



**Acta Botanica
Mexicana**

Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en plantaciones de café (*Coffea arabica*) del volcán Tacaná, Chiapas, México

Arbuscular mycorrhizal fungi diversity in coffee (*Coffea arabica*) plantations on the Tacaná volcano, Chiapas, Mexico

Vincenzo Bertolini^{1,5} , Noé Manuel Montaña^{2,5} , Blanca Larissa Salazar-Ortuño² , Eduardo Chimal-Sánchez^{2,3} , Lucía Varela^{2,4} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El café genera importantes ingresos en el mundo y en particular en Chiapas, México. Sin embargo, su producción podría mejorarse usando hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en lugar de sustituir una especie de café por otra, como ocurre en México. En este trabajo se estimó la diversidad de HMA en plantaciones de *Coffea arabica* y su relación con el suelo en el volcán Tacaná, en la región del Soconusco, Chiapas.

Métodos: Se recolectó suelo rizosférico en cinco plantaciones (Peloponeso, Montecristo, Chiquihuites, Finca Perú-París y Barrio Nuevo) de *C. arabica*. Las esporas de HMA fueron extraídas por tamizado húmedo y decantación, y montadas en alcohol polivinílico en lactoglicerol, con y sin reactivo Melzer. Las morfoespecies de HMA fueron identificadas por morfología de las esporas y su abundancia, riqueza y diversidad estimadas y asociadas con algunas propiedades edáficas.

Resultados clave: Se registraron 10 géneros y 27 morfoespecies de HMA. La abundancia varió de 55 a 198 esporas en 100 g de suelo. *Ambispora reticulata* fue un nuevo registro para Chiapas y México. *Acaulospora* fue el género más frecuente y rico en morfoespecies. Chiquihuites destacó por tener más riqueza, diversidad y equitatividad de morfoespecies de HMA, explicadas principalmente por los bajos niveles de materia orgánica y PO_4^{3-} en el suelo. En las otras plantaciones la riqueza y diversidad de HMA dependió de la acidez como controlador del PO_4^{3-} disponible en el suelo. *Coffea arabica* presentó similar riqueza y distinta composición de HMA que *C. canephora*, comparado con un estudio previo realizado en *C. canephora*.

Conclusiones: *Coffea arabica* favorece la riqueza de HMA en comparación con *C. canephora*. La disponibilidad del PO_4^{3-} y la acidez del suelo podrían regular la diversidad de los HMA en *C. arabica*, así como favorecer la presencia de HMA específicos en estas condiciones edáficas. Las especies de *Acaulospora* y los géneros sólo registrados en *C. arabica* podrían conformar biofertilizantes para su cultivo en el Soconusco, Chiapas, México.

Palabras clave: acidez edáfica, *Ambispora reticulata*, cafecultura, Glomeromycota, micorriza arbuscular, región del Soconusco.

Abstract:

Background and Aims: Coffee is generating important incomes in the world, and particularly in Chiapas, Mexico. However, its production could be increased using arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), without the need to substitute one type of coffee for another, as occurs in Mexico. This study estimated the diversity of AMF morphospecies in *Coffea arabica* plantations and examined its relationship with soil properties on the Tacaná volcano in the Soconusco region, Chiapas.

Methods: Rhizospheric soil samples were collected in five plantations (Peloponeso, Montecristo, Chiquihuites, Finca Perú-París, and Barrio Nuevo) of *C. arabica*. AMF spores were extracted by wet sieving and decantation, and were mounted on slides with polyvinyl alcohol in lactoglycerol, with or without Melzer's reagent. AMF morphospecies were identified by morphology of the spores, and their abundance, richness, and diversity were estimated and associated to some soil properties.

Key results: A total of 10 genera and 27 morphospecies of AMF were recorded, and the abundance of AMF varied from 55 to 198 spores per 100 g of dry soil. *Ambispora reticulata* was a new record for Chiapas and Mexico. *Acaulospora* had the highest frequency and species richness. Chiquihuites had especially higher richness and diversity of AMF morphospecies with high abundances presumably associated to low levels of organic matter and PO_4^{3-} in the soil. In the other plantations, richness and diversity of AMF morphospecies depended on soil acidity as driver of PO_4^{3-} availability. *Coffea arabica* and *C. canephora* had similar richness, but different composition of AMF, comparing these results with a study on *C. canephora*.

Conclusions: *Coffea arabica* favors the AMF richness compared to *C. canephora*. The PO_4^{3-} availability and soil acidity together could regulate AMF diversity in *C. arabica*, favoring specific AMF in these edaphic conditions. *Acaulospora* species and those genera only registered in *C. arabica* could be used as biofertilizers for its cultivation in Soconusco, Chiapas, Mexico.

Key words: arbuscular mycorrhiza, *Ambispora reticulata*, coffee growing, edaphic acidity, Glomeromycota, Soconusco region.

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula, Carretera antiguo aeropuerto km 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.

²Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, 09340 Cd. Mx., México.

³Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Carrera de Biología, 09230 Cd. Mx., México.

⁴Investigadora Independiente, Av. Paseos del Bosque 156, 53297 Naucalpan, Estado de México, México.

⁵Autores para la correspondencia: vin.bertolini@gmail.

com, nmma@xanum.uam.mx

Recibido: 15 de agosto de 2019.

Revisado: 9 de septiembre de 2019.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 25 de noviembre de 2019.

Publicado Primero en línea: 5 de febrero de 2020.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 127 (2020).

Citar como:

Bertolini, V., N. M. Montaña, B. L. Salazar-Ortuño, E. Chimal-Sánchez y L. Varela. 2020. Diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares en plantaciones de café (*Coffea arabica*) del volcán Tacaná, Chiapas, México. Acta Botanica Mexicana 127: e1602. DOI: 10.21829/abm127.2020.1602



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-NonCommercial (CC BY-NC 4.0 International).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El consumo del café en los últimos años se ha incrementado en el mundo (Quintero-Rizzuto y Rosales, 2014). No obstante, México ha perdido su posición mercantil. En 1990, las exportaciones mexicanas fueron del orden de 220,980 toneladas año⁻¹, las cuales en 2016 fueron superadas por Brasil con 1,016,160 toneladas año⁻¹, Colombia con 836,640 toneladas año⁻¹, Indonesia con 414,180 toneladas año⁻¹ y Costa de Marfil con 256,980 toneladas año⁻¹ (ICO, 2018). Asimismo, otros países como los Estados Unidos de América, China e Italia están también incursionando en la producción de café como resultado de nuevos cultivares y la visión futurista de algunos emprendedores (Ayala, 2017; Heinze, 2018; Laiacona, 2018).

En México, la producción del grano de café se concentra mayormente en los estados de Chiapas, Veracruz y Puebla (Flores, 2015). En Chiapas el cultivo del cafeto es fundamental para la economía de la población indígena y campesina (Anta Fonseca, 2006; Mariscal, 2011) y éste estado ha sido pionero en cafecultura orgánica (Barrera y Parra, 2000). En particular, en la región del Soconusco, Chiapas, el cultivo del cafeto es uno de los más importantes. Sin embargo, enfrenta plagas como la roya (*Hemileia vastatrix* Berk. & Broome) y la broca (*Hypothenemus hampei* Ferrari) (DGSV-CNRF, 2015), además de que muchas veces crece en suelos con elevada acidez y baja disponibilidad de fósforo que también limitan su producción (FAO, 2015).

El costo de la producción de café de altura también se ha incrementado, debido a que los problemas fitopatológicos en el cafeto son cada vez más frecuentes y obligan a los productores a cambiar sus plantaciones de la especie arábica (*Coffea arabica* L.) por la especie robusta (*Coffea canephora* L.) (Bertolini et al., 2018), que es menos susceptible y más productiva. No obstante, el cultivo del café arábica bajo un manejo orgánico podría reducir la pérdida de la producción por problemas fitopatológicos, sobre todo si este manejo agronómico se combina con el uso de inóculos microbianos nativos que coadyuven al desarrollo de los cafetos, como es el caso de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (Dobo et al., 2018; Herrera et al., 2019; Prates et al., 2019). Estos hongos pertenecen al phylum Glomeromycota y se asocian con más de 80% de las plantas formando la micorriza arbuscular en las raíces (Smith

y Read, 2008). En esta asociación, los hongos reciben de la planta hospedera hidratos de carbono y un hábitat para completar su ciclo de vida, al mismo tiempo que contribuyen a mejorar el estado nutrimental y la hidratación de su hospedero, además de protegerlo de fitopatógenos (Smith y Read, 2008; Cuenca, 2015). Posada et al. (2016) indican que los cafetales con policultivo o árboles de sombra albergan más diversidad de HMA que los bosques nativos, reportando hasta 79 especies de estos hongos en plantaciones de *C. arabica* en Veracruz, México. Asimismo, hay evidencia de que los HMA favorecen el desarrollo y rendimiento del cultivo del cafeto en términos de un mayor crecimiento y mejor estado nutrimental de las plantas (Vaast et al., 1997; de Almeida et al., 2003; Adriano Anaya et al., 2011; Trejo et al., 2011; Perea-Rojas et al., 2019). No obstante, su efectividad depende de la composición del inóculo micorrízico y de su compatibilidad con el hospedero (Van der Heijden y Sanders, 2002; Trejo et al., 2011). Además, el tipo de manejo agronómico puede modificar la riqueza y composición de HMA (Arias et al., 2012; Dobo et al., 2018) en conjunto con las características edáficas propias de cada sitio donde se localiza la plantación (de Beenhouwer et al., 2015; Posada et al., 2016; Prates et al., 2019). De esta manera, se esperaría que distintas plantaciones de café podrían albergar una comunidad de HMA diferente en su rizosfera, dependiendo de la especie de café cultivada y también de la fertilidad del suelo donde se desarrollan.

En la región cafetalera del Soconusco, Chiapas, México, se conoce muy poco acerca de los simbiosistas del cafeto. Recientemente, Bertolini et al. (2018) realizaron un estudio sobre las comunidades de HMA en plantaciones de café robusta (*Coffea canephora*), documentando 20 morfoespecies incluyendo cinco nuevos registros de HMA asociados a su rizósfera, y cuya composición específica está ligada a la acidez y disponibilidad de fósforo en el suelo. No obstante, es también crítico documentar la interacción de la especie arábica con los HMA como un primer paso exploratorio para detectar cuales especies pudieran ser aisladas y a futuro empleadas como biofertilizantes, y que permitan a las plantaciones arábicas subsistir en la cafecultura del Soconusco, debido a su alto valor económico y cultural. Además, el conocimiento y empleo de HMA nativos resultarían cruciales para la conservación de la biodiversidad del suelo

y podrían garantizar con mayor probabilidad la efectividad de los HMA en el desarrollo de los cafetos (Adriano-Anaya et al., 2011). Por lo tanto, los objetivos de este trabajo fueron: 1) estimar la diversidad de morfoespecies de HMA en el suelo rizosférico de *C. arabica*, y 2) examinar su relación con las características edáficas en plantaciones ubicadas en las faldas del volcán Tacaná en el Soconusco, Chiapas, México.

Materiales y Métodos

Las plantaciones cafetaleras elegidas para este estudio están en las proximidades del volcán Tacaná, en la región del Soconusco, al sur de Chiapas, México. El volcán Tacaná se ubica en-

tre los límites de México y Guatemala entre los 15°07'48"N y 92°06'45"O, y en el territorio mexicano está al noroeste de Tapachula, Chiapas (Fig. 1). En las faldas del volcán, donde se ubica el área de este estudio, los tipos de vegetación originales son el bosque mesófilo de montaña y la selva alta perennifolia; ambos han sido transformados para el cultivo del café y en menor grado para agricultura y potreros (Martínez-Camilo y Martínez-Meléndez, 2010). El suelo es de origen volcánico con elevada concentración de hierro y aluminio, así como alta fijación de fosfatos; se clasifica como Andosol úmbrico (WRB, 2014). El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano y hasta 3640 mm de precipitación anual y una temperatura media anual de 20.7 °C (SMN, 2019).

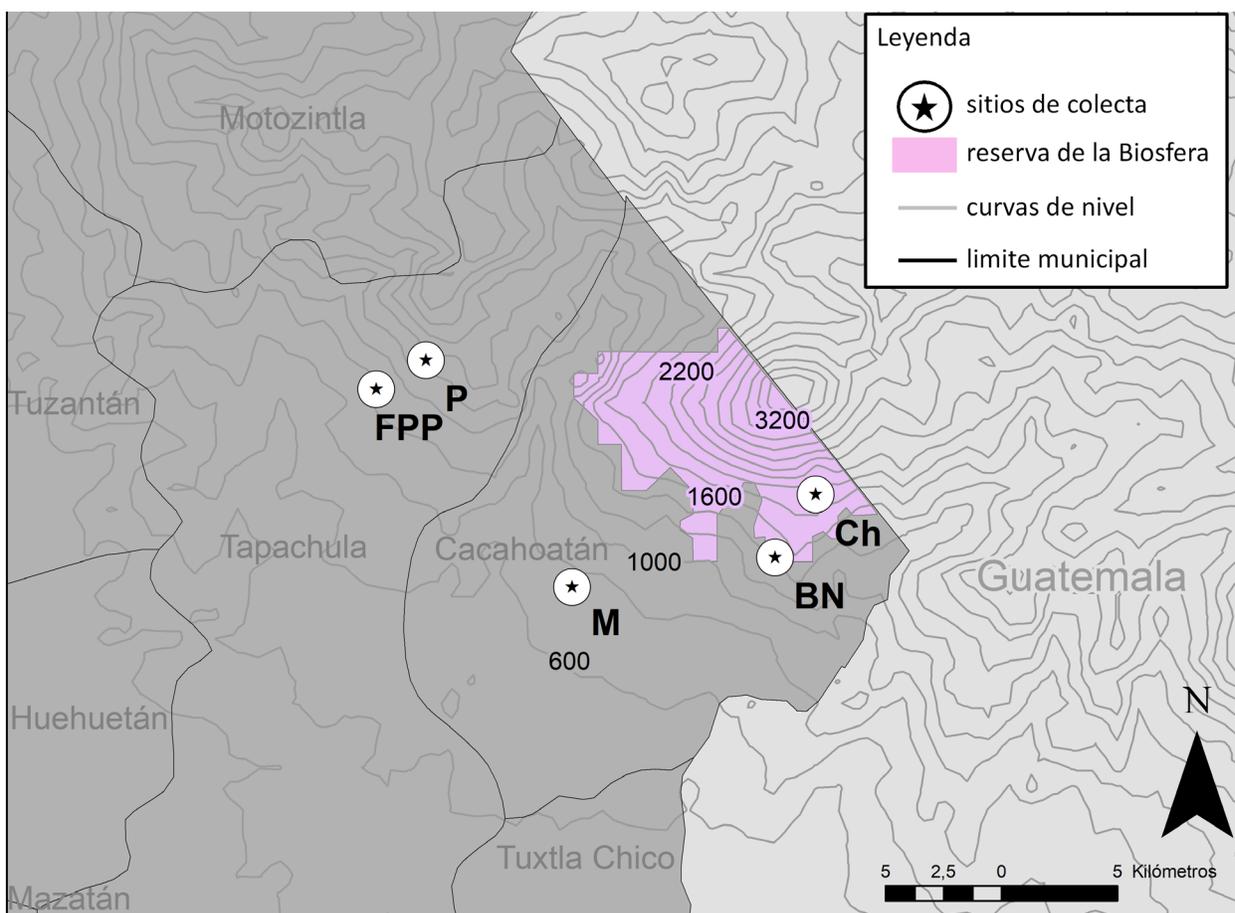


Figura 1: Ubicación geográfica de los sitios de recolecta del suelo en los municipios Cacahoatán y Tapachula, Chiapas, México, en donde se localizan las cinco plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná. Plantaciones examinadas: P=Peloponeso (15°8'44.4"N, 92°14'50.7"O altitud 1648 m s.n.m.); M=Montecristo (15°5'37.2"N, 92°7'28.2"O, altitud 1752 m s.n.m.); Ch=Chiquihuites (15°5'35.4"N, 92°5'47.3"O, altitud 2004 m s.n.m.); FPP=Finca Perú-París (15°8'3.6"N, 92°16'0.9"O, altitud 1059 m s.n.m.); BN=Barrio Nuevo (15°4'33.8"N, 92°6'27"O, altitud 1434 m s.n.m.).

Entre los meses de octubre y noviembre de 2017, se recolectaron muestras de suelo rizosférico asociado a plantas de café de altura (*Coffea arabica*), en cinco diferentes plantaciones cafetaleras en los municipios Cacahoatán y Tapachula: Peloponeso, Montecristo, Chiquihuites, Finca Perú-París y Barrio Nuevo; todas localizadas en las faldas del volcán Tacaná en altitudes de entre 1000 y 1800 m s.n.m. (Fig. 1). En cada plantación se recolectaron tres muestras simples de suelo de aproximadamente 300 g cada una, obtenidas al pie de tres diferentes cafetos a una profundidad de 20 cm y a una distancia aproximada de 400 m entre sí. Con el propósito de registrar abundante esporulación, el muestreo se llevó a cabo durante el periodo de más escasa precipitación, que corresponde al trimestre de octubre-diciembre, previo a la etapa productiva del café (SMN, 2019). El manejo de los cafetales de donde se recolectaron las muestras es de bajo recurso tecnológico, con régimen de sombra parcial realizada a través de podas a los árboles de sombra (*Inga* spp.), sin fertilización, sin deshierbes, sin aplicación de agroquímicos y en donde, de acuerdo con Moguel y Toledo (1999), se producen en promedio 1000 kg de café por año. Estas características fueron cruciales para que el suelo fuese lo más conservado posible, garantizando en condiciones de campo la presencia de HMA nativos.

Las esporas de HMA se extrajeron con la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963) modificada por Brundrett et al. (1996), usando 100 g de suelo por cada muestra. Las esporas fueron separadas del material mineral y orgánico del suelo por medio de agitación mecánica seguida de centrifugación (Uco, Mod. 8724E, New Jersey, EUA) a 2500 r.p.m. (revoluciones por minuto) en agua, una segunda centrifugación a 1200 r.p.m. en una solución de sacarosa a 60% y decantación en un tamiz con malla de 44 μ m. Cada extracción se puso en una caja de Petri dividida en cuadrantes (0.5 \times 0.5 cm) para aislar las esporas de HMA, considerando sólo aquellas con contenido y coloración homogénea. Las esporas se observaron en un estereomicroscopio (AmScope, SM-1BN-64S, California, EUA) y fueron agrupadas por color, forma y tamaño. La abundancia de las esporas de HMA se determinó mediante conteo directo. Las esporas se colocaron en preparaciones permanentes, usando alcohol polivinílico lactoglicerol (PVLG) y PVLG más reactivo de Melzer (1:1, v/v (volumen/

volumen)) como líquidos de montaje, según lo recomendado por la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM, 2018).

Las preparaciones permanentes de las esporas de HMA se observaron en un microscopio óptico (Olympus BX51, Tokyo, Japón) equipado con luz polarizada e iluminación Nomarski, para examinar y contrastar las capas que componen su pared y así determinar tamaño, consistencia, arreglo, reacción al reactivo de Melzer, presencia de ornamentaciones, escudos de germinación y tipo de hifa. Estas características morfológicas fueron la base para la determinación taxonómica de los HMA, considerando las descripciones especializadas de las especies reportadas a nivel mundial en el sitio web <http://www.amf-phylogeny.com/> (Schüßler, 2018) y en la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM, 2018). Para la nomenclatura taxonómica se siguió la propuesta de Schüßler y Walker (2010). Las preparaciones están resguardadas en el Laboratorio de Biosistemática de Leguminosas, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

La abundancia se determinó contando el total de esporas de HMA en 100 g de suelo y la riqueza de morfoespecies como el número de especies de HMA observadas, esto para cada plantación. La diversidad se estimó con dos índices: 1) el de Shannon-Wiener (H') mediante la fórmula: $H' = -\sum p_i \times \ln p_i$; en donde \sum es la sumatoria de p_i , que corresponde a la abundancia relativa de cada especie (p_i = número de esporas de la especie i entre la abundancia total de esporas) y \ln es el logaritmo natural y 2) el de Simpson (λ) que se calculó como: $\lambda = \sum p_i^2$; en donde p_i es la abundancia proporcional de cada especie. La comparación de la composición de morfoespecies de HMA entre plantaciones se hizo con el índice de similitud de Bray-Curtis, que indica el reemplazo de especies entre comunidades y considera la abundancia relativa de las especies (Moreno, 2001).

El ambiente edáfico se caracterizó mediante el análisis físico y químico de las muestras de suelo provenientes de las cinco plantaciones cafetaleras en estudio. Los análisis se llevaron a cabo en el Laboratorio Institucional Acreditado, de Análisis de Suelos y Plantas de ECOSUR (El Colegio de la Frontera Sur), San Cristóbal, Chiapas siguiendo la NOM-012-SEMARNAT-2000 (SEMARNAT, 2002). El pH activo del

suelo se determinó con un potenciómetro equipado con un electrodo Orion StarA111 (Texas, EUA), en una suspensión de suelo: agua destilada en proporción 1:2 (p/v). La conductividad eléctrica (CE) se determinó por extracto de saturación y filtración al vacío de una pasta de suelo saturada con agua destilada y se midió con un conductímetro Orion StarA212 (Texas, EUA). La materia orgánica del suelo (MOS) se cuantificó por el procedimiento de Walkley y Black (1934) y a partir de ésta se estimó el carbono orgánico del suelo (COS). El nitrógeno total (Nt) se determinó con una digestión ácida semi-micro de Kjeldahl (Bremmer y Mulvaney, 1982), seguida de un análisis colorimétrico en un auto-analizador Braun+Luebbe III, (Frankfurt, Alemania; Technicon, 1977). Se obtuvo el cociente carbono-nitrogeno (C:N) dividiendo la concentración de COS entre la del Nt. El fósforo disponible (PO_4^{3-}) del suelo se extrajo con $NaHCO_3$ (pH=8.5) y se determinó de acuerdo con Olsen et al. (1954). La textura del suelo se determinó con el hidrómetro de Bouyoucos Gilson, SA-2 (Ohio, EUA; Bouyoucos, 1962) y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método del acetato de amonio (Rhoades, 1982). Todos los datos fueron expresados en peso seco de suelo.

Un análisis de varianza (ANOVA) seguido de una prueba de medias Tukey se utilizó para detectar diferencias

en abundancia de esporas, riqueza y diversidad de morfoespecies y propiedades del suelo entre las plantaciones. Previo al ANOVA se verificó que los datos cumplieran los supuestos de la distribución normal y, en su caso, estos se ajustaron mediante transformaciones logarítmicas (Sokal y Rohlf, 1995). La significancia del dendograma de similitud se determinó mediante un ANOSIM (análisis de similitud) para comparar la composición de especies de HMA entre las plantaciones. La relación entre los HMA y las propiedades del suelo fue explorada con un análisis de correspondencia canónica (ACC). Los análisis se realizaron con el programa PAST v. 3.25 (Hammer et al., 2001) y XLSTAT v. 2018.7 (Addinsoft, 2018) y en todos los casos una $p \leq 0.05$ fue considerada como significativa.

Resultados

Las plantaciones de café Barrio Nuevo y Peloponeso registraron la mayor abundancia de HMA en 100 g de suelo seco, con valores promedio de 198 y 126 esporas, respectivamente; mientras que Chiquihuites y Finca Perú-París tuvieron valores intermedios de 104 y 76 esporas, respectivamente. La plantación Montecristo registró la menor abundancia con 55 esporas (Fig. 2A).

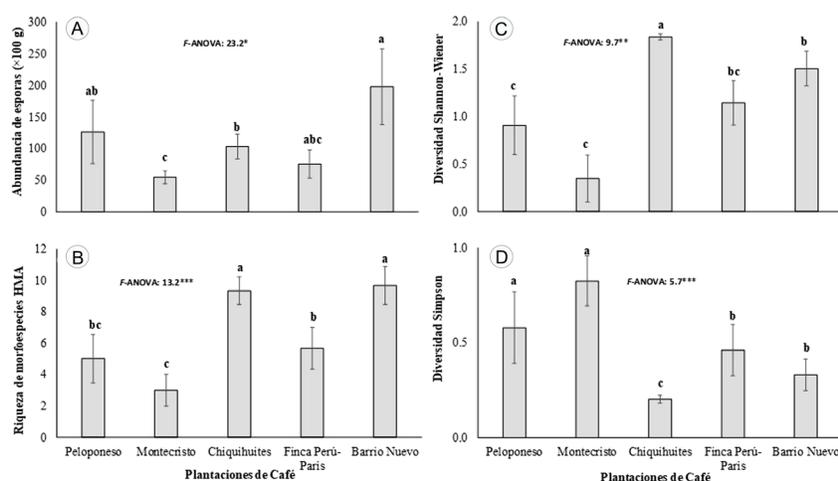


Figura 2: Abundancia, riqueza y diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, Chiapas, México. Las barras son promedios (\pm error estándar) seguidos de letras distintas son estadísticamente diferentes entre plantaciones (Tukey= $p \leq 0.05$). Nivel de significancia: * $p \leq 0.01$, ** $p \leq 0.001$, *** $p \leq 0.0001$.

Las plantaciones con la mayor riqueza de morfoespecies, tanto promedio como observada, fueron Barrio Nuevo y Chiquihuites seguidas por Finca Perú-París; mientras que Peloponeso y Montecristo presentaron los valores más bajos (Cuadro 1; Fig. 2B). Las plantaciones con los índices de Shannon-Wiener más altos fueron Chiquihuites, seguida de Barrio Nuevo y la Finca Perú-París; mientras que Peloponeso y Montecristo registraron los menores índices de diversidad (Fig. 2C). En contraste, el índice de diversidad de Simpson mostró un patrón opuesto al de Shannon-Wiener, en donde las plantaciones Peloponeso y Montecristo tuvieron los mayores valores y la plantación Chiquihuites registró el menor valor del índice de Simpson (Fig. 2D).

El análisis morfológico convencional de las esporas de HMA reveló la presencia de 27 morfoespecies de HMA pertenecientes a 10 géneros. Del total de morfoespecies detectadas, 19 se identificaron a nivel de especie y ocho a nivel de género (Cuadro 1; Fig. 3). El género con mayor número de morfoespecies fue *Acaulospora* Trappe & Gerd. (10), seguido de *Glomus* Tul. & C. Tul. (4), mientras que en los demás géneros se registraron entre una y tres morfoespecies. Las morfoespecies exclusivas de alguna de las plantaciones fueron: *Acaulospora scrobiculata* Trappe, *Funneliformis mosseae* C. Walker & Schuessler, *Sclerocystis* sp., *S. taiwanensis* C.G. Wu & Z.C. Chen, *Scutellospora calospora* C. Walker & F.E. Sanders y un Glomeral (*Glomus* sp. 1) no

Cuadro 1: Presencia-ausencia de morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, y en plantaciones de café robusta, en la región del Soconusco, Chiapas, México. *Datos obtenidos de Bertolini et al. (2018). ^A Nuevo registro para Chiapas y México.

Especies de HMA	Plantaciones de café arábica (<i>C. arabica</i> L.)					Plantaciones de café robusta* (<i>C. canephora</i> L.)
	Peloponeso	Montecristo	Chiquihuites	Finca Perú-París	Barrio Nuevo	
<i>Acaulospora denticulata</i> Sieverd. & S. Toro			x		x	
<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker		x			x	x
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos, <i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck	x	x	x	x	x	x
<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. & S. Toro			x			x
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe					x	x
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	x		x			x
<i>Acaulospora</i> sp. 1	x	x		x	x	
<i>Acaulospora</i> sp. 2 (tipo entrophosporoide)	x		x		x	
<i>Acaulospora</i> sp. 3 "laberintos"				x	x	
<i>Ambispora appendicula</i> C. Walker				x		
^A <i>Ambispora reticulata</i> Oehl & Sieverd			x	x	x	
<i>Claroideoglonus claroideum</i> C. Walker & Schuessler		x	x	x	x	
<i>Entrophospora infrequens</i> R.N. Ames & R.W. Schneid			x			
<i>Funneliformis geosporum</i> C. Walker & Schuessler				x	x	
<i>Funneliformis mosseae</i> C. Walker & Schuessler			x			
<i>Gigaspora gigantea</i> Gerd. & Trappe,	x				x	
<i>Glomus macrocarpum</i> Tul. & C. Tul.		x	x		x	
<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva & Oehl	x			x	x	x

Cuadro 1: Continuación.

Especies de HMA	Plantaciones de café arábica (<i>C. arabica</i> L.)					Plantaciones de café robusta* (<i>C. canephora</i> L.)
	Peloponeso	Montecristo	Chiquihuites	Finca Perú-París	Barrio Nuevo	
<i>Glomus</i> sp. 1 "tinción rojiza"				x	x	
<i>Glomus</i> sp. 2 "ornamentado con espinas" (Glomeral)					x	
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi	x		x			x
<i>Sclerocystis taiwanensis</i> C.G. Wu & Z.C. Chen		x				x
<i>Sclerocystis</i> sp.		x				
<i>Scutellospora calospora</i> C. Walker & F.E. Sanders			x			
<i>Scutellospora</i> sp. "capa interna rosa" en Melzer			x	x		
<i>Paraglomus</i> sp.			x	x		
Riqueza de morfoespecies por sitio	7	7	15	11	16	
Riqueza total de morfoespecies			27			20
Morfoespecies compartidas (arábica vs. robusta)						9

identificado (Cuadro 1). Cabe resaltar que *Ambispora reticulata* Oehl & Sieverd corresponde a un nuevo registro para México y para el estado de Chiapas (Fig. 3I). La composición de morfoespecies de HMA (diversidad β) mostró que los suelos de las plantaciones forman tres grupos en función de su similitud en composición de morfoespecies, el primero corresponde a las plantaciones de Barrio Nuevo y Peloponeso con 74% de similitud, el segundo a Montecristo y Finca Perú-París con 56% y el tercero a Chiquihuites, la cual difirió en 94 y 96% en su composición de HMA de los otros dos grupos, respectivamente (Fig. 4).

El suelo de los cafetales estudiados tiene un pH ácido, varió entre plantaciones de 5.3 a 6.6. Montecristo fue la plantación con el pH más ácido y Barrio Nuevo la que registró el pH menos ácido, mientras que el suelo en las otras tres plantaciones tuvo un pH similar y con valores intermedios con respecto a Montecristo y Barrio Nuevo. La conductividad eléctrica del suelo fue muy baja y no difirió entre las plantaciones (Cuadro 2). Las plantaciones Peloponeso y Barrio Nuevo registraron los valores más altos de MOS, COS, Nt, relación C:N y CIC; mientras que Montecristo, Chiquihuites y Finca Perú-París registraron los valores más bajos sin diferencias significativas entre estas plantaciones (Cua-

dro 2). En contraste, la concentración de PO_4^{-3} en el suelo de las plantaciones Peloponeso y Finca Perú-París, seguidas de la plantación Barrio Nuevo, fue mayor que la registrada en el suelo de las plantaciones Montecristo y Chiquihuites (Cuadro 2). El suelo en todas las plantaciones tiene textura franca arenosa con un componente arenoso importante, con la particularidad de que el suelo en la Finca Perú-París y en dos sitios de Montecristo registró mayor cantidad de arena y arcilla en relación con el limo y con el suelo de las otras plantaciones (Cuadro 2).

El ACC, cuyos ejes principales explicaron 71.5% de la varianza total (Fig. 5), ordenó la riqueza observada y el índice de Shannon-Wiener de diversidad de morfoespecies en la plantación Chiquihuites con base en el PO_4^{-3} , en donde ambas correlacionaron negativamente con este nutriente, al mismo tiempo que el PO_4^{-3} tuvo correspondencia positiva con el índice de Simpson. Por su parte, la abundancia de esporas se relacionó positivamente con la CIC, Nt y COS en las plantaciones Barrio Nuevo y Peloponeso y en uno de los sitios de la plantación Montecristo. En contraste, la abundancia de esporas de HMA en la plantación Finca Perú-París correlacionó negativamente con el PO_4^{-3} y los porcentajes de arena y arcilla del suelo (Fig. 5). Asimismo, con respecto

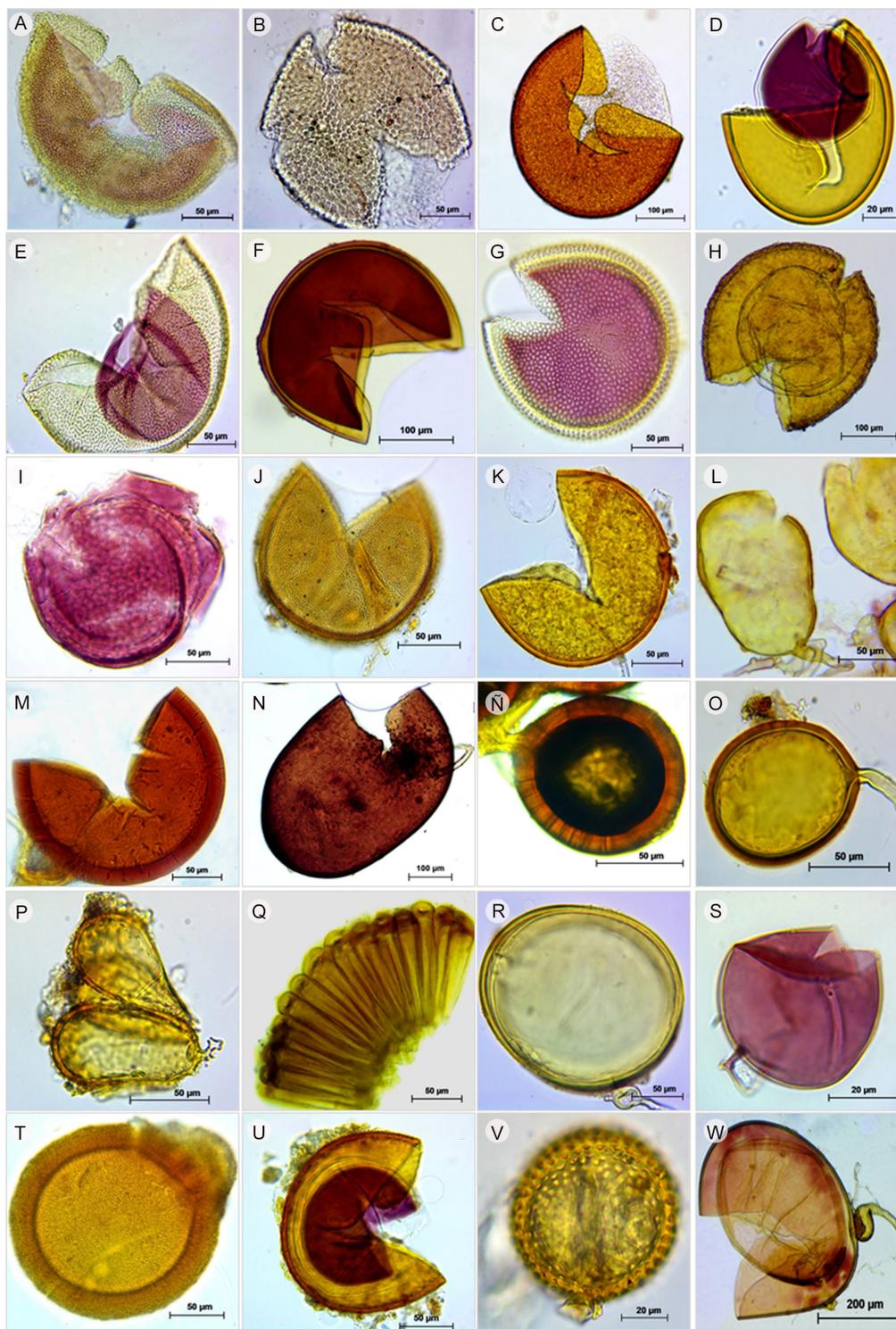


Figura 3: Composición de morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares en cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, Chiapas, México: A. *Acaulospora denticulata* Sieverd. & S. Toro; B. *A. excavata* Ingleby & C. Walker; C. *A. foveata* Trappe & Janos; D. *A. mellea* Spain & N.C. Schenck; E. *A. rehmi* Sieverd. & S. Toro; F. *A. spinosa* C. Walker & Trappe; G. *A. scrobiculata* Trappe; H. *Ambispora appendicula* C. Walker; I. *A. reticulata* Oehl & Sieverd; J. *Entrophospora infrequens* R.N. Ames & R. W. Schneid; K. *Claroideoglosum claroideum* C. Walker & Schuessler; L. *Funneliformis mosseae* C. Walker & Schuessler; M. *F. geosporum* C. Walker & Schuessler; N. *Gigaspora gigantea* Gerd. & Trappe; Ñ. *Glomus macrocarpum* Tul. & C. Tul.; O. *G. trufemii* B. T. Goto, G. A. Silva & Oehl; P. *Sclerocystis sinuosa* Gerd. & B. K. Bakshi, detalle de las esporas con peridio; Q. *S. taiwanensis* C. G. Wu & Z. C. Chen, detalle de las esporas agrupadas en forma radial; R. *Scutellospora calospora* C. Walker & F.E. Sanders; S. *Glomus* sp. 1; T. *Glomus* sp. 2 (Glomerar); U. *Acaulospora* sp. 2; V. *Acaulospora* sp. 1; W. *Scutellospora* sp.

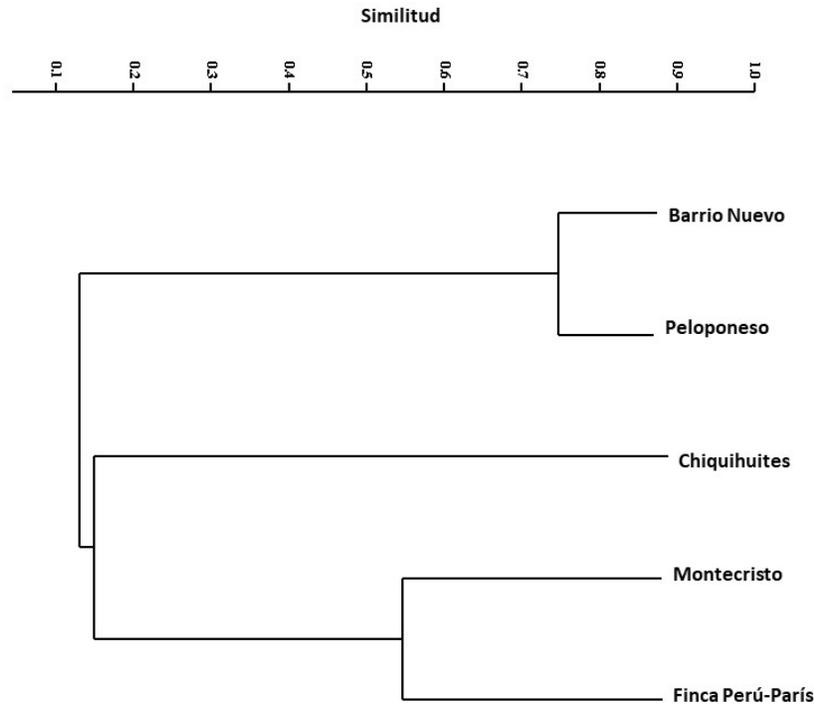


Figura 4: Similitud (índice Bray-Curtis) en la composición de especies (diversidad beta) de hongos micorrizógenos arbusculares entre cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, Chiapas, México.

Cuadro 2: Propiedades edáficas de cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, Chiapas, México. C.E.=Conductividad eléctrica, MOS=materia orgánica del suelo, COS=carbono orgánico del suelo, Nt=nitrógeno total, CIC=capacidad de intercambio catiónico, PO₄⁻³=fósforo disponible (Olsen). Promedios (± error estándar) seguidos de letras distintas son estadísticamente diferentes entre plantaciones (Tukey=p≤0.05). Nivel de significancia: ns=no significativo, *p≤0.01, **p≤0.001, ***p≤0.0001.

Propiedades	Plantaciones de café (<i>Coffea arabica</i> L.)					ANOVA F
	Peloponeso	Montecristo	Chiquihuites	Finca Perú-París	Barrio Nuevo	
pH (H ₂ O)	5.7(0.2)b	5.3(0.04)c	6.1(0.2)b	5.8(0.2)b	6.6(0.3)a	1.3*
C.E. (dS m ⁻²)	0.1(0.001)a	0.1(0.003)a	0.03(0.01)a	0.02(0.001)a	0.1(0.02)a	0.07 ^{ns}
MOS (%)	16.4(2.1)a	5.0(1.5)b	5.8(2.4)b	4.0(1.3)b	16.2(0.3)a	2.7**
COS (%)	8.8(1.1)a	2.7(0.8)b	3.1(1.3)b	2.2(0.7)b	8.8(0.1)a	3.4**
Nt (%)	0.8(0.1)a	0.3(0.05)b	0.4(0.1)b	0.3(0.01)b	0.8(0.01)a	2.9**
C:N	10.9(0.2)a	8.5(1.3)b	7.7 (2.1)b	7.5(1.6)b	10.9(0.4)a	3.6***
PO ₄ ⁻³ (mg kg ⁻¹)	18.1(9.7)a	5.3(0.5)c	6.2(0.4)c	18.4(4.1)a	10.2(0.01)b	4.3***
CIC (Cmol kg ⁻¹)	39.8(3.9)a	17.4(2.6)b	18.5(2.9)b	16.7(2.4)b	41.3(0.1)a	4.5**
Arena (%)	57.6(7.3)b	62.6(1.2)b	61.6(0.8)b	68.6(1.2)a	58.6(2.1)b	7.2**
Arcilla (%)	7.5(1.1)ab	6.7(0.7)b	6.4(0.8)b	9.4(1.2)a	8.7(0.7)a	6.1*
Limo (%)	35(7.3)a	30.7(0.7)a	32(0.02)a	22(1.2)b	32.7(1.3)a	5.3*
Clase textural	Franco Arenoso					

a la composición de HMA, el ACC indicó que algunos HMA ocurren en plantaciones con suelo arenoso, otros en plantaciones con suelo ácido y con baja disponibilidad de fósforo, y otros producen abundantes esporas en suelo con más COS, Nt y CIC (Fig. 5).

Discusión

La riqueza de 27 morfoespecies de HMA, reportada de manera global en este estudio para las cinco plantaciones de cafetos examinadas, fue mayor que la registrada en otras plantaciones de café como las ubicadas en Maasai Mara (15 spp.) en Kenya (Muchane et al., 2012), y menor que en otros sistemas cafetaleros como el de *C. arabica* (79 spp.) en Veracruz, México (Posada et al., 2016) y Araponga (42 spp.), Minas Gerais, Brasil (Prates et al., 2019). No obstante, la riqueza de morfoespecies está cercana al promedio reportado en plantaciones de café de la región de Sidama (28 spp.) al sureste de Etiopía (Dobo et al., 2018) y en algunas localizadas en Chiapas, México, con hasta 20 spp. registradas en café robusta (Bertolini et al., 2018). Esta amplia variación en la riqueza de especies de HMA en sistemas cafetaleros revela una compleja interacción entre las comunidades de HMA, los cafetos y las plantas nativas creciendo en las plantaciones como hospederos potenciales y, probablemente, entre las características climáticas y edáficas de cada región.

Como se ha reportado en otros estudios, los géneros *Acaulospora* y *Glomus* y algunas de sus especies son los que más frecuentemente han sido observados en las plantaciones de café (Mathimaran et al., 2007; Arias et al. 2012; Posada et al., 2016; Bertolini et al., 2018, Dobo et al., 2018; Herrera et al., 2019). Especies del género *Acaulospora* y en segundo o tercer lugar de *Glomus*, podrían esporular más en suelos ácidos a neutros con pHs entre 5.4 y 7.0 (Aguilera et al., 2015), lo cual coincide con los intervalos de pH detectados en los suelos de las cinco plantaciones aquí estudiadas y con lo señalado previamente en suelos con plantaciones de robusta (*C. canephora*) en la región del Soconusco, Chiapas, México (Bertolini et al., 2018). La abundancia de especies de *Acaulospora* en todas las plantaciones estudiadas confirma la importancia de este género en suelos ácidos, por lo que las especies registradas de dicho género podrían ser un componente esencial en la elaboración de biofertilizantes para plantaciones de *C. arabica* creciendo en estos suelos.

Ambispora C. Walker, Vestberg & Schuessler fue uno de los géneros de HMA que menos morfoespecies aportó a la riqueza global registrada para las cinco plantaciones; sin embargo, *Ambispora reticulata* representó un nuevo registro para el estado de Chiapas y para México. Esta especie fue reportada por primera vez de los Alpes suizos y los Andes chilenos, frecuentemente entre los 1000 y 2100 m s.n.m., se caracteriza por formar esporas acaulosporoides, de 87-131 μm \times 125-150 μm de diámetro, las cuales están constituidas por tres paredes: i) la externa de color amarillo-marrón a marrón con tres capas, ii) la intermedia con dos capas hialinas y iii) la interna con dos o tres capas hialinas. En *Ambispora reticulata* la primera capa de la pared intermedia de las esporas tiene una superficie ornamentada reticulada, que consiste de depresiones irregulares de forma triangular a octagonal (generalmente tetragonal a hexagonal), de 3-7.5(-10) μm de amplitud y 0.5-2.5 μm de profundidad (Oehl et al., 2012). Estos elementos morfológicos sugieren que *A. reticulata* es un registro nuevo que se suma a los cinco previamente reportados en plantaciones cafetaleras del Soconusco (Bertolini et al., 2018) y que contribuye a incrementar de 149 a 150 las especies de Glomeromycota conocidas en México (Chimal-Sánchez et al., 2020; Varela et al., 2019), representando 47.7% de las especies reportadas en el mundo.

La comunidad de HMA difirió entre las cinco plantaciones de *C. arabica* examinadas. La plantación Chiquihuites destacó por presentar mayor riqueza y diversidad de morfoespecies de HMA y por favorecer una abundancia de esporas intermedia y la equitatividad en términos de las morfoespecies. Asimismo, esta plantación difirió completamente de las demás en su composición de HMA. Esto pudo deberse a que el suelo de esta plantación presentó bajos niveles de MOS, COS, CIC, C:N y PO_4^{-3} , lo cual pudo favorecer a los HMA. Varios estudios muestran que las plantas en general (Smith et al., 2011), incluyendo las de café (Trejo et al., 2011; Perea-Rojas et al., 2019) requieren establecer una simbiosis funcional con los HMA cuando la disponibilidad de fósforo es reducida, ya que la micorriza arbuscular facilita el acceso de las raíces de la planta hospedera a nutrientes con poca movilidad en el suelo (Smith y Read, 2008; Cuenca, 2015), o bien cuando ocurre una baja tasa de mineralización de P debida a una reducida cantidad o ca-

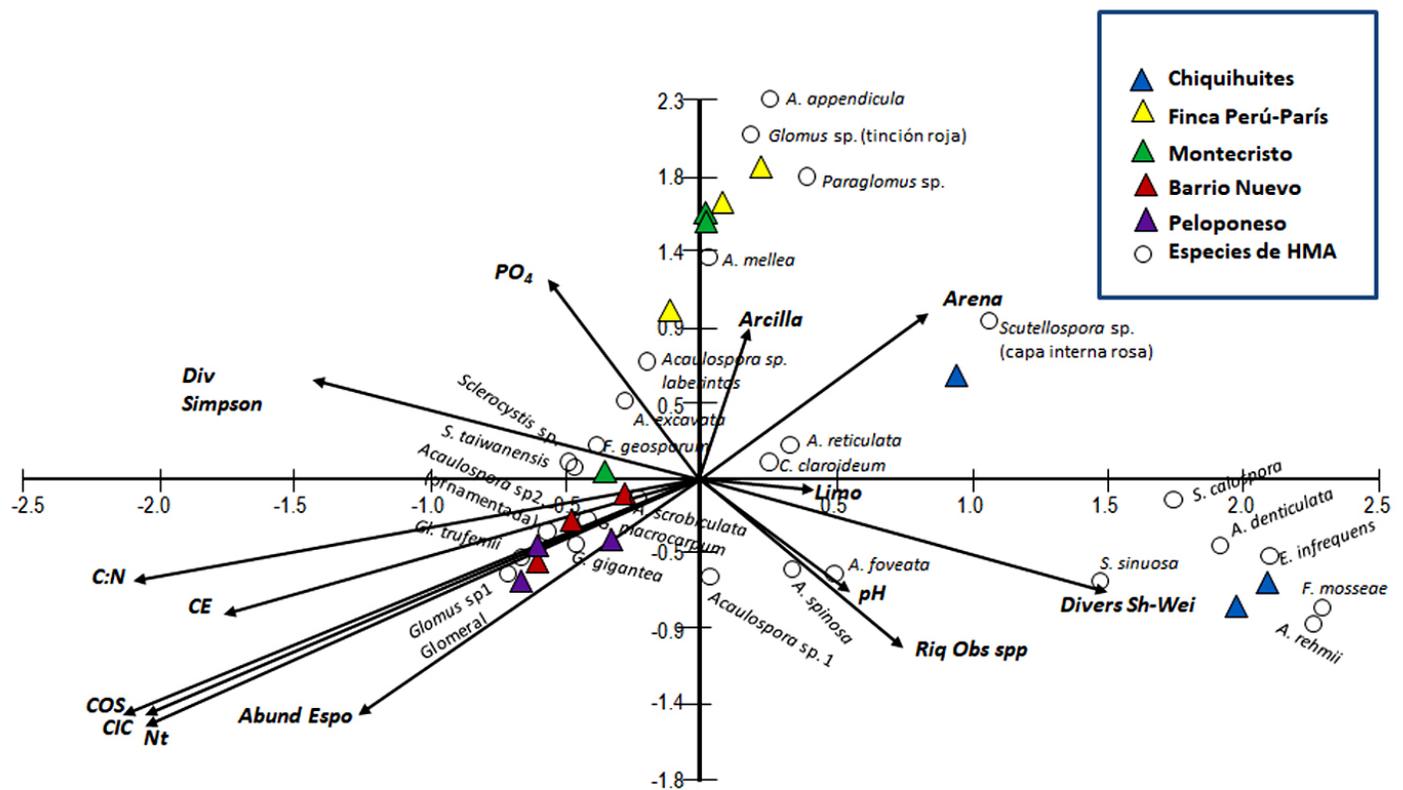


Figura 5: Análisis de correspondencia canónica (ACC) que muestra la relación entre las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las propiedades edáficas de cinco diferentes plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en los alrededores del volcán Tacaná, Chiapas, México. Abundancia de esporas (*Abund Espo*), Riqueza de especies (*Riq Obs spp*), índices de diversidad Shannon-Wiener (*Diver Sh-Wei*) y Simpson (*Div Simpson*).

alidad de MOS que aporte este nutriente (Bünemann et al., 2011). Esto contrasta con lo detectado en las plantaciones Montecristo y Finca Perú-París, las cuales comparten una composición de HMA similar, pero registraron los valores más bajos de riqueza y diversidad de morfoespecies, a pesar de tener también suelos con bajos niveles de MOS, COS, C:N, CIC y PO_4^{-3} , que al parecer sólo favorecen la esporulación de algunas morfoespecies de HMA. No obstante, los suelos de las plantaciones Montecristo y Finca Perú-París también tienen un pH más ácido que el suelo de Chiquihuites, lo cual sugiere que el nivel de acidez podría ser un factor importante que, al controlar la disponibilidad de P, a su vez determina en conjunto con este nutriente, la dinámica de la comunidad de los HMA, como se había sugerido previamente para la región cafetalera del Soconusco (Bertolini et al., 2018).

Asimismo, otra evidencia que apoya la hipótesis de una posible interacción entre la acidez y la disponibilidad de P en el suelo como regulador de las comunidades de HMA, es que la plantación Barrio Nuevo tuvo altos niveles de MOS, COS, C:N, CIC y PO_4^{-3} , pero sólo la abundancia de esporas y la riqueza de morfoespecies de HMA respondieron a la variación en estos recursos del suelo, y no así la diversidad de HMA. Esta respuesta en las comunidades micorrízicas ocurrió con los valores de pH menos ácidos con respecto a las otras plantaciones, lo que sugiere que hay más P disponible, debido a que, en condiciones de menor acidez, la fijación química del PO_4^{-3} al aluminio y hierro es menor y, por lo tanto, su disponibilidad se ve favorecida y en consecuencia esto reduce la diversidad de HMA (Bünemann et al., 2011; Aguilera et al., 2015).

La composición de HMA fue otro aspecto muy distinto entre las plantaciones examinadas; Chiquihuites fue la

que tuvo menor similitud con las otras cuatro plantaciones, mientras que Montecristo con Finca Perú-París y Peloponeso con Barrio Nuevo fueron muy similares en su composición de morfoespecies (Figs. 4, 5). Vaast et al. (1997) indican que algunas especies de HMA tienen una mejor respuesta a determinados niveles de P disponible que otras, debido a su diferente habilidad para capturar este nutriente del suelo. Así, la relación positiva entre algunas especies de HMA, particularmente del género *Acaulospora*, con el pH del suelo, a la vez que el PO_4^{3-} y el pH correlacionaron negativamente, y la relación positiva entre otras morfoespecies de HMA con la CIC, el Nt y el COS, sugieren que estas propiedades edáficas, particularmente la disponibilidad del fósforo y la acidez del suelo, podrían promover el recambio de las especies de HMA en las plantaciones de café en la región del Soconusco. Así, una manera en que los HMA responden a estos mecanismos biogeoquímicos de limitación de fósforo en el suelo y aseguran una simbiosis funcional con los cafetos para lograr suplir las necesidades nutricionales de estas plantas hospederas (Perea-Rojas et al., 2019), podría ser a través de modificar su composición de especies. Estos efectos promotores de la diversidad beta con valores de hasta 73% entre las comunidades de HMA en función de la disponibilidad de P han sido documentados en diferentes comunidades de plantas y contextos ambientales (Posada et al., 2016; Dobo et al., 2018). Sin embargo, este estudio es el primero en registrarlo en plantaciones de *C. arabica* y el segundo en sugerirlo, después de Bertolini et al. (2018), como un efecto combinado de la disponibilidad de fósforo y la acidez del suelo en los cafetales del Soconusco.

En comparación con otro estudio realizado en la región del Soconusco (Bertolini et al., 2018), la composición de morfoespecies de HMA en las cinco plantaciones cercanas al volcán Tacaná, en esta misma región, indica que *C. arabica* alberga una mayor riqueza de HMA que *C. canephora* (27 vs. 20 spp.) y que estas especies de café presentan una distinta composición de morfoespecies de HMA (Cuadro 1). Así, *Coffea arabica* contiene géneros y morfoespecies de HMA que no fueron registrados en las plantaciones de *C. canephora*. Entre estos géneros están *Ambispora*, *Claroideoglossum* C. Walker & Schuessler, *Entrophospora* R.N. Ames & R.W. Schneid., *Funneliformis* C. Walker & Schuessler y *Paraglossum* J.B. Morton & D. Rede-

cker. Asimismo, especies como *Acaulospora denticulata* y *Glomus macrocarpum* también corresponden a especies hasta ahora únicamente registradas en *C. arabica* en esta región (Cuadro 1). Varios de estas taxa han sido reportados en otras plantaciones de *C. arabica* establecidas en México (Veracruz) y en Colombia, entre ellos *Ambispora*, cuya presencia también se atribuye a la acidez de suelo (Posada et al., 2016; Herrera et al., 2019). Además, los reportes en plantaciones de *C. arabica* establecidas en otras regiones del mundo indican una mayor riqueza de especies que la registrada en la presente investigación (más de 33 y hasta 81 spp.) y una composición que incluye géneros no detectados en la región del Soconusco (Arias et al., 2012; Posada et al., 2016; Prates et al., 2019). Este estudio, en conjunto con otros realizados en plantaciones de *C. arabica*, sugiere que esta especie de café promueve la riqueza de morfoespecies de HMA con una composición de morfoespecies distinta a la registrada en *C. canephora*, por lo que la sustitución de *C. arabica* por *C. canephora* podría estar modificando la diversidad de los HMA en la región del Soconusco. No obstante, se requiere incrementar esfuerzo de muestreo y el uso de metodologías más sensibles para la detección de todas las especies de HMA, ya que no se descarta la posibilidad de que las morfoespecies identificadas de HMA puedan estar subestimadas por la dificultad de caracterizar aquellas no esporulantes, en latencia o dependientes de la fenología del café o de las características edáficas de la localidad donde se ubica cada plantación. El uso de herramientas moleculares es una necesidad a futuro, ya que se ha observado que la diversidad de HMA varía en función de si es evaluada por métodos moleculares o morfológicos (Prates et al., 2019).

En conclusión, este estudio reporta 27 morfoespecies de HMA en plantaciones de *C. arabica* en los alrededores del volcán Tacaná y sugiere que esta especie de café favorece la diversidad de HMA en comparación con las plantaciones de robusta (*C. canephora*) establecidas también en la región del Soconusco. Asimismo, la disponibilidad del fósforo, ligada a la acidez del suelo, podría estar regulando las comunidades de HMA en el suelo de las plantaciones de *C. arabica*, lo que coincide con lo reportado en otras plantaciones de café. Bajo estas condiciones podría haber nuevos registros de especies, como en el caso de *Ambispora reti-*

culata aquí reportada, así como HMA específicos para los niveles de PO_4^{-3} y acidez de estos suelos. Los HMA podrían pertenecer al género *Acaulospora* que son frecuentes en estos suelos o a géneros probablemente exclusivos de plantaciones de *C. arabica*, los cuales deberían ser examinados en cuanto a su compatibilidad funcional con esta especie de cafeto, con la finalidad de asegurar sus beneficios como biofertilizantes en la cafecultura orgánica al promover el desarrollo y rendimiento de los cafetos en las faldas del volcán Tacaná en la región del Soconusco, Chiapas, México. Esto recientemente se reportó experimentalmente en *C. arabica* L. cultivar *garnica* (Instituto Mexicano del Café) en Veracruz, donde un consorcio de tres especies de *Acaulospora* y dos de hongos solubilizadores de fosfatos favorece el crecimiento y nutrición de esta variedad de café (Perea-Rojas et al., 2019).

Contribución de autores

VB conformó el estudio, realizó el diseño experimental, la colecta y los análisis de suelo. NMM aportó los insumos de laboratorio. BLSO extrajo, contabilizó y fotografió las esporas haciendo una primera identificación morfológica de los HMA. ECS y LV identificaron y validaron taxonómicamente las morfoespecies de HMA. NMM, ECS y VB analizaron los datos. NMM escribió una primera versión del artículo, todos los autores contribuyeron a la revisión, discusión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por El Instituto del Café del estado de Chiapas, México, mediante el proyecto “Diseño, equipamiento y puesta en marcha de un Centro Estatal de Innovación y Transferencia Tecnológica para el Desarrollo de la Cafecultura Chiapaneca (FOMIX#249930)”, y El Colegio de la Frontera Sur, México, mediante el proyecto multidisciplinario y transversal “Innovación socio-ambiental en zonas Cafetaleras para la Reducción de la Vulnerabilidad (MT#1106311262)”.

Agradecimientos

A Rosalva García-Sánchez (FES-Zaragoza, UNAM) por su apoyo con el equipo de microscopía con el que se obtuvieron las fotografías de los HMA. LV agradece a la UAM-Izta-

palapa por otorgarle en 2017 la Cátedra Divisional “Ramón Riba y Nava Esparza”. A todos los dueños de las parcelas de cafetal que amablemente dieron su consentimiento para la recolecta de las muestras de suelo.

Literatura citada

- Addinsoft, 2018. XLSTAT statistical and data analysis solution. Boston, USA. <http://www.xlstat.com>
- Adriano-Anaya, M. L., R. Jarquín Gálvez, C. Hernández Ramos, M. S. Figueroa y C. T. Monreal Vargas. 2011. Biofertilización de café orgánico en etapa de vivero en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2(3): 417-431.
- Aguilera, P., J. Cumming, F. Oehl, P. Cornejo y F. Borie. 2015. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in acidic soils and their contribution to aluminum phytotoxicity alleviation. In: Panda, S. K. y F. Baluska (eds.). *Aluminum Stress Adaptation in Plants, Signaling and Communication in Plants*, Vol. 24. Springer International Publishing. Zürich, Switzerland. Pp. 203-228. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-19968-9_11
- Anta Fonseca, S. 2006. El café de sombra: un ejemplo de pago de servicios ambientales para proteger la biodiversidad. *Gaceta Ecológica* 80: 19-31.
- Arias, R. M., G. Heredia-Abarca, V. J. Sosa y L. E. Fuentes-Ramírez. 2012. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores under different coffee production systems and in a tropical montane cloud forest patch in Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* 85(1): 179-193. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9414-3>
- Ayala, D. G. 2017. EE.UU. entra como nuevo competidor del café colombiano. Artículo de prensa. Portafolio. <http://www.portafolio.co/negocios/ee-uu-producira-cafe-y-competira-con-colombia-502984> (consultado mayo de 2019).
- Barrera, J. F. y M. Parra. 2000. El café en Chiapas y la investigación en ECOSUR. *Ecofronteras* 12: 3-6.
- Bertolini, V., N. M. Montaña, E. Chimal-Sánchez, L. Varela-Fregoso, J. Gómez-Ruiz y J. M. Martínez-Vázquez. 2018. Abundancia y riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en cafetales de Soconusco, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 91-105. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i1.27946>
- Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer improved method for making particles size analysis of soil. *Agronomy Journal* 54(5): 464-

465. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronj1962.00021962005400050028x>
- Bremner, J. M. y C. S. Mulvaney. 1982. Total nitrogen. In: Page, A. L., R. H. Miller y D. R. Keeney (eds.). *Methods of soil analysis. Part 2*, 2nd ed. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America. Madison, USA. Pp. 595-624.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove y N. Malajczuk. 1996. *Working with mycorrhizal in forestry and agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research, Monograph. Canberra, Australia. 344 pp.
- Bünemann, E. K., A. Oberson y E. Frossard. 2011. Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling (Soil Biology). Springer-Verlag. Berlin, Germany. 483 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9>
- Cuenca, G. 2015. Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Miranda, Venezuela. 431 pp.
- Chimal-Sánchez, E., C. Senés-Guerrero, L. Varela, N. M. Montaña, R. García-Sánchez, A. Pacheco, S. A. Montaña-Arias y S. L. Camargo-Ricalde. 2020. *Septoglomus mexicanum*, a new species of arbuscular mycorrhizal fungi from semiarid regions in Mexico. *Mycologia* 112(1): 121-132. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1671147>
- de Almeida, V. C., M. I Nogueira, R. J. Guimarães y M. Mouro Jr. 2003. Carbono da biomassa microbiana e micorriza em solo sub mata nativa e agroecossistemas cafeeiros. *Acta Scientiarum, Agronomy* 25(1): 147-153. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v25i1.2468>
- de Beenhouwer, M., M. Van Geel, T. Ceulemans, D. Muleta, B. Lievens y O. Honnay. 2015. Changing soil characteristics alter the arbuscular mycorrhizal fungi communities of arabica coffee (*Coffea arabica*) in Ethiopia across a management intensity gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 91: 133-139. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.037>
- DGSV-CNRF. 2015. Programa de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria de la Roya del Café 2013-2015. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación, Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria. <http://royacafe.lanref.org.mx/index.php> (consultado abril de 2019).
- Dobo, B., F. Asefa y Z. Asfaw. 2018. Effect of tree-enstet-coffee based agro-forestry practices on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) species diversity and spore density. *Agroforestry Systems* 92(2): 525-540. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0042-9>
- FAO. 2015. Manejo Agroecológico de la Roya del Café. Memorias del Seminario Científico Internacional. Panamá, Panamá. Food and Agriculture Organization. Rome, Italy. 80 pp.
- Flores, F. V. 2015. La producción de café en México: ventana de oportunidad para el sector agrícola de Chiapas. *Espacio I+D, Innovación más Desarrollo* 4(7): 174-194. DOI: <https://doi.org/10.31644/imasd.7.2015.a07>
- Gerdemann, J. W. y T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46(2): 235-244. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Hammer, Ø., D. A. Harper y P. D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (consultado abril de 2019).
- Heinze, T. 2018. De comercial a especialidad. China como origen de café en crecimiento. Artículo de prensa. The Perfect Daily Grind. <https://www.perfectdailygrind.com/2018/01/de-comercial-especialidad-china-como-origen-de-cafe-en-crecimiento/> (consultado abril de 2019).
- Herrera, S., R. Castro, J. Pérez-Moreno y E. Valdés. 2019. Diversidad endomicorrícica en plantas de café (*Coffea arabica* L.) infestadas con roya (*Hemileia vastatrix*). *Nova Scientia* 11(22): 102-123. DOI: <https://doi.org/10.21640/ns.v11i22.1642>
- ICO. 2018. Historical Data on the Global Coffee Trade. International Coffee Organization. http://www.ico.org/new_historical.asp?section=Statistics (consultado junio de 2019).
- INVAM. 2018. International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi. West Virginia University. <http://invam.wvu.edu/> (consultado octubre de 2018).
- Laiacina, M. 2018. L'impossibile impresa di due giovani imprenditori: il primo caffè made in Italy (anzi in Palermo). Artículo de prensa. La Repubblica http://www.repubblica.it/sapori/2018/07/06/news/rosolino_palazzolo_isidoro_stellino_caffe_siciliano-200606350/?ref=RHPPT-BS-IO-C4-P1-S1.4-T1 (consultado enero de 2019).
- Mariscal, A. 2011. El café orgánico de Chiapas crece a contracorriente y sin incentivo. Artículo de prensa. CNN México. <http://expansion.mx/nacional/2011/01/25/el-cafe-organo-de-chiapas-crece-a-contracorriente-y-sin-incentivos> (consultado noviembre de 2017).

- Martínez-Camilo, R. y N. Martínez-Meléndez. 2010. Características físico-ambientales de los bosques mesófilos de Chiapas. In: Pérez, M., C. Tejeda y E. Silva (eds.). Los bosques mesófilos de montaña en Chiapas: situación actual, diversidad y conservación. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México. Pp. 37-63.
- Mathimaran, N., R. Ruh, B. Jama, L. Verchot, E. Frossard, J. Jansa. 2007. Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferrasol. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119(1-2): 22-32. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.004>
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13(1): 11-21. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x>
- Moreno, E. C. 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Textos universitarios: Universidad Veracruzana. Veracruz, México. 49 pp.
- Muchane, M., N., M. Muchane, C. Mugoyo y C. W. Masiga. 2012. Effect of land use systems on arbuscular mycorrhizal fungi in Maasai Mara ecosystem, Kenya. *African Journal Microbiology Research* 6(17): 3904-3916.
- Oehl, F., C. Castillo, D. Schneider, V. Säle y E. Sieverding. 2012. *Ambispora reticulata*, a new species in the Glomeromycota from mountainous areas in Switzerland and Chile. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 85(2): 129-133.
- Olsen, S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabey y L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department of Agriculture circ. 939. Washington, DC., USA.
- Perea-Rojas, Y. C., R. M. Arias, R. Medel Ortiz, D. Trejo Aguilar, G. Heredia y Y. Rodríguez-Yon. 2019. Effects of native arbuscular mycorrhizal and phosphate-solubilizing fungi on coffee plants. *Agroforestry Systems* 93(3): 961-972. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-018-0190-1>
- Posada, R. H., M. Sánchez de Prager, G. Heredia y E. Sieverding. 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. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0030-0>
- Prates, P. Jr., B. Coutinho, M. de Cássia Soares da Silva, T. G. R. Veloso, S. L. Stürmer, R. B. Alves Fernandes, E. de Sá Mendonça y M. C. M. Kasuya. 2019. Agroecological coffee management increases arbuscular mycorrhizal fungi diversity. *PLoS ONE* 14(1): e0209093 (1-19). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209093>
- Quintero-Rizzuto, M. L. y M. Rosales. 2014. El mercado mundial del café: tendencias recientes, estructura y estrategias de competitividad. *Visión Gerencial* 13(2): 291-307.
- Rhoades, J. D. 1982. Cation exchange capacity. In: Page, A. L., R. H. Miller y D. R. Keeney (eds.). *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*, American Society of Agronomy, Soil Science Society of America. Madison, Wisconsin, USA. Pp. 149-157.
- Schüßler, A. 2018. Glomeromycota phylogeny: Phylogeny and taxonomy of Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal (AM) and related fungi. Darmstadt, Germany. <http://www.amf-phylogeny.com> (consultado octubre de 2018).
- Schüßler, A. y C. Walker. 2010. Glomeromycota species list. Gloucester, UK. http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_taxonomy.html (consultado noviembre de 2018).
- SEMARNAT. 2002. NORMA Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000, que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. Pp. 1-85.
- Smith, S. E. y D. J. Read. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press. Oxford, UK. 787 pp. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>
- Smith, S. E., I. Jakobsen, M. Grønlund y A. Smith. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology* 156: 1050-1057. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>
- SMN. 2019. Normales climatológicas 1971-2013. Servicio Meteorológico Nacional. Estación Unión Juárez, Chiapas, México. <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=chis> (consultado marzo de 2019).
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Freeman and Company. California, USA. 832 pp.
- Trejo, D., R. Ferrera-Cerrato, R. García, L. Varela, L. Lara y A. Alarcón. 2011. Efectividad de siete consorcios nativos de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de café en condiciones de inver-

- nadero y campo. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(1): 23-31. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000100002>
- Technicon. 1977. Technicon Industrial System. Method No. 329-74W/B determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Sys. New York, USA. 122 pp.
- Vaast, P., R. J. Zasoski y C. S. Bledsoe. 1997. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation at different soil P availabilities on growth and nutrient uptake of in vitro propagated coffee (*Coffea arabica* L.) plants. *Mycorrhiza* 6(6): 493-497. DOI: <https://doi.org/10.1007/s005720050153>
- Van der Heijden, M. G. A. e I. R. Sanders. 2002. *Mycorrhizal Ecology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, Germany. 471 pp.
- Varela, L., L. V. Hernández-Cuevas, E. Chimal-Sánchez y N. M. Montaña. 2019. Taxonomic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi cited from Mexico. In: Álvarez-Sánchez, J., P. Rodríguez-Guzmán y A. Alarcón (eds.). *Biodiversidad de Microorganismos de México: Importancia, Aplicación y Conservación*. Ed. Electrónica. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México.
- Walkley, A. e I. A. Black. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37(1): 29-38. DOI: <https://doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>
- WRB. 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *World Soil Resources Reports No. 106*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. 186 pp.