

137



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Dinámica de colonización micorrízica en individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum* Liebm (Arecaceae) en una selva tropical.

295551

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

OSWALDO NUÑEZ CASTILLO



DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ



2001

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



ESTADOS UNIDOS MEXICANOS

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Dinámica de colonización micorrizica en individuos adultos de Astrocaryum mexicanum Liebm (Arecaceae) en una selva tropical.

realizado por Nuñez Castillo Oswaldo

con número de cuenta 8826338-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez

Propietario M. en C. Irene Sánchez Gallén

Propietario M. en C. Ma. del Pilar Ortega Larrocea

Suplente M. en C. Ma. Patricia Guadarrama Chávez

Suplente Biól. Armando Aguirre Jaimes

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Gracias a mis padres por su amor,
su cariño y comprensión

A José (Chavo) mi padre
Por enseñarme lo maravilloso del campo,
la importancia de la amistad y las ganas de vivir.

A Zeferina (Chapis) mi madre
Quien me demostró que las cosas maravillosas de
la vida vienen en pequeños recipientes y el corazón
no es proporcional al tamaño,
así como al deseo de superación.

A Olga Lidia mi hermana
Gracias por su apoyo y esos gratos momentos
que hemos pasado juntos.

A Claudia
Simplemente gracias por estar aquí
y conmigo, por ser parte importante de
esto y más.

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez, por darme la oportunidad de realizar esta tesis, por la confianza y por la amistad que me ha brindado, así como por las enormes distancias que recorrieron las revisiones.

Agradezco a los sinodales que hicieron el favor de revisar mis tesis: M. en C. Irene Sánchez Gallén, por esos largos ratos de revisión a los análisis de datos y la paciencia gramatical que tuvo conmigo. M. en C. Patricia Guadarrama Chávez, gracias a el aporte de ideas para mejorar esta tesis. M. en C. Pilar Ortega Larrocea por los atinados comentarios y observaciones a la tesis y al Biól. Armando Aguirre Jaimes por la revisión a la parte de resultados que enriquecieron este manuscrito.

A todas las personas que hacían de esas salidas al campo experiencias únicas y maravillosas, así como el trabajo más sencillo: Juan Carlos (Chaneque), Ramiro (Rock), Ricardo (Richar), Mireya (Mir) e Idalia (Idaliux). En especial a Ricardo León que aparte de ser un buen amigo, me ayudó en la parte metodológica.

A la M. en C. Guadalupe Barajas y M. en C. Dulce M. Figueroa, por la revisión del manuscrito, y los comentarios que realizaron para mejorarlo.

Gracias Patricia, Silvia e Irene, por permitirme ser su amigo y compartir experiencias tanto dentro como fuera del laboratorio.

A Marco, gracias por ayudarme a la edición final de esta tesis, como por la ayuda con todos los programas que se utilizaron.

Para Gaby, Yuriana y Edith gracias por su amistad y apoyo, en momentos difíciles que me ayudaron a terminar la tesis.

Gracias a cada uno de los grupos de trabajo de laboratorio (Jorge, Silvia, Zenón y Javier), por enseñarme que el conocimiento no tiene precio, es la base de la superación personal y permitirme aprender de ellos, tanto en el campo como en el laboratorio.

A tesas tres hermosas enchinchadoras por ser parte importante dentro y fuera de la Fac: Silvia, Onia y Eva.

A toda la Banda.

Gracias a toda la gente del laboratorio que hace los días de trabajo amenos y divertidos: Lalo, Liliana, Marco, Edwin, Carmina, Angela, Cerritos, Rocio, Mariana, Tere, Dulce, Víctor, Gaby, Edith, Yuriana, Irene, Paty, Ramiro, Pitis, Mary Colín, Consuelo, etc..

A CONACYT que financió este trabajo de tesis, dentro del Proyecto "Descomposición y flujo de nutrientes de la vegetación de una Selva Tropical Húmeda; el caso de *Astrocaryum mexicanum*" con número CONACYT 1038-PN.

Resumen

Las selvas húmedas son sistemas dinámicos con perturbaciones naturales frecuentes, en donde la apertura de huecos o claros en el dosel es una de las más importantes. En el caso de la selva "Los Tuxtlas", el principal factor que está involucrado en las perturbaciones naturales es la caída de ramas y árboles, la cual ocurre principalmente durante la época de nortes.

Este estudio se realizó con una de las especies con mayor abundancia (700 ind/ha) en el sotobosque de la selva *Astrocaryum mexicanum* Liebm (Arecaceae), especie persistente que se encuentra en los dos microambientes más importantes, tanto en claros como en el dosel cerrado. Se compararon los porcentajes de colonización micorrízica arbuscular total y por estructuras (hifas, arbuscúlos y vesículas) entre los microambientes. También se analizó si existe una relación entre la colonización total y las estructuras fúngicas con las estructuras reproductivas de la palma.

Los mayores porcentajes de colonización total, así como de hifas y vesículas se observaron en los claros, donde también se encontró que *Astrocaryum mexicanum* tuvo un mayor desarrollo en altura, número de hojas, área foliar y estructuras reproductivas (inflorescencias e infrutescencias). Esta mayor dinámica de colonización, podría deberse a que en este microambiente, donde la palma incrementa la tasa fotosintética, puede mantener mayores niveles de colonización. Por el contrario en la selva con dosel cerrado, los arbuscúlos tuvieron los mayores porcentajes de colonización y el desarrollo de la planta fue menor, registrándose también una menor producción de raíces finas. En este microambiente la mayor producción de arbuscúlos puede favorecer a la captación de nutrimentos ante la gran competencia que existe.

En ambos microambientes parece ser que la ecofisiología de la relación entre la planta y el hongo puede estar determinando la dinámica de la colonización micorrízica.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Hongos micorrizógenos arbusculares	
2.2 Papel de la micorriza arbuscular en sistemas tropicales	
2.3 Dinámica de colonización micorrízica	
2.4 Fenología reproductiva y colonización micorrízica	
2.5 Perturbaciones naturales en sistemas tropicales	
2.6 Hongos micorrizógenos arbusculares en la selva de “Los Tuxtlas”	
2.7 Micorrizas en palmas	
3. OBJETIVOS	11
3.1 Objetivo general	
3.2 Objetivos particulares	
3.3 Hipótesis	
4 SITIO DE ESTUDIO	13
4.1 Situación geográfica	
4.2 Clima	
4.3 Geología y suelo	
4.4 Vegetación	
4.5 Especie seleccionada <i>Astrocaryum mexicanum</i>	
5. MÉTODOS	20
5.1 Colonización micorrízica arbuscular	
5.2 Fenología reproductiva	
5.3 Análisis de resultados	

6. RESULTADOS	24
6.1 Colonización total de HMA	24
6.2 Porcentaje de colonización por estructuras	
6.2.1 Hifas	
6.2.2 Arbúsculos	
6.2.3 Vesículas	
6.3. COLONIZACIÓN MICORRÍZICA POR MICROAMBIENTES	30
6.3.1 SELVA	30
6.3.1.1. Colonización total	
6.3.1.2 Hifas	
6.3.1.3 Arbúsculos	
6.3.1.4 Vesículas	
6.3.2 CLAROS	36
6.3.2.1 Colonización total	
6.3.2.2 Hifas	
6.3.2.3 Arbúsculos	
6.3.2.4 Vesículas	
6.4 Fenología reproductiva de <i>A. mexicanum</i>	42
7 DISCUSIÓN	47
7.1 Dinámica de colonización	
7.2 Dinámica de colonización asociada a la fenología reproductiva <i>A. mexicanum</i>	
8. CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	56

1.INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrizógenos y las raíces de plantas forman una de las asociaciones bióticas más importantes, denominada micorriza, la cual fue fundamental para la colonización de las plantas en el medio terrestre (Pirozynski y Dalpé 1989) y se encuentra en la mayoría de los ecosistemas (Smith y Read 1997). En los sistemas tropicales la más importante y representativa es la micorriza arbuscular (Janos 1980a), la cual tiene un papel relevante en el establecimiento y sobrevivencia de las especies vegetales (Siqueira 1988).

Las comunidades vegetales en éstos sitios son las más diversas; y presentan diferentes mosaicos de vegetación, causados principalmente por los disturbios naturales (Martínez-Ramos 1994).

El principal factor de estos disturbios naturales en selvas altas perennifolias es la caída de árboles, que forman huecos en el dosel denominados claros los cuales modifican las condiciones microambientales, tanto en el dosel como en el suelo (Martínez-Ramos 1985); afectando a nivel del dosel la cantidad y calidad de luz, mientras que a nivel del suelo aumenta la temperatura, humedad y la tasa de descomposición (Fetcher *et al.* 1985) así como aumentan las concentraciones y disponibilidad de nutrientes (Vitousek y Denslow 1986), influyendo sobre el establecimiento las especies vegetales que permanecen en dichos microambientes (Bazzas 1984).

Los hongos micorrizógenos arbusculares también son modificados por las perturbaciones, afectando las condiciones climáticas del suelo las cuales modifican tanto a las esporas, la calidad y cantidad del inoculo (Diem *et al.* 1981 y Cuenca y Lovera 1991) y los niveles de establecimiento de la asociación en las plantas se ven disminuidos (Creighton *et al.* 1986).

Por otro lado, las plantas que presentan la asociación micorrízica tienen un incremento en su biomasa y sobrevivencia, así como un efecto positivo sobre la competencia (Sánchez-Gallén y Guadarrama 2000). Además existe una relación entre la etapa reproductiva de la planta y el desarrollo de la asociación, encontrándose diferentes

1.INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrizógenos y las raíces de plantas forman una de las asociaciones bióticas más importantes, denominada micorriza, la cual fue fundamental para la colonización de las plantas en el medio terrestre (Pirozynski y Dalpé 1989) y se encuentra en la mayoría de los ecosistemas (Smith y Read 1997). En los sistemas tropicales la más importante y representativa es la micorriza arbuscular (Janos 1980a), la cual tiene un papel relevante en el establecimiento y sobrevivencia de las especies vegetales (Siqueira 1988).

Las comunidades vegetales en éstos sitios son las más diversas; y presentan diferentes mosaicos de vegetación, causados principalmente por los disturbios naturales (Martínez-Ramos 1994).

El principal factor de estos disturbios naturales en selvas altas perennifolias es la caída de árboles, que forman huecos en el dosel denominados claros los cuales modifican las condiciones microambientales, tanto en el dosel como en el suelo (Martínez-Ramos 1985); afectando a nivel del dosel la cantidad y calidad de luz, mientras que a nivel del suelo aumenta la temperatura, humedad y la tasa de descomposición (Fetcher *et al.* 1985) así como aumentan las concentraciones y disponibilidad de nutrimentos (Vitousek y Denslow 1986), influyendo sobre el establecimiento las especies vegetales que permanecen en dichos microambientes (Bazzas 1984).

Los hongos micorrizógenos arbusculares también son modificados por las perturbaciones, afectando las condiciones climáticas del suelo las cuales modifican tanto a las esporas, la calidad y cantidad del inoculo (Diem *et al.* 1981 y Cuenca y Lovera 1991) y los niveles de establecimiento de la asociación en las plantas se ven disminuidos (Creighton *et al.* 1986).

Por otro lado, las plantas que presentan la asociación micorrizica tienen un incremento en su biomasa y sobrevivencia, así como un efecto positivo sobre la competencia (Sánchez-Gallén y Guadarrama 2000). Además existe una relación entre la etapa reproductiva de la planta y el desarrollo de la asociación, encontrándose diferentes

patrones en la colonización total y por estructuras con la época de floración o fructificación de las plantas (Singüenza *et al.* 1996).

En el caso particular de la selva de "Los Tuxtlas", Ver., se han llevado a cabo varios estudios que han dado un panorama general de la diversidad y abundancia de HMA (Guadarrama 1999) y el efecto de ellos en el crecimiento (Sánchez 1999) y competencia (Guadarrama 1998).

Este trabajo pretende determinar la dinámica de colonización de HMA en la palma *A. mexicanum*, la cual es una especie tolerante, que se encuentra tanto en claros como en selva bajo dosel cerrado (Martínez-Ramos 1994). Esta palma es una trampa de hojarasca en el sotobosque de la selva, que se descompone en la palma y lixivia los nutrimentos hacia el suelo incorporándolos en la base. La pregunta que surge a partir de esta información es ¿Qué pasa con los niveles de colonización sobre *A. mexicanum* en ambos microambientes? y ¿Cuál es el papel de los HMA sobre *A. mexicanum*?

Este trabajo forma parte del proyecto "Descomposición y flujo de nutrientes de la vegetación de una Selva Tropical Húmeda; el caso de *Astrocaryum mexicanum*"

2. ANTECEDENTES

2.1 Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)

Los hongos micorrizógenos del orden Glomales (Zygomycotina) con las raíces de las plantas vasculares forman la asociación mutualista conocida como micorriza arbuscular (MA) o vesículo-arbuscular (MVA). Las plantas involucradas incluyen a familias de las angiospermas, gimnospermas, pteridofitas, briofitas y gametofitas (Pocock y Duck 1985, Smith y Read 1997).

Las plantas micorrizadas presentan estructuras fúngicas características dentro de la raíz, siendo las hifas las más abundantes. Éstas son estructuras cenocíticas con paredes de quitina y quitosano, que se forman en el interior de la raíz por hifas externas provenientes de esporas germinadas o de otras raíces colonizadas. Al contacto con una raíz fina o susceptible, la hifa externa forma el un apresorio, que es el sitio en el cual se introducen hacia la raíz; donde pueden dar lugar a las otras estructuras, las vesículas, los arbusculos, los ovillos y las esporas (Smith 1993).

Los ovillos son enrollamientos de hifas en el interior de las células, los cuales pueden ser sitios de intercambio ya que se ha reportado la presencia de actividad ATPasa; por lo que pueden llegar a ser sitios responsables de la adquisición de agua así como de nutrimentos (Smith 1993, Harrison 1997).

Las vesículas son estructuras de almacenamiento de sustancias de reserva, principalmente lípidos y probablemente son estructuras de reproducción ya que se ha observado que raíces con gran cantidad de vesículas colonizan con mayor velocidad raíces no colonizadas (Harrison 1997). Los arbusculos son las estructuras que se encargan fundamentalmente del intercambio de nutrimentos, principalmente fósforo (P), del hongo a la raíz de la planta y carbono (C), de la raíz al hongo. La mayor actividad de ATPasa se presenta en estas estructuras, que va de la interface del apoplasto del arbusculo a la célula hospedera de la raíz; y tienen una duración de vida de 4 a 15 días, después de lo cual se degradan. También se han reportado la presencia de esporas que se forman en el interior de la raíz (Harley y Smith 1983, Harrison 1997).

En el exterior de la raíz, las estructuras que presenta la micorriza arbuscular son: hifas, esporas y células auxiliares, características de sólo dos géneros, *Gigaspora* y *Scutellispora* en los cuales también se han visto las vesículas (Morton 1990, Smith y Read 1997).

Las hifas externas incrementan la superficie de contacto de la planta y el flujo de nutrimentos, especialmente el del fósforo, el cual está poco disponible en algunos ecosistemas donde la micorriza adquiere una mayor importancia (Harley y Smith 1983).

La colonización por hongos micorrizógenos arbusculares está íntimamente relacionada con el tipo de raíz de la planta (St. John 1980). Baylis (1975) propone dos tipos de raíces: las magnolioides, que dependen ampliamente de la asociación micorrizica, son raíces que tienen un diámetro promedio de 0.5 mm y poco abundantes, como en el caso de las magnolias, palmas, etc. y las graminoides, con un gran número de raíces y extensiones laterales de la raíz denominados pelos radicales, en donde los diámetros promedio son menores a 0.5 mm y en las raíces más finas de 0.01 mm.

La micorriza arbuscular se ha observado que juega un papel importante en el desarrollo de las especies vegetales, pero en suelos con limitada disponibilidad de nutrimentos su papel es aún más importante en el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas, ayudando a la incorporación de los nutrimentos a las plantas (Marschener y Dell 1994).

2.2 Papel de la micorriza arbuscular en sistemas tropicales.

La micorriza arbuscular se ha reportado como la más abundante en los ecosistemas tropicales; se ha observado que cerca del 80% de la especies que se revisaron presentaron esta asociación, Redhead (1968) y Fischer *et al.* (1994) reportaron que la micorriza arbuscular juega un papel importante en el establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas, y en la etapa adulta ayudan a incrementar la tasa de fecundidad y el área fotosintética, así como incorporar nutrimentos a la planta que suelen ser escasos en dichos sistemas.

Asimismo, la MA se ha reconocido como una simbiosis ecológicamente obligada, ya que se ha observado que están presentes en un amplio intervalo de especies que se encuentran asociadas a estos hongos (Smith y Read 1997) y la mayoría de las especies arbóreas tropicales presentan la asociación micorrízica. En los sistemas tropicales se ha encontrado que la colonización por el hongo se relaciona, en mayor o menor proporción, con las características y condiciones tanto bióticas como abióticas del huésped y depende de las necesidades nutricionales de éste (Manjunath y Habte 1991).

Los sistemas tropicales son sistemas altamente dinámicos, en los cuales las etapas serales o sucesionales se desarrollan en diferentes tiempos, y tiene un efecto sobre la comunidad vegetal, al igual que en las asociaciones micorrízicas y la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (Cuenca y Lovera 1991). Janos (1980b) menciona que en la sucesión primaria las especies pioneras que aparecen inmediatamente después a un disturbio, no presentan la asociación micorrízica y se consideran no micótrofas; las siguientes especies en aparecer son las denominadas pioneras tardías, las cuales son micótrofas facultativas ya que pueden ser o no micorrizadas, lo cual depende principalmente de las condiciones ambientales y nutricionales si son desfavorables para la planta se ha visto que llegan a ser micótrofas, pero si las condiciones son favorables no se da la micorrización aunque el hongo este presente en el sitio. El último de los casos se refiere a las especies persistentes o nómadas, las cuales son las que le dan la fisonomía final a la comunidad vegetal y en las que se ha visto que la micorriza es un factor importante en la sobrevivencia y establecimiento y se les a denominado como micótrofas obligadas.

2.3 Dinámica de colonización micorrízica

Los hongos micorrizógenos arbusculares al ser simbiosis obligados y, por lo general, no específicos en relación con el huésped, presentan diferentes niveles de colonización influidos por factores tanto bióticos como abióticos, los cuales tienen diferentes comportamientos dependiendo del sistema ya sea natural, de cultivo o invernadero y del ciclo de vida de las plantas en cada uno de éstos (Gavito y Varela 1993). Esto se refleja

en la variación de las estructuras fúngicas a lo largo del tiempo, así como en los cambios en la disponibilidad de nutrientes (Hetrick *et al.* 1991).

Gavito y Varela (1993) realizaron un trabajo con maíz en zonas de cultivo. Observaron que la dinámica de colonización está relacionada con el ciclo vital de la planta, ya que cuando la planta es joven tiene altos porcentajes de colonización. Conforme aumenta de tamaño y comienza la floración, disminuye la colonización total y al terminar el ciclo de vida la colonización micorrízica desaparece casi en su totalidad.

Asimismo, factores abióticos como la temperatura del sustrato, pueden favorecer a el establecimiento y sobrevivencia de los hongos micorrizógenos (Creighton *et al.* 1986). Se ha observado un incremento del 20% en la colonización cuando las temperaturas del suelo oscilan alrededor de los 30°C sobre el sustrato (Gray y Gerdemann 1969) y se ha observado que la temperatura óptima de germinación de las esporas también es alrededor de los 30°C (Sanni 1976).

La intensidad de la luz es otro factor que influye sobre el suelo y tiene un efecto sobre la colonización micorrízica (Creighton *et al.* 1986). Hayman (1974), reportó un incremento en el número de arbusculos en altas intensidades de luz así como en la colonización total, la cual tuvo una correlación con los altos niveles de azúcar encontrados en las raíces. Mostró también que el incremento en la micorrización puede estar relacionado con mejores condiciones microambientales, tanto para la planta como para el hongo.

2.4. Fenología reproductiva y colonización micorrízica

La fenología es el cambio estructural cíclico que ocurre en las comunidades vegetales, al igual que en los individuos y, por lo general, es más evidente la floración y fructificación de las plantas (Hilty 1980).

La fenología reproductiva es el periodo de aparición, considerando las condiciones climáticas, los costos energéticos y nutricionales en la cuales se forman las flores y los frutos (Rathcke y Lancey 1985)

Los estudios que reportan la relación entre las estructuras fúngicas y la

colonización total de hongos micorrizógenos arbusculares relacionadas con estructuras reproductivas de las plantas son relativamente pocos. En un estudio realizado por Singuenza *et al.* (1996) con plantas herbáceas en dunas costeras, observó distintos patrones en la colonización y la esporulación, encontrando en *Abronia umbellata*, *Atriplex julacea* y *Camissonia colifornica*, que el máximo de colonización así como la producción de esporas se presentó posterior a la floración; en *Lotus spp.* y *Haplopappus venetus* coincidieron con la floración y maduración de los frutos los mayores porcentajes de colonización.

2.5 Perturbaciones naturales en sistemas tropicales.

Las perturbaciones naturales se consideran como la principal variación tanto espacial como temporal que afectan las comunidades vegetales, afectando las características físicas y químicas del medio, y que son importantes en la evolución de las comunidades y sus especies (Sousa 1984, Martínez-Ramos 1985). En las selvas altas perennifolias, los procesos de disturbio natural son por la apertura de claros, creados principalmente por la caída de árboles y ramas. Estos claros forman parches de regeneración son de distintas edades y características y con diferente heterogeneidad espacial (Brokaw 1985 y Martínez-Ramos 1985) lo que puede llegar a afectar la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Bazzaz 1984 y Vitousek y Matson 1985). Esta apertura en el dosel tiene como consecuencia cambios en las condiciones microambientales en el sotobosque de la selva (Fetcher *et al.* 1985), en particular en la cantidad y la calidad de la luz, las cuales aumentan y tiene un cociente de rojo/rojo lejano mayor, respectivamente (Bazzaz y Wayne 1994 y Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1994)

El tamaño del árbol o de la rama que provocan la apertura del claro, llegan a determinar la magnitud de los cambios ambientales sobre las especies sobrevivientes tanto en el sotobosque como en el suelo (Bazzaz 1984).

Vitousek y Denslow (1986) observaron que en la reserva de "La Selva" en Costa Rica, las concentraciones de nutrientes disponibles de fósforo y nitrógeno no son significativamente diferentes entre sitios de claros y selva a través del tiempo, pero si

observaron que se presentaban diferentes incrementos en la disponibilidad de nutrimentos en ambos microambientes y con mayor frecuencia en los claros.

Los claros que se encuentran en la reserva de "Los Tuxtlas" Ver. son principalmente creados por la caída de los árboles que se rompen sin desenraizarse completamente. Sus dimensiones no son mayores de 100m² (Martínez-Ramos 1994). Se ha observado que en un lapso de 70 años, la tasa promedio anual de apertura de claros es de 2%, con variaciones del 0 al 10% entre cada año; en cuanto al espacio que abren los claros por hectárea, éstos varían entre 0.69% y 4% (Martínez-Ramos *et al.* 1988).

Los cambios en las condiciones microambientales que se presentan en "Los Tuxtlas", indican diferencias de hasta 5° C de temperatura de un microambiente a otro (Vázquez-Yanez y Orozco-Segovia 1985) o de 3° (obs. pers). Por lo que se refiere a la cantidad de luz directa e indirecta, se ha reportado que en los claros es tres veces más alta que en la selva (Calvo 1997); la humedad relativa en los claros es en promedio del 82% y en la selva del 92% y la temperatura en los primeros 10 cm aumenta de 1.5 a 2° en los claros en comparación a la selva (obs. pers.).

2.6 Hongos micorrizógenos arbusculares en la selva de "Los Tuxtlas".

En México, los trabajos que se han hecho en zonas tropicales han sido pocos en realidad. Allen *et al.* (1998) realizaron un estudio en la región de Chamela Jalisco, sobre la dinámica de colonización comparando sitios de claros y selva, no encontrando diferencias en los niveles de colonización ni en el número de esporas entre microambientes.

En cuanto a los trabajos que se han realizado en la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, están relacionados con la presencia de hongos micorrizógenos y su dinámica espacial y temporal en diferentes microambientes (selva y claros). La mayor diversidad se encontró en los sitios de dosel cerrado y la mayor abundancia en los pastizales, así como el máximo número de esporas se observó en la época de secas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999).

También se observó el papel que tienen los hongos micorrízogenos en la competencia tanto inter como intraespecífica, con especies pioneras (*Heliocarpus appendiculatus* y *Stemmadenia donnell-smithii*) Guadarrama (1998). Los resultados obtenidos muestran que sí existe una competencia entre estas especies, pero la presencia del hongo disminuyó la competencia entre las especies en comparación a cuando no está presente.

Sánchez-Gallén (1999) observó el papel tanto de factores abióticos (luz y nutrimentos) como bióticos (micorrizas) en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de especies arbóreas, las cuales tenían como característica ser de diferentes historias de vida: pionera (*Stemmadenia donnell-smithii*) y persistentes (*Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens*); observó que solo una de las especies fue dependiente de la micorrización (*N. ambigens*), y el factor con el cual se relacionaron tanto el crecimiento como la sobrevivencia fue la luz.

2.7 Micorrizas en palmas

Con respecto a los estudios de palmas, Janos (1977) trabajó con *Bactris gasipes* en Panamá, la cual al ser inoculada con hongos MA, logró incrementar su desarrollo y sobrevivencia.

En México los trabajos con palmas y hongos MA comenzaron en los últimos 10 años en Quintana Roo, realizándose trabajos con *Bactris balanoidea*, *Bactris mexicana* y *Desmoncus quasillarius*; mostrándose que éstas especies forman asociaciones micorrízicas de tipo arbuscular en condiciones naturales (Carrillo 1998). De igual forma también se observó que existe una variación estacional en el número de esporas en la rizósfera, de tal forma que la diversidad de especies de hongos puede variar de acuerdo a la temporada en la que se realizan los muestreos encontrando seis nuevos registros de hongos para esta zona (Carrillo et al. 2000).

Un trabajo realizado en la selva de "Los Tuxtlas", para evaluar la dinámica de la colonización micorrízica temporalmente en diferentes estadios (plántula, juvenil y adulto) en *Chamaedora tepejilote* bajo condiciones naturales, mostró que esta especie

presenta altos porcentajes de colonización, sin observarse diferencias significativas entre los estadios y las épocas (lluvias y nortes), reconociendo 28 morfoespecies de hongos en la rizósfera (Guadarrama *et al.* 1998).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Conocer la variación espacial y temporal de la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares asociados a la palma *Astrocaryum mexicanum* Liebm., en la selva tropical húmeda de “Los Tuxtlas”, Veracruz.

3.2. Objetivos particulares

1) Determinar el porcentaje de colonización por HMA en individuos adultos de *A. mexicanum* pertenecientes a dos microambientes contrastantes: dosel abierto (claro) y dosel cerrado (selva).

2) Describir y analizar la dinámica de la colonización en las diferentes épocas del año (lluvias, nortes y secas).

3) Determinar la relación entre la dinámica de colonización de hongos micorrizógenos arbusculares y la producción de estructuras reproductivas de *A. mexicanum*.

3.3. Hipótesis

Desde el punto de vista de las condiciones, al ocurrir la apertura de un claro en la selva ocurren cambios en las condiciones microambientales como la calidad de luz, el porcentaje de humedad y aumenta la temperatura tanto ambiental como la del suelo.

La apertura de un claro también implica modificaciones en factores como, cantidad y velocidad de descomposición de la materia orgánica depositada en el suelo y la disponibilidad de nutrientes; ello afecta el desarrollo de *A. mexicanum*, incluyendo la dinámica de la colonización micorrízica. Se espera que los sitios de dosel cerrado, donde los nutrientes disponibles pueden ser más limitantes y la competencia entre las especies mayor que en los claros, los porcentajes de colonización por HMA sean mayores que en sitios de dosel abierto.

4. ZONA DE ESTUDIO

4.1. Situación geográfica

La Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, se encuentra en la Sierra de Los Tuxtlas ubicada en la vertiente del Golfo de México al sureste del Estado de Veracruz (Fig. 1). El área que abarca la estación está constituida por 700 ha de terreno y se encuentra enclavada en las estribaciones del Volcán San Martín, en la zona central de la región de “Los Tuxtlas”. La altitud varía desde 150 hasta 530 m s.n.m., alcanzando hasta los 1700 m en los lugares más altos del volcán San Martín Tuxtla y del volcán Santa Martha; geográficamente se localiza entre los 94°40' y 95°30' longitud oeste y los 18°00' y 18°43' de latitud norte (Lot-Helgueras 1976).

4.2. Clima

De acuerdo al sistema de clasificación climática de Koeppen, modificado por García (1987), la región de “Los Tuxtlas” presenta un clima cálido y pertenece al subgrupo semicálido Af(m)w”(i)g (C). La precipitación promedio anual tiene un promedio de 4560 mm, con una temperatura media anual de 27°C, siendo la temperatura máxima de 29°C y la mínima de 17°C; con presencia de canícula en agosto. El clima está determinado fundamentalmente por la orografía (Lot-Helgueras 1976).

La estacionalidad que se presenta en ésta zona es debido principalmente a la distribución de la precipitación a lo largo del año. De junio a octubre es la época de lluvias, después la de “nortes” que es una época de fuertes vientos provenientes del norte, fríos y húmedos y con velocidades cercanas a los 100 km/h, es de noviembre a marzo y la época de secas que va de marzo a mayo cuando la precipitación disminuye por debajo de 80 mm (Soto y Gama 1997).

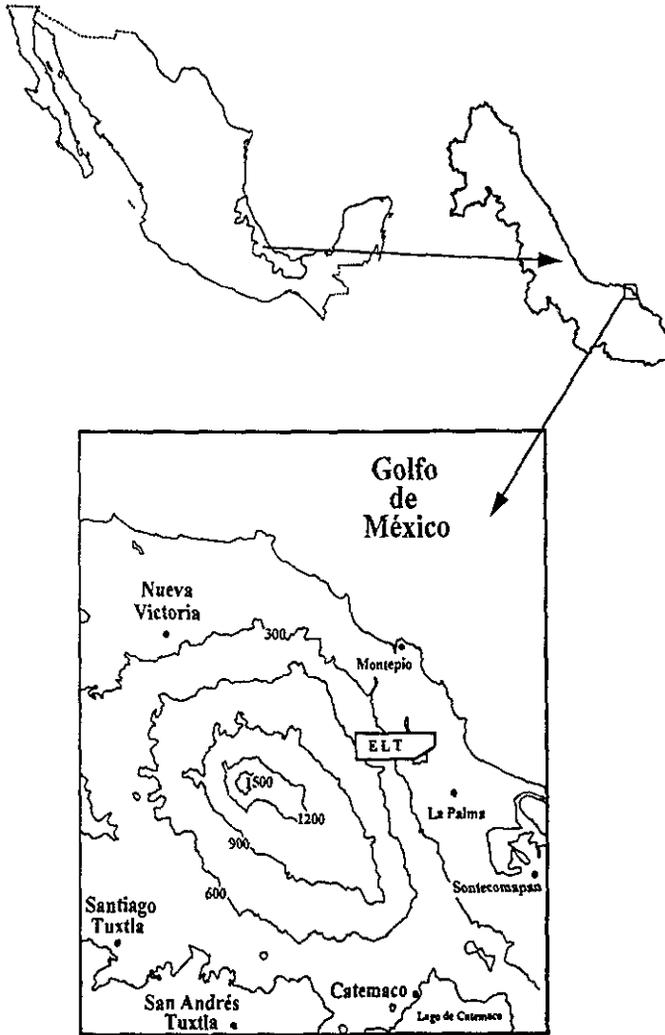


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz (ELT) (tomado de González, Dirzo y Vogt (1997))

4.3 Geología y suelo

La región de "Los Tuxtlas" ocupa una extensión aproximada de 40 km de ancho, la cual está compuesta principalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lava con esporádicos sedimentos del Terciario. El macizo de "Los Tuxtlas" está formado por material de origen volcánico como cenizas y arenas que datan del Oligoceno al Reciente; los afloramientos de sedimentos que se han encontrado con más antigüedad han sido arcillas tobáceas y areniscas marinas de la formación "La Laja" del Oligoceno en las que se ha encontrado una gran riqueza en micro y macrofauna (García-Aguirre 1988).

Los suelos en la reserva son de tipo andosol, pero se han encontrado regiones que presentan ultisoles; son suelos, por lo general, poco ácidos con un pH cercano a la neutralidad que va de 5.3 a 6.8; con textura arenosa, limosa y arcillo-limosa; la capacidad de intercambio catiónico varía de 11.4 a 46 $\mu\text{eq}/100\text{g}$ (Flores-Delgadillo *et al.* 1999). Los valores de materia orgánica varían ampliamente de 0.72 a 15.5% (García-Aguirre 1988)

En cuanto a la disponibilidad de nutrimentos esenciales, el fósforo disponible tiene valores entre 0.2 a 0.7 ppm y el nitrógeno total fluctúa con valores de 650 a 5328 ppm (Flores-Delgadillo *et al.* 1999).

4.4 Vegetación

La vegetación representativa de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" es una selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X 1963). Presenta variaciones tanto en la composición como en la estructura, lo cual se refleja en la amplia variación de la altura del dosel. Se han reportado alturas promedio de 25 m y se han observado árboles que llegan hasta lo 30 a 35 m de altura (Purata 1986, Bongers *et al.* 1988). En el sitio de estudio, *Nectandra ambigens* es la especie dominante en el estrato superior, mientras que *Pseudolmedia oxyphyllaria* domina en el estrato medio y *Astrocaryum mexicanum* domina en el sotobosque (Bongers *et al.* 1988). Se reporta una importante riqueza florística que comprende 97 familias de angiospermas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997)

Bongers *et al.* (1988) realizaron un estudio sobre la estructura vertical reportando una altura máxima de 30 m y solamente se presenta un estrato en el sotobosque con una altura promedio de 7.5 m donde la especie dominante es *A. mexicanum*. Este es el único estrato identificado claramente a lo largo de los 30 m. Además, existe una gran heterogeneidad en la topografía que determina la presencia de diferentes comunidades secundarias que son parte importante en la dinámica de la selva (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

En “Los Tuxtlas” existe una gran variedad de mosaicos de vegetación que se encuentran en diferentes etapas de regeneración, lo cual se debe a la alta dinámica provocada principalmente por los disturbios naturales (caída de árboles), la heterogeneidad orográfica y la poca cantidad de suelo (Ibarra-Manríquez 1985).

4.5. Especie seleccionada *Astrocaryum mexicanum*

Astrocaryum mexicanum alcanza su distribución más al norte en la zona de “Los Tuxtlas” llegando hasta Centroamérica en algunas zonas de Guatemala y Honduras (Vite-González 1985). Pertenece a la familia Arecaceae, tribu Cocoeae y es la única representante del género en México. Esta especie cubre un gradiente altitudinal que va de los 0 a 700 msnm, se considera una palma de tipo cocosoide (cocos por frutos) (Pedroza 1982). Esta planta es una de las especies más dominantes en el sotobosque de la selva húmeda tropical en “Los Tuxtlas”, Veracruz, sitio en el cual tiene una abundancia de más de 1000 individuos por ha (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). Es además un componente importante del sotobosque de la selva (Bongers *et al.* 1988).

Esta especie está constituida por un sólo eje, con espinas en forma de lancetillas; las hojas son compuestas, paripinadas, denticuladas y son plantas monoicas con fecundación cruzada; esto indica que las flores masculinas y femeninas de un individuo nunca se presentan sincrónicamente. Durante los primeros ocho años de vida de la planta, el meristemo de crecimiento es de 1.3 hojas bifidas al año, posteriormente aumenta a 1.7 por año en proceso de pinnación, teniendo finalmente un ritmo de

crecimiento constante de 2.5 hojas por año (equivalen a una ganancia de 5-6 cm en longitud del tallo al año) (Martínez-Ramos 1997) (Fig. 2).

El sistema radical de esta palma está conformado por un pivote de 0.5 a 1 m de largo y por raíces que crecen alrededor del tallo hasta por 5 m. Las raíces son del orden entre tercero y cuarto y presentan un diámetro mayor a 0.5 mm; las raíces finas son poco abundantes (Vite-González 1985) y de tipo magnoloide (obs. pers.)

Son palmas policárpicas que alcanzan su etapa reproductiva en promedio entre los 20 y 25 años de edad y tienen una altura de 1 a 4 m aproximadamente (Piñero *et al.* 1982). Es una planta que alcanza una longevidad promedio de 130 años (Piñero *et al.* 1984).

Por lo general, la época de floración ocurre cuando se registra en secas (Pedroza 1982, Búrquez *et al.* 1987). El periodo de floración se observa en abril aunque en ocasiones comienza en marzo y se prolonga hasta mayo. Los frutos tardan en madurar de 3 a 6 meses. Cada individuo presenta de 1 a 5 inflorescencias (Pedroza 1982).

Por otro lado, existen registros de que solamente del 30 al 70% de las palmas reproductivas producen frutos de manera consistente, todos los años, y el resto lo hace en pulsos de uno o varios años (Martínez-Ramos *et al.* 1988).

Esta especie está catalogada como persistente (Martínez-Ramos 1994) puesto que no necesita de la apertura de un claro para crecer, pero ante la presencia de éstos tiene un mejor desarrollo que en el dosel cerrado (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995).

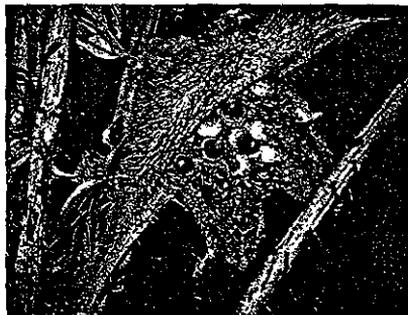
Algunas de sus características relacionadas con lo anterior son:

- a) En estado de plántula no necesita de la presencia de luz para continuar su crecimiento, aunque sea muy lento.
- b) Es capaz de disminuir su tasa de respiración, así como la tasa de fotosíntesis y de fijación de carbono bajo el dosel (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995).

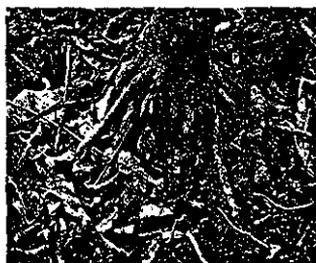
En promedio, al abrirse un claro por la caída de un árbol o rama, cuatro de cada cien palmas son tiradas y solamente una muere. De las que permanecen, la producción foliar aumenta en promedio de 1.6 a 5 hojas por año y en ciertos casos el número de hojas es mayor de 4; en el caso de la producción de semillas se reporta un incremento hasta del 200% ya que en los sitios cerrados se presentan en promedio 30



a



b



c



d

Figura 2. *Astrocaryum mexicanum* en el sitio de estudio, mostrando diferentes estructuras: a) Inflorescencia, b) infrutescencia, c) base de la palma y d) sistema radical.

semillas/individuo y en los claros se reportan 60.2 semillas por individuo; también se ha mencionado que el 40% de los individuos reproductivos tiene en un lapso de 8 años de 1 a 3 eventos reproductivos, en contraparte con los claros donde 70% tuvieron de 4 a 6 eventos en un lapso de 6 años (Martínez-Ramos 1985).

La asignación del presupuesto energético anual en esta especie es principalmente para la producción de hojas y va del 50 al 60%, el 35% es asignada a la reproducción y del 5 al 10% se asigna a la producción de raíces (Piñero *et al.* 1982).

Esta especie tiene la característica particular de que cuando ocurre la apertura de un claro y cae sobre uno de sus individuos, un árbol o una rama, presenta nuevamente un crecimiento erecto del meristemo apical y mediante las cicatrices que dejan las espinas en el tallo se puede datar la edad de un claro o en sitios de selva, y calcular hace cuánto tiempo se presentó un disturbio (Martínez-Ramos 1985).

Esta palma es un interceptor de hojarasca tan eficiente por la forma de embudo que tiene su cobertura y por la gran cantidad de espinas. Del total de hojarasca que cae en la selva se observó que retuvo en un año el 37.9% y, posteriormente, el porcentaje aumentó hasta en un 239.9% al año siguiente (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). Por otra parte la hojarasca en la palma es el hábitat de micro, meso y macrofauna, que interviene en el proceso de descomposición de la hojarasca, así como en la liberación de nutrimentos; éstos, por medio del flujo caulinar, son depositados en el suelo de la selva (Álvarez-Sánchez y León datos no publicados).

5. MÉTODOS

5.1 Colonización micorrízica arbuscular

En los terrenos de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” se ubicaron y caracterizaron tres sitios de dosel cerrado (selva) y tres de dosel abierto (claros).

En cada uno de los sitios se seleccionaron seis individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum* al azar, los cuales se dividieron en dos grupos de tres individuos. Uno de los grupos se tomó para el primer muestreo y el otro para el segundo muestreo de tal forma que para la época de lluvias, en julio, se muestreó el primer grupo y en septiembre de 1996 se muestreó el segundo; para los “nortes”, en noviembre de 1996 se realizó el primer muestreo y enero de 1997 el segundo; en el caso de las secas fueron marzo y mayo de 1997, respectivamente.

Los individuos considerados adultos tuvieron como referencia alguna estructura reproductiva (inflorescencia y/o infrutescencia), o bien que tuvieran una longitud mayor a 1 m, los cuales se marcaron con cinta plástica para realizar el seguimiento durante las tres épocas.

A cada individuo se le tomaron los siguientes datos: altura del fuste, altura total, número de hojas y número de estructuras reproductivas en cada sitio y época. Además se tomaron las raíces finas de cada uno de los individuos, evitando dañarlos lo menos posible; la cantidad estuvo en función de que fueran las suficientes para las lecturas que se llevaron a cabo en el microscopio y por lo tanto para los muestreos durante todo el estudio.

Cada muestra de raíces fue llevada al laboratorio y cortada en fragmentos de 1 cm de largo. Se tiñeron con la técnica de Phillips y Hayman (1970) y posteriormente, se realizaron preparaciones que contaban con 15 fragmentos de raíces por preparación que se colocaron en un portaobjetos, llevando a cabo en promedio cuatro o cinco preparaciones por individuo; la mayoría de las preparaciones se realizaron temporales,

pero también se realizaron preparaciones fijas en PVLG (alcohol polivinílico, ác. láctico y glicerina) (Schenck y Pérez 1990).

Las preparaciones fueron observadas en un microscopio óptico OLYMPUS BX50 utilizando el objetivo 20x; en cada preparación se observaron tres campos: superior, medio e inferior teniendo 45 observaciones en promedio por preparación. Para la cuantificación se utilizó el método de McGonigle *et al.* (1990) tomando presencia y ausencia de cada una de las estructuras fúngicas, ya fueran, hifas, arbusculos, vesículas y/o esporas (Fig. 3).

Para evaluar los porcentajes de colonización se contaron los totales de cada estructura y se dividieron entre el número total de campos, obteniendo el porcentaje por cada estructura. También se determinó el total de colonización para cada muestreo, tomando el promedio para cada microambiente, así como para cada uno de los sitios de cada microambiente.

5.2 Fenología reproductiva

Se realizó mediante un conteo de las inflorescencias y/o infrutescencias de la palma, para realizar un análisis de correlación entre las estructuras reproductivas de la palma y las estructuras fúngicas del hongo. El objetivo fue determinar si existía una relación entre las estructuras reproductivas de la palma y las estructuras del hongo en ambos microambientes.

5.3 Análisis de resultados.

Se realizó un ANDeVA (Análisis de Varianza) de medidas repetidas de dos vías, ya que para cada época se tenían dos muestreos, para evaluar si existían diferencias significativas entre los porcentajes de colonización por estructuras y total entre las épocas y los microambientes; posteriormente se realizó un análisis de medias con la prueba de (Zar 1999).

Debido a que los datos están en porcentajes se utilizó la transformación a logaritmo natural para arbúsculos, vesículas y colonización total, y para las hifas se utilizó la transformación a arco-seno.

Asimismo, se realizaron correlaciones mediante el coeficiente de correlación de Spearman entre las estructuras fúngicas y las estructuras reproductivas de la planta, para ambos microambientes.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa de Statistica versión 6.0, para Windows (1998). (StatSoft, Inc. ,1998. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, phone: (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, e-mail: info@statsoft.com, WEB: <http://www.statsoft.com>).



a



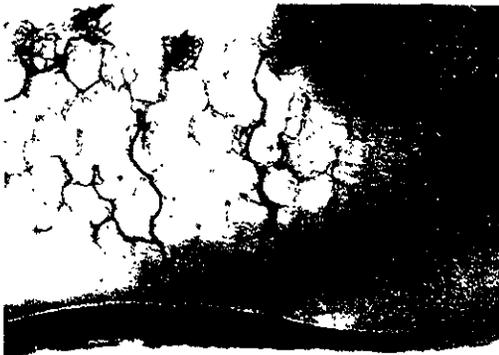
b



c



d



e

Figura 3. Estructuras fúngicas encontradas en la raíz de *A. mexicanum* : a) vesículas, b) hifas, c) esporas, d) arbusculos y e) arbusculos e hifas.

6. RESULTADOS

6.1 Colonización total de HMA.

Los mayores porcentajes de colonización total se observaron en la plantas de los claros y durante la época de lluvias, teniendo su pico máximo en el mes de agosto para el segundo muestreo de lluvias (80%), seguido por la época de nortes y, finalmente, por la época de secas. En los sitios de selva se observó el mayor porcentaje de colonización (69%), también en el segundo muestreo de lluvias (Fig. 4a).

La prueba de ANdeVA mostró que la época de muestro, el microambiente, así como la interacción entre los dos factores fueron diferentes significativamente, lo cual indica que los niveles de colonización cambian entre las épocas y los microambientes (Tabla 1).

De acuerdo con las pruebas de Tukey, la época de lluvias con las de nortes fueron iguales, pero ambas son diferentes de la época de lluvias (Fig. 6a). En la interacción entre época y microambiente (E-M) se encontraron dos grupos, para el microambiente de selva junto con secas y nortes, y otro grupo el microambiente de claro con todas la épocas (secas, nortes y lluvias); la época de lluvias de la selva tuvo porcentajes de colonización total similares al claro (Fig. 6b).

6.2 Porcentaje de colonización por estructuras.

6.2.1 Hifas.

El porcentaje de colonización por hifas mostró una colonización muy homogénea durante todos los muestreos (Fig. 4b), observándose que en la época de secas (abril) se presentó el mayor porcentaje de colonización. En los claros este incremento en la colonización se presentó a partir del segundo muestreo de nortes (enero 97), mientras que para los sitios

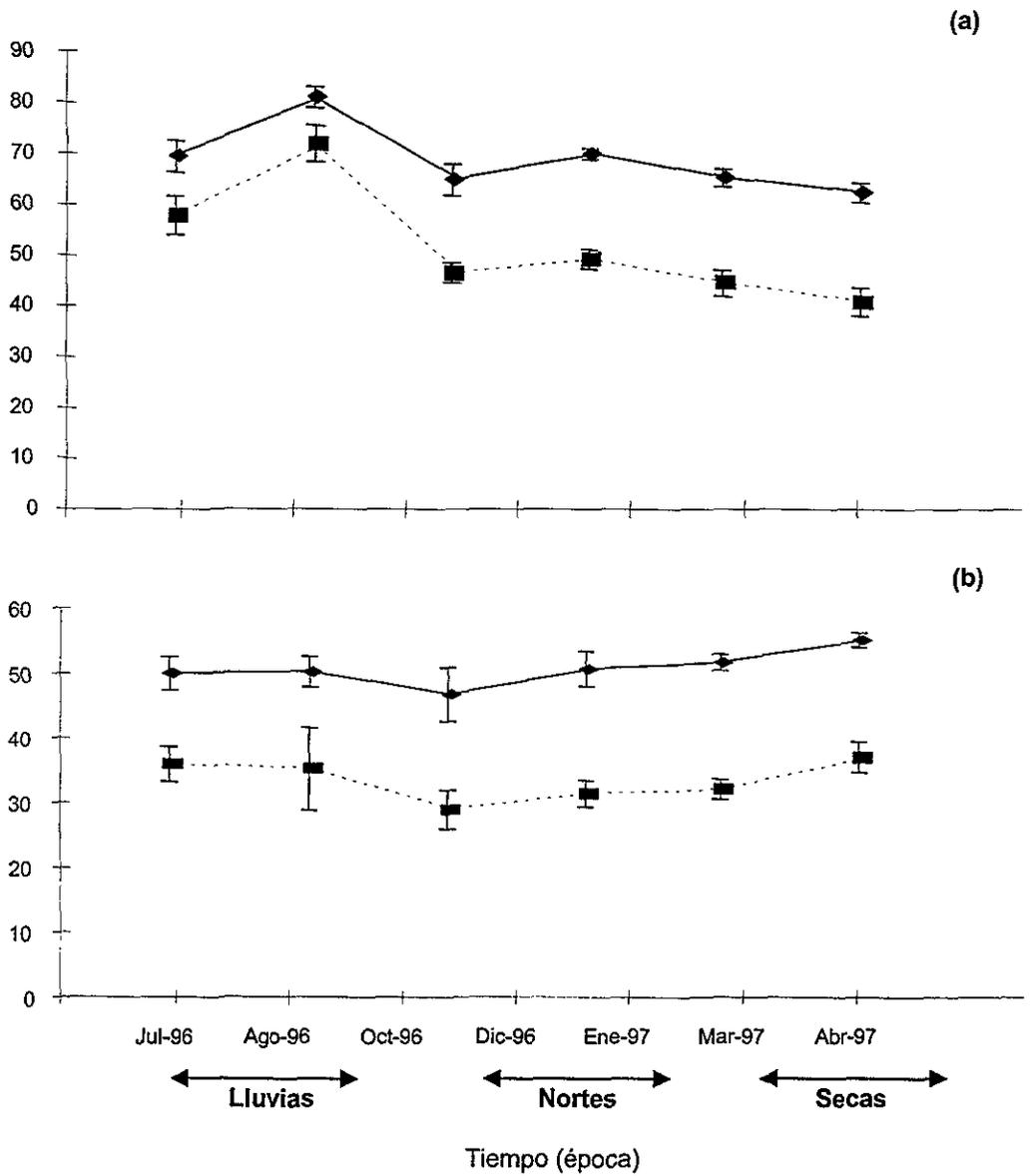


Figura 4. Porcentaje promedio de colonización (a) total y (b) por hifas (± 1 E.E.) para los ambientes de selva (---■---) y claro (—◆—).

Tabla 1. Valores de F según el ANdeVA para los porcentajes de colonización total y por estructuras (E= época, M= microambiente, nivel de significancia: *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$ y ***= $p < 0.001$).

Variable	Hifas	Arbúsculos	Vesículas	Total
E	3.34*	43.00***	2.89	18.74***
M	100.59***	15.03***	29.81***	60.07***
ExM	1.53	0.52	0.99	3.70*

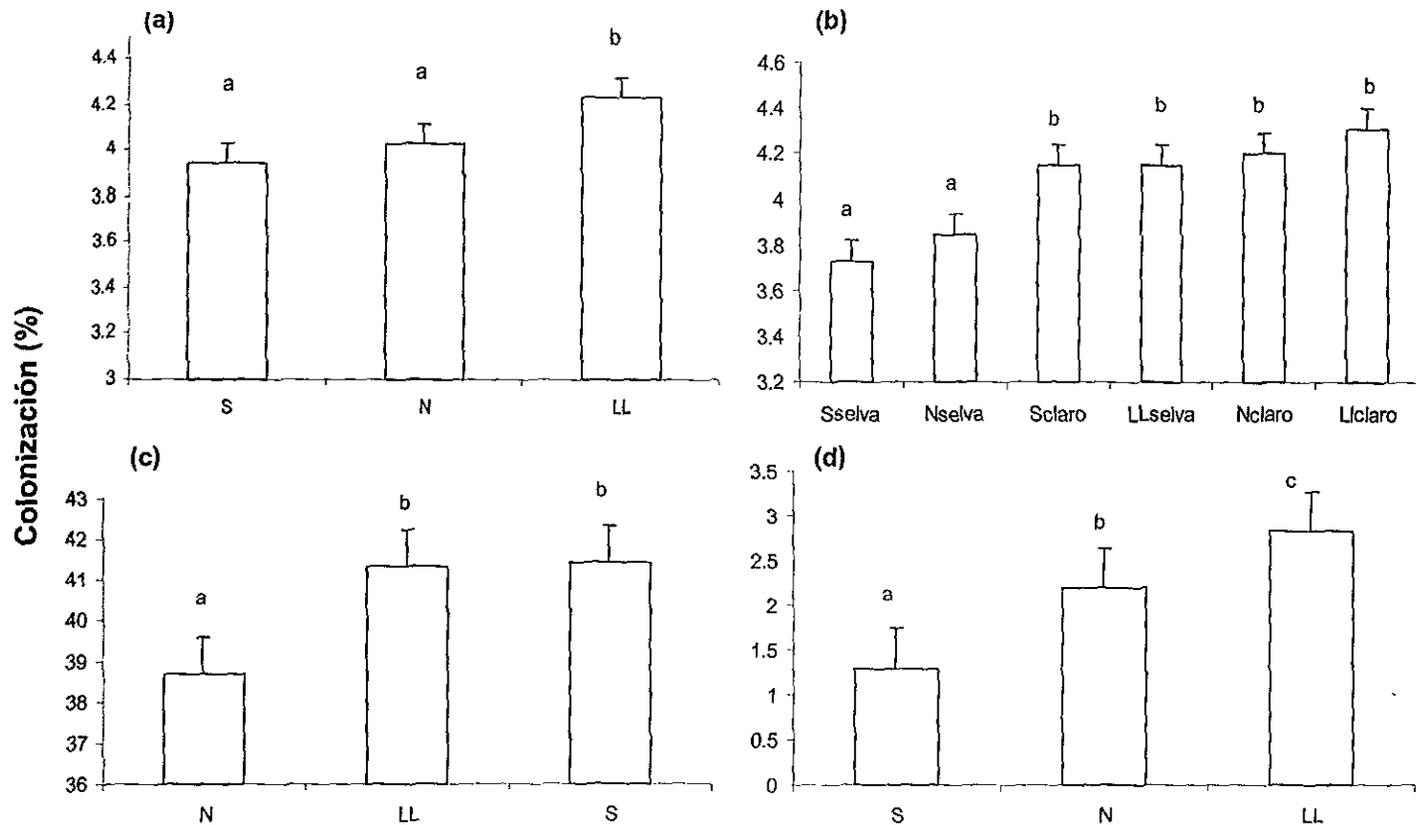


Figura 5. Comportamiento de los diferentes porcentajes de colonización promedio (+1 E.E) para cada una de las épocas (S=secas, N=nortes y LL=lluvias) de muestro entre los microambientes. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey con $p < 0.05$. Donde: a) Total, b) interacción época-microambiente, c) hifas y d) arbusculos.

de selva los mayores porcentajes de hifas fueron durante las lluvias y las secas. Según el ANdeVA existieron diferencias significativas entre los microambientes y las épocas (Tabla 1).

Por lo que respecta a la prueba de Tukey (Fig. 5c), se observó que los nortes fueron diferentes tanto de las lluvias como de las secas,

6.2.2 Arbúsculos

Contrario al resto de las estructuras, los arbúsculos tuvieron los mayores porcentajes de colonización en los sitios de selva, presentándose el valor más alto en la época de lluvias (agosto), y los mayores porcentajes en los claros también se presentaron en esta época (Fig. 5a). A pesar de estar presentes a lo largo de todos los muestreos, se encontró una disminución importante hacia la época de "nortes".

El ANdeVA mostró diferencias significativas tanto para la época como para el microambiente (Tabla 1). Con el análisis de Tukey se observó que las épocas fueron diferentes entre cada una de ellas (Fig. 5d).

6.2.3 Vesículas

En el caso de las vesículas, para el microambiente de claro hubo dos picos de colonización en las épocas de lluvias y nortes (septiembre y enero) (Fig. 6b), mientras que para la selva se observó sólo uno en lluvias (septiembre). No se presentó un patrón homogéneo de colonización a diferencia de lo que se encontró en las estructuras fúngicas anteriores. Asimismo, la prueba de ANdeVA mostró diferencias significativas sólo entre microambiente (Tabla 1).

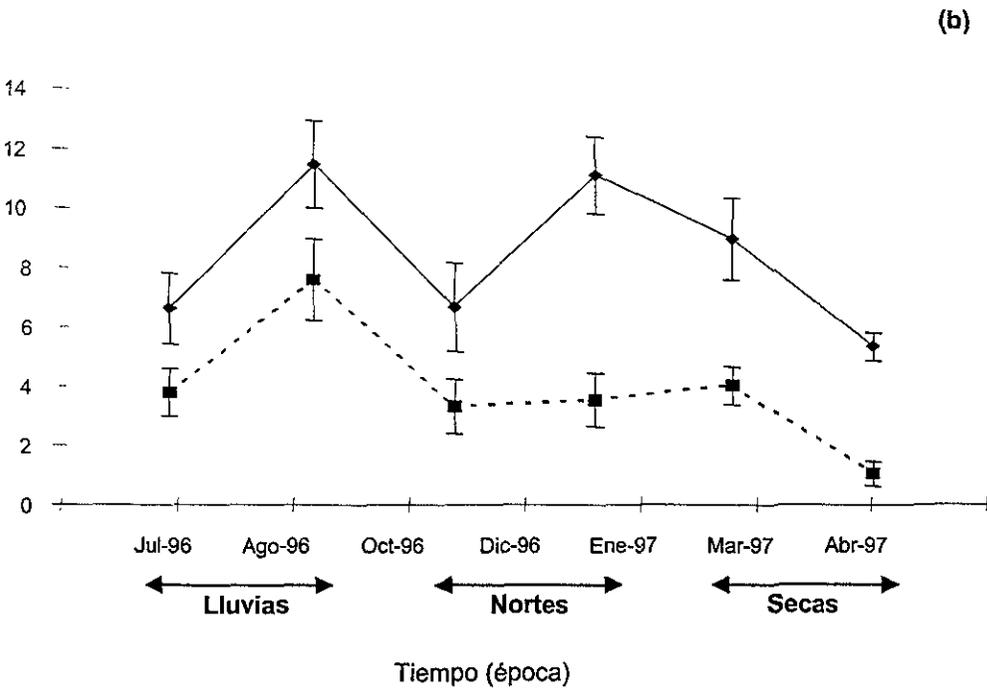
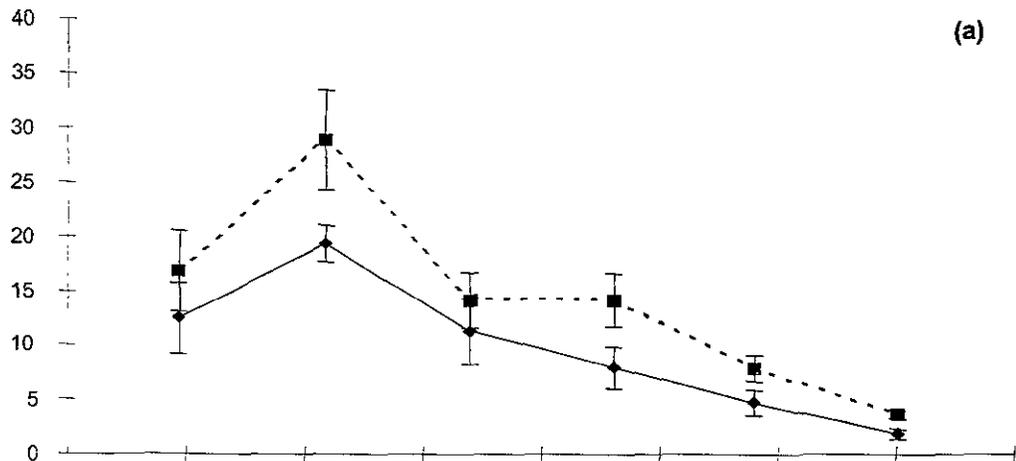


Figura 6. Porcentaje promedio de colonización en (a) arbusculos y (b) vesículas (± 1 E.E.) para los microambientes de selva (-■-) y claro (-◆-).

6.3. COLONIZACIÓN MICORRÍZICA POR MICROAMBIENTES

6.3.1 SELVA

6.3.1.1. Colonización Total

El porcentaje de colonización total presentó el valor más alto en la época de lluvias con un 76% (septiembre), después de esta época los porcentajes disminuyeron a menos del 60% (Fig. 7a). Solamente se observaron diferencias significativas entre las épocas (Tabla 2); con la prueba Tukey se observó que los nortes y las secas son similares y que las lluvias son diferentes a los dos anteriores (Fig. 8a).

6.3.1.2 Hifas

En el caso de las hifas también se observó que los mayores porcentajes de colonización se presentaron en la época de lluvias y los menores en las época de nortes y secas (Fig. 7b). La época fue el factor que generó diferencias significativas en está variable de respuesta. La prueba de Tukey mostró que las épocas de lluvias y secas fueron significativamente diferentes (Fig 8b).

6.3.1.3 Arbúsculos

Los mayores porcentajes de colonización se observaron en la época de lluvias con porcentajes del 30%, pero disminuyeron notablemente en la época de nortes y de secas, en estas últimas llegando al 5% (Fig. 9a). Mediante la prueba de Tukey se observó que las diferencias son entre cada una de las épocas (Fig. 8c).

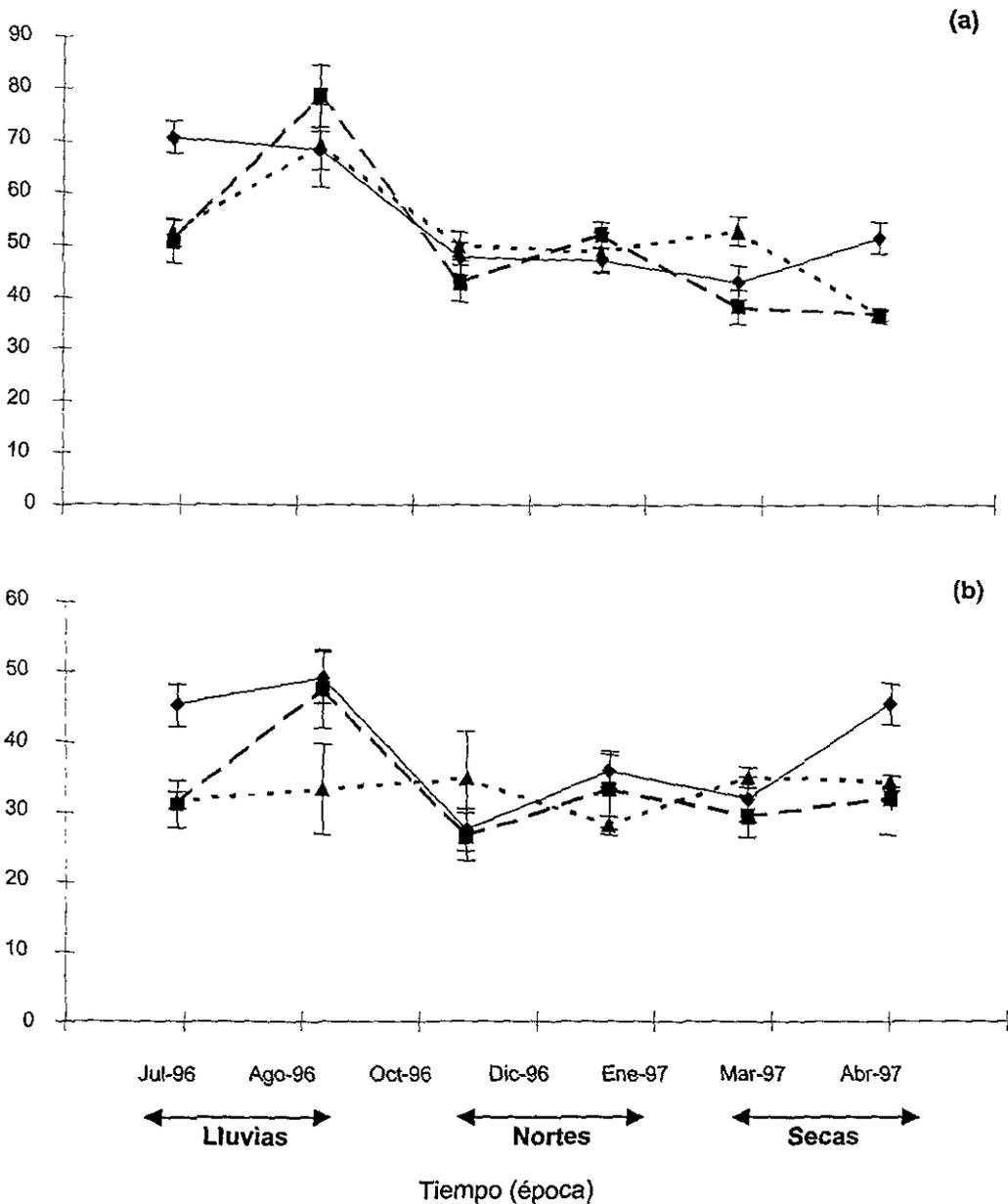
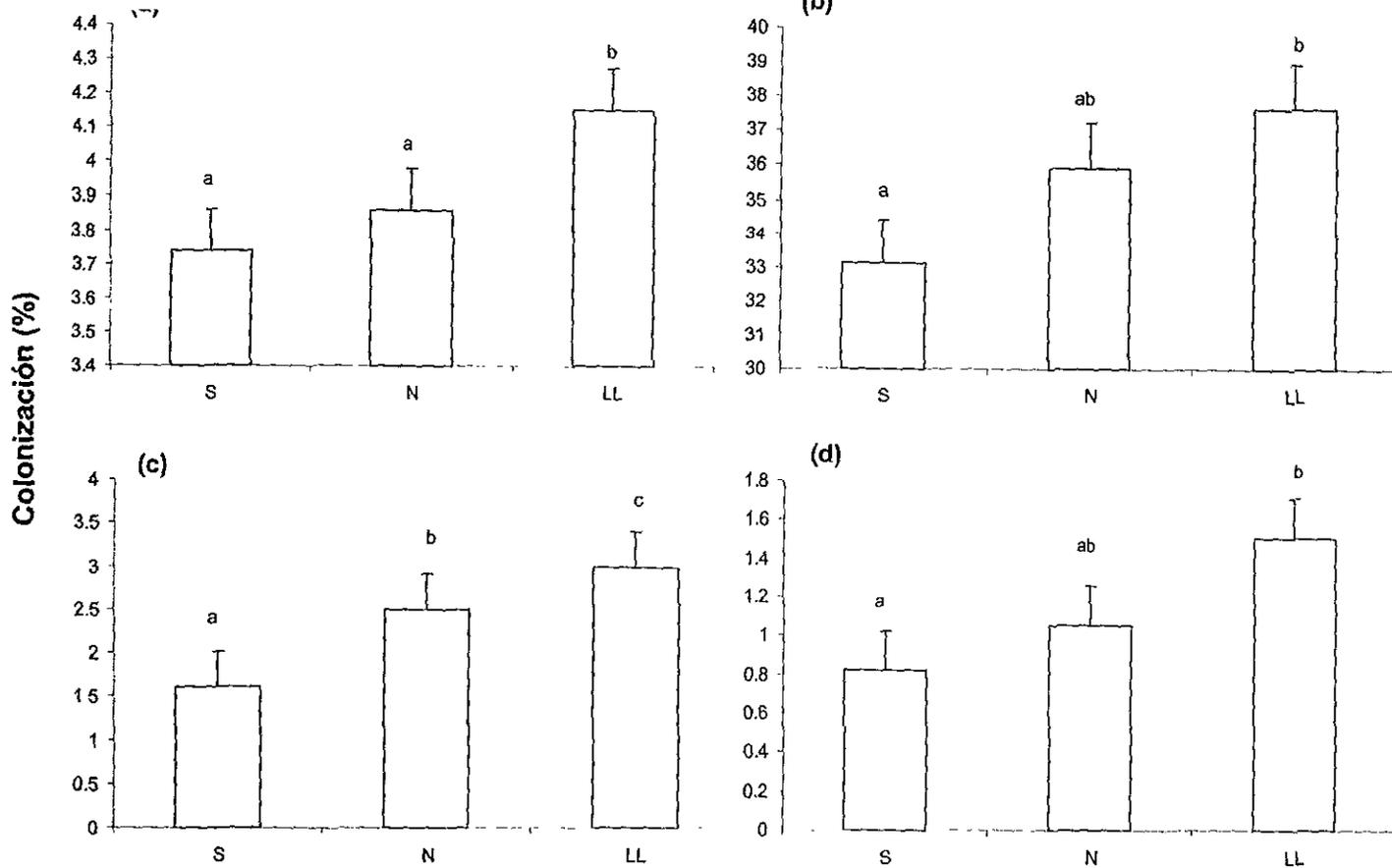


Figura 7. Porcentaje promedio de colonización (a) total y por (b) hifas (± 1 E.E.) en los diferentes tipos de selva (S1=selva1 —◆—, S2=selva2 -■- y S3=selva3 ··▲··).

Tabla 2. Valores de F según las pruebas de ANDeVA para los porcentajes de colonización total y por estructuras, en los sitios de selva (E= época, S=sitio, nivel de significancia: *= $p < 0.05$, = $p < 0.01$ y ***= $p < 0.001$).

Variable	Hifas	Arbúsculos	Vesículas	Total
E	3.66*	34.47***	6.73**	33.26***
S	2.24	1.00	2.03	0.37
ExS	1.46	0.96	1.32	0.31



33
 Figura 8. Comportamiento de los diferentes porcentajes de colonización promedio (+1 E.E) para cada una de las épocas de muestro (S=secas, N=nortes y LL=lluvias) en la selva. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey con $p < 0.05$. Donde: a) Total, b) Hifas, c) arbusculos, d) vesículas.

6.3.1.4 Vesículas

La colonización por vesículas presentó en cada uno de los sitios de selva diferentes patrones de colonización. En el S1 hubo una tendencia a disminuir de la época de lluvias a la de secas, mientras que para los sitios S2 y S3 se registraron varios picos a lo largo del año; en ningún caso el porcentaje de colonización fue mayor al 11% (Fig. 9b). Sólo se observaron diferencias significativas entre las épocas (Tabla 2).

Además la prueba de Tukey generó dos grupos, secas por un lado y lluvias por el otro (Fig. 8d).

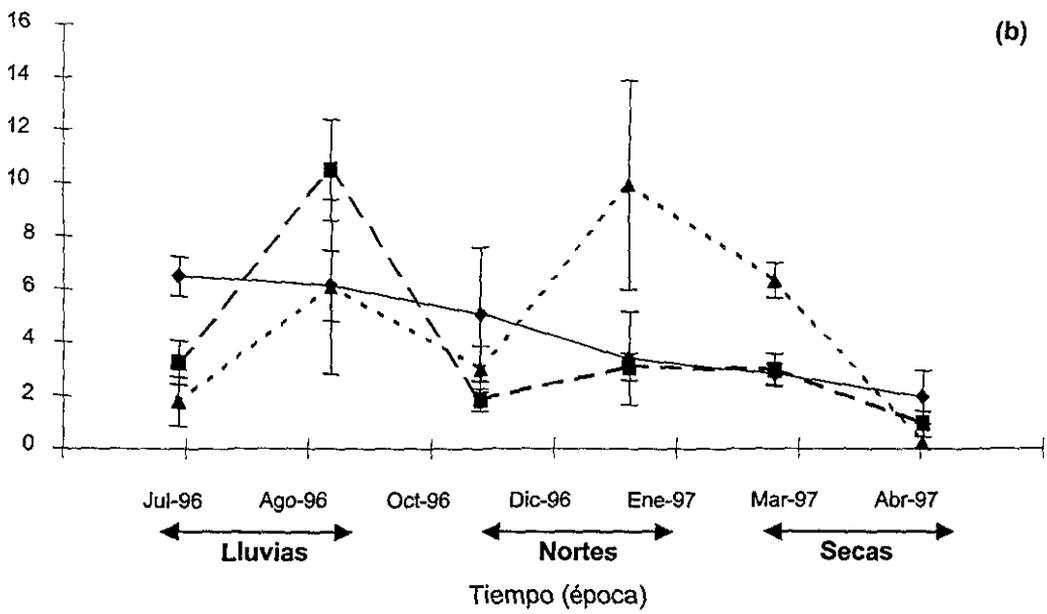
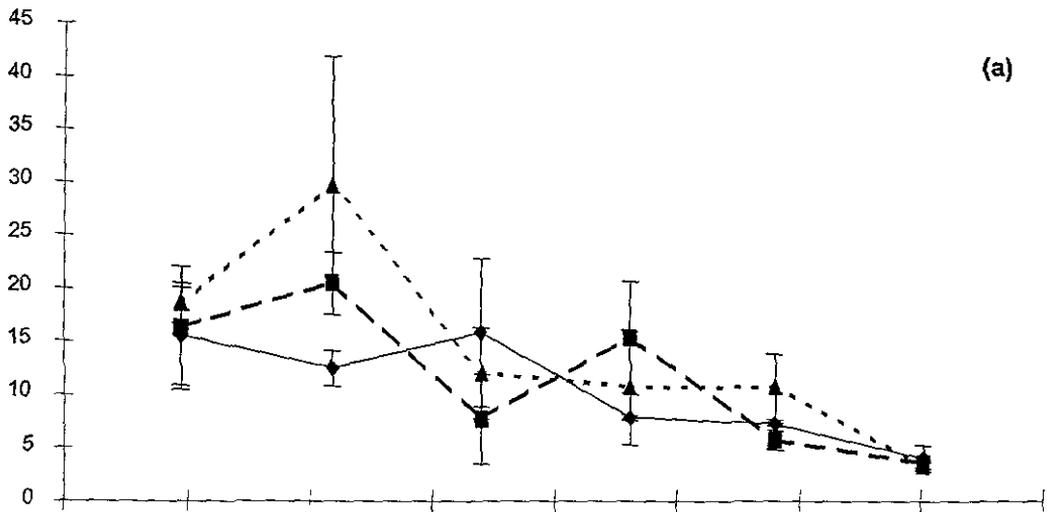


Figura 9. Porcentaje promedio de colonización en (a) arbusculos y (b) vesículas (± 1 E.E.) en los diferentes sitios de selva (S1=selva1 $\text{—}\blacklozenge\text{—}$, S2=selva2 $\text{---}\blacksquare\text{---}$ y S3=selva3 $\cdots\blacktriangle\cdots$).

6.3.2. CLAROS

6.3.2.1. Colonización total

El porcentaje de colonización total presentó los valores más altos en el segundo muestreo de lluvias (septiembre de 96), mientras que los porcentajes más bajos se observaron en la época de secas para los tres sitios (Fig.10a). Se encontraron diferencias significativas entre épocas (Tabla 3); la prueba de Tukey separó dos grupos; la época de lluvias, por un lado y la de nortes y secas por otro (Fig. 11a).

6.3.2.2 Hifas

La colonización por hifas entre los diferentes sitios presentó porcentajes de colonización muy homogéneos durante todas la épocas y que se mantuvieron siempre por arriba del 40% (Fig. 10b). El AndeVA no mostró diferencias significativas para ninguno de los casos (Tabla 3).

6.3.2.3 Arbúsculos

Los arbúsculos registraron también los mayores porcentajes durante la época de lluvias (agosto) en los tres sitios, y los menores en la época de secas, observándose que nunca desaparecieron de las raíces (3%) (Fig. 12a); nuevamente, hubo diferencias significativas entre épocas, así como en la interacción entre sitios y épocas (Tabla 3).

La prueba de Tukey mostró que cada una de las épocas formó un grupo diferente (Fig. 11b). En el caso de la interacción época-sitio (E-S) observamos que se separaron claramente los diferentes grupos de secas y lluvias, aunque ambos tienen relación con la época de nortes (Fig. 11c).

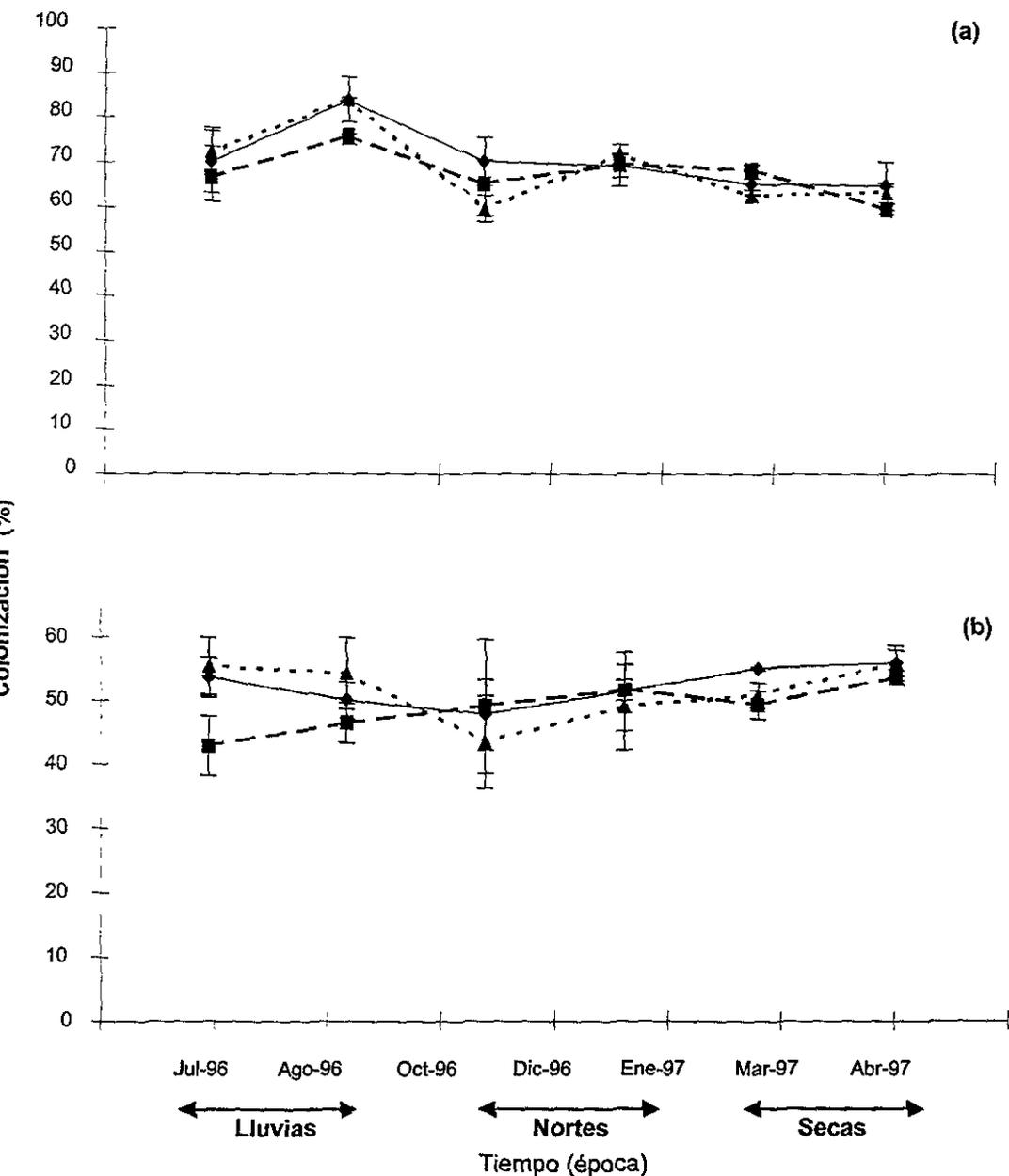


Figura 10. Porcentaje promedio de colonización (a) total e (b) hifas (± 1 E.E.) en los diferentes sitios de claro (C1=claro—◆—, C2=claro2—■— y C3=claro3—▲—).

Tabla 3. Valores de F según el ANdeVA para los porcentajes de colonización total y por estructuras, para los sitios de claro (E= época, S= sitios, nivel de significancia: *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$ y ***= $p < 0.001$).

Variable	Hifas	Arbúsculos	Vesículas	Total
E	1.44	34.68***	0.91	9.14**
S	1.00	0.27	2.64	0.92
ExS	2.45	3.24*	1.58	0.78

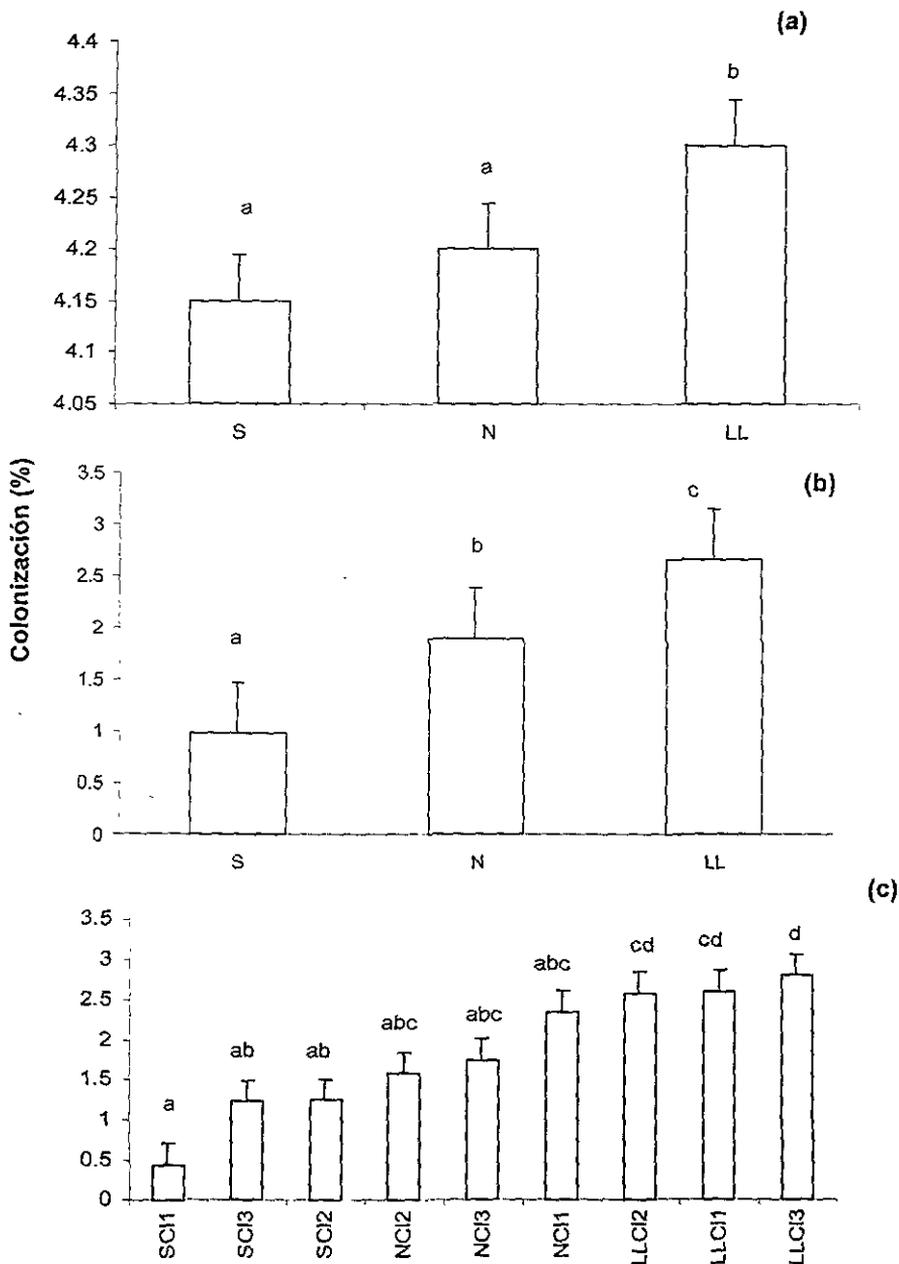
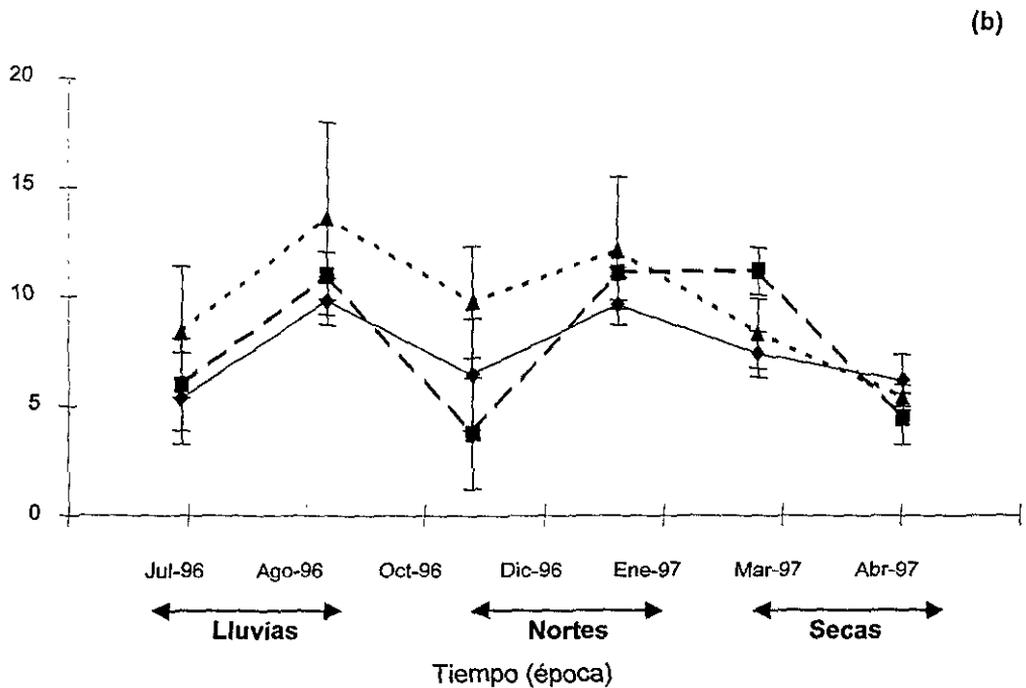
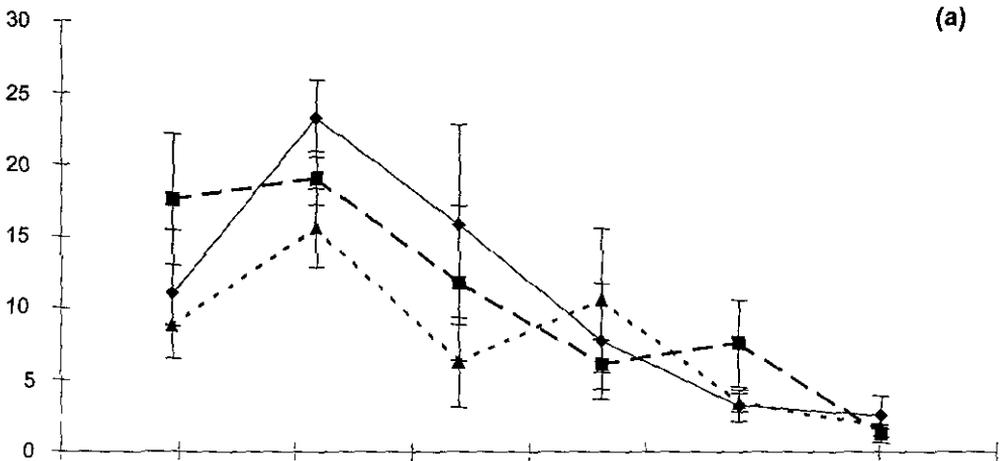


Figura 11. Comportamiento de los diferentes porcentajes de colonización promedio (+1 E.E) para cada una de las épocas de muestro (S=secas, N=nortes y LL=lluvias) en claro. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey con $p < 0.05$. Donde: a) Total, b) arbusculos, c) arbusculos con interacción (E-S).

6.3.2.4 Vesículas

La mayor colonización fue durante la época de lluvias, pero también con porcentajes altos en nortes y secas (Fig. 12b), y no se observaron diferencias significativas para ninguno de los factores (Tabla 3) entre los niveles de colonización durante todos los muestreos.



ura 12. Porcentaje promedio de colonización en (a) arbúsculos y (b) vesículas (± 1 E.E.) en los dife-
 ros de claro (C1=claro $\text{---}\blacklozenge\text{---}$, C2=claro2 $\text{---}\blacksquare\text{---}$ y C3=claro3 $\text{---}\blacktriangle\text{---}$).

6.4 Fenología reproductiva de *A. mexicanum*

Se llevó a cabo un seguimiento a través del tiempo de las estructuras reproductivas de *A. mexicanum*, tanto por individuo como por microambiente. Los resultados obtenidos muestran que en los claros hay en promedio un mayor número de estructuras reproductivas (inflorescencias e infrutescencias), comparado con lo selva (Fig. 13a), lo que también ocurrió para la cobertura (Fig. 13b) y el número de hojas (Fig. 13c).

Se observó que de julio a septiembre ocurrió la maduración de los frutos, y de finales de septiembre a noviembre los frutos maduros se cayeron de las palmas. En enero no se observó ninguna estructura reproductiva; mientras que en marzo aparecieron las inflorescencias, pero con enormes diferencias entre los microambientes. Finalmente en mayo del 1997 se encontraron infrutescencias con frutos muy pequeños y jóvenes (Fig. 13a).

En cuanto a los porcentajes de colonización total, con relación a las estructuras reproductivas en la selva, los mayores porcentajes de colonización por hifas se presentaron cuando los frutos estaban en la época de maduración la cual tarda hasta seis meses (Pedroza 1982) (segundo muestreo de lluvias L2). Los arbuscúlos también registraron su mayor producción durante el segundo muestreo de lluvias, pero muy pocos cuando los frutos eran pequeños lo que correspondió a la época de secas (S2). Por su parte las vesículas presentaron los mayores niveles de colonización cuando las palmas tuvieron la mayor producción de estructuras reproductivas durante las época de lluvia (L2), conservando también un alto porcentaje cuando la palma no tenía estructuras reproductivas (N2). Por último, cuando se registró el porcentaje de colonización total más alto, es también cuando se observó el mayor número de estructuras reproductivas (Fig. 14a).

Se determinó que existe correlación entre las estructuras reproductivas con las hifas, las vesículas y la colonización total, y no se presentó para los arbuscúlos. (Tabla 4).

Con respecto a los claros, la alta presencia de estructuras reproductivas coincidió con porcentajes altos de hifas y de colonización total en las épocas de lluvias y secas (Fig. 14b). Con respecto a las hifas, los niveles más altos de colonización se registraron

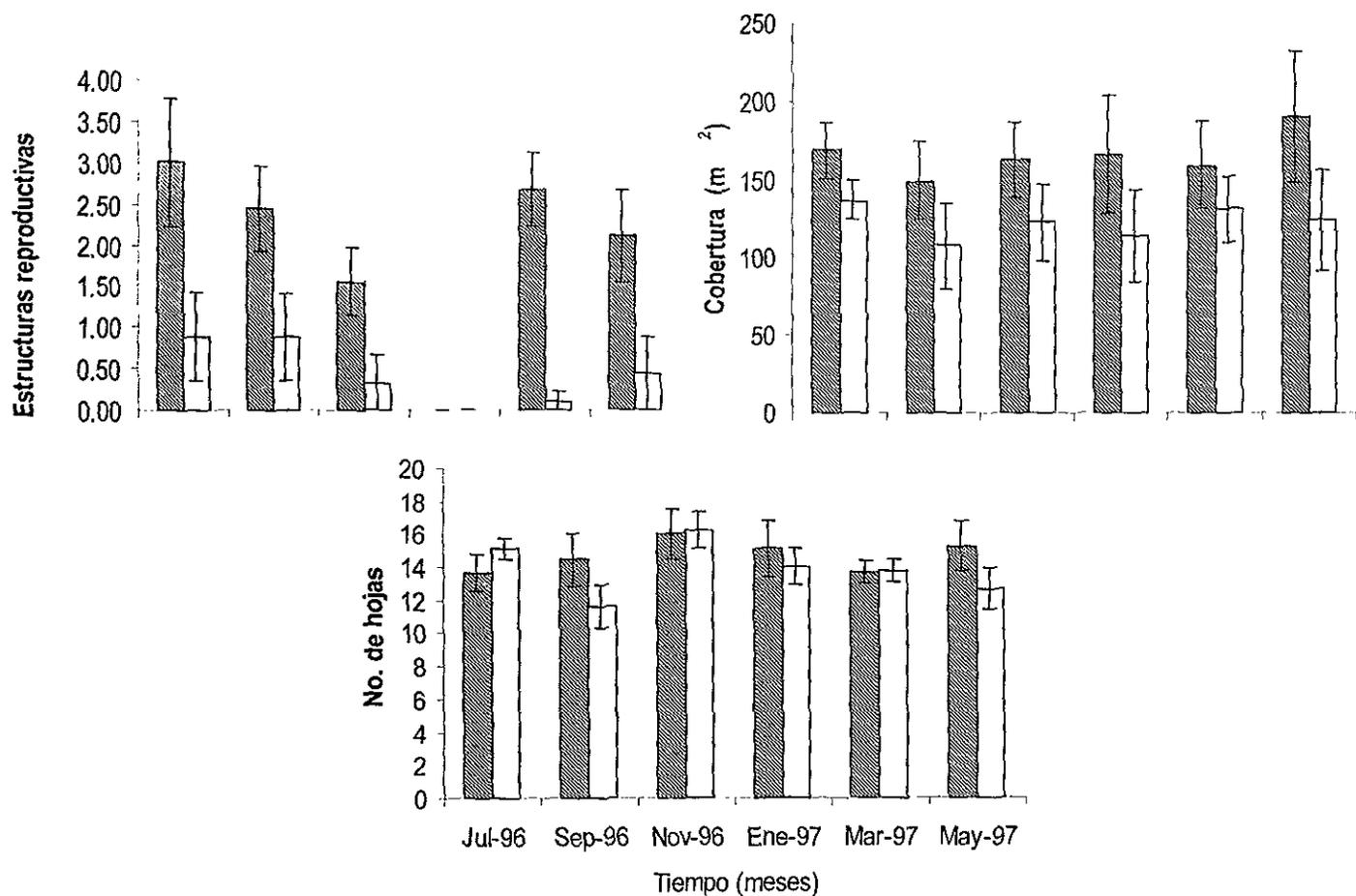


Figura 13. Número promedio de (a) estructuras reproductivas, (b) cobertura y (c) número de hojas, en función del tiempo en *A. mexicanum* en ambos microambientes: claro (▨) y selva (□).

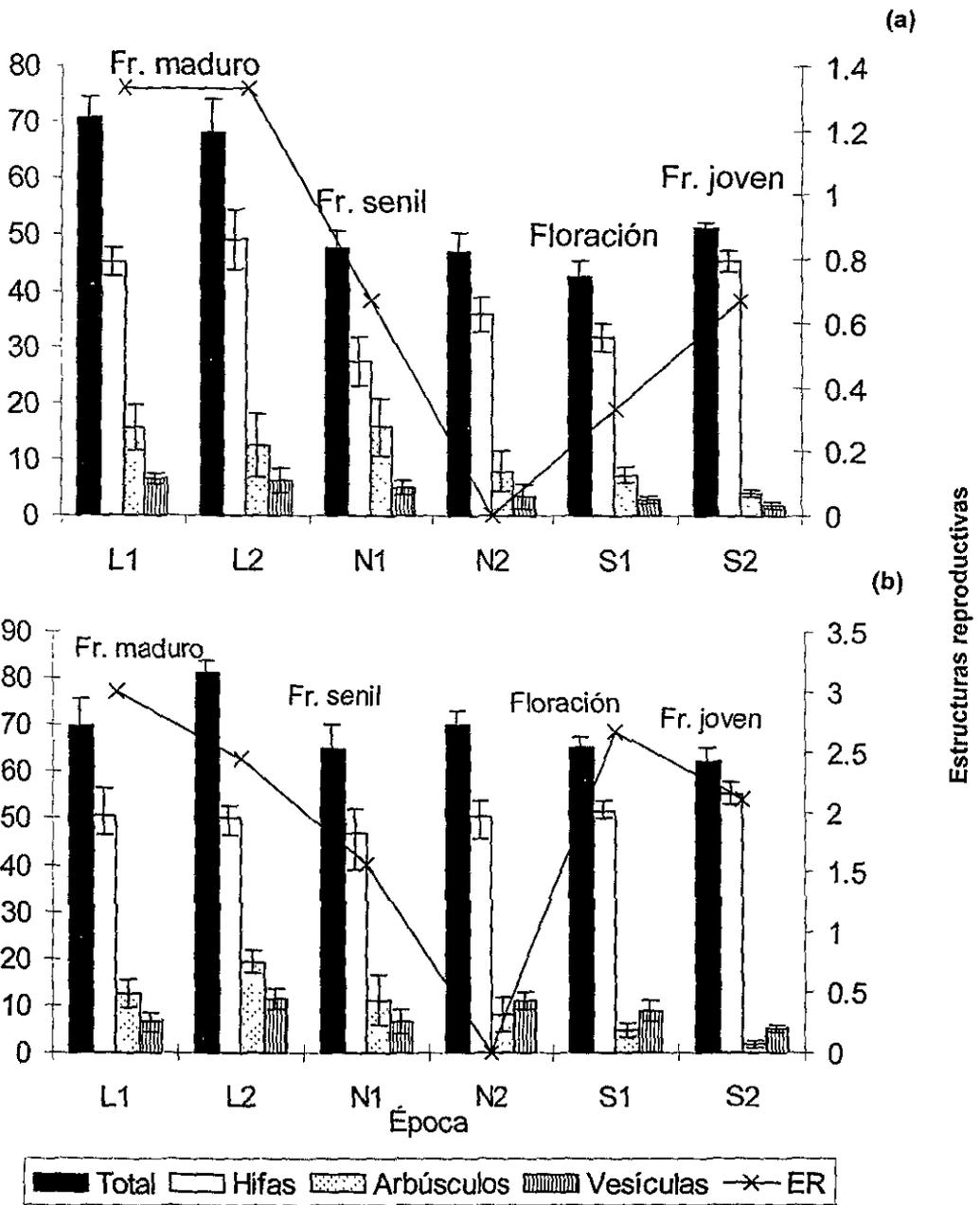


Figura 14. Fenogramas de las estructuras reproductivas (ER) de *A. mexicanum* y las estructuras reproductivas en ambos microambientes en (a) selva y (b) claro a través del tiempo (L= lluvias, N= nortes = secas, Fr= frutos).

Tabla 4. Valores de R para las pruebas de correlación de Spearman entre las estructuras fúngicas y las estructuras reproductivas para cada microambiente (SI=selva y CI=claro, nivel de significancia *= $P < 0.05$).

Microambiente	Hifas	Arbúsculos	Vesículas	Col. Total
Selva	0.30*	-0.004	0.30*	0.27*
Claro	0.39*	0.15	0.21	0.41*

en la época de floración y cuando había frutos jóvenes. Los arbúsculos se presentaron con niveles altos de colonización durante los tres primeros muestreos, que era cuando las estructuras reproductivas estaban madurando y comenzaban a caer de la palma (Infrutescencia). En cuanto a las vesículas, estas tuvieron los valores más altos de colonización cuando los frutos estaban maduros, disminuyendo en la época de floración y cuando se observaron frutos jóvenes (S1 y S2) (Fig. 14b).

Se determinó que existió correlación solamente entre la colonización total y las hifas con las estructuras reproductivas (Tabla 4).

7 DISCUSIÓN

7.1. Dinámica de la colonización.

La dinámica de la vegetación en las selvas húmedas tropicales se debe fundamentalmente a la formación de claros (Sousa 1984), los cuales originan cambios en las condiciones microambientales que modifican la abundancia y diversidad de las especies (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995).

Los disturbios pueden alterar las interacciones bióticas que ocurren en el suelo, como en el caso de las interacciones de los hongos micorrizógenos al afectar el potencial de inóculo (Allen y Allen 1990). Janos (1980a) menciona que después de un disturbio de gran intensidad, las primeras especies en aparecer son especies que no tienen la interacción con el hongo (no micótrofas), estableciéndose posteriormente especies que pueden o no estar micorrizadas (micótrofas facultativas) y por último las especies que se establecen permanentemente y que necesitan de la micorriza en forma obligada. En el caso de La Selva de "Los Tuxtlas", podemos señalar que *Astrocaryum mexicanum* es una especie tolerante y resiste la apertura de claros, por lo que es interesante analizar el por qué ocurre un incremento en los porcentajes de colonización.

Se observó en este trabajo que los mayores porcentajes de colonización en *A. mexicanum* fueron en la época de lluvias (septiembre 1996); éstos pueden deberse a que se ha reportado con anterioridad que la mayor abundancia de esporas ocurre en la temporada seca (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999), lo que permite suponer que durante las lluvias se inicia su germinación y posteriormente la colonización a nuevas raíces (Gavito y Varela 1993).

Las diferencias en las condiciones microambientales entre ambos microambientes afectan el desarrollo de la palma (Martínez-Ramos 1994) y pueden afectar también los niveles de colonización sobre su huésped. En el caso de la temperatura, se encontró que a nivel del suelo los sitios de selva variaron en promedio de 18 a 21°C, pudiendo alcanzar máximo de 24° C. Los más altos niveles de colonización se han reportado que se

presentan con temperaturas alrededor de los 30°C, incrementándose en un 15% la colonización (Gray y Gerdemann 1969).

Otro factor que posiblemente está involucrado en la mayor colonización en los claros, es que en estos sitios se observó una mayor cantidad de raíces finas con respecto a la selva (obs. pers.), lo cual ocurre como una respuesta a la perturbación en los primeros centímetros de la superficie del suelo. Para la selva en general se ha observado que en los primeros 20 cm hay una mayor producción de raíces finas (Sánchez-Gallén y Álvarez-Sánchez 1995), lo cual puede permitir a las plantas tener una mayor superficie de colonización para el hongo.

Allen *et al.* (1998) por su parte no encontraron diferencias en los niveles de colonización tanto en sitios abiertos como bajo el dosel en una selva estacional, aunque los muestreos se realizaron solamente durante la época de lluvias, cuando las condiciones microambientales parecen no repercutir en los niveles de colonización.

Es importante señalar que *A. mexicanum* tiene una raíz con pocas raíces finas con diámetros mayores a 0.5 mm, poco abundantes y con ausencia de pelos radicales como en la mayoría de las palmas (Tomlison 1990), la cual puede ser considerada de tipo magnoloide y que por lo tanto es susceptible de tener altos niveles de colonización micorrízica en ambos microambientes de la selva (Baylis 1975).

La disponibilidad de nutrimentos es también otro factor que está influyendo en los niveles de colonización por hongos micorrizógenos (Johnson *et al.* 1992). La disponibilidad del fósforo en el caso de "Los Tuxtlas" tiene valores muy bajos (Flores-Delgadillo *et al.* 1999). Estos autores determinaron que la retención del fósforo en la selva de "Los Tuxtlas" tiene valores desde 5 hasta 96%, por lo que con dichos valores altos en la retención del fósforo en la selva la asociación juega un papel importante en el sistema favoreciendo la absorción de este nutrimento.

Las hifas tienen como función principal iniciar la colonización, extender la red hifal y, últimamente, se les ha encontrado también participando en el intercambio de nutrimentos (Harrison 1997). Los porcentajes de colonización por hifas en ambos ambientes fueron altos en la selva (40% en promedio) y los claros (50%) y hacia la época de secas fue cuando se registraron los porcentajes más altos, lo cual ha coincidido con observaciones en otros sitios (Smith 1993 y Harrison 1997). En primer lugar la mayor

colonización por hifas se relaciona con el hecho de que es la estructura fúngica más abundante y, a comparación de las vesículas y los arbuscúlos, no presentaron un decremento significativo a lo largo del tiempo, sino que mantuvieron sus porcentajes.

También debe mencionarse que dicho incremento en la época de secas podría estar relacionado con los costos energéticos que implica la asociación simbiótica, ya que durante la época de secas también se encontraron las únicas esporas intraradiculares y se ha reportado que durante dicha estación ocurren los mayores picos de esporulación en "Los Tuxtlas" (Guadarrama 1999). Al disminuir los niveles de colonización por vesículas y arbuscúlos, el hongo puede invertir en las estructuras reproductivas como son las esporas, y de alguna manera las hifas sirven como estructuras de intercambio de nutrimentos (Harrison 1997).

En el caso de la colonización de arbuscúlos, a diferencia de todas las demás estructuras, los mayores porcentajes se encontraron en los sitios de selva. Los arbuscúlos pueden tener un papel más importante en la selva madura que en los claros, ya que aparentemente la competencia en este microambiente puede ser mayor por recursos (Lewis y Tanner 2000) como lo son la luz y los nutrimentos; en éstos sitios la palma tiene mayores recursos limitantes en comparación con el dosel abierto, donde los individuos de ésta especie tienen un mejor desarrollo (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). Así, la colonización por arbuscúlos puede favorecer a la toma de nutrimentos amortiguando la competencia por los mismos. También se ha encontrado que en algunas selvas como en "La Selva" en Costa Rica, la disponibilidad de fósforo y nitrógeno puede ser mayor en los claros que en la selva madura (Denslow *et al.* 1998).

Las vesículas registraron mayores niveles de colonización en los claros que en la selva con dosel cerrado. Como se mencionó anteriormente la función de estas estructuras es el almacenamiento de nutrimentos (Harrison 1997). Al encontrarse los mayores porcentajes en los claros, de alguna manera los individuos que crecen en este microambiente tendrían la posibilidad de un mayor almacenamiento de nutrimentos con respecto a los sitios de selva madura, ya que se ha reportado que en los claros se puede presentar una mayor cantidad de nutrimentos disponibles (Denslow *et al.* 1998), además de que existen más picos de disponibilidad de nutrimentos con respecto a lugares con el dosel cerrado (Vitousek y Denslow 1986).

A. mexicanum tiene un mejor desarrollo en los claros ya que incrementa su altura, capacidad reproductiva, número de hojas, área foliar y tasa fotosintética (Piñero *et al.* 1982); ello genera un incremento en los niveles de carbohidratos producidos, los cuales son un recurso importante utilizado por el hongo (Smith y Read 1997). De ésta forma el mantenimiento tanto fisiológico como nutritivo del hongo se ve sustentado por el aumento en la capacidad fotosintética de la planta.

Al igual que ocurren cambios en la vegetación por la apertura de claros (Bazzas 1984), podemos decir que existen también cambios en la micorrizósfera de un sitio no perturbado a uno perturbado, tanto en la composición de esporas como en los niveles ó porcentajes de colonización (Janos 1980a). En "Los Tuxtías" la alta diversidad de especies vegetales (Ibarra-Manríquez 1985) genera un mosaico heterogéneo, el cual también debería existir para las asociaciones micorrízicas, ya que tanto la fisiología como las condiciones nutricionales bajo las cuales se desarrollan (Habte y Manjunath 1991) provoca que las especies requieran más o menos de está asociación, dependiendo de su historia de vida (Martínez-Ramos 1994).

Con respecto a las diferencias que hay entre sitios del mismo microambiente como en el caso de la selva, solo se encontraron diferencias entre épocas climáticas, siendo la época de lluvias diferente con respecto a las de nortes y secas tanto para cada una las estructuras fúngicas como para la colonización total. Esto podría indicar que la estacionalidad que se observó se relaciona con procesos que mantienen al hongo, como la germinación de esporas y su posterior colonización en las lluvias. Por otra parte, en esta época la hojarasca en descomposición tiene altos niveles de macronutrientos (Alvarez-Sánchez y Becerra 1996) y es posible por ello que se incremente su disponibilidad para la planta; sin embargo se han realizado trabajos en los que se ha demostrado que no hay una relación entre la materia orgánica y la infección micorrízica (Mohankumar y Mahadevan 1998), pero la alta producción de hojarasca y su descomposición pueden hacer que la asociación sea importante en sitios con selva madura. Estudios más detallados son necesarios en este campo.

Otro factor que puede estar influyendo la colonización en los sitios de selva es la competencia, principalmente por N y P (Conell 1990). Esta competencia ocurre en el estadio adulto y no sólo en el establecimiento de plántulas (Allen y Allen 1984,1990).

Según Janos (1980b), la competencia tanto por luz como por nutrimentos en el suelo podrían explicar la mayor importancia que tienen los arbúsculos en estos sitios.

Asimismo, en el sotobosque de la selva *A. mexicanum* funciona como una trampa natural reteniendo altas cantidades de hojarasca la cual se descompone *in situ* (Alvarez y Guevara 1999). Los nutrimentos que se liberan como resultado de esta descomposición y que luego del flujo caulinar se integran al suelo principalmente en la base del sistema radicular de la palma (Alvarez-Sánchez y León-Rico, datos no publicados), podrían ser rápidamente asimilados por medio de las hifas extracelulares.

En los claros hubo heterogeneidad en la colonización debido a las diferentes características de éstos sitios como son: tamaño, edad, las especies que crecen ahí y la distribución de nutrimentos dentro del claro (Vitousek y Dauslow 1986). En éste trabajo, se encontraron diferencias solamente para la colonización total y para el caso de los arbúsculos entre épocas y en la interacción sitio-época.

Las diferencias en la colonización total entre épocas pueden ser explicadas por la germinación de las esporas que ocurre después de la época de secas y la colonización posterior que ocurre con mayor disponibilidad de agua. Las diferencias en los arbúsculos para la interacción entre época-sitio, podrían indicar que los requerimientos nutricionales y el intercambio de nutrimentos (Harrison 1997) tienen como punto de coincidencia la mayor humedad en el sustrato que se registra durante las lluvias.

7.2 Dinámica de colonización asociada a la fenología reproductiva de *Astrocaryum mexicanum*.

Hasta la fecha se han realizado muy pocos estudios en los que se observe si existe una relación entre las estructuras fúngicas con las estructuras reproductivas de las plantas (flores y frutos). La mayoría de estos trabajos se han realizado con especies anuales (Sigüenza *et al.* 1996 y Gavito y Varela 1993), en los cuales no se han observado patrones o correlaciones entre la colonización total o de algunas estructuras fúngicas, con la floración y/o fructificación.

En el presente trabajo los mayores porcentajes de colonización, en ambos microambientes, coincidieron con el momento en que los frutos estaban madurando durante la época de lluvias (septiembre de 1996); la maduración tiene una duración de 3 a 6 meses y por lo general ocurre después de abril (Martínez-Ramos 1997).

En cuanto a la colonización de los arbuscúlos con respecto a las infrutescencias, a pesar de no hubo una correlación se encontraron los porcentajes más altos para ambos microambientes durante la maduración de los frutos. Como se ha mencionado, los arbuscúlos son estructuras de intercambio de nutrimentos (Harrison 1997), por lo que es posible que durante época de lluvias el papel de los arbuscúlos sea más importante, aunque el análisis de correlación no fue significativo para ambos microambientes. Su tiempo de vida también puede influir, ya que es relativamente corto (Harrison 1997, Harley y Smith 1983). Para los sitios de selva la producción de frutos fue menor pero fue mayor el porcentaje de arbuscúlos, lo que podría indicar que por las condiciones microambientales de la selva la incorporación de los nutrimentos es mucho mayor que en los claros.

Las vesículas se relacionaron con la fructificación sólo en los sitios de selva, ocurriendo los porcentajes más altos durante la maduración de los frutos y en ausencia de estos. Esto indica que de alguna manera los recursos son altos y se pueden almacenar y producir más vesículas (Harrison 1997).

Los mayores porcentajes de colonización de hifas se observaron tanto durante la producción como en la maduración de los frutos para los dos microambientes. La

floración en esta especie se presenta en la temporada seca (Martínez-Ramos 1997), en la cual las otras estructuras bajan su dinámica de colonización, por lo que las hifas podrían llegar a mantener las diferentes funciones de las otras estructuras fúngicas (Harrison 1997), o tal vez la floración no necesita de tantos nutrimentos en comparación con la maduración de frutos. En general, en esta especie la necesidad energética para la producción de frutos es del 35% en comparación con el gasto energético para las hojas que es hasta del 60% (Piñero *et al.* 1985), por lo que la asignación de recursos podría estar más relacionada con la producción de hojas que de frutos, ya que al encontrarse principalmente bajo el dosel, la captación de luz es más crítica en los sitios de selva que en los claros.

8. CONCLUSIONES

Astrocaryum mexicanum tuvo en los claros los porcentajes de colonización más altos en sus raíces con respecto a los sitios de selva. Se considera que ello podría estar estimulado por la mayor disponibilidad de nutrimentos en estos sitios. Los cambios drásticos en las condiciones microambientales en los claros favorecen el desarrollo de *A. mexicanum*, cuyos individuos en general en éstos sitios producen más follaje y por lo tanto carbohidratos que pueden incrementar el abastecimiento del hongo micorrizógeno dentro de la raíz y con ello aumentar su colonización.

Por otro lado, los porcentajes de hifas y vesículas fueron mayores en los claros, mientras que los arbusculos se encontraron en cantidades mayores en la selva. En el primer caso, aparentemente es para un mayor almacenaje de recursos, mientras que en el segundo, por las mayores presiones competitivas que existen en la selva con dosel cerrado.

Los mayores porcentajes de colonización se presentaron en la época de lluvias, seguido de los nortes y la temporada seca. Esto es consecuencia de la alta esporulación que existe en la temporada seca, de tal manera que las condiciones favorables durante las lluvias promueven el crecimiento del hongo. Las estructuras fúngicas siguieron ese mismo patrón, sólo que las hifas tuvieron el mayor porcentaje en secas; ello permite al hongo mantener la asociación aunque disminuya la producción de las otras estructuras.

Las diferencias que se observaron en la selva bajo dosel tanto para la colonización total como para las estructuras, se relacionaron con las características ambientales de las épocas de muestreo; en el caso de los claros las diferencias solamente se registraron en la colonización total.

Las correlaciones entre estructuras fúngicas dentro de la raíz (hifas, vesículas y colonización total) con la presencia de estructuras reproductivas de *A. mexicanum* (flores y frutos) fueron significativas para los sitios de selva. En los claros existió correlación entre hifas y la colonización total con la presencia de estructuras reproductivas de la planta. Se considera que esto es consecuencia de la breve disponibilidad de recursos en el suelo, a la cual la palma micorrizada responde rápidamente asignando los recursos asimilados a la producción de dichas estructuras.

Contrariamente a lo esperado, los arbusculos (estructuras de intercambio de nutrimentos) no presentaron correlación con los microambientes ni con las épocas de muestreo.

LITERATURA CITADA

Allen, B. E. y M. F. Allen. 1984. Competition between plant of different successional state: mycorrhizae regulation. *Canadian Journal of Botany* 62: 2625-2629.

Allen, B. E. y M. F. Allen. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. Pp. 366-384. En: Grace, J.B. y D. Tilman (eds.). *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, Londres.

Allen, B. E., E. Rincon, M. F. Allen. A. Pérez-Jimenez y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30 (2): 261-274.

Alvarez-Sánchez F. J. y R. Becerra. 1996. Leaf Decomposition in a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 28: 657-667.

Alvarez-Sánchez F. J. y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Arecaceae) in a tropical rain forest. *Biotropica* 31: 89-92.

Baylis, G. T. S. 1975. The Magnolioid Mycorrhiza and Mycotrophy in Root Systems Derived from it. Pp. 373-389. En: Sanders E., B. Mosse (eds.). *Endomycorrhizas*. Academic Press, Londres.

Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanez C. Pp. 256-293 (eds.). *Physiological ecology of plant of the wet tropics*. Dr. W. Junk Publication . La Haya.

Bazzaz, F.A. y P. M. Wayne. 1994. Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. Pp. 349-390. En: Caldwell M. N. y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in plants. Ecophysiological process above and belowground*. Academic Press, San Diego.

Bongers, F., J. Pompa, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structural and Floristic composition of the lowland rain forest of Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.

Brokaw, 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. Pp: 53-69 En: Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.

Búrquez, A.J. Sarukhán y A.L. Pedroza. 1987. Floral biology of a primary rain

forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanic Journal Linea Society* 94: 407-419.

Calvo, I. L. M. *Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur de México*. Tesis de Doctorado. Fac. de Ciencias. UNAM.

Carrillo, L. 1998. *Estudio de la asociación micorrízica en tres especies de palmas nativas de la Península de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. UADY. Mérida.

Carrillo, L., R. Orellana y L. Varela. 2000. *Variación estacional en la densidad de esporas de hongos micorrizógenos de la rizosfera de tres palmas yucatanenses*. p.p 39-46. En: Alarcón A. y R Ferrera-Cerrato (eds.) *Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi Prensa México. México.

Conell, J. H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. . P.p. 9-26. En: Crace J.B., D. Tilman (eds.) *Perspectives an plant competition*. Academic Press, Londres

Creighton, M. J., S. Rajapakse y R.K. Garber. 1986. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in Vegetable Crops. *Hort Science* 21: 974-984

Cuenca, G. y M. Lovera. 1991. Vesicular-arbuscular micorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana. Venezuela. *Canadian Journal of Botanical* 70: 73-79.

Denslow, J., A. Ellison y R. Sanford. 1998. Treefall gap size effects on above and belowground processes in a tropical wet forest. *Journal of ecology* 86: 597-609.

Diem, H. G., I. Gueye, V. Gianinazzi-Pearson, J: A. Fortin y Y. R. Dommergues. 1981. Ecology of VA mycorrhizae in the tropics: the semi-arid zone of Senegal. *Acta Ecologica* 2 (16): 53-62.

Fetcher, N., S. F. Oberbauer, R. B. Strain y R. Gilbert. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29: 145-155.

Fischer, R. C., D. Janos, D Perry, R. Linderman y P. So 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica* 26 : 369-377.

Flores-Delgado, L. I. Sommer-Cervantes, J.R. Alcalá-Martínez y J. Álvarez-Sánchez. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 81-88.

García-Aguirre, M. C. 1988. *Landscape ecological approach for forest conservation. A case study in Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Maestría. International Institute for Aerospace Survey and Earth Science, Enschede, Holanda.

García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Ofset-Larios, México D.F. 71 p.p.

Gavito, E. M y L. Varela. 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Enviroments* 45: 275-282.

González E., R. Dirzo y R. Vogth 1997(eds) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México. D.F. México .

Gray, L. E. y J.W. Gerdermann 1969. Uptake of phosphorus-32 by vesicular-arbuscularmycorrhizae. *Plant and Soil* 30: 415-421.

Guadarrama M. P. 1998. *Influencia de la colonización micorrízica en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas de una selva húmeda tropical bajo condiciones de competencia* . Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM.

Guadarrama P., M. Ruedas e I. Sánchez-Gallén. 1998. *Micorrización arbuscular en Chamaedora tepejilote Liebm*. En: II Symposium Nacional de la Simbiosis Micorrízica. pp 25. Universidad de Colima

Guadarrama, P. y F.J. Alvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8: 267-270.

Harley, J. L. y S.E. Smith. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Londres. 483 pp.

Habte, M. y A. Manjunath. 1991. Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1: 3-12.

Hayman, D. S. 1974. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VI. Effect of light and temperature. *New Phytologist* 73:71-80.

Harrison, M. 1997. The arbuscular mycorrhizal symbiosis an: underground association. *Elsevier Science* 2 (2): 54-60.

Hetrick, B. A., G. Wilson y T. Tood. 1991. Relationships of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany* 8: 1524-1528.

Hilty, L. S. 1980 Flowering and fruiting in a premontane rain forest in Pacific Columbia. *Biotropica* 12: 292-306

Ibarra-Manríquez, G. 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas*. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. Pp 124-129. En: González E., R. Dirzo y R. Vogth (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México. D.F. México.

Janos, D. P. 1977. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect the growth of *Bactris gasipaes*. *Príncipes* 21: 12-18.

Janos, D. P. 1980a. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.

Janos, P. D. 1980b. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.

Janos, D. P. 1983. Tropical mycorrhizae, nutrient cycles and plant growth. Pp. 327-345. En: Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick. (eds.). *Tropical rain forest: Ecology and management*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Johnson, N. C., D. Tilman, y D.A. Wedin. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73: 2034-2042

Lewis, S. L. y E. V. J. Tanner. 2000. Effects of above-and belowground competition and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 81: 2525-2538

Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. Pp. 31-69 Gómez-Pompa A., Vázquez-Yanes C., Del Amo S. y Butana C.A. (eds). En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Continental México, D.F.

Manjunath, A., y M. Habte. 1991. Relationship between mycorrhizal dependency and rate variables associated with P uptake, utilization and growth. *Communication Soil Science Plant Anal* 22: 1423-1437.

Marschner, H. y B. Dell. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant*

and Soil 159: 89-102.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas perennifolias. Pp. 191-239. En: Gómez-Pompa, A y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selva altas en Veracruz, México* Vol II. Alhambra, México.

Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas rain forest. Pp. 293-313. En: Davy D.J., M.J Hutchings y A.R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.

Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.

Martínez-Ramos, M. 1997. Historia natural de las especies: *Astrocaryum mexicanum*. Pp: 92-100. En: González S.E., R. Dirzo y R. C. Voght (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México. D.F. México.

McGonigle, T. P., M. H. Miller, D. G. Evans, G. L. Fairchild y J. A. Swan. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. *New Phytologist* 115: 495-501.

Miranda, F. y Hernández X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su descripción . *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-72.

Monhankumar, V. y A. Mahadevan. 1988. Vesicular-Arbuscular (VA) Mycorrhizal Distribution with respect to organic matter content of the soil in a tropical forest. *Tropical Ecology* 29: 55-62.

Morton J. B. 1990. Evolutionary relationships among arbuscular mycorrhizal fungi in the Endogonaceae. *Mycologia* 82: 192-207.

Pedroza, V. A. L. 1982. *Biología floral de Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae). Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Phillips, J. M. y D. S. Hayman. 1970. Improve procedures for clearing roots staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transaction of British Mycological Society* 55: 159-161.

Piñero, D. J. Sarukhán y P. Alberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 473-481.

Piñero, D. M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991

Piñero, D. M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Álvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1985. Demographic Studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in Understanding Community Dynamics. *Principes* 30 (3): 108-116.

Pirozynski, K.A. y Dalpé Y. 1989. Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. En *Symbiosis* 7: 1-36.

Pocock, K y J. G. Duck. 1985. On the occurrence of branched and smaller rhizoid in British hepatics: their relationship with the substrat in and association with fungi. *New Phytologist* 99: 281-304.

Purata, S. 1986. Floristic and structural chances during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257-276.

Rathcke, B. J. y Lacey E. P. 1985. Phenologi and patterns of terrestrial plant. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-204.

Redhead, J. F. 1968. Mycorrhizal associations in some nigerian forest trees. *Transaction of British Mycological Society* 51: 377-387.

Sánchez, G. I y J. Alvarez-Sánchez. 1995. Root productivity in a lowland tropical rain forest in Mexico. *Vegetatio* 123: 109-115.

Sánchez-Gallén, I. 1999. *Efecto de la luz, de la micorrización y de los nutrientes en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas con historias de vida contrastantes en una selva húmeda*. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM.

Sánchez-Gallén, I. y Guadarrama P. 2000. *Influencia de la micorriza arbuscular en el crecimiento de plántulas de la selva húmeda tropical de Los Tuxtlas, Veracruz*. p.p

69-77. En: Alarcón A. y R Ferrera-Cerrato (eds.). *Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi Prensa México. México.

Sanders, E. F. y N. A. Sheikh. 1983. The development of vesicular-arbuscular mycorrhiza infection in plant root systems. *Plant and Soil* 71: 223-246.

Sanni, S. O. 1976. Vesicular-arbuscular mycorrhizal in some Nigeria Soul and their effect the growth of cowpea (*Vigna unguiculata*), tomato (*Lycopersicon esculentum*) and maize (*Zea mays*). *New Phytologist*. 77: 667-671.

Schenk, N. C. y Y. Pérez. 1990. *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. INVAM, Gainesville. 286 pp.

Singüenza, C. I. Espejel y E. B. Allen. 1996. Seasonality of micorrizas in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 6: 151-157.

Siqueira O., M. Carneiro, N. Curi, S. da Silva Rosado, C. Davide. 1988. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241-252.

Smith, S. E. 1993. Transport at the mycorrhizal interface. *Mycorrhiza* 5: 1-3.

Smith S. E. y D. J. Read. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego. 605 pp.

Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. Pp. 7-23. En: González E., R. Dirzo y R. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México D.F.

Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.

St. John T. V. 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Bayli's hypothesis with tropical tress. *New Phytologist* 84: 483-487.

Tomlison, P. B. 1990. The root. Pp. 281-301 En: Tomlison P. B. (eds.). *The structural biology of palms*. Oxford, Clarendon.

Vázquez-Yanez, C. y A. Orozco-Segovia. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifoli*, *Heliocarpus donnell smithii* y *Piper auritum*. Pp. 241-253 En: Gómez-Pompa, A y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selva altas en Veracruz, México* Vol II. Alhambra, México.

Vázquez-Yanez, C. y A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and response to gaps. Pp. 209-236. En: Cadwell, M. N. y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*. Academic Press, San Diego.

Vite-González, F. 1985. *La estrategia de asignación de energía de **Astrocaryum mexicanum***. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.

Vitousek, P.M. y P. A. Matson. 1985. Disturbance, nitrogen availability and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360-1376.

Vitousek, M. P. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey 177-208 pp.