



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de los hongos micorrizógenos
arbusculares (HMA) en el crecimiento y
supervivencia del plántulas de especies
persistentes en el borde de una selva
tropical húmeda

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(RESTAURACIÓN ECOLÓGICA)

P R E S E N T A

JUAN CARLOS PEÑA BECERRIL

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ
SÁNCHEZ

u: 349415



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

MÉXICO, D. F.

OCTUBRE 2005



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.



Remito a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Juan Carlos Peña Becerril
FECHA: 27- Octubre - 2005
FIRMA: Juan Carlos Peña B.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de julio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **PEÑA BECERRIL JUAN CARLOS** con número de cuenta **94150117** con la tesis titulada: **Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies persistentes en el borde de una selva tropical húmeda**, bajo la dirección del(a) Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez.

Presidente:	Dr. Ronald Ferrera Cerrato
Vocal:	Dra. Silke Cram Heydrich
Secretario:	Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez
Suplente:	Dra. Ma. del Consuelo Bonfil Sanders
Suplente:	Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 20 de octubre del 2005.


Dr. Juan Nájera Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto DGAPA PAPIIT-UNAM-IN-205599.

Al proyecto Semarnat-CONACYT 2002-c01-668.

A la Fundación Packard por el apoyo económico otorgado para la realización de este proyecto.

A la Maestría en Ciencias Biológicas (con orientación en Restauración Ecológica), en particular al Comité Académico y a la Coordinadora M. en C. Julia Carabias y a Georgina García, por el apoyo otorgado para la realización de este proyecto.

Al Dr. Javier Álvarez por haberme aceptado en su grupo de trabajo para la realización de este proyecto y con él cursar el programa de Maestría en Ciencias Biológicas con orientación en Restauración Ecológica.

A los integrantes del jurado, Dr. Ronald Ferrera Cerrato, Dra. Silke Cram Heydrich, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, Dra. Ma. del Consuelo Bonfil Sanders y al Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez.

Un especial agradecimiento al grupo de Ecología del Suelo (Dulce María, Oswaldo, Ernesto, Ana y Lizbeth) del Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias por todo el apoyo brindado para la realización de este proyecto de investigación. Igualmente a aquellos amigos

(Gustavo, Iván, Juan M. y Lorena) que en alguna ocasión ayudaron en el desarrollo del proyecto.

A Lupita Barajas, Patricia Guadarrama e Irene Sánchez por el apoyo en la parte estadística de este trabajo.

Finalmente, a Braulio Gómez por su ayuda en el trabajo de campo y a las autoridades y personal de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades otorgadas.

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	2
2.1. El bosque tropical	2
2.2. Vegetación	2
2.3. Deforestación	3
2.4. Fragmentación	4
2.5. Efecto de borde	4
2.6. La Restauración Ecológica	5
2.7. Las Micorrizas	7
2.8. Los HMA en los ecosistemas tropicales	9
2.9. Micorrizas en la restauración ecológica	10
3. PROBLEMÁTICA	11
4. ANTECEDENTES	12
5. OBJETIVOS	13
5.1. Objetivo general	13
5.2. Objetivos particulares	13
6. HIPÓTESIS	14
7. ZONA DE ESTUDIO	15
7.1. Ubicación	15
7.2. Clima	15
7.3. Suelo	16
7.4. Vegetación	17
7.5. Situación actual	17
8. ESPECIES	19
8.1. <i>Coccoloba hondurensis</i> Lond.	19

8.2. <i>Ficus insipida</i> Willd.	19
8.3. <i>Nectandra ambigens</i> (Blake) C. K. Allen	20
9. MATERIAL Y MÉTODOS	22
9.1. Germinación	22
9.2. Sustrato	22
9.3. Trasplante e inoculación	22
9.4. Selección de la zona de borde	23
9.5. Trasplante a campo	23
9.6. Cosecha y medición de parámetros	25
9.7. Porcentaje de colonización	26
9.8. Análisis estadístico	27
9.9. Diagrama de flujo del método	28
10. RESULTADOS	29
10.1. Supervivencia	29
10.2. Altura y diámetro del tallo	32
10.3. Peso seco total	37
10.4. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb)	37
10.5. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa)	42
10.6. Proporción raíz-vástago (R/V)	42
10.7. Área foliar (AF)	47
10.8. Proporción de área foliar (PAF)	47
10.9. Área foliar específica (AFE)	52
10.10. Tasa de asimilación neta (TAN)	52
10.11. Colonización micorrízica	57
10.11.1. Colonización inicial	57
10.11.2. Colonización final	59
11. DISCUSIÓN	62
11.1. Respuesta a la colonización por HMA	62
11.2. Respuestas de crecimiento en la transición selva-potrero	64
11.3. Establecimiento y regeneración	66
11.3.1. Lineamientos generales para la restauración ecológica en la zona	67

12. CONCLUSIONES	70
13. Literatura consultada	71
Apéndice 1.	80

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla 1. Número de plantas por tratamiento para cada especie.	22
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.	15
Figura 2. Localización de los cuadros experimentales.	23
Figura 3. Esquema de la disposición de las plantas de cada tratamiento por especie en cada transectos en el interior de la selva y la zona de potrero.	24
Figura 4. Distancia entre plantas en cada cuadrante experimental.	24
Figura 5. Supervivencia de las especies a través del tiempo.	29
Figura 6. Supervivencia de las especies en la transición selva-potrero en el mes de julio.	30
Figura 7. Comparación de la supervivencia de los tratamientos cada especie a través del tiempo.	31
Figura 8. Altura de las especies y sus tratamientos en el tiempo.	33
Figura 9. Diámetro del tallo de las especies y sus tratamientos en el tiempo.	34
Figura 10. Altura de las especies en la transición selva-potrero.	35
Figura 11. Diámetro del tallo de las especies en la transición selva-potrero.	36
Figura 12. Peso seco total (PST) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	38
Figura 13. Peso seco total (PST) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	39
Figura 14. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	40
Figura 15. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	41
Figura 16. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	43

Figura 17. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	44
Figura 18. Proporción raíz-vástago (R/V) de las plantas en los distintos tratamientos por especie	45
Figura 19. Proporción raíz-vástago (R/V) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	46
Figura 20. Área foliar (AF) de las plantas en las distintas especies por especie.	48
Figura 21. Área foliar (AF) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	49
Figura 22. Proporción de área foliar (PAF) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	50
Figura 23. Proporción de área foliar (PAF) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	51
Figura 24. Área foliar específica (AFE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	53
Figura 25. Área foliar específica (AFE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	54
Figura 26. Tasa de asimilación neta (TAN) de las plantas en los distintos tratamientos por especie.	55
Figura 27. Tasa de asimilación neta (TAN) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero.	56
Figura 28. Porcentaje de colonización inicial en las tres especies.	58
Figura 29. Porcentaje de colonización final por diferentes estructuras de HMA en las especies en sus diferentes tratamientos en las tres especies.	60
Figura 30. Porcentaje de colonización final por diferentes estructuras de HMA en las especies del interior de la selva y potrero	61

1. RESUMEN

Las actividades ganaderas y agrícolas, la principal causa de la pérdida de la vegetación en los ecosistemas tropicales, han provocado la fragmentación del paisaje, que es uno de los rasgos más comunes del deterioro de estos ecosistemas. La restauración ecológica, cuyo objetivo principal es el de acelerar los procesos sucesionales y recuperar la estructura y función que el sistema tenía antes del disturbio puede permitir la recuperación de estos sitios. Para ello, una herramienta importante puede ser el uso de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), ya que influyen en la supervivencia y en el crecimiento (producción de biomasa) de las especies, y pueden afectar la habilidad competitiva de las plantas. El objetivo principal de esta investigación fue determinar si la inoculación con HMA nativos favorece el crecimiento y la supervivencia de especies persistentes de una selva tropical húmeda, en particular en una transición selva-potrero.

El diseño experimental consistió en la inoculación de plántulas de tres especies persistentes, *Coccoloba hondurensis* Lond. (Polygonaceae), *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) y *Nectandra ambigens* (Blake) C. K. Allen, (Lauraceae) bajo tres tratamientos: con esporas de HMA (E), esporas más raíces (ER) y sin HMA (M-). Las plántulas se trasplantaron a dos transectos (de 150 m x 10 m) perpendiculares a una zona de borde (selva-potrero abandonado) de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Cada uno de los transectos se dividió en 6 cuadros (de 25 x 10 m). En cada uno se transplantaron 5 repeticiones para cada tratamiento por especie, distribuidas al azar. A partir de diciembre de 2003, mensualmente, se midieron la altura, el diámetro del tallo y la supervivencia por un periodo de seis meses. En julio de 2004 se cosecharon las plantas y se determinó el peso seco total, la proporción raíz-vástago (R/V), el área foliar (AF), la proporción de área foliar (PAF), el área foliar específica (AFE), la tasa de asimilación neta (TAN), la tasa relativa de crecimiento de la altura y del peso seco (TRCa y TRCb) y el porcentaje de colonización radical por HMA.

Los resultados mostraron que las especies presentaron una baja respuesta a la inoculación con HMA. *N. ambigens* registró diferencias entre tratamientos en mayor número de variables con respecto a las otras especies, como la proporción R/V, AFE, PST y TRCg; en estas dos últimas se observaron valores mayores de crecimiento en los tratamientos sin inóculo (M-). *C. hondurensis* mostró valores mayores en la tasa de asimilación neta (TAN) en el tratamiento con esporas, mientras que *F. insipida* obtuvo la mayor supervivencia en el tratamiento con doble inoculación (ER). La respuesta diferencial de las especies a la inoculación con HMA son atribuidas a sus rasgos de historia de vida. Todas las especies mostraron mayor crecimiento en la zona de potrero que en el interior de la selva, lo que se atribuye a las diferencias microambientales que se han reportado en la disponibilidad de la luz. Todas las especies registraron una supervivencia superior al 70%, sin embargo *F. insipida* mostró mayor mortalidad en el interior de la selva. A partir de los resultados obtenidos se recomienda el uso de estas especies en programas enfocados a la restauración de sistemas tropicales, sin embargo, en *N. ambigens* y *C. hondurensis* no sería necesaria la inoculación con HMA.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. El bosque tropical

Los bosques tropicales son uno de los biomas terrestres más prominentes en la tierra, y se estima tiene una cobertura original de 1.4 billones de hectáreas (Dirzo, 2001). Éstas generalmente se presentan en las regiones entre el trópico de Cáncer y de Capricornio, en áreas con precipitación relativamente alta (Vickery, 1984).

Las regiones del bosque tropical están caracterizadas por una relativa constancia en la temperatura, pero puede existir variación en la precipitación total anual de 1 a 8 m y en la duración y severidad de la estación seca. La mayoría de las regiones tropicales, incluso las húmedas, exhiben estaciones secas durante las cuales algunos de los meses reciben menos de 100 mm de precipitación (Dirzo, 2001).

Estos sistemas han sido clasificados de diferentes formas, tomando en cuenta cada uno algunas de sus características principales; de esta manera se les ha llamado selva tropical húmeda (Richards, 1957) con base en factores biológicos y climáticos, o bien selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1994) con base en la fisonomía y en la fenología vegetal.

2.2. Vegetación

En estos bosques existe una gran variación en la riqueza de especies, debido a los cambios a lo largo de tres gradientes principales; la precipitación, la fertilidad del suelo y la altitud (Dirzo, 2001). Así se ha estimado que cerca de 170 000 especies, o dos terceras partes de las especies vegetales en la Tierra, se presentan en los bosques tropicales (Noble y Dirzo, 1997). En México, la riqueza de especies de la selva tropical está contenida en las familias Leguminosae, Moraceae, Lauraceae, Sapotaceae, y Rubiaceae, mientras que los géneros dominantes son *Ficus*, *Inga*, *Nectandra*, *Lonchocarpus*, *Pouteria*, y *Coccoloba*. Los mayores endemismos en México de la selva tropical están concentrados en áreas de alta precipitación, como en Los Tuxtlas (Veracruz), en el área de Tuxtepec (Oaxaca) y en el área del extremo sureste de Veracruz (Uxpanapa) y adyacente a Oaxaca (Chimalapa) (Wendt, 1993).

Las vegetación de la selva tropical húmeda recibe agua y calor de forma continua, en tanto que es poco probable que se presente una deficiencia de los nutrimentos del suelo debido al rápido reciclaje de la materia orgánica, sin embargo, el principal factor limitante para la vegetación es la luz, lo que afecta a las plantas de los estratos inferiores o sotobosque (Vickery, 1984).

La estructura de la selva y su fisonomía está dada por la combinación de distintas formas de vida. Así, la vegetación se ha dividido en varias categorías: los árboles con uno o algunos meristemos (por ejemplo las palmas), los arbustos, las herbáceas gigantes, los bejucos y las lianas y las epífitas (Dirzo, 2001).

El número de especies arbóreas que se encuentran en este tipo de vegetación es mayor que el encontrado en cualquier otro tipo de vegetación y por lo general cuenta con dos o tres estratos arbóreos. Los árboles del estrato superior alcanzan hasta 40 m de altura, mientras que los del estrato inferior tienen un promedio de 10 m. También difieren en su

forma, ya que los del estrato superior están distribuidos ampliamente y por lo tanto no compiten por la luz con los otros, logrando desarrollar copas altas y extendidas, mientras que los del estrato inferior tienen copas más pequeñas y de diversas formas, redondeadas o elongadas o bien forman una capa densa y compacta (Vickery, 1984).

En estos ecosistemas existen dos grandes grupos de especies, los cuales se pueden diferenciar ecológicamente de acuerdo a sus historias de vida en: tolerantes a la sombra (persistentes) y demandantes de luz (pioneras) (Martínez-Ramos, 1985). Las pioneras son aquellas que completan su ciclo de vida únicamente en los claros, desarrollándose en estos sitios desde el estadio de semilla; germinan estimulados por las condiciones de alta iluminación y/o altas temperaturas presentes. Presentan una velocidad de crecimiento mayor en comparación con los árboles persistentes (Martínez-Ramos 1994); este crecimiento se debe a sus tasas de fotosíntesis y respiración, relativamente altas dentro del rango encontrado para los árboles tropicales. Presentan una elevada producción de frutos o infrutescencias, cada uno con muchas semillas. El establecimiento de estas plántulas y su desarrollo al estadio juvenil es un periodo de alto riesgo de muerte, por lo que la supervivencia es favorecida en aquellos que presentan una germinación temprana, así como en los que alcanzan tallas grandes por medio de altas tasas de crecimiento (Martínez-Ramos, 1985). El ciclo de vida de las especies pioneras es corto, menor a 50 años y usualmente mueren de pie, con su copa y tronco fragmentándose paulatinamente (Martínez-Ramos, 1994).

Las especies persistentes (o tolerantes a la sombra) permanecen en la selva como plantas maduras por largos periodos de tiempo. Su ciclo de vida es largo, puede llegar a ser mayor de 100 años, alcanzando así el dosel más alto o emergente de la comunidad. Presentan menores tasas de crecimiento, así como reducidas tasas fotosintéticas y de respiración; se ha establecido que la fijación del carbono atmosférico se realiza a una velocidad seis veces menor que en las especies pioneras (Martínez-Ramos, 1985); por ello, necesitan décadas para alcanzar el estadio reproductivo. Los árboles persistentes producen una cantidad menor de semillas que las especies pioneras, por lo general son de dimensiones grandes y comúnmente germinan de forma rápida bajo condiciones de sombra, sin embargo, estudios recientes han demostrado que plantas catalogadas como persistentes también pueden presentar semillas pequeñas (Metcalf et al., 1998). Las plántulas de las especies persistentes pueden mantenerse vivas bajo condiciones restringidas de luz por periodos de tiempo que varían entre las especies (Martínez-Ramos, 1994).

2.3. Deforestación

La deforestación es la principal causa de la pérdida de la vegetación en los ecosistemas tropicales, lo que trae como consecuencia la pérdida de estos bosques e inevitablemente la fragmentación del hábitat, que es uno de los rasgos más comunes en los ecosistemas tropicales (Witmore, 1997). Las causas están directamente ligadas a los usos de la tierra por las áreas urbanas y rurales las cuales son influenciadas por factores económicos, sociales, culturales, institucionales y tecnológicos (Viana et al., 1997).

Se ha estimado que de las aproximadamente 3.54 billones de ha de las tierras forestales (alrededor de una tercera parte de la superficie terrestre), cerca de 150 millones de ha son plantaciones y 500 millones de están clasificadas como activamente manejadas para la obtención de bienes y servicios. Sin embargo, no se ha evaluado el área forestal afectada por las actividades humanas tales como los cultivos indígenas, la caza, la recolección, y el manejo indirecto, como el del régimen de fuego. (Noble y Dirzo, 1997). En general, el paisaje fragmentado producto de dichas actividades se encuentra caracterizado

predominantemente por pastizales para ranchos ganaderos o para campos agrícolas, además de la presencia de áreas para la extracción de diferentes productos, áreas abandonadas con crecimiento de vegetación secundaria y tierras con varios grados de degradación (Dirzo, 2001). La conversión del hábitat de la selva a tierras agrícolas y posteriormente a tierras degradadas es factor más importante en la presente crisis biológica; así, se ha estimado que los selvas tropicales están siendo destruidos en una proporción anual del 4% de su extensión (Dobson et al., 1997).

En general la pérdida de la selva tropical origina cuatro importantes problemas globales, que son la perturbación del movimiento natural del CO₂ a la atmósfera, el balance de agua, el ciclo de nutrimentos y la biodiversidad (Lüttge, 1997). Las áreas que han sido deforestadas y transformadas a tierras agrícolas presentan baja capacidad para la producción de materia orgánica (Medina, 1995).

La conservación de estos ecosistemas es un problema de grandes dimensiones, por su fragilidad, por el rápido cambio de uso del suelo (principalmente para agricultura y ganadería) y por su abandono en poco tiempo, que traen como consecuencia que estas comunidades estén sujetas a una deforestación extensiva y rápida. Bajo estas condiciones, la fragmentación de la selva puede constituir un problema desde la perspectiva de la conservación, ya que dichos fragmentos no representan la heterogeneidad ni la diversidad de los sistemas naturales aledaños (Lamb et al., 1997; Viana et al. 1997).

2.4. Fragmentación

Una abundante evidencia sugiere que la riqueza de especies se incrementa con el área del bosque, tanto en bosques tropicales lluviosos como en los estacionalmente secos (Simberloff, 1992). Sin embargo, la reducción en la cobertura de la selva está relacionada con el grado de fragmentación de la misma, por lo que una proporción considerable de los remanentes de la selva consisten en áreas fragmentadas de hábitat, más o menos aisladas una de la otra. En estos paisajes transformados se presenta pobreza de especies y pobreza en la diversidad de formas de vida (Dirzo, 2001).

Un acercamiento al estudio de la fragmentación del paisaje ha sido la relación especies-área de la teoría de biogeografía de islas (Simberloff, 1992), que predice que la biota de una isla tiende a aproximarse a un equilibrio dinámico en el número de especies. Las fuerzas que causan este equilibrio son la inmigración y la extinción. La reducción de la biodiversidad se presenta cuando un área continua de hábitat es fragmentada en pequeñas unidades. Cuando un área pequeña de determinado hábitat es preservada y mientras el paisaje de los alrededores es modificado, la riqueza de las especies del nuevo fragmento declinará a través del tiempo. Si se considera la relación existente entre el número de especies y el área, se concluye que la reducción del área (y por lo tanto de sus hábitats) da como resultado la fragmentación del paisaje derivando en la reducción de la diversidad que incluso puede llegar a la extinción de algunas especies según el grado de la fragmentación y la susceptibilidad de las especies a los cambios. Es por ello que la fragmentación ocasiona el incremento en el aislamiento así como una disminución de hábitats (Hill y Curran, 2001; Fahrig, 2003).

2.5. Efecto de borde

El efecto de borde consiste en cambios microclimáticos, que traen como consigo cambios en la estructura y composición de la vegetación, a lo largo del perímetro del

remanente de una selva (Fox et al., 1997). Sizer y Tanner (1999) han establecido que el borde afecta la dinámica de las comunidades vegetales, por ejemplo el reclutamiento y el crecimiento vegetal, ya que en la cercanía de éste las especies pioneras (o demandantes de luz) se ven favorecidas y la caída de árboles puede ocurrir con mayor frecuencia.

Según Didham y Lawton (1999), existen dos grupos de factores principales que determinan la extensión y la magnitud del efecto de borde en un fragmento de selva. El primero hace referencia a las influencias climáticas, mientras que el segundo corresponde a la estructura del borde, la cual influye también en la distancia de penetración del efecto de borde.

Turton y Freiburger (1997) mencionan que existen tres tipos de efecto de borde: el abiótico, el biológico directo y el biológico indirecto. El abiótico o físico incluye los cambios físicos en las condiciones del ambiente, como el viento, la variabilidad de la temperatura (tanto en el suelo como atmosférica), la penetración lateral de la luz y una reducida humedad. Los factores biológicos directos se refieren a los cambios en la distribución y abundancia de especies, como la proliferación de la vegetación secundaria a lo largo del margen de la selva, invasiones arbóreas o de plantas y de animales generalistas; todo ello causado por las alteraciones en las condiciones físicas. Los biológicos indirectos son aquellos cambios en las interacciones de las especies en o cerca del borde. En su conjunto se crea una alteración de los procesos ecológicos, como el ciclo de nutrimentos y los flujos de energía (Turton y Freiburger, 1997).

La dinámica espacial y temporal del microclima en el borde de la selva tienen que ver con la radiación solar, viento, agua y nutrimentos del suelo, así como con la temperatura. La temperatura del suelo varía respecto a la distancia del borde, y aumenta conforme se está más cerca del borde a partir de la selva. Además, también se incrementa la temperatura ambiental, lo que da como resultado cambios en la evapotranspiración de la zona y en relación al ciclo hidrológico, crece la demanda evaporativa del suelo en el borde (Kapos et al., 1997). El cambio en la temperatura del suelo puede tener implicaciones en la actividad microbiana del mismo, en la posibilidad de germinación de las semillas y en el establecimiento de las plántulas (Turton y Freiburger, 1997). Además de lo anterior, los bordes también están expuestos a una elevada velocidad y turbulencia del viento, lo cual también incide en la mortalidad de las plantas (Laurance, 1997).

Algunas investigaciones han llegado a la conclusión de que el efecto de borde afecta solamente a los primeros 50 m al interior de la selva, sin embargo, la intensidad de este está frecuentemente influenciada por la orientación del borde, así como por la fisonomía de la selva (Turton y Freiburger, 1997). Investigaciones en selvas tropicales húmedas sugieren que los efectos debido al microclima externo y las variables físicas pueden extenderse a grandes distancias, de 200 a 500 m hacia el interior de la selva a partir de la zona de borde (Fox et al., 1997). Sin embargo, también se ha determinado que la influencia del borde en fragmentos de selva es variable; por ejemplo, un fragmento de 1000 ha puede estar afectado de un 22 a un 42% de su área, mientras que un fragmento de 500 ha puede estar totalmente influenciado por este efecto (Köhler et al., 2003). Cabe señalar que la penetración del efecto de borde en la selva también está afectada por la región geográfica, la edad y el tipo de borde (Euskirchen et al., 2001).

2.6. La Restauración Ecológica

Las actividades humanas, producto de la demanda por los recursos, han ocasionado diversas repercusiones en los ecosistemas como su degradación, transformación

o incluso su desaparición. Estos impactos han llevado a tomar medidas para promover y acelerar su recuperación y de esta manera evitar su continuo deterioro y/o desaparición. Una disciplina encaminada a la recuperación de sitios perturbados es la restauración ecológica, la cual consiste en el manejo orientado a redirigir el ecosistema hacia procesos sucesionales que permitan recuperar los niveles de funcionalidad y estructura semejantes a los que éste tenía antes de la perturbación (Bradshaw, 1997b).

La regeneración natural de los ecosistemas perturbados puede tomar tiempo, en escala de décadas o siglos. Sin embargo esto se debe a problemas específicos que, una vez identificados, pueden ser superados por la intervención artificial. Esta será más exitosa si se usan o se imitan los procesos naturales. Este proceso de identificación e intervención es la esencia de la restauración ecológica (Dobson et al., 1997).

La Society for Ecological Restoration (SER, 2004), define a la restauración ecológica como "el proceso de asistencia para la recuperación de un ecosistema el cual ha sido degradado, dañado o destruido". Ésta debe de tomar en cuenta un rango crítico de variabilidad en la biodiversidad, los procesos ecológicos y la estructuras en el contexto regional e histórico y prácticas culturales sustentables¹.

De acuerdo con Hobbs y Norton (1996), la restauración de zonas perturbadas obedece a cuatro objetivos generales: 1) restaurar sitios altamente degradados pero localizados, como las minas; 2) aumentar la capacidad productiva de tierras productivas degradadas; 3) aumentar los valores de conservación en áreas protegidas, y por último 4) aumentar los valores de conservación en áreas productivas. Para ello, Bradshaw (1997a) sugiere tres niveles de recuperación de ambientes perturbados, estos son, la remediación, la reclamación, la rehabilitación, y la restauración.

La restauración ecológica es un proceso complejo, ya que se presentan a escala de paisaje conflictos por el uso de la tierra y efectos de otras actividades alejadas, entre otras razones. Por ello, un proyecto de restauración ecológica también debe de tomar en cuenta el factor humano, esto es, incluir los aspectos de índole histórica, social, cultural, político, estético y moral (van Diggelen et al., 2001).

van Diggelen et al. (2001) proponen que para maximizar el éxito en cualquier trabajo de restauración, deben tomarse en cuenta algunos elementos clave, que son:

- 1) el análisis de la situación actual del sistema a recuperar en relación al sistema deseable.
- 2) la evaluación de las posibles estrategias de restauración.
- 3) la sostenibilidad del sistema.
- 4) la predictibilidad del desarrollo del sistema.
- 5) estimar la escala de tiempo necesario para llegar al sistema deseable.
- 6) elaborar una restauración multipropósito cuando se presentan zonas densamente pobladas.

Los objetivos planteados en los programas de restauración deben de ser apropiados al nivel de organización al que están dirigidos, ya sea a nivel de especie, comunidad, ecosistema, cuenca, o bien a nivel de paisaje. Estos objetivos necesitan desarrollarse apropiadamente para cada proyecto en específico, considerando la extensión así como las

¹ SER, 2004. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER, International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.

razones por las cuales se deben llevar a cabo estos esfuerzos de restauración (Ehrenfeld, 2000).

Frecuentemente la restauración ecológica depende de la existencia de fragmentos del ecosistema que puedan ser unidos, para restablecer los procesos ecológicos que en ellos se desarrollan y conservar su biodiversidad (Viana et al., 1997). Los bordes son un sitio idóneo para la recuperación de la vegetación madura, ya que las condiciones microambientales y los procesos biológicos no se ven modificados tan drásticamente como en las zonas propiamente alteradas (Dirham, 1998).

La restauración ecológica debe poner un énfasis particular en los procesos biológicos, y revertir la degradación al inducir las condiciones requeridas para el crecimiento de una comunidad biótica. Para esto, es recomendable realizar un programa de manejo y rehabilitación del suelo, cuando este se encuentre alterado, mediante el establecimiento de una comunidad vegetal que pueda madurar en el sitio y la reintroducción de las especies clave en los diversos estadios sucesionales que se presenten durante la reconstrucción del ecosistema. Ello propiciará el arribo de otras especies (Bradshaw, 1997b). Dobson et al. (1997) mencionan que una vez restauradas las características del suelo, deben reintroducirse las especies vegetales que permitan restablecer la función de los ecosistemas, junto con especies que hayan permanecido después de la perturbación, para permitir de esta manera la colonización natural de otras especies vegetales y animales que pudieran ser parte de la biodiversidad final de los ecosistemas.

El deterioro de un sistema no sólo se establece a nivel superficial ya que las perturbaciones de un ecosistema pueden tener efectos en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Bradshaw, 1997b; Haselwanter, 1997). El suelo es un factor crítico en el desarrollo del ecosistema. Incluso, este determina la distribución de las especies ya que responden a la disponibilidad de los nutrientes minerales presentes en el suelo (Bradshaw, 1997b).

Frecuentemente, la degradación de los ecosistemas produce un daño en la microbiota del suelo, que inevitablemente afecta el ciclo de los nutrientes, regulado por dicha biota. Entre los componentes más importantes de la microbiota se encuentran los hongos formadores de micorrizas y las bacterias fijadoras de nitrógeno (Haselwanter, 1997). Así, entre los objetivos primarios de los programas de restauración debe estar el minimizar la degradación ambiental y facilitar el reestablecimiento de un sistema funcional que mantenga la estabilidad a largo plazo, lo que requiere del desarrollo de una comunidad microbiana nativa (Haselwandter, 1997).

2.7. Las Micorrizas

En el suelo habita una comunidad diversa y compleja de microorganismos, que incluye algas, bacterias, arqueobacterias y hongos que, junto con los virus y con los componentes de la micro, meso y macrofauna, forman la biota del suelo (Killham, 1995). La actividad y la diversidad de la microbiota, además de afectar la fertilidad del suelo, determinan la estabilidad y funcionamiento de ecosistemas naturales y agroecosistemas. La diversidad microbiana es esencial para garantizar los ciclos de los nutrientes, así como los fenómenos de descomposición de material vegetal de cualquier ecosistema terrestre (Azcón, 2000).

Las plantas son las principales suministradoras de substratos energéticos al suelo. Un componente importante de esta transferencia es la interfase suelo-raíz (rizósfera). Los microorganismos desarrollan en ésta actividades metabólicas benéficas para el crecimiento y desarrollo vegetal (Barea, 1998; Azcón, 2000). Las raíces pueden favorecer la colonización de ciertos microorganismos en la rizósfera, entre ellos los hongos micorrízicos. En esta forma de asociación, ocurren cambios físicos y químicos en la rizósfera debido a los cambios en la fisiología del hospedero y también por la presencia de cambios químicos y físicos del hongo micorrízico en la rizósfera (Varma, 1999; Azcón, 2000).

Estos hongos forman una asociación mutualista con las raíces, la cual facilita la absorción de elementos minerales a la planta hospedera, tales como el fósforo, el cobre y el zinc, además del nitrógeno (Harrison, 1997), mientras que la planta provee al hongo de compuestos carbonados producto de la fotosíntesis. Además, esta simbiosis puede reducir el efecto de patógenos de las raíces; sin embargo, la eficacia varía según el hongo, el patógeno, el substrato y las condiciones ambientales (Barea, 1998). Esta asociación también incrementa la tolerancia al estrés hídrico (Werner, 1992; González, 1993), ya que las plantas inoculadas adquieren un sistema radical mucho más eficiente en la captación de agua (Rubio et al., 1997), debido a que a partir de las hifas externas del hongo se explora un mayor volumen de suelo, más allá de los límites de la propia raíz de la planta (Killham, 1995; Varela y Estrada-Torres, 1999).

La micorrización no solamente ayuda a la planta hospedera a tener un mayor crecimiento, sino que también puede tener un efecto en la reproducción de la misma; se ha observado que en plantas inoculadas disminuye el tiempo de la antesis, incrementa la duración de la floración, favorece el desarrollo de un mayor número de inflorescencias y por lo tanto de frutos, así como un mayor número de semillas por fruto en comparación con plantas no micorrizadas (Lu y Koide, 1994).

En prácticamente todos los ecosistemas, las plantas vasculares (con algunas excepciones) establecen un relación mutualista con hongos formadores de micorrizas (Harley y Smith, 1984; Le Tacon, 1985; Killham, 1995; Robertson et al., 1999); las más comúnmente representadas en las zonas tropicales son las micorrizas arbusculares (Marschner, 1990). Todos los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) pertenecen a un orden (Glomerales) que contiene cerca de 150 especies dentro de 8 géneros, divididos en 5 familias (Morton y Benny, 1990; Morton 2001).

Los HMA forman estructuras en las raíces de la planta hospedera tales como hifas, arbuscúlos, ovillos y pueden o no presentar vesículas, mientras que la parte extrarradical incluye hifas y esporas. Los arbuscúlos son estructuras intrincadas y ramificadas del hongo, sitios de transferencia de carbono, agua y minerales entre el hongo y la planta hospedera (Harley y Smith, 1984; Johnson et al., 1999). Estos se forman en el interior de las células corticales del hospedero a partir de ramificaciones dicotómicas de la hifa; son estructuras efímeras que generalmente se forman y degeneran en dos semanas. Las vesículas por su parte, son estructuras intracelulares redondas, elípticas o irregulares, formadas por un hinchamiento de la hifa entre y dentro de las células corticales, son estructuras de almacenamiento del hongo, ya que contienen lípidos. Es importante señalar que no todas las especies de HMA forman vesículas, y que el hongo nunca entra en contacto con el citoplasma de las células corticales de la raíz (Barker et al., 1998; Johnson et al., 1999).

La formación de micorrizas causa pequeños cambios en la morfología de la raíz, pero ocasiona cambios fisiológicos en el hospedero que hace que éste se desarrolle y responda al estrés ambiental de manera diferente a las plantas no micorrizadas (Linderman, 1993). Esta

simbiosis también cambia la cantidad y la calidad de los exudados radicales, influyendo en las comunidades microbianas rizósfericas. Además, algunos microorganismos específicos participan en la formación de la micorriza, ya que influyen en la germinación de esporas, en la formación de los puntos de entrada en las raíces o en el desarrollo de la relación (Azcón, 2000; Hodge, 2000). Por ello, los exudados de las raíces inoculadas con hongos micorrizógenos del tipo arbuscular y de sus propias hifas, proveen la energía que sustenta la diversidad de microorganismos presentes en el suelo y estos a su vez, son benéficos para la inoculación y simbiosis planta-hongo (Bethlenfalvay, 1993).

2.8. Los HMA en los ecosistemas tropicales

Los HMA son organismos cosmopolitas, ya que se encuentran adaptados a casi todos los diferentes tipos de ambientes del planeta. Sin embargo, la diversidad de estos hongos depende de varios factores, como son: el área de estudio, la estación del año, las características edáficas, además del grado y tipo de perturbación de la vegetación. En los ecosistemas donde están presentes, estos hongos además de tener un efecto positivo en el crecimiento vegetal y en la reproducción, también lo tienen en la persistencia de las poblaciones vegetales, por lo que tienen la capacidad de influir en su regulación y en la diversidad en un ecosistema. Por ello se ha considerado a los HMA como determinantes de la estructura de las comunidades vegetales (Sanders et al., 1999).

En los ecosistemas tropicales las micorrizas arbusculares son importantes principalmente en el abastecimiento del fósforo para las plantas hospederas, ya que generalmente los suelos de estos sistemas son de naturaleza ácida, los que mantiene el fósforo inmovilizado y no disponible para las plantas (Perry y Amaranthus, 1990). Pueden llegar a tener un papel fundamental en mantener la productividad de los sistemas tropicales, además de afectar las habilidades competitivas de las especies (Guadarrama et al., 2004a) y por lo tanto en la riqueza de las comunidades (Janos 1996, van der Heijden et al., 1998a; van der Heijden et al., 1998b). Se ha estimado que en los trópicos húmedos la diversidad de los hongos formadores de micorrizas influye en la conservación de la biodiversidad de las especies vegetales (Colpaert y Van Tichelen, 1996).

Se ha establecido que en las diferentes etapas sucesionales después de un disturbio, las primeras plantas colonizadoras son no micótrofas y corresponden a especies pioneras, las cuales no necesitan de la simbiosis para establecerse; conforme prosigue la sucesión aparecen las plantas micótrofas facultativas y por último las micótrofas obligadas, que corresponden a especies señaladas como persistentes (Janos, 1996). La mayoría de los árboles de los sistemas tropicales (en la sucesión tardía, es decir las especies persistentes) presentan una simbiosis micorrízica considerada como obligada, dada la intensa interacción competitiva entre estas plantas por los nutrientes del suelo (Perry y Amaranthus 1990; Janos, 1996). Sin embargo, estudios recientes han demostrado mayor respuesta a la infección por HMA en plantas demandantes de luz que aquellas que se encuentran en las últimas etapas sucesionales de la selva (Kiers et al., 2000; Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000; Zangaro, 2000; Guadarrama, 2004b); de esta manera, uno de los factores que afectan la respuesta a la asociación micorrízica es la historia de vida de las plantas hospederas (Guadarrama et al., 1998).

Según Janos (1994), la inoculación con estos hongos en los ambientes tropicales se produce por tres diferentes tipos de propágulos que son: las esporas, las hifas emergiendo de raíces muertas o fragmentos de raíces secas y por redes hifales asociadas con plantas vivas. Sin embargo, los propágulos micorrízicos disponibles para la inoculación de nuevas

plantas estarán determinados por el nivel de conservación del sitio, el régimen de perturbación y la presencia de plantas no micorrízicas (van der Heijden et al., 1998b).

2.9. Micorrizas en la restauración ecológica

Martínez (1996) menciona que en la restauración ecológica se debe dirigir al ecosistema a través de una serie de estadios hasta recuperar su estructura, la composición de especies y su funcionamiento, es decir, las interacciones biológicas que en él se desarrollaban antes de una perturbación. Sin embargo, para llevar un proyecto de restauración se deben tomar en cuenta varios factores, entre ellos los procesos pedogenéticos, la recuperación de la cubierta vegetal, el establecimiento de las relaciones bióticas y los costos económicos de la restauración.

En las estrategias de la restauración de suelos degradados, es determinante el uso de la microbiota del suelo (Haselwandter, 1997; Requena et al., 2001), en especial de los hongos formadores de micorrizas, ya que estos, entre otras ventajas, permiten la retención del suelo, ya que son un factor en la formación de agregados y la retención de materia orgánica, por lo que le dan estructura al suelo y reducen o evitan el efecto de la erosión tanto hídrica como eólica con su respectiva pérdida de los nutrientes (Jasper, 1994; Haselwandter, 1997). La presencia de la micorriza también mantiene a las comunidades microbianas del suelo, como las bacterias, protozoos y pequeños invertebrados a través de sus interacciones, además de participar en el ciclaje de nutrientes del suelo (Perry y Amaranthus, 1990).

La asociación micorrízica otorga ciertas ventajas para el establecimiento vegetal ante condiciones estresantes, por ejemplo mejora la habilidad de la planta hospedera para resistir a las condiciones de sequía (Haselwandter, 1997), así como condiciones salinas del suelo (St. John, 1990). De esta forma la inoculación con HMA permite obtener un mayor crecimiento y supervivencia en plantas que han sido transplantadas en campo para la recuperación de zonas perturbadas de ambientes secos (Azcón y Barea, 1997; Cuenca et al., 1998; Requena et al., 2001; Cuenca et al., 2002).

Estudios enfocados en la restauración de sitios tropicales perturbados han permitido determinar que los HMA favorecen el crecimiento, así como la producción de biomasa de las especies nativas transplantadas en campo (Pouyú-Rojas y Siqueira, 2000). Igualmente Allen et al. (2003) determinaron que la inoculación con HMA de las especies pioneras y persistentes favorece su crecimiento una vez transplantadas en campo. Cabe señalar que ambos trabajos reconocen que la respuesta de a los HMA está determinada por varios factores, entre ellos la historia de vida del hospedero.

3. PROBLEMÁTICA

La principal causa de la pérdida de la vegetación en los ecosistemas tropicales es la deforestación, que trae como consecuencia la pérdida de estos bosques y la inevitable fragmentación del hábitat, que es uno de los rasgos más comunes en los ecosistemas tropicales (Witmore, 1997).

En la selva de Los Tuxtlas la tasa de deforestación para el periodo 1976-1986 fue de 4.3 (Ibarra-Manríquez et al., 1997); según Guevara et al., (2004a), la tasa de deforestación en el intervalo de 1986 a 1990 fue de 1.1 y de 9.42 para el intervalo de 1990 a 1993. En 1972 en la sierra de Los Tuxtlas existían 97 015 ha de selva tropical húmeda, bosque mesófilo y bosque de pino y de encino, sin embargo, en 1993 estas zonas se redujeron a 54 281 ha, lo que equivale al 56% de la cobertura vegetal de 1972 y al 21.7% de la superficie total de la Sierra (Guevara et al., 2004a).

La pérdida de cobertura vegetal se debe a las actividades agropecuarias que ahí se desarrollan, las cuales provocan la formación de parches de vegetación original rodeados por pastizales y zonas de cultivo, lo que repercute en la estructura y diversidad de la vegetación (Ibarra-Manríquez, 1997).

Por lo anterior son necesarios proyectos de restauración que restablezcan las zonas perturbadas por el hombre para mantener la biodiversidad de estos sitios. Ya que en la restauración ecológica es necesario poner atención en la microbiota del suelo, es recomendable el uso de los HMA como una herramienta en esta práctica, por los beneficios que esta simbiosis confiere a las plantas hospederas ante los factores ambientales que limitan su establecimiento en zonas perturbadas (Haselwandter, 1997).

En este contexto, las preguntas a resolver en este trabajo son las siguientes:

¿Cómo será el crecimiento de las plantas micorrizadas y no micorrizadas transplantadas en la zona de borde correspondiente al interior de la selva y a la de potrero?

¿Cuál será la supervivencia de las plantas micorrizadas y no micorrizadas transplantadas en la zona de borde correspondiente al interior de la selva y a la de potrero?

¿Existirán diferencias significativas en la supervivencia entre *Coccoloba hondurensis*, *Ficus insipida* y *Nectandra ambigens* condiciones de borde?

¿Son los HMA asociados con plantas persistentes una herramienta adecuada y útil en la restauración de la selva tropical húmeda?

4. ANTECEDENTES

En la zona de Los Tuxtlas se han realizado diferentes proyectos de investigación respecto a los HMA. Entre ellos se encuentran estudios de la diversidad y abundancia espacial y temporal de propágulos de estos hongos (Guadarrama et al., 1998; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Ramírez-Gerardo et al., 1997); también se han llevado a cabo experimentos sobre la respuesta de plantas pioneras y persistentes a la inoculación con HMA bajo diferentes condiciones de recursos (luz, nutrimentos) y bajo competencia intra e interespecífica (Guadarrama et al., 1998, 2004a y 2004b; Sánchez-Gallén y Guadarrama 2000).

A partir de estos estudios se ha logrado determinar la presencia de varios géneros y especies de HMA presentes en la zona, así como su variación temporal, que está asociada con las fluctuaciones estacionales; de esta manera, en la estación seca aumenta el número de propágulos de HMA (esporas) en el suelo y disminuye en época de lluvias, lo cual se ha relacionado con la fenología vegetal, es decir, con la época de producción de raíces finas (Guadarrama et al., 1998; Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999).

Las perturbaciones de la selva también son un factor que afecta a las poblaciones de HMA del suelo, tanto en su abundancia como en su diversidad; se ha determinado un mayor número de propágulos de HMA en árboles remanentes que en el suelo del interior de la selva y de los claros (Guadarrama et al., 1998; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Ramírez-Gerardo et al., 1997). A pesar de encontrarse lejos de los fragmentos de selva, aislados por zonas de pastizales, los árboles remanentes son capaces de mantener la riqueza y abundancia de HMA (Ramírez-Gerardo et al., 1997).

Los cambios estacionales y espaciales también afectan los niveles de colonización por HMA en las plantas; por ejemplo, *Astrocaryum mexicanum*, especie persistente que habita en el sotobosque, presenta los mayores porcentajes de colonización total en época de lluvias, así como por hifas y vesículas en dosel abierto y de arbuscúlos en el dosel cerrado de la selva, lo cual se ha interpretado como una respuesta ante la disponibilidad y competencia por los nutrimentos del suelo (Nuñez-Castillo y Álvarez-Sánchez, 2003).

Estudios con especies pioneras y persistentes de la zona (entre ellas *Heliocarpus appendiculatus* y *Nectandra ambigens* respectivamente), muestran variaciones en la respuesta de estas plantas a la asociación con HMA, según sus rasgos de historias de vida; así, las plantas pioneras muestran mayor respuestas ante la inoculación con HMA, mientras que las especies sucesionalmente tardías muestran menor respuesta (Guadarrama et al. 1998, 2004a y 2004b, Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000).

La pertinencia de este trabajo obedece a los fuertes cambios que las actividades antropogénicas han ocasionado en la selva tropical de Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez, 1997; Guevara et al., 2004a; Guevara et al., 2004b) por lo que es necesario establecer prácticas adecuadas de restauración de las selvas tropicales. Por otro lado, aún con los estudios antes mencionados, se conoce muy poco acerca del efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares en plantas tropicales y como uso potencial en la restauración de zonas tropicales perturbadas. En este estudio se decidió trabajar con especies persistentes por su función en la regeneración de la selva después de la apertura de un claro, y por su función en la estructura y función de este ecosistema.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Determinar el efecto de los HMA nativos en el crecimiento y supervivencia de plántulas de tres especies persistentes a lo largo del borde de una selva tropical húmeda.

5.2. Objetivos particulares

- Evaluar el efecto de la inoculación con HMA en la supervivencia de tres especies arbóreas persistentes.
- Determinar el efecto de los HMA en el crecimiento de tres especies persistentes a través de un análisis de crecimiento clásico.

6. HIPÓTESIS

Las plantas inoculadas con HMA confieren varios beneficios a sus hospederas, por ejemplo en el crecimiento y establecimiento. En el borde de la selva existen cambios microambientales en la temperatura, humedad del suelo e intensidad lumínica, los cuales afectan la estructura de la vegetación así como en las propiedades del suelo. Por ello,

Especies persistentes inoculadas con HMA nativos presentarán un mayor crecimiento en la zona de borde de la selva que en la zona de potrero.

Las plantas con doble inoculación de HMA (esporas y raíces (ER)) presentarán un mayor crecimiento que aquellas con una inoculación (esporas (E)) y sin inocular (M-).

Las plantas transplantadas en el interior de la selva tendrán mayor supervivencia que en la zona de potrero.

7. ZONA DE ESTUDIO

7.1. Ubicación

La zona de estudio está localizada en la la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. Esta Sierra se encuentra ubicada en la llanura costera del Golfo de México, al sur del Estado de Veracruz y se origina a partir de los 200 msnm alcanzando más de 1700 m.s.n.m. Se encuentra entre los paralelos 18° 00' y 18° 43' de latitud norte y entre los 94° 40' a 95° 30' de longitud oeste (Soto y Gama, 1997) (Figura 1).



Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.
(Tomado de www.ibiologia.unam.mx)

7.2. Clima

La temperatura media anual en la región oscila entre 24° a los 26°C. La temperatura máxima extrema es de 34° a 36° C, la cual se presenta principalmente en el mes de mayo, mientras que la temperatura mínima extrema va de los 10° a 14° C en el mes de enero. La precipitación media anual es de 3000 a 4000 mm, presentándose principalmente en la porción este y noreste y en las laderas orientadas a mar con sequía intraestival generalmente para el mes de agosto. La región de Los Tuxtlas presenta tanto un clima

cálido A y semicálido A(C); el clima más húmedo Af(m) se localiza en las partes más altas de la sierra mientras que en las partes más bajas disminuye hasta el clima Am. La sierra de Los Tuxtlas se encuentra afectada por dos tipos de perturbaciones atmosféricas a lo largo del año, que son los ciclones tropicales (responsables de aportes considerables de humedad a la zona) y los "nortes" (masas de aire frío provenientes del norte de los Estados Unidos y sur de Canadá), que producen un descenso en la temperatura y presencia de lluvia invernal (Soto y Gama, 1997).

7.3. Suelo

Los suelos en la región de Los Tuxtlas se desarrollan sobre materiales derivados de la actividad volcánica. Entre los tipos de suelo presentes se encuentran los luvisoles, acrisoles, andosoles, feozems y vertizoles. Presentan textura arcillosa, franco arcillosa arenosa, franco arcillosa y franca, siendo la primera la textura dominante con cuyos contenidos de arcilla incluso mayores al 75%. Los colores del suelo van de rojo a rojo amarillento, pardo, pardo amarillento, pardo oscuro y pardo grisáceo. Presentan un pH ácido con bajos contenidos de materia orgánica, nitrógeno total y de cationes intercambiables, principalmente de sodio y potasio (Campos, 2004).

La Estación de Biología Los Tuxtlas presenta suelos con un bajo grado evolutivo, de color pardo debido a la presencia de óxidos de hierro, tienen una textura franco arcillosa y/o limosa, lo que le confiere cierto grado de estructura del suelo. La mayor parte de estos suelos presenta pedones profundos, sin embargo, en las partes más altas son sitios muy pedregosos. Presentan poca materia orgánica la cual varía de 1.64 a 6.48 en los primeros horizontes; son suelos ácidos cuyo pH va de 5.3 a 6.7 y la capacidad de intercambio catiónico va de 17.7-29.9. Las arcillas predominantes son de tipo 1:1, con el medio rico en Ca^{2+} y Mg^{2+} . Los suelos presentan altas concentraciones de aluminio de forma intercambiable, calcio y alófanos, además de nitrógeno y fósforo total (Flores-Delgadillo et al., 1999), sin embargo, es pobre en fósforo disponible (Sommer-Cervantes et al., 2003).

En la Estación se han identificado varios tipos de suelo: Andosoles, Cambisoles, Regosoles, Lixisoles y los Gleysoles. Los Andosoles presentan una textura franco arenosa y se encuentran en la zona más alta de la estación, son ligeramente ácidos (pH de 6.0 a 6.5) con una retención de fósforo mayores al 90% (de 91% a 96%) y con valores de materia orgánica de 11.1 a 7% en el suelo superficial y de 1.2 a 2.1% para los horizontes más profundos; el fósforo se encuentra fuertemente retenido por la fracción coloidal. Los Cambisoles son suelos profundos y con buen drenaje, de textura limosa a franca (a más de 100 cm de profundidad) con un pH que varía de 5.3 a 6.6; presenta adecuadas reservas de Ca y K intercambiables de N total. Los Regosoles son suelos generalmente profundos, de origen reciente y poco desarrollados; muestran una textura de franca a franca arenosa con un pH neutro a ligeramente ácido con valores de pH de 5.6 a 6.8; además, presenta adecuados niveles de K y Ca intercambiables y de N total. Los Lixisoles de la zona son suelos más o menos profundos de textura migajonosa o granular en los horizontes superficiales, y los contenidos de arcillas van a partir de los 40 a 50 cm de profundidad; la materia orgánica superficial va de 6.8 a 1.6% y muestra cantidades altas de Ca intercambiable. Los suelos Gleysoles son de escasa profundidad con una textura franca arenosa o franca y arenosa en los horizontes más profundos; presenta un pH ligeramente ácido de 5.9 a 6.0. Presenta un balance de nutrimentos adecuado, sin embargo la descomposición de materia orgánica es baja debido a su drenaje deficiente (Sommer-Cervantes et al., 2003).

7.4. Vegetación

El tipo de vegetación dominante en la región de Los Tuxtlas corresponde al Bosque Tropical Perennifolio (Rzedowski, 1994), selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963) o selva tropical húmeda (Richards, 1957). Está compuesto por árboles gruesos, lisos, generalmente con contrafuertes que junto con los arbustos, lianas, palmas y epífitas son los principales componentes de la estructura y fisonomía vegetal. Se presenta mayor diversidad de especies herbáceas (30%), seguida de las trepadoras (19%), arbustos (18%), árboles (17%) y por último las epífitas (16%) (Ibarra-Maríquez *et al.* 1997).

El estrato arbóreo alcanza una altura de entre 30 a 35 m con individuos ocasionales con una altura por arriba de los 40 m. Los árboles más importantes por el número de especies pertenecen a las familias Leguminosae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae (Bongers *et al.*, 1988).

Cabe señalar que en esta región se presentan zonas perturbadas producto de actividades antropogénicas; entre estas actividades están las agropecuarias, además de acahuales y pastizales y vegetación en procesos de sucesión secundaria (Ibarra-Maríquez *et al.*, 1997).

7.5. Situación actual

El paisaje actual de la zona de Los Tuxtlas está formado principalmente por fragmentos de selva, acahuales, zonas de cultivo y por potreros (Guevara *et al.*, 2004b). Otro de los componentes del paisaje de la zona son los árboles remanentes los cuales se encuentran tanto en las zonas de cultivo como en los potreros y estos a su vez están limitados por cercas vivas (Guevara *et al.*, 1997).

Las causas del paisaje actual de la región de Los Tuxtlas es el resultado de la deforestación debido principalmente a actividades de explotación forestal, apertura de campos para cultivo y potreros, y los relacionados a la infraestructura urbana y de comunicaciones entre los más relevantes (Guevara *et al.*, 2004a).

Según Guevara (2004a), entre 1930 y 1940 la extensión original de la selva de los Tuxtlas fue de 250 000 ha. En 1972 en la sierra de Los Tuxtlas había 97 015 ha de selva húmeda, bosque mesófilo, bosque de pino y de encino, mientras que en 1993 quedaban 54 281 ha, lo que equivale al 56% de la cobertura vegetal de 1972 y al 21.7% de la superficie total de la Sierra.

Así, en Los Tuxtlas se reconocen cuatro categorías de deforestación: 1) cuando ocurre en el borde de una isla o fragmento de selva, 2) cuando se abre un hueco en el seno de una superficie de selva, 3) cuando se desintegra una extensión de selva y se forman dos fragmentos de menor tamaño, y 4) cuando la deforestación elimina fragmentos de selva (Guevara *et al.*, 2004a).

Actualmente en la zona existen 4 tipos de remanentes de selva: el primero consiste de grandes islas de vegetación (en el volcán San Martín Tuxtla, en la Sierra Santa Marta y en la Sierra San Martín Pajapan); el segundo de los arcos, los cuales son conjuntos de fragmentos cercanos entre sí y que están unidos a una misma isla; el tercer tipo consiste de corredores que unen las islas entre sí y el último hace referencia a los archipiélagos,

conformados por 2 o más fragmentos de selva aislados de cualquier otra isla, arco o corredor (Guevara et al., 2004a).

Las tierras por debajo de los 100 m de altitud abarcan más del 50% del área total y son en su mayoría potreros y campos agrícolas, sin embargo también se presentan fragmentos de selva los cuales son escasos, muy esparcidos, pequeños y perturbados. En altitudes mayores los potreros cubren áreas extensas, pero a partir de los 500 msnm aumentan las áreas ocupadas por remanentes de selva, donde los fragmentos muestran mayor tamaño, están menos aislados y mejor conservados (Guevara et al., 2004b). Los fragmentos se encuentran rodeados por zonas de cultivo y/o por potreros y se localizan principalmente en las cimas de cerros, laderas con pendientes abruptas, y en zonas de inundación o pedregosas. La densidad de los árboles remanentes es variable, se pueden presentar desde un individuo por ha, mientras que en otros sitios llegan a ser 29 árboles por ha; la mayoría de estos sitios cuentan de entre 2 a 6 árboles por ha (Guevara et al., 2004b).

8. ESPECIES

8.1. *Coccoloba hondurensis* Lond.

La familia Polygonaceae incluye árboles, arbustos lianas y herbáceas. Presentan hojas alternadas, las inflorescencias son variables, básicamente compuestas por cúmulos, dispuestos en espigas, racimos o panículos o flores solitarias. La mayoría de las flores son bisexuales, actinomorfas. Presenta tepalos de 3 a 6, un evidente tubo floral, persistente, a menudo desarrollado en fruto. Estambres de 6 a 9. Ovario superior de 2 a 3 estilos y estigmas de 2 a 3 y un óvulo basal (Maas y Westra, 1997).

Los árboles del género *Coccoloba* alcanzan de 20 a 25 m de altura y su follaje es denso (Miranda, 1952). Las especies de este género presentan hojas alternas, con una pequeña vaina u ocrea en la base del pecíolo y algo coriáceas de medianas a grandes (Miranda, 1952). Las flores de *C. hondurensis* son pequeñas, apétalas y en espigas. Su fruto es una baya semejante a una uva (Martínez, 1994). Su semilla es fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos (Ibarra-Manríquez et al., 2001).

Esta familia se distribuye a través del neotrópico (Maas y Westra, 1997). Según Miranda (1952), las especies arbóreas de este género se encuentran habitando frecuentemente en las selvas altas subdeciduas. En la República Mexicana, esta especie se presenta en la selva tropical de Oaxaca, Veracruz y Chiapas (Martínez, 1994).

La dispersión de las semillas de las especies de esta familia es por endozoocoria, anemocoria y hidrocoria (Maas y Westra, 1997). Las semillas de *C. hondurensis* son dispersadas por aves (Ibarra-Manríquez et al., 2001). Las semillas de esta especie sirven de alimento para aves frugívoras (Ibarra-Manríquez et al., 2001).

La madera de los árboles de este género es usada como leña o bien como carbón (Miranda, 1952).

8.2. *Ficus insipida* Willd.

Esta especie se caracteriza por poseer estípulas generalmente grandes, de más de 3 cm; sus hojas son glabras con muchas nervaduras. Sus frutos son higos axilares, con tres brácteas basales y se disponen solitariamente (Gómez, 1966).

Es una especie que se encuentra ampliamente distribuida, desde el norte de México en los estados de Chihuahua, Sonora y Tamaulipas, hasta el sur del continente, en Paraguay y las Antillas. El látex de esta planta generalmente es usado como purgante (Gómez, 1966).

En la región de Misantla, Veracruz, suele encontrarse en las vegas de los ríos y es frecuente encontrarlo en los suelos arenosos de la región costera de la misma zona y en el interior de la selva (Gómez, 1966). Esta especie requiere de ciertos requerimientos ambientales (luz, pH del suelo, entre otros) lo que limita su establecimiento dentro de la selva (Sánchez, 1999; Anne et al., 2002).

Se considera al tucán (*Ramphastos sulfuratus*) como un dispersor de varias especies, entre ellas de *F. insípida* (Díaz, 1997). También, puede ser dispersada por murciélagos e incluso por peces cuando se encuentra en la ribera de los ríos (Anne et al., 2002).

En la región de Los Tuxtlas, los frutos son consumidos por algunos vertebrados, entre ellos el mapache (*Procyon lotor hernandezzi*), la martucha (*Potos flavus prehensilis*) (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997) y el mono aullador (*Alouatta palliata*) (Rodríguez, 1997). Otros vertebrados que consumen sus frutos se encuentran el tucán (*Ramphastos sulfuratus*) (Díaz, 1997) y por el jabalí (*Pecari tajacus crassus*) (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997). El género *Ficus* es parasitado por diferentes insectos, entre ellos los cerambícidos, como *Taeniotes sacalis* el cual sus larvas infestan ramas y troncos de árboles vivos y recién cortados; y por *Neoptychodes trilineatus* cuyas larvas se presentan en la corteza de ramas grandes o troncos de árboles parcialmente debilitados o muertos (Chemsak y Noriega, 1997). En la región de los Tuxtlas, los árboles de este género es preferido por la iguana verde (*Iguana iguana*) (Villareal y Vogt, 1997).

8.3. *Nectandra ambigens* (Blake) C. K. Allen

Árbol que llega los 30 m de altura (Penington y Sarukhán, 1998); presenta un tronco recto que puede alcanzar un diámetro por arriba de los contrafuertes de 1 m. Los contrafuertes pueden alcanzar una altura de 0.5 a 2 m y una extensión lateral de hasta 3 m (Dirzo et al., 1997b). La corteza se presenta escamosa con irregularidades y ligeramente granulosa de color moreno grisácea con un grosor de 7 a 10 mm (Penington y Sarukhán, 1998). Su madera es de color amarillo mostaza y de una porosidad difusa. El tronco es monopódico con un crecimiento rítmico (Dirzo et al., 1997b).

Sus ramas son ascendentes y horizontales y la copa es redondeada. Las hojas están dispuestas en espiral, simples de 11 x 3.8 a 30 x 9.5 cm; son de forma oblongas o elípticas a veces ligeramente asimétricas con el margen entero, con el ápice acuminado y de base aguda, éstas son de color verde oscuras y brillantes en el haz y verde grisáceas en el envés; los pecíolos son de 1 a 2.5 cm de largo (Penington y Sarukhán, 1998).

Las flores son perfumadas, de color rosa pálido, de 7 a 8 mm de diámetro a veces hasta de 12 mm con 5 mm de largo; presenta 9 estambres de 1 mm de largo, anteras pequeñas, ovario súpero, el estigma es muy pequeño (Penington y Sarukhán, 1998), sin embargo Dirzo et al. (1997b) menciona que éstas alcanzan a medir de 1.8 a 2.5 mm de largo en la reserva de los Tuxtlas. Los frutos son baciformes de 3 a 3.5 cm de largo y de 2 a 2.5 cm de ancho; son ablongos con la superficie rugosa, presentan un mesocarpio carnoso, verde amarillento, contiene una semilla ovoide de 12 a 25 mm de largo de color pardo verdosa (Penington y Sarukhán, 1998). Ésta presenta un embrión muy pequeño, un endospermo suave de color rosado rico en carbohidratos y están cubiertos por una testa papirácea café pálida (Dirzo et al., 1997b).

Se distribuye desde México hasta Honduras y Guatemala (Dirzo et al., 1997b). En la República Mexicana se encuentra en la vertiente del Golfo desde el norte de Oaxaca hasta el sur de Tabasco y el norte de Chiapas, y en la vertiente del Pacífico desde Nayarit probablemente hasta Chiapas (Penington y Sarukhán, 1998).

Forma parte del estrato superior, a veces en forma dominante de selvas altas y medianas subperennifolias, tanto en suelos derivados de materiales calizos como de origen ígneo. En el norte de Chiapas se presenta en suelos arcillosos derivados de calizas margas

junto con otras especies como lo son *Guatteria anomala*, *Dialium guianense* y *Pseudobombax ellipticum* (Penington y Sarukhán, 1998). En la reserva de Los Tuxtlas predomina en las zonas de menor elevación presentando alta densidad y dominancia poblacional (Dirzo et al., 1997b).

La producción de hojas jóvenes se concentra en la época de menor precipitación que va de marzo a mayo (Dirzo et al., 1997b), además de cambiar todas sus hojas entre los meses de marzo y mayo, antes de la época de floración (Penington y Sarukhán, 1998). Florece de diciembre a marzo. Los frutos maduran de abril a septiembre (Penington y Sarukhán, 1998). En la reserva de Los Tuxtlas la floración se produce de abril a julio y la fructificación de agosto a noviembre (Dirzo et al., 1997b). Presenta variación en la intensidad reproductiva, ya que muestra ciclos de alta y baja producción de frutos. Esta se atribuye al gasto energético requerido para esta actividad y a que en la reserva de los Tuxtlas la velocidad de los vientos y la temperatura de los mismos tiene efecto en la mortalidad de las flores (Dirzo et al., 1997b).

Las semillas que escapan al efecto de la depredación producen plántulas que se establecen formando agrupaciones bajo su progenitor. Los monos aulladores (*Alouatta palliata*) y los tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) pueden ejercer la función de dispersión de semillas para esta especie, sin embargo, esta dispersión no tiene una contribución significativa (Dirzo et al., 1997b).

Esta especie forma parte de la estructura arbórea de la selva tropical de Los Tuxtlas (Bongers et al., 1988); junto con *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Astrocaryum mexicanum* forma el 39% de la cobertura total de la comunidad (Popma et al., 1988); sus árboles maduros pueden persistir por largos periodos (mayor a 100 años) y alcanzan la parte más alta del dosel de la selva (Ibarra-Manríquez et al., 1997).

Las semillas de esta especie presentan predación por invertebrados como curculiónidos (*Heilipus albomaculatus*), escolítidos (*Pagiocerus frontalis*) y por monos aulladores (*Alouatta palliata*) y tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) aunque el consumo de éstas es mínimo y accidental. Después de la dispersión de semillas, éstas pueden ser consumidas por roedores (*Peromyscus mexicanus* y *Heteromys desmarestianus*) y ardillas (*Sciurus deppei* y *Sciurus deppei deppei*) (Dirzo et al., 1997b; Curiel et al., 1997), y sus frutos por jabalís (*Pecari tajacus crassus*) (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997). Una vez establecidas, las plántulas presentan riesgo de depredación del follaje por larvas de lepidopteros y orthopteros e infecciones por hongos patógenos (Dirzo et al., 1997b). Además, el follaje de las plántulas puede ser consumido por mamíferos, entre ellos el jabalí (*P. tajacus crassus*) y el venado real (*Odocoileus virginianus thomasi*) (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997).

En la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, las plántulas de esta especie se encuentran formando parches a manera de carpetas prácticamente monoespecíficas. Esta especie tiene altos valores de cobertura y únicamente es capaz de regenerarse cuando se presentan claros de gran tamaño, aunque es capaz de sobrevivir en condiciones de baja luminosidad (Dirzo et al., 1997b).

La madera de este árbol es usada en la construcción de viviendas, así como en la elaboración de diversos muebles por debido a su dureza y durabilidad (Dirzo et al., 1997b).

9. MATERIAL Y MÉTODOS

9.1. Germinación

Se colectaron semillas de *Coccoloba hondurensis*, *Ficus insipida* y *Nectandra ambigens*, a finales de enero de 2003, las cuales se desinfectaron en una solución de hipoclorito de sodio al 10% durante 10 min y se enjuagaron con suficiente agua corriente. Posteriormente, se colocaron en contenedores de plástico con sustrato de vermiculita y agrolita a una proporción de 3:1 y se pusieron en un invernadero de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México (UNAM).

9.2. Sustrato

Para preparar el sustrato donde se colocaron las plantas una vez germinadas, se colectó suelo del interior de la selva el cual fue esterilizado en una autoclave durante 1 hora a 100°C dejando reposar durante 24 hs y volviendo a repetir el proceso una vez más. Una vez obtenido el suelo estéril, se mezcló con vermiculita (3:1).

9.3. Trasplante e inoculación

Después de la germinación se seleccionaron plántulas de cada especie y de tamaño similar y se trasplantaron a bolsas de vivero de 30x30 o de 25x25 según el tamaño de las plantas usando el sustrato de suelo-vermiculita previamente esterilizado.

Para determinar la cantidad de esporas a usar para la inoculación de las plantas se obtuvieron 10 muestras de suelo del interior de la selva, las cuales se trataron bajo el método de extracción por tamizado en húmedo y decantación propuesto por Gerdemann y Nicolson (1963) y modificado por Daniels y Skipper (1982), centrifugando en diferentes gradientes de densidad. Las muestras obtenidas se observaron bajo un microscopio estereoscópico a un acercamiento de 5x, contando la cantidad de esporas presentes en el suelo. Se determinó que se utilizarían 150 esporas por 200 g de suelo, tanto para el tratamiento tanto E como ER.

Los tratamientos aplicados fueron dos tratamientos con inóculo (ER y E) y un control sin inóculo (M-) (Tabla 1):

Tabla 1. Número de plantas por tratamiento para cada especie.

Tratamiento	Especies			Total
	<i>Nectandra ambigens</i>	<i>Ficus insipida</i>	<i>Coccoloba hondurensis</i>	
E	65	65	65	195
E+R	65	65	65	195
M-	65	65	65	195
Total	195	195	195	585

E: 150 esporas por planta; E + R: 150 esporas más raíces por planta; M-: sin inoculación.

Las raíces para el tratamiento ER fueron obtenidas del suelo colectado para la inoculación; para cada planta se usaron 2.72g (peso húmedo). Para determinar el porcentaje de inoculación, se utilizó la técnica de tinción de raíces de Phillips y Hayman

(1970). De esta manera se estableció que el porcentaje de inoculación de estas raíces fue del 10.3%.

La inoculación de las plántulas se llevó a cabo a finales de septiembre de 2003. Después de la inoculación, las plantas fueron mantenidas en invernadero durante 70 días para permitir que se llevara a cabo una buena inoculación de los HMA.

9.4. Selección de la zona de borde

La zona de potrero seleccionada pertenece al Sr. Santos Tepox, habitante del poblado de Balzapote, cercano a la reserva y se encuentra en una zona del límite norte de la reserva, a orillas del camino al poblado de Laguna Escondida. El borde de la selva se encuentra en el paralelo $18^{\circ} 35' 12.7''$ de latitud norte y en el paralelo $95^{\circ} 04' 40.6''$ de longitud oeste con una exposición de 68° noreste y a una altitud de 253 msnm (Figura 2). Este sitio fue seleccionado debido a su proximidad al camino antes mencionado que facilitó el transporte de las plántulas.

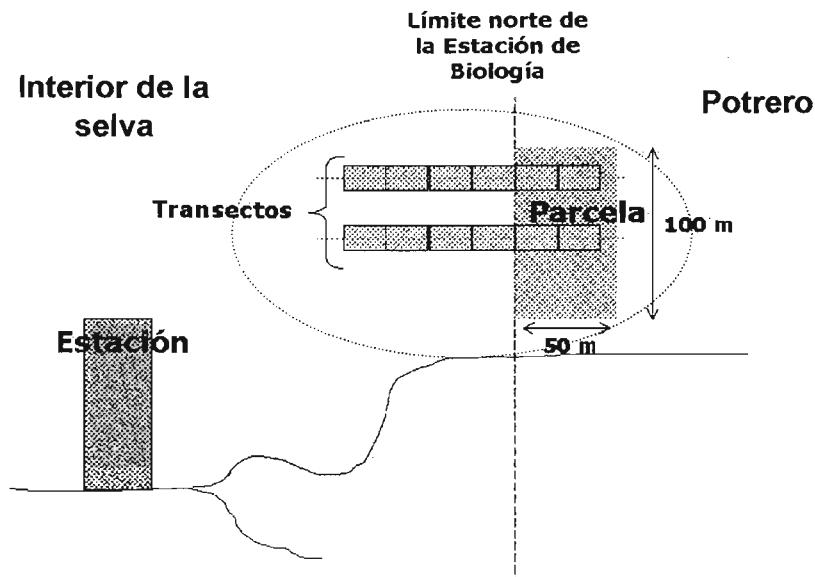


Figura 2. Localización de los cuadros experimentales

Este sitio fue abierto para uso ganadero en el año de 1976, en él fue sembrado el llamado pasto "Estrella". Este sitio constantemente ha sido tratado con herbicida de la marca "Tordon" aplicado cada 6 u 8 meses para evitar el desarrollo y crecimiento excesivo de herbáceas. La última ocasión en que fue usado herbicida fue en abril de 2003. Al momento de iniciar el experimento había un acahual de 6 meses de bandono.

9.5. Trasplante a campo

En el límite borde-potrero seleccionado se establecieron 2 transectos de 150 m cada uno, de 0 a 100 m del transecto corresponden a la parte de interior de la selva mientras que la otra parte (de 100 a 150 m) correspondieron a la zona de potrero. En cada uno de los

transectos se delimitaron 6 cuadros de 25 por 10 m. En cada cuadrante se transplantaron a azar 5 repeticiones de cada tratamiento para cada una de las especies (Figura 3). En la primera semana del mes de diciembre de 2003 se llevó a cabo el transplante al campo.

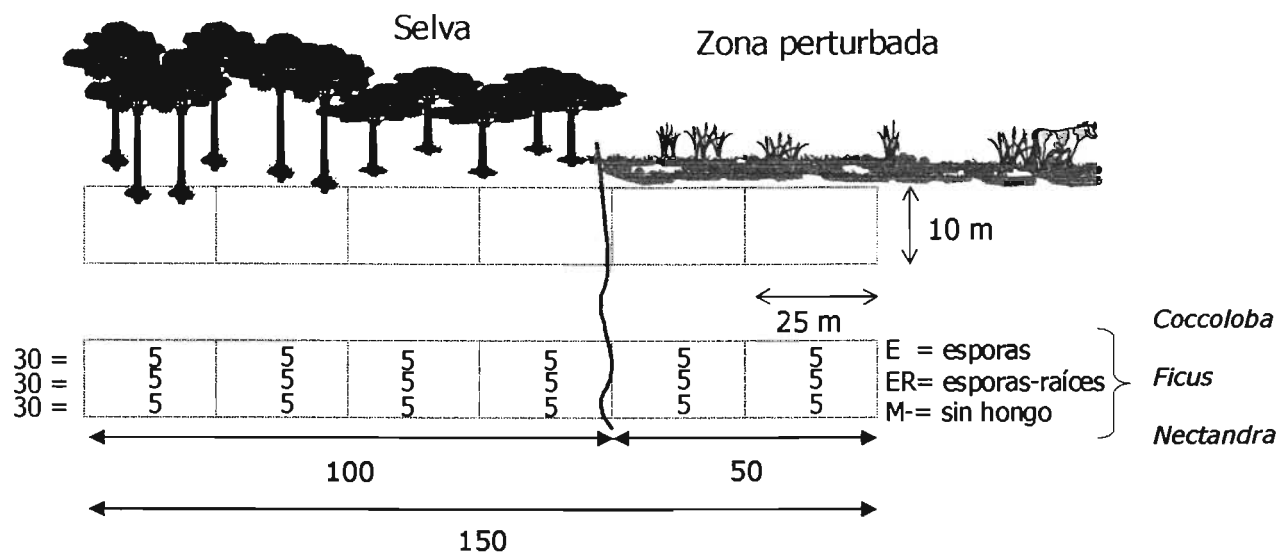


Figura 3. Esquema de la disposición de las plantas de cada tratamiento por especie en cada transectos en el interior de la selva y la zona de potrero.

En cada uno de los cuadros las plántulas fueron transplantadas a una distancia de 1.5 m entre una y otra y a 1.5 m de distancia de cada una de las líneas establecidas para transplante como se muestra en la siguiente figura (Figura 4).

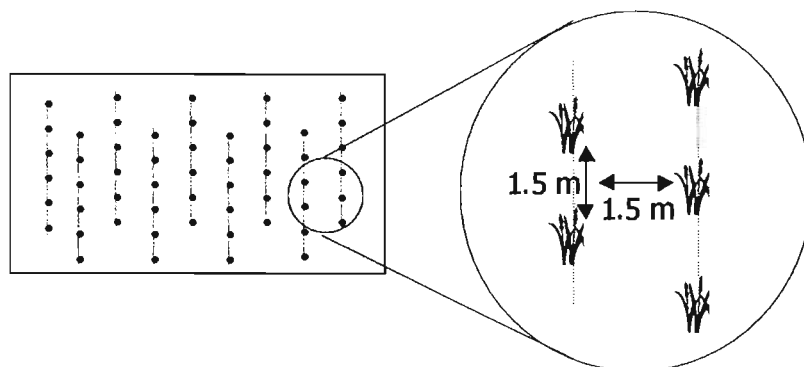


Figura 4. Distancia entre plantas en cada cuadrante experimental.

En la zona de potrero se presentaron pastos y herbáceas que crecieron alrededor de las especies, por lo cual fue necesario la exclusión de las mismas por "chapeo" y de forma periódica (cada 2 o 3 meses).

9.6. Cosecha y medición de parámetros

En la primera semana de diciembre de 2003 se realizó la cosecha inicial de 5 plantas por tratamiento por especie; en las cuales se registró la altura del tallo, área foliar, peso seco de tallo, raíz, hojas y total.

Mensualmente se realizaron medidas de altura, diámetro del tallo a 5 cm del suelo y se evaluó la supervivencia de las plantas. En julio de 2004 se realizó la cosecha final de las plantas en campo.

La medición del área foliar se obtuvo mediante un medidor Digital Image Analysis System, versión 1.06. Para obtener el peso seco de las muestras (raíz, tallo y hojas), éstas fueron colocadas en una estufa a 70°C y pesadas en una balanza analítica.

A partir de los datos de peso seco y área foliar tanto en la cosecha inicial y la cosecha final, se obtuvieron las variables correspondientes a la proporción de peso total de raíz, de tallo y de hojas, cociente raíz/vástago, área foliar, proporción de área foliar, área foliar específica, tasa de asimilación neta y tasa relativa de crecimiento a partir de las siguientes fórmulas (Hunt, 1982):

- Cociente raíz/vástago (R/V):

$$R/V = PSr/PSv,$$

donde: PSr es el peso seco de la raíz y PSv es el peso seco del vástago.

- Peso seco total (PST):

$$PST = PSh + PSt + PSr,$$

donde: PSh es el peso seco de las hojas, PSt es el peso seco del tallo y PSr es el peso seco de la raíz.

- Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb):

$$TRCb = \frac{\ln PST_{t_2} - \ln PST_{t_1}}{t_2 - t_1},$$

donde: PST_{t₁} corresponde al peso seco total (g) inicial y PST_{t₂} es el peso seco total final, t₁ se refiere al tiempo inicial (días) y t₂ al tiempo final.

- Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa):

$$TRCa = \frac{\ln Alt_{t_2} - \ln Alt_{t_1}}{t_2 - t_1},$$

donde: Alt_{t_1} corresponde a la altura (cm) inicial y Alt_{t_2} es la altura final, t_1 se refiere al tiempo inicial (días) y t_2 al tiempo final.

- Proporción de área foliar (PAF):

$$PAF = AF / PST ,$$

donde: AF corresponde al área foliar y PST es el peso seco total.

- Área foliar específica (AFE):

$$AFE = AF / H ,$$

donde: AF es el área foliar y H corresponde al peso seco de las hojas.

- Tasa de asimilación neta (TAN):

$$TAN = (PST_{t_2} - PST_{t_1} / t_2 - t_1) (\log AF_{t_2} - \log AF_{t_1} / AF_{t_2} - AF_{t_1}) ,$$

donde: PST_{t_2} y PST_{t_1} corresponden al peso seco final e inicial respectivamente en g; t_2 y t_1 se refieren al tiempo final y tiempo inicial respectivamente en días; AF_{t_2} y AF_{t_1} corresponden a el área foliar final e inicial, respectivamente, en cm^2 .

9.7. Porcentaje de colonización

El porcentaje de inoculación de las plantas de la cosecha inicial y final, se determinó a partir de la técnica modificada de tinción de raíces de Phillips y Hayman (1970). Posteriormente se montaron para cada repetición laminillas de 20 segmentos de raíces de 1 cm de largo y se determinó el porcentaje de estructuras micorrízicas (arbusculos, ovillos vesículas y/o hifas) con un microscopio a un aumento de 40 X.

El porcentaje de colonización por estructuras y total se obtuvo a partir de las siguientes fómulas (Phillips y Hayman, 1970):

$$\text{Porcentaje de colonización por hifas} = \frac{\text{número de segmentos con hifas}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de colonización por ovillos} = \frac{\text{número de segmentos con ovillos}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de colonización por vesículas} = \frac{\text{número de segmentos con vesículas}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de colonización total} = \frac{\text{número de segmentos colonizados}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

9.8. Análisis estadístico

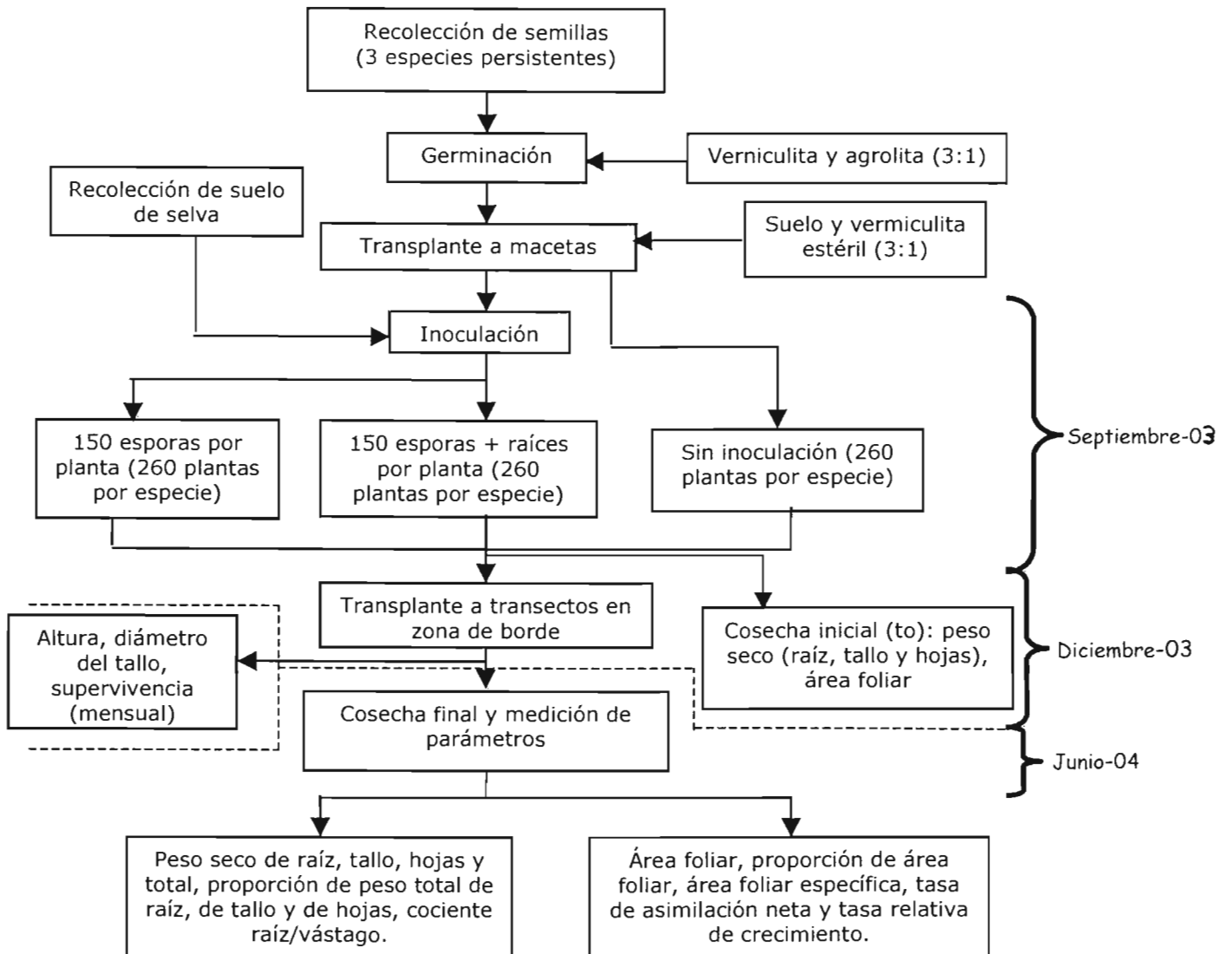
La supervivencia se analizó mediante la prueba no paramétrica "logrank" de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986) con un análisis de χ^2 para comparar entre especies y entre tratamientos.

El crecimiento de cada una de las especies se analizó a partir de un análisis de varianza (ANDeVA) de dos vías (tratamiento y distancia). Las variables registradas (altura, diámetro del tallo, cociente R/V, PST, TRCb, TRCa, PAF, AFE y TAN) se sometieron a un análisis de tendencia de probabilidad normal de residuales para verificar que cumplieran los supuestos del ANDeVA (en el programa STATISTICA versión 6.0). Las variables que no cumplieron con los supuestos fueron transformadas de la siguiente manera: en *C. hondurensis* la PAF y la TRC cumplieron los supuestos, mientras que la altura, diámetro del tallo, PST, proporción R/V, AFE y TAN se transformaron con logaritmo y el AF con raíz cuadrada. En *F. insípida* la PAF y la TRC cumplieron con los supuestos, mientras que la altura, el diámetro del tallo, PST, AF, AFE, TAN se transformaron con logaritmo y la proporción R/V con raíz cuadrada. En *N. ambigens* la altura, diámetro del tallo, y TRC cumplieron con los supuestos de normalidad, mientras que el PST, la proporción R/V, el AF y PAF se transformaron con logaritmo y el AFE con inverso.

Los resultados en los porcentajes de colonización micorrízica inicial y final entre tratamientos se analizaron con una prueba de Kruskal-Wallis para cada especie.

Los análisis se realizaron en el programa STATISTICA versión 6.0.

9.9. Diagrama de flujo del método



10. RESULTADOS

10.1. Supervivencia

Durante el tiempo en que las plantas permanecieron en campo *F. insipida* presentó la mayor mortalidad, la cual se incrementó entre abril y julio. Así, la prueba Peto y Peto mostró que *F. insipida* en el último mes, se diferenció significativamente de *N. ambigens* y de *C. hondurensis* ($\chi^2 < 3.84$, g.l. = 1, $P = 0.05$) obteniendo estas especies valores en la supervivencia superiores al 70% (Figura 5). Esta diferencia en la supervivencia se debió a que *F. insipida* presentó una tendencia a tener mayor mortalidad en el área correspondiente al interior de la selva, aumentando en aquellas plantas que se encontraron en el cuadro más alejado del borde (0 a 25 m) (Figura 6).

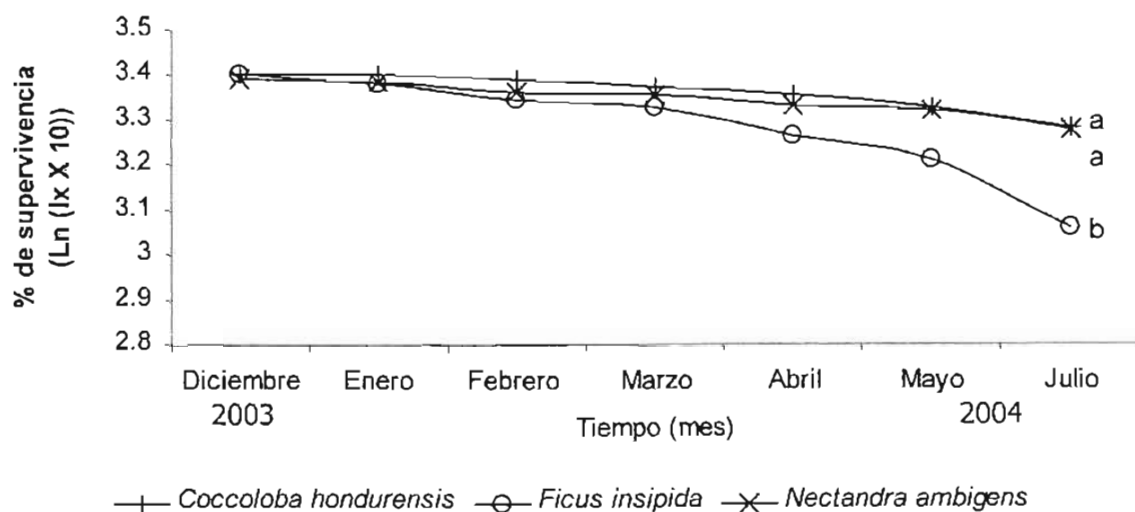


Figura 5. Supervivencia de las especies a través del tiempo.

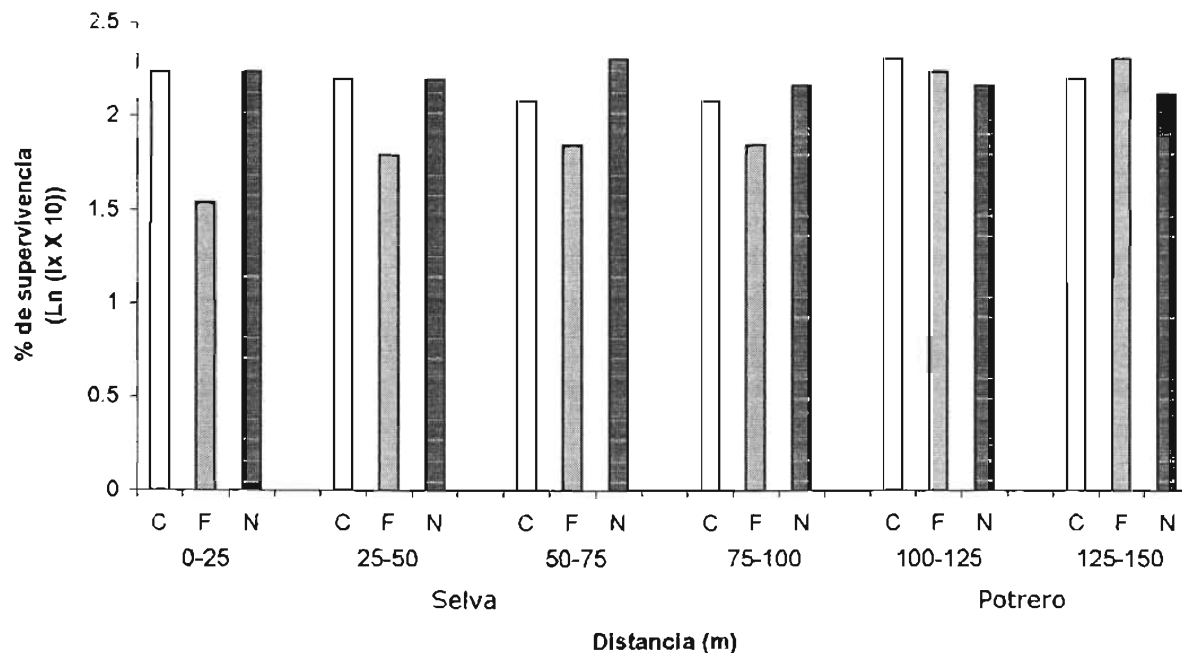


Figura 6. Supervivencia de las especies en la transición selva-potrero en el mes de julio. C: *C. hondurensis*; F: *F. insipida*; N: *N. ambigens*.

La prueba Peto y Peto de Logrank mostró que en el mes de julio no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de inoculación ($\chi^2 < 3.84$, $df = 1$, $P = 0.05$), excepto en *F. insipida*, cuyas plántulas con el tratamiento ER se diferenciaron significativamente de las de los tratamientos E y M-, las cuales presentaron mayor mortalidad (Figura 7a, 7b y 7c).

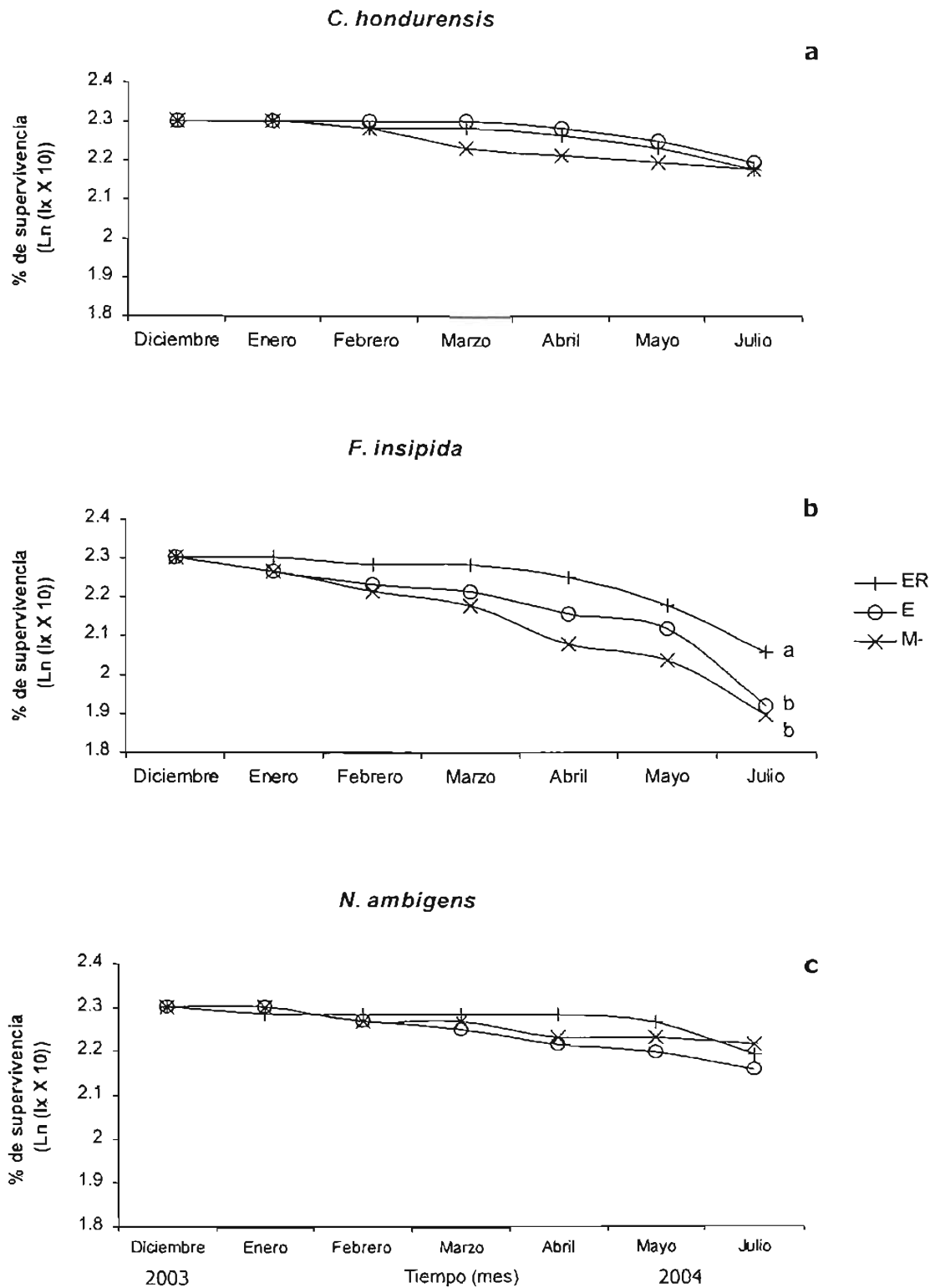


Figura 7. Comparación de la supervivencia de los tratamientos de cada especie a través del tiempo. ER = Tratamiento de esporas más raíces; E = Tratamiento de esporas; M- : Sin inóculo.

10.2. Altura y diámetro del tallo

Desde el mes de trasplante (diciembre) al mes de cosecha (julio), los datos de la altura y diámetro del tallo mostraron un comportamiento similar entre tratamientos en todas las especies. *F. insipida* fue la especie que presentó los mayores valores de altura y ligeramente mayores en el diámetro (en sus 3 tratamientos) (Figuras 8 y 9), mientras que *C. hondurensis* mostró los valores menores en altura (Figura 8a). Los ANdeVAs de estas variables no mostraron diferencias significativas para el mes de julio entre tratamientos, excepto en *N. ambigens*, en la cual el tratamiento M- obtuvo los mayores valores de altura (Figura 8c) los cuales fueron significativamente diferentes de las plantas del tratamiento ER (Apéndice 1).

Los datos finales de altura y diámetro en la transición selva-potrero, mostraron diferencias significativas entre los cuadros (Apéndice 1), ya que las plantas que se encontraron en la zona de potrero crecieron significativamente más que las del interior de la selva (Figuras 10 y 11). Cabe señalar que *C. hondurensis* presentó los valores más bajos de altura tanto en el interior de la selva como en la zona de potrero (Figura 10a).

En julio las plantas de *F. insipida* que crecieron en el potrero registraron una mayor altura que las demás especies, independientemente de los tratamientos de inoculación. Sin embargo, esta tendencia no se observó en las plantas que crecieron en el interior de la selva, ya que su altura fue similar a la de las plantas de *N. ambigens* en el mismo ambiente.

En el caso del diámetro del tallo, *F. insipida* también presentó valores mayores en la zona de potrero que las demás especies, y *N. ambigens* el menor. Los valores obtenidos del diámetro del tallo en el interior de la selva fueron semejantes entre las especies (Figura 11).

La interacción entre tratamientos y distancia (cuadros) no fue significativa en las variables altura y diámetro en las tres especies (Apéndice 1). Sólo en el caso del diámetro de *F. insipida* ésta interacción fue marginalmente significativa ($p = 0.067$).

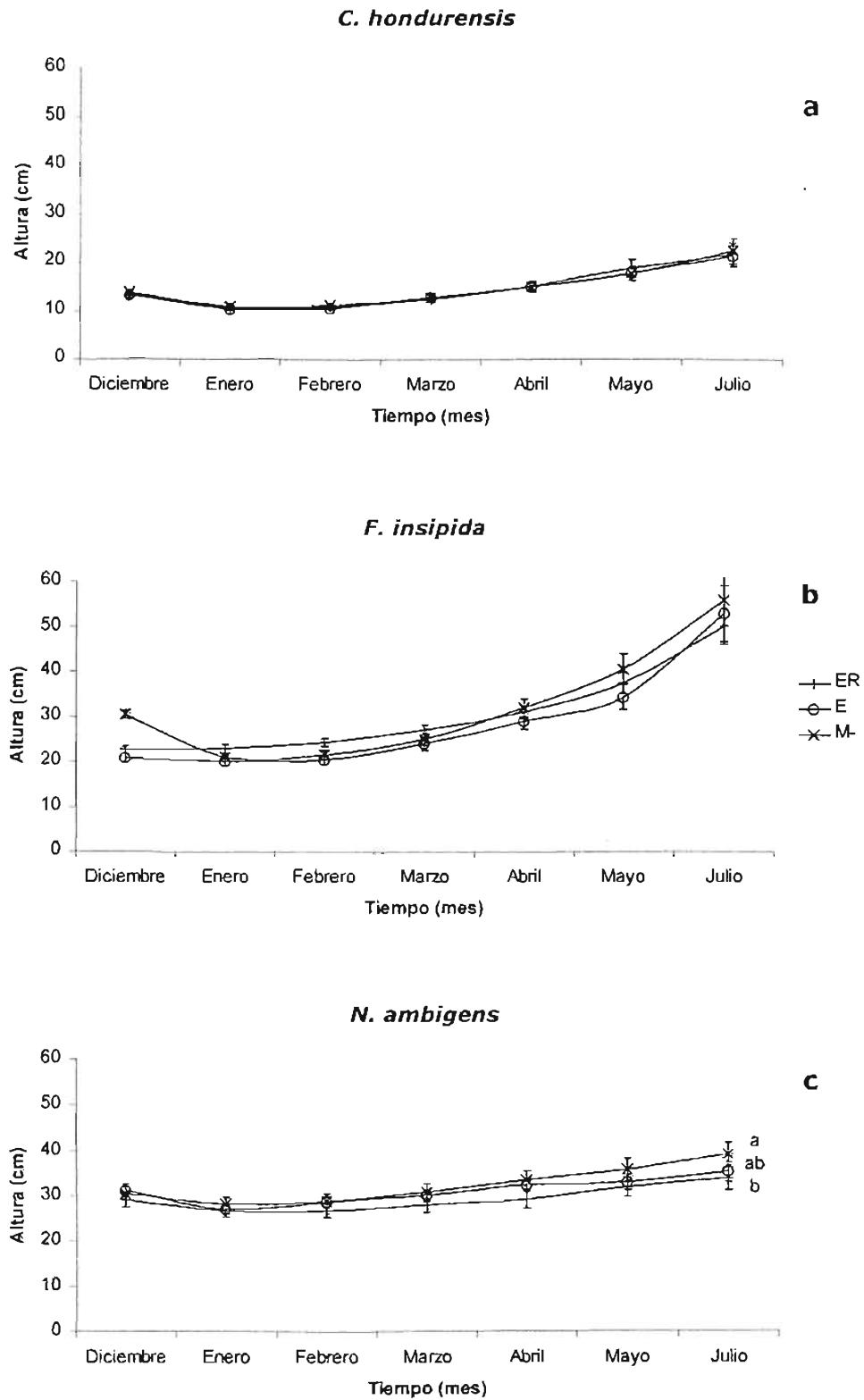


Figura 8. Altura de las especies y sus tratamientos en el tiempo. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo (promedio \pm EE y prueba de Tukey $p \leq 0.05$). Letras diferentes indican diferencias significativas.

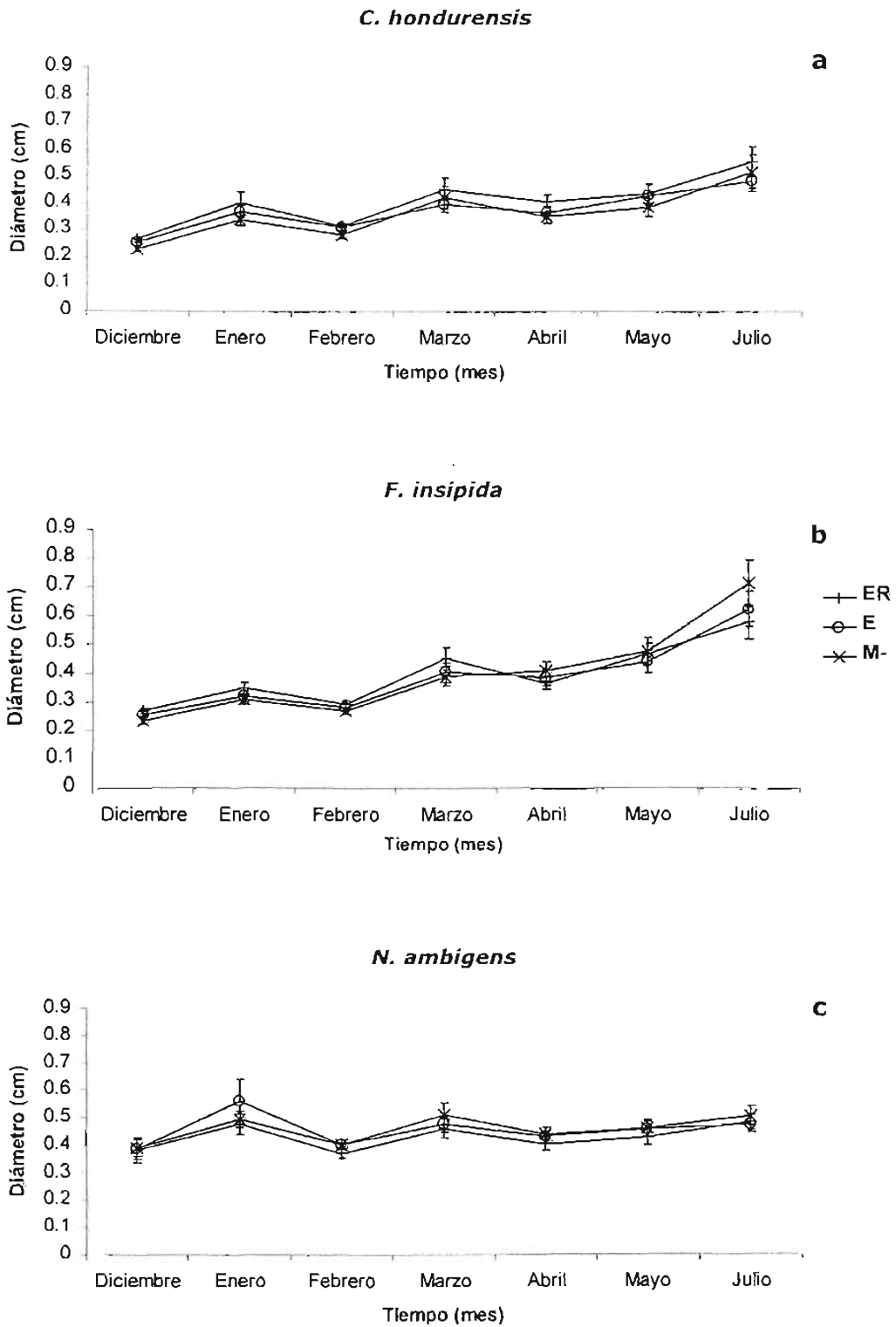


Figura 9. Diámetro del tallo de las especies y sus tratamientos en el tiempo. ER = Esposas más raíces; E = Esposas; M- = Sin inóculo (promedio \pm EE).

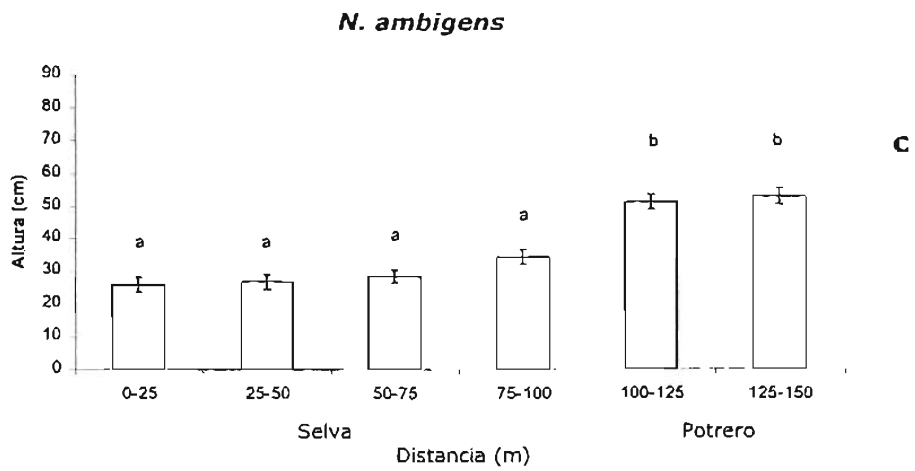
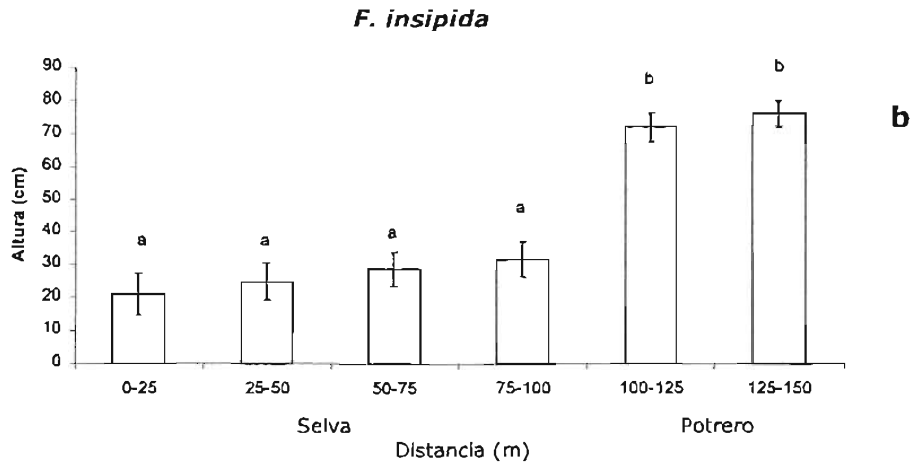
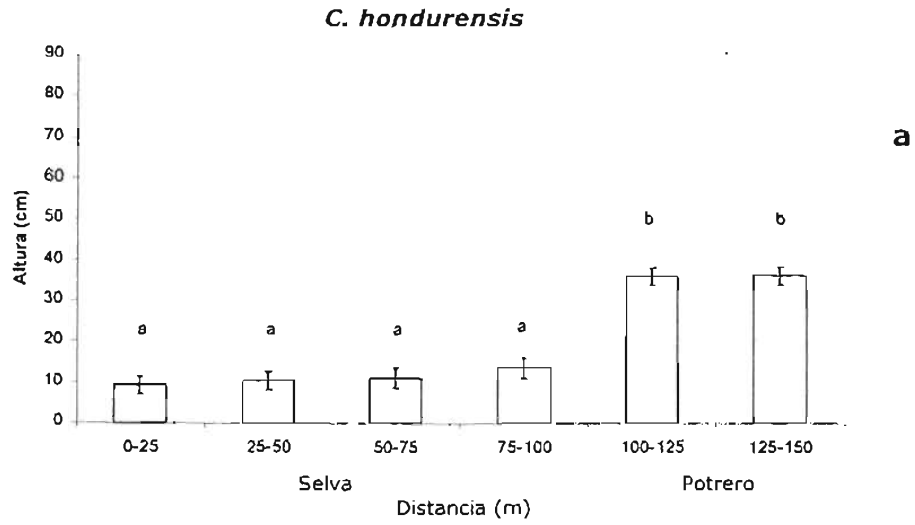


Figura 10. Altura de las especies (promedio ± EE) en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

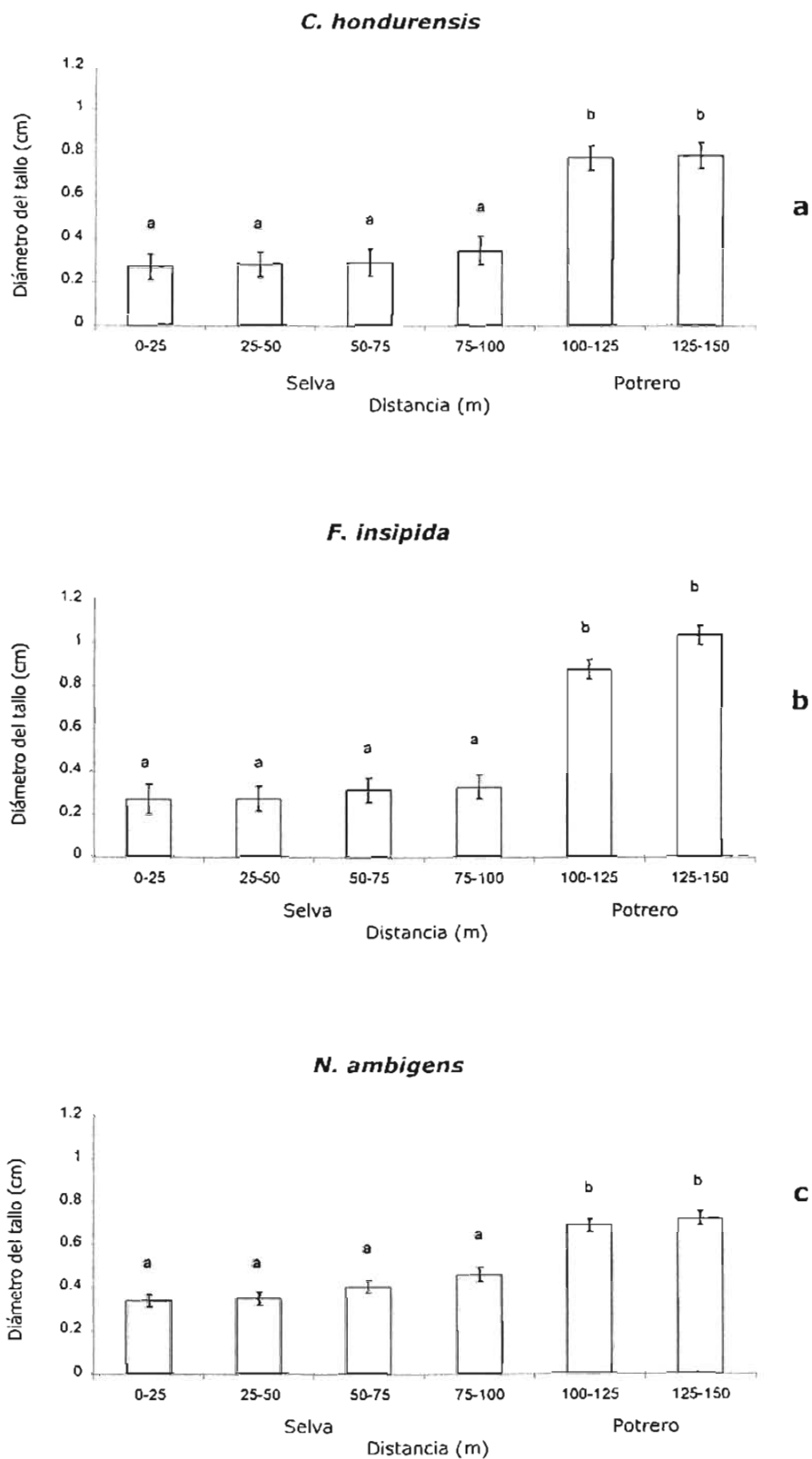


Figura 11. Diámetro del tallo de las especies (promedio \pm EE) en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

10.3. Peso seco total

El ANdeVA del PST mostró que únicamente *N. ambigens* presentó diferencias significativas entre tratamientos (Apéndice 1), siendo las plantas del tratamiento M- las que tuvieron los valores más altos de biomasa con respecto a las de los tratamientos con inoculo micorrízico (ER y E) (Figura 12c). *F. insipida* mostró un comportamiento similar al de *N. ambigens*, no obstante, no se encontraron diferencias significativas en el PST (Figura 12b). En el caso de *C. hondurensis*, los valores mayores de biomasa se dieron en el tratamiento ER (Figura 12a).

Se encontraron diferencias significativas en las tres especies en la transición selva-potrero (Apéndice 1); las plantas que crecieron en el interior de la selva se diferenciaron de aquéllas que crecieron en el potrero, las cuales registraron los valores mayores de biomasa (Figura 13a, 13b y 13c).

El efecto de la interacción tratamiento-distancia no fue significativo en las tres especies (Apéndice 1).

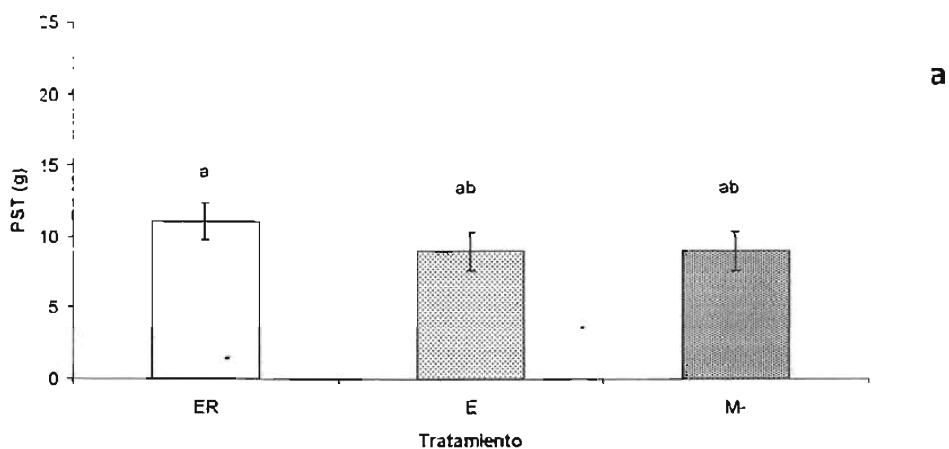
10.4. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb)

N. ambigens presentó valores menores en su TRCb que las demás especies (Figura 14). El ANdeVA mostró diferencias significativas entre tratamientos micorrízicos (Apéndice 1), ya que las plantas control (M-) obtuvieron los valores más altos de TRCb que las plantas inoculadas, siendo las del tratamiento ER las que presentaron valores negativos (Figura 14c). En *C. hondurensis* y *F. insipida* también se presentaron diferencias significativas entre tratamientos, siendo los tratamientos ER los que mostraron los valores menores (Figura 14a y 14b).

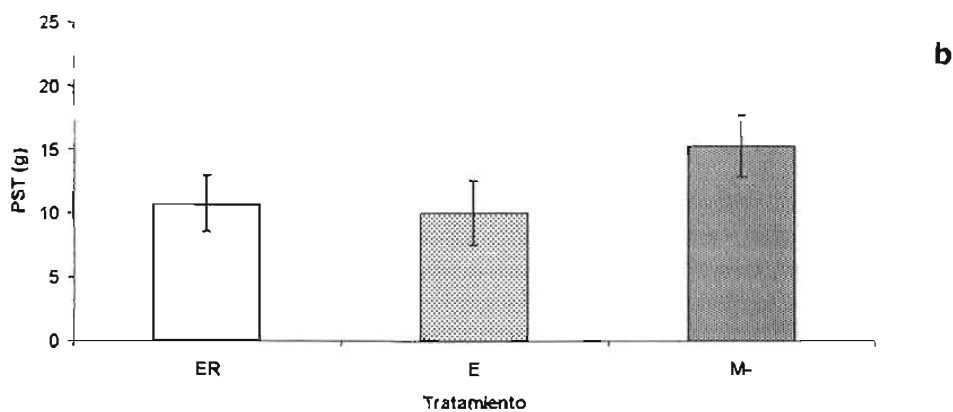
El ANdeVA mostró diferencias significativas entre las plantas que se encontraron en el interior de la selva y las que se encontraron en la zona de potrero (Apéndice 1), siendo estas últimas las que presentaron los valores mayores en las tres especies (Figura 15). *N. ambigens* fue la única especie en que se presentaron valores negativos en las plantas que se encontraron en el interior de la selva (Figura 15c).

El ANdeVA mostró que la interacción distancia-tratamientos no fue significativa en ninguna de las especies (Apéndice 1).

C. hondurensis



F. insipida



N. ambigens

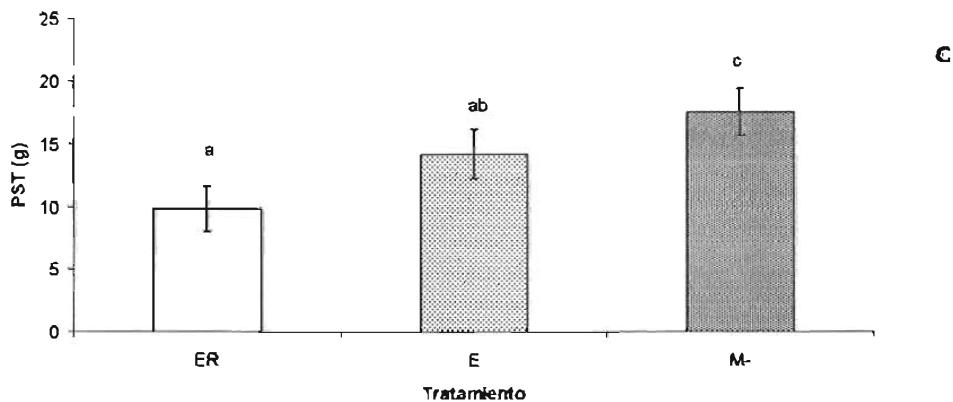
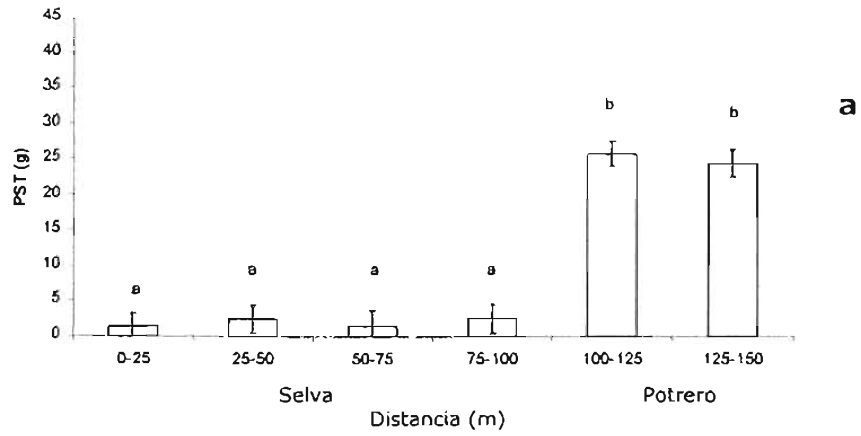
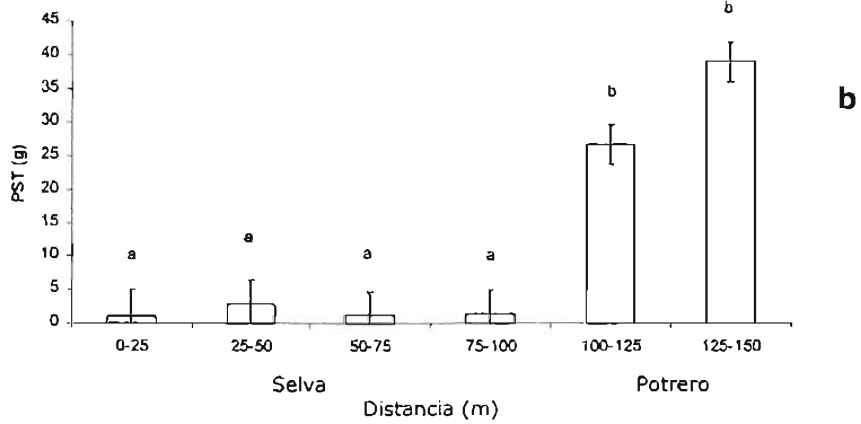


Figura 12. Peso seco total (PST) (promedio \pm EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E: = Esporas; M- = Sin inóculo. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

C. hondurensis



F. insipida



N. ambigens

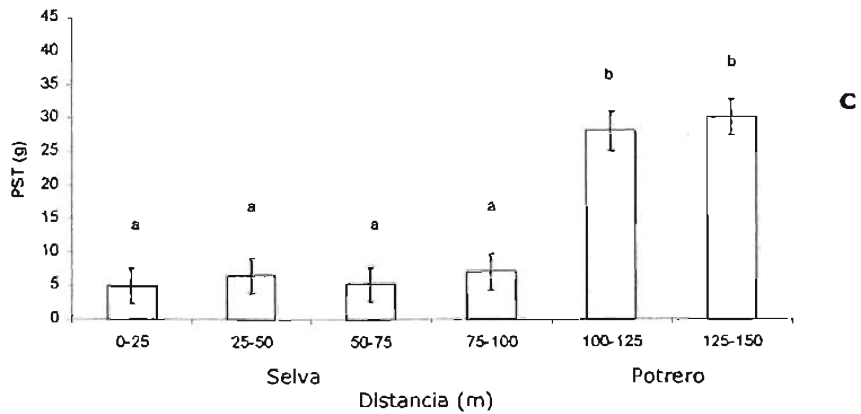


Figura 13. Peso seco total (PST) (promedio ± EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

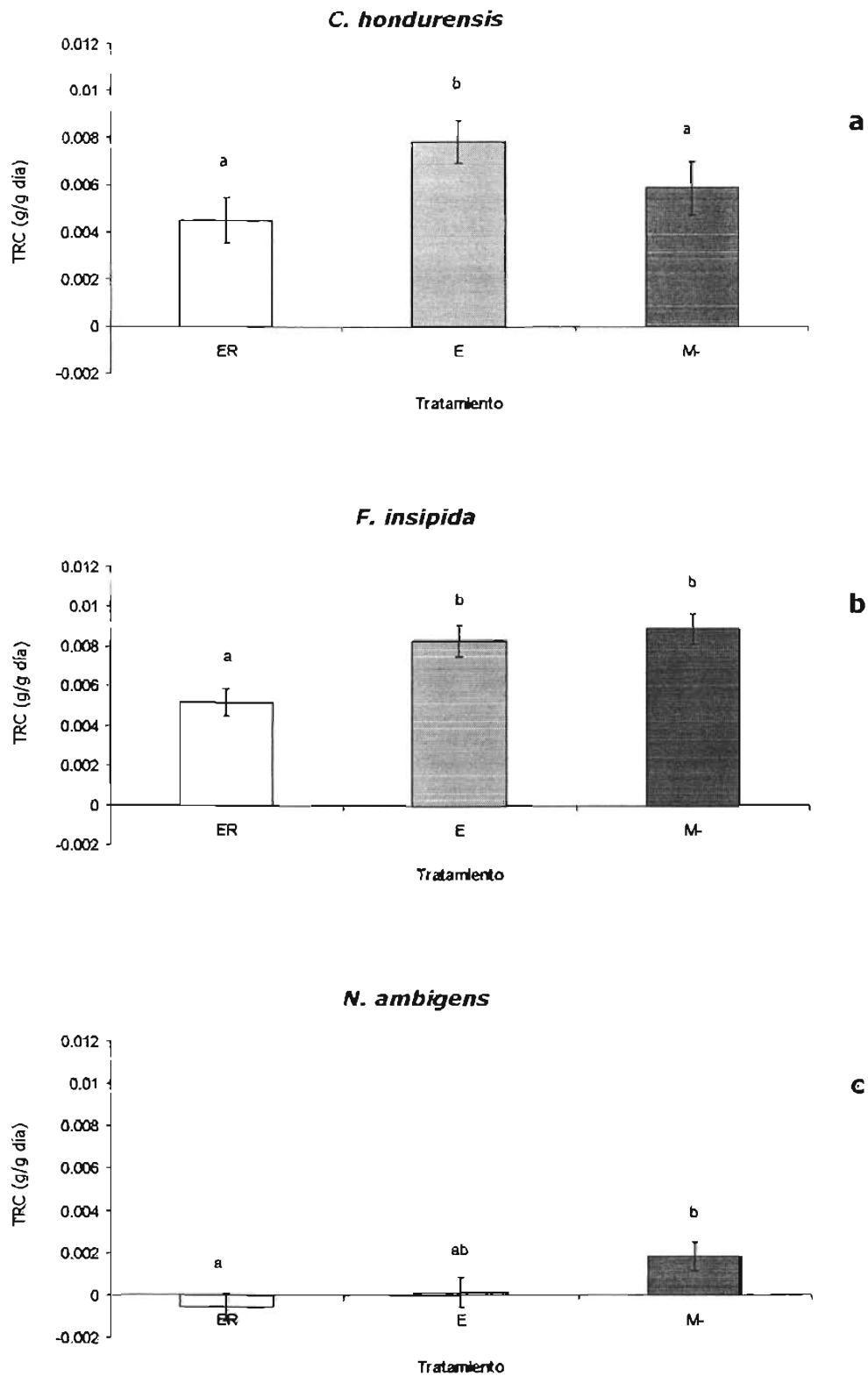


Figura 14. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb) (promedio \pm EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

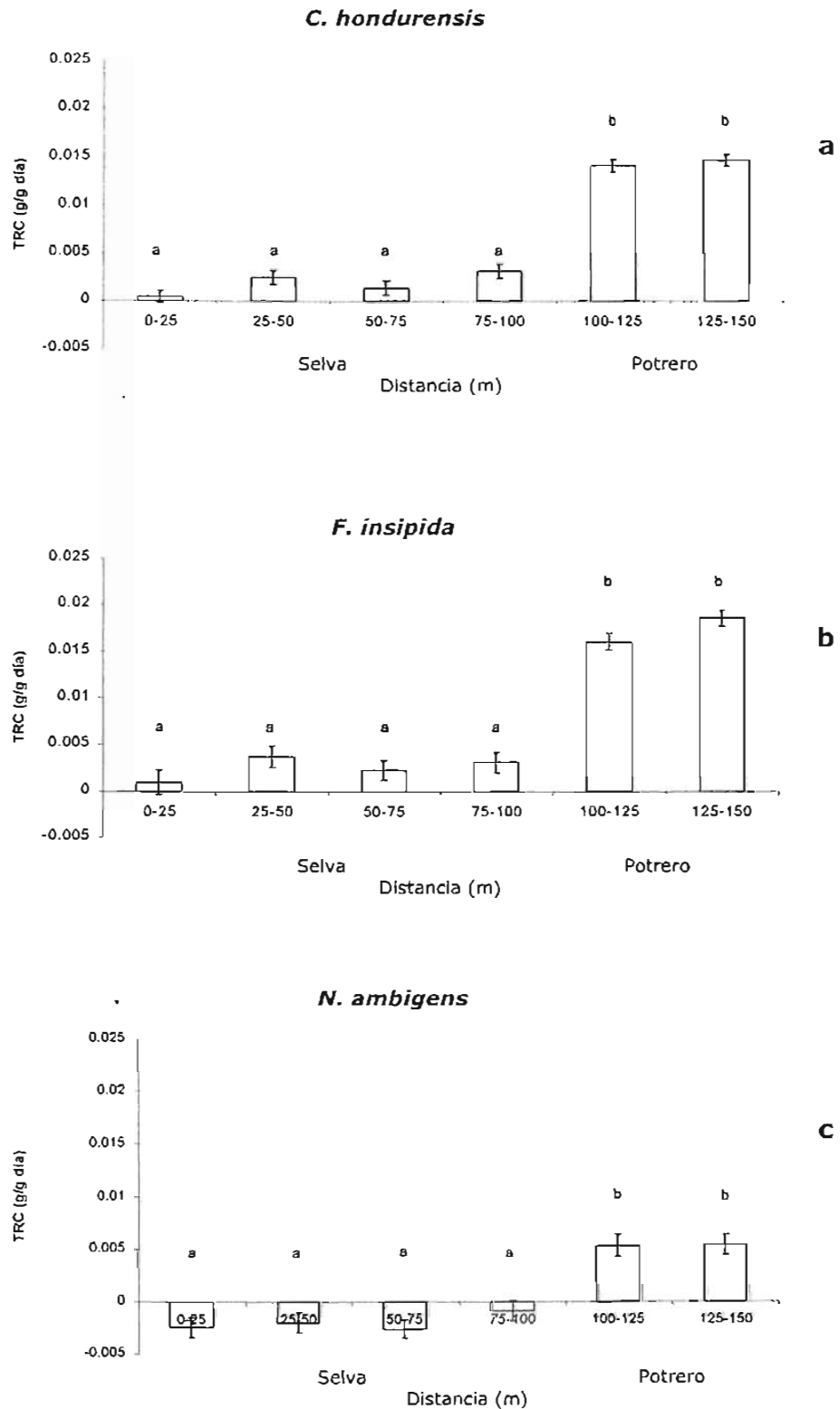


Figura 15. Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

10.5. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa)

F. insipida fue la especie que presentó valores más altos en su TRCa en los tres tratamientos, siendo *N. ambigens* la que obtuvo los valores menores; incluso se registraron valores negativos en el tratamiento ER (Figura 16a, 16b y 16c). A pesar de lo anterior, el ANdeVA no mostró diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna especie (Apéndice 1).

Tanto *C. hondurensis* como *N. ambigens* presentaron valores negativos en la TRCa en las plantas que se encontraron hacia el interior de la selva. *N. ambigens* fue la especie que presentó los valores más bajos de la TRCa (Figura 17c). En *C. hondurensis* y *F. insipida* las plantas que se encontraron en el interior de la selva se diferenciaron significativamente de aquellas que crecieron en el potrero (Apéndice 1), siendo estas últimas las que presentaron los valores mayores de crecimiento (Figuras 17a y 17b). En el caso de *N. ambigens*, aunque las plantas que crecieron en el potrero obtuvieron los valores más altos, las diferencias no fueron significativas (Apéndice 1).

La interacción tratamiento-distancia no fue significativa en las tres especies (Apéndice 1).

10.6. Proporción raíz-vástago (R/V)

Los datos de la proporción raíz-vástago mostraron que las tres especies tienden a asignar mayor biomasa a la parte aérea que a la raíz. *C. hondurensis* fue la que asignó relativamente mayor biomasa a la parte aérea, obteniendo los valores más bajos en la proporción R/V (Figura 18a). Ni en *C. hondurensis* ni en *F. insipida* se presentaron diferencias significativas entre tratamientos; por el contrario, estas diferencias sí se encontraron en *N. ambigens* (Apéndice 1), en la que el tratamiento M- presentó los valores más bajos en su proporción R/V que los tratamientos con inóculo (ER y E), es decir asignó mayor biomasa a la parte aérea que a su sistema radical (Figura 18c).

El ANdeVA mostró un efecto significativo de la distancia (gradiente selva-potreo) en las tres especies (Apéndice 1). Las tres tendieron a asignar mayor biomasa al vástago que al sistema radical en el potrero que en el interior de la selva (Figura 19a, 19b, 19c).

La interacción distancia-tratamiento no fue significativa en ninguna de las tres especies (Apéndice 1).

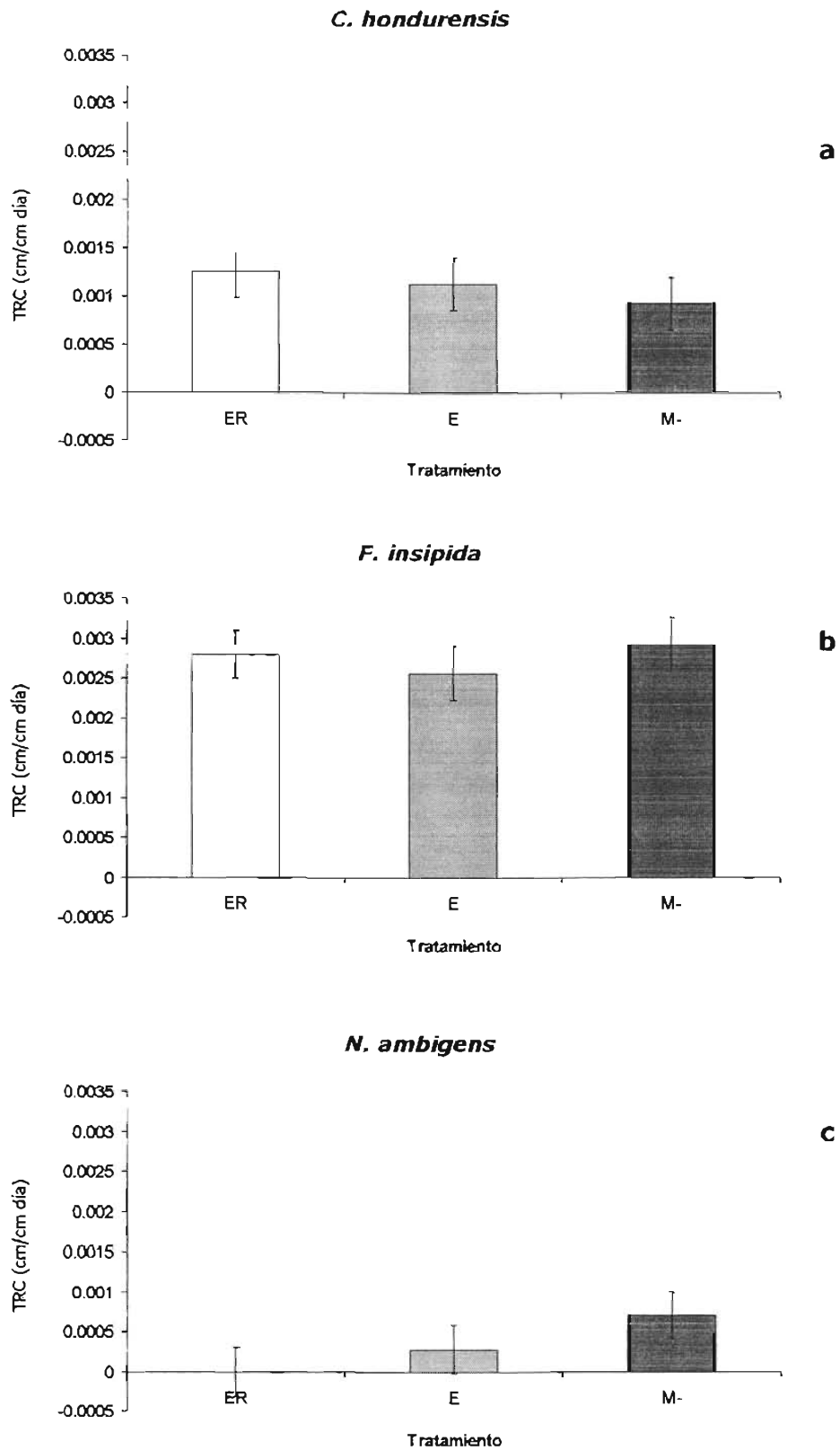


Figura 16. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) (promedio \pm EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E: = Esporas; M- = Sin inóculo.

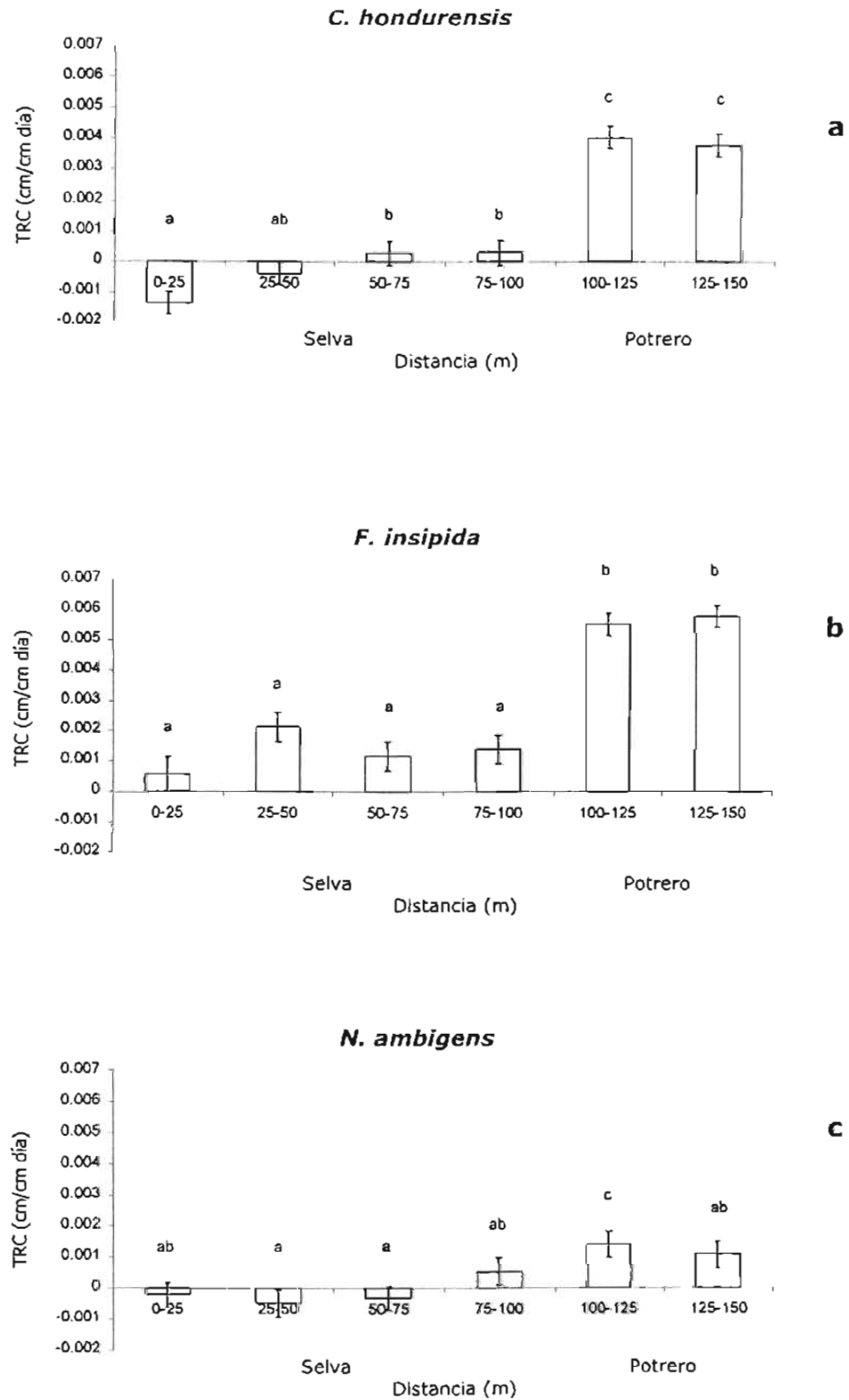


Figura 17. Tasa relativa de crecimiento en altura (TRCa) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

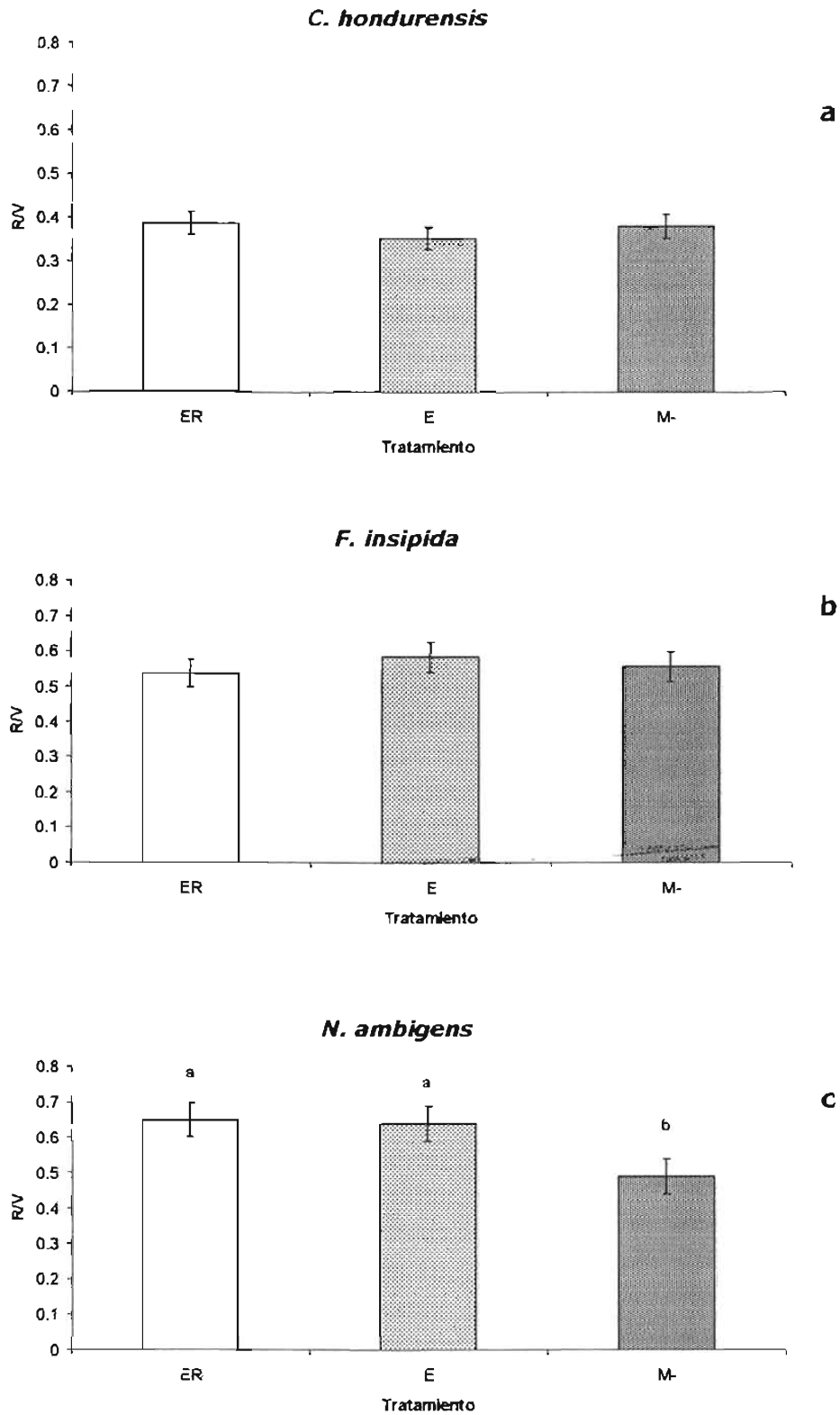


Figura 18. Proporción raíz-vástago (R/V) (promedio ± EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

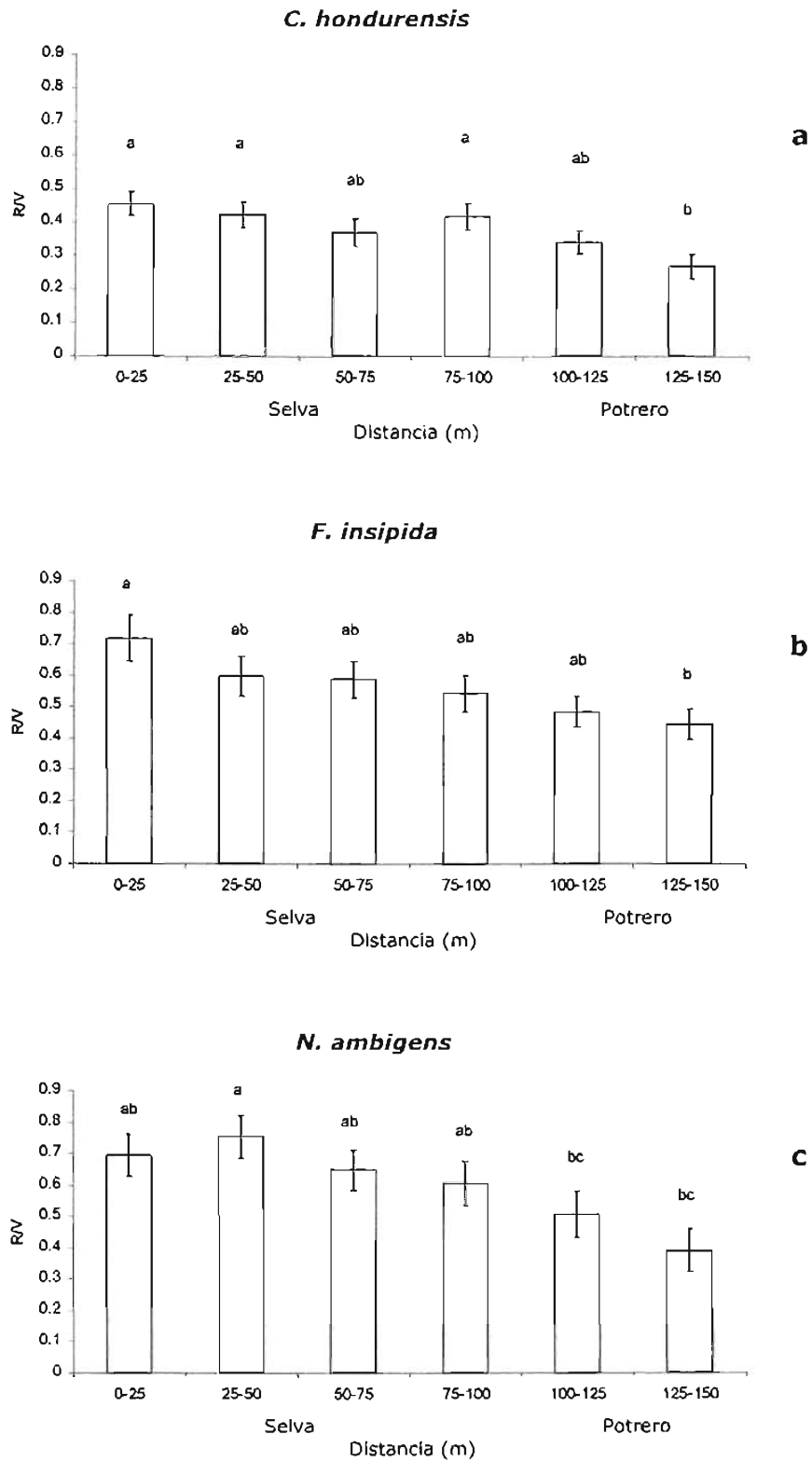


Figura 19. Proporción raíz-vástago (R/V) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

10.7. Área foliar (AF)

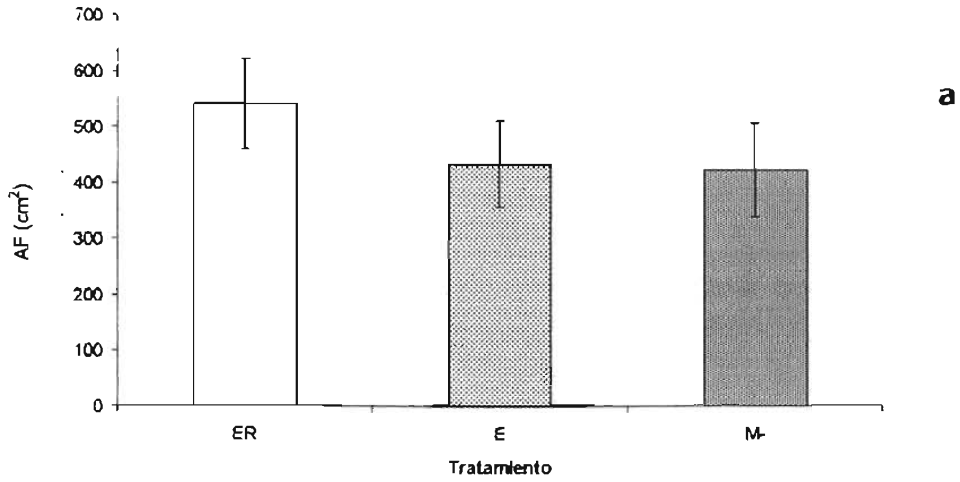
El área foliar de *C. hondurensis* tendió a ser mayor para el tratamiento de esporas más raíces (ER) (Figura 20a), mientras que en *F. insipida* y en *N. ambigens* los tratamientos M- obtuvieron valores más altos de área foliar que los tratamientos con inóculo (E y ER) (Figura 20b y 20c).

El área foliar mostró tener los valores más altos en los cuadros correspondientes al potrero que en los del interior de la selva en todas las especies (Figura 21a, 21b y 21c). *N. ambigens* obtuvo los valores menores de área foliar en los cuadros que se encontraron en la zona de potrero que las demás especies (Figura 21c). El ANdeVA del área foliar mostró un efecto significativo de la distancia en las tres especies; sin embargo, este efecto no fue significativo para el factor tratamiento, ni en la interacción distancia-tratamiento (Apéndice 1).

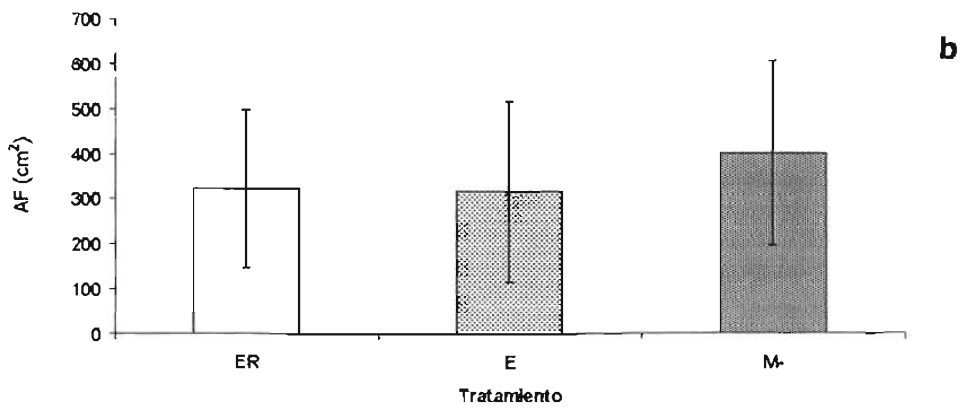
10.8. Proporción de área foliar (PAF)

La proporción de biomasa asignada al área foliar fue mayor en *F. insipida* que en las demás especies, siendo *N. ambigens* la que asignó proporcionalmente menos área a sus hojas por biomasa total producida (Figura 22). El ANdeVA no mostró efectos significativos de los tratamientos ni de la interacción distancia-tratamiento en las tres especies; sin embargo, en *C. hondurensis* y *F. insipida* se encontraron diferencias significativas entre distancias (Apéndice 1). En ambas especies, las plantas que se encontraron en los cuadros correspondientes al potrero obtuvieron valores más bajos en la proporción de área foliar que las que se encontraron en el interior de la selva (Figura 23a y 23b). En *N. ambigens* no se encontró esta tendencia (Figura 23c).

C. hondurensis



F. insipida



N. ambigens

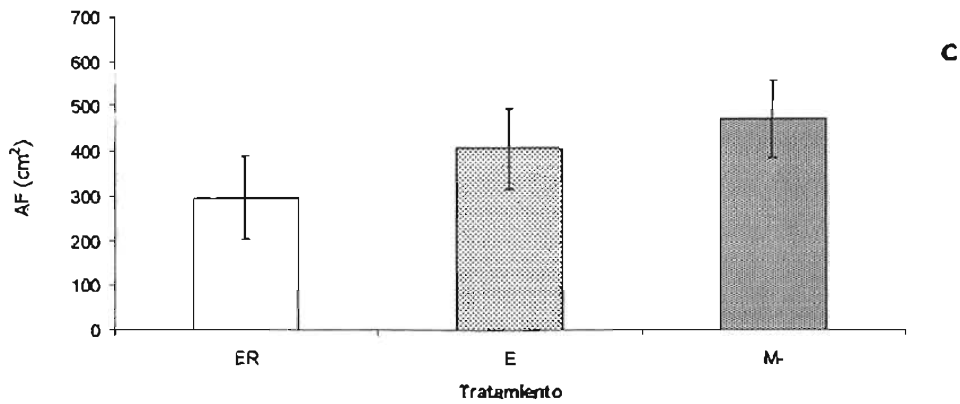


Figura 20. Área foliar (AF) (promedio \pm EE) de las plantas en las distintas especies por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo.

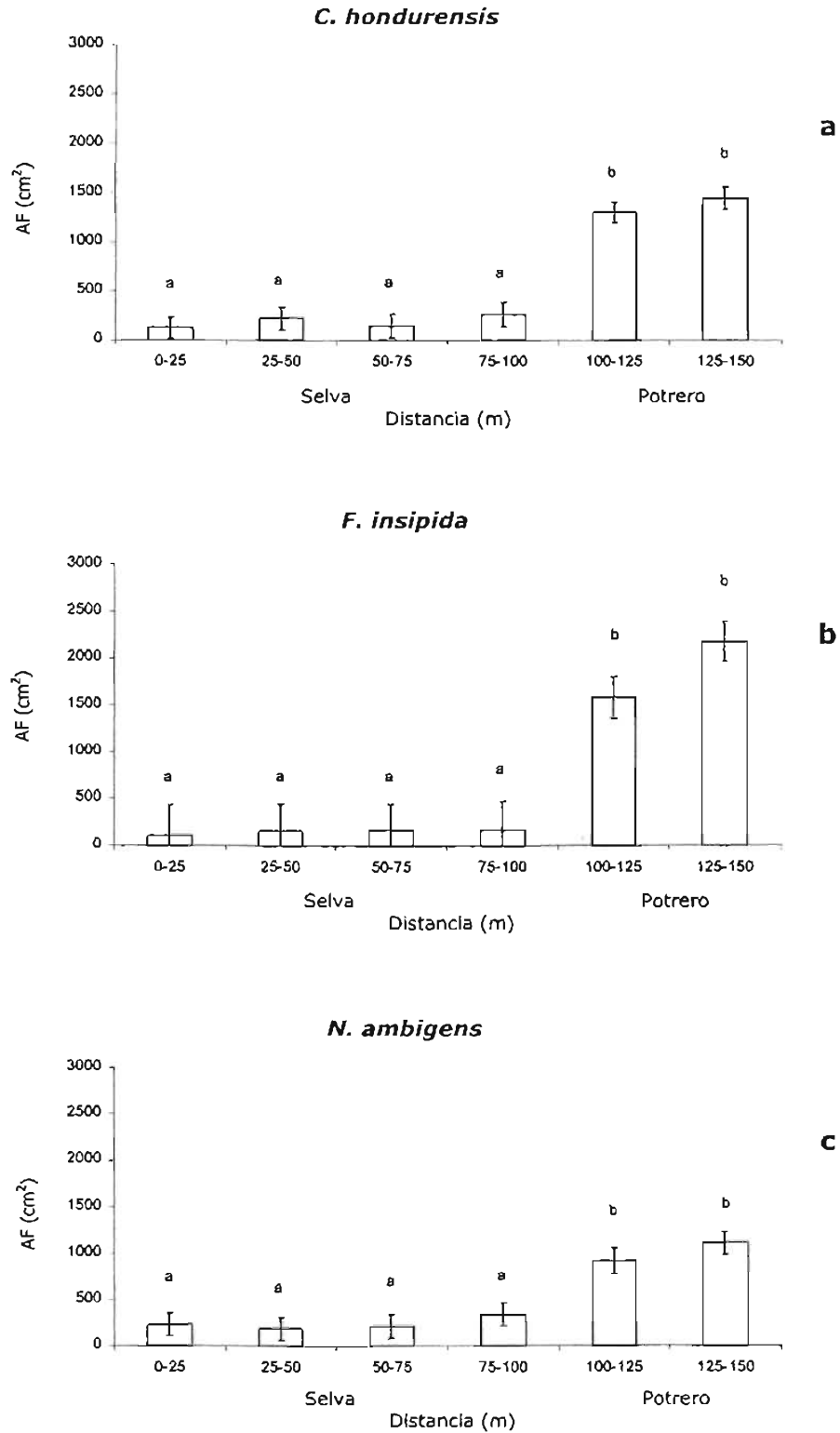


Figura 21. Área foliar (AF) (promedio ± EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

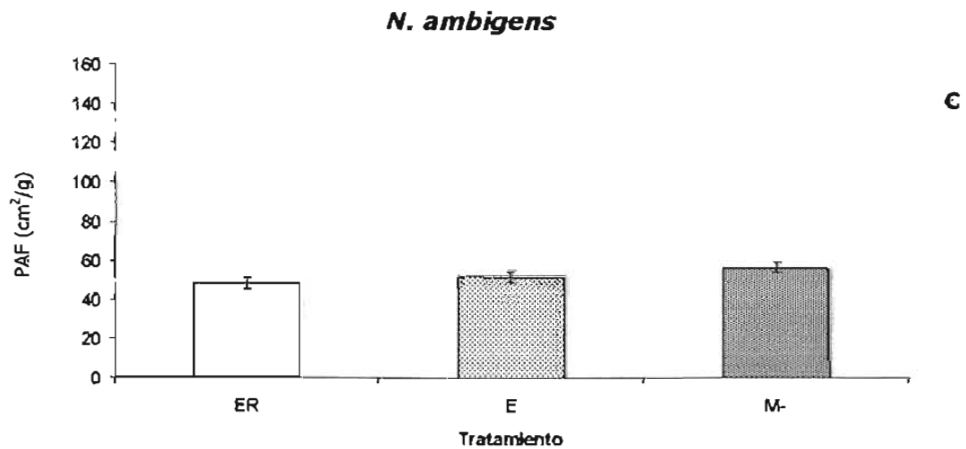
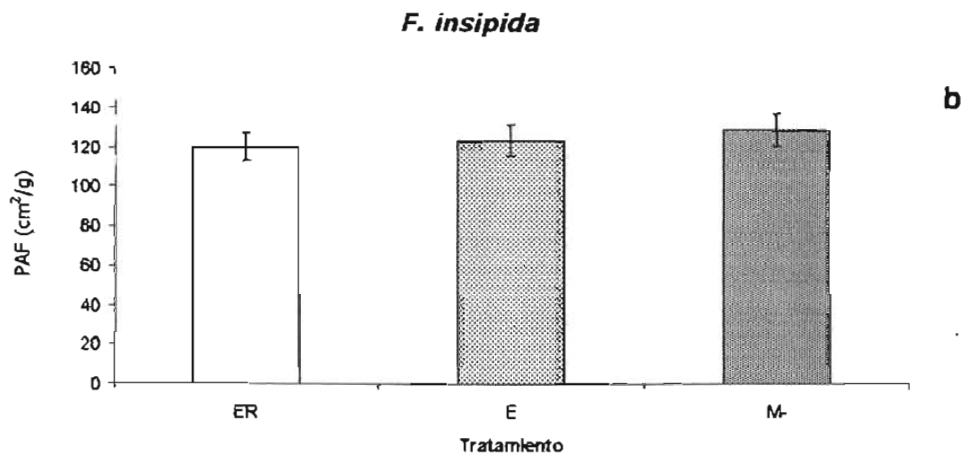
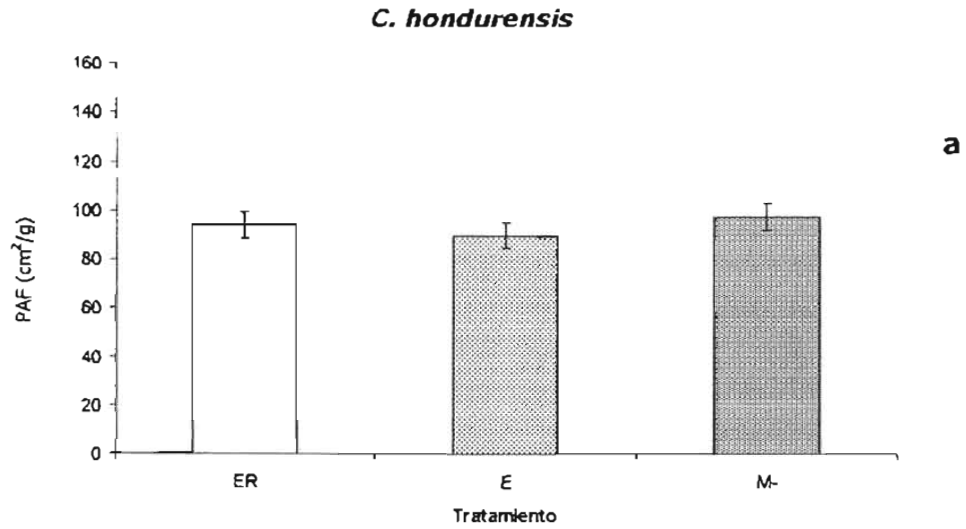


Figura 22. Proporción de área foliar (PAF) (promedio \pm EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo.

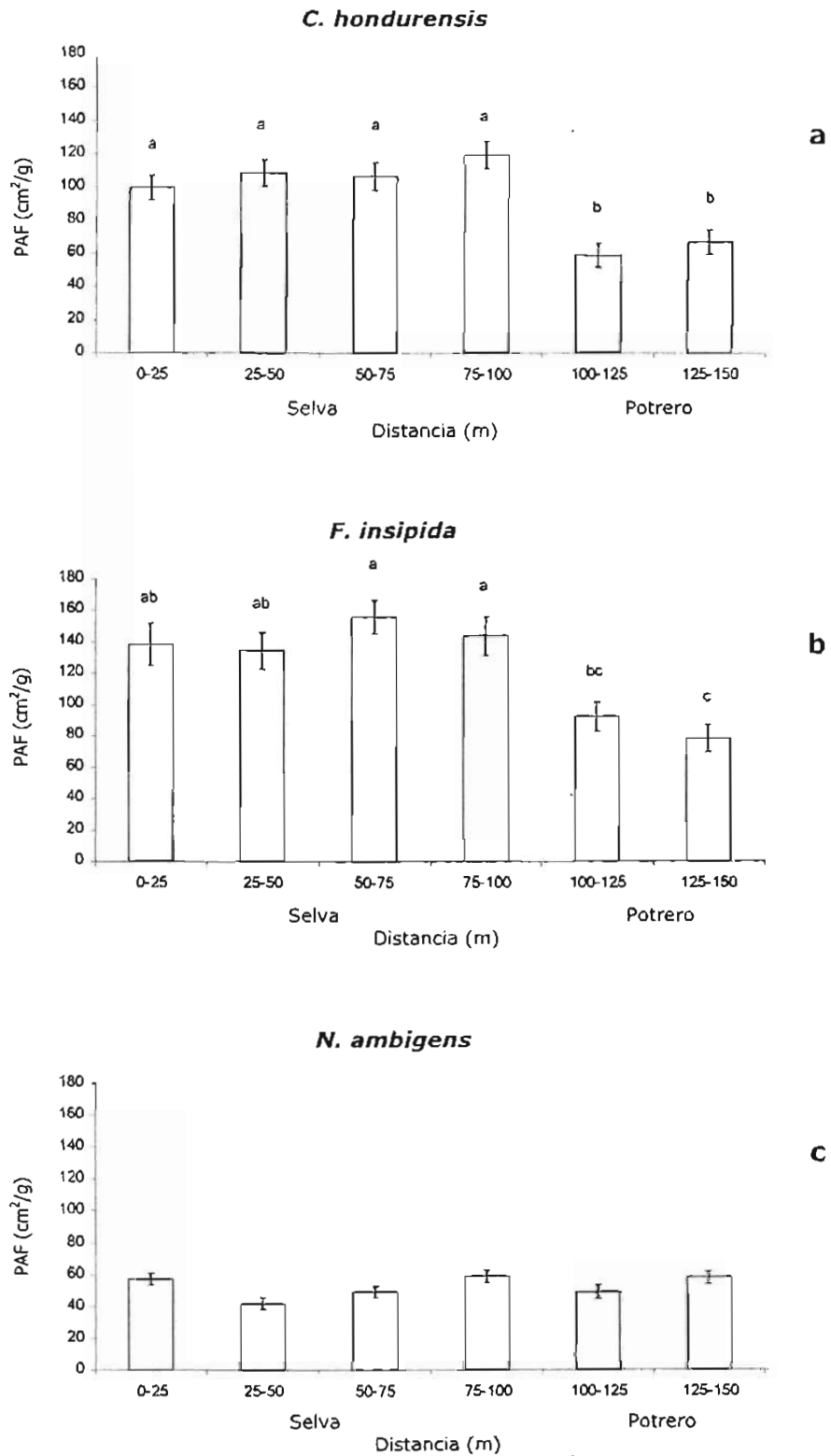


Figura 23. Proporción de área foliar (PAF) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

10.9. Área foliar específica (AFE)

N. ambigens fue la única especie en la que se presentaron diferencias entre tratamientos, siendo en el ER el que obtuvo los valores más altos, lo que significa que asignó mayor área foliar por biomasa de la hoja producida en comparación a los demás tratamientos (E y M-) (Figura 24c).

El ANdeVA del área foliar específica mostró un efecto significativo de la distancia en las tres especies. Al igual que en las variables descritas anteriormente, el AFE difirió entre las plantas que se encontraron en la zona de selva respecto a las que se encontraron en el potrero; en las tres especies, los valores mayores se obtuvieron en el interior de la selva (Figura 25a, 25b y 25c). *F. insipida* presentó la mayor área foliar por biomasa de la hoja, tanto en el interior de la selva como en el potrero (Figura 25).

La interacción distancia-tratamiento no fue significativa en ninguna de las tres especies (Apéndice 1).

10.10. Tasa de asimilación neta (TAN)

El ANdeVA mostró un efecto significativo de la distancia (gradiente selva-potrero) en la TAN de las tres especies; el efecto del tratamiento únicamente fue significativo en *C. hondurensis*. La interacción distancia-tratamiento no fue significativa en ninguna especie (Apéndice 1).

En *C. hondurensis* el tratamiento con esporas (E) obtuvo un valor significativamente más alto que los demás tratamientos (M- y ER) (Figura 26a). *N. ambigens* tuvo los menores valores de TAN en comparación con las demás especies, obteniendo incluso valores negativos para el tratamiento ER (Figura 26).

En las tres especies los valores mayores de la TAN se observaron en las plantas del potrero, las cuales fueron significativamente diferentes de las que se encontraron en el interior de la selva (Figura 27a, 27b y 27c). Cabe señalar que *N. ambigens* fue la única especie que presentó valores negativos de la TAN en las plantas de la selva (Figura 27c).

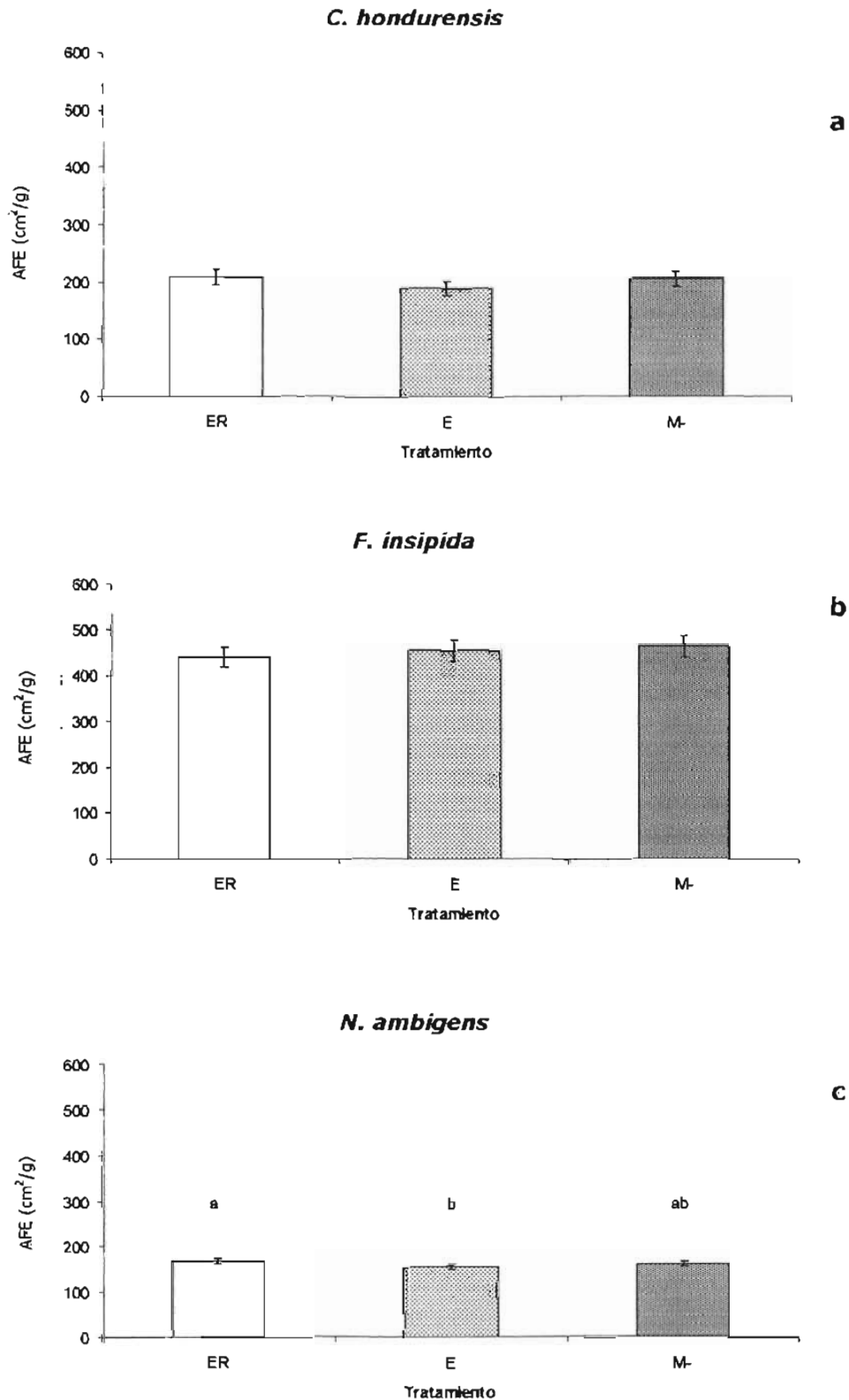


Figura 24. Área foliar específica (AFE) (promedio \pm EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo. Letras diferentes indican diferencias significativas. (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

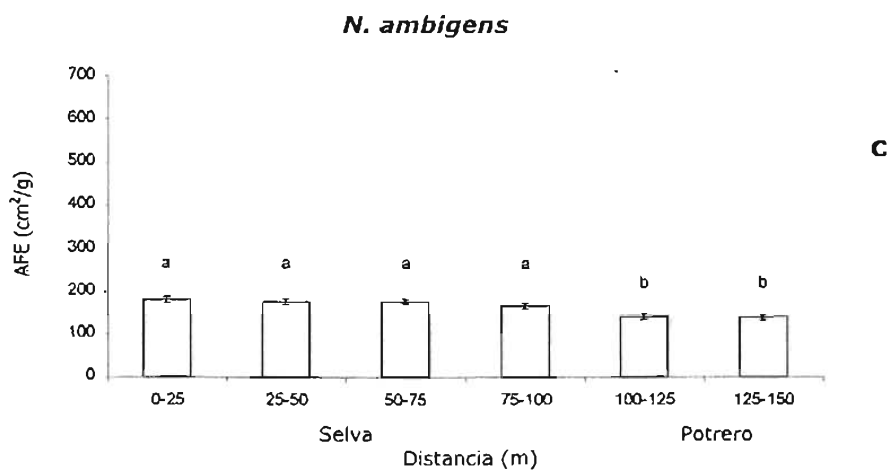
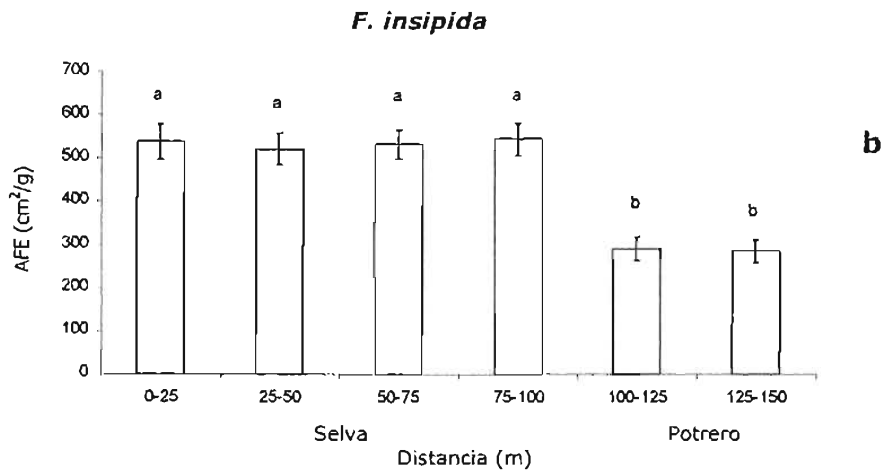
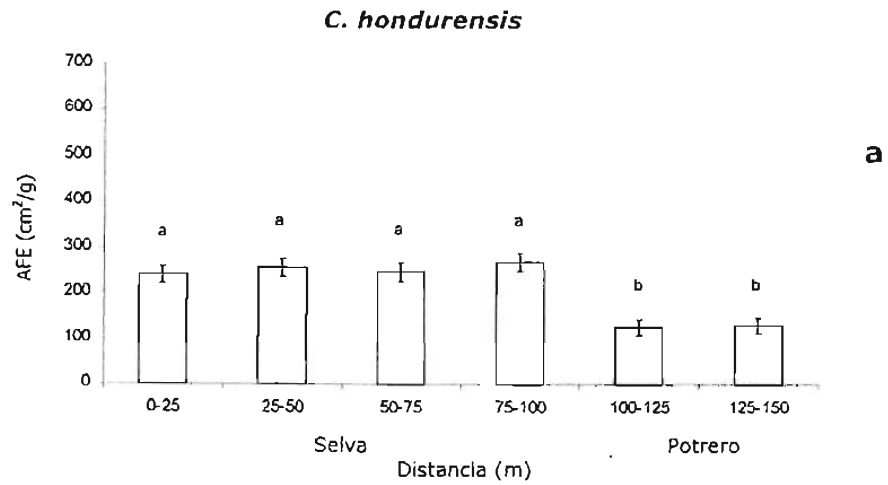


Figura 25. Área foliar específica (AFE) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

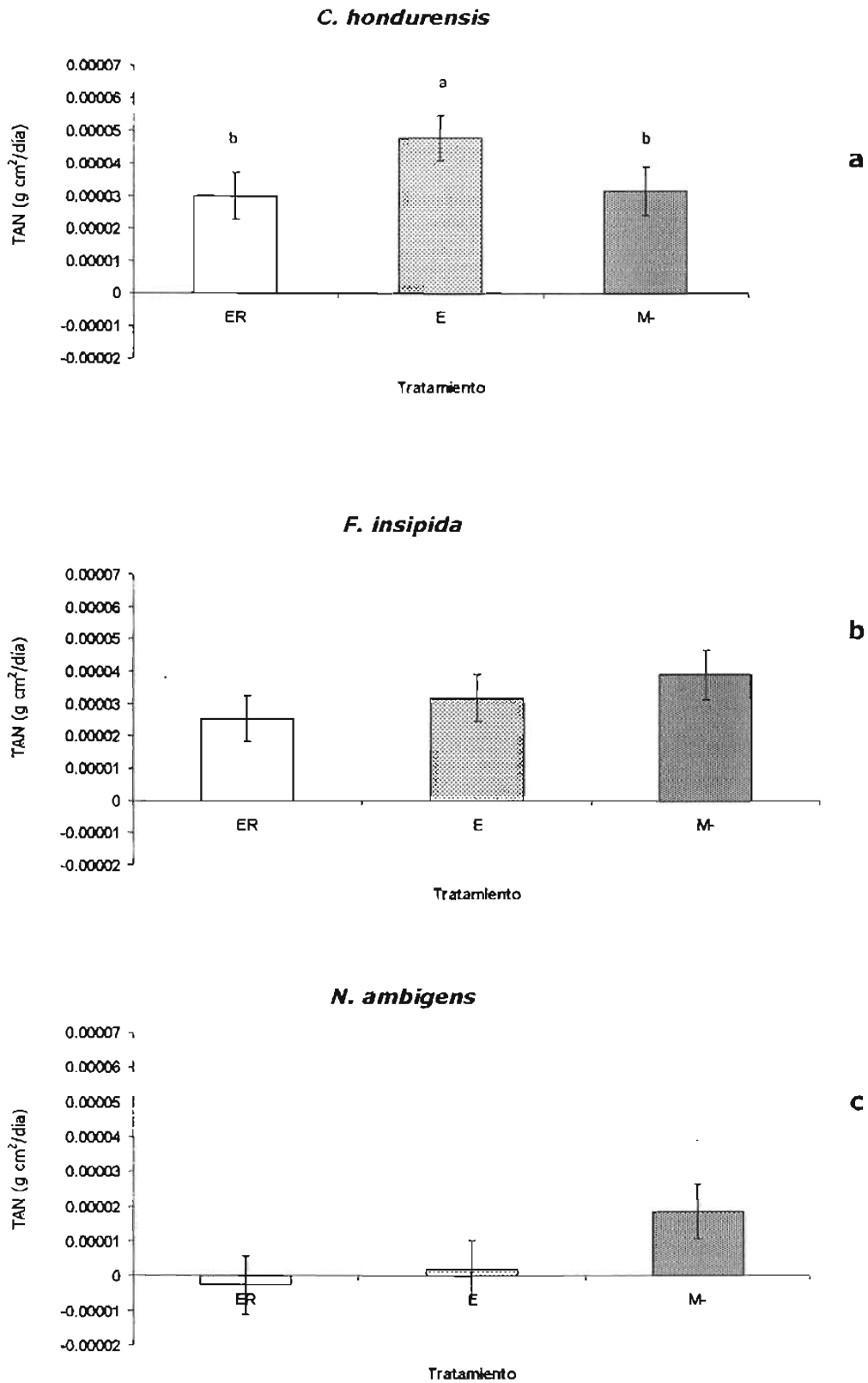


Figura 26. Tasa de asimilación neta (TAN) (promedio ± EE) de las plantas en los distintos tratamientos por especie. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin inóculo. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p \leq 0.05$).

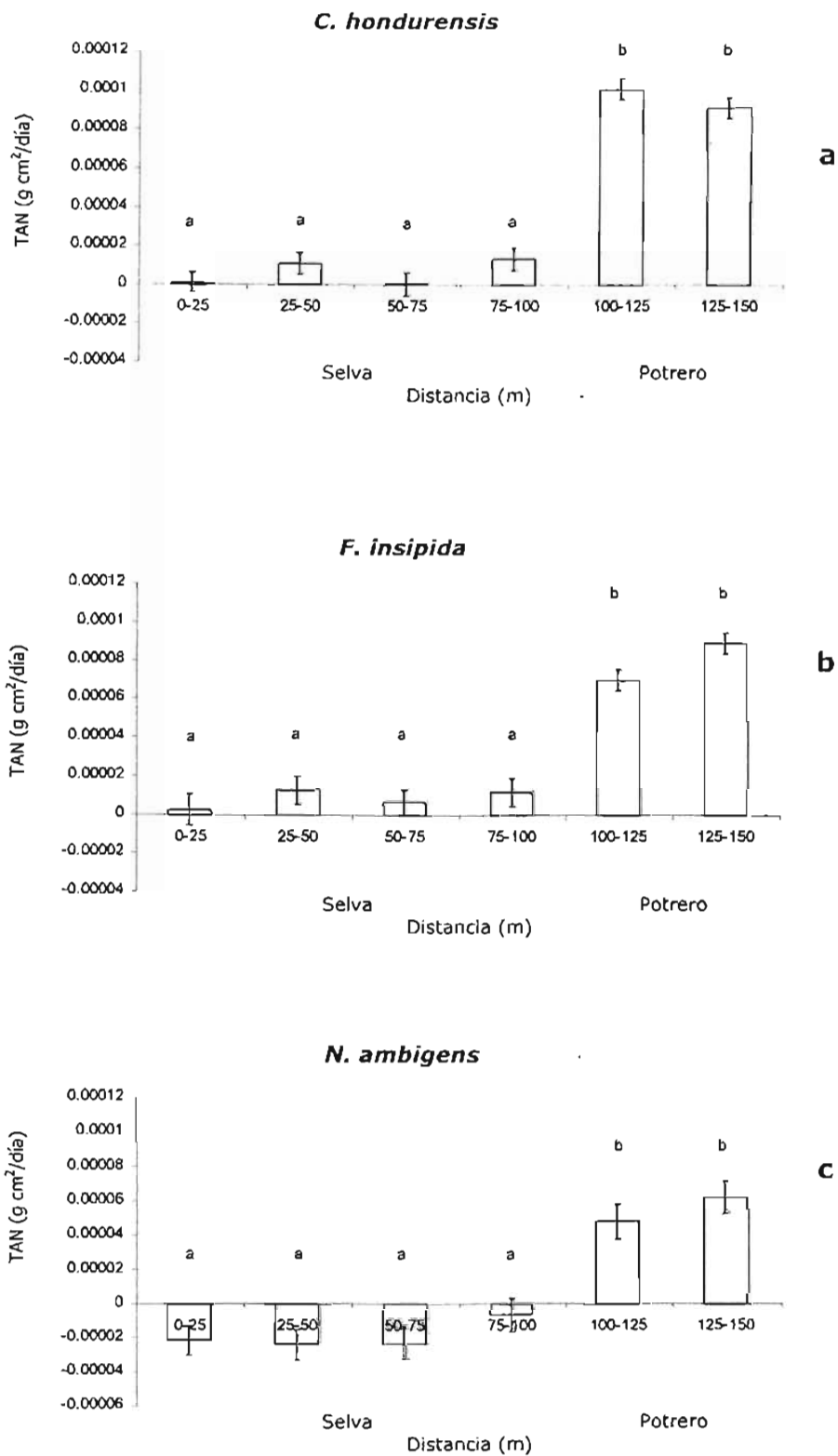


Figura 27. Tasa de asimilación neta (TAN) (promedio \pm EE) de las plantas de cada especie en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

10.11. Colonización micorrízica

10.11.1. Colonización inicial

Los resultados de la colonización micorrízica inicial (en el mes del trasplante a campo) mostraron que todas las especies obtuvieron valores mayores de colonización en los tratamientos con esporas más raíces (ER) que en los demás tratamientos (E y M-). Cabe señalar que en las tres especies los tratamientos sin inóculo (M-) mostraron colonización por hongos micorrízicos producto de una probable contaminación debido a la cercanía de las plantas inoculadas en invernadero, sin embargo, esta colonización fue mucho menor que la de los tratamientos con colonización (ER y E) (Figura 28).

C. hondurensis presentó únicamente colonización por hifas; el tratamiento ER obtuvo el valor mayor con un porcentaje de colonización de 64.6%, mientras que en los tratamientos E y M- estos valores fueron de 36% y 1.6% respectivamente (Figura 28a). Las diferencias entre tratamientos fueron significativas ($H = 11.663$, g.l. = 2, $p = 0.0029$).

F. insipida presentó colonización por hifas y vesículas; en el tratamiento ER se observó la mayor colonización por vesículas (11.7%), sin embargo, las diferencias entre tratamientos fueron marginalmente significativas ($H = 5.78$, g.l. = 2, $p = 0.05558$). La colonización por hifas y la colonización total fueron diferentes significativamente entre tratamientos ($H = 9.48$, g.l. = 2, $p = 0.0087$ y $H = 9.414$, g.l. = 2, $p = 0.009$, respectivamente) y los tratamientos ER y E tuvieron similar grado de colonización en ambos casos (21.6 y 23 %; 23 y 24.3% respectivamente), siendo mayores al M- (Figura 28b).

La colonización por ovillos se presentó únicamente en *N. ambigens*, sin diferencias significativas entre tratamientos ($H = 5.045$, g.l. = 2, $p = 0.08$). En el caso de la colonización por hifas, el tratamiento E presentó valores mayores (11.1%), sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 5.54$, g.l. = 2, $p = 0.062$). La colonización total mostró diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de inoculación ($H = 6.021$, g.l. = 2, $p = 0.049$); el tratamiento ER obtuvo valores mayores (29.3%) que los tratamientos E y M- (18% y 6.7% respectivamente) (Figura 28c).

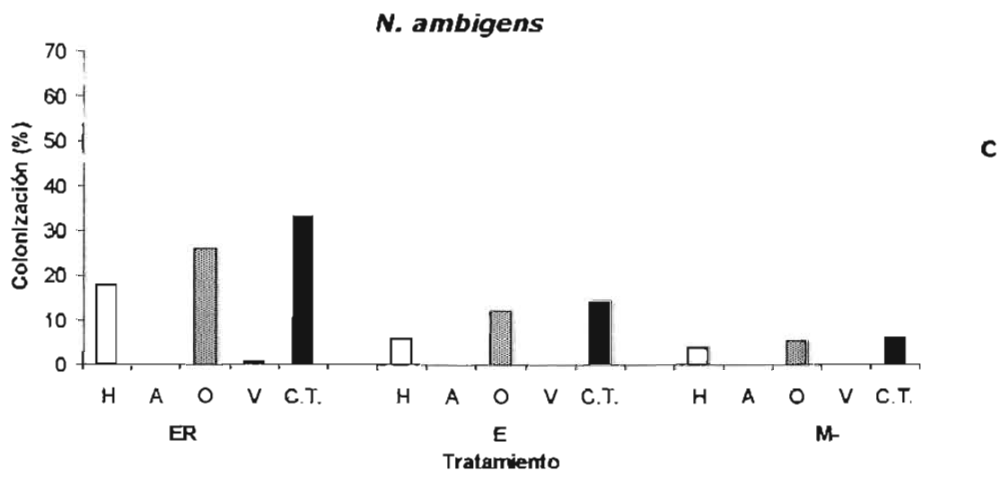
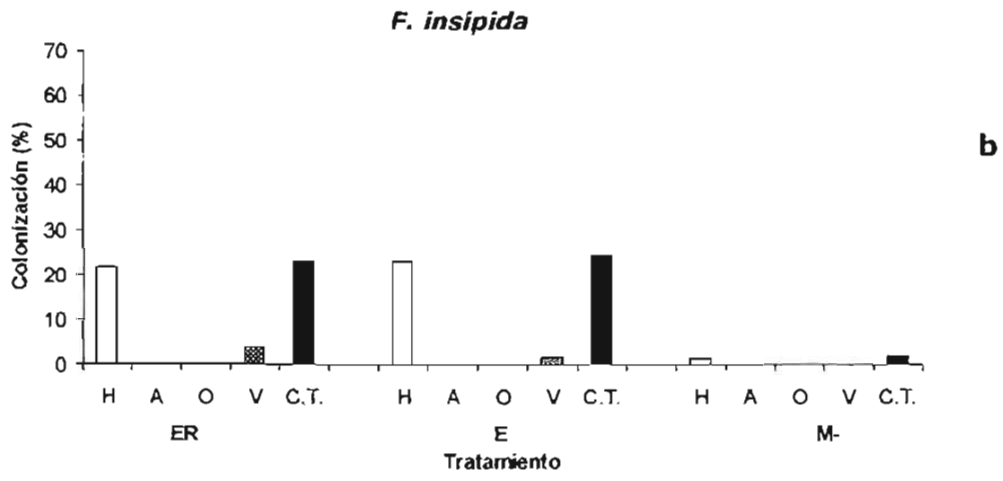
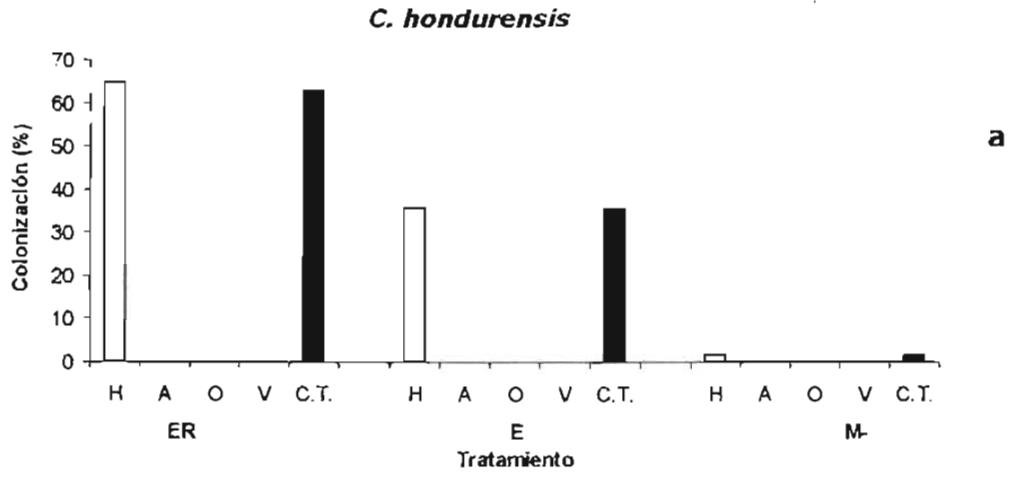


Figura 28. Porcentaje de colonización inicial en las tres especies. H: hifas; A: arbúsculos; O: ovillos; V: vesículas; C.T.: colonización total. ER: tratamiento esporas más raíces; E: Tratamiento con esporas; M-: Control.

10.11.2. Colonización final

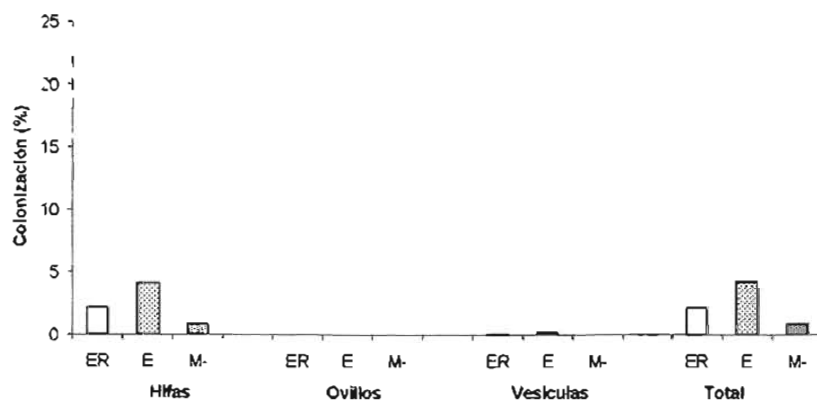
Las tres especies mostraron tener una colonización de tipo *Paris*. *C. hondurensis* fue la única especie que presentó vesículas en sus raíces; sin embargo, su porcentaje fue menor al 1%. Por otro lado la colonización por ovillos únicamente se presentó en el tratamiento M- con un porcentaje inferior al 0.1%; así, el análisis de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas en los porcentajes de colonización de ovillos y vesículas entre tratamientos ($H = 4.085$, g.l. = 2, $p = 0.130$ y $H = 1.306$, g.l. = 2, $p = 0.520$, respectivamente). Con respecto a la colonización por hifas, en esta misma especie se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 6.159$, g.l. = 2, $p = 0.046$); las del tratamiento E revelaron un porcentaje de colonización superior al 4%, mientras que en el tratamiento M- la inoculación por hifas fue cercana al 1%. La colonización total también presentó diferencias significativas ($H = 6.564$, g.l. = 2, $p = 0.038$), y el tratamiento E obtuvo los mayores valores de colonización, mientras que el tratamiento M- obtuvo los menores (Figura 29a).

F. insipida no mostró diferencias significativas entre tratamientos en los porcentajes de inoculación por hifas y ovillos ($H = 2.188$, g.l. = 2, $p = 0.3348$ y $H = 0.435$, g.l. = 2, $p = 0.804$ respectivamente). En los tres tratamientos la presencia de ovillos fue menor al 0.1%, mientras que la colonización por hifas y total, los porcentajes de inoculación fueron cercanos al 6% (para los tratamientos ER y M-) y mayores a 7% en el tratamiento E (Figura 29b). La inoculación total entre tratamientos no mostró diferencias significativas ($H = 1.364$, g.l. = 2, $p = 0.506$).

Los mayores porcentajes de inoculación por ovillos se presentaron en *N. ambigens*, y fueron de 3.2 y 4.5% en los tratamientos ER y E, respectivamente, y de 10% para el tratamiento M-, presentando diferencias significativas entre ellos ($H = 9.232$, g.l. = 2, $p = 0.01$). En la colonización por hifas y total se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ($H = 10.033$, g.l. = 2, $p = 0.007$ y $H = 10.02$, g.l. = 2, $p = 0.007$, respectivamente); el tratamiento ER obtuvo los menores valores de colonización con un 12.2 %, mientras que en los demás tratamientos fueron superiores al 22% (Figura 29c).

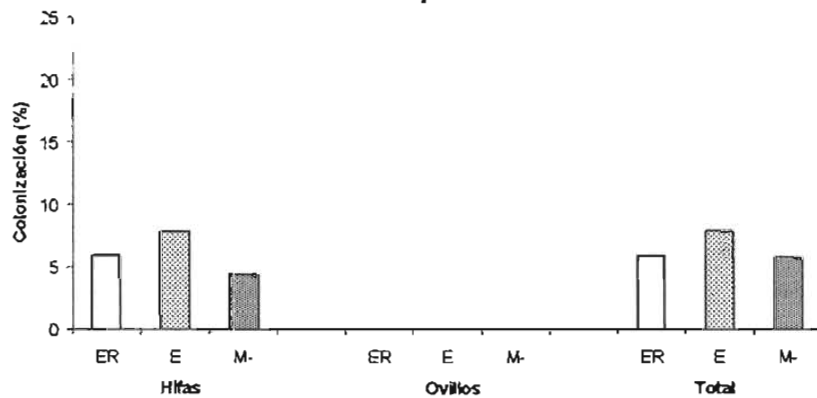
Tanto *C. hondurensis* como *N. ambigens* presentaron diferencias significativas en los porcentajes de colonización por vesículas y ovillos respectivamente, entre las plantas que se encontraron en el interior de la selva y las del potrero, independientemente del tratamiento de inoculación ($H = 6.678$, g.l. = 1, $p = 0.010$ y $H = 6.772$, g.l. = 1, $p = 0.009$ respectivamente) (Figuras 30a y 30c). En el caso *C. hondurensis*, la colonización por vesículas se presentó únicamente en las plantas de la selva con un porcentaje de colonización inferior al 1%. En *N. ambigens*, la colonización por ovillos fue mayor en la zona de potrero. En todas las especies la mayor colonización por hifas y total se manifestó en las plantas del interior de la selva, sin embargo, el análisis de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas entre ambientes (selva-potrero) ($p > 0.05$) (Figuras 30a, 30b y 30c).

C. hondurensis



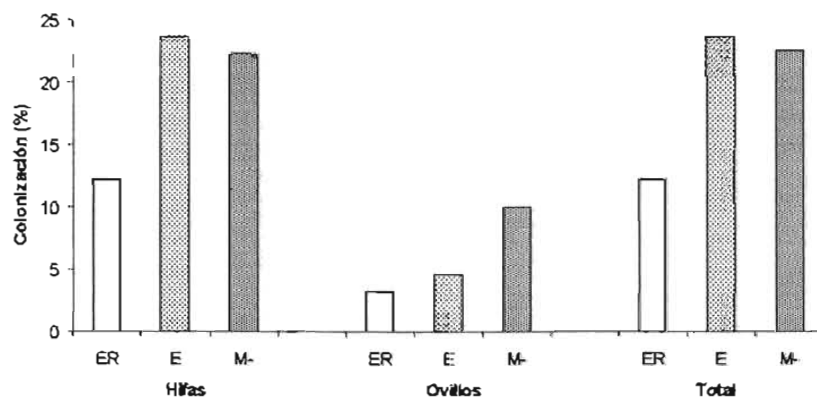
a

F. insipida



b

N. ambigens



c

Figura 29. Porcentaje de colonización final por diferentes estructuras de HMA en las especies en sus diferentes tratamientos en las. ER = Esporas más raíces; E = Esporas; M- = Sin Inóculo.

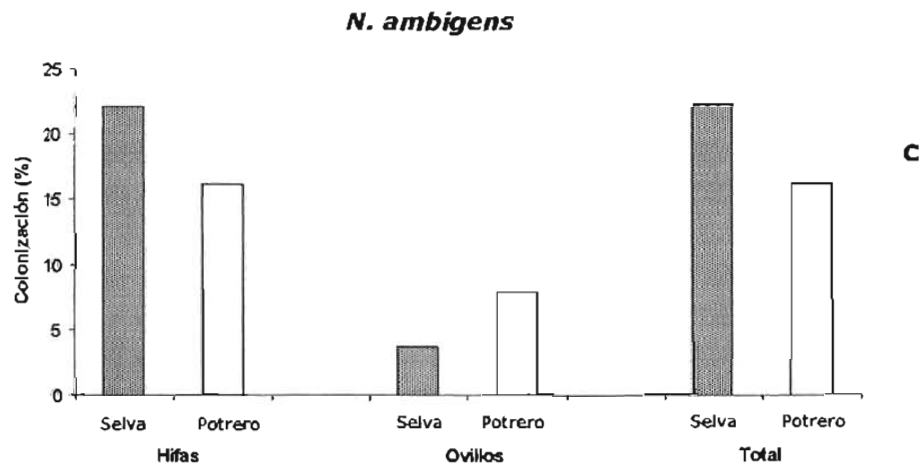
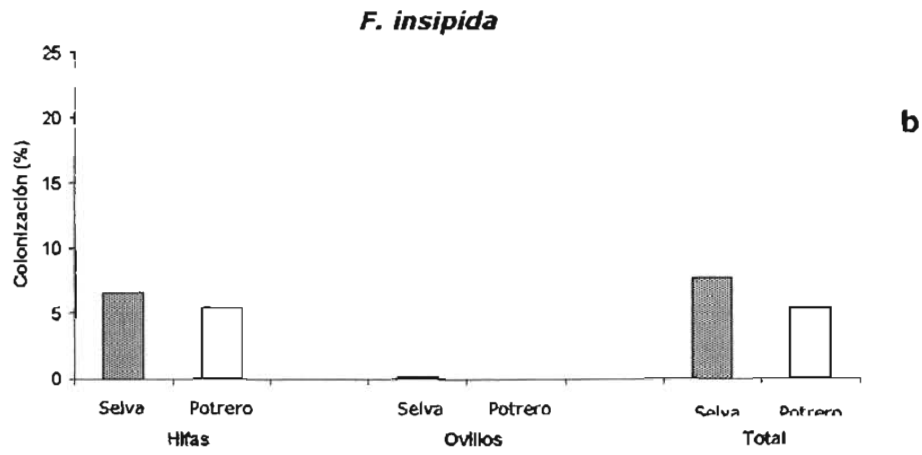
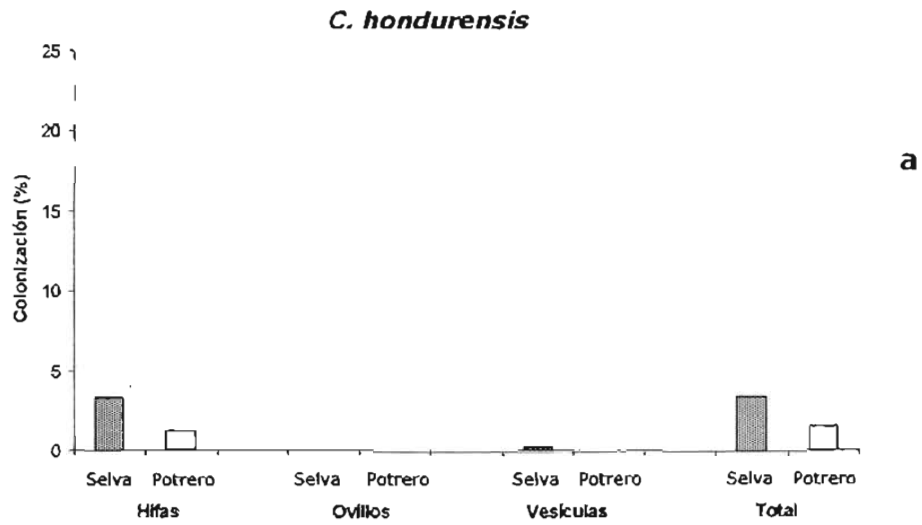


Figura 30. Porcentaje de colonización final por diferentes estructuras de HMA en las especies del interior del selva y potrero.

11. DISCUSIÓN

11.1. Respuesta a la colonización por HMA

Debido a que se observó a las hifas formando ovillos, se determinó que la colonización que se presentó fue de tipo *Paris* (Smith y Read, 1997). Al evaluar la colonización final por HMA en cada especie, se encontró que el porcentaje de colonización por ovillos (estructuras donde se considera da el intercambio de materiales entre la planta hospedera y el hongo), fue menor al 1% en *F. insipida* y *C. hondurensis*; en esta última especie la colonización sólo ocurrió en el tratamiento M-. Sin embargo en *N. ambigens* la colonización fue de 3% a 10% en el tratamiento M-. Probablemente la colonización de las plantas control de las tres especies pudo deberse a la presencia de estos hongos en el suelo de la zona de estudio.

Las diferencias en los niveles de colonización probablemente se deben a que las especies vegetales presentan una respuesta diferencial a la relación con HMA (Allen et al., 2003; van der Heijden et al., 1998b). La colonización por HMA varía marcadamente con los diferentes genotipos de las especies hospederas, aunque los mecanismos bioquímicos y fisiológicos y el control genético de estas interacciones no han sido clarificadas (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001). A pesar de ello se reconocen varios factores que afectan los niveles de colonización por HMA y su respuesta en el hospedero, entre los que destacan los ambientales (como la intensidad lumínica y factores del suelo, entre otros) (Siqueira y Saggin-Júnior 2001; Gehring, 2003), la estacionalidad (Lovelock et al., 2003), los microorganismos y la composición de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en el suelo y los factores relacionados al hospedero, como su fisiología, morfología y fenología (Zangaro et al., 2000; Kiers et al., 2000; Erickson, 2001; Gehring, 2003; Husband et al., 2002; Lovelock et al., 2003).

En este estudio las especies mostraron poca respuesta a la inoculación con HMA, excepto *N. ambigens*, ya que presentó mayor respuesta a los tratamientos micorrízicos, lo cual se reflejó en la proporción raíz-vástago y en el AFE, que presentaron valores menores en el tratamiento M- y E respectivamente. Las variables altura, PST y TRCg también respondieron a la inoculación, ya que presentaron los valores más altos en las plantas control (M-). Cabe señalar que *N. ambigens* fue la especie en la cual se obtuvieron relativamente altos porcentajes de colonización en relación con las otras especie. En *C. hondurensis* y *F. insipida*, las únicas variables en las que se observaron diferencias entre tratamientos micorrízicos fue en la TAN y en la supervivencia, respectivamente.

Los niveles reducidos de colonización por HMA son comunes en las plantas persistentes de la selva húmeda; varios estudios han descrito que especies de las últimas etapas sucesionales presentan bajos niveles de colonización y baja dependencia a la micorriza arbuscular (Metcalf et al., 1998; Gehring, 2003) en comparación con especies de las primeras etapas de la sucesión (pioneras), en las cuales se presentan mayores niveles de colonización y tienen una mayor respuesta a la asociación (Siquiera et al., 1998; Kiers et al., 2000; Zangaro et al., 2000; Siquiera y Saggin-Júnior, 2001). Por ejemplo, se ha encontrado que a pesar de la colonización por HMA, las especies tardías no presentan aumento en el contenido de P en sus tejidos en comparación con plantas no inoculadas (Zangaro et al. 2000). Al mismo tiempo, Kiers et al. (2000) reportaron que entre las variables que no respondieron a la colonización por HMA se encuentran la supervivencia, la tasa de crecimiento y el área foliar.

La escasa respuesta de las especies persistentes a la colonización y dependencia por los HMA probablemente se debe a que la mayoría de las especies que conforman las etapas finales de la sucesión presentan bajas tasas de absorción de nutrimentos del suelo debido a su lento crecimiento (Zangaro et al., 2000; Siqueira y Saggin-Júnior, 2001). La baja incidencia lumínica conlleva a una baja producción de fotosintatos que no se asignan a mantener la simbiosis micorrizica (Lovelock et al., 2003). Siqueira et al. (1998) mencionan que estas especies presentan una reducida respuesta al aumento en la fertilidad del suelo en comparación con las plantas pioneras, las cuales asimilan y acumulan altas cantidades de N, P, Ca y S en sus tejidos.

La procedencia del inóculo también influye en los niveles de colonización y en la respuesta de las plantas a los HMA (Lovelock et al., 2003). Por ejemplo, Allen et al. (2003) mostraron que plantas (entre pioneras y persistentes) inoculadas con HMA procedentes de un sitio en las primeras etapas sucesionales tuvieron un mayor crecimiento que aquellas que fueron tratadas con un inóculo procedente de una selva madura, por lo que en este trabajo la procedencia del inóculo (selva madura) también pudo ser un factor causal de la reducida respuesta de las especies a los HMA.

Otro factor que influye en la respuesta de las plantas a la asociación con los HMA es el tamaño de la semilla, ya que se ha reportado que conforme aumenta éste, la colonización por HMA es menor en especies tropicales arbóreas (Zangaro et al., 2000). Las plantas tolerantes a la sombra por lo general presentan semillas grandes, con reservas alimenticias que permiten mantener el crecimiento inicial de la plantas, haciéndolas poco o nada dependientes a la colonización por HMA incluso después de la abscisión de los cotiledones (Gehring, 2003), mientras que las especies pioneras, con semillas de menor tamaño, pueden depender más de la asociación para sobrevivir en las primeras etapas de crecimiento (Siqueira et al., 1998; Kiers et al., 2000; Zangaro et al., 2000). Sin embargo, en este caso *F. insipida* fue la especie con menor tamaño de semilla (grosor promedio de 1.05 mm (García, 2003)); su porcentaje de colonización fue similar a la de *C. hondurensis* (de semillas más grandes), mientras que *N. ambigens*, con semillas de mayor tamaño (grosor promedio de 17.46 mm (García, 2003), obtuvo los mayores porcentajes de colonización total. Las relaciones entre el tamaño o la cantidad de reservas de las semillas, la colonización micorrízica y la dependencia a la micorriza son complejas y variables, e incluso entre las especies de semillas grandes dentro de un mismo género, como lo reporta Gehring (2003).

Siqueira y Saggin-Júnior (2001) observaron que especies tropicales con raíces finas y abundantes pelos radicales presentaron mayor dependencia de los HMA que las plantas con raíces más gruesas, además, encontraron que las plantas con una morfología radical similar pueden diferir en el grado de dependencia micorrízica. Un resultado similar fue encontrado por Onguene y Kuyper (2001) en el cual especies de raíces gruesas y con pocos pelos radicales, no mostraron abundante colonización micorrízica (tanto de hongos formadores de la micorriza arbuscular como de ectomicorrizas). En este caso, *N. ambigens* fue la especie que presentó raíces más gruesas, sin embargo, su porcentaje de colonización total fue mayor que en las demás especies, y es probable que la dependencia micorrízica esté más relacionada con los requerimientos de recursos de la planta (en relación con sus tasas de crecimiento) que con la arquitectura de su sistema radical. En la selva de los Tuxtlas, por ejemplo, se ha determinado que *Heliocarpus appendiculatus*, especie pionera con abundantes raíces finas, es altamente dependiente de los HMA (Guadarrama et al. 2004a).

11.2. Respuestas de crecimiento en la transición selva-potrero

A lo largo de la transición selva-potrero se presentaron cambios microambientales en luz, temperatura y humedad. La temperatura registró valores promedio más bajos en el interior de la selva (21.15°C) y mayores en la zona de potrero (23.9°C). En el caso de la humedad relativa y absoluta, los valores menores se encontraron en la zona de potrero (66.97% y 13.92 g m⁻³, respectivamente) y los mayores al interior de la selva (96.23% y 21.16 g m⁻³, respectivamente) (Nuñez-Castillo, datos no publicados). Estas diferencias microambientales afectaron el crecimiento de las plantas.

Independientemente de los tratamientos, las especies alcanzaron los valores más altos en la mayoría de las variables de crecimiento (altura, diámetro del tallo, PST, TRC, AF y TAN) en el potrero. En los sistemas tropicales la luz suele ser el principal factor limitante en el crecimiento de las plantas (Vickery, 1984), por lo que se ha considerado como un factor regulador de la colonización por HMA y por ende de las variables de respuesta de crecimiento (Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000; Gehring, 2003; Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2003). Así, el aumento en la intensidad lumínica, permite a las plantas aumentar la tasas fotosintéticas y la fijación de C, lo que se refleja en su mayor biomasa y TRC (Rincón y Huante, 1993).

Las especies tolerantes a la sombra presentaron poco o ningún crecimiento en el interior de la selva. Se ha reportado que algunas especies pueden presentar tasas de crecimiento negativas, mientras que especies menos tolerantes presentan valores positivos bajo las mismas condiciones de sombra (Kitajima, 1994). Así, en el interior de la selva *C. hondurensis* y *N. ambigens* presentaron valores negativos de TRCa en ambas especies y TRCg para la primer especie, mientras que *F. insipida* siempre presentó valores positivos, aunque con valores menores en el interior de la selva que en el potrero.

Las plántulas de especies tolerantes a la sombra pueden sobrevivir en el sotobosque durante varios años sin crecer o con tasas de crecimiento muy bajas, y cuando se presenta una apertura en el dosel comienzan a crecer en respuesta al aumento en la penetración de la luz (Martínez-Ramos, 1985; Kitajima, 1994). La mayor disponibilidad de luz en el potrero causó que las plantas crecieran prácticamente todo el tiempo, obteniendo en este sitio los valores más altos en las variables de crecimiento. Esta respuesta del crecimiento a la disponibilidad de la luz es un reflejo de la selección natural de las especies por un rápido crecimiento ante la apertura de un claro (Kitajima, 1994).

Una de las características morfológicas de las especies tolerantes a la sombra es asignar mayor biomasa a la parte aérea que al sistema radical, lo que causa bajos valores de la proporción raíz-vástago tanto en condiciones de sombra como de luz. De esta manera las especies asignan una mayor aportación de biomasa a las hojas y al tallo que al sistema radical (Rincón y Huante, 1993; Kitajima, 1994; Gehring 2003). Huante et al. (1998) encontraron que diversas especies del trópico seco, que crecieron en condiciones de reducida disponibilidad de luz y en competencia, presentaron un sistema radical menor que aquellas que crecieron con mayor disponibilidad de luz. En este estudio las plantas que crecieron en el potrero tuvieron valores más bajos del cociente R/V que en el interior de la selva, es decir, la asignación de biomasa al sistema radical fue menor que en el interior de la selva.

F. insipida presentó los valores mayores de PAF y AFE. En todas las especies los valores más bajos de estas variables se registraron en las plantas que se encontraron en el potrero, excepto en *N. ambigens*, en la cual la PAF fue semejante en ambos ambientes. La relación entre masa de la hoja y área de la misma está relacionada con su dureza, sus

defensas químicas y su longevidad (Kitajima, 1994; Turner, 2001). Las plantas de *F. insipida* asignaron mayor área foliar por biomasa total de la planta y mayor área foliar por biomasa de la hoja (PAF y AFE, respectivamente) que las demás especies, por lo que tiene hojas más delgadas, probablemente con menores defensas químicas y menos longevas, lo que puede estar relacionado con su mayor mortalidad en el interior de la selva.

Los valores mayores del AF y los menores de PAF y AFE en las tres especies se obtuvieron en el potrero, mientras que las plantas que crecieron en el interior de la selva asignaron mayor área foliar por biomasa de la hoja y total, probablemente para maximizar la captación de luz. Kitajima (1994) menciona que las especies tolerantes a la sombra presentan una relación pequeña de la biomasa de la hoja por unidad de área, así como una alta relación del área de la hoja por biomasa total de la planta, tanto en condiciones de sombra como de alta radiación. Los valores obtenidos de PAF y la AFE se deben a que las especies tolerantes a la sombra son más eficientes para captar del 1 al 2% de la luz solar que llega al sotobosque lo que contribuye a sobrevivan por largos periodos de tiempo (Metcalf et al., 1998; Turner, 2001); esta respuesta fenotípica es una medida adaptativa de las plantas a las condiciones de sombra en el interior de la selva, maximizando el área de la hoja para mantener el abastecimiento de carbono a la planta. Por otro lado en zonas con alta radiación solar las plantas presentan una disminución del área foliar por unidad de biomasa, lo que es otra adaptación de las especies para reducir la pérdida de agua por transpiración (Metcalf et al., 1998; Turner, 2001). De esta manera la TRC está influenciada por las características fotosintéticas y morfológicas de la planta, y es un producto de la fotosíntesis por unidad de área de la hoja (PAF) (Kitajima, 1994).

Las especies tolerantes a la sombra tienen bajas tasas de crecimiento, hojas resistentes (un cociente bajo de la relación área foliar por biomasa total de la planta, PAF), con un buen sistema radical (a pesar del bajo cociente raíz-vástago). La presencia de hojas densas, gruesas y resistentes de las especies tolerantes a la sombra se ha relacionado con la defensa contra herbívoros y patógenos. Así, asignan más a defensa a expensas del crecimiento, teniendo tasas de crecimiento reducidas respecto a las de las especies pioneras (Kitajima, 1994; Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1996).

La capacidad de algunas especies tropicales de modificar su área foliar en respuesta a diferentes intensidades lumínicas constituye una respuesta morfológica que les permite aclimatarse a un rango amplio de ambientes lumínicos (Rincón y Huante, 1993). Estudios anteriores en invernadero demuestran esta plasticidad en especies del género *Ficus* (Metcalf et al., 1998) y en *N. ambigens* (Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000 y 2003); sin embargo, en el presente estudio esta última mostró pocas diferencias en PAF y AFE entre plantas del potrero a las del interior de la selva, en comparación con *F. insipida* y *C. hondurensis*, lo que indica que éstas son más plásticas que *N. ambigens* (Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1996; Turner, 2001).

F. insipida fue la especie que presentó mayor mortalidad en el interior de la selva, lo cual concuerda con el comportamiento de las especies con altas TRC, las cuales en condiciones de baja intensidad lumínica aumentan su mortalidad (Kitajima, 1994; Haggart et al., 1998); también se ha señalado que esta especie requiere de condiciones específicas para establecerse, como lo es una intensidad lumínica relativamente alta y un pH del suelo cercano a la neutralidad (Anne et al., 2002).

Por lo que respecta a la colonización por HMA en la transición selva-potrero, se presentaron diferencias entre las estructuras. Para Gehring (2003), algunas especies de la selva pueden beneficiarse de la colonización micorrízica solo cuando crecen en condiciones de luz alta, como las que se presentan después de la apertura de un claro. Por ejemplo, en

Astrocaryum mexicanum (palma persistente del sotobosque), se observó una mayor colonización por estructuras micorrízicas en claros que en el dosel cerrado (Nuñez-Castillo y Álvarez-Sánchez, 2003). En este estudio, las tres especies mostraron los mayores porcentajes de colonización en el interior de la selva, aunque *N. ambigens* mostró mayor colonización por ovillos en el potrero. Así, las relaciones entre hongos micorrizógenos y plántulas de la selva es compleja y varía con la etapa sucesional, la intensidad lumínica, la competencia (Guadarrama et al. 2004a), la composición de especies fúngicas, las especies vegetales presentes (Gehring 2003), y la edad de la planta hospedera (Husband et al., 2002).

11.3. Establecimiento y regeneración

En la recuperación de sitios perturbados se ha sugerido la reintroducción de especies nativas con altas tasas de crecimiento, como las especies pioneras, las cuales pueden facilitar los procesos sucesionales (Guariguata y Ostertag, 2001; Leopold et al., 2001). Estas especies producen cambios microclimáticos en el sotobosque, reducen la cobertura de los pastos y proporcionan las condiciones necesarias para el establecimiento de otras especies (Engel y Parrota, 2001; Guariguata y Ostertag, 2001; Meli, 2003). A pesar de que las especies usadas en este estudio no mostraron tener altas tasas de crecimiento (como las observadas en especies pioneras en esta misma zona, por ejemplo del género *Heliocarpus* (Quiroz, datos no publicados), todas presentaron mayor crecimiento en el potrero y una supervivencia superior al 70% (en el interior de la selva y en el potrero), lo que las hace propicias para ser usadas en la recuperación de estos sitios.

Diversos estudios en la selva tropical han demostrado que el establecimiento de una cobertura vegetal con especies leñosas promueve el establecimiento de otras especies nativas, aumentando tanto la densidad como la diversidad de especies vegetales en el sotobosque, la que lleva a que disminuya la importancia relativa de las especies tempranas respecto a las tardías conforme aumenta la edad de la plantación. (Keenan et al., 1997; Haggar et al., 1998; Leopold et al., 2001; Engel y Parrota 2001). En la zona de estudio había algunos árboles remanentes, los cuales pudieron haber modificado las condiciones microambientales (como la temperatura y la humedad relativa y absoluta del aire (Nuñez-Castillo, datos no publicados)). Estos árboles (tales como las especies del género *Ficus*) propician el establecimiento de vegetación permitiendo el establecimiento de especies tardías formadoras del dosel (Galindo-González et al., 2000; Guevara et al., 2004c). Por ello, los resultados obtenidos en el crecimiento y la supervivencia en *F. insipida* permiten recomendar el uso de esta especie en proyectos de restauración de la selva tropical húmeda.

En la zona de borde se presenta una disminución de la germinación y una mayor mortalidad de plantas persistentes, declinando las proporciones de reclutamiento debido a la alteración de las condiciones microclimáticas (mayor entrada del viento, variabilidad de la temperatura tanto en el suelo como atmosférica, penetración lateral de la luz y reducción de la humedad) (Sizer y Tanner, 1999; Oosterhoorn y Kappelle, 2000); sin embargo, este estudio demostró que el manejo de las plantas en invernadero y su posterior trasplante a campo permite obtener altos valores de supervivencia tanto en el interior de la selva como en el potrero.

Una factor que favorece la regeneración natural de sitios perturbados es la dispersión de semillas (Maluf y Ferreira, 2004). Kennan et al. (1997) y Engel y Parrota (2001) encontraron que el efecto de la recolonización de plantaciones por especies nativas se debió a la dispersión de semillas de las zonas adyacentes de selva, por lo que los sitios más alejados a la fuente de propágulos se ven limitados en los proceso de regeneración natural

debido a las restricciones en la dispersión de semillas por el viento o por animales (aves y/o murciélagos) (Keenan et al. 1997; Maluf y Ferreira, 2004). White et al. (2004) afirman que la recuperación de selvas tropicales ocurrirá de forma más rápida y será más exitosa si los proyectos enfocados a la restauración están concentrados alrededor del perímetro de una selva existente que en zonas aisladas. Así, las zonas anexas a un fragmento de vegetación natural, como ocurrió en el presente trabajo (transición selva-potrero) pueden ser una vía para la recuperación de sitios perturbados debido a su proximidad a la fuente de semillas, así como por la influencia microambiental de la selva, facilitando la regeneración natural del sitio una vez que se han establecido especies arbóreas que permitan a su vez el establecimiento de otras especies vegetales nativas.

Debido a los efectos que tienen los HMA en las plantas hospederas, en la diversidad de comunidades vegetales y los microorganismos del suelo, así como por su relación con el ciclo de los nutrimentos y en la estabilidad del suelo, es que algunos autores han sugerido su uso como una herramienta en proyectos de recuperación de sitios perturbados (Miller y Jastrow, 1992; Jasper, 1994; Rilling, 2004; Azcón y Barea, 1997; Allen, 1999a; Allen, 1999b). Pouyú-Rojas y Siqueira (2000) encontraron que plántulas inoculadas con HMA tuvieron valores mayores de altura y biomasa que plantas no inoculadas, mientras que Allen et al. (2003), encontraron que plantas nativas inoculadas con HMA y posteriormente transplantadas a un sitio perturbado, tuvieron valores mayores de altura, cobertura, biomasa, diámetro del tallo y en su tasa de crecimiento, con respecto a los obtenidos con plantas sin inóculo. Al igual que en los estudios anteriores, las tres especies usadas en este trabajo mostraron respuesta a la inoculación por HMA por lo menos en alguna de las variables de crecimiento. En el caso de *C. hondurensis* esta respuesta se dió en la TAN, mientras que en el caso de *N. ambigens* se presentaron diferencias entre tratamientos en las variables altura, PST, TRCg, proporción R/V, y PAF, aunque la colonización no siempre favoreció la producción de biomasa. En el caso de *F. insipida*, la supervivencia fue la única variable que se incrementó significativamente por la doble inoculación con HMA.

F. insipida no forma banco de plántulas en el interior de la selva, ya que requiere de condiciones específicas para establecerse; en particular un pH del suelo cercano a 7 y una intensidad lumínica relativamente alta (Anne et al., 2002). Un estudio realizado con una especie del mismo género en la región de Los Tuxtlas, *F. yoponensis*, mostró que la alta intensidad lumínica (como la presente en los pastizales) reduce su supervivencia (< 40%), ya que es una variable asociada con el aumento en la temperatura del aire y del suelo, reducción de la disponibilidad de agua, reducción en la humedad relativa del aire (cercano a 70%), aumento en sus tasas de transpiración, lo que provoca estrés en su estado hídrico y fotoinhibición (Sánchez, 1999). Los resultados mostrados en esta tesis muestran que el manejo de *F. insipida* desde su germinación en invernadero y su posterior trasplante favorece su supervivencia (mayor a 70%).

11.3.1. Lineamientos generales para la restauración ecológica en la zona

En esta última sección se sugieren algunos factores importantes que deben de considerarse en los proyectos enfocados a la restauración de las selvas tropicales, considerando los resultados de este trabajo de investigación y de manera complementaria otros trabajos citados para el área.

Selección de especies. A partir de la respuesta de las plantas ante diferentes condiciones ambientales y de los resultados obtenidos por Quiroz (datos no publicados) en el crecimiento con plantas pioneras en el mismo sitio de esta investigación, y considerando la

regeneración natural de estos sistemas después de la apertura de un claro, se sugiere que deben de ser usadas, en primer lugar, especies pioneras debido a sus elevadas tasas de crecimiento (Guariguata y Ostertag, 2001; Leopold et al., 2001) y a su plasticidad ante las variaciones en las condiciones lumínicas (Strauss-DeBenedetti y Bazzaz, 1996; Turner, 2001) en la recuperación de sistemas perturbados. Así, una vez establecidas y de haber cambiado las condiciones microambientales pueden ser transplantadas la especies tolerantes a la sombra.

Dado que árboles del género *Ficus* han demostrado favorecer la dispersión de semillas por aves y murciélagos, y el establecimiento de especies de las últimas etapas sucesionales bajo su dosel (Guevara et al., 2004c), se sugiere el uso de *F. insipida* en programas de restauración.

Crecimiento en invernadero. Se sugiere el uso de la mezcla suelo-vermiculita como sustrato para permitir el crecimiento de las plantas en invernadero, la cual debe de ser regado regularmente.

Trasplante. Al principio del trasplante, se hace necesaria la exclusión de pastos y herbáceas que crecen alrededor de las plántulas y evitar así la competencia por los recursos que afecten en su crecimiento y supervivencia (Engel y Parrota, 2001; Leopold et al., 2001). Esta actividad se realizó de forma regular, cada mes o dos meses, según fue requerido. El trasplante de especies tolerantes a la sombra con una altura inicial promedio de 13 cm en *C. hondurensis*, de 21 cm en *F. insipida* y de 30 cm en *N. ambigens*, permitió obtener valores de supervivencia mayores al 70%, lo que difícilmente se encontraría en condiciones naturales en el borde, ya que en estos sitios las proporciones de germinación y supervivencia de plántulas son bajos (Sizer y Tanner, 1999). De esta manera el manejo de estas plantas desde invernadero y su posterior trasplante a campo permitió obtener valores de supervivencia mayores a los que se podrían obtener de forma natural.

Exclusión de pastos y herbáceas. Uno de los factores que impiden la sucesión de los sistemas tropicales es la competencia de los pastos por los recursos (luz, nutrimentos del suelo y agua), por lo que se ha considerado que su eliminación favorece la germinación de las semillas, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de especies leñosas. Por ello, se hace necesario el aclareo de la vegetación en las primeras etapas de crecimiento de las plantas (Engel y Parrota, 2001; Leopold et al., 2001). Sin embargo, Meli (2004) encontró en un estudio con plantas de la selva transplantadas a una zona de potrero de la región de Los Tuxtlas, que las especies demandantes de la luz respondieron a la competencia aumentando su crecimiento en altura y en área foliar hasta que superaron en altura a los pastos, mientras que las especies menos demandantes de luz no tuvieron algún efecto en su crecimiento bajo competencia; por ello considera que la exclusión de los pastos no es necesaria.

Inoculación con HMA. La inoculación con HMA favoreció la supervivencia de *F. insipida*; sin embargo en el caso de *N. ambigens* provocó una disminución en la producción de biomasa en comparación con las plantas control. De esta manera, se sugiere el uso de HMA nativos en la primer especie en programas de restauración, en tanto que en el caso de *C. hondurensis* y *N. ambigens* la inoculación con HMA no es necesaria.

En todos los casos, la mayoría de las variables relacionadas con el área foliar, y las proporciones de asignación de biomasa a la parte aérea y radical, se vieron afectadas principalmente por el cambio en la radiación en la transición selva-potrero. Por ello, para determinar el efecto de los HMA en las plantas se sugiere enfocarse en la medición de las variables de crecimiento tales como altura, AFE, TRCg, TAN, y supervivencia, ya que estas fueron afectadas por la inoculación con HMA en este trabajo. Estas variables se consideran importantes para determinar la viabilidad del uso de las plantas persistentes inoculadas con HMA en programas de restauración ecológica de la selva tropical húmeda.

Aunque otros estudios han demostrado que existe una baja colonización y respuesta a la inoculación con HMA (Siquiera et al., 1998; Kiers et al., 2000; Zangaro et al., 2000; Siquiera y Saggin-Júnior, 2001), aún hace falta estudios para determinar de manera específica la respuesta de otras especies entre pioneras y persistentes a la asociación micorrízica y su viabilidad para ser usadas en programas de restauración de sistemas tropicales. Antes de realizar un trabajo a gran escala para la recuperación de sitios perturbados, se ha sugerido la necesidad de realizar pruebas experimentales con especies nativas para estudiar su adaptabilidad (a partir de su crecimiento y supervivencia) (Haggar et al., 1998), así como su respuesta fisiológica ante diferentes condiciones y recursos (Medina, 1995), ya que las especies tropicales han mostrado tener un amplio rango de respuesta a la variación de las condiciones ambientales (Haggar et al., 1998).

12. CONCLUSIONES

- Las tres especies estudiadas poca respuesta a la inoculación con HMA durante los siete meses que permanecieron en campo.
- *C. hondurensis* mostró mayor valor en la TAN en plantas inoculadas con esporas que en los demás tratamientos, sin embargo, esto no se vió reflejado en la obtención de biomasa (PST y TRC), por lo que la inoculación de esta especie no es necesaria para su uso en prácticas de restauración.
- La doble inoculación (ER) favoreció la supervivencia de *F. insipida*, por lo que se recomienda el uso de esta especie inoculada con HMA para la restauración.
- *N. ambigens* presentó los mayores porcentajes de colonización, aunque esto no se tradujo en un mayor crecimiento en los tratamientos micorrizados, por lo que no es recomendable su inoculación.
- Todas las especies mostraron mayor crecimiento en el potrero que en el interior de la selva, debido probablemente a las diferencias microambientales, en particular la radiación.
- Los resultados de crecimiento y supervivencia (especialmente en la zona de potrero) permiten sugerir el uso de estas especies en programas de restauración ecológica.
- Para determinar el efecto de la inoculación con HMA en especies persistentes arbóreas se recomienda la medición de las variables altura, AFE, TRCg, TAN y supervivencia por ser las variables que se diferenciaron estadísticamente en las diferentes especies estudiadas.
- Se deben realizar más estudios en campo con diferentes especies persistentes para determinar la conveniencia de ser usadas extensivamente (con o sin inoculación con HMA) en programas de recuperación de sitios perturbados en la selva tropical húmeda.

13. Literatura consultada

- Allen, E. B. 1999a. La restauración de zonas áridas perturbadas con especial referencia a los hongos micorrízicos. En: Orellana, R., Escamilla, J. A. y Larqué-Saavedra, A. (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Yucatán, México. pp. 167-177.
- Allen, M. F. 1999b. La micorriza y las rehabilitaciones de suelos áridos perturbados: procesos y prácticas. En: Orellana, R., Escamilla, J. A. y Larqué-Saavedra, A. (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Yucatán, México. pp. 151-165.
- Allen, E. B., Allen, M. F., Egerton-Warburton, L., Corkidi, L., y Gómez-Pompa, A. 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Application*, 13:1701-1717.
- Anne, B. S., Horn, M. H. y Gawlicka, A. 2002. Disperser- vs. establishment-limited distribution of a riparian fig tree (*Ficus insipida*) in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica*, 34: 232-243.
- Azcón, R. y Barea, M. 1997. Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology*, 7:83-92.
- Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrízica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular*. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo Mundi Prensa, México. pp. 1-15.
- Barea, J. M. 1998. Biología de la rizósfera. *Investigación y Ciencia*. Enero, 74-81.
- Barker, S. J.; Tagu, D. y Delp, G. 1998. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses. *Plant Physiology*. 116, 1201-1207.
- Benítez-Malvido, 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica*, 35:530-541.
- Bethlenfalvay, G. J. 1993. The Mycorrhizal plant-soil system in sustainable agriculture. En: Ferrera, C. R. y Quintero, L. R. (editores). *Agroecología, sostenibilidad y educación*. Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados Montecillo, Estado de México, México. pp. 127-137.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del castillo, J. y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. En: Bongers, F. y Popma, J. (editores). *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. Ph.D. dissertation, University of Utrecht. pp. 15-40.
- Bradshaw, A. D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 20:1-17.
- Bradshaw, A. D. 1997a. What do we mean by restoration?. En: Urbanska, K. M., Webb, N. R. y Edwards, P. J. (editores). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 8-14.
- Bradshaw, A. D. 1997b. The importance of soil ecology in restoration science. En: Urbanska, K. M., Webb, N. R. y Edwards, P. J. (editores). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 33-64.
- Campos, C. A. 2004. El suelo. En: Guevara, S. S., Laborde, D. Javier y Sánchez-Ríos, G (editores). *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 181-193.
- Colpaert, J. V. y Van Tichelen K. K. 1996. Mycorrhizas and environmental stress. En: Frankland, J. C., Magan, N. Y Gadd, G. M. (editores). *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press, Gran Bretaña. pp. 109-128.

-
- Cuenca, G., de Andrade, Z. y Escalante, G. 1998. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biol. Fertil. Soils*, 26:107-111.
- Cuenca, G., de Andrade, Z., Lovera, M., Fajardo, L., Meneses, E., Márquez, M. y Machuca, R. 2002. El uso de arbustos nativos micorrizados para la rehabilitación de áreas degradadas de la gran sabana, estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia*, 27: 165-172.
- Curiel, C.D., Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo, R. 1997. *Sciurus deppei deppei* (ardilla). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 623-624.
- Chemsak, J.A. y Noriega, F.A. 1997. *Lagocheirus araneiformis*, *Acrocinus longimanus*, *Taeniotes sacalaris* y *Neoptychodes trilineatus*. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 321-323.
- Daniels, H. B. A. y Skipper H. D. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck N. C. (editor). *Methods and principles of mycorrhiza research*. American Society for Phytopathology, St. Paul, Minn, pp. 29-37.
- Díaz, I. E. 1997. *Ramphastos sulfuratus* (tucán pico de canoa). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 566-567.
- Didham, R. K y Lawton, J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31: 17-30.
- Dirzo, R., González, S. E. y Vogt, R. C. 1997a. Introducción general. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 4.
- Dirzo, R., Ibarra-Manríquez, G. y Sánchez-Garduño, C. 1997b. *Nectandra ambigens* (laurel chilpatillo). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 124-129.
- Dirzo, R. 2001. Tropical forests. En: Chapin III, F. S., Sala, O. E. y Huber-Sannwald, E. (editores). *Global biodiversity in a changing environment*. Scenarios for the 21st century. Ecological Studies 152, Springer, Estados Unidos. pp. 251-276.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D. y Baker, J. M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277: 515-522.
- Ehrenfeld, J.G. 2000. Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Restoration Ecology*, 8: 2-9.
- Engel, V. L. y Parrota, J. A. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central São Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 152: 169-181.
- Erickson, Å. 2001. Arbuscular mycorrhiza in relation to management history, soil nutrients and plant species diversity. *Plant Ecology*, 155: 129-137.
- Euskirchen, E. S., Chen, J. y Bi, R. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management*, 148: 93-108.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 487-515.
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J. R. y Álvarez-Sánchez, J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16: 81-88.

-
- Fox, B. J., Taylor, J. E., Fox, M. D. y Williams, C. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*, 82: 1-13.
- Galindo-González, J., Guevara, S. y Sosa, V. J. 2000. Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology*, 14:1693-1703.
- García, C. Z. 2003. Análisis de la germinación de semillas de especies de una selva tropical húmeda en condiciones de invernadero. Tesis Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 69.
- Gehring, C.A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology*, 167: 127-139.
- Gerdemann, J. W. y Nicolson, T. H. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 46: 235-244.
- Goman, M. y Byrne, R. 1998. A 55-year record of agriculture and tropical forest clearance in the Tuxtlas, Veracruz, México. *The Holocene*, 8: 83-89.
- Gómez, P. 1966. *Ficus insipida* Willd. *Estudio botánico en la región de Misantla, Veracruz*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México. pp. 136-137.
- González, C. M. Del C. 1993. La endomicorriza vesículo-arbuscular. En: Ferrera, C. R., González, C. Ma. del C. y Rodríguez, M. Ma. de las N. (editores). *Manual de agromicrobiología*. Trillas, México. pp. 53-57.
- Guadarrama, C. P., Sánchez-Gallén, I. y Álvarez-Sánchez, F. J. 1998. Ecología de hongos micorrízicos arbusculares en la selva y pastizales de los Tuxtlas en Veracruz. En: Zulueta, R. R., Escalona, A. M. A. y Trejo A. D. (editores). *Avances de la investigación micorrízica en México*. Universidad Veracruzana. pp. 27-45.
- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, F. J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza*, 8: 267-270.
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F. J. y Briones, O. 2004a. Seedling growth of two pioneer tropical tree species in competition: The role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica*, 138: 1-9.
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F. J. y Estrada-Torres, A. 2004b. Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae. *Journal of Plant Nutrition*, 27: 1-16
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148:185-206.
- Guevara, S., Laborde, J., Liesenfeld, D. y Barrera, O. 1997. Potreros y ganadería. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 43-58.
- Guevara, S. S., Laborde, D. J. y Landgrave, R. R. 2004a. La deforestación. En: Guevara, S. S., Laborde, D. Javier y Sánchez-Ríos, G (editores). *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 85-109.
- Guevara, S. S., Laborde, D. J. y Sánchez-Ríos, G. 2004b. La fragmentación. En: Guevara, S. S., Laborde, D. Javier y Sánchez-Ríos, G (editores). *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 111-134.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. 2004c. Rain forest regeneration beneath the Canopo of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*, 36: 99-108.
- Haggar, J. P., Briscoe, C. B. y Butterfield, R. P. 1998. Native species: a resource for the diversification of forestry production in the lowland humid tropics. *Forest Ecology and Management*, 106: 195-203.
- Harley, J. L. y Smith, S. E. 1984. *Mycorrhizal symbiosis*. 2ª impresión. Academic Press, Londres, Gran Bretaña. pp. 4-33.

-
- Harrinson, M. J. 1997. The arbuscular mycorrhizal symbiosis: an underground association. *Trends in plant science*, 2: 54-60.
- Haselwandter, K. 1997. Soil micro-organisms, mycorrhiza and restoration ecology. En: Urbanska, K. M., Webb, N. R. y Edwards, P. J. (editores). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 65-80.
- Hill, J. L. y Curran, P. J. 2001. Species composition in fragmented forest: conservation implications of changing forest area. *Applied Geography*, 21: 157-174.
- Hobbs, R.J. y Norton, D.A. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 4: 93-110.
- Hodge, A. 2000. Microbial ecology of the arbuscular mycorrhiza. *Microbiology Ecology*, 32: 91-96.
- Huante, P., Rincón, E. y Chapin III, F. S. 1998. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecología*, 117: 209-216.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Analysis. Natural Environment Research Council. Inglaterra.
- Husband R., Allen, H. E., Young, W. J. P. 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*. 42: 131-136.
- Ibarra-Maríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Nuñez-Farfán J. 1997. La vegetación. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 61-85.
- Ibarra-Maríquez, G., Martínez-Ramos, M. y Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812. <http://ajbsupp.botany.org/v88/ibarra-manriquez.html>
- Janos, D. P. 1996. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland, J. C., Magan, N. Y Gadd, G. M. (editores). *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press, Gran Bretaña. pp. 129-162.
- Janos, D.P. 1994. Heterogeneity and scale in tropical vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. En: Read, D. J., Lewis, D.H., Fitter, A. H. y Alexander, I. J. (editores). *Mycorrhizas in Ecosystems*. CAB International, Gran Bretaña. pp. 276-282.
- Jasper, D. A. 1994. Management of mycorrhizas in revegetation. En: Robson, A. D., Abbott, L. K. y Malajczuk, N. (editores). *Management of mycorrhizas in agricultura, horticultura and forestry*. Kluwer Academia Publisher, Holanda. pp. 211-219.
- Johnson, N. C., O'Dell, T. y Bledsoe, C. S. 1999. Methods for ecological studies of mycorrhizae. En: Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S. y Phillip, S. (editores). *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, Estados Unidos. pp. 378-407.
- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J. L. y Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 33-44.
- Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O. Irvine, T. y Jensen, R. 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management*, 99: 117-131.
- Kiers, E. T., Lovelock, C. E., Krueger, E. L. y Herre, E. A. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters*, 3: 106-113.
- Killham, K. 1995. *Soil ecology*. Cambridge University Press, Gran Bretaña. pp. 66-69 y 157-159.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98:419-428.

-
- Köhler, P., Chave, J., Riéra, B. y Huth, A. 2003. Simulation the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems*. 6:114-128.
- Laurance, W. F. 1997. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in tropical Australia. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 71-83.
- Le Tacon, F. 1985. Las micorrizas: una cooperación entre plantas y hongos. *Mundo Científico*, 5 (49), 776-784.
- Leopold, A. C., Andrus, R., Finkeldey, A. y Knowles, D. 2001. Attempting restoration of wet tropical forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 142:243-249.
- Linderman, R. G. 1993. Effects of microbial interactions in the mycorrhizosphere on plant growth and health. En: Ferrera, C. R y Quintero, L. R. (editores). *Agroecología, sostenibilidad y educación*. Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados Montecillo, Estado de México, México. pp. 138-152.
- Lovelock, C. E., Andersen, K. y Morton, J. B. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forest are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135: 268-279.
- Lu, X. y Koide, R. T. 1994. Effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytology*. 128, 211-218.
- Maas, P. J. M. y Westra, L. Y. Th. 1997. *Neotropical plant families*. Koeltz Scientific Books. República Checa, Koenigstein, Alemania. pp. 43-50, 62-65, 70-78.
- Maluf, de S. F. y Ferreira, B. J. L. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management*, 191:185-200.
- Marschner, H. 1990. *Mineral nutrition of higher plants*. 4ª reimpression. Academic Press, Estados Unidos. pp. 465-476.
- Martín-Del Pozzo, 1997. Geología. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 25-31.
- Martínez, M. 1994. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica, México. pp. 112, 527, 1087 y 1169.
- Martínez, R. E. 1996. La restauración ecológica. *Ciencias*, 43: 56-61.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero, V. 1997. Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 591-609.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y Amo, R. S. (editores). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional De Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México. Alhambra Mexicana. Volumen II. México. pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 54, 179-224.
- Medina, E. 1995. Physiological Ecology of trees and Application to Forest Management. En: Lugo, A. E. y Lowe, C. (editores). *Tropical forest: management and ecology*. Ecological Studies 112, Springer-Verlag, Estados Unidos. pp. 289-307.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28:581-589.
- Meli, P. 2004. Recolonización de potreros abandonados: un caso de estudio de restauración en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 161

-
- Metcalfe, D. J., Grubb, P. J. y Turner, I. M. 1998. The ecology of very small-seeded shade-tolerant trees and shrubs in lowland rain forest in Singapore. *Plant Ecology*, 134: 131-149.
- Miller, R. M. y Jastrow, J. D. 1992. The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. En: Allen, M. F. (editor). *Mycorrhizal functioning an integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall. Estados Unidos. pp. 438-461.
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Sección Autográfica Departamento de Prensa y Turismo. México. pp. 259-260.
- Miranda, F. y Hernández,-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 20-179.
- Morton, J. B. y Benny, G. L. 1990. Revised clasification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*): a new order, *Glomales*, two new suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, and two new families, *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon*, 37:471-491.
- Morton, J. B. 2001. Two new families of Glomales, *Archaeosporaceae* and *Paraglomaceae*, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93: 181-195.
- Noble, I. R. y Dirzo, R. 1997. Forest as human-dominated ecosystems. *Science*, 277: 522-525.
- Núñez-Castillo, O. y Álvarez-Sánchez, F. J., 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza*, 13:271-276.
- Onguene, N. A. y Kuyper, T. W. 2001. Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 140: 277-287.
- Oosterhoorn, M y Kappelle, M. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rica montane cloud forest. *Forest Ecology and Management*, 126:291-307.
- Penington, T. D. y Sarukhán, J. 1998. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 180-181.
- Perry, D. A. y Amaranthus, M. P. 1990. The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. En: Berger J. J. (editor). *Environmental Restoration*. Island Press. Estados Unidos. pp. 94-102.
- Phillips, J. M. y Hayman, D. S. 1970. Improved procedures for clearing roots satining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 55: 159-161.
- Popma, J., Bongers, F. y Meave del Castillo, J. 1988. Patterns in the vertical of the tropical lowland rain forest of los Tuxtlas, Mexico. En: Bongers, F. y Popma, J. (editores). *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. Ph.D. dissertation, University of Utrecht. pp. 43-53.
- Pouyú-Rojas, E., Siqueira, J. O. 2000. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais. *Pesq. agropec. bras. Brasília*, 35:103-114.
- Pyke, D. A. y Thompson, J. N. 1986. Statistical analysis of survival and renoval rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245.
- Ramírez-Gerardo, M., Álvarez-Sánchez, J., Guadarrama, C. P., Sánchez-Gallén, I. 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica México*, 61: 15-20.
- Requena, N., Perez-Solis, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P. y Barea, J-M. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 495-498.
- Richards, P. W. 1957. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.

-
- Rilling, M. C. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7: 740-754.
- Rincón, E. y Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees*, 7: 202-207.
- Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S., y Phillip. 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press. Estados Unidos. pp. 378-412.
- Rodríguez, L.E. 1997. *Alouatta palliata* (mono aullador, mono zambo, saraguato). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 611-616.
- Rubio, H. R., Cepeda, P. M., Borle, B. F. y Contreras, N. A. 1997. Efecto de hongos micorrizógenos arbusculares sobre el crecimiento de algunas hortalizas en almácigo y posterior trasplante. *Agricultura técnica, Chile*, 57: 161-168.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. Limusa, Noriega Editores, México. pp. 159.
- Sánchez, R. G. 1999. Efecto de la variación espacio-temporal de la disponibilidad del agua y la luz sobre el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de *Ficus yoponensis* en una selva húmeda. Tesis Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 148.
- 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. En: Alarcón A. y Ferrera-Cerrato (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular*. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo. Mundi Prensa, México. pp. 69-77.
- Sánchez-Gallén I. y Guadarrama, P. 2003. El papel de las asociaciones micorrícicas en el crecimiento y la competencia de plántulas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (editores). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 286-302.
- Sanders, I. R., Koide, R. T. y Shumway D. L. 1999. Community-level interactions between plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: Varma, A. y Hock, B. (editores). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. 2ª edición. Springer-Verlag, Alemania. pp. 607-625.
- Simberloff, D. 1992. Do species-area curves predict extinction in fragmented forest?. En: Whittmore, T. C. Y Sayer, J. A. (editores). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman and Hall. The World Conservation Union. Londres. pp. 75-118.
- Siqueira, J. O., Carneiro, M. A. C., Curi, N., da Silva, R. S. C. y Davide, A. C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 107: 241-252.
- Siqueira, J. O. y Saggin-Júnior, O. J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*, 11: 245-255.
- Sizer, N. y Tanner, E. V. J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation*, 91: 135-142.
- Smith, S. E. y Read, D. J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2ª edición. Academia Press. Gran Bretaña. pp. 46-49.
- Sommer-Cervantes, I., Flores-Delgadillo, L. y Gutiérrez-Ruiz, M. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (editores). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 17-67.
- Soto, M. y Gama L. 1997. Climas. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 7-24.

-
- St. John, T. 1990. Mycorrhizal inoculation of container stock for restoration of self-sufficient vegetation. En: Berger J. J. (editor). *Environmental Restoration*. Island Press. Estados Unidos. pp. 103-112.
- Strauss-Debenedetti, S. y Bazzaz, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. y Smith, A. P. (editores). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, Estados Unidos. pp. 162-186.
- Turner, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press. Reino Unido. pp. 69-101, 180-226.
- Turton S. M. y Freiburger, H. I. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 45-54.
- van der Heijden, M. G. A., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I. R. 1998b. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79: 2082-2091.
- van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I. R. 1998a. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69-72.
- van Diggelen, R., Grootjans, A.P. y Harris, J.A. 2001. Ecological restoration: state of the art or state of the science?. *Restoration Ecology*, 9: 115-118.
- Varela, L. y Estrada-Torres, A. 1999. El papel de los microorganismos de la rizósfera y de la micorriza en la absorción de nutrientes minerales y agua. En: Orellana, R., Escamilla, J. A. y Larqué-Saavedra, A. (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY. Yucatán, México. pp 137-150.
- Varma, A. 1999. Functions and Application of arbuscular mycorrhizal fungi in arid and semi-arid soils. En: Varma A. y Hock B. (editores). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. 2ª edición. Springer-Verlag, Alemania. pp. 521-556.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J. y Batista, J. L. F. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 351-365.
- Vickery, M. L. 1984. *Ecology of tropical plants*. 3ª edición. Chichester^a, Gran Bretaña. 170 p.
- Villareal, B. J.L. y Vogt, R.C. 1997. *Iguana iguana* (iguana verde, garrobo). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt R. C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 486-488.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: Ramamoorthy T. P., Bye, R. y Lot, A. (editores). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. pp. 595-680.
- Werner, D. 1992. *Symbiosis of plants and microbes*. Chapman and Hall. Gran Bretaña. pp. 299-338.
- White, E., Tucker, N., Meyers, N. y Wilson, J. 2004. Seed dispersal to revegetated isolated rainforest patches in North Queensland. *Forest Ecology and Management*, 192: 409-426.
- Witmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 3-12.

Zangaro, W., Bononi, V. L. y Trufen, S. B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 603-622.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Apéndice 1. ANdeVA de dos factores (distancia en el gradiente selva-potrero y tratamiento de inoculación) de diferentes variables de crecimiento de *C. hondurensis*, *F. insipida* y *N. ambigens* (g.l. = grados de libertad).

Variable	Fuente de variación	<i>C. hondurensis</i>			<i>F. insipida</i>			<i>N. ambigens</i>		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Altura	Distancia	5	41.47	0.0001	5	41.13	0.0001	5	6.36	0.0001
	Tratamiento	2	0.46	0.6309	2	1.44	0.24	2	4.22	0.0166
	Dist x Trat	10	0.63	0.7888	10	1.41	0.18	10	0.71	0.7098
	Error	143			110			139		
Diámetro del tallo	Distancia	5	38.99	0.0001	5	66.89	0.0001	5	22.54	0.0001
	Tratamiento	2	1.63	0.2002	2	0.15	0.8617	2	0.87	0.4231
	Dist x Trat	10	0.79	0.6348	10	1.81	0.0669	10	1.18	0.3064
	Error	142			109			139		
Peso seco total	Distancia	5	107.87	0.0001	5	82.76	0.0001	5	23.09	0.0001
	Tratamiento	2	1.94	0.1480	2	0.43	0.6523	2	3.97	0.0210
	Dist x Trat	10	0.66	0.7613	10	1.5416	0.1351	10	1.31	0.2279
	Error	135			105			138		
Tasa relativa de crecimiento (TRCb)	Distancia	5	88.53	0.0001	5	61.81	0.0001	5	15.36	0.0001
	Tratamiento	2	11.28	0.0001	2	7.38	0.001	2	3.31	0.0396
	Dist x Trat	10	0.62	0.7915	10	0.96	0.4832	10	0.82	0.6059
	Error	135			105			138		
Tasa relativa de crecimiento (TRCa)	Distancia	5	36.76	0.0001	5	29.78	0.0001	5	3.50	0.0052
	Tratamiento	2	0.38	0.6853	2	0.29	0.7488	2	1.43	0.2426
	Dist x Trat	10	0.83	0.5983	10	1.46	0.1632	10	0.52	0.8768
	Error	135			110			139		
Relación raíz/vástago	Distancia	5	5.03	0.0003	5	2.94	0.0159	5	8.03	0.0001
	Tratamiento	2	0.69	0.5033	2	0.39	0.6770	2	7.39	0.0009
	Dist x Trat	10	1.08	0.3779	10	1.32	0.2276	10	1.30	0.2360
	Error	134			103			136		
Área foliar (AF)	Distancia	5	46.55	0.0001	5	43.44	0.0001	5	14.56	0.0001
	Tratamiento	2	1.68	0.1897	2	0.70	0.4986	2	2.79	0.0648
	Dist x Trat	10	0.35	0.9653	10	0.60	0.8056	10	0.81	0.6142
	Error	134			99			129		
Proporción de área foliar (PAF)	Distancia	5	10.06	0.0001	5	9.86	0.0001	5	1.26	0.2848
	Tratamiento	2	0.23	0.7934	2	0.33	0.7170	2	0.65	0.5239
	Dist x Trat	10	0.42	0.9330	10	1.65	0.1049	10	1.16	0.3233
	Error	133			98			128		
Área foliar específica (AFE)	Distancia	5	33.19	0.0001	5	18.11	0.0001	5	12.98	0.0001
	Tratamiento	2	1.33	0.2675	2	0.88	0.4184	2	3.27	0.0410
	Dist x Trat	10	1.05	0.4052	10	1.21	0.2923	10	0.86	0.5739
	Error	133			99			128		
Tasa de asimilación neta (TAN)	Distancia	5	77.67	0.0001	5	38.11	0.0001	5	16.85	0.0001
	Tratamiento	2	6.67	0.0017	2	2.01	0.1400	2	2.86	0.0607
	Dist x Trat	10	0.38	0.9540	10	1.21	0.2962	10	0.66	0.7626
	Error	134			99			129		

Dist x Trat = Interacción Distancia-Tratamiento