



Factores bióticos y abióticos que determinan la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares en agroecosistemas tropicales de Tabasco, México †

[Biotic and abiotic factors determining the presence of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical agroecosystems of Tabasco, Mexico]

Juan David Ricárdez-Pérez¹, Ulises Rodríguez-Robles^{2,3*},
Gilberto Villanueva-López⁴, Hans Van der Wall⁵, Iván Oros-Ortega⁶
and Luis Alberto Lara-Pérez⁶

¹ Departamento 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

² Departamento de Ciencias de la Salud y Ecología Humana. Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR), Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional #151 C.P. 48900, Autlán, Jalisco, México. Email:

ulises.rodriguez@academicos.udg.mx

³ Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR), Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional #151 C.P. 48900, Autlán, Jalisco, México. Email: ulises.rodriguez@academicos.udg.mx

⁴ Ganadería 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

⁵ Agroecología. 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

⁶ Instituto Tecnológico de la Zona Maya (ITZM), 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. Climate Change (CC) is a major threat to tropical biodiversity, with projections of up to 4.8 °C warming by the end of the century. Both natural ecosystems and agroecosystems will be affected, particularly soil biota. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), symbionts associated with 90% of terrestrial plants, are highly sensitive to temperature, soil moisture, and edaphic properties, as well as intensive agricultural practices that degrade their communities. Tree presence in agroecosystems can create more favorable conditions for AMF development.

Objective. To evaluate the influence of tree cover, microclimatic variables, and soil properties on the composition and diversity of AMF communities in tropical agroecosystems of southeastern Mexico. **Methodology.** Microclimate, soil properties, tree cover, and AMF communities were compared across six agroecosystems (Acahual, Home Garden, Milpa, Pasture, Forest Plantation, and Conserved Vegetation) located in the Usumacinta Canyon Flora and Fauna Protection Area, Tabasco, México. Composite soil samples (0–30 cm) were collected for physical and chemical analyses and morphological characterization of AMF. **Results.** Significant differences were observed in air and soil humidity and temperature, as well as in sand and potassium content. Tree density was highest in Conserved Vegetation, while Acahual had the greatest diversity. AMF spore abundance did not vary significantly, but morphospecies richness

† Submitted September 13, 2024 – Accepted September 13, 2025. <http://doi.org/10.56369/tsaes.5863>



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>; U. Rodríguez-Robles: <http://orcid.org/0000-0001-5667-8898>; G. Villanueva-López: <http://orcid.org/0000-0001-9200-2553>; H. Van der Wall: <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>

did. Positive correlations were found between cation exchange capacity and organic matter with AMF spore abundance and richness, respectively. Soil moisture correlated negatively with richness, and these variables were linked to tree cover. **Implications.** These findings provide evidence for sustainable management strategies that incorporate trees into tropical agroecosystems, enhancing microclimatic regulation, soil quality, and AMF communities, thereby contributing to resilience against CC. **Conclusion.** The composition of AMF communities is indirectly affected by tree diversity by modifying the microclimates and soil properties of tropical agroecosystems.

Key words: spore abundance; agroforestry systems; microclimatic conditions; soil properties.

RESUMEN

Antecedentes. El cambio climático (CC) constituye una seria amenaza para la biodiversidad tropical, con proyecciones de hasta 4.8 °C hacia finales de siglo. Este fenómeno impactará tanto ecosistemas naturales como agroecosistemas, afectando en particular a la biota del suelo. Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), simbiontes claves del 90 % de las plantas terrestres, son altamente sensibles a la temperatura, humedad y propiedades edáficas, además de prácticas agrícolas intensivas que deterioran sus comunidades. La presencia de especies arbóreas en agroecosistemas puede generar condiciones más favorables para su desarrollo. **Objetivo.** Evaluar la influencia de la cobertura arbórea, variables microclimáticas y propiedades del suelo sobre la composición y diversidad de comunidades de HMA en agroecosistemas tropicales del sureste de México. **Metodología.** Se compararon condiciones microclimáticas, edáficas, cobertura arbórea y comunidades de HMA en seis agroecosistemas (Acahual, Huerto Familiar, Milpa, Potrero, Plantación Forestal y Vegetación Conservada) ubicados en el Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta, Tabasco, México. Se recolectaron muestras de suelo (0–30 cm) para análisis físicos, químicos y caracterización morfológica de HMA. **Resultados.** Se detectaron diferencias significativas en humedad y temperatura del aire y suelo, así como en contenido de arena y potasio. La densidad arbórea fue mayor en Vegetación Conservada y la diversidad en Acahual. La abundancia de esporas no varió significativamente, pero sí la riqueza de morfoespecies. Se identificaron correlaciones positivas entre capacidad de intercambio catiónico y materia orgánica con abundancia y riqueza de HMA, respectivamente. La humedad del suelo se correlacionó negativamente con la riqueza, y estas variables se asociaron con la cobertura arbórea. **Implicaciones.** Los hallazgos aportan evidencia para diseñar estrategias de manejo sostenible que integren árboles en agroecosistemas tropicales, mejorando microclimas, propiedades del suelo y comunidades de HMA, lo que contribuye a la resiliencia frente al CC. **Conclusión.** La composición de las comunidades de HMA se ve afectada indirectamente por la diversidad arbórea al modificar los microclimas y las propiedades del suelo de los agroecosistemas tropicales.

Palabras clave: abundancia de esporas; sistemas agroforestales; condiciones microclimáticas; propiedades del suelo.

INTRODUCCIÓN

El avance del Cambio Climático (CC) conlleva a la pérdida de biodiversidad, la cual se ve afectada por el aumento de la temperatura y la alteración de las precipitaciones (Williams y Newbold, 2020). Las proyecciones sugieren que, para finales de siglo, la temperatura media global podría aumentar hasta 4.8 °C, lo que incrementaría la probabilidad de eventos extremos como olas de calor y sequías más prolongadas (Cotton, 2018; Van der Wiel y Bitanja, 2021). Se espera que estas condiciones impacten de manera más intensa en las regiones tropicales (Battisti y Naylor, 2009). La pérdida y fragmentación de hábitats debido al cambio de uso de suelo agravan los efectos del CC sobre la biodiversidad (Oliver y Moncrieff, 2014). La interacción entre el CC y el cambio en el uso de suelo puede afectar grupos funcionales de microorganismos presentes en el suelo de los agroecosistemas (Oliver y Moncrieff, 2014; Cotton 2018). Dentro de estos grupos funcionales se encuentran los Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) que son de suma importancia para el desarrollo de las plantas (Johnson *et al.*, 2013; Cotton, 2018).

Los HMA mantienen una relación simbiótica mutualista con las raíces del 90 % de las plantas terrestres, mejorando la capacidad de las plantas para absorber nutrientes y regular su crecimiento incluso en estrés ambiental (Wang y Qiu 2006; Begum *et al.*, 2019). A cambio, estos hongos reciben compuestos ricos en carbono de la planta hospedera, lo que los convierte en biótrofos obligados (Begum *et al.*, 2019). Actualmente, se han descrito 345 morfoespecies de HMA que, a pesar de depender de factores muy limitados para su dispersión, presentan una distribución mundial amplia y un bajo nivel de endemismo (Amf-phylogeny, 2024; Davison *et al.*, 2015). En México, se han registrado 160 morfoespecies de HMA tanto en ecosistemas naturales como en agroecosistemas de diversas condiciones ecológicas (Polo-Marcial *et al.*, 2021). A escala global, la composición de las comunidades de hongos, incluidos los HMA, se encuentra determinada por factores climáticos, edafológicos y espaciales (Tedersoo *et al.*, 2014). Además, recientemente se ha sugerido la importancia del componente arbóreo en la estructuración de las comunidades de HMA (Ricárdez-Pérez *et al.*, 2024).

Aunque no se han observado tendencias claras en la respuesta de los HMA a cambios en la temperatura o humedad, se ha documentado que estos factores están relacionados con el desarrollo de la simbiosis micorrízica (Cotton, 2018; Shi *et al.*, 2017; Maitra *et al.*, 2019). Se ha observado que el aumento de la temperatura del aire y el suelo puede disminuir la riqueza HMA, incluso un leve aumento de 1°C puede reducir hasta en un 71 % la riqueza de especies que colonizan las raíces de las plantas (Shi *et al.*, 2017). Por otro lado, la sequía puede disminuir las estructuras simbióticas, como la densidad de hifas extrarradicales, la abundancia de esporas y la tasa de colonización de raíces (Maitra *et al.*, 2019). Sin embargo, en estudios recientes han demostrado que la respuesta a la sequía puede variar estacionalmente, observándose una disminución en la tasa de infección micorrízica y un aumento en la densidad de hifas en el suelo, como parte de estrategias adaptativas para optimizar el uso de recursos (Jie Dong *et al.*, 2023).

Las comunidades de HMA pueden adaptarse a las perturbaciones ambientales debido a su plasticidad, la cual está influenciada por la historia de vida y estrategias reproductivas de las plantas hospederas y los hongos simbios (Johnson *et al.*, 2013). El manejo agrícola puede influir en la disponibilidad de recursos y la composición de las comunidades bióticas, seleccionando inadvertidamente especies de HMA menos beneficiosas para las plantas (Oehl *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2013; Johnson y Gibson 2021). Esta selección puede llevar a la pérdida de especies menos adaptadas, disminuyendo la diversidad funcional de las comunidades de HMA y afectando así la salud del suelo (Oehl *et al.*, 2010).

Se ha comprobado que las prácticas convencionales, como la labranza intensiva y la fertilización sintética, tienen un impacto significativo sobre las comunidades de HMA (Bowles *et al.*, 2016; Babalola *et al.*, 2022). La labranza convencional perturba la estructura del suelo al romper la red de hifas externas, lo cual afecta la colonización micorrízica de las raíces de las plantas (Bowles *et al.*, 2016). La aplicación de fertilizantes sintéticos ricos en nitrógeno (N) disminuye la dependencia de las plantas a los beneficios proporcionados por los HMA, limitando así los recursos asignados para mantener la simbiosis micorrízica (Babalola *et al.*, 2022). Así mismo, un alto contenido de fósforo reduce la diversidad, colonización y desarrollo de arbuscúlos e hifas extrarradicales de HMA, disminuyendo los beneficios de la simbiosis en plantas hospederas, principalmente en suelos agrícolas (Qin *et al.*, 2023).

Sin embargo, los efectos de la adición de nutrientes están influenciados por la naturaleza inicial del suelo, el cultivo establecido y la historia de uso del

agroecosistema (Qin *et al.*, 2023; Johnson *et al.*, 2015; Alguacil *et al.*, 2016). Por ejemplo, en suelos con antecedentes de fertilización, los HMA nativos pueden mostrar una respuesta simbiótica estable ante nuevas aplicaciones de fósforo, debido a su adaptación previa a esas condiciones (Qin *et al.*, 2023). Por otro lado, el enriquecimiento de N en suelos con bajo contenido de P exacerba la limitación de este último, aumentando la importancia de la simbiosis micorrízica (Johnson *et al.*, 2015). Además, la fertilización puede alterar otros factores importantes del suelo que están estrechamente relacionados con la presencia de los HMA como el pH (Alguacil *et al.*, 2016; Han *et al.*, 2020). La acidificación causada por aplicación de fertilizantes reduce la colonización de las raíces, así como la producción de esporas e hifas extrarradicales (Han *et al.*, 2020).

El establecimiento de especies arbóreas dentro de los agroecosistemas puede inducir efectos significativos en diversos factores, como la fertilidad del suelo y el microclima, los cuales podrían influir positivamente en la presencia y la actividad de los HMA (Furze *et al.*, 2017; Dierks *et al.*, 2021). En este contexto, los árboles crean condiciones propicias para el desarrollo de la simbiosis micorrízica (Veresoglou *et al.*, 2017; Grünfeld *et al.*, 2019; Dierks *et al.*, 2021). Se ha observado que las especies leñosas pueden servir como fuente de propágulos que mejoran la colonización micorrízica de las especies herbáceas presentes en el sotobosque, y esta mejora está estrechamente relacionada con la densidad de la cobertura arbórea (Veresoglou *et al.*, 2017; Grünfeld *et al.*, 2019). Además, el aumento de la riqueza de especies arbóreas en los agroecosistemas puede favorecer la presencia de HMA considerados críticos para la nutrición y protección de las plantas (Aldrich-Wolfe *et al.*, 2020).

No obstante, la cobertura arbórea puede tener efectos negativos sobre las comunidades de HMA, afectando tanto su diversidad como su funcionalidad (Johnson *et al.*, 2015; Furze *et al.*, 2017; Aldrich-Wolfe *et al.*, 2020). Diversos estudios han demostrado que el aumento en la cobertura arbórea reduce la disponibilidad de luz, lo que limita la capacidad fotosintética de las plantas hospederas y, en consecuencia, disminuye la cantidad de carbono (C) disponible para los HMA, reduciendo así su biomasa y su tasa de crecimiento micorrízica (Johnson *et al.*, 2015; Aldrich-Wolfe *et al.*, 2020). Además, se ha reportado que la cobertura arbórea puede alterar la funcionalidad de los inóculos de HMA, disminuyendo su capacidad de colonización y afectando su desempeño bajo condiciones de estrés por la disminución de la precipitación (Furze *et al.*, 2017). El potencial infectivo de los HMA tiende a disminuir conforme se incrementa la cobertura arbórea, lo que sugiere una menor resiliencia de estas comunidades en

sistemas agroforestales con alta densidad de árboles (Furze *et al.*, 2017).

Entender cómo responden y se adaptan las comunidades de HMA a diferentes ambientes es crucial para prever su adaptación frente al CC, especialmente en las regiones tropicales (Johnson *et al.*, 2013; Cotton 2018). Estudios previos indicaron que la cobertura arbórea puede tener un efecto indirecto sobre las comunidades de HMA al aumentar la riqueza de morfoespecies (Ricárdez-Pérez *et al.*, 2024). Por ende, es necesario evaluar si la densidad y diversidad arbórea están correlacionadas con las variables microclimáticas y edáficas de los agroecosistemas, y que éstas, a su vez, tengan un efecto positivo en la abundancia de esporas y la riqueza de morfoespecies de las comunidades de HMA. Además de los diversos agroecosistemas que se han evaluado previamente por Ricárdez-Pérez *et al.* (2024), todavía es necesario generar información en sitios que conservan la vegetación originaria de la zona para identificar los posibles efectos de los cambios en el uso de suelo sobre las comunidades de HMA.

Los objetivos del presente estudio fueron: (1) evaluar y comparar las variables microclimáticas, las propiedades físicas y químicas del suelo, la cobertura arbórea y la composición de las comunidades de HMA en los agroecosistemas de Acahual (A), Huerto Familiar (HF), Milpa (M), Potrero (P), Plantación Forestal (PF) y Vegetación Conservada (VC); (2) contrastar la abundancia de esporas y la riqueza de morfoespecies de los agroecosistemas de los años 2019 y 2022; y (3) analizar el efecto de la cobertura arbórea, las variables microclimáticas y las propiedades del suelo sobre las comunidades de HMA. Asimismo, se plantean las siguientes hipótesis: (1) los agroecosistemas varían en sus condiciones microclimáticas, propiedades del suelo y comunidades de HMA debido a diferencias en la densidad y diversidad arbórea; (2) los agroecosistemas con menor densidad y/o diversidad arbórea presentarán una disminución en la abundancia de esporas y/o riqueza de morfoespecies de HMA a lo largo del periodo 2019–2022, debido a condiciones ambientales menos favorable; y (3) la cobertura arbórea influye significativamente en las condiciones microclimáticas y las propiedades físicas y químicas del suelo, lo cual afecta en la estructura de las comunidades de HMA. Probar estas hipótesis es esencial para desarrollar estrategias que promuevan la resiliencia de los agroecosistemas frente a eventos climáticos extremos asociados al cambio climático, como las olas de calor intenso y las sequías prolongadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU) en el municipio de Tenosique, Tabasco (Figura 1). El estado de Tabasco forma parte de la región sureste de México junto con Campeche, Yucatán y Quintana Roo. El área de estudio presenta un clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano. La temperatura y precipitación anual promedio oscilan entre los 24 y 28 °C y 1,500 y 2,500 mm, respectivamente. Los sitios de muestreo se encuentran dentro de un polígono irregular con 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.

Descripción de las parcelas

Los sitios de VC suelen encontrarse en las laderas de los cerros y se caracterizan por un uso limitado, donde las actividades humanas se restringen a la tala selectiva y la cacería. Las parcelas de A se originan como parte del proceso de regeneración de la milpa tradicional o incendios accidentales. Las parcelas de HF se encuentran alrededor de las viviendas, además del cultivo de diferentes especies vegetales, también se practica la cría de especies menores y es común el barrido de la hojarasca y la quema de residuos. Las parcelas de M se establecen por medio del sistema tradicional de roza-tumba-quema y se cultiva maíz asociado con otras especies como frijol y calabaza, así como, árboles frutales y maderables. Las parcelas de P están destinadas a la producción extensiva de ganado vacuno con herbáceas forrajeras como *Urochloa brizantha* (A.Rich.) R.D.Webster (Poaceae) (sinónimo *Brachiaria brizantha* (A.Rich.) Stapf) y se introducen árboles maderables y frutales dispersos o como cercas vivas; sin embargo, en ocasiones el componente arbóreo está ausente. En las parcelas de PF se establecen mayormente monocultivos de *Tectona grandis* L. f, aunque también pueden asociarse con otras especies arbóreas maderables y frutales, así como pastos forrajeros para el pastoreo de ganado vacuno (Tabla 1).

Diseño experimental

Para este estudio se seleccionaron un total de 24 parcelas. Se muestrearon cuatro parcelas representativas de cada uno de los agroecosistemas: A, HF, M, P y PF. Además, se incluyeron cuatro parcelas de VC. El tamaño de las parcelas variaba según el tipo de agroecosistema. Las parcelas de A tenían una superficie de 10,000 a 15,000 m², HF de 1,000 a 1,800 m², M de 10,000 a 35,000 m², P de 35,000 a 50,000 m², PF de 10,000 a 20,000 m², y VC de 20,000 a 50,000

m². En cada una de las parcelas seleccionadas, se realizaron muestreos de suelo, mediciones de variables microclimáticas y caracterización de la cobertura arbórea.

Muestreo de suelo

En cada una de las parcelas, se tomaron muestras compuestas de suelo siguiendo un procedimiento estandarizado (SPUN, 2022). Se tomó una submuestra en el centro de la parcela y otras cuatro submuestras a distancias aleatorias entre 5 y 50 metros en cada uno de los cuatro puntos cardinales (norte, sur, este y oeste). El muestreo se realizó a una profundidad de 30 cm utilizando una pala recta. Previamente, se limpió la superficie del suelo, retirando la vegetación, piedras y restos orgánicos. En el campo, las cinco submuestras se homogeneizaron y, mediante el método de cuarteo, la muestra compuesta se redujo hasta obtener aproximadamente 2 kg de suelo. La pala utilizada se limpió con agua corriente y jabón para eliminar cualquier residuo de muestreos anteriores, luego se esterilizó con alcohol etílico al 96 % y se flameó con una antorcha de gas propano. Las muestras compuestas de suelo se mantuvieron refrigeradas ($\approx 4\text{ }^{\circ}\text{C}$) de 5 a 7 días hasta el momento de su procesamiento en el laboratorio. De acuerdo con Robertson (1999), para el

análisis de las propiedades físicas y químicas y conteo e identificación de esporas de HMA, el suelo fue secado al aire y molido hasta obtener un tamaño de partícula de 2 mm.

Variables microclimáticas

Se realizaron mediciones de Humedad Relativa del Aire (HRA), Temperatura del Aire (TA), Humedad del Suelo (HS) y Temperatura del Suelo (TS), en los cinco puntos de muestreo de suelo de cada parcela. La HRA y TA se midieron utilizando un termohigrómetro industrial marca UNI-T modelo UT333, con precisiones de $\pm 5\%$ y $\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Para la medición de TS, se empleó un termómetro digital de sonda de la marca Hanna Instruments, modelo HI98509, con precisión de $\pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$. Para medir la HS se recurrió a un registrador de datos marca HOBO Onset Computer, modelo U-DT-U30, con una sonda inteligente de la misma marca modelo S-SMD-M005, equipada con sensor 10HS con una precisión de $\pm 3\%$. Las mediciones de HRA y TA se realizaron aproximadamente a 1 m de altura sobre el suelo, mientras que las mediciones de HS y TS se tomaron a una profundidad aproximada de 15 cm por debajo de la capa orgánica del suelo.

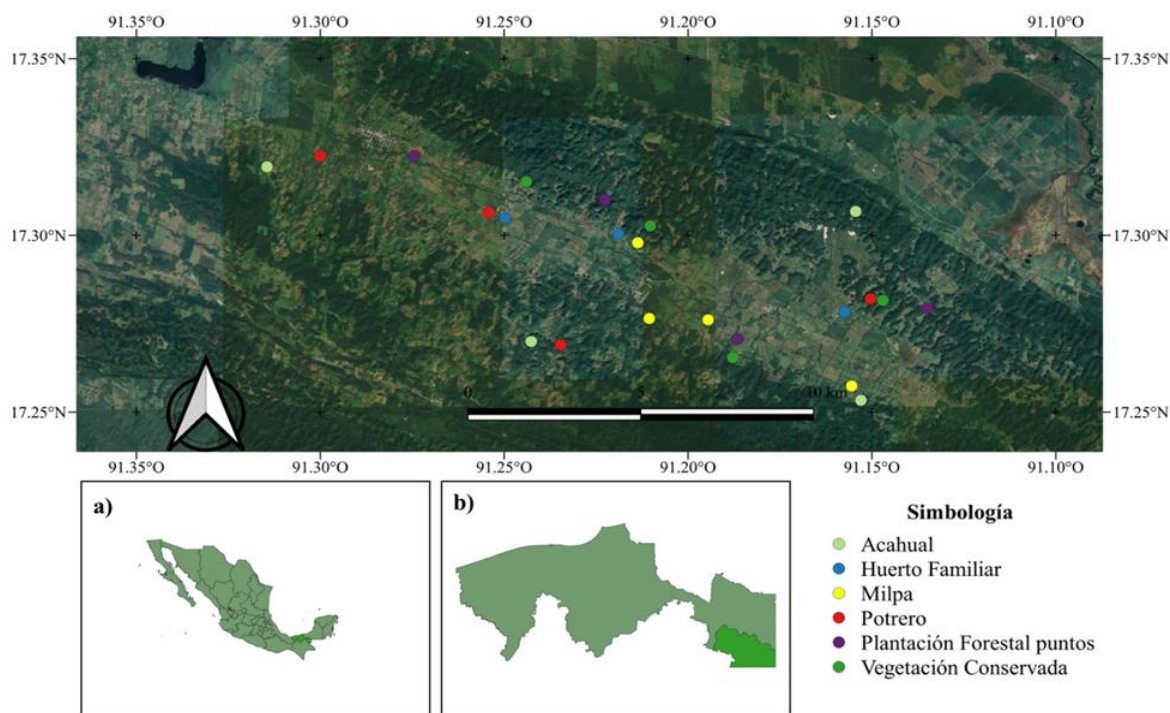


Figura 1. a) Localización del estado de Tabasco en México; b) localización del municipio de Tenosique en Tabasco donde se seleccionaron las parcelas de muestreo para analizar las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Las parcelas fueron distribuidas estratégicamente para representar diferentes tipos de cobertura arbórea y usos de suelo relevantes para el estudio. Los círculos de colores representan a los diferentes tipos de agroecosistemas. Fuente: Elaboración propia con base en imagen satelital obtenida de Google Earth Pro (versión 7.3.6).

Tabla 1. Características generales de las parcelas muestreadas en el municipio de Tenosique, Tabasco, incluyendo tipo de agroecosistema, abreviación, ubicación, manejo y cultivo o vegetación predominante.

Agroecosistema	Abreviatura	Ubicación / colindancias	Manejo	Cultivo / vegetación predominante
Vegetación Conservada	VC	Laderas de cerros, colindando con otros agroecosistemas	Tala selectiva, cacería	Vegetación originaria
Acahual	A	Áreas en regeneración post-milpa o incendio accidentales, colindando con otros acahuales, milpas y áreas de vegetación conservada	Regeneración natural	Vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión
Huerto Familiar	HF	Alrededor de viviendas, colindando con caminos de terracería, terrenos baldíos, viviendas y otros huertos familiares	Cría de especies menores, barrido de hojarasca y quema de residuos	Frutales, hortalizas, plantas ornamentales y árboles maderables
Milpa	M	Áreas desmontadas, colindando con potreros y acahuales	Agricultura anual por medio de sistema roza-tumba-quema	Maíz, frijol, calabaza, árboles frutales y maderables
Potrero	P	Áreas abiertas para ganadería, colindando con potreros y acahuales	Pastoreo de ganado vacuno	Pastos forrajeros (ej. <i>Brachiaria brizantha</i>), árboles maderables y frutales dispersos
Plantación Forestal	PF	Inmersos en parches de vegetación conservada, colindando con potreros y acahuales	Silvicultura, a veces con ganadería bajo dosel	<i>Tectona grandis</i> (teca), otros árboles maderables y frutales y pastos forrajeros

Propiedades físicas y químicas del suelo

Se analizaron los parámetros físicos del suelo, como textura y densidad, y los parámetros químicos del suelo, incluyendo el pH, el contenido de materia orgánica (MO), el fósforo disponible (P_{Disp}), la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la base intercambiable potasio (K^+). Para determinar la textura se empleó el método del hidrómetro de Bouyoucos con hexametáfosfato de sodio como agente defloculante. Se calcularon los contenidos de arena, arcilla y limo, y se realizó la clasificación de acuerdo con su composición. La densidad se calculó utilizando el método de la probeta (FAO, 2023). El pH se midió en una solución de suelo y agua 1:2 (peso:volumen) con un potenciómetro de la marca Hanna Instruments modelo HI98127. La MO se determinó por medio del método de digestión húmeda con dicromato de potasio y ácido sulfúrico. El P_{Disp} se realizó por medio del método de Olsen (Olsen, 1954) con solución de bicarbonato de sodio 0.5 M como extractor. La CIC se cuantificó utilizando acetato de amonio 1 N a pH 7.0 como solución saturante y la concentración de K^+ se midió mediante espectrofotómetro de emisión atómica (FAO, 2022).

Caracterización de cobertura arbórea

Se caracterizó la densidad, y diversidad arbórea en cada una de las parcelas. En una subparcela cuadrada con medidas de 50 m por lado (2,500 m²) se contabilizaron los árboles con diámetro ≥ 10 cm. En los casos donde la extensión de la parcela era menor a 2,500 m², como en HF, o cuando la densidad de individuos lo permitía, como en M y P, se contabilizó el total de individuos presentes. Para calcular la densidad arbórea, se determinó el total de individuos en una superficie de 10,000 m² para obtener el número de árboles por hectárea (árboles ha⁻¹). Además, se registró el nombre común y, cuando fue posible, el nombre científico de cada individuo. La identidad de las especies se obtuvo con literatura especializada en vegetación arbórea de la zona (Ochoa-Gaona *et al.*, 2012). Por otro lado, la diversidad arbórea se estimó utilizando el número de Hill q1 para determinar la diversidad verdadera (D) expresada de la siguiente manera: $D = \exp(H')$, donde H' corresponde al índice de diversidad de Shannon.

Extracción e identificación de esporas de HMA

La extracción de esporas se determinó en 50 g de suelo seco al aire con el método de tamizado húmedo de

Gerdemann y Nicholson (1963), con centrifugado en solución de sacarosa al 60 %. Las esporas suspendidas en la solución de sacarosa fueron recolectadas en un tamiz de 45 μm . El conteo se realizó con ayuda de un microscopio estereoscópico de la marca Zeiss modelo Stemi 305. Para identificar las morfoespecies de los HMA, las esporas turgentes se fijaron en portaobjetos con ayuda de solución de alcohol polivinílico, ácido láctico y glicerol (PVLG), más reactivo Melzer (1:1). Las esporas se observaron en un microscopio óptico Zeiss Primo Star y se obtuvieron fotografías con una cámara acoplada Axiocam erc 5s. Se registraron los rasgos morfológicos, forma, color, diámetro, presencia de hifa de sujeción y características de las capas utilizando el programa de microscopía Zen 2 Blue edition. La información obtenida se contrastó con 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 of Agriculture in Szczecin, Poland (<http://www.zor.zut.edu.pl>). La riqueza de HMA se estimó con el número de morfoespecies observadas en cada parcela ajustado con el valor estimado de cobertura (SC) sugerido por Chao y Jost (2012).

Análisis estadísticos

El análisis de datos se llevó a cabo utilizando el software estadístico R versión 4.1.1. Para cada conjunto de datos, se verificó la normalidad y homocedasticidad mediante las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Se aplicaron tres condiciones diferentes para evaluar las diferencias significativas entre los grupos de agroecosistemas. En el primer caso, donde los datos seguían una distribución normal y presentaban varianzas homogéneas, se realizó un análisis de varianza de un factor (ANOVA), seguido de la prueba *post-hoc* de Duncan ($p \leq 0.05$). En el segundo caso, donde los datos también seguían una distribución normal, pero presentaban varianzas heterogéneas, se utilizó un ANOVA con corrección de Welch, seguido de la prueba *post-hoc* de Dunnett T3 ($p \leq 0.05$). En el último escenario, donde los datos no seguían una distribución normal y las varianzas eran homogéneas, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis, seguida del *post-hoc* no paramétrico de Wilcoxon ($p \leq 0.05$). Finalmente, se realizó un análisis de correlaciones de Pearson para examinar las relaciones entre las variables evaluadas.

RESULTADOS

Variables microclimáticas

Los resultados de las variables microclimáticas se presentan en la Figura 2. Se encontraron diferencias estadísticas entre las variables HRA, TA, HS y TS de

los agroecosistemas A, HF, M, P, PF y VC en la APFFCU. La HRA fue significativamente mayor en PF, A y VC, con medias de 82.94 % ($\sigma=5.44$), 82.07 % ($\sigma=3.98$) y 76.11 % ($\sigma=3.82$) respectivamente ($F=21.11$; $p<0.001$). Las mayores temperaturas del aire se registraron en M y P con 37.11 °C ($\sigma=1.40$) y 36.66 ($\sigma=1.83$) °C, respectivamente ($F=35.37$; $p<0.001$). VC presentó la menor HS con 14.17 % ($\sigma=8.65$), fue semejante, únicamente, con A que tuvo 17.94 % ($\sigma=9.20$) y significativamente diferente con el resto de los agroecosistemas ($F=3.15$; $p<0.05$). Por último, TS fue mayor en M, siendo similar P y HF con valores de 28.07 °C ($\sigma=0.60$), 27.68 °C ($\sigma=1.70$), y 26.55 °C ($\sigma=.80$), respectivamente, y significativamente diferente al resto de los agroecosistemas ($F=30.77$; $p<0.001$).

Variables físicas y químicas del suelo

En la Tabla 2 se presentan los resultados de los análisis físicos y químicos del suelo. Respecto a las variables físicas, la densidad del suelo no mostró diferencias significativas entre tipo de agroecosistema y/o vegetación conservada ($p<0.05$). Los valores de densidad del suelo oscilaron entre 0.79 a 1.27 g cm³, con la media más alta en HF (1.23 g cm³; $\sigma=0.05$) y más baja en VC (1.02 g cm³; $\sigma=0.18$). Se identificaron diferentes texturas de suelo incluyendo, arcillosa, areno francosa, franco arcillo limosa, franco arcillo limosa, franco arcilloso, franco arenoso, franco limosa y francosa. El tamaño de las partículas del suelo solo presentó diferencias significativas en el contenido de arena ($F=5.22$; $p<0.05$). El agroecosistema A mostró el mayor contenido de arena con 57.06 % ($\sigma=5.12$) mientras que el HF tuvo el menor valor con 24.10 % ($\sigma=5.27$), estos fueron diferentes entre sí, pero semejantes con el resto de los agroecosistemas. El contenido de limo fue mayor en P (46.54 %) y menor en M con 31.41 %. En cuanto al contenido de arcilla, HF presentó el valor más alto 34.34 % y A el más bajo con 9.23.

El pH de las muestras varió de moderadamente ácido a moderadamente alcalino, con valores entre 5.70 y 8.20. HF tuvo la media más alta (7.98) y PF la más baja (6.76). La MO osciló entre 1.86 % a 19.94 %, con los valores más altos en A y VC, 10.50 % y 10.77 %, respectivamente. El P_{Disp} varió de 0.92 ppm a 62.63 ppm, HF presentó el de mayor concentración (26.92 ppm), y PF y M las menores concentraciones (3.44 ppm y 3.61 ppm). La CIC estuvo en un rango de 19.8 meq/100 g a 78.6 meq/100 g, con una media de 41.98 meq/100 g. Finalmente, K⁺ si presentó diferencias significativas ($F=12.36$; $p<0.05$) con valores entre 2.00 ppm y 40.10 ppm. La mayor concentración de K⁺ se observó en HF con 24.50 ppm ($\sigma=12.69$), siendo significativamente diferente de PF y VC.

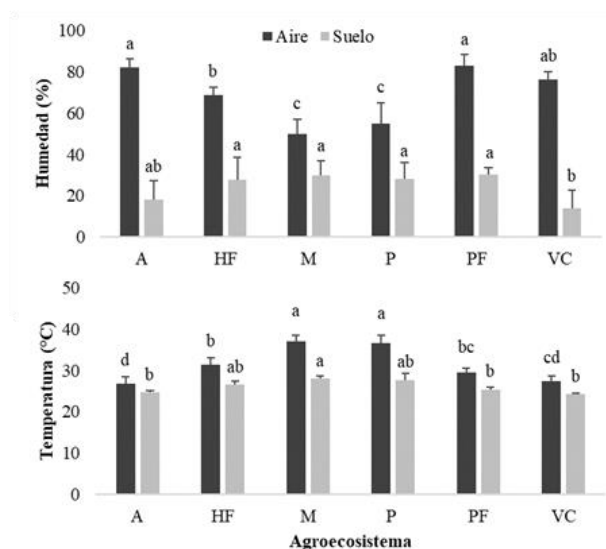


Figura 2. Variables microclimáticas medidas en diferentes agroecosistemas de la Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU) en el trópico húmedo del sureste de México. Se muestran la humedad relativa del aire (HRA), humedad del suelo (HS), temperatura del aire (TA) y temperatura del suelo (TS) en seis tipos de agroecosistemas: Acahual (A), Huerto Familiar (HF), Milpa (M), Potrero (P), Plantación Forestal (PF) y Vegetación Conservada (VC). Las columnas representan la media y las barras verticales, la desviación estándar. Las distintas letras sobre las barras indican diferencias estadísticas significativas entre agroecosistemas ($p < 0.05$); para HRA, HS y TA se usó la prueba de Duncan, y para TS la prueba de Dunnett T3. Esta figura permite comparar las condiciones microclimáticas entre los agroecosistemas estudiados, destacando variaciones importantes que pueden influir en la presencia y funcionamiento de los hongos micorrizógenos arbusculares.

Tabla 2. Variables físicas y químicas del suelo medidas en diferentes agroecosistemas de la Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU), incluyendo Acahual (A), Huerto Familiar (HF), Milpa (M), Potrero (P), Plantación Forestal (PF) y Vegetación Conservada (VC). Las distintas letras indican diferencias estadísticas significativas entre agroecosistemas según análisis post-hoc con un nivel de significancia de $p < 0.05$.

Agroecosistema	Densidad (g/cm ³)	pH	MO (%)	P _{Disp} (ppm)	CIC (meq/100 g)	K ⁺ (ppm)
A	1.03±0.08 a	7.38±0.78 a	10.50±3.82 a	11.83±12.21 a	57.05±20.88 a	15.45±9.79 abc
HF	1.23±0.05 a	7.98±0.17 a	3.35±1.34 a	26.92±25.43 a	42.35±9.39 a	24.50±12.69 a
M	1.12±0.06 a	7.21±0.82 a	5.44±1.96 a	3.61±1.96 a	40.65±14.58 a	15.48±10.02 abc
P	1.07±0.03 a	7.48±0.93 a	7.08±2.32 a	4.24±2.32 a	41.13±11.15 a	19.35±7.23 ab
PF	1.08±0.04 a	6.76±1.11 a	4.92±0.88 a	3.44±3.72 a	34.45±14.16 a	4.90±0.14 c
VC	1.02±0.18 a	7.34±0.60 a	10.77±6.72 a	5.55±3.58 a	36.25±17.47 a	6.75±3.07 bc

Densidad y diversidad de árboles

Se contabilizaron 2,034 individuos pertenecientes a 101 especies, de 89 géneros y 39 familias. Se observaron diferencias significativas en la densidad ($F=14.26$; $p<0.001$) y diversidad ($\chi^2=18.93$; $p<0.01$) de la cobertura arbórea al comparar los diferentes agroecosistemas. VC presentó la mayor densidad arbórea con 1355 árboles ha⁻¹ ($\sigma=188.59$), similar a A y PF, que registraron 1,342.5 árboles ha⁻¹ ($\sigma=518.48$) y 1,037.5 árboles ha⁻¹ ($\sigma=232.61$), respectivamente. PF también fue semejante a HF, que presentó 719.62 árboles ha⁻¹ ($\sigma=317.04$). La menor densidad arbórea se

observó en M con 270.5 árboles ha⁻¹ ($\sigma=171.15$) y P con 63.35 árboles ha⁻¹ ($\sigma=79.44$), ambos significativamente diferentes al resto. La diversidad arbórea fue mayor en A con 20.55 especies ($\sigma=2.99$), siendo semejante a VC y HF, que registraron 11.78 ($\sigma=2.81$) y 10.77 ($\sigma=1.54$) especies, respectivamente. Estos últimos fueron semejantes con P y M, y diferentes de PF, que presentaron 7.64 ($\sigma=3.89$), 6.51 ($\sigma=2.40$) y 1.58 ($\sigma=1.18$) especies, respectivamente. Las familias más representativas fueron Meliaceae, Fabaceae y Musaceae, con 16 %, 14 % y 13 % de los individuos registrados, respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Distribución de individuos y especies arbóreas en los diferentes agroecosistemas de la Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU), que incluyen Acahual (A), Huerto Familiar (HF), Milpa (M), Potrero (P), Plantación Forestal (PF) y Vegetación Conservada (VC).

Agroecosistema	Familias	Géneros	Especies	Individuos
A	25	44	48	243
HF	21	27	29	178
M	19	31	31	880
P	22	38	39	258
PF	4	4	4	204
VC	23	41	41	271

Abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies de HMA

La abundancia de esporas de HMA no presentó diferencias significativas ($p < 0.05$) al comparar los agroecosistemas, contabilizándose un total de 2,642 esporas. En promedio, el mayor número de esporas se observó en A, con 214.25 por 50 g⁻¹ de suelo, y el menor en HF, con 38.75 esporas por 50 g⁻¹ de suelo. Sin embargo, la riqueza de morfoespecies sí presentó diferencias significativas ($F=3.43$; $p < 0.05$). En total, se registraron 31 morfotipos de HMA, de los cuales el 68 % se identificó hasta género y sólo el 21 % se determinó como morfoespecies (Tabla 4). VC presentó la mayor riqueza de HMA con 13.70 morfoespecies por parcela ($SC=0.22$; $\sigma=6.46$), siendo significativamente diferente de P, PF y HF, que presentaron 5.46 ($SC=0.41$; $\sigma=4.60$), 4.47 ($SC=0.67$; $\sigma=1.21$) y 3.81 ($SC=0.66$; $\sigma=1.96$) morfoespecies por parcela, respectivamente. A y M fueron semejantes entre sí y con los demás agroecosistemas con 8.84 ($SC=0.48$; $\sigma=2.62$) y 7.76 ($SC=0.29$; $\sigma=4.34$) morfoespecies por parcela respectivamente. Al comparar los años del estudio, 2019 y 2022, no se encontraron diferencias significativas en el número de esporas. Sin embargo, la riqueza de morfoespecies aumentó significativamente en A ($\chi^2=6.82$; $p < 0.01$), M ($F=6.08$; $p < 0.05$) y P ($F=12.93$; $p > 0.01$) con valores de 8.83, 7.76 y 4.47 morfoespecies por parcela, respectivamente, para el 2022.

Efecto de variables ambientales y propiedades físicas y químicas sobre los HMA

En la Figura 3 se muestra el análisis de correlación de Pearson ($p < 0.05$) de las variables evaluadas en los agroecosistemas. Las variables HS, CIC, MO, densidad del suelo y contenido de arena estuvieron correlacionadas con las variables de las comunidades de HMA. La abundancia de esporas mostró una correlación positiva con la CIC ($r=0.52$; $p < 0.01$). La riqueza de morfoespecies presentó una correlación positiva con el contenido arena ($r=0.62$; $p < 0.01$) y con la MO ($r=0.73$; $p < 0.001$), y correlaciones negativas con HS ($r=-0.41$; $p < 0.05$) y la densidad del suelo ($r=-0.56$; $p < 0.01$). En cuanto a las variables relacionadas

con la cobertura arbórea, la densidad arbórea se correlacionó positivamente con HRA ($r=0.74$; $p < 0.01$) y negativamente con TA ($r=-0.85$; $p < 0.01$), HS ($r=-0.55$; $p < 0.01$) y TS ($r=-0.81$; $p < 0.01$). Por otro lado, la diversidad arbórea mostró correlaciones positivas con MO y CIC ($r=0.45$; $p < 0.05$) y negativas con TA ($r=-0.43$; $p < 0.05$), HS ($r=-0.50$; $p < 0.05$) y TS ($r=-0.42$; $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio revelan que, debido al efecto de su cobertura arbórea, los agroecosistemas del APFFCU en Tenosique, Tabasco, presentan diferencias en las condiciones microclimáticas y en las propiedades físicas y químicas del suelo. Estas diferencias afectan a las comunidades de HMA, modificando la abundancia de esporas y la riqueza de morfoespecies presentes en el suelo. Estos hallazgos ofrecen nuevas perspectivas para desarrollar agroecosistemas capaces de adaptarse al calentamiento global y mitigar los impactos del CC sobre la biodiversidad en las regiones tropicales.

Cobertura arbórea de los agroecosistemas

En las regiones tropicales, es común la incorporación de árboles en sistemas agroforestales que buscan conservar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos sin afectar la productividad de los agroecosistemas, utilizando tanto especies nativas de la región como especies exóticas introducidas (Nair *et al.*, 2021; Ngo Bieng *et al.*, 2022; Lara-Pérez *et al.*, 2023). Ngo Bieng *et al.* (2022), registraron que la densidad y diversidad arbórea varía en los agroecosistemas del mosaico agrícola-forestal de Catcamas, Honduras. De igual manera, Villanueva-López *et al.* (2019) y Alcudia-Aguilar *et al.* (2024), reportaron que la diversidad arbórea varía en sistemas agroforestales de las diferentes subregiones del trópico húmedo de Tabasco, México. La capacidad del HF para albergar una alta riqueza de especies arbóreas se ha observado en estos estudios y se ha asociado con el manejo del agroecosistema para optimizar la productividad y funcionalidad de los pequeños territorios disponibles (Avilez-López *et al.*, 2020;

Alcudia-Aguilar *et al.*, 2024). Las similitudes observadas en la densidad y diversidad de la cobertura arbórea de A, VC y PF y A, VC y HF respectivamente, confirman esta tendencia y resaltan la importancia de agroecosistemas, que integran o conservan alta diversidad arbórea, pueden mitigar los efectos de la agricultura sobre la biodiversidad.

Efecto de la cobertura arbórea en las condiciones microclimáticas

La mayor HRA observada en los agroecosistemas PF, A, y VC está relacionada con las características de la

cobertura arbórea. Particularmente en VC (77.11 %), encontramos que fue aproximadamente un 20 % inferior a lo reportado en otros estudios en los que se evalúa el microclima de bosques tropicales prístinos (Martius *et al.*, 2004; Hardwick *et al.*, 2015; Tymen *et al.*, 2017). Una posible explicación para esta discrepancia podría ser la diferencia estructural de la vegetación, y los huecos en el dosel como consecuencia de la tala selectiva practicada en VC (Hardwick *et al.*, 2015; Tymen *et al.*, 2017). Diversos estudios han documentado relaciones significativas entre la cobertura arbórea y variables microclimáticas, como la temperatura y la humedad del suelo y del aire,

Tabla 4. Presencia y distribución de morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en muestras de suelo de diferentes agroecosistemas de la Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU), que incluyen Acahual (A), Huerto Familiar (HF), Milpa (M), Potrero (P), Plantación Forestal (PF) y Vegetación Conservada (VC). El número de asteriscos (*) indica en cuántas parcelas se observó cada morfoespecie, proporcionando una medida de su frecuencia relativa dentro de cada tipo de agroecosistema.

Familia	Morfoespecie	Agroecosistemas					
		A	HF	M	P	PF	VC
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora kentinensis</i> J.B. Morton & Bever	*					
	<i>Acaulospora dilatata</i> J.B. Morton,	*	*				
	<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. & S. Toro	*					
	<i>Acaulospora scrobicullata</i> Trappe	*	*		*		*
Entrophospora	<i>Claroideoglossum etunicatum</i> W.N. Becker & Gerd.	*		*	*	*	*
Glomeraceae	<i>Funneliformis multiforum</i> Tadych & Błaszcz	***		*			
	<i>Funneliformis</i> sp1	**					
	<i>Glomus clavisporum</i> R.T. Almeida & N.C. Schenck					**	**
	<i>Glomus rubiforme</i> R.T. Almeida & N.C. Schenck						*
	<i>Glomus coremoides</i> D. Redecker & J.B. Morton			*		*	
	<i>Septoglossum constrictum</i> Trappe	*	****		*	**	
	<i>Septoglossum</i> sp1		**	*			
	<i>Septoglossum</i> sp2	*					
	<i>Septoglossum</i> sp3			*		*	
	<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi	**	*	**	***	***	*
Gigasporaceae	<i>Dentiscutata</i> sp1					*	
	<i>Racocetra fulgida</i> Oehl, F.A. Souza & Sieverd	*				*	
	<i>Gigaspora gigantea</i> Gerd. & Trappe			*			*
	<i>Scutellospora</i> sp 1						*
Morfo-tipos no identificables	<i>Scutellospora</i> sp 2	*					
	Morfotipo 1						*
	Morfotipo 2				*		
	Morfotipo 3				*		
	Morfotipo 4				*		
	Morfotipo 5			*			
	Morfotipo 6	*					
	Morfotipo 7						*
	Morfotipo 8						*
	Morfotipo 9		*				
	Morfotipo 10						*

	HRA	TA	HS	TS	Densidad	pH	MO	P _{Disp}	CIC	K ⁺	Arena	Arcilla	Limo	DenArb	DivArb	AbuHMA	RiqHMA
HRA		-0.88	-0.19	-0.68	-0.16	-0.30	0.12	0.04	0.16	-0.37	0.10	0.01	0.03	0.74	0.21	0.03	0.09
TA			0.45	0.85	0.17	0.01	-0.34	-0.16	-0.16	0.30	-0.10	0.10	-0.13	-0.85	-0.43	-0.06	-0.32
HS				0.65	0.50	-0.35	-0.66	-0.06	-0.19	0.13	-0.42	0.51	0.13	-0.55	-0.50	-0.15	-0.41
TS					0.29	-0.11	-0.44	-0.07	-0.13	0.26	-0.21	0.21	0.08	-0.81	-0.42	0.00	-0.35
Densidad						0.07	-0.85	0.27	-0.05	0.13	-0.70	0.58	0.32	-0.35	-0.19	-0.28	-0.56
pH							0.20	0.36	-0.13	0.36	-0.19	-0.33	0.36	0.00	0.27	-0.10	0.01
MO								0.00	0.09	0.06	0.69	-0.61	-0.28	0.38	0.47	0.19	0.73
P _{Disp}									0.12	0.51	-0.19	0.22	0.07	0.04	0.22	0.04	-0.03
CIC										0.20	0.39	-0.07	-0.42	0.19	0.45	0.52	0.10
K ⁺											-0.03	0.20	-0.22	-0.36	0.27	-0.15	-0.05
Arena												-0.54	-0.68	0.16	0.30	0.27	0.62
Arcilla													-0.14	-0.10	-0.21	-0.33	-0.29
Limo														0.00	-0.21	-0.03	-0.36
DenArb															0.45	0.24	0.32
DivArb																0.31	0.40
AbuHMA																	-0.01
RiqHMA																	

Figura 3. Matriz de correlaciones de Pearson entre variables microclimáticas, propiedades físicas y químicas del suelo, características de la cobertura arbórea y composición de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en agroecosistemas del Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta (APFFCU). Las variables consideradas son: humedad relativa del aire (HRA), temperatura del aire (TA), temperatura del suelo (TS), humedad del suelo (HS); densidad del suelo (Densidad), contenido de arena (Arena), arcilla (Arcilla), limo (Limo), pH, materia orgánica (MO), fósforo disponible (P_{Disp}), capacidad de intercambio catiónico (CIC) y potasio (K⁺); densidad arbórea (DenArb) y diversidad arbórea (DivArb); abundancia de esporas de HMA (AbuHMA) y riqueza de morfoespecies de HMA (RiqHMA). Las celdas coloreadas contienen los coeficientes de correlación de Pearson, con valores cercanos a +1 (colores amarillos a rojo) indicando correlaciones positivas fuertes, y valores cercanos a -1 (colores azul a azul marino) indicando correlaciones negativas fuertes. Solo se muestran y resaltan las correlaciones significativas con $p < 0.05$.

analizadas en este estudio, además de otras como el déficit de presión de vapor, la radiación, y la velocidad y dirección del viento (Martius *et al.*, 2004; Hardwick *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2017). Por ejemplo, Martius *et al.* (2004) reportaron que un aumento del 20 % en la cobertura arbórea puede reducir la temperatura del aire en hasta 3 °C y aumentar la humedad relativa en aproximadamente 10 %. De manera similar, Hardwick *et al.* (2015) observaron que, en sistemas con cobertura arbórea densa, la humedad del suelo se mantiene 15-20 % más alta en comparación con áreas deforestadas, lo cual coincide con las tendencias encontradas en nuestro estudio. Estas relaciones están vinculadas a las características propias del dosel de los árboles, como la altura y el índice de área foliar (Hardwick *et al.*, 2015; Lara-Pérez *et al.*, 2023). Aunque en este estudio no evaluamos tales características de la cobertura arbórea, se ha reportado una relación directa entre las características del dosel y la densidad de árboles (Bahru y Ding, 2020; Casanova-Lugo *et al.*, 2022; López-Santiago *et al.*, 2023).

Nuestros resultados también son consistentes con otros estudios que relacionan las condiciones

microclimáticas con el cierre del dosel y el área foliar. Por ejemplo, Hardwick *et al.* (2015) reportaron una mayor HRA en bosques tropicales maduros en comparación con agroecosistemas de palma de aceite. Otros estudios (Villanueva-López *et al.*, 2016; Casanova-Lugo *et al.*, 2022; López-Santiago *et al.*, 2023) encontraron que la HS fue aproximadamente 12-18 % mayor en sistemas ganaderos que mantienen una mayor diversidad y densidad arbórea que en monocultivos de pastos. Contrario a lo esperado, observamos la menor humedad del suelo en los agroecosistemas de VC y A con valores de 14.16 % y 17.94 %, respectivamente. Esto podría estar relacionado con una mayor demanda hídrica de la vegetación en estos sistemas, que puede incrementar el consumo de agua en hasta un 20 % respecto a sistemas con menor cobertura arbórea, así como con la intercepción de la lluvia por un dosel más denso, que según Silva *et al.* (2017), puede retener hasta el 13 % del agua precipitada, reduciendo así el contenido de agua en el suelo hasta en un 22 %. Esta dinámica explicaría la diferencia observada en los agroecosistemas Milpa (M) y Potrero (P) (Figura 2), cuyos valores de densidad arbórea fueron entre un 76

% y 94 % menores, respectivamente, en comparación con el promedio de los demás agroecosistemas. Además, la menor HS en A y VC podría estar influenciada por la escorrentía ocasionada por pendientes superiores al 25 % y por el alto contenido de arena del suelo, que facilita el drenaje del agua (Huang *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2016).

Por otro lado, la elevada TA y TS en M y P podría estar relacionada con una mayor incidencia de radiación solar al suelo y la subsecuente absorción de energía (Hardwick *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2017; Nair *et al.*, 2021). Por ejemplo, Martius *et al.* (2004) hallaron que, bajo dosel cerrado (>80 %), como en el bosque primario y secundario, la temperatura del suelo es 1 °C menor que en sistemas agroforestales con apertura significativamente mayor, como cultivos de árboles frutales (19 %) y monocultivos de caucho (53 %). De manera similar, Hardwick *et al.* (2015) reportaron incrementos de 6 °C en TA y 3 °C en TS en plantaciones de palma aceitera, en comparación con bosques tropicales, hallando una correlación negativa significativa entre dichas temperaturas y la apertura del dosel, evaluada mediante el índice de área foliar. Otros estudios también encontraron que la temperatura tanto sobre el suelo como en la superficie del suelo fue entre 2 y 4 °C mayor en monocultivos de pastos que en sistemas agroforestales con mayor diversidad y cobertura arbórea, lo cual coincide con los resultados obtenidos en nuestro estudio (Villanueva-López *et al.*, 2016; Casanova-Lugo *et al.*, 2022; López-Santiago *et al.*, 2023).

Es importante destacar que la temperatura es un factor crucial en la distribución de especies (Ismael *et al.*, 2024). Por lo tanto, es importante resaltar la función de los bosques y los sistemas agroforestales en la mitigación de los efectos del cambio climático al modificar su microclima mediante su cobertura arbórea (De Frenne *et al.*, 2019; Nair *et al.*, 2021). La temperatura dentro de los bosques puede ser hasta 4.1 °C menor que en sitios con escasa cobertura forestal y sin la sombra proporcionada por el dosel arbóreo, lo que aumenta su exposición al macroclima (De Frenne *et al.*, 2019), como ocurre en monocultivos dominados por gramíneas. En este estudio, la TA observada en VC (27.36 °C), aunque ligeramente superior, es consistente con lo reportado en bosques tropicales de diferentes regiones del mundo. Por ejemplo, en la Amazonia Central la TA ronda los 26.1 °C, en el Congo los 25.5 °C y en la Isla de Borneo los 25.3 °C (Ismael *et al.*, 2024). En cuanto a la TS de VC (24.32 °C), esta fue similar a la reportada por Hardwick *et al.*, (2015). Estudios recientes indican que agroecosistemas con mayor diversidad y densidad arbórea, como las plantaciones forestales y el acahual, presentan una producción significativamente mayor de hojarasca (4.4–7.44 Mg ha⁻¹ año⁻¹) en comparación

con los cultivos anuales, lo que resulta en un mayor aporte de residuos vegetales (Sánchez-Silva *et al.*, 2018; Sari *et al.*, 2022). Este incremento favorece la regulación de las condiciones microambientales, particularmente de temperatura y humedad, lo que a su vez promueve la actividad microbiana en el suelo (Ashraf *et al.*, 2018; Dierks *et al.*, 2021; Sari *et al.*, 2022).

Efecto de la cobertura arbórea en las propiedades físicas y químicas del suelo

Al igual que las condiciones microclimáticas, las propiedades físicas y químicas del suelo se pueden ver afectadas por la cobertura arbórea de los agroecosistemas. Recientemente, Alcudia-Aguilar *et al.* (2024) reportaron diferencias significativas en diversas propiedades del suelo entre sistemas agroforestales de Tabasco, encontrando los mayores valores de MO (10.8 %) y CIC (42.82 meq/100 g) en acahuals, lo que sugiere que los agroecosistemas influyen en la calidad edáfica. Otros estudios confirman el efecto significativo de los sistemas agroforestales sobre la salud del suelo en diferentes regiones agroecológicas alrededor del mundo, al presentar aumentos de hasta un 151 % en el contenido de carbono orgánico y una reducción de la acidez mediante incrementos del pH de hasta un 128 % (Chatterjee *et al.*, 2018; Muchane *et al.*, 2020; Ngaba *et al.*, 2023).

Sin embargo, en nuestro estudio sólo encontramos diferencias en el contenido de K⁺ entre los agroecosistemas evaluados, mientras que el resto de los parámetros del suelo no mostraron variación estadística (Tabla 2). Además, únicamente la CIC y la MO se correlacionaron positivamente con la diversidad arbórea. Esto sugiere que, aunque la cobertura arbórea puede incidir en ciertos aspectos de la calidad del suelo, no todos los parámetros responden de igual manera en los agroecosistemas estudiados. Resultados similares han sido reportados en otros estudios, donde la MO y la CIC se identifican como indicadores clave de la influencia arbórea sobre la calidad edáfica del suelo (Chatterjee *et al.*, 2018; Muchane *et al.*, 2020; Ngaba *et al.*, 2023).

La baja concentración de K⁺ en VC y PF puede deberse a la alta demanda de este elemento como consecuencia de su alta densidad arbórea (Cornut *et al.*, 2021). Mientras que, el mayor contenido de este nutriente en M puede estar relacionado con la constante aplicación de fertilizantes (Ahirwal *et al.*, 2021). En tanto que, en el agroecosistema P, el flujo de K⁺ está en balance; es decir, la extracción de este elemento se reincorpora al suelo por medio de las excretas vacunas como ha sido reportado en otros estudios (Serrano *et al.*, 2014).

Además, el catión K^+ se lixivia fácilmente, y su prevalencia en el suelo está influida por factores edáficos como el pH, el contenido de MO y la textura, particularmente la fracción de arcilla (Serrano *et al.*, 2014), lo que podría explicar el alto contenido de K^+ en el HF, que presentó de manera general el mayor contenido de arcilla con un 34.34 % de contenido.

La correlación de la CIC y la MO con la diversidad arbórea concuerda, en parte, con lo reportado por Alcudia-Aguilar *et al.* (2024), quienes hallaron correlaciones entre la diversidad arbórea y el pH, N, P y CIC. Esta discrepancia se puede deber a que en nuestro estudio evaluamos el efecto de la cobertura arbórea a través de seis diferentes usos de suelo y, por tanto, otros factores como el manejo podría estar afectando las propiedades del suelo. Aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas en los contenidos de MO y P entre agroecosistemas, los valores medios fueron visiblemente más altos en A (10.50 %) y VC (10.77 %) para MO, y en HF (26.92 mg/kg) para P. La ausencia de significancia podría atribuirse al tamaño reducido de la muestra y a la alta variación entre los datos. Sin embargo, esta tendencia sugiere una posible influencia de la cobertura arbórea en los contenidos de MO y P del suelo (Tabla 2).

Influencia de la cobertura arbórea y comunidades de HMA

Al evaluar las comunidades de HMA, nuestros resultados no fueron consistentes con los resultados reportados en Ricárdez-Pérez *et al.* (2024), quienes encontraron diferencias tanto en la abundancia de esporas ($F=7.85$, $p=0.0019$) como en la riqueza de morfoespecies ($F=3.99$, $p=0.015$) en los agroecosistemas. En dicho estudio, la mayor abundancia se registró en el P con 244.66 esporas 50 g^{-1} suelo, mientras que en el HF fue de solo 23.5 esporas 50 g^{-1} suelo. En cuanto a la riqueza los mayores valores se observaron en A y PF con 4.46 y 4.30 morfoespecies, respectivamente, frente a los valores más bajos en HF y P, con 2.08 y 2.04 morfoespecies. En este estudio únicamente se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies, en donde las familias Glomeraceae y Gigasporaceae aumentaron su representatividad con 9 y 3 morfoespecies respectivamente. Mientras que la familia Acaulosporaceae se mantuvo constante con 4 morfoespecies. Estas tres familias son las más comunes en agroecosistemas y ecosistemas naturales de México (Polo-Marcial *et al.*, 2022). Dentro de las nuevas especies registradas, en este estudio, se encuentran *A. dilatata*, *A. rehmi*, *F. multiforum*, *G. clavisporum*, *G. rubiforme*, *G. coremoides*, *S. constrictum*, *S. Synuosa* y *R. Fulgida* en A, PF y VC, destacando *F. multiforum* en A y M, la cual es una

especie que sólo ha sido observada en bosques tropicales (Polo-Marcial *et al.*, 2022).

No se observó una disminución en la riqueza de HMA durante el periodo de febrero de 2019 a octubre de 2022; por el contrario, se registró un aumento en el número de morfoespecies en los agroecosistemas A, M y P, con incrementos de 4.38, 4.48 y 2.43, respectivamente. Estos hallazgos remarcen la importancia de estos agroecosistemas para la conservación de la biodiversidad en el mosaico agrícola de la APFFCU. Sin embargo, las diferencias observadas pueden deberse a efectos de estacionalidad y las condiciones ambientales de cada año de muestreo. La variación temporal en la composición de las comunidades de HMA ha sido observada en cultivos de maíz con árboles intercalados en zonas templadas (Bainard *et al.*, 2011). Otra posible explicación está relacionada con la etapa de crecimiento de los árboles en los agroecosistemas. Lu *et al.* (2019), encontraron que la riqueza de HMA varía con la edad de *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. (Cupressaceae), debido al aumento de la demanda nutricional que estimula la infección micorrízica.

En el caso del agroecosistema A, nuestros resultados no son consistentes con otros estudios. Por ejemplo, Stürmer y Siqueira (2011), encontraron que las morfoespecies disminuyen con el tiempo en bosques secundarios del Amazonas. Reyes *et al.* (2018), también, observaron una tendencia similar en bosques secundarios de menor edad, en la misma región. La discrepancia entre estos estudios y nuestros resultados podría deberse a la diferencia en los periodos de tiempo evaluados. En nuestro estudio, las parcelas tenían una edad de entre 10 y 20 años por lo que, posiblemente, el cambio en la composición de morfoespecies de A podría estar relacionado con las condiciones ambientales que varían durante la sucesión, como el aumento de MO o la disminución de HS (Lu *et al.*, 2015). Los resultados obtenidos en este estudio, al comparar el microclima de los agroecosistemas y la correlación significativa observada entre HS y la riqueza de HMA, confirman esta relación (Figura 2 y 3). Lo anterior coincide con lo reportado por Jansa *et al.* (2014), quienes señalan que los agroecosistemas primero modifican las condiciones ambientales y a través de esto influyen en los HMA.

La correlación que observamos en la MO y la riqueza de HMA estaría relacionada con los procesos subsecuentes del enriquecimiento de MO al suelo. El contenido MO es uno de los principales factores del suelo que modifican la composición de las comunidades de HMA, incluso bajo condiciones de contaminación química (Montiel-Rozas *et al.*, 2017; Jemo *et al.*, 2018). Gryndler *et al.* (2009) reportaron

que los compuestos liberados como consecuencia de la descomposición microbiana de la MO se encuentran asociados con el crecimiento del micelio de los HMA. Esto permitiría la presencia de especies de HMA con estrategias de supervivencia basadas en el desarrollo de la red micelar tales como las pertenecientes a la familia Gigasporaceae, lo cual se reflejó en la incidencia de morfoespecies observada en los agroecosistemas A y VC (Tabla 3). Esto coincide con lo reportado en estudios previos que encontraron que el contenido de carbono en el suelo está relacionado con la distribución de especies de los géneros *Cetraspora* y *Racocetra* (Jemo *et al.*, 2018).

La relación entre la CIC del suelo y la abundancia de esporas de HMA no es concluyente. Álvarez-Lopezello *et al.* (2019) reportaron una disminución en la abundancia de esporas conforme aumenta la CIC, mientras que Silva *et al.* (2022) no encontraron una correlación significativa entre ambas variables. Sin embargo, la CIC puede estar relacionada con otros parámetros del suelo que pueden influir en la presencia de HMA. Silva *et al.* (2022), encontraron que la CIC está estrechamente ligada a la actividad microbiana, lo cual podría favorecer la presencia de microorganismos que promuevan el desarrollo de esporas de HMA. Por ejemplo, se ha observado que *Pseudomonas fluorescens* promueve el crecimiento saprófito, es decir, la germinación de esporas y el desarrollo de hifas en la fase presimbótica, facilitando así su posterior colonización de raíces (Pivato *et al.*, 2009).

La MO y la CIC se correlacionaron con la diversidad arbórea de los agroecosistemas. Esto podría deberse a las diferencias de aporte y calidad del material orgánico, que están relacionadas con los rasgos intrínsecos de cada especie de árbol. Augusto y Boca (2022) encontraron que el contenido de carbono orgánico del suelo en los bosques está influenciado por la composición de árboles, principalmente por los rasgos particulares de las especies dominantes. La MO de diferentes fuentes mejora la CIC del suelo, representando hasta el 85 % de la CIC total (Oorts *et al.*, 2003). Sin embargo, este efecto varía según el origen del material orgánico (Gruba *et al.*, 2003). Por lo tanto, la diversidad arbórea de los agroecosistemas juega un papel importante en el acondicionamiento del suelo para favorecer la presencia de HMA.

Nuestros resultados sugieren que existen relaciones significativas entre la cobertura arbórea, las condiciones microclimáticas, las propiedades del suelo y las comunidades de HMA en agroecosistemas. La cobertura arbórea en estos agroecosistemas puede proporcionar nichos ecológicos específicos que favorecen diferentes especies de HMA. Los árboles pueden influir en factores clave como la cantidad de sombreado, la interceptación de lluvia, la temperatura

del suelo y del aire, así como en la disponibilidad de nutrientes en el suelo (MO y CIC). Estos efectos generan microambientes propicios para la preservación de ciertas especies de HMA a lo largo del tiempo. Este efecto podría ser más evidente en estudios a largo plazo que consideren múltiples ciclos de cultivo o sucesiones de vegetación. No obstante, la relación entre la cobertura arbórea y las comunidades de HMA puede ser influenciada por una variedad de factores, lo que subraya la necesidad de realizar investigaciones más detalladas y prolongadas para comprender plenamente estas interacciones. Estos hallazgos subrayan la importancia de gestionar adecuadamente la cobertura arbórea en los agroecosistemas para promover la sostenibilidad y la resiliencia ecológica en paisajes agrarios tropicales como los del APFFCU.

CONCLUSIONES

El presente estudio ha proporcionado una comprensión más completa de cómo la cobertura arbórea influye en las condiciones microclimáticas, las propiedades físicas y químicas del suelo y las comunidades de hongos micorrizógenos arbustulares en agroecosistemas del Área de Protección de Flora y Fauna Cañón del Usumacinta. Nuestros hallazgos revelan que la densidad y diversidad de árboles en los agroecosistemas varían significativamente y están estrechamente relacionadas con las condiciones del microclima. La mayor densidad arbórea se asoció con una menor TA y del TS, así como una mayor HRA. Además, observamos una correlación significativa entre la HS y la riqueza de HMA, lo que sugiere una relación directa entre las condiciones microclimáticas y la composición de las comunidades de hongos. En relación con las propiedades físicas y químicas del suelo, observamos que la cobertura arbórea desempeña un papel fundamental en su regulación. Aunque sólo se observaron diferencias significativas en el contenido de K⁺, nuestra investigación sugiere que la MO y la CIC del suelo, también, están influenciadas por la diversidad arbórea de los agroecosistemas. De acuerdo con las correlaciones observadas, estos parámetros, a su vez, favorecen la abundancia de esporas y riqueza de morfoespecies de HMA. La presencia de especies nativas de HMA, asociadas principalmente a bosques tropicales, subraya el papel crucial de los agroecosistemas en la conservación de las comunidades de hongos micorrizógenos y la calidad del suelo.

Agradecimientos

Se agradece a los propietarios de las parcelas por su disposición y apoyo incondicional durante el desarrollo del trabajo de campo. Un especial agradecimiento al M. en C. Aarón Jarquín Sánchez por sus asesorías y apoyo en la realización de los análisis de suelo. Así mismo, a los jóvenes estudiantes Edy,

Evelyn, Gustavo y Tania por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio. Finalmente, agradezco a El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) y al Instituto Tecnológico de la Zona Maya (ITZM) por proporcionar las instalaciones y la infraestructura necesarias, tanto para el trabajo de campo como para los análisis en laboratorio. Su apoyo fue clave para el desarrollo de este estudio.

Funding. The realization of this work was possible thanks by the support of the CONAHCYT PhD scholarship and the project 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. The datasets generated and analyzed during the current study are available from the corresponding author upon reasonable request

Author Contribution Statement (CRediT). **J.D. Ricárdez-Pérez** – Conceptualization, Formal Analysis, Investigation, Methodology, Writing-original draft. **U. Rodríguez-Robles** – Conceptualization, Formal Analysis, Investigation, Supervision, Writing-original draft, Writing-review, and editing. **G. Villanueva-López** – 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

- Ahirwal, J., Kumari, S., Singh, A.K., Kumar, A. and Maiti, S.K., 2021. Changes in soil properties and carbon fluxes following afforestation and agriculture in tropical forest. *Ecological Indicators*, 123, pp. 107354. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107354>
- Alcudia-Aguilar, A., Villanueva-López, G., Alayón-Gamboa, J.A., Nahed-Toral, J., Aryal, D.R., Casanova-Lugo, F., Ayala-Montejo, D., Martínez-Zurimendi, P., Jiménez-Ferrer, G., De la Cruz-López, C.A. and Medrano-Pérez, O.R., 2024. Plant species richness in agroforestry systems correlates to soil fertility in the humid tropic of Mexico. *Agroforestry Systems*, 98(4), pp.891–909. <https://doi.org/10.1007/s10457-024-00961-4>
- Aldrich-Wolfe, L., Black, K. L., Hartmann, E. D. L., Shivega, W. G., Schmaltz, L. C., McGlynn, R. D., Johnson, P. G., Asheim Keller, R. J. 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. d. M., Torres, M. P., Montesinos-Navarro, A. and Roldán, A., 2016. Soil characteristics driving arbuscular mycorrhizal fungal communities in semiarid Mediterranean soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 82, pp. 3348–3356. <https://doi.org/10.1128/AEM.03982-15>
- Álvarez-Lopezello, J., del Castillo, R.F., Robles, C. and Hernández-Cuevas, L. V., 2019. Spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in human-modified neotropical ecosystems. *Ecological Research*, 34(3), pp. 394–405. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12004>
- Amf-phylogeny, 2024. AMF species list and taxonomy. Disponible en: https://docs.google.com/spreadsheets/d/1vH_Hj9XtffYj9B60L7UP4rUci8bJeolUP/edit#gid=1484552018 [Acceso 1 February 2024].
- Ashraf, M., Zulkifli, R., Sanusi, R., Tohiran, K. A., Terhem, R., Moslim, R., Norhisham, A. R., Butt, A. A. and Azhar, B., 2018. Alley-cropping system can boost arthropod biodiversity and ecosystem functions in oil palm plantations. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 260, pp. 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.017>
- Augusto, L. and Boča, A., 2022. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. *Nature Communications*, 13(1), pp.1097. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28748-0>
- Avilez-López, T., Van Der Wal, H., Aldasoro-Maya, E.M. and Rodríguez-Robles, U., 2020. Home gardens' agrobiodiversity and owners'

- knowledge of their ecological, economic and socio-cultural multifunctionality: A case study in the lowlands of Tabasco, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 16(1), pp.1–13. <https://doi.org/10.1186/s13002-020-00392-2>
- Babalola, B.J., Li, J., Willing, C.E., Zheng, Y., Wang, Y.-L., Gan, H.-Y., Li, X.-C., Wang, C., Adams, C.A., Gao, C. and Guo, L.-D., 2022. Nitrogen fertilization disrupts the temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae but not spore density and community composition in a wheat field. *New Phytologist*, 234, pp. 2057-2072. <https://doi.org/10.1111/nph.18043>
- Bahru, T. and Ding, Y., 2020. Effect of stand density, canopy leaf area index and growth variables on *Dendrocalamus brandisii* (Munro) Kurz litter production at Simao District of Yunnan Province, Southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 23, pp.e01051. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01051>
- Bainard, L. D., Klironomos, J. N. and Gordon, A. M., 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi in tree-based intercropping systems: A review of their abundance and diversity. *Pedobiologia*, 54, pp. 57-61. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.11.001>
- Battisti, D. S. and Naylor, R. L., 2009. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science*, 323, pp. 240-244. <https://doi.org/10.1126/science.1164363>
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., Ahmed, N. and Zhang, L., 2019. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10, pp.1068. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>
- Bowles, T. M., Jackson, L. E., Loehrer, M. and Cavagnaro, T. R., 2016. Ecological intensification and arbuscular mycorrhizas a meta-analysis of tillage and cover crop effects. *Journal of Applied Ecology*, 54, pp. 1785-1793.
- Camargo, J. L. y Kapos, V., 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11, pp. 205-221. <https://doi.org/10.1017/S026646740000866X>
- Casanova-Lugo, F., Villanueva-López, G., Alcudia-Aguilar, A., Nahed-Toral, J., Medrano-Pérez, O.R., Jiménez-Ferrer, G., Alayón-Gamboa, J.A. and Aryal, D.R., 2022. Effect of tree shade on the yield of *Brachiaria brizantha* grass in tropical livestock production systems in Mexico. *Rangeland Ecology & Management*, 80, pp. 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2021.09.006>
- 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/10.1890/11-1952.1>
- Chatterjee, N., Ramachandran Nair, P.K., Chakraborty, S. and Nair, V.D., 2018. Changes in soil carbon stocks across the forest-agroforest-agriculture/pasture continuum in various agroecological regions: a meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 266, pp. 55-67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.014>
- Cornut, I., Le Maire, G., Laclau, J. P., Guillemot, J., Mareschal, L., Nouvellon, Y. and Delpierre, N., 2021. Potassium limitation of wood productivity: a review of elementary processes and ways forward to modelling illustrated by eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, 494, pp.119275. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119275>
- Cotton, T. E. A., 2018. Arbuscular mycorrhizal fungal communities and global change: an uncertain future. *FEMS Microbiology Ecology*, 94, pp.fiy179. <https://doi.org/10.1093/FEMSEC/FIY179>
- 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., 201. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349(6251), pp. 970-973. <https://doi.org/10.1126/science.aad1161>
- Dierks, J., Blaser-Hart, W. J., Gamper, H. A., Betserai Nyoka, I., 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.107487. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107487>
- Fisher, M. A. and Fulé, P. Z., 2004. Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. *Forest Ecology and Management*, 200, pp. 293-311. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.003>
- Frenne, P. D., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K. and Lenoir, J., 2019. Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology and Evolution*, 3, pp. 744-749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>
- Furze, J. R., Martin, A. R., Nasielski, J., Thevathasan, N. V., Gordon, A. M. and Isaac, M. E., 2017. Resistance and resilience of root fungal communities to water limitation in a temperate agroecosystem. *Ecology and Evolution*, 7, pp. 3443-3454. <https://doi.org/10.1002/ece3.2900>
- Gerdemann, J. and Nicholson, T., 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46, pp. 235-244.
- Gosling, P., Mead, A., Proctor, M., Hammond, J.P. and Bending, G.D., 2013. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytologist*, 198, pp. 546-556. <https://doi.org/10.1111/nph.12169>
- Grünfeld, L., Wulf, M., Rillig, M.C., Manntschke, A. and Veresoglou, S.D., 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>
- Gryndler, M., Hřelová, H., Cajthaml, T., Havráňková, M., Řezáčová, V., Gryndlerová, H. and Larsen, J., 2009. Influence of soil organic matter decomposition on arbuscular mycorrhizal fungi in terms of asymbiotic hyphal growth and root colonization. *Mycorrhiza*, 19(4), pp.255-266. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0217-y>
- Han, Y., Feng, J., Han, M. and Zhu, B., 2020. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 26, pp. 7229-7241. <https://doi.org/10.1111/gcb.15369>
- Hardwick, S.R., Toumi, R., Pfeifer, M., Turner, E.C., Nilus, R. and Ewers, R.M., 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, pp. 187-195. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.010>
- Huang, X., Shi, Z.H., Zhu, H.D., Zhang, H.Y., Ai, L. and Yin, W., 2016. Soil moisture dynamics within soil profiles and associated environmental controls. *Catena*, 136, pp.189-196. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.01.014>
- Ismacel, A., Tai, A.P.K., Santos, E.G., Maraia, H., Aalto, I., Altman, J., Doležal, J., Lembrechts, J.J., Camargo, J.L., Aalto, J., Sam, K., Avelino do Nascimento, L.C., Kopecký, M., Svátek, M., Nunes, M.H., Matula, R., Plichta, R., Abera, T. and Maeda, E.E., 2024. Patterns of tropical forest understory temperatures. *Nature Communications*, 15, pp.549. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-44734-0>
- Jansa, J., Erb, A., Oberholzer, H.R., Šmilauer, P. and Egli, S., 2014. Soil and geography are more important determinants of indigenous arbuscular mycorrhizal communities than management practices in Swiss agricultural soils. *Molecular Ecology*, 23(8), pp.2118-2135. <https://doi.org/10.1111/mec.12706>
- Jemo, M., Dhiba, D., Hashem, A., Abd Allah, E.F., Alqarawi, A.A. and Tran, L.S.P., 2018. Mycorrhizal fungal community structure in tropical humid soils under fallow and cropping conditions. *Scientific Reports*, 8(1), pp.17061. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34736-6>
- Johnson, N.C., Angelard, C., Sanders, I.R. and Kiers, E.T., 2013. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 16, pp. 140-153. <https://doi.org/10.1111/ele.12085>

- Johnson, N.C., Wilson, G.W.T., Wilson, J.A., Miller, R.M. and Bowker, M.A., 2015. Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum. *New Phytologist*, 205, pp. 1473–1484. <https://doi.org/10.1111/nph.13172>
- Johnson, N.C. y Gibson, K.S., 2021. Understanding multilevel selection may facilitate management of arbuscular mycorrhizae in sustainable agroecosystems. *Frontiers in Plant Science*, 11, pp.627345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627345>
- Lara-Pérez, L.A., Villanueva-López, G., Oros-Ortega, I., Aryal, D.R., Casanova-Lugo, F. and Ghimire, R., 2023. Seasonal variation of arthropod diversity in agroforestry systems in the humid tropics of Mexico. *Arthropod-Plant Interactions*, 17(6), pp.799–810. <https://doi.org/10.1007/s11829-023-10001-0>
- Liu, M., Zheng, R., Bai, S., Bai, Y. and Wang, J., 2016. Slope aspect influences arbuscular mycorrhizal fungus communities in arid ecosystems of the Daqingshan Mountains, Inner Mongolia, North China. *Mycorrhiza*, 27(3), pp.189–200. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0739-7>
- López-Santiago, J.G., Villanueva-López, G., Casanova-Lugo, F., Aryal, D.R. and Pozo-Leyva, D., 2023. Livestock systems with scattered trees in paddocks reduce soil CO₂ fluxes compared to grass monoculture in the humid tropics. *Agroforestry Systems*, 97, pp. 209–221. <https://doi.org/10.1007/s10457-022-00799-8>
- Lu, N., Xu, X., Wang, P., Zhang, P., Ji, B. and Wang, X., 2019. Succession in arbuscular mycorrhizal fungi can be attributed to a chronosequence of *Cunninghamia lanceolata*. *Scientific Reports*, 9(1), pp.18057. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54452-z>
- Lu, X.H., Zang, R.G. and Huang, J.H., 2015. Relationships between community level functional traits of trees and seedlings during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *PLoS ONE*, 10(7), pp.e0132849. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132849>
- Maitra, P., Zheng, Y., Chen, L., Wang, Y.L., Ji, N.N., Lü, P.P., Gan, H.Y., Li, X.C., Sun, X., Zhou, X.H. and Guo, L.D. 2019. Effect of drought and season on arbuscular mycorrhizal fungi in a subtropical secondary forest. *Fungal Ecology*, 41, pp. 107–115. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.04.005>
- Martius, C., Höfer, H., García, M.V.B., Römbke, J., Förster, B. and Hanagarth, W., 2004. Microclimate in agroforestry systems in central Amazonia: Does canopy closure matter to soil organisms? *Agroforestry Systems*, 60(3), pp.291–304. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000024419.20709.6c>
- Montiel-Rozas, M. del M., López-García, Á., Madejón, P. and Madejón, E., 2017. Native soil organic matter as a decisive factor to determine the arbuscular mycorrhizal fungal community structure in contaminated soils. *Biology and Fertility of Soils*, 53(3), pp.327–338. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1181-5>
- Muchane, M.N., Sileshi, G.W., Gripenberg, S., Jonsson, M. and Barrios, E., 2020. Agroforestry boosts soil health in the humid and sub-humid tropics: A Meta-Analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 295, pp. 106899. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106899>
- Ngaba, M.J.Y., Mgelwa, A.S., Gurmesa, G.A., Uwiragiye, Y., Zhu, F., Qiu, Q., Fang, Y., Hu, B. and Rennenberg, H., 2024. Meta-analysis unveils differential effects of agroforestry on soil properties in different zonobiomes. *Plant and Soil*, 496, pp. 589–607. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06385-w>
- Nair, P.K.R., M., K.B. and Vimala, D.M., 2021. An introduction to agroforestry. Four decades of scientific developments. 2nd ed. Switzerland: Springer Cham, 666 p. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-030-75358-0>
- Ngo Bieng, M.A., Delgado-Rodríguez, D., Vilchez-Mendoza, S., López-Sampson, A., García, E., Sepúlveda, N. y Somarriba, E., 2022. Tree diversity in a tropical agricultural-forest mosaic landscape in Honduras. *Scientific Reports*, 12(1), pp.18544. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21280-7>
- Ochoa-Gaona, S., Zamora-Cornelio, L.F., Cabrera-Pérez, S., González-Valdivia, N.A., Pérez Hernández, I. y López Moreno, V., 2012. *Flora leñosa útil de la sierra de Tenosique*,

- Tabasco, México. Tapachula, Chiapas, México: ECOSUR.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., 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>
- Oliver, T.H. and Morecroft, M.D., 2014. Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. *WIREs Climate Change*, 5, pp. 317–335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Olsen, S.R., Cole, C.V., Watanabe, F.S. and Dean, L., 1954. *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate*. USDA Circular No. 939. Washington, DC, USA: US Government Printing Office.
- Oorts, K., Vanlauwe, B. and Merckx, R., 2003. Cation exchange capacities of soil organic matter fractions in a Ferric Lixisol with different organic matter inputs. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 100(2–3), pp.161–171. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00190-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00190-7)
- Pivato, B., Offre, P., Marchelli, S., Barbonaglia, B., Mougel, C., Lemanceau, P. and Berta, G., 2009. Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi, and host plant. *Mycorrhiza*, 19(2), pp.81–90. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0205-2>
- Polo-Marcial, M.H., Lara-Perez, L.A., Goto, B.T., Margarito-Vista, X. and Andrade-Torres, A., 2022. Glomeromycota in Mexico, a country with very high richness. *Sydowia*, 74, pp.33–63. <https://doi.org/10.12905/0380.sydowia74-2021-0033>
- Reyes, H.A., Ferreira, P.F.A., Silva, L.C., Costa, M.G., Nobre, C.P. and Gehring, C., 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: seasonal variability and impacts of soil fertility. *Applied Soil Ecology*, 136, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.013>
- Ricárdez-Pérez, J.D., Villanueva-López, G., Rodríguez-Robles, U., Van der Wall, H. Oros-Ortega, I. y Lara-Pérez, L.A., 2024. Composición de comunidades de hongos micorrízicos arbusculares en agroecosistemas del área de protección de flora y fauna Cañón del Usumacinta en Tabasco, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 27(2), pp. 052. <http://dx.doi.org/10.56369/tsaes.5126>
- Serrano, J., Marques da Silva, J. and Shahidian, S., 2014. Spatial and temporal patterns of potassium on grazed permanent pastures-management challenges. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 188, pp. 29–39. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.012>
- Shi, G., Yao, B., Liu, Y., Jiang, S., Wang, W., Pan, J., Zhao, X., Feng, H. and Zhou, H., 2017. The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai–Tibet Plateau. *Applied Soil Ecology*, 121, pp. 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.010>
- Silva, P.F., de Sousa Lima, J.R., Dantas Antonino, A.C., Souza, R., de Souza, E.S., Inácio Silva, J.R. and Alves, E.M., 2017. Seasonal patterns of carbon dioxide, water and energy fluxes over the Caatinga and grassland in the semi-arid region of Brazil. *Journal of Arid Environments*, 147, pp. 71–82. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.09.003>
- 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(4), pp.255–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Villareal, L. and Vasco-Palacios, A.M., 2014. Disentangling global soil fungal diversity. *Science*, 346, pp. 1079–1088. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1185>
- Tymen, B., Vincent, G., Courtois, E.A., Heurtebize, J., Dauzat, J., Marechaux, I. and Chave, J., 2017. Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale by combining airborne LiDAR scanning and a sensor network. *Annals of Forest Science*, 74(2), 32. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0628-z>

- 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>
- Villanueva-López, G., Martínez-Zurimendi, P., Ramírez-Avilés, L., Aryal, D. R. y Casanova-Lugo, F., 2016. Live fences reduce the diurnal and seasonal fluctuations of soil CO₂ emissions in livestock systems. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(1), pp.23. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0358-x>
- Villanueva-López, G., Lara-Pérez, L.A., Oros-Ortega, I., Ramírez-Barajas, P.J., Casanova-Lugo, F., Ramos-Reyes, R. and Aryal, D.R., 2019. Diversity of soil macro-arthropods correlates to the richness of plant species in traditional agroforestry systems in the humid tropics of Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 286, pp.106658. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106658>
- Wang, B. and Qiu, Y.L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16, pp. 299–363. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Van der Wiel, K. y Bintanja, R., 2021. Contribution of climatic changes in mean and variability to monthly temperature and precipitation extremes. *Communications Earth and Environment*, 2, pp.1. <https://doi.org/10.1038/s43247-020-00077-4>
- Williams, J.J. and Newbold, T., 2020. Local climatic changes affect biodiversity responses to land use: A review. *Diversity and Distributions*, 26, pp. 76–92. <https://doi.org/10.1111/ddi.12999>