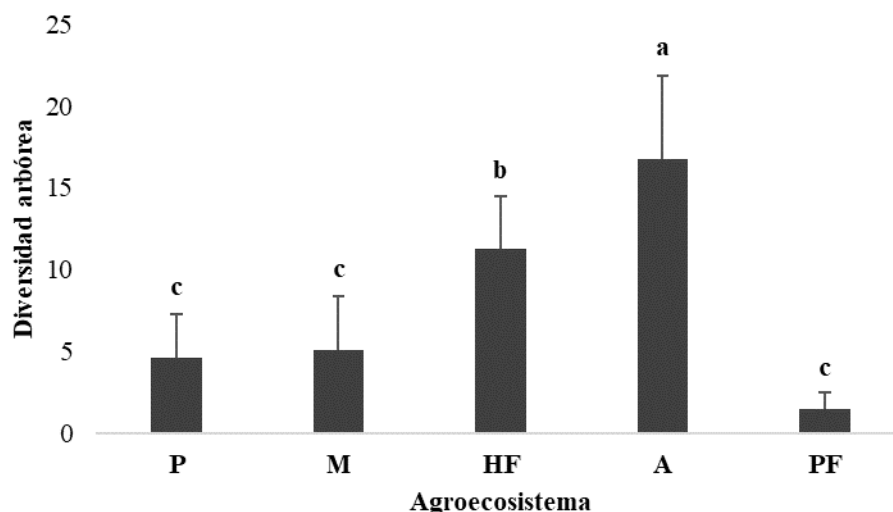


Figura 3. Diversidad arbórea (número de Hill q1) promedio (+SD) en los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México. Distintas letras entre cada barra indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo con la prueba de Fisher LSD ($p \leq 0.05$).

La densidad arbórea varió significativamente entre los diferentes agroecosistemas ($F=13.06$, $p=0.00025$). Con un promedio de 1 633.33 árboles ha^{-1} ($\sigma=268.57$) A presentó el mayor valor seguido de los agroecosistemas PF y HF con 924.80 árboles ha^{-1} ($\sigma=322.62$) y 757.67 árboles ha^{-1} ($\sigma=366.81$) respectivamente (Figura 4). Estos dos últimos fueron semejantes entre sí y solo HF fue semejante con M que tuvo una densidad media de 387 árboles ha^{-1} ($\sigma=309.95$). Mientras que, con una densidad de 27.26 árboles ha^{-1} ($\sigma=19.70$) árboles h^{-1} P fue estadísticamente diferente con respecto a los demás agroecosistemas excepto con el agroecosistema M.

Influencia de la cobertura arbórea sobre las comunidades de HMA

Se hallaron correlaciones débiles que fueron significativas estadísticamente ($p < 0.1$). La mayor correlación fue de forma positiva en las variables densidad y diversidad arbóreas ($r = 0.36$, $p=0.07$) y de forma negativa en la diversidad arbórea y abundancia de esporas ($r=-0.33$, $p=0.09$). El ACP (Figura 5) permitió observar tres diferentes agrupaciones de las parcelas muestreadas de acuerdo con las variables abundancia de esporas, riqueza de morfoespecies, densidad y diversidad arbóreas. En la primera agrupación (A1, A3, A4, A5, PF1, PF2, PF5, M2 y M3) las parcelas presentaron los mayores promedios de abundancia de esporas (307.11 esporas $50g^{-1}$ suelo), riqueza de morfoespecies (2.77) y densidad arbórea (1176.56 árboles ha^{-1}). La segunda agrupación (HF1, HF2, HF3, HF4, HF5, A2) se caracterizó por tener el

mayor promedio de diversidad arbórea (10.48) pero menor promedio de abundancia de esporas (45.33 esporas $50g^{-1}$ suelo). Por último, la tercera agrupación (P1, P2, P3, P4, P5, M1, M4, M5, PF3 y PF4) se caracterizó por tener los menores promedios de riqueza de morfoespecies (1.7), densidad arbórea (118.63 árboles ha^{-1}) y diversidad arbórea (3.52). La suma de los componentes 1 y 2 logró explicar el 69.57 % de la varianza total.

DISCUSIÓN

La mayor abundancia de esporas observada en los agroecosistemas P, PF y A sugiere que estos presentan características que benefician la presencia de los HMA. Los resultados obtenidos concuerdan con trabajos realizados previamente en zonas de clima tropical. Por ejemplo, Trejo *et al.* (2016) encontraron un mayor número de esporas en pastizales dedicados a la ganadería en comparación con sistemas tradicionales de policultivo de maíz (milpa) en la reserva de Los Tuxtlas en México. De igual manera, Belay *et al.* (2020) encontró una mayor densidad de esporas en bosques naturales de Etiopía al compararlo con sistemas de monocultivo y sistemas agroforestales. Por el contrario, Stürmer y Siqueira (2011) no encontraron diferencias significativas en la abundancia de esporas al comparar pastizales con sistemas agroforestales y bosques secundarios. Si bien en los trabajos citados no analizan la densidad y la diversidad arbórea, de manera general, los agroecosistemas evaluados presentan diferentes grados de deforestación.

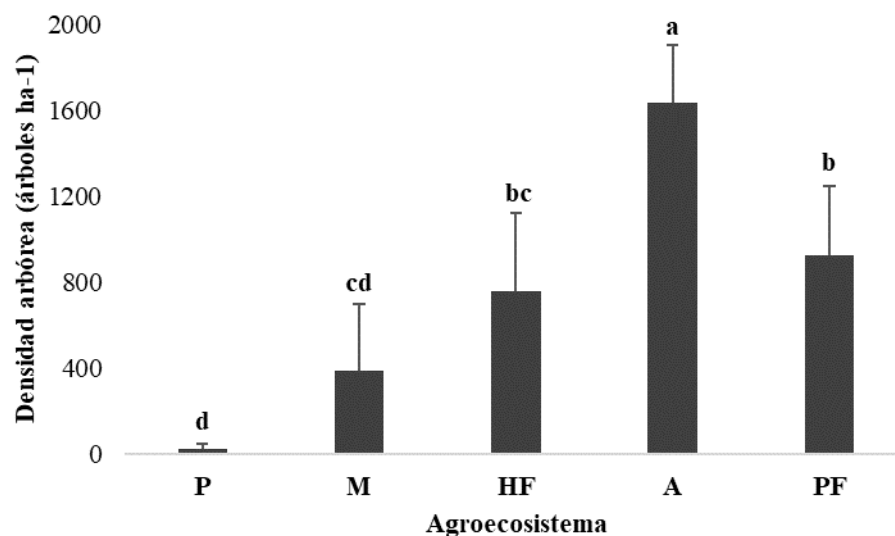


Figura 4. Densidad arbórea promedio (+SD) en los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México. Distintas letras entre cada barra indican diferencias estadísticamente significativas de acuerdo con la prueba de Fisher LSD ($p \leq 0.05$).

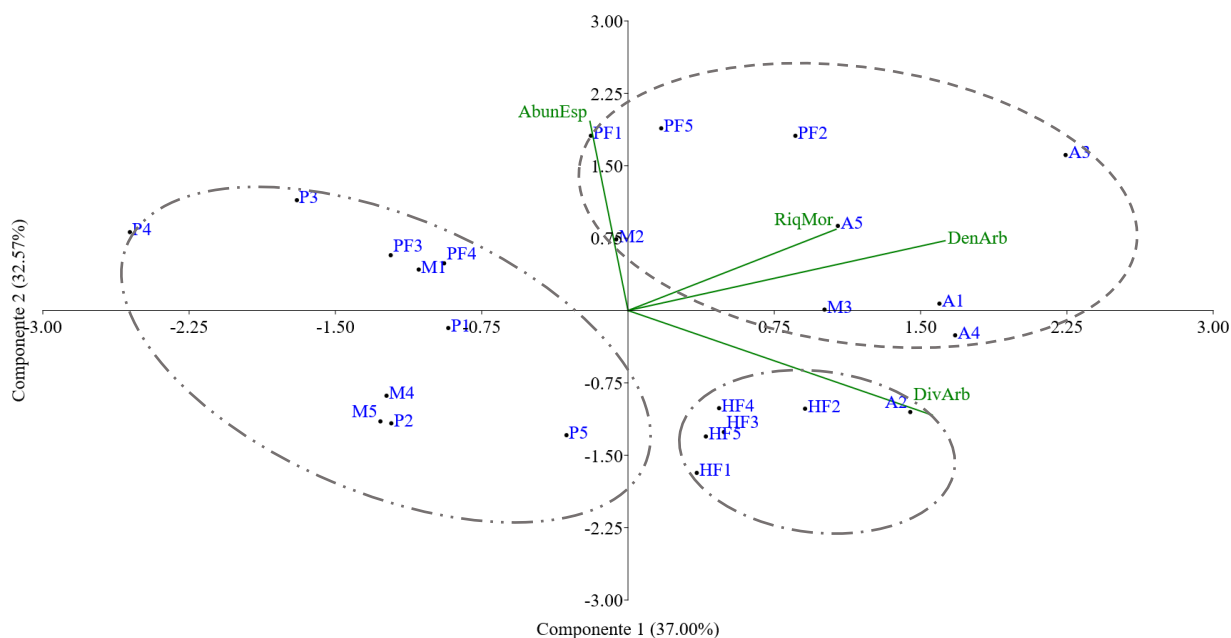


Figura 5. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables Abundancia de Esporas (AbunEsp), Riqueza de Morfoespecies (RiqMor), Densidad Arbórea (DenArb) y Diversidad Arbórea (DivArb) de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU en el trópico húmedo del sureste de México. La primera agrupación dentro de la elipse con línea guiones; la segunda agrupación dentro de la elipse con línea de guion y punto; y la tercera agrupación dentro de la elipse con línea de guion y dos puntos.

Aunque P se caracterizó por tener la menor densidad arbórea en comparación con los demás agroecosistemas, presentó el mayor número de esporas contabilizadas. Especulamos que esto se debe a la presencia de *B. brizantha* como planta forrajera y a las características de las raíces de esta especie exótica

(Tabla 1). Se ha observado que los pastos forrajeros tienen gran afinidad a la asociación con HMA y en especial *B. brizantha* promueve una mayor esporulación en comparación con otras especies (Santos *et al.*, 2022). El sistema radical fino y la tasa rápida de recambio que presentan los pastos exóticos

beneficia su asociación con especies de HMA de rápido crecimiento (Ramana *et al.*, 2023). Además, los exudados que producen las raíces de las plantas exóticas estimulan la esporulación de los simbiontes fúngicos (Ramana *et al.*, 2023). Sumado a esto, el aumento de materia orgánica que podría estar siendo incorporada al suelo por el estiércol vacuno (Tabla 1) estaría influyendo en la capacidad de P para almacenar un mayor número de esporas de HMA (Álvarez-Lopezello *et al.*, 2019). Además, el pastoreo de ganado bovino tendría un efecto positivo en la abundancia de HMA al estar actuando como un vector de dispersión de las esporas (Lekberg *et al.*, 2011). Lekberg *et al.* (2011) reportó la presencia de *Rhizophagus intraradices*, *Acaulospora morrowiae* y *Archaeospora trappei* en raíces de plántulas de *Sorghum sudanense* L. que crecieron en heces de bisonte.

Es importante destacar que en este estudio se contabilizaron las esporas independientemente de su viabilidad y, por lo tanto, los resultados obtenidos reflejan el efecto de la acumulación a lo largo del tiempo. La producción de esporas es una respuesta de los HMA a factores ambientales estresantes que varía de acuerdo con la especie y sus estrategias de supervivencia (Dos Santos *et al.*, 2022, Van der Heyde *et al.*, 2017). Asumimos que la baja densidad arbórea en P esta propiciando condiciones de humedad y temperatura extremas, lo cual favorece la esporulación de las morfoespecies presentes de HMA, y como consecuencia, aumenta la abundancia de esporas. Sin embargo, A y PF registraron los valores más altos de densidad arbórea (Figura 4) y se contabilizaron el 55 % de las esporas (Figura 2). La capacidad de estos agroecosistemas para acumular un alto número de esporas estaría relacionada con la presencia de la hojarasca como consecuencia de su alta densidad arbórea. La hojarasca es un sustrato orgánico que puede ser utilizado por los HMA como una fuente rica en nutrientes a diferencia de los suelos minerales con bajo contenido de nutrientes como los encontrados en zonas tropicales (Bunn *et al.*, 2019). Aunque los HMA son biótros obligados, múltiples estudios han reportado la presencia de hifas, vesículas y esporas en la hojarasca de ecosistemas tropicales, lo que sugiere que son capaces de colonizar y desarrollarse en materia orgánica en descomposición (Bunn *et al.*, 2019). Al igual que en P, la presencia de pasto forrajero y el pastoreo vacuno (Tabla 1) tendría un efecto positivo en la abundancia de esporas de PF.

Se ha sugerido que las diferencias observadas en la abundancia de esporas entre agroecosistemas están relacionadas con la intensidad de manejo y la composición de las plantas establecidas (Belay *et al.*, 2020, Trejo *et al.*, 2016). Así mismo, la dominancia de especies clímax que presentan una baja dependencia de la simbiosis micorrízica puede influir en la distribución

de esporas de HMA (Stürmer y Siqueira, 2011). Estas condiciones modifican el proceso de descomposición de la MO y eliminan potenciales plantas hospederas, propiciando un ambiente desfavorable para el desarrollo de los HMA. Al respecto, Barraclough y Olsson (2018) indican que el uso de fuego para eliminar residuos provoca la ruptura de la red de hifas micorrízicas y ocasiona la pérdida de potenciales plantas hospederas. Esto último también se ve afectado al aplicar herbicidas (Lekberg *et al.*, 2017). Además, esto podría dar paso a la dominancia de especies de plantas menos afines a la interacción con HMA debido a una menor asignación de carbono a las raíces (Lekberg *et al.*, 2017). De igual manera, la aplicación de insecticidas tendría un efecto negativo en la presencia de HMA. Harinikumar y Bagyaraj (1994) han señalado que las hormigas son un importante vector de dispersión de los HMA ya que estas acarrear suelo y raíces del subsuelo a la superficie lo que permite que los propágulos sean movilizados por otros factores dispersores como como el agua, viento u otros animales. Por lo tanto, la aplicación de productos agroquímicos, el barrido y quemado de la hojarasca y la roza-tumba-quema (Tabla 1) que se llevan a cabo en M y HF estarían disminuyendo su densidad de esporas. Sumado a esto, la presencia de especies clímax como *T. rosea*, *S. macrophylla* y *C. odorata* de igual modo estaría impactando en la presencia de los HMA.

El número de morfoespecies de HMA encontrado en los agroecosistemas evaluados (Tabla 2) estuvo por debajo de lo reportado con anterioridad en estudios realizados en zonas de clima tropical. Por ejemplo, en la región amazónica de Brasil se han registrado 23 morfoespecies en 6 géneros diferentes en pastizales para pastoreo de ganado y 50 morfoespecies de 6 géneros en acahuals jóvenes (<20 años) (Stürmer y Siqueira, 2011). Mientras que en México se han reportado hasta 46 morfotipos en pastizales y 47 en milpas (Trejo *et al.*, 2016), No obstante, cerca de la mitad del total de estos morfotipos pudieron ser identificados hasta nivel de género. En huertos familiares del sur de Etiopía se han identificado 8 géneros distintos (Dobo *et al.*, 2016). Finalmente, en plantaciones forestales de *T. grandis* de Tailandia se registraron 18 morfotipos pertenecientes a 7 géneros (Chaiyasen *et al.*, 2017). Al igual que los trabajos previamente citados, nuestros resultados provienen del análisis de esporas aisladas de muestras de suelo colectadas directamente en campo. Sin embargo, bajo esta condición, el análisis morfológico de las esporas debe realizarse bajo un enfoque conservador al momento de asignar las morfoespecies con el fin de evitar sobrestimar la riqueza de especies (Stürmer y Siqueira, 2011). En el trabajo de Trejo *et al.* (2016) de las 60 morfoespecies reportadas 37 de ellas no pudieron ser identificadas a nivel de especie. En nuestro caso solo asignamos el nombre de la especie a los morfotipos que pudieron ser identificados.

Por otra parte, se ha observado que la riqueza de especies puede presentar diferencias al comparar la época seca con la época húmeda en agroecosistemas de clima tropical (Lara-Pérez *et al.*, 2020). En nuestro caso se realizó un solo muestreo a finales de la temporada húmeda lo cual podría explicar las diferencias observadas con los resultados de otros autores que muestrearon en la época seca (Dobo *et al.*, 2016). De igual manera, las características locales de los agroecosistemas estarían influyendo en la riqueza reportada. Por ejemplo, en los pastizales (potreros) evaluados por Stürmer y Siqueira (2011), además de *B. brizantha* se encuentran establecidas otras especies de pastos como *Axonopus scoparius*, *Brachiaria humidicola*, y *Paspalum notatum* además de varias especies invasoras, lo cual les permitiría albergar una mayor riqueza de especies en comparación con los potreros que evaluamos.

A pesar de que la riqueza de HMA puede variar significativamente por múltiples factores, en los agroecosistemas tropicales es común la presencia de especies pertenecientes a las familias Glomeraceae y Acaulosporaceae (Belay *et al.*, 2020, Stürmer y Siqueira, 2011, Trejo *et al.*, 2016). Estos taxones de HMA son conocidos por ser tolerantes a ambientes altamente perturbados por las prácticas agrícolas debido a que presentan estrategias de reproducción idóneas para una rápida recuperación y tienden a ser generalistas en la selección de hospederos (Van der Heyde *et al.*, 2017). Esto podría explicar porque fue posible observar morfoespecies pertenecientes a los géneros *Rhizophagus* (*Rc* y *Ri*) y *Funnelformis* (*Fv*) en la mayoría de las parcelas (60 %) de los agroecosistemas evaluados. Se ha observado que el género *Funnelformis* presenta una alta resiliencia debido a que es capaz de prevalecer en los suelos aun después de las perturbaciones causadas por la labranza (Avio *et al.*, 2013). Incluso es posible que la práctica de la labranza ayude a mejorar la infección micorrízica al facilitar el contacto de los propágulos con las raíces de las plantas, debido a que este género tiene la capacidad de colonizar por medio de fragmentos de micelio extraradical (Alguacil *et al.*, 2008). Esto explicaría por qué *Funnelformis verruculosus* solo se pudo observar en M. Mientras que el bajo número de morfoespecies encontradas en P podría estar asociada a las perturbaciones en los pastizales dedicados al pastoreo tales como, la remoción de vegetación nativa y el establecimiento de pastos forrajeros, que afectan su capacidad de albergar una mayor riqueza de HMA (Stürmer y Siqueira, 2011).

Por otro lado, las especies pertenecientes a la familia Gigasporaceae son más susceptibles a las perturbaciones ocasionadas por el manejo de los agroecosistemas (Van der Heyde *et al.*, 2017). Las especies pertenecientes a esta familia tienen un

crecimiento lento, presentan mayor especificidad en la selección de la planta hospedera y dependen de las esporas para infectar las raíces de las plantas (Van der Heyde *et al.*, 2017). Además, presentan un mayor desarrollo de micelio exterior por lo que su demanda de carbono es superior a la de otras familias (Hart y Reader, 2002). Es común encontrar individuos pertenecientes a la familia Gigasporaceae en sistemas agroforestales, así como en ecosistemas naturales, como el bosque tropical, caracterizados por tener una alta riqueza y densidad arbórea (Aldrich-Wolfe *et al.*, 2020, Stürmer y Siqueira, 2011.). Asumimos que esto se debe a la predilección de esta familia por las especies arbóreas como plantas hospederas que logran sostener su alta demanda de recursos, lo cual explicaría por qué los géneros *Gigaspora* (*Gg*) y *Dentiscutata* (*Dh*) solo se pudieron observar en HF y PF. Así mismo la alta demanda de carbono de estas morfoespecies podría propiciar su discriminación como potenciales simbiontes micorrízicos (Kiers *et al.*, 2011). Esto podría observarse principalmente cuando los nutrientes no son una limitante y las plantas destinan sus recursos a la producción de biomasa como ocurre en P y M. Los resultados reportados por Picone (2000) y Barraclough y Olsson (2018) reafirmarían esta suposición. Picone (2000) encontró que especies de familias de HMA con esporas más grandes (Gigasporaceae y Acaulosporaceae) son más abundantes en bosques tropicales en comparación con pastizales. Por su parte, Barraclough y Olsson (2018) observó, que la densidad de esporas de mayor tamaño (250-1000 μm) fue ligeramente superior en bosques espinosos que en zonas deforestadas. Sin embargo, esta tendencia no se observó en el agroecosistema A que se caracterizó por tener los valores más altos de diversidad y densidad arbórea lo cual podría deberse a la edad de las parcelas muestreadas (<20 años). En esta etapa temprana de sucesión, la disponibilidad de nutrientes en el suelo es óptima (Guariguata y Ostertag, 2001). Por tanto, los árboles jóvenes destinan sus recursos a la producción de biomasa mientras que evitan invertir las limitadas fuentes de carbón en mantener la asociación micorrízica (Bachelot y Lee, 2018). Aunque la simbiosis micorrízica es una relación controlada de forma bidireccional, las plantas han demostrado tener la capacidad para discriminar los HMA que proveen menores beneficios (Kiers *et al.*, 2011).

Contrario a lo esperado la diversidad arbórea se correlacionó negativamente con la abundancia de esporas. Esto se pudo observar en HF que fue el segundo agroecosistema con mayor diversidad y tuvo el menor conteo de esporas (Figura 2; Figura 3). Por otro lado, aunque la correlación entre densidad arbórea y riqueza de morfoespecies no fue significativa ($r=0.24$, $p=0.25$), el biplot del ACP (Figura 5) muestra que ambas presentan cierta relación entre sí en comparación con las demás variables. Esto concuerda

con lo reportado en estudios recientes en el que evalúa el posible efecto de la presencia especies leñosas en el desarrollo de los HMA en ecosistemas naturales de clima templado (Grünfeld *et al.*, 2019, Veresoglou *et al.*, 2017). Veresoglou *et al.* (2017) y Grünfeld *et al.* (2019) encontraron que una alta cobertura de especies leñosas favorece la colonización de HMA en especies herbáceas y sugieren que esto puede deberse a que los árboles aumentan la disponibilidad de propágulos micorrízicos. Esto podría explicar la tendencia que observamos en las agrupaciones del ACP. En la agrupación 1, notamos que la densidad arbórea promedio fue de 1176.56 árboles h^{-1} , la abundancia de esporas alcanzó los 307.11 esporas 50g^{-1} suelo, y la riqueza de HMA fue de 2.78 morfoespecies, lo cual fue mayor en comparación con las agrupaciones 2 y 3, donde estos valores fueron sucesivamente menores. Esta tendencia no se observó para la variable de diversidad arbórea. Esto podría deberse a que el efecto de la cobertura arbórea sobre las comunidades de HMA depende mayormente identidad de las especies y no precisamente de la diversidad. Lo anterior explicaría lo observado en PF que albergó la mayor riqueza de morfoespecies y una abundancia de esporas considerablemente alta en comparación con los demás agroecosistemas. Se ha observado que los árboles tienen un fuerte impacto sobre el microambiente del suelo de su rizosfera creado por sus inherentes características fisiológicas y fenológicas (Dierks *et al.*, 2021). Por lo tanto, en futuros estudios se sugiere evaluar factores abióticos como el microclima y las propiedades físicas y químicas del suelo que se encuentran influenciados por la cobertura arbórea.

CONCLUSIONES

Las comunidades de HMA de los agroecosistemas Potrero (P), Milpa (M), Huerto Familiar (HF), Acahual (A) y Plantación Forestal (PF) del APFFCU ubicada en el trópico húmedo de Tabasco, México varían en abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies y están correlacionadas con las características de su cobertura arbórea. A y PF mostraron la mayor diversidad de morfoespecies de HMA, mientras que, P y PF la mayor abundancia de esporas. Las familias de HMA con mayor representatividad fueron Acaulosporaceae y Glomeraceae. *A. kentinensis* fue la única morfoespecie que se encontró en todos los agroecosistemas y agroecosistemas y *A. mellea*, *D. eburnea* *F. verruculosus* solo se pudieron observar en PF, A y M respectivamente. Los resultados obtenidos en el presente trabajo respaldados por otros estudios sugieren que la cobertura arbórea impacta de forma indirecta al aumentar la riqueza de morfoespecies de las comunidades de HMA de los agroecosistemas.

Agradecimientos

Se agradece a ECOSUR por facilitar su infraestructura para el trabajo de campo y laboratorio. A los técnicos

y estudiantes que apoyaron en el trabajo de laboratorio, Por último, un especial agradecimiento a los propietarios de las parcelas por su apoyo en las actividades en campo.

Funding. The realization of this work was possible thanks by the support of the CONACYT PhD scholarship and the projects FORDECYT-73646 "Cambio global y sustentabilidad en la Cuenca del Río Usumacinta y zona marina de influencia. Bases para la adaptación al cambio climático desde la ciencia y la gestión del territorio" and PRODECTI 2022-01/21 "Evaluación de sistemas silvopastoriles para transitar hacia una ganadería sostenible y climáticamente inteligente en la Cuenca del Usumacinta, Tabasco"

Conflict of interest. The authors of this study declare that they have no conflict of interest.

Compliance with ethical standards. Informed consent was obtained from the people who participated in this study.

Data availability. Upon reasonable request to the corresponding author.

Author Contribution Statement (CRediT). J.D.

Ricárdez-Pérez: Conceptualization, Formal Analysis, Investigation, Methodology, Writing-original draft. **G. Villanueva-López:** Conceptualization, Formal Analysis, Funding acquisition, Investigation, Supervision, Writing-original draft, Writing-review, and editing. **U. Rodríguez-Robles:** Conceptualization, Formal Analysis, Funding acquisition, Investigation, Supervision, Writing-original draft, Writing-review, and editing. **H. Van der Wal:** Conceptualization, Formal Analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology Writing-review, and editing. **I. Oros-Ortega:** Conceptualization, Formal Analysis, Writing-review, and editing. **L. A. Lara-Pérez:** Conceptualization, Formal Analysis, Writing-review, and editing.

REFERENCES

- Alaux, P.L., Mison, C., Senés-Guerrero C., Moreau V., Manssens G., Foucart C., Cranenbrouck S. and Declerck, S., 2020. Diversity and Species Composition of Arbuscular Mycorrhizal Fungi across Maize Fields in the Southern Part of Belgium. *Mycorrhiza*, 31, pp. 265–272. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-01007-0>
- Aldrich-Wolfe, L., Black, K.L., Hartmann, E.D.L., Shivega, W.G., Schmaltz, L.C., McGlynn, R.D., Johnson, P.G., Keller, R.J.A. and Vink, S.N., 2020. Taxonomic Shifts in Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities with Shade

- and Soil Nitrogen across Conventionally Managed and Organic Coffee Agroecosystems. *Mycorrhiza*, 30, pp. 513–527. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00967-7>
- Alguacil, M.M., Lumini, E., Roldan, A., Salinas-García, J.R., Bonfante P. and Biaciotto V., 2008. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications*, 18, pp. 527–536. <https://doi.org/10.1890/07-0521.1>
- Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L.V., Del Castillo, R.F and Robles, C., 2019. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Associated with *Brachiaria Brizantha* Pastures in Lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*, 65, pp. 197–201. <https://doi.org/10.1111/grs.12224>
- Avio, L., Castaldini M., Fabiani A., Bedini S., Sbrana C., Turrini A. and Giovannetti M., 2013. Impact of nitrogen fertilization and soil tillage on arbuscular mycorrhizal fungal communities in a mediterranean agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, pp. 285–294. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.005>
- Bagyaraj, J.D. and Stürmer S.L., 1995. Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA). En: F. M. S. Moreira, E. J. Huising, y D. E. Bignell, eds. *Manual de biología de suelos tropicales*. México DF, México: Instituto Nacional de Ecología. pp. 217–242
- Barracough A.D. and Olsson P.A., 2018. Slash-and-Burn practices decrease arbuscular mycorrhizal fungi abundance in soil and the roots of *Didierea madagascariensis* in the dry tropical forest of Madagascar. *Fire*, 1, pp. 1–16. <https://doi.org/10.3390/fire1030037>
- Begum, N., Cheng Q., Muhammad A.A., Sajjad R., Muhammad I.K., Muhammad A., Nadeem A. and Lixin Z., 2019. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10, pp. 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>
- Belay, Z., Negash M., Kaseva J., Vestberg M. and Kahiluoto H., 2020. Native forests but not agroforestry systems preserve arbuscular mycorrhizal fungal species richness in southern Ethiopia. *Mycorrhiza*, pp. 749–759.
- Bunn, R.A., Simpson D.T., Bullington, L.S., Lekberg, Y. and Janos, D.P., 2019. Revisiting the ‘Direct Mineral Cycling’ Hypothesis: Arbuscular Mycorrhizal Fungi Colonize Leaf Litter, but Why? *ISME Journal* 13, pp. 1891–1898. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0403-2>
- Chaiyasen, A., Douds, D.D., Gavinlertvatana P. and Lumyong, S., 2017. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Tectona grandis* Linn.f. plantations and their effects on growth of micropropagated plantlets. *New Forests*, 48, pp. 547–562. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9584-6>
- Chao, A. and Jost L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, pp. 2533–2547. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- CONANP. 2015. Programa de manejo. Área de protección de flora y fauna Cañón Del Usumacinta.
- Davison, J., Moora M., Öpik M., Adholeya A., Ainsaar L., Bâ, A., Burla S., Diedhiou A.G., Hiiesalu, I., Jairus, T., Johnson N.C., Kane, A., Koorem, K., Kochar, M., Ndiaye, C., Pärtel M., Reier, Ü., Saks, Ü., Singh R., Vasar, M. and Zobel M., 2016. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349, pp. 970–973. 826. <https://doi.org/10.1126/science.aad4228>
- Dierks, J., Blaser-Hart, W.J., Gamper, H.A., Nyoka, A.B., Barrios, E. and Six J., 2021. Trees enhance abundance of arbuscular mycorrhizal fungi, soil structure, and nutrient retention in low-input maize cropping systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 318, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107487>
- Dobo, B., Asefa F. and Asfaw Z., 2016. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi under different plant and soil properties in Sidama, southern Ethiopia. *Agroforestry Systems*, 92, pp. 91–101. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0017-x>
- Dos Santos, L., Rubio, A., de Moura, J.B., Fernandes, R., Fernandes, M.E., Gomes E., dos Santos, J.M., Nehring, R. and Silva S.D., 2022. Mycorrhizal fungi arbuscular in forage

- grasses cultivated in Cerrado soil. *Scientific Reports*, 12, pp. 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07088-5>
- Fang, Y. and Xiong L. 2015. General Mechanisms of Drought Response and Their Application in Drought Resistance Improvement in Plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72, pp. 673–689. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
- García-Domínguez, A., Cámara, L. del C., Van der Wal J.C. and Martínez, P., 2018. Biomasa en acahuales de tres unidades ecogeográficas del Estado de Tabasco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9, pp. 69–91. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i48.132>
- Geissen, V., Sánchez-Hernández, R., Kampichler, C., Ramos-Reyes, R., Sepulveda-Lozada, A., Ochoa-Gaona, S., de Jong, B.H.J., Huerta-Lwaga E. and Hernández-Daumas S., 2009. Effects of land-use change on some properties of tropical soils - An example from Southeast Mexico. *Geoderma*, 151, pp. 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.03.011>
- Gerdemann, J.W. and Nicholson T.H., 1963. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46, pp. 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Grünfeld L., Wulf, M., Rillig, M.C., Manntschke A. and Veresoglou, D.S., 2019. Neighbours of arbuscular-mycorrhiza associating trees are colonized more extensively by arbuscular mycorrhizal fungi than their conspecifics in ectomycorrhiza dominated stands. *New Phytologist*, 227, pp. 10–13. <https://doi.org/10.1111/nph.16377>
- Guariguata, M.R. and Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, pp. 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hage-Ahmed, K., Rosner K. and Steinkellner, S., 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi and their response to pesticides. *Pest Management Science*, 75, pp. 583–590. <https://doi.org/10.1002/ps.5220>
- Harinikumar, K.M. and Bagyaraj D.J., 1994. Potential of earthworms, ants, millipedes, and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 18, pp. 115–118. <https://doi.org/10.1007/BF00336456>
- Hart, M.M. and Reader R.J., 2002. Host Plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: Variation due to differences in size of mycelium. *Biology and Fertility of Soils*, 36, pp. 357–366. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0539-4>
- Ilyas M., Nisar, M., Khan, N., Hazrat, A., Khan, A.M., Hayat, K., Fahad, S., Khan A. and Ullah, A., 2021. Drought tolerance strategies in plants: A mechanistic approach. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, pp. 926–944. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10174-5>
- INEGI., 2010. Compendio de Información Geográfica Municipal 2010. Tenosique, Mexico.
- Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J.A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C.R., Kowalchuk, G.A., Hart, M.M., Bago, A., Palmer, T.M., West, S.A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J. and Bücking, H., 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333, pp. 880–882. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>
- Lara-Pérez, L.A., Oros-Ortega, I., Córdova-Lara I., Estrada-Medina H., O'Connor-Sánchez A., Góngora-Castillo E. and Sáenz-Carbonell L., 2020. Seasonal Shifts of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Cocos Nucifera Roots in Yucatan, Mexico. *Mycorrhiza*, 30, pp. 269–283. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00944-0>
- Lekberg, Y., Meadow, J., Rohr, J., Redecker D. and Zabinski, C., 2011. Importance of dispersal and thermal environment for mycorrhizal communities: Lessons from Yellowstone national park. *Ecology*, 92, pp. 1292–1302. <https://doi.org/10.1890/10-1516.1>
- Lekberg, Y., Wagner, V., Rummel, A., McLeod M. and Ramsey, P., 2017. Strong indirect herbicide effects on mycorrhizal associations through plant community shifts and secondary invasions. *Ecological Applications*, 27, pp. 2359–2368. <https://doi.org/10.1002/eap.1613>
- Ochoa-Gaona, S., Zamora-Cornelio, L.F., Cabrera-Pérez, S., González-Valdivia, N.A., Pérez-Hernández I. and López-Moreno V., 2012.

- Flora leñosa útil de la sierra de Tenosique, Tabasco, México. Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, F., Bösch, R., Van der Heijden M. and Sieverding, E., 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, pp. 724–738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K. and Alves da Silva, G. 2011. Advances in Glomeromycota Taxonomy and Classification. *International Mycological Association*, 2, pp. 191–199.
- Picone, C., 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*, 32, pp. 734–750. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00522.x>
- R Core Team (2020): A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramana, J.V., Tylianakis, J.M., Ridgway, H.J. and Dickie, I.A., 2023. Root Diameter, Host Specificity and Arbuscular Mycorrhizal Fungal Community Composition Among Native and Exotic Plant Species. *New Phytologist* 239, pp. 301–310. <https://doi.org/10.1111/nph.18911>
- Rincón, C., Droh, G., Villard, L., Masclaux, F.G., N'guetta, A., Zeze, A. and Sanders, I.R., 2021. Hierarchical spatial sampling reveals factors influencing arbuscular mycorrhizal fungus diversity in Côte d'Ivoire cocoa plantations. *Mycorrhiza*, 31, pp. 289–300. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-01019>
- Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe C.S. and Sollins, P., 1999. Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Analysis. Oxford University Press on Demand.
- Sasvári, Z., Hornok L. and Posta, K., 2011. The community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of maize grown in a 50-year monoculture. *Biology and Fertility of Soils*, 47, pp. 167–176. <https://doi.org/10.1007/s00374-010-0519-z>
- Stürmer, S.L. and Siqueira J.O., 2011. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza*, 21, pp. 255–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- Sun, X., Hu, W., Tang, M. and Chen, H., 2016. Characterizing and Handling Different Kinds of AM Fungal Spores in the Rhizosphere. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 32, pp. 1–8 <https://doi.org/10.1007/s11274-016-2053-0>
- Trejo, D., Barois I. and Sangabriel-Conde, W., 2016. Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*, 90, pp. 265–279. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9852-4>
- Van der Heyde, M., Ohsowski, B., Abbott L.K. and Hart M., 2017. Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context dependent. *Mycorrhiza*, 27, pp. 431–440. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0759-3>
- Veresoglou, S.D., Wulf, M. and Rillig, M.C., 2017. Facilitation between woody and herbaceous plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi in temperate European forests. *Ecology and Evolution*, 7, pp. 1181–1189. <https://doi.org/10.1002/ece3.2757>