GAYANA BOTANICA Gayana (2026) vol. 83, No. 1, 1-15

https://doi.org/10.4067/s0717-6643202600010001

Research Article

Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en cafetales con diferente tipo de sombra en Chiapas, México

Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in coffee plantations with different shade types in Chiapas, Mexico

Kristell Karina Robles-González[1], José David Álvarez-Solís[1*], Yolanda del Carmen Pérez-Luna[2], María Lorena Soto-Pinto[1] & Alejandro Morón-Ríos[3]

[1]El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. C. P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
[2]Universidad Politécnica de Chiapas, Carretera Tuxtla-Villaflores KM. 1+500, Las Brisas, C.P. 29150, Suchiapa, Chiapas, México.
[3]El Colegio de la Frontera Sur, Av. Rancho Polígono 2A, Parque Industrial Lerma, C.P. 24500, Campeche, México.
*Corresponding author: dalvarez@ecosur.mx

RESUMEN

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) viven en simbiosis con la mayoría de las plantas vasculares, mediante la cual pueden incrementar la absorción de nutrientes y el crecimiento de las plantas. El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar la abundancia, riqueza, y diversidad de HMA en el cultivo de café (*Coffea arabica* L.) bajo diferente tipo de sombra durante las estaciones seca y lluviosa en Chiapas, México. El trabajo se realizó en la región cafetalera de los Altos de Chiapas, en nueve cafetales: tres sin sombra, tres con sombra simple, y tres con sombra diversa. Las muestras de suelo fueron recolectadas alrededor de las raíces de los arbustos de café y se procesaron para análisis físicos y químicos, densidad de esporas, e identificación morfológica de especies. En total se identificaron 38 especies de HMA, siendo *Acaulospora* el género predominante. La mayor abundancia se presentó en la estación seca en los cafetales con sombra diversa con 266,4 (±45,3) esporas/50 g de suelo, diversidad Shannon-Wiener de 2,40 (±0,32), y riqueza observada de 26,7 (±5,6). Entre las especies encontradas, *Acaulospora tuberculata*, *Glomus pansihalos,* y *Rhizophagus manihotis* constituyen nuevos registros para México. En conclusión, la estación seca y la sombra diversa en el cafetal tuvieron un efecto positivo en la abundancia, diversidad, y riqueza de especies de HMA.

Palabras clave: *Acaulospora*, agricultura orgánica, biodiversidad, *Coffea arabica*, micorriza arbuscular.

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) live in symbiosis with most vascular plants, through which they can enhance nutrient uptake and plant growth. This study aimed to evaluate the abundance, richness, and diversity of AMF in coffee crops (*Coffea arabica* L.) under different types of shade during the dry and rainy seasons in Chiapas, Mexico. The study was conducted in the coffee-growing region of the Highlands of Chiapas, in nine coffee plantations: three without shade, three with simple shade, and three with mixed shade. Soil samples were collected around the roots of coffee bushes and processed for physical and chemical analysis, spore density, and morphological species identification. A total of 38 AMF species were identified, with *Acaulospora* being the predominant genus. The highest abundance occurred during the dry season in coffee plantations with diverse shade, with 266,4 (±45,3) spores/50 g of soil, Shannon-Wiener diversity of 2,40 (±0,32), observed richness of 26,7

Editor: Alfredo Saldaña
Received: 15.07.2025; Accepted: 05.01.2026

Open Access

©2026 The Author(s). This open access article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0), which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction, as long as appropriate credit is given to the original author(s) and the source.

(±5,6). Among the species found, *Acaulospora tuberculata*, *Glomus pansihalos*, and *Rhizophagus manihotis* are new records for Mexico. In conclusion, the dry season and diverse shade in the coffee plantation had a positive effect on the abundance, diversity, and species richness of AMF.

Keywords: *Acaulospora*, arbuscular mycorrhiza, biodiversity, *Coffea arabica*, organic agriculture.

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) se clasifican en el phylum Glomeromycota, con aproximadamente 330 especies descritas (Polo-Marcial *et al.* 2021). Los HMA viven en simbiosis con aproximadamente el 72% de las plantas vasculares (Meng *et al*. 2023), mediante la cual desempeñan funciones que son de suma relevancia, ya que pueden mejorar la absorción de nutrientes y agua requeridos por las plantas, promover su crecimiento y desarrollo, conferir mayor resistencia al ataque de plagas y enfermedades, y tolerancia al estrés hídrico y la salinidad, así como mejorar la calidad del suelo (Bennett & Groten 2022). Por lo cual, el estudio de estos microorganismos es de interés para conocer las condiciones que favorecen su aprovechamiento en un cultivo de gran importancia en México, como es el café (*Coffea arabica* L.), debido a sus repercusiones ambientales, económicas, y sociales.

En México, la producción de café se concentra principalmente en el estado de Chiapas con 253,318 ha, que representa el 35.7% de la superficie nacional de café (Vázquez-López *et al.* 2022). La mayor parte de la producción es generada por productores campesinos en cafetales con menos de 2 ha, en donde generalmente los cafetos se cultivan asociados con árboles de sombra (Soto-Pinto 2020). En estos sistemas agroforestales se genera el producto agrícola de mayor exportación del país, y los granos que se comercializan tienen un papel importante en la vida de los productores de zonas rurales por la fuente de ingresos económicos que genera (Vázquez-López *et al.* 2022). Los tipos predominantes de cafetal son el sistema tradicional con sombra diversificada (árboles de vegetación nativa y secundaria, con árboles frutales nativos e introducidos) y el sistema especializado con sombra simplificada (árboles del género *Inga* spp.) (Escamilla *et al.* 2021). Sin embargo, la incidencia de roya (*Hemileia vastatrix* Berk. & Broome) ha ocasionado cambios del componente arbóreo del sistema agroforestal, ya que los productores han optado por renovar los cafetales con variedades de café poco tolerantes a la sombra, pero menos susceptibles a la roya (Bertolini *et al.* 2018; Soto-Pinto 2020). La presencia de árboles de sombra contribuye a regular el microclima del cafetal, conservar la biodiversidad del suelo, controlar problemas de erosión, conservar el agua y capturar carbono, lo que constituye un aporte al medio ambiente (Soto-Pinto & Aguirre-Dávila 2015; Benítez *et al.* 2020). Algunos estudios han mostrado los beneficios ofrecidos por las especies de árboles de sombra en la generación de productos para la venta o uso doméstico (Soto-Pinto 2020) y sobre la producción del café (Soto-Pinto *et al.* 2000). Sin embargo, es poco lo que se conoce con respecto al efecto de la sombra del cafetal sobre las comunidades de HMA.

Los cafetales con sombra son sistemas complejos que albergan una alta diversidad vegetal (Venegas *et al.* 2020), en donde se ha observado una rica comunidad de HMA asociada a la rizósfera de cafetos en producción (Posada *et al.* 2016). En Chiapas, Bertolini *et al.* (2020) identificaron 27 especies de HMA en cafetales con sombra simplificada en las faldas del volcán Tacaná, mientras que Robles-González *et al.* (2023) identificaron 23 especies de HMA en un cafetal orgánico con sombra diversificada en la región Altos de Chiapas. La riqueza de especies de HMA que ha sido encontrada asociada a la rizosfera del café, llama la atención sobre la función de este sistema agroforestal en la conservación del germoplasma microbiano local, así como en la importancia de entender la influencia de las especies de árboles de sombra y las condiciones de fertilidad del suelo en la diversidad de especies de la comunidad de HMA, por la importancia que tienen en el crecimiento y desarrollo de las plantas de café (Trejo *et al*. 2011; Vallejos *et al.* 2019).

Las especies vegetales son un factor importante que influye en la riqueza y abundancia de esporas de HMA en los sistemas de producción de café (Muleta *et al.* 2007;

Muleta *et al.* 2008; Arias-Mota *et al.* 2022). Landis *et al.* (2004) indicaron que la diversidad de especies arbóreas afecta la composición de la comunidad de HMA y que se esperaría que la diversidad de HMA debería aumentar con la diversidad de plantas. Muleta *et al.* (2008) encontraron que las especies de árboles de sombra en los cafetales tienen un efecto sobre los HMA, ya que bajo la sombra de árboles de leguminosas observaron un mayor número de esporas de HMA. Barros *et al*. (2022) encontraron que las especies arbóreas del cafetal con sombra influyen en la presencia o ausencia de algunas especies de HMA debido al aporte de hojarasca y la regulación del microclima, en comparación con el monocultivo de café. Además, la diversidad vegetal, tanto de especies arbóreas como herbáceas, produce abundantes raíces que funcionan como hospederas de HMA (Arias-Mota *et al.* 2022). De acuerdo con lo anterior, resulta importante estudiar de qué manera el tipo predominante de sombra influye sobre la capacidad del sistema agroforestal de café para preservar el germoplasma de HMA.

La cobertura arbórea puede regular las características físicas y químicas del suelo, lo cual favorece la formación de microambientes propicios para el desarrollo de la simbiosis micorrízica (Dierks *et al.* 2021). Las condiciones del suelo y el clima influyen en las poblaciones de HMA (Pérez-Luna *et al.* 2012), de manera que la diversidad de estos hongos puede sufrir alteraciones por las propiedades del suelo (Bertolini *et al.* 2018) y la variación estacional del clima (Prieto *et al.* 2022). Se ha encontrado que algunas especies de HMA esporulan en la estación de secas y otras en la de lluvias (Guadarrama *et al.* 2014). El muestreo de HMA en distintas estaciones del año es un recurso importante para examinar las especies de micorrizas que esporulan en un tiempo determinado (Prieto *et al.* 2022).

La importancia sociocultural, económica, y ambiental del cultivo del café plantea la necesidad de profundizar en el conocimiento de la diversidad de HMA en cafetales con diferente tipo de sombra, que ayude a comprender cómo las prácticas de manejo agroforestal influyen en la composición de las comunidades microbianas del suelo. Sin embargo, a pesar del rol tan importante que juegan los HMA para la agricultura sostenible, existe poca información sobre la diversidad de estas especies en la zona cafetalera de los Altos de Chiapas, México, por lo que es necesario documentar qué especies se encuentran presentes y examinar los factores que contribuyen a preservar las comunidades de HMA. La pregunta de investigación de la cual parte este estudio es ¿cuál es la abundancia, diversidad, y riqueza de especies de HMA asociada al suelo rizosférico de cafetos bajo diferente tipo de sombra? Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue evaluar la diversidad y abundancia de HMA en suelos rizosféricos de cafetales sin sombra, con sombra simple, y con sombra diversa durante la estaciones seca y lluviosa en Chiapas, México. Hipotetizamos que la comunidad de HMA asociada a los cafetos fuera más diversa y abundante en cafetales con sombra diversa que con sombra simple y sin sombra, indistintamente de la estación seca o lluviosa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el municipio de Chenalhó (16º 56’ 05” N, 92º 35’ 40” O), ubicado en la zona cafetalera de la región Altos de Chiapas, México (Fig. 1). Se encuentra ubicado a una altitud media de 1,402 metros sobre el nivel del mar y está habitada por población de etnia Maya-Tsotsil (INEGI 2024). El clima es semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano, con precipitación media anual de 2,077 mm y temperatura media anual entre 18 y 22 °C (Díaz-Hernández *et al.* 2000). Los tipos de suelo predominantes, representados en un mapa a escala 1:250,000, corresponden a una asociación de Alisol húmico, Leptosol réndzico y Luvisol crómico (IUSS-WRB 2007). La vegetación está compuesta de relictos de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria arbustiva y herbácea (Plascencia-Vargas *et al.* 2014).

Características de los cafetales

El trabajo se realizó en las localidades Campo Los Toros (16º 56’ 35.67” N, 92º 35’ 53.39” O; 1,471 metros sobre el nivel del mar), Tzabalhó (16º 56’ 19.00” N, 92º 36’ 46.00” O; 1,560 m s.n.m.), y Bachen (16º 56’ 44.36” N, 92º 36’ 41.94” O; 1,513 m s.n.m.), se seleccionaron nueve cafetales en los que se ubicaron sitios de muestreo con diferente tipo de sombra, con un sitio representativo para cada tipo de sombra por localidad. Se consideró como sitios sin sombra (SS) los que no tuvieron árboles de sombra; con sombra simple (CS) los que tuvieron el dosel arbóreo dominado por *Inga* spp.; y con sombra diversa (CD) los que tuvieron el dosel compartido por más de cinco especies de árboles nativos y frutales.

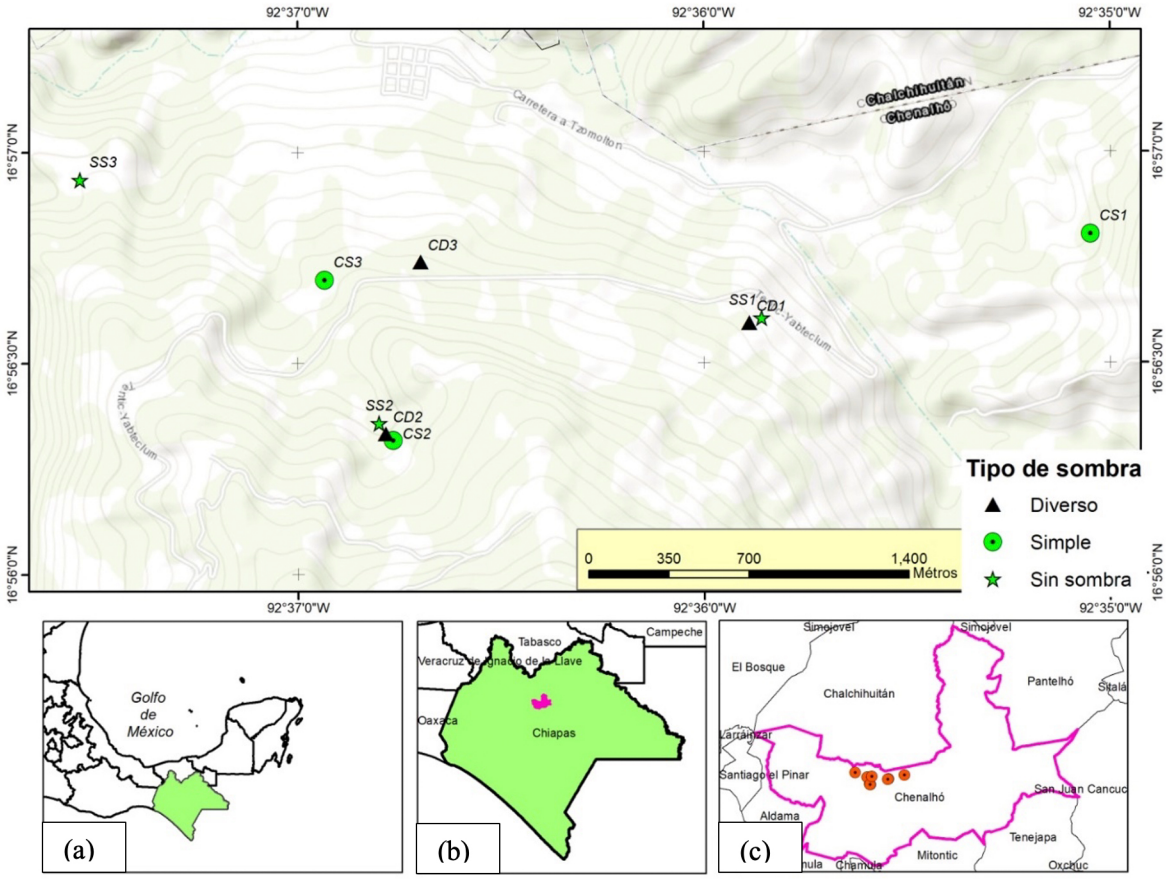

FIGURA 1. Ubicación del área de estudio: a) estado de Chiapas, México; b) municipio de Chenalhó, Chiapas; y c) cafetales (*Coffea arabica* L.) con diferente tipo de sombra. SS=Cafetal sin sombra; CS=Cafetal con sombra simple; CD=Cafetal con sombra diversa. / Location of the study area: a) state of Chiapas, Mexico; b) municipality of Chenalho, Chiapas; and c) coffee plantations (*Coffea arabica* L.) with different types of shade. SS=Coffee plantation without shade; CS=Coffee plantation with simple shade; CD=Coffee plantation with diverse shade.

Los cafetales se encontraron distribuidos en un rango altitudinal de 1365 a 1603 m, con pendientes de 20 a 60%. Las variedades de café cultivadas son Garnica y Catimor con edades de 3 a 7 años, las cuales están distribuidas en marco real o cuadrado a una distancia de 2 m entre hileras y cafetos. El manejo se realiza de acuerdo con las normas de la certificación orgánica, sin el uso de agroquímicos, y con prácticas de conservación del suelo (aplicación de abonos orgánicos, barreras vegetativas, deshierbe manual). En las tres parcelas con sombra simple se encontraron 19 árboles de 4 especies de *Inga*: *I. pavoniana* G. Don, *I. latibracteata* Harms., *I. oerstediana* Benth. y *I. vera* Willd. En las tres parcelas con sombra diversa se encontraron 41 árboles de 22 especies pertenecientes a 19 géneros y 19 familias, entre las cuales *Macadamia ternifolia* F. Muell., *Frangula capreifolia* (Schltdl.) Grubov., *Citrus sinensis* L. Osbeck., *Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle, *Quercus* sp., *Prunus persica* (L.) Batsch, *Oecopetalum mexicanum* Greenm. & C.H. Thomps., y *Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl. estuvieron más representadas. Las características de los cafetales se muestran en las Tablas 1 y 2.

TABLA 1. Características de los cafetales y arbustos de café (*Coffea arabica* L.) estudiados en el municipio de Chenalhó, Chiapas. / Characteristics of coffee plantations and coffee bushes (*Coffea arabica* L.) studied in the municipality of Chenalho, Chiapas.

Cafetales					Arbustos de café				
Localidad	**Sombra**	**Sitio**	**Altitud (m)**	**Pendiente (%)**	**Variedad**	**Edad (años)**	**Diámetro de tallo (mm)**	**Altura (m)**	**Diámetro de copa (m)**
Los Toros	Sin sombra	SS1	1456	55	Garnica	3	10,6(±9,3)	0,61(±0,46)	0,53(±0,26)
Tzabalhó		SS2	1603	25	Catimor	3	19,7(±7,6)	1,00(±0,18)	0,90(±0,12)
Bachen		SS3	1456	30	Garnica	3	16,3(±1,5)	0,90(±0,14)	0,78(±0,17)
Los Toros	Simple	CS1	1365	50	Garnica	7	19,1(±1,5)	0,98(±0,39)	1,08(±0,21)
Tzabalhó		CS2	1560	44	Catimor	3	20,4(±1,1)	1,05(±0,06)	0,94(±0,09)
Bachen		CS3	1582	60	Garnica	3	28,0(±6,7)	1,30(±0,40)	1,15(±0,40)
Los Toros	Diversa	CD1	1471	42	Garnica	5	50,0(±0,1)	0,84(±0,18)	0,73(±0,07)
Tzabalhó		CD2	1600	20	Catimor	5	21,1(±2,3)	1,35(±0,21)	1,30(±0,35)
Bachen		CD3	1513	20	Garnica	6	47,9(±8,7)	1,79(±0,51)	0,63(±0,13)

TABLA 2. Características de los árboles de sombra de los cafetales estudiados en el municipio de Chenalhó, Chiapas. / Characteristics of shade trees of coffee plantations studied in the municipality of Chenalho, Chiapas.

Sombra	Sitio	No de árboles ha^{-1}	Distancia entre árboles (m)	Diámetro de tallo (cm)	Altura (m)	Cobertura de copa (m)
Simple	CS1	250	5,6(±2,17)	30,8(±8,7)	8,8(±1,8)	10,50(±4,65)
	CS2	50	5,0(±0,01)	35,5(±27,6)	10,4(±1,1)	13,30(±0,42)
	CS3	175	5,7(±3,40)	23,6(±13,2)	6,2(±1,0)	7,79(±1,84)
Diversa	CD1	425	4,7(±2,17)	14,2(±9,1)	7,2(±3,6)	5,69(±3,18)
	CD2	275	4,6(±1,87)	18,7(±10,5)	4,9(±1,9)	4,51(±1,96)
	CD3	325	4,7(±0,48)	13,5(±6,2)	5,1(±2,3)	2,15(±1,25)

Muestreo de suelo

En cada sitio de muestreo se establecieron parcelas anidadas permanentes, una de 20x20 m (400 m^2) y en su interior cinco de 2x2 m (4 m^2) (Lugo *et al.* 2018). En la parcela grande se realizó el inventario de arbustos de café y árboles de sombra (Tablas 1 y 2), y en las parcelas chicas se realizó el muestreo de suelo, la medición de la humedad del suelo por el método gravimétrico (SEMARNAT 2002), y la temperatura del suelo con un termómetro digital para suelo marca REOTEMP (California, U.S.A). La recolecta de suelo se realizó en dos épocas del año durante las estaciones de primavera y otoño, el primero en la estación seca (marzo de 2024), y el otro en la estación lluviosa (noviembre de 2024). En cada muestreo se recolectaron cinco muestras compuestas por sitio de aproximadamente 1 kg cada una, obtenidas en la zona de goteo de la copa de los arbustos de café en las parcelas chicas, aproximadamente a 90 cm de la base del tallo principal y con una profundidad de 15 cm (Vallejos *et al.* 2019). En total se obtuvieron 45 muestras de suelo por cada estación de muestreo, las cuales fueron trasladadas al Laboratorio de Microbiología Agrícola de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) unidad San Cristóbal, en donde fueron conservadas a 4 °C y posteriormente procesadas

para la extracción de esporas e identificación de especies de HMA. Una porción de la muestra del suelo rizosférico de las cinco réplicas por sitio obtenidas en la estación seca se mezcló para formar una muestra compuesta por sitio para los análisis físicos y químicos del suelo. Se realizaron las determinaciones de textura (hidrómetro de Bouyoucos), densidad aparente (método de la probeta), fósforo (Olsen), materia orgánica (Walkley y Black), pH (en agua relación 1:2), N total (micro-Kjeldahl), capacidad de intercambio catiónico (CIC), y potasio intercambiable, con acetato de amonio 1N a pH 7 (SEMARNAT 2002). Los suelos presentaron textura dominada por la fracción arcillosa, con alta capacidad de intercambio catiónico, pH moderadamente ácido y muy altos contenidos de materia orgánica y N total; no se encontró diferencia significativa en los atributos físicos y químicos entre tipos de sombra (Tabla 3).

TABLA 3. Características físicas y químicas del suelo de los cafetales estudiados en el municipio de Chenalhó, Chiapas. / Soil physical and chemical characteristics of coffee plantations studied in the municipality of Chenalho, Chiapas.

Característica[&]	Tipo de sombra del cafetal		
	Sin sombra	Simple	Diversa
P (mg/kg)	5,89(±5,50)	4,91(±1,91)	17,30(±16,85)
MO (%)	7,51(±0,45)	7,75(±1,65)	8,38(±1,38)
pH ($H_2$0)	6,04(±0,17)	5,90(±0,15)	6,65(±0,61)
NT (%)	0,36(±0,06)	0,38(±0,06)	0,38(±0,08)
K (cmol/kg)	0,32(±0.07)	0,37(±0,18)	0,61(±0,24)
CIC (cmol/kg)	29,57(±1,37)	32,66(±4,62)	29,57(±5,59)
DA (g/ml)	0,99(±0,03)	1,01(±0,02)	0,98(±0,03)
Arena (%)	10,20(±10,81)	4,86(±3,60)	13,53(±9,53)
Arcilla (%)	53,13(±13,00)	51,13(±11,13)	50,46(±8,71)
Limo (%)	36,66(±3,60)	44,00(±7,93)	36,00(±4,58)

[&]P=fósforo (Olsen), MO=materia orgánica (Walkley y Black), NT=nitrógeno total (microKjeldahl), K=potasio intercambiable, CIC=capacidad de intercambio catiónico (acetato de amonio 1N, pH 7), DA=densidad aparente (probeta).

Extracción de esporas e identificación taxonómica

La extracción de esporas de HMA se llevó a cabo por el método de tamizado húmedo, decantación, y centrifugación en solución de sacarosa (60% m/v) (Gerdemann & Nicolson 1963), con 50 g de suelo por cada muestra. Las esporas fueron examinadas con un microscopio estereoscópico VELABMR modelo VE-S5 y se agruparon de acuerdo con los caracteres morfológicos similares como el color, forma, y tamaño. De cada grupo de esporas se obtuvo la abundancia mediante un conteo directo y con las esporas extraídas se elaboraron preparaciones permanentes montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico lactoglicerol (PVLG) y reactivo de Melzer. Las esporas fueron observadas con un microscopio de luz transmitida marca Motic modelo BA310 con cámara acoplada (Motic Images Plus 2.0 ML) y se capturaron imágenes de las esporas, con la finalidad de observar los rasgos morfológicos distintivos, como el color, tamaño, forma, tipo de hifa de sujeción, la ornamentación de la superficie, y la composición de la pared. La identificación taxonómica de especies se realizó mediante las descripciones especializadas que han sido reportadas en la base de datos de The International Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM), localizada en The University of Kansas (INVAM 2024). Las preparaciones permanentes con esporas se encuentran depositadas en el Laboratorio de Microbiología Agrícola de El Colegio de la Frontera Sur

(ECOSUR) unidad San Cristóbal.

La abundancia se determinó con el total de esporas de HMA en 50 g de suelo. La riqueza observada se consideró como el número total de especies de HMA observadas en cada punto de muestreo; además, se utilizó el estimador de riqueza Chao1 (Chao & Jost 2012). La diversidad se midió con el índice de Shannon-Wiener (H´) mediante la fórmula: H'=-Σ(Piln[Pi]), siendo Pi el número de esporas de una especie dividido entre el total de esporas aisladas.

Análisis de datos

El análisis de los datos se llevó a cabo con el software de código abierto R-Project v4.5.1 (R Core Team 2025). Se verificó 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. Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) con dos criterios de clasificación: con la estación de muestreo y el tipo de sombra como factores principales para las variables de respuesta riqueza, abundancia, y diversidad de especies de HMA; para la comparación de medias se empleó la prueba post-hoc de Tukey ($p \leq 0.05$).

Por otra parte, para examinar si la composición de especies de HMA varió entre el tipo de sombra y la estación de muestreo, se realizó un análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA). Asimismo, para representar la variación de la composición de especies de la comunidad de HMA entre sitios con diferente tipo de sombra y la estación de muestreo, se generó un mapa de calor de la abundancia relativa de las especies de HMA y se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la matriz de disimilitud de Bray-Curtis en un espacio bidimensional (k=2), con datos transformados mediante ln (x+1), se midió la bondad de ajuste de la regresión y se obtuvo el estrés. Las muestras se agruparon con la función ´ordiellipse´, y la contribución de las especies a la variación entre grupos se obtuvo con la función ´simper´ con la paquetería Vegan (Oksanen *et al.* 2025) en el software R.

RESULTADOS

Riqueza, abundancia y diversidad de HMA

En el conjunto de muestras analizadas (n=90) se encontraron 38 especies de HMA, pertenecientes a 11 géneros de 5 familias distintas (Tabla 4; Fig. 2). Las familias con mayor número de especies fueron Glomeraceae (17 spp.) y Acaulosporaceae (14 spp.). Todas las especies se encontraron tanto en la estación de secas como de lluvias; sin embargo, la riqueza de especies observada mostró diferencias significativas entre tipos de sombra ($p \leq 0{,}01$) y estaciones de muestreo ($p \leq 0{,}05$). En la estación de secas la riqueza observada fue más alta con sombra diversa y simple (26,73±5,66 y 14,66±3,97, respectivamente) que sin sombra (10,66±5,44). En la estación de lluvias la riqueza fue significativamente mayor ($p<0{,}01$) en la sombra diversa (23,8±3,40) que en la sombra simple y sin sombra (12,46±1,95 y 9,06±5,90, respectivamente). El índice de Chao1 presentó diferencias significativas ($p<0{,}05$) entre tipos de sombra, con el valor más alto en la sombra diversa que con sombra simple y sin sombra, en las dos épocas de muestreo (Tabla 5).

La abundancia de esporas presentó diferencias significativas entre tipos de sombra ($p \leq 0{,}001$) y estaciones de muestreo ($p \leq 0{,}005$). El número de esporas en 50 g de suelo en la estación de secas fue mayor con sombra diversa (266,4±45,3) que con sombra simple (191,5±59,6) y sin sombra (103,9±54,3); mientras que en la estación de lluvias la sombra diversa no fue diferente con la sombra simple (209,2±27,2 y 173,2±59,3, respectivamente), pero ambas fueron mayores que los sitios sin sombra (83,6±49,6) (Tabla 5). Las especies más abundantes fueron *Rhizophagus aggregatus* y *Glomus* sp. con una contribución relativa de 13,2 y 11,2% del total de esporas encontradas, respectivamente (Fig. 3a).

La diversidad de especies de HMA mostró un comportamiento similar a la riqueza de especies, con diferencias significativas entre estaciones de muestreo ($p \leq 0{,}005$) y tipos de sombra ($p \leq 0{,}001$). En la época de secas el índice de Shannon-Wiener presentó valores más altos con sombra diversa y simple (2,40±0,32 y 2,05±0,24, respectivamente) que sin sombra (1,61±0,68). En la estación de lluvias el índice de diversidad fue significativamente mayor ($p<0{,}001$) en la sombra diversa (2,24±0,29) que en la sombra simple y sin sombra (1,81±0,30 y 1,08±0,78, respectivamente) (Tabla 5).

Composición de la comunidad de HMA

El análisis PERMANOVA mostró que la composición de especies de HMA varió significativamente entre tipos de sombra (r^2 =0.157, p=0.001); la época de muestreo (secas y lluvias) no influyó significativamente en la composición de especies (r^2 =0.017, p=0.75), y la interacción entre época de muestreo y tipo de sombra no fue significativa

(r^2 =0.006, p=0.707), lo cual indica que la composición de especies de HMA dependió más del tipo de sombra que de la variación estacional.

El escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) mostró la agrupación de los sitios de acuerdo con la composición de especies de HMA, el tipo de sombra, y la época de muestreo (estrés=0.052; r^2=0.99; Fig. 3b). Los sitios con mayor disimilitud fueron SS1-H y CS3-H (sin sombra y con sombra simple, respectivamente, ambos en la estación de lluvias); asimismo, la amplitud de las elipses mostró el grado de similitud entre sitios (elipses pequeñas, mayor similitud), o también la variabilidad entre sitios (elipses grandes, menor similitud), lo cual indicó que entre sitios con sombra diversa hubo menor dispersión o disimilitud, y por lo tanto menor variación en la composición de especies, en relación con los otros tipos de sombra; mientras que entre sitios sin sombra hubo mayor disimilitud, lo que sugiere alta variabilidad en la composición de especies en estos sitios. La sobreposición de elipses para los tres tipos de sombra se debe posiblemente a especies compartidas.

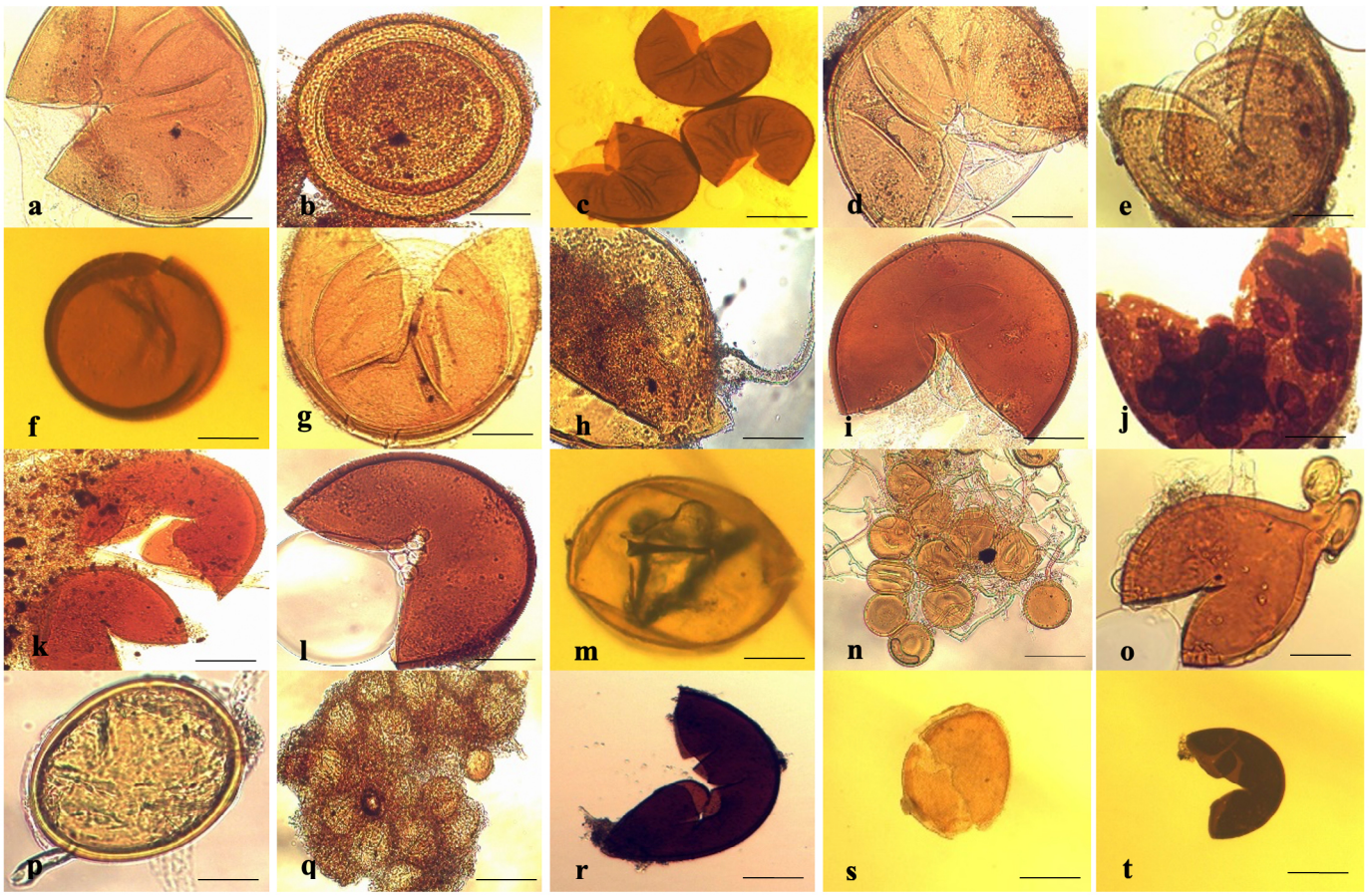

FIGURA 2. Esporas de especies de hongos micorrízicos arbusculares observadas en cafetales con diferente tipo de sombra en Chenalhó, Chiapas, México. a) *Acaulospora delicata*, b) *A. foveata*, c) *A. laevis*, d) *A. morrowiae*, e) *Acaulospora* sp., f) *A. tuberculata*, g) *Entrophospora infrequens*, h) *Gigaspora albida*, i) *Funneliformis moseae*, j) *Glomus ambisporum*, k) *G. badium*, l) *G. pansihalos*, m) *Glomus* sp., n) *Rhizophagus agregatus*, o) *R. manihotis*, p) *Rhizophagus* sp., q) *Sclerocystis sinuosum*, r) *Septoglomus constrictum*, s) *S. deserticola*, t) *Septoglomus* sp. Escala: 50 µm. / Spores of arbuscular mycorrhizal fungi species observed in coffee plantations with different types of shade in Chenalho, Chiapas, Mexico. 50 µm scale.

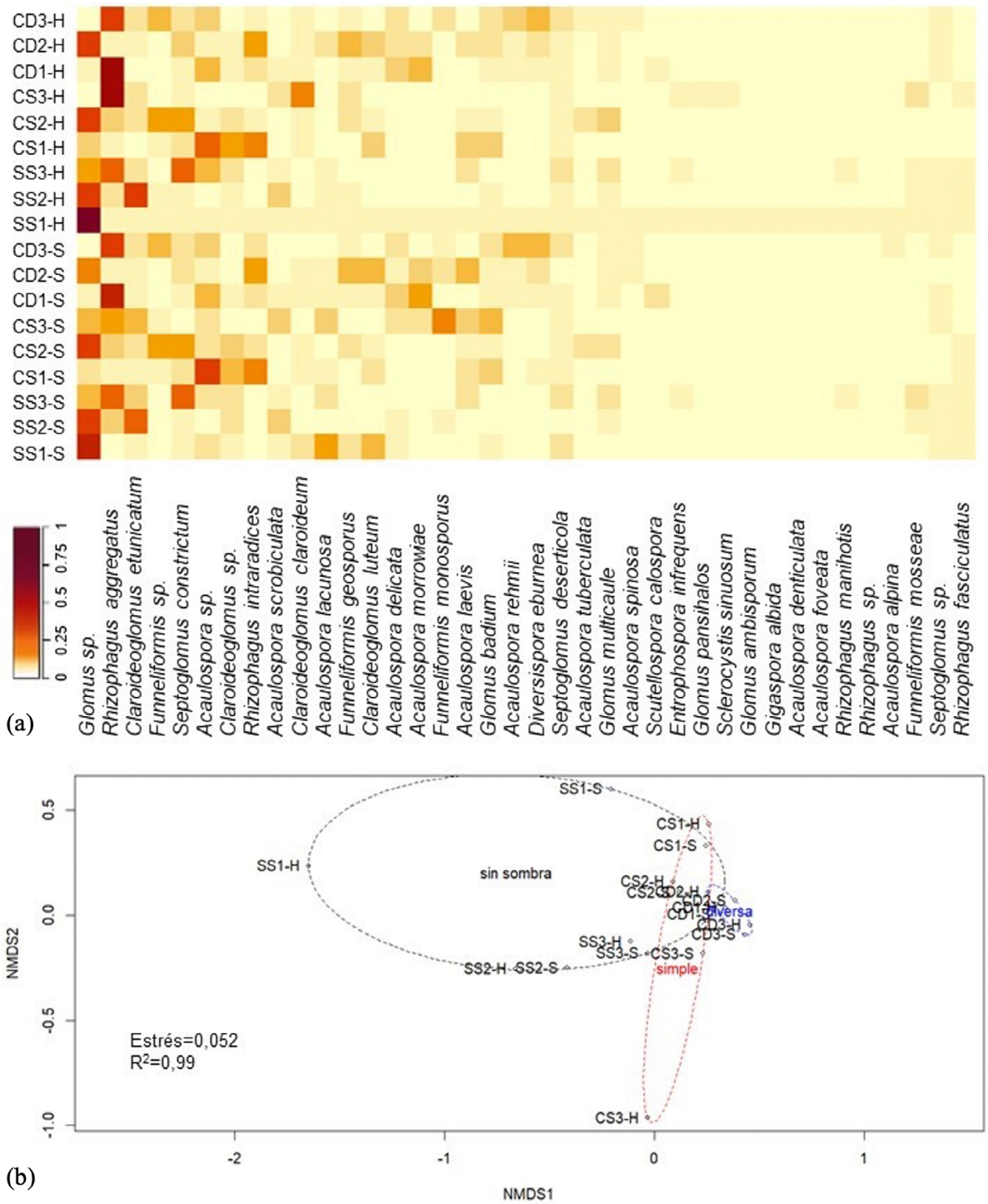

FIGURA 3. Composición de la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en cafetales con diferente tipo de sombra: a) mapa de calor con la abundancia relativa de especies de HMA en sitios y estaciones de muestreo; b) escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la ordenación de sitios (tipo de sombra y estación de muestreo). SS=sin sombra, CS=sombra simple, CD=sombra diversa, S=estación seca, H=estación lluviosa. / Composition of arbuscular mycorhizal fungi (AMF) community in coffee plantations with different shade type: a) heatmap with the relative abundance of AMF in sites and seasons sampling; b) non-metric multidimensional scaling (NMDS) with the ordination of sites (shade type and sampling season). SS=unshaded, CS=single-shaded, CD=diverse shade, S=dry season, H=rainy season.

TABLA 4. Especies de hongos micorrizícos arbusculares encontrados en la rizosfera del café (*Coffea arabica* L.) en cafetales con diferente tipo de sombra en Chenalhó, Chiapas, México. / Species of arbuscular mycorrhizal fungi found in the rhizosphere of coffee (*Coffea arabica* L.) in coffee plantations with different types of shade in Chenalho, Chiapas, Mexico.

Acaulosporaceae	**Gigasporaceae**
1. *Acaulospora alpina* Oehl, Sýkorová & Sieverd.	19. *Gigaspora albida* N.C. Schenck & G.S. Sm.
2. *Acaulospora delicata* C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	20. *Scutellospora calospora* C. Walker & F.E. Sanders
3. *Acaulospora denticulata* Sieverd. & S. Toro	**Glomeraceae**
4. *Acaulospora foveata* Trappe & Janos	21. *Funneliformis geosporus* C. Walker & Schuessler
5. *Acaulospora lacunosa* J.B. Morton	22. *Funneliformis monosporus* Oehl, G.A. Silva & Sieverd.
6. *Acaulospora laevis* Gerd. & Trappe	23. *Funneliformis mosseae* C. Walker & Schuessler
7. *Acaulospora morrowiae* Spain & N.C. Schenck	24. *Funneliformis* sp.
8. *Acaulospora rehmii* Sieverd. & S. Toro	25. *Glomus ambisporum* G.S. Sm. & N.C. Schenck
9. *Acaulospora scrobiculata* Trappe	26. *Glomus badium* Oehl, D. Redecker & Sieverd.
10. *Acaulospora* sp.	27. *Glomus multicaule* Gerd. & B.K. Bakshi
11. *Acaulospora spinosa* C. Walker & Trappe	28. *Glomus pansihalos* S.M. Berch & E. Koske
12. *Acaulospora tuberculata* Janos & Trappe	29. *Glomus* sp.
13. *Entrophospora infrequens* R.N. Ames & R.W. Schneid	30. *Rhizophagus aggregatus* C. Walker
Diversiporaceae	31. *Rhizophagus fasciculatus* C. Walker & Schuessler
14. *Diversispora eburnea* C. Walker & Schuessler	32. *Rhizophagus intraradices* C. Walker & Schuessler
Claroideoglomeraceae	33. *Rhizophagus manihotis* C. Walker & Schuessler
15. *Claroideoglomus claroideum* C. Walker & Schuessler	34. *Rhizophagus* sp.
16. *Claroideoglomus etunicatum* C. Walker & Schuessler	35. *Sclerocystis sinuosum* Gerd. & B.K. Bakshi
17. *Claroideoglomus luteum* C. Walker & Schuessler	36. *Septoglomus constrictum* Sieverd., G. A. Silva & Oehl
18. *Claroideoglomus* sp.	37. *Septoglomus deserticola* G.A. Silva, Oehl & Sieverd.
	38. *Septoglomus* sp.

TABLA 5. Riqueza, densidad y diversidad de HMA en cafetales con diferente tipo de sombra en dos estaciones del año (seca y lluviosa) en Chenalhó, Chiapas. / Richness, density and diversity of AMF in coffee plantations with different type of shade in two seasons of the year (dry and rainy) in Chenalho, Chiapas.

Estación / sombra	**Riqueza observada**	**Riqueza (Chao1)**	**Densidad (50 g de suelo)**	**Diversidad (Shannon-Wiener)**
Secas				
Sin sombra	10,6(±5,4)c[&]	15,9(±14,0)b	103,8(±54,3)c	1,61(±0,68)b
Simple	14,6(±3,9)b	30,7(±36,5)b	191,5(±59,6)b	2,05(±0,24)a
Diversa	26,7(± 5,6)a	58,1(±46,4)a	266,4(±45,3)a	2,40(±0,32)a
Lluvias				
Sin sombra	9,1(±5,9)c	23,2(±22,1)b	83,6(±49,7)b	1,08(±0,78)b
Simple	12,5(±1,9)b	25,2(±13,1)b	173,2(±59,3)a	1,81(±0,30)b
Diversa	23,8(±3,4)a	151,0(±74,6)a	209,2(±27,3)a	2,24(±0,29)a

[&]Los valores son medias (±1 error estándar); aquellos que están seguidos de letras distintas dentro de cada estación de muestreo son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$).

El porcentaje de disimilitud de Bray-Curtis entre sitios con sombra diversa y sin sombra fue de 70.6%, mientras que entre sombra simple y sin sombra de 66,3%, y entre sombra diversa y simple de 55.2%. La contribución de las especies a la disimilitud general promedio de Bray-Curtis mostró que *Rhizophagus intraradices*, *Acaulospora morrowiae*, *Acaulospora delicata*, *Diversispora eburnea*, *Acaulospora rehmii,* y *Funneliformis geosporus* tuvieron mayor abundancia ($p \leq 0.01$) en sombra diversa que en sin sombra (15, 13, 12, 12, 11 y 10 esporas/50 g de suelo, respectivamente), mientras que *Glomus* sp. y *Claroideoglomus etunicatum* fueron más abundantes en sin sombra (26 y 15 esporas/50 g de suelo) que en sombra simple y diversa, aunque sin significancia estadística ($p \geq 0.05$). Es de hacer notar que *A. delicata*, *D. eburnea,* y *A. rehmii* también fueron más abundantes en sombra diversa (12, 12, y 10 esporas/50 g de suelo) que en sombra simple ($p \leq 0.01$). Asimismo, la abundancia de *Acaulospora* sp., *R. intraradices*, *Claroideoglomus claroideum*, *Funneliformis* sp., y *Glomus badium* fue más alta ($p \leq 0.001$) en sombra simple (14, 10, 12, 9, y 9 esporas/50 g de suelo) que en sin sombra.

DISCUSIÓN

La riqueza de 38 especies de HMA, reportada de manera general para los diferentes cafetales de este estudio, fue mayor a la que ha sido registrada en otros cafetales de Chiapas (Bertolini *et al.* 2018, 2020; Robles-González *et al.* 2023), aunque inferior a la reportada por Posada *et al.* (2016) en diversos cafetales de Colombia y México, con 81 y 79 especies respectivamente. La riqueza de especies observada en el presente estudio representa 11% de las especies de HMA conocidas a nivel mundial (Polo-Marcial *et al.* 2021), lo cual muestra la importancia de los cafetales como reservorios de la diversidad de los HMA. La variación en la riqueza de especies de HMA que ha sido reportada entre diferentes cafetales se debe posiblemente a las interacciones complejas que se establecen entre comunidades de HMA, cafetos, y árboles de sombra que crecen dentro de estos sistemas de producción (Bertolini *et al.* 2020; Hernández-Acosta *et al.* 2021; Arias-Mota *et al.* 2022).

Las familias con el mayor número de especies asociadas al café fueron Glomeraceae (18 spp.) y Acaulosporaceae (13 spp.), lo cual coincide con los hallazgos de Hernández-Acosta *et al.* (2021). De las especies encontradas, *Glomus ambisporum* fue la menos frecuente con una contribución relativa de 0,01% del total de esporas extraídas; sin embargo, *Gigaspora albida*, *Septoglomus deserticola, Gl. badium,* y *R. aggregatus*, con frecuencias relativas de 0,02, 2,2, 3,4, y 13,2%, respectivamente, representaron nuevos registros para el estado de Chiapas (Fig. 1h, k, n, s). Mientras que *Glomus pansihalos*, *Rhizophagus manihotis,* y *Acaulospora tuberculata*, con frecuencias de 0,2, 0,2, y 1,1%, respectivamente, representaron nuevos registros para Chiapas y para México (Fig. 2f, l, o). Entre los caracteres diagnósticos, *A. tuberculata* (Fig. 2f) forma esporas globosas o subglobosas de 120-280 µm de diámetro, las cuales están constituidas por tres paredes: una externa hialina, la intermedia laminada, y la interna con subcapas con pliegues; en algunos casos puede formar una cicatriz circular u ovoide (INVAM 2024); mientras que *G. pansihalos* (Fig. 2l) forma esporas globosas o elipsoides, de 130-155×120-130 µm de diámetro, con una hifa curva de 10-20 µm de diámetro (Schüßler & Walker 2010). En *R. manihotis* (Fig. 2o) las esporas tienen forma globosa, subglobosa u ocasionalmente elíptica de 100-260 µm de diámetro, las cuales están constituidas por tres paredes: una externa mucilaginosa, la intermedia hialina, y la interna laminada, con una hifa cilíndrica a acampanada de 18-24 µm de diámetro (INVAM 2024). Estos nuevos registros se suman a los que habían sido reportados en cafetales de los Altos de Chiapas (Robles-González *et al.* 2023) y contribuyen a incrementar de 160 a 163 las especies Glomeromycota conocidas en México (Polo-Marcial *et al.* 2021).

En los muestreos realizados se encontró que la riqueza de especies, densidad de esporas, y diversidad de HMA fueron mayores en la estación de secas con respecto a la estación de lluvias en donde se observó una disminución general de estos atributos. Esto coincide con Prieto *et al.* (2022) quienes encontraron mayor densidad de esporas, riqueza de especies, y colonización micorrízica en la estación seca con respecto a la estación lluviosa en bosques del norte de la Amazonía brasileña. La variación estacional de las poblaciones de HMA puede estar relacionada con la dinámica de esporulación de las especies y las estrategias de sobrevivencia frente al estrés hídrico, en donde las esporas permiten la sobrevivencia de los HMA (Guadarrama *et al.* 2014). En la estación de secas, especialmente en cafetales bajo condiciones de sombra diversa, se encontraron los valores más altos de riqueza, densidad, y diversidad de HMA (Tabla 5), lo que indica que este tipo de manejo favorece la presencia de

los HMA. En México, Trejo *et al.* (2011) reportaron 10 y 4 especies de HMA para sistemas de producción de café con sombra y sin sombra, respectivamente. Al respecto, Chifflot *et al.* (2009) mencionaron que la abundancia de esporas es más alta en sistemas agroforestales donde se intercalan especies arbóreas que en aquellos basados en el monocultivo. En la sombra diversa la variedad de especies arbóreas aporta una mayor diversidad de hojarasca con diferentes tasas de descomposición, lo que podría favorecer una comunidad micorrízica más diversa (Villarreyna *et al.* 2020). En contraste, en la sombra simple dominada por *Inga* se pudo observar que la hojarasca de estas especies se acumula en el mantillo; esto se debe a que contiene altos niveles de lignina y polifenoles que retardan el proceso de mineralización (Duarte *et al.* 2013); promueve poblaciones de hongos oligotróficos que mineralizan fuentes de carbono recalcitrantes (Baldez *et al.* 2020); y en la rizosfera de *Inga* las poblaciones de HMA se encuentran en proporciones relativamente bajas en comparación con otros grupos de hongos (Arévalo *et al.* 2023).

La composición de especies de HMA varió entre cafetales con diferente tipo de sombra (PERMANOVA, r^2 =0.157, p=0.001), en los que hubo un gradiente de disimilitud de Bray-Curtis para las comparaciones de sombra diversa y sin sombra (70,6%), de sombra simple y sin sombra (66,3%), y de sombra diversa y sombra simple (55,2%). Esto indica un cambio importante en la composición de especies de HMA en los cafetales que fueron estudiados, debido posiblemente a que la presencia de HMA se ve afectada por múltiples factores bióticos y abióticos, tales como: la cobertura del dosel, la diversidad arbórea, el aporte de hojarasca, y la intensidad de manejo (Davison *et al.* 2015). La mayor dispersión en los sitios sin sombra que aquellos con sombra simple y diversa (NMDS, Fig. 3b) sugiere que, en ausencia de árboles, las condiciones ambientales pueden ser más variables en términos de temperatura, humedad, y disponibilidad de nutrientes, lo que genera comunidades con mayor variabilidad en la composición de HMA (Verbruggen *et al.* 2013). Por el contrario, la presencia de diferentes especies de árboles en la sombra simple y diversa podría favorecer la coexistencia de una comunidad más equilibrada de HMA, ya que diferentes especies de plantas pueden asociarse con diferentes especies de HMA, así como por la estimulación rizosférica a través de los exudados radicales y la presencia de condiciones microclimáticas más estables (Bertolini *et al.* 2020; Arias-Mota *et al.* 2022). Grünfeld *et al.* (2019) encontraron que las especies leñosas promueven la colonización de HMA en especies herbáceas debido a que aumentan la disponibilidad de propágulos micorrízicos.

En general, los géneros *Acaulospora*, *Rhizophagus* y *Glomus* fueron los más abundantes, con frecuencias relativas de 24,4, 20,0, y 17,5% del total de esporas, lo que coincide con Herrera *et al*. (2019), Bertolini *et al*. (2020) y Hernández-Acosta *et al*. (2021). El género *Glomus* tiende a ser más generalista en la selección de hospederos (Van der Heyde *et al.* 2017). Esto podría explicar por qué *Glomus* sp. fue la especie con la mayor abundancia de esporas en sitios sin sombra (Fig. 3b). Este género ha sido considerado como un estratega R, es decir que se presenta en condiciones de alto disturbio (Peralta-Valencia *et al.* 2023). En ausencia de árboles de sombra, la exposición directa a la radiación solar y la menor retención de humedad en el suelo puede generar condiciones más variables y estresantes, lo que favorece la selección de especies más resistentes, como *Glomus* sp., ya que son capaces de tolerar condiciones de estrés elevado (Verbruggen *et al.* 2013; Guadarrama *et al.* 2014). Por el contrario, en sitios con sombra diversa, la cobertura arbórea genera condiciones microclimáticas más estables que pueden favorecer el desarrollo de una comunidad más diversa de HMA (Barros *et al.* 2022), tales como *A. morrowiae* y *D. eburnea*, que se han encontrado en suelos ricos en materia orgánica y menor variabilidad ambiental (Stürmer & Siqueira 2011). La presencia de *R. aggregatus* y *R. intraradices* con mayor abundancia en sitios con sombra diversa, y la ausencia de *A. tuberculata*, *S. sinuosum*, y *G. pansihalos* en sitios sin sombra sugiere que estas especies pueden depender de condiciones más estables de humedad y nutrientes. Asimismo, la mayor abundancia de *A. delicata*, *D. eburnea*, y *A. rehmii* en sitios con sombra diversa en relación con los de sombra simple, y la ausencia de *Acaulospora foveata*, *R. manihotis*, *G. albida* en la sombra simple, parece indicar que estas especies tienen preferencias ecológicas específicas, y han mostrado mayor capacidad de establecimiento en suelos ricos en materia orgánica y con alta actividad biológica (Davison *et al.* 2015). Se pudo observar que *G. ambisporum* fue exclusiva para el cafetal sin sombra, mientras que en los otros tipos de sombra no se detectaron especies exclusivas. Esto sugiere qué, aunque la mayoría de las especies de HMA son generalistas (Prieto *et al.* 2022), y se

encontraron en los diferentes tipos de sombra, el tipo de sombra modula la estructura de la comunidad de HMA y regula la frecuencia en la que ocurren las especies en función de las condiciones del sitio, de manera que con la sombra diversa se auspicia la riqueza y diversidad de HMA en relación con la sombra simple y sin sombra.

CONCLUSIONES

En los cafetales estudiados se encontraron 38 especies de HMA asociados al suelo rizosférico de café, entre las cuales siete especies son nuevos registros para el estado de Chiapas, y tres de ellas son nuevos registros para México. El género con mayor número de especies fue *Acaulospora* (12 especies). Las especies con mayor abundancia fueron *Rhizophagus aggregatus* y *Glomus* sp., con predominancia en cafetales son sombra diversa y sin sombra, respectivamente. La presencia de sombra diversa en el cafetal durante la estación de secas mantuvo mayor riqueza y diversidad de especies de HMA, con respecto a la sombra simple y sin sombra, generando un índice de diversidad Shannon-Wiener de 2,40.

En este estudio, se pudo observar que el tipo de sombra del cafetal influyó en la composición de especies de las comunidades de HMA asociadas al suelo rizosférico de café. Algunas especies de HMA no se encontraron en la sombra simple y sin sombra, en relación con la sombra diversa. Por lo tanto, la sombra diversa contribuyó a conservar la riqueza de especies de HMA del cafetal.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo recibido a través del proyecto PRONACE 319068 y la beca otorgada a R.-G., K. K. A los productores cafetaleros de la cooperativa Maya Vinic que hicieron posible este trabajo. Al Editor(a) y Revisores(as) de Gayana Botanica por sus observaciones para mejorar este artículo.

REFERENCIAS

Arévalo, G.V., Hickey, D.A., Prado, V.B., Zapata, S., Duchicela, J., van ‘t, H.P. 2023. Exploring the mycobiome and arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rizosphere of the genus *Inga* in the pristine Ecuadorian Amazon. Frontiers in Fungal Biology 4: 1086194.

Arias-Mota, R.M., de la Cruz, E.Y., Rodríguez, Y.Y. 2022. Caracterización de proteínas del suelo relacionadas con las fracciones de glomalina en cafetales bajo sombra en Veracruz. AyTBUAP 7(26): 42-58.

Baldez, F., Gervasio, P.M., Saldanha, T., Valkinir, C.W., Figueira, D.S., Elias, F.M. 2020. Population dynamics of the microbiota in the litter of two tree species of the atlantic forest. Floresta 50(3): 1449-1456.

Barros, W., Barreto-Garcia, P., Saggin-Júnior, O., Scoriza, R., Da silva, M. 2022. Arbuscular mycorrhizal fungi community in coffee agroforestry, consortium and monoculture systems. Anais da Academia Brasileira de Ciências 94(3): e20201228.

Benítez, K., Soto, P., Estrada, L., Pat, F.L. 2020. Huertos familiares y alimentación de grupos domésticos cafetaleros en la sierra madre de Chiapas, México. Agricultura, Sociedad y Desarrollo 17(1): 27-56.

Bennett, E.A., Groten, K. 2022. The costs and benefits of plant–arbuscular mycorrhizal fungal interactions. Annual Review of Plant Biology 73: 649-672.

Bertolini, V., Montaño, N.M., Chimal, S.E., Varela, F.L., Gómez, R.J., Martínez, V.J. 2018. Abundancia y riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en cafetales de Soconusco, Chiapas, México. Revista Biología Tropical 66(1): 91-105.

Bertolini, V., Montaño, N.M., Salazar, B.L., Chimal, E., Varela, L. 2020. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en plantaciones de café (*Coffea arabica*) del volcán Tacaná, Chiapas, México. Acta Botanica Mexicana 127:

Chao, A., Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93: 2533-2547.

Chifflot, V., Rivest, D., Olivier, A., Cogliastro, A., Khasa, D. 2009. Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal community structure and spores distribution in tree-based intercropping and forest systems. Agriculture, Ecosystems and Environment 131: 32-39.

Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A., Burla, S., Zobel, M. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. Science 349(6251): 970-973.

Díaz-Hernández, B.M., Plascencia, V.H., Arteaga, R.R., Vázquez-Peña, M.A. 2000. Estudio y zonificación agroclimáticos en la región Los Altos de Chiapas, México. Investigaciones Geográficas 42: 7-27.

Dierks, J., Blaser-Hart, W.J., Gamper, H.A., Nyoka, A.B., Barrios, E., 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: 1-11.

Duarte, E., Cardoso, I.M., Stijnen, T., Mendonca, M.A., Coelho, M.S., Cantarutti, R.B., Kuyper, T.W., Villani, E.M., Mendonca, E.S. 2013. Decomposition and nutrient release in leaves of Atlantic Rainforest tree species used in agroforestry systems. Agroforestry Systems 87: 835-847.

Escamilla, P.E., Tinoco, R.J., Pérez, V.H., Aguilar, C.A., Sánchez, H.R., Ayala, M.D. 2021. Transformación socioecológica en el agroecosistema café afectado por roya en Chiapas, México. Revista Fitotecnia Mexicana 44(4): 643-653.

Gerdemann, J.W., Nicolson, T.H. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. Transactions of the British Mycological Society 46(2): 235-244.

Grünfeld, L., Wulf, M., Rillig, M.C., Manntschke, A., 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: 10-13.

Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos, Z.J., Hernández, C.L., Camargo, R.S. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. Pedobiologia 57(2): 87-95.

Hernández-Acosta, E., Banuelos, J., Trejo, A.D. 2021. Revisión: Distribución y efecto de los hongos micorrízicos en el agroecosistema de café. Revista de Biología Tropical 69(2): 445-461.

Herrera, S., Castro, R., Pérez-Moreno, J., Valdés, E. 2019. Diversidad endomicorrícica en plantas de café (*Coffea arabica* L.) infestadas con roya (*Hemileia vastratix*). Nova Scientia 11(22): 102-123.

INEGI. 2024. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. https://www.inegi.org.mx/datos/

INVAM. 2024. The International Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi. The University of Kansas, USA. https://invam.ku.edu/

IUSS-WRB. 2007. Base referencial mundial del recurso suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos, Núm. 103. International Union of Soil Sciences Working Group. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia.

Landis, F.C., Gargas, A., Givnish, J.T. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. New Phytologist 164: 493-504.

Lugo, M., Iriarte, H., Crespo, E., Torres, M., Ontivero, E., Risio, L., Menoyo, E., Ballesteros, S. 2018. MICODIF: Manual de metodologías para el trabajo con hongos y sus simbiosis. 1a ed. Nueva Editorial Universitaria U.N.S.L., San Luis.

Meng, Y., Davison, J., Clarke, J.T., Zobel, M., Gerz, M., Moora, M., Öpik, M., Bueno, C.G. 2023. Environmental modulation of plant mycorrhizal traits in the global flora. Ecology Letters 26(11): 1862-1876.

Muleta, D., Assefa, F., Nemomissa, S., Granhall, U. 2007. Composition of coffee shade tree species and density of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) spores in Bonga natural coffee forest, southwestern Ethiopia. Forest Ecology and Management 241: 145-154.

Muleta, D., Assefa, F., Nemomissa, S., Granhall, U. 2008. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi spores in soils of smallholder agroforestry and monocultural coffee systems in southwestern Ethiopia. Biology and Fertility of Soils 44: 653-659.

Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., *et al.* 2025. vegan: Community Ecology Package (R package version 2.8-0). https://vegandevs.github.io/vegan/

Peralta-Valencia, A.L., Castillo-Argüero, S., Hernández-Cuevas, L.V., Vázquez-Santos, Y. 2023. Variación temporal en la composición de hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado. Ecosistemas 32(3): 2572.

Pérez-Luna, Y.C., Álvarez-Solís, J.D., Mendoza, V.J., Pat, F.J., Gómez, A.R., Cuevas, L. 2012. Diversidad de hongos micorrícicos arbusculares en maíz con cultivo de cobertura y biofertilizantes en Chiapas, México. Gayana Botánica 69(1): 46-56.

Plascencia-Vargas, H., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Álvarez-Solís, J.D., Musálem-Castillejos, K. 2014. Características físico-bióticas de la cuenca del río Grijalva. In: González-Espinosa, M., Brunel M., M.C. (Eds.) Montañas, Pueblos y Agua. Dimensiones y Realidades de la Cuenca Grijalva: 29-79. El Colegio de la Frontera Sur y Juan Pablos Editor, México, D. F.

Polo-Marcial, M.H., Lara-Pérez, L.A., Goto, B.T., Margarito, V.X., Andrade, TA. 2021. Glomeromycota in Mexico: a country with very high richness. Sydowia 74: 33-63.

Posada, R.H., Sánchez, P.M., Heredia, G., Sieverding, E. 2016. Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. Agroforestry Systems 92(2): 555-574.

Prieto, B.O., Stürmer, S.L., do Nascimento, C.E., Urdánigo, Z.J., da Silva, K., Barbosa, R.I. 2022. Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in ecotone forests of

the northern region of Brazilian Amazonia. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca 50(1): 12625.

R Development Core Team. 2025. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/

Robles-González, K.K., Álvarez-Solís, J.D., Bertolini, V., Pérez-Luna, Y.C. 2023. Diversidad y propagación de hongos micorrízicos arbusculares nativos de un cafetal orgánico en Chiapas, México. Revista Fitotecnia Mexicana 46(2): 147-155.

Schüßler, A., Walker, C. 2010. Glomeromycota: a species list with new families and new genera. http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/

SEMARNAT. 2002. Norma oficial mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000. Diario Oficial 1-85. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.

Soto-Pinto, L. 2020. Al que a buen árbol se arrima buena sombra le cobija. Importancia de la sombra en cafetales. In: Los sistemas agroforestales de México: avances, experiencias, acciones y temas emergentes en México/Red Temática de Sistemas Agroforestales de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Morelia, Michoacán.

Soto-Pinto, L., Aguirre-Dávila, C.M. 2015. Carbon stocks in organic coffee systems in Chiapas, Mexico. Journal of Agricultural Science 7(1): 117-128.

Soto-Pinto, L., Perfecto, I., Castillo-Hernandez, J., Caballero-Nieto, J. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. Agriculture, Ecosystems & Environment 80: 61-69.

Stürmer, S.L., Siqueira, J.O. 2011. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in western brazilian Amazon. Mycorrhiza 21: 255-267.

Trejo, A.D., Ferrera, C.R., García, R., Varela, L., Lara, L., Alarcón, A. 2011. Efectividad de siete consorcios nativos de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de café en condiciones de invernadero y campo. Revista Chilena de Historia Natural 84(1): 23-31.

Vallejos, T.G., Sánchez, T., García, M.A., Trigoso, M., Arévalo, L.A. 2019. Efecto de hongos formadores de micorrizas arbusculares en clones de café (*Coffea arabica*) variedad Caturra. Acta Agronomica 68(4): 278-284.

Van der Heyde, M., Ohsowski, B., Abbott, L.K., Hart, M. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context dependent. Mycorrhiza 27: 431-440.

Vázquez-López, P., Espinoza-Arellano, J.J., González, M.A., Guerrero-Ramos, L.A. 2022. Características de productores y plantaciones de café en la zona norte de Chiapas. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 28: 101-111.

Venegas, S.A., Soto-Pinto, L., Balente-Herrera, O., Álvarez, G.G. 2020. Transformaciones de la caficultura en Chiapas: un análisis de las crisis desde la perspectiva del ciclo de renovación adaptativa. Sociedad y Ambiente 23: 1-31.

Verbruggen, E., Van Der Heijden, M.G., Weedon, J.T., Kowalchuk, G.A., Röling, W.F. 2013. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. Molecular Ecology 22(4): 1042-1054.

Villarreyna, R., Avelino, J., Rolando, C. 2020. Adaptación basada en ecosistemas: efecto de los árboles de sombra sobre servicios ecosistémicos en cafetales. Agronomía Mesoamericana 31(2): 499-516.