



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

EFFECTO DE LOS HONGOS
MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN
LA RESTAURACIÓN DE BORDES DE
PARCHES DERIVADOS
DE LA SELVA TROPICAL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

AUDRA MARIE PATTERSON

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

MÉXICO, D.F.

ABRIL 2007



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.

Agradecimientos

Al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por asesorar en su totalidad este proyecto y mi formación como científica.

A los integrantes del Comité Tutoral, Dra. Alma Delfina Orozco Segovia y Rodolfo Dirzo Minjarez por su participación en este proyecto.

Al proyecto SEMARNAT-CONACYT Restauración ecológica en la zona intertropical: el uso de los hongos micorrízicos arbusculares (2002-c01-0668).por el apoyo económico otorgado para la realización de este proyecto.

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

Agradecimientos

A los integrantes del jurado por sus comentarios valiosos que mejoraron esta tesis, Dra. Alma Delfina Orozco Segovia, Dr. Roberto Lindig Cisneros, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, Dra. Mayra Gavito Pardo, y al Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez.

Al grupo de Ecología de Suelo y el laboratorio de Ecología y Recursos Naturales Oswaldo, Julio, Iván, José Manuel, Diego, Dulce, Irene, Gaby, Marcela, Wendy, Eunice, Nelly, Ernesto, Marco, Paty y Lulú, por todo el apoyo que me han brindado en el campo, en el laboratorio y como amigos; no hubiera podido hacer este trabajo sin ustedes.

Un agradecimiento especial a Irene Sánchez Gallen por siempre contestar mis preguntas y su apoyo en general.

A Guadalupe Barajas por apoyar la parte estadística de éste trabajo, muchas gracias.

A todos mis compañeros de la Maestría de Restauración Ecológica fue una gran experiencia estudiar con ustedes.

A Félix por su ayuda en el campo y su amistad.

Toño, muchas gracias por todo tu apoyo en todo momento. Las palabras no son suficientes para expresar mi agradecimiento.

Mom and Dad: thank you so much for supporting me in my academic endeavors and allowing me to be who I am. You are both an inspiration to me. Thank you for everything.

ÍNDICE

<u>Resumen</u>	1
<u>Abstract</u>	2
<u>Introducción</u>	3
<i>Deforestación</i>	3
<i>Los Tuxtlas</i>	4
<i>Fragmentación</i>	5
<i>Bordes</i>	6
<i>Restauración</i>	7
<i>Los Hongos Micorrizógenos Arbusculares</i>	8
<u>Antecedentes</u>	11
<u>Objetivos</u>	17
<u>Hipótesis</u>	18
<u>Zona de estudio</u>	19
<i>Clima</i>	21
<i>Suelos</i>	22
<i>Vegetación</i>	23
<u>Métodos</u>	24
<i>Especies</i>	24
<i>Invernadero e inoculación</i>	25
<i>Diseño del experimento</i>	26
<i>Trasplante</i>	26
<i>Análisis de crecimiento</i>	29
<i>Análisis de datos</i>	30
<i>Caracterización del inóculo</i>	31
<i>Descripción general del microambiente</i>	31
<u>Resultados</u>	32
<i>Supervivencia</i>	32
<i>Diámetro</i>	37
<i>Altura</i>	39
<i>Tasa Relativa de Crecimiento: Altura</i>	39
<i>Peso seco total</i>	44
<i>Tasa Relativa de Crecimiento: Peso seco total</i>	44
<i>Peso seco por estructura</i>	47
<i>Área foliar</i>	52
<i>Proporción de área foliar</i>	52
<i>Área foliar específica</i>	52
<i>Tasa de asimilación neta</i>	56
<i>Cociente Raíz-Vástago</i>	56
<i>Evaluación foliar</i>	59
<i>Flujo fotónico</i>	64
<i>Inóculo de Hongos Micorrizógenos Arbusculares</i>	66

Discusión	68
<i>Supervivencia</i>	68
<i>Crecimiento</i>	69
<i>Diámetro y Altura</i>	71
<i>Biomasa</i>	72
<i>Área foliar</i>	73
<i>Cociente Raíz-Vástago</i>	75
<i>Evaluación foliar</i>	76
<i>Análisis general</i>	76
<i>Perspectivas del uso de los HMA en la restauración</i>	77
Conclusiones	83
Bibliografía	84

Resumen

Actualmente, hay procesos muy fuertes de deterioro ambiental. Existe una tasa muy alta de deforestación en muchas regiones del mundo, la cual, entre otras causas, origina la extinción de comunidades, poblaciones, y especies. Debido estos fuertes problemas de deforestación de la selva alta perennifolia, se ha planteado la restauración de las áreas deterioradas, lo cual debería acelerar el proceso sucesional e incrementar las oportunidades para la supervivencia y crecimiento de las plántulas. La inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) aumenta la capacidad de supervivencia y crecimiento de las plantas. En este trabajo se evaluó el efecto de la inoculación de las raíces de plántulas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) sobre la supervivencia y crecimiento de dos especies de plantas arbóreas, *Pleuranthodendron lindenii* y *Pimenta dioica* en el borde de dos fragmentos de selva alta perennifolia de alrededor de 3 ha rodeados de pastizales en la región de “Los Tuxtlas,” Veracruz. Se realizaron tres tratamientos de inoculación, sin inóculo micorrízico (M-), con inóculo micorrízico proveniente de fragmentos grandes (MG), y con inóculo micorrízico de fragmentos pequeños (MCH). Se analizó la supervivencia, el crecimiento y se hizo una evaluación foliar en las plántulas durante ocho meses en el campo, de julio de 2005 a febrero de 2006. Se encontraron efectos significativos en el crecimiento y supervivencia en las dos especies con el inóculo micorrízico. Se encontraron pocas diferencias entre los tratamientos MCH y MG en los factores de crecimiento, pero más entre el control y las plantas inoculadas. Con HMA se observaron altura y diámetro mayores en *P. lindenii* y en *P. dioica* un aumento en la biomasa y área foliar. Se concluye que la inoculación con HMA es una buena opción para incrementar el éxito en el establecimiento y crecimiento de las plantas en la selva alta perennifolia y se recomienda su uso durante la restauración.

Abstract

Environmental degradation has received recent attention as a huge world problem. The deforestation rate in many regions of the world is very high and has resulted in the extinction of communities, populations, and species. The restoration of these deteriorated areas has been proposed. These restoration plans must include the acceleration of successional processes and the increase of plant survival and growth. Inoculation with arbuscular micorrizal fungi (AMF) augments the survival and growth capacity. This thesis has evaluated the effect of AMF inoculation on the survival and growth of two arboreal plant species, *Pleuranthodendron lindenii* and *Pimenta dioica*. These two species were planted near the edge of two 3 ha fragments of tropical rainforest surrounded by pasture in the region of “Los Tuxtlas,” Veracruz. Three treatments were applied to the plants, a control with no AMF (M-), AMF inoculation from a large fragment of tropical rainforest (MG), and AMF inoculation from a small fragment of tropical rainforest (MCH). We measured survival, seedling growth and leaf number for eight months in the field from July 2005 to February 2006. We found statistically significant results for growth and survival between the inoculated plants and the control and few differences between the two types of inocula. Inoculated plants of *P. lindenii* showed greater height and diameter and *P. dioica* had greater biomass and leaf area. We have concluded that AMF inoculation is a good option for strengthening the survival and growth of plants in restoration programs in the tropical rainforest

Introducción

Deforestación

Actualmente hay procesos muy fuertes de deterioro ambiental. Existe una tasa muy alta de deforestación en muchas regiones del mundo, la cual, entre otras causas, origina la extinción de comunidades, poblaciones, y especies. Las extinciones más graves son las de las poblaciones. Las poblaciones viven en áreas más pequeñas y cuando hay destrucción de un área grande, hay una pérdida más fuerte de poblaciones junto con su diversidad genética con respecto a las especies ya que éstas pueden sobrevivir en otros lugares (Dirzo y Raven 2003). En las regiones tropicales existen concentraciones muy altas de especies, sus poblaciones humanas están creciendo, y la reciente globalización de la economía les ha puesto en un peligro más crítico de extinción (Dirzo y Raven 2003).

Las causas de la deforestación son principalmente antropogénicas, incluyendo la explotación forestal, la apertura de campos de cultivo y potreros, y el crecimiento y desarrollo de infraestructura urbana, entre otras (Geist y Lambin, 2001, 2002 en: Guevara *et al.* 1997). En México, factores socio-económicos como son la desigualdad de la estructura de la tenencia de la tierra y las instituciones que favorecen a los dueños de secciones grandes de tierra, han promovido la deforestación. Específicamente en el sureste, subsidios directos o indirectos para la ganadería han sido factores claves en el proceso de cambio del uso de suelo y la deforestación desde los 1960s (Maserá *et al.* 1997)

La selva alta penennifolia o el bosque tropical perennifolio (Miranda y Hernández-X 1963, Rzedowski 1974) ha sufrido una deforestación de 501,000 ha por año en México, lo que representa una tasa de 2% (Maserá *et al.* 2004). También, la deforestación y los incendios contribuyeron con el 40% de las emisiones totales de carbono. La selva alta perennifolia aporta aproximadamente 60% del carbono en los almacenes sobre el suelo del total de las selvas del mundo y 37% de la productividad primaria neta terrestre (Hughes *et al.* 2000). Se ha reportado que la conversión de selvas a potreros, pastizales, y otras tierras para la agricultura ha resultado en la disminución de los almacenes de C, N, S, y P (Hughes *et al.* 2000).

Los Tuxtlas

En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, han ocurrido varios fenómenos naturales asociados a una compleja historia geológica y de actividades humanas que en conjunto crearon un sitio interesante e importante para estudiar especialmente en términos de la biodiversidad de áreas naturales del mundo (González-Soriano *et al.* 1997). El tipo de vegetación predominante es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963) pero también existen muchos otros tipos de vegetación y además una gran variedad de especies tanto de plantas como de animales; esta región es la selva tropical que se encuentra más al norte en el continente (Dirzo y Miranda 1992).

El paisaje de los Tuxtlas ha cambiado bastante desde los años 70s, ya que el número de los fragmentos se ha incrementado debido al uso agropecuario, a la apertura de campos de cultivo y al desarrollo de infraestructura urbana y fenómenos naturales (Guevara *et al.* 2004a). En 1972 existían 97,015 hectáreas de selva, y en 1993 solo quedaban 54,281 ha, es decir, que ahora existe solo 56% de la selva que existía en 1972 (Guevara *et al.* 2004b). En los Tuxtlas la tasa de deforestación fue de 4.3% por año en los años 1976-1986 (Dirzo y Garcia 1991).

Fragmentación

Una de las consecuencias de la deforestación es la fragmentación del paisaje. La fragmentación es el proceso durante el cual una larga extensión del hábitat es transformada en pequeños parches de área total más pequeña, aislados uno de otro por una matriz de hábitats diferente al original (Fahrig 2003). Estos parches más pequeños pueden no ser suficientemente grandes para soportar una población y esto podría reducir la probabilidad de su persistencia en el sistema (Fahrig 2003, Dirzo y Raven 2003). Los fragmentos pequeños pueden estar aislados de los grandes y pueden tener una forma irregular (no circular) causando aún mayor probabilidad de pérdida de especies (Mendoza *et al.* 2005). La fragmentación es la característica más común de la selva tropical mexicana y determina los procesos ecológicos que dan permanencia al paisaje y regulan la diversidad biológica local (Guevara *et al.* 2004c)

Otro efecto negativo que puede ocasionar la fragmentación es que propicia el aumento de las poblaciones que salen de los parches y entran a la matriz (el área entre los parches); esto puede incrementar sus tasas de mortalidad y reducir sus tasas de

reproducción (Fahrig 2003). Por otro lado, la disminución de poblaciones de primates u otros dispersores de semillas y polinizadores puede reducir la presencia de algunas especies en el banco de plántulas (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003a).

Otros efectos en las comunidades de plantas son consecuencia de los cambios microclimáticos, como son los incrementos de la cantidad de luz y calor por el efecto de borde, lo cual incluso ocasionaría que los árboles del dosel mueran o se dañen (Laurance *et al.* 2000, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003a). Los árboles también están más expuestos al viento y, por efecto de esto, son más propensos a romperse (Laurance *et al.* 2000).

Un resultado de la fragmentación puede ser la pérdida de hábitat, y se ha sugerido que no debe medirse en la escala de parche, sino a una escala de paisaje. Fahrig (2003) sugiere que la fragmentación puede tener un efecto positivo y negativo en la biodiversidad. Cuando la fragmentación incluye pérdida de hábitat, puede tener efectos negativos en la biodiversidad, pero existen especies que utilizan menos espacio como parte de su hábitat para las cuales la fragmentación tendría efectos mínimos (Fahrig 2003). Con esto podemos deducir que en los fragmentos puede disminuir la riqueza de especies (Turner y Corlett 1996, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003a) pero que son oportunidades para la conservación y o regeneración de la selva alta perennifolia (Turner y Corlett 1996).

Así, la fragmentación no es necesariamente el fin de la selva alta perennifolia. El aislamiento de los fragmentos amenaza la diversidad biológica de las poblaciones y comunidades y pone en peligro los servicios ambientales que presta esta diversidad biológica, pero puede haber conectividad entre los fragmentos pequeños de la selva (Guevara *et al.* 2004c, Mendoza *et al.* 2005). Los árboles remanentes en los pastizales y potreros pueden servir como sitios de percha entre los fragmentos de selva, acahuales y selvas de galería para la fauna (principalmente aves) y también proporcionan el microclima adecuado para el crecimiento de plántulas que no pueden germinar y crecer en sitios abiertos. Los fragmentos se pueden extender y ser usados como herramientas para la restauración y conservación de la selva alta perennifolia (Guevara *et al.* 2004c).

Bordes

Una consecuencia de la fragmentación es el efecto de borde. Por este efecto existen cambios en el microclima desde dentro de la selva y hacia afuera (Turner y Corlett 1996) que pueden cambiar la dinámica de las poblaciones, influir en la mortalidad y generar interacciones nuevas (Fagan *et al.* 2003). Los bordes pueden funcionar como sitios donde se pueden intensificar las concentraciones de nutrientes y contaminantes (Weathers *et al.* 2003). También hay diferencias en la densidad del follaje y en la cantidad de invertebrados de la hojarasca y estas diferencias pueden alterar los procesos biológicos en los fragmentos chicos (Mendoza *et al.* 2005). Por lo mismo, las áreas de borde de los fragmentos muestran algunas diferencias en estructura con respecto a las áreas más al interior de la selva. Estudios preliminares realizados por el grupo de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias de la UNAM, han reportado diferencias en la vegetación. En el borde de un fragmento grande se encontraron 44 especies de plantas hacia la parte de selva y sólo 17 en el pastizal, y hay un gradiente entre los dos en lo que se refiere a la riqueza de especies, densidad y cobertura vegetal, las cuales disminuyen con la distancia hacia el límite exterior del borde (Delgadillo-Durán 2006). La mayoría de los individuos que se encuentran en el borde pertenecen a especies secundarias que son marcadamente diferentes de las especies que se encuentran hacia dentro de la selva (Delgadillo-Durán 2006, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003a, Turner y Corlett 1996). Se ha visto también que el número de individuos y la riqueza de especies de plántulas disminuyen con el incremento del área del borde (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003b).

Los bordes de la selva ofrecen una oportunidad para la restauración siendo lugares perturbados, ya que tienen condiciones microclimáticas más favorables a especies que no pueden germinar o establecerse en sitios abiertos. Es importante restablecer en el borde la diversidad y estructura de la vegetación como la que se encuentra en las zonas hacia el interior de la selva, creando un borde no sólo más rico en especies, sino también minimizando el espacio entre los fragmentos (Mendoza *et al.* 2005)

Por otro lado, también se han encontrado diferencias en la abundancia y riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) entre los bordes de fragmentos (Núñez-Castillo 2006), ya que dentro de la selva se encontró una mayor abundancia y riqueza

con respecto a la zona exterior del borde (Núñez-Castillo 2006); este autor también ha detectado cambios microambientales en humedad, temperatura, densidad del suelo y pH.

Restauración

La restauración ecológica es una actividad intencional (humana directa o indirecta) la cual inicia o acelera la recuperación de un ecosistema (SER Primer 2004). El ecosistema que requiere restauración ha sido degradado, dañado, transformado o destruido (SER Primer 2004).

Generalmente es difícil o casi imposible regresar al estado previo a la perturbación pero se puede usar su trayectoria histórica como un marco de referencia, para lo cual se tienen que tomar en cuenta las funciones y servicios de un ecosistema, su salud, integridad y sustentabilidad para hacer y evaluar el plan de restauración (SER Primer 2004). Según Hobbs y Norton (1996) entre más degradado está un sitio, es más difícil restaurar.

La restauración es una herramienta clave para asegurar la integración de la producción y conservación en el manejo de los ecosistemas, y tiene un papel bastante importante en los trópicos y neotrópicos (Hobbs y Norton 1996). Según éstos y Young (2000), hay que combinar esfuerzos de conservación con restauración. Esto podría ser factible en la Reserva de la Biosfera en los Tuxtlas, ya que la sola presencia de áreas protegidas no será suficiente; es necesario también integrar conservación y uso productivo (Hobbs y Norton 1996).

Estudios sobre la regeneración de la selva han encontrado que el banco de semillas está formado principalmente por semillas pequeñas de especies secundarias y que, si se deja un potrero abandonado ocurren cambios como, por ejemplo, que en tres años puede alcanzarse un estrato que tenga alrededor de 4 metros (Guevara *et al.* 2004d). Los obstáculos para que se regeneren naturalmente las áreas abandonadas se presentan por la falta de condiciones adecuadas, como la presencia de suelo de una buena calidad, el crecimiento de plántulas con las condiciones y recursos necesarios, un uso humano apropiado y simplemente porque es difícil disminuir las perturbaciones antropogénicas.

Una manera para restaurar la selva alta perennifolia puede ser incrementando las oportunidades de establecimiento de las especies en los bordes de los fragmentos de la selva (Turner y Corlett 1996). Como se mencionó anteriormente, se podría extender el borde reduciendo el espacio entre los fragmentos para que la fauna pudiera aprovechar un corredor de selva (Guevara *et al.* 2004c).

Es importante, en el caso de la selva alta perennifolia, restaurar reintroduciendo especies pioneras y persistentes, cuyos rasgos de historia de vida se han desarrollado adaptándose a los cambios ambientales en el sitio. Las especies pioneras ocupan las primeras etapas en la sucesión ecológica, creciendo usualmente en bordes o claros y en los fragmentos en los cuales existe una gran cantidad de luz; las persistentes, o sucesionalmente tardías, crecen frecuentemente bajo el dosel cerrado y tienen una tasa de crecimiento más lenta en comparación a las pioneras (Martínez-Ramos 1994).

Los hongos micorrizógenos arbusculares

En la restauración es posible también recuperar las condiciones de algunas de las propiedades del suelo a través del mantenimiento de la comunidad nativa de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) (Allen *et al.* 2003). Los HMA establecen una relación que los distingue de otras relaciones planta-hongo por ser mutualista, es decir, una relación que generalmente beneficia a los dos participantes (Allen 1991). Los HMA son los más comunes (Smith y Read 1997), ya que se establecen en alrededor de 80% de las plantas terrestres (Camargo-Ricalde 2002). En los HMA la hifa se introduce dentro de las células de la raíz y forma un arbusculo dentro de la célula para mejorar la transferencia de nutrientes y agua del suelo a la planta (Allen 1991). La relación ofrece beneficios a las plantas a través incrementar la absorción de nutrientes, a cambio de energía y carbono para los hongos (Allen 1991), por lo que los hongos son más eficientes en la exploración del suelo, y la planta a su vez ayuda para que el hongo se distribuya en un espacio grande del ambiente (Allen 1991). Además, los HMA frecuentemente mejoran las relaciones hídricas de la planta, detienen el ataque por organismos patógenos (Brundrett *et al.* 1996), y mejoran la agregación del suelo, lo cual propicia un incremento en el flujo de nutrientes y agua en el suelo (Carpenter *et al.* 2001).

Los HMA están sujetos a la perturbación humana o natural igual que las comunidades de plantas y también se adaptan al ambiente en una manera muy plástica. A veces un evento de perturbación, como es la actividad de los animales o una erupción volcánica, puede crear una discontinuidad en el inóculo de HMA, teniendo un efecto en la concentración de esporas y composición específica del mismo (Molina y Amarantus 1990). En este sentido, es de esperarse que los fragmentos y los bordes de fragmentos de selva sean susceptibles a los efectos de disturbio y que ello se refleje en la composición de la comunidad de HMA. Hay evidencia de que la diversidad vegetal de un sitio puede estar estrechamente relacionada con la presencia de los HMA (Van der Heijden *et al.* 1998, Klironomos *et al.* 2000, Hart y Klironomos 2002, Van der Heijden 2002) y que pueden incluso determinar la productividad influyendo en las comunidades microbianas (Rillig 2004), la fertilidad del sitio (Carpenter *et al.* 2001, Molina y Amarantus 1990), y la abundancia, diversidad y estructura de las comunidades de plantas (Camargo-Ricalde 2002).

En la mayor parte de la literatura, se destaca una fuerte relación entre la riqueza vegetal y la riqueza de los HMA (Van der Heijden *et al.* 1998, Klironomos *et al.* 2000, Hart y Klironomos 2002, Van der Heijden 2002, Keirs *et al.* 2000, Stampe y Daehler 2003, Rillig 2004). Sin embargo, las relaciones HMA-planta son complejas debido a una gran variedad de factores, por lo tanto, en algunas circunstancias otros factores han tenido más influencia en la riqueza y crecimiento de especies de plantas que los HMA (Landis *et al.* 2005a). Esto podría suceder en sistemas donde las condiciones ambientales no favorecen a los HMA necesarios para el establecimiento y crecimiento de plántulas (Landis *et al.* 2005b). Las especies de plantas no solo difieren en su dependencia a la presencia de HMA sino también a las diferentes especies de hongos; entonces la composición de especies de HMA puede influir en la población de plántulas y en la estructura de la comunidad (Van der Heijden *et al.* 1998). Se ha visto que en las comunidades tropicales los HMA pueden afectar los patrones de reclutamiento de plántulas (Kiers *et al.* 2000) y, por lo tanto, afectar a las especies de árboles. Estas especies de árboles pueden mantener la diversidad de las comunidades de HMA ya que proveen una variedad de ambientes para la simbiosis fúngica (Lovelock *et al.* 2003).

Como se ha mencionado anteriormente, se ha visto que se pueden utilizar los HMA como herramienta en la restauración y que parecen ser un componente esencial en los

procesos en sitios degradados (Pattinson *et al.* 2004). Lo anterior se basa en el hecho de que los HMA aumentan la supervivencia de las plántulas (Pattinson *et al.* 2004, Quiroz-Ayala 2006), y también se ha observado una mejor respuesta en las plantas (especialmente los que tienen dependencia micorrízica) en términos de su crecimiento (Guadarrama *et al.* 2004a, Van der Heijden *et al.* 1998).

Pattinson *et al.* (2004) sugieren que los HMA son esenciales para el regreso de comunidades complejas de sitios perturbados a las condiciones cercanas a las originales, y Camargo-Ricalde (2002) destaca que los HMA no solo son importantes para la restauración ecológica en términos del establecimiento de plantas, sino también porque afectan la función y diversidad de un ecosistema. Si una comunidad vegetal está constituida fundamentalmente por plantas no micótrofas y el reingreso de los propágulos de los HMA es muy lento, el proceso sucesional puede detenerse y por ende la restauración de un área puede ser muy difícil porque generalmente las plantas que son de estados sucesionales mas avanzados son micótrofas obligadas (Janos 1996, Brundett *et al.* 1996, Cuenca *et al.* 2002). Por lo tanto, es necesario reintroducir los HMA junto con las especies de plantas (Cuenca *et al.* 2002).

Debido a los problemas fuertes de deforestación en la selva alta perennifolia es necesario restaurar para recuperar y conservar la selva. Una manera para restaurarla es incrementando las oportunidades de las plantas en el borde de los fragmentos usando las comunidades nativas de HMA, tomando en cuenta que existe un efecto importante entre la diversidad de las comunidades de plantas y hongos a partir de una relación compleja que existe entre las comunidades de la microbiota del suelo, las plántulas y los árboles .

Antecedentes

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) se encuentran en un gran cantidad de ecosistemas y en 80% de plantas terrestres (Pirozynski 1981, Camargo-Ricalde 2002). Son importantes en los sistemas tropicales para el establecimiento de plántulas y la restauración de ecosistemas (Camargo-Ricalde 2002). La distribución, actividad y supervivencia de los HMA está afectada por varios factores como son fertilidad y compactación del suelo, temperatura, intensidad de luz y la presencia de ciertas especies de plantas (Camargo-Ricalde 2002). Por lo tanto se ha visto la necesidad de estudiar el efecto de los cambios microclimáticos, el uso de suelo y la presencia de plantas porque la respuesta de los HMA al ambiente varía localmente y entre sistemas, y en ocasiones su respuesta ha variado entre épocas y especies. Para este trabajo, se hizo una revisión de la literatura basada en: 1. Estudios de los HMA hechos en la selva de los Tuxtlas. 2. Estudios del uso de los HMA en la restauración. 3. Estudios de restauración en los Tuxtlas y, 4. Investigaciones sobre el uso de los HMA para la restauración de la selva en la región de los Tuxtlas.

En la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, se ha realizado un estudio de HMA bajo árboles remanentes en un pastizal (Ramírez *et al.* 1998). En este estudio se escogió a cuatro árboles remanentes y se muestreó el suelo en tres épocas: secas, lluvias, y nortes. Se han visto diferencias significativas entre las épocas del año, pero no entre las especies de árboles (Ramírez *et al.* 1998). Se ha concluido que los árboles remanentes pueden ser útiles para promover la sucesión secundaria de la selva, no solo en cuanto a la riqueza de la vegetación que crece bajo ellos, sino también en la riqueza y abundancia de los HMA (Ramírez *et al.* 1998).

También en Los Tuxtlas se han hecho estudios de HMA en términos de la abundancia y diversidad de esporas en el suelo de los claros y del dosel cerrado (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999); en este estudio se encuentran reportadas esporas de 16 morfoespecies. La diferencia entre los sitios no resulta significativa sino más bien hubo diferencias entre épocas del año (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999).

En un estudio de HMA y la palma *Astrocaryum Mexicanum* (Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez 2003), se determinó la colonización de la raíz de los HMA en los claros y

también bajo el dosel cerrado. Los porcentajes más altos de colonización se encontraron en los claros en la época de lluvias lo cual podría afectar la absorción de nutrientes en situaciones de competencia; hubo mayor colonización por arbusculos en el dosel cerrado y por vesículas en los claros (Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez 2003).

Por el lado más práctico, Sánchez-Gallen (1999) ha encontrado respuestas diferentes entre plántulas de tres especies arbóreas en la selva de los Tuxtlas ante la inoculación con HMA. Utilizó *Stemmadenia dennell-smithii*, *Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens* en el estudio y los resultados muestran que *N. ambigens* puede tener respuestas más positivas a la micorrización que las otras dos especies, y que la luz era el factor determinante en el crecimiento y supervivencia de todas las plántulas. Además, la adición de fertilizante tuvo un efecto significativo en el crecimiento de *S. donnell-smithii* y *N. Ambigens* (Sánchez-Gallen 1999).

Sánchez-Gallen y Guadarrama (2003) han investigado varios factores del crecimiento y la competencia de plántulas. Ellas han considerado que los hongos micorizógenos arbusculares pueden incrementar el crecimiento de las plantas bajo condiciones limitantes de luz y nutrientes y aminorar los efectos negativos de la competencia por ellos, en función de su historia de vida. Primero determinaron el grado de colonización micorrízica en las especies vegetales de la selva de los Tuxtlas y encontraron que no había relación significativa entre la historia de vida de la planta y la colonización de la planta. Después de utilizar diferentes tratamientos de luz y competencia, concluyeron que el papel de las especies arbóreas en la regeneración está determinado no solo por factores ambientales, sino también por la presencia de micorrizas y que en situaciones de competencia los hongos micorizógenos arbusculares tienen mayor efecto con las especies pioneras tardías que con las pioneras tempranas (Sánchez-Gallen y Guadarrama 2003).

En esta misma línea de estudio, Guadarrama *et al.* (2004a) han investigado la dependencia de fósforo y el papel de los HMA en plántulas de *Heliolepis appendiculatus*, una especie arbórea de crecimiento rápido. Su objetivo fue analizar la respuesta de *H. appendiculatus* a niveles diferentes de fósforo como una medida de dependencia con los HMA (Guadarrama *et al.* 2004a). Se concluye que *H. appendiculatus* es micótrofa obligada dependiente de los HMA en bajas

concentraciones de P, y por ende suponen que plántulas colonizadas en sitios perturbados tendrían ventaja sobre las plántulas no colonizadas (Guadarrama *et al.* 2004a).

Guadarrama *et al.* (2004b) han estudiado también el papel en la competencia inter e intraespecífica con especies pioneras y la supervivencia utilizando dos especies pioneras: *Heliocarpus appendiculatus* y *Stemmadenia donnell smithii* y dos niveles de tratamientos: 1. El factor de la competencia y 2. El inóculo micorrízico. En el caso de *H. appendiculatus*, encontraron que el inóculo micorrízico no ayudó en el crecimiento, pero sí en la supervivencia en la ausencia de la competencia. En el caso de *S. donnell smithii*, el inóculo micorrízico puede mejorar la supervivencia y crecimiento y las plántulas pueden ser más competitivas (Guadarrama *et al.* 2004b).

En estudios de restauración, la aplicación de los HMA comienza prácticamente con los trabajos de Cuenca *et al.* (1998) en Venezuela. Ellos han visto que la restauración no es posible sin el uso del inóculo nativo de HMA, así que las plantas con un tratamiento de fertilizante e inóculo crecieron más que las otras plantas de *Brachiaria decumbens*, una especie de pasto. En otro estudio, Cuenca *et al.* (2002) se hizo un trabajo en La Gran Sabana de Venezuela basado en la hipótesis de que debido al efecto del viento en la dispersión de propágulos de HMA y semillas, si se plantan arbustos en una zona muy degradada podrán servir para incrementar el establecimiento de semillas y HMA. Para probar esta hipótesis, se utilizaron plantas micorrizadas como plantas “nodrizas” las cuales se esperaba alteraran el patrón de reclutamiento; éstos fueron arbustos nativos de La Gran Sabana provenientes de estacas o de semillas. Se encuentra que las micorrizas junto con una dosis relativamente pequeña de fósforo ayuda el reclutamiento de especies nativas de La Gran Sabana alrededor de plantas nodrizas de altura superior a los 27 cm. Entonces, esto podría ser utilizado como una estrategia para reiniciar la sucesión natural en áreas muy degradadas (Cuenca *et al.* 2002).

No sólo se propone que los HMA son útiles para la restauración, sino que se ha estudiado la diferencia entre tipos de inóculo y su efecto sobre el crecimiento y supervivencia de las plántulas. Allen *et al.* (2003) han estudiado el efecto de dos inóculos, uno de una fase sucesional temprana y uno de una fase sucesional tardía y encontraron diferencias significativas en los factores de crecimiento con inóculo de las

fases sucesionales tempranas para las plántulas de todas las especies en una selva baja caducifolia en el sureste de México (Allen *et al.* 2003). Se encontró que el inóculo de las fases tempranas tenía un número más alto de una especie de HMA pequeña (*Glomus* spp.) la cual ocupaba las raíces con más facilidad que las especies grandes encontradas en el inóculo de fases tardías (Allen *et al.* 2003).

En un estudio más reciente y en un sitio cercano al del anterior, Allen *et al.* (2005) encuentran patrones de crecimiento diferentes. No encuentran diferencias significativas entre los dos inóculos (otra vez, de fases tempranas y tardías); para algunas especies encontraron que debido al contenido de materia orgánica en el sustrato, las plántulas inóculadas de la fase tardía tuvieron mayor supervivencia (Allen *et al.* 2005). Sugieren que los beneficios que ofrecen los HMA de cualquier sitio a las plántulas son esenciales y que la inoculación antes de transplantar puede ayudar a la plántula en su establecimiento en el campo por muchos años. Cuenca *et al.* (2004) mantuvieron la concentración de propágulos constante en el inóculo de varias especies de plántulas nativas en la Gran Sabana en Venezuela. Tampoco sus resultados indican efecto de la riqueza de HMA en el crecimiento y supervivencia de las plántulas, pero sí se destaca la importancia del uso de la inoculación de HMA en la restauración.

Pouyú-Rojas y Siqueira (2000) han examinado el efecto del inóculo micorrízico en siete especies de la selva tropical en Brasil y encuentran que la mayoría de las especies usadas respondieron positivamente al inóculo en términos de crecimiento y desarrollo después del trasplante (Pouyú-Rojas y Siqueira 2000). También encuentran una diferencia en el inóculo por época, ya que para la mayoría de las especies la presencia de HMA es más importante que el índice de fertilidad del suelo para el desarrollo de las plántulas, por lo que el uso de los HMA puede ser una alternativa para garantizar el crecimiento de las plántulas (Pouyú-Rojas y Siqueira 2000).

Se ha propuesto a la restauración ecológica como herramienta para la recuperación de las tierras degradadas por el cambio de uso de suelo en la región de los Tuxtlas. Meli (2004) investiga varios aspectos de la restauración incluyendo: 1) la supervivencia por especie y tipo de propagación en función de la presencia/ausencia de pastos, 2) el crecimiento de cada especie y el tipo de propagación en función de la presencia/ausencia de pastos, 3) los posibles efectos de la riqueza de especies sobre la

supervivencia y el crecimiento, 4) los cambios en las condiciones microclimáticas (al nivel del suelo) en función de la presencia del pasto y de la presencia de las leñosas, y 5) los cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal a partir de la exclusión del ganado. Concluye que el establecimiento de un primer dosel es ecológicamente factible en los potreros de los Tuxtlas y la presencia de los pastos parece no ser limitante en el proceso de establecimiento de las especies seleccionadas (Meli, 2004). También en los Tuxtlas, Ricker *et al.* (2000) han estudiado la luz y nutrientes como factores limitantes para la restauración y han visto que es posible optimizar el crecimiento de altura de plántulas hasta 2.5 veces durante los primeros 24 meses en el campo.

Se ha visto que las historias de vida de las plántulas de especies de la selva de Los Tuxtlas afectan sus relaciones con los HMA. Peña-Becerril (2005) ha estudiado el efecto de los HMA en el crecimiento y supervivencia de tres especies persistentes a lo largo del borde de la selva. Se inocularon *Coccoloba hondurensis*, *Ficus insipida*, y *Nectandra ambigens* con esporas de HMA, esporas más raíces y sin HMA. Los resultados han mostrado una baja respuesta a la inoculación de HMA. *N. ambigens* tuvo diferencias entre tratamientos en el mayor número de variables en comparación de las otras especies, pero en el peso seco total y la tasa relativa de crecimiento (peso seco) se observa valores mayores de crecimiento en el tratamiento sin inóculo (Peña-Becerril 2005). *C. hondurensis* mostró valores mayores en la tasa de asimilación neta en el tratamiento con esporas y en el tratamiento con inoculación de esporas y raíces, *F. insipida* demostró un mayor supervivencia. En todas las especies hubo 70% de supervivencia, por lo tanto se recomienda que el uso de los HMA en programas de restauración de la selva alta perennifolia; sin embargo para *N. ambigens* y *C. hondurensis* no es necesario inocular (Peña-Becerril 2005).

En un estudio relacionado, Quiroz-Ayala (2006) encontró que con la micorrización las especies pioneras aumentan su crecimiento en altura, tasa relativa de crecimiento y la tasa de asimilación neta para *Lonchocarpus cruentus*. También encuentra beneficios para la supervivencia en las tres especies pioneras (la mencionada anteriormente y dos de *Heliocarpus*) en la selva tropical de los Tuxtlas. Resultados similares han sido publicados por Zangaro *et al.* (2000) y encontraron un efecto positivo del inóculo de HMA en la supervivencia de especies pioneras en una selva tropical de Brasil.

Álvarez-Sánchez *et al.* (en revisión) también estudiaron el efecto de los HMA en dos especies: una pionera (*Piper auritum*) y una persistente (*Rollinia jimenezii*) en un área degradada en los Tuxtlas; encontraron también que los HMA incrementaron los valores de supervivencia en *Rollinia* y para *Piper* en suelo de pastizal. Consideraron que la relación plántula-HMA es positiva, aunque la respuesta de las plántulas estuvo muy asociada a los rasgos de historia de vida de las especies; *Piper* tuvo un crecimiento más rápido y una mayor plasticidad, al contrario de *Rollinia* (Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión). La presencia de HMA fue significativa para casi todas las variables lo cual sugiere que junto con los HMA las plantas maximizaron su crecimiento. Destacan la importancia del uso de los HMA en proyectos de restauración junto con especies pioneras y especies persistentes en el caso de la selva húmeda (Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión).

Estos estudios han demostrado la necesidad que tienen varias especies de plantas de mantener una relación con los HMA, lo cual les ha permitido mantener su éxito ecológico; tal es el caso sobre todo de algunas especies pioneras en competencia (Guadarrama *et al.* 2004b). Por esta razón, se propone que los HMA pueden ser utilizados para la restauración (Allen *et al.* 2003; Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión, Cuenca *et al.* 2003, 2004), específicamente en los bordes de fragmentos a través de la inoculación de plántulas en ambientes deteriorados derivados de la selva tropical (Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión, Pareliussen *et al.* 2006).

De acuerdo a lo anterior, para este estudio se han planteado las siguientes preguntas:

¿Las plantas tienen oportunidades para crecer y sobrevivir en una manera diferente, especialmente en la zona de borde con respecto al interior del fragmento, con la inoculación con HMA?

¿Debido al efecto que los HMA tienen sobre la diversidad vegetal y viceversa, la respuesta de las plantas a su ambiente es diferente con respecto al origen del inóculo usado (parche grande o pequeño suponiendo que hay una mayor diversidad vegetal en el parche grande)?

Objetivos

En este proyecto de investigación se pretende:

1. Analizar el efecto de los HMA en el crecimiento y la supervivencia de plántulas de una especie pionera y una sucesionalmente tardía (persistente) en el borde de fragmentos derivados de la selva tropical.
2. Determinar el efecto del inóculo proveniente de un fragmento grande comparado con un fragmento pequeño de selva en el crecimiento y supervivencia de especies pioneras y persistentes.
3. Evaluar el establecimiento y crecimiento de plántulas en la zona de borde como parte de una estrategia para la restauración de parches de selva.

Hipótesis

Las plántulas inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares crecerán más y tendrán mayor supervivencia.

Las plántulas inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de suelo de un fragmento grande con una mayor diversidad de HMA debido a la mayor diversidad de las especies vegetales, crecerán y tendrán mayor supervivencia que las inoculadas con suelo de un fragmento chico suponiendo que los fragmentos pequeños tienen mayor perturbación y por lo tanto, menor riqueza de especies de plantas y HMA.

Las plántulas de la especie persistente inoculada con HMA provenientes de suelo de un fragmento grande, crecerán y tendrán mayor supervivencia que las inoculadas con suelo de un fragmento chico.

Los tratamientos con HMA aumentarían la supervivencia de la especie pionera.

Sitio de Estudio

La Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, al SE del estado de Veracruz, está en la sierra de Los Tuxtlas que se encuentra en la planicie costera del Golfo de México, al sur del estado de Veracruz entre 18°05' 18°45' de latitud norte y 94°35' y 94°30' de longitud oeste. La región mide 80 km de largo en la dirección noroeste-sureste y 50 km en su parte más ancha (Figura 1). (Soto y Gama, 1997)

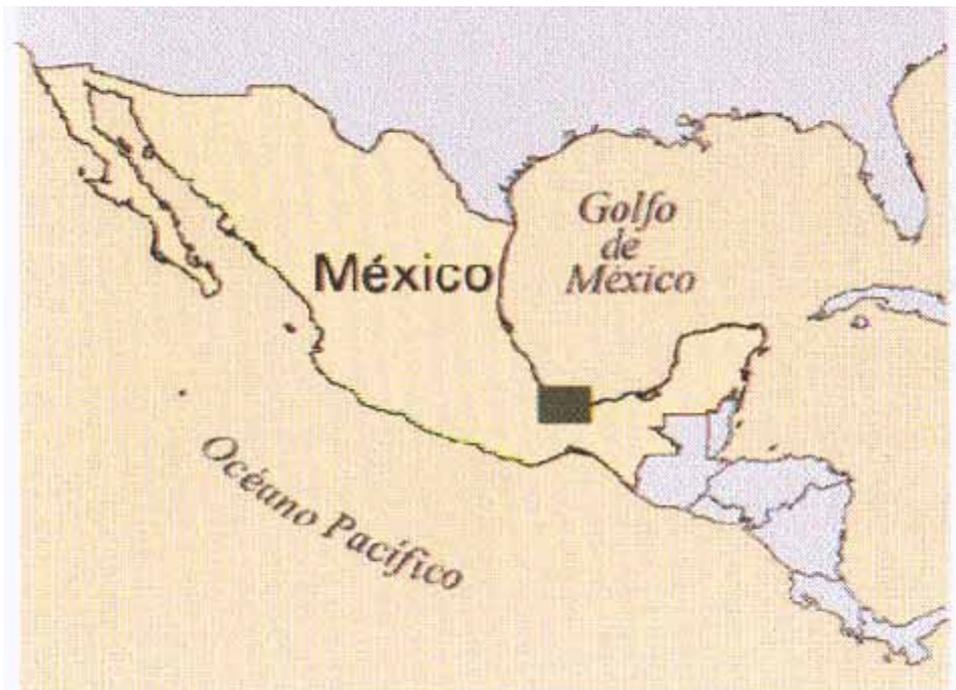


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. [Marcado](#) en color negro tomado de Guevara *et al.* 2004b.



Figura 2. Localización de La Estación de Biología Los Tuxtlas; se marca en color rojo. Tomado de www.google.com

La sierra de Los Tuxtlas constituye una barrera que origina cambios en las condiciones climáticas en el estado (Soto y Gama, 1997). Incluye parte del eje volcánico transversal y está dentro de las zonas aluviales de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos. Estos aspectos afectan mucho a la vegetación y estructura del suelo del sitio de los Tuxtlas (Flores-Delgadillo *et al.* 1999, Sommer-Cervantes *et al.* 2003). La Estación de Biología Tropical (fig. 2) Los Tuxtlas, del Instituto de Biología de la UNAM, se localiza dentro de la Reserva entre los 18°34' y 18°36' de latitud Norte y los 95°04' y 95°09' de longitud Oeste (Sommer-Cervantes *et al.* 2003).

Se escogieron dos fragmentos de selva alta perennifolia, relativamente perturbados, menores de 3 ha rodeados por potreros para ganado, pero relativamente cerca de fragmentos de selva de más de 30 ha (dentro de un radio de menos de 2 km). Los dos fragmentos quedan dentro de la Reserva, pero no dentro de la Estación de Biología y se encuentran a 5 km de la Estación (fig. 3). Los fragmentos están situados cerca de pequeños arroyos por donde pasa un pequeño río. Uno de ellos (Chepe) está rodeado de un potrero que tiene la mitad de su extensión abandonada, y por lo tanto el dosel está un

poco más cerrado con vegetación secundaria. En cambio, el otro sitio (Domingo), está mucho más abierto, tiene más árboles grandes pero en ciertos lugares entra el ganado hasta 5 metros dentro del fragmento de selva desde el borde, lo cual es un factor de perturbación. Chepe tiene una gran dominancia de aráceas. Domingo también tiene aráceas pero en menor abundancia y además una parte del fragmento está dominada por bromelias; hay mucho más evidencia de actividad humana en este sitio. Después del huracán Stan a principios de Octubre del 2005, un árbol se cayó en el sitio Domingo y se abrió un claro del tamaño aproximado de 10 por 15 metros en medio de uno de los cuadros colocados en el sitio.

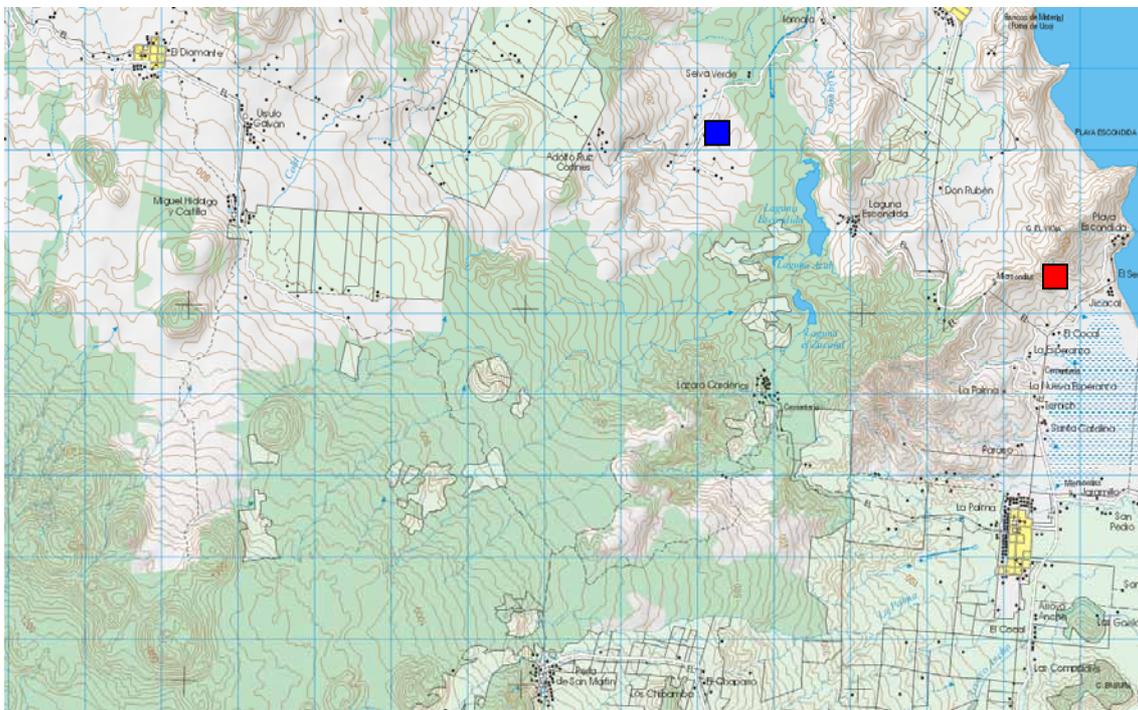


Figura 3: Localización de los dos sitios, el sitio de Domingo está marcado con rojo y el de Chepe está marcado con azul. Tomado de www.inegi.gob.mx. Escala 1:50,000

Clima

La sierra de Los Tuxtlas es una de las regiones más lluviosas de México siendo una de las cinco áreas del país en donde la precipitación media supera los 4,000 mm anuales. A pesar de que llueve durante todo el año, el régimen lluvioso es marcadamente estacional. Los meses más secos generalmente son entre marzo y mayo y los más lluviosos van desde julio hasta noviembre (Soto y Gama, 1997).

En general las temperaturas medias están en un intervalo de 22° C a 18° C (Soto y Gama, 1997). El gradiente de humedad en la sierra es muy marcado debido a los vientos provenientes del Golfo de México, por lo que la precipitación anual va desde 1200 mm en algunos sitios hasta más de 4000 mm en otros (Soto y Gama, 1997).

En esta región se encuentran seis subtipos climáticos de los cuales dominan los subtipos cálido-húmedos de acuerdo con la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1964 en: Soto 2004). Los tipos frecuentes en el área de estudio son: Af(m) el subtipo más húmedo de los cálidos se presenta en las áreas de 500 y 1000 m de altitud, en lugares directamente expuestas a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, y Am(f) es el subtipo que se caracteriza por lluvias de verano con influencia de monzón y es el tipo de clima dominante en la vertiente del Golfo de México de 0 m hasta los 900 m de altitud (Soto 2004).

Predominan en la zona vientos aislados del hemisferio norte los cuales se desarrollan en el verano y se cargan de humedad al pasar sobre las aguas cálidas del Golfo creando lluvias torrenciales (Soto 2004). También, esta área está afectada por desplazamientos de masas de aire polar continental que vienen de los Estados Unidos y Canadá (“nortes”) y producen lluvias fuertes y descensos en la temperatura cuando las masas de aire pasan por el Golfo de México (Soto 2004). Estos vientos son comunes entre los meses de diciembre y febrero (Bongers *et al.* 1988). El clima de la sierra también está influenciado por su gradiente altitudinal muy marcado, su compleja topografía, y también por su cercanía al mar y localización al sur del Golfo de México (Soto 2004).

Suelos

El sustrato de la sierra consiste principalmente de rocas ígneas (basalto y andesitas) mezclado con cenizas volcánicas y los suelos que están sujetos a un ambiente tropical y derivados de este material muestran horizontes poco desarrollados y varían en el contenido de materia orgánica (Campos 2004).

Hay cinco tipos de suelos que dominan en la Reserva: los luvisoles y acrisoles cubren 34.2% de la superficie de la sierra, los andosoles en 21%, los feozems cubran 18% y finalmente, los vertisoles cubran 13% de la superficie de la sierra (Campos 2004).

En términos de textura, los suelos con textura arcillosa son los dominantes con 48.5% de frecuencia en 103 horizontes de suelo. Franco arcillo arenoso, franco arcilloso, franco, franco arcillo limoso y franco limoso ocupan el resto. Los colores del suelo generalmente se caracterizan como rojo, rojo amarillento, pardo, pardo oscuro, pardo amarillento y pardo grisáceo (Campos 2004).

Las altas temperaturas y la temporada de secas favorecen la formación de óxidos de hierro y un rápido reciclaje de la materia orgánica. Generalmente la reacción del suelo (pH) es muy ácida y los contenidos de materia orgánica y nitrógeno total son bajos; también los cationes intercambiables son bajos, sobre todo en sodio y potasio (Campos 2004).

Los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas incluyen principalmente cinco clases de suelos: andosoles, cambisoles, regosoles, lxisoles y gleysoles. (Sommer-Cervantes *et al.* 2003). La disponibilidad de agua en el suelo es muy alta pero la disponibilidad de recursos es baja, especialmente la de fósforo (Sommer-Cervantes *et al.* 2003). Todos los suelos son producto de la rápida alteración de las cenizas volcánicas proveniente de basalto y andesita basáltica cuyos minerales son ricos en metales alcalinoleneos y bajos en sílice. Los procesos de rejuvenecimiento por erosión y depositaciones recientes de materiales han frenado la evolución normal de los suelos en Los Tuxtlas (Flores-Delgadillo *et al.* 1999).

Vegetación

La vegetación de la sierra está altamente afectada por su situación cerca de la costa, y el alto gradiente altitudinal. El tipo de vegetación dominante en la región corresponde a Selva alta perennifolia (Miranda y Hernandez- X 1963). El estrato arbóreo alcanza una altura de entre 30 a 35 m. En el sotobosque domina *Astrocaryum mexicanum*, en el estrato medio *Pseudolmedia oxyphyllaria* y en el dosel domina *Nectandra ambigens* (Bongers *et al.* 1988).

Las familias vegetales mejor representadas en términos de número de especies, de un total de 118, son: Araceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Bromeliaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Poaceae, Polypodiaceae, Rubiaceae, y Solanaceae (Ibarra-Manríquez y Sinaca Colín 1987).

Métodos

Especies seleccionadas

Se usaron dos especies: una persistente (sucesionalmente tardía, *Pimenta dioica*) y una pionera tardía (*Pleuranthodendron lindenii*). Se escogieron estas dos especies porque en el grupo de Ecología del Suelo en la Facultad de Ciencias de la UNAM no se había evaluado su respuesta a los HMA ni su desempeño para proyectos de restauración. La especie *P. dioica* presenta un interés especial por su posición como una especie arbórea con mucha utilidad. Finalmente, por lo que respecta a los parámetros que se utilizarían para evaluar la respuesta de las plántulas, había un número suficiente de estas dos especies para el montaje del experimento.

Pimenta dioica (L. Merrill) es un árbol de 6-10 metros, pero que puede alcanzar hasta 20-30 m de altura y un DAP de 40 cm. Forma parte de la familia Myrtaceae y tiene los nombres comunes de pimienta gorda, u'ucum y xocoxochil entre otros. Su tronco es derecho y ligeramente acanalado con ramas ascendentes, y su copa irregular y densa. Es un árbol perennifolio con hojas decusadas, opuestas y simples (Pennington y Sarukhán 1998). El fruto está compuesto por bayas negras de 10 por 5 mm, aplanadas en el ápice, verrucosas, con el cáliz persistente. Todo el fruto posee un fuerte olor fragante (Sánchez Robles *et al.* 2001).

P. dioica esta restringida a la vertiente del Golfo de México, desde el norte de Puebla y Veracruz hasta el sur de la península de Yucatán (Campeche y Quintana Roo). También se encuentra en las Antillas (Cuba, Jamaica), Belice hasta Guatemala y Nicaragua y El Salvador). Forma parte del estrato medio e inferior de las selvas altas y medianas perennifolias y sub-perennifolias y se encuentra entre especies como *Brosimum alicastrum*, *Aphananthe monoica*, *Carpodiptera ameliae* y *Manilkara zapota*. (Pennington y Sarukhán 1998). Se encuentra en suelos derivados de areniscas calcáreas así como en el norte de Puebla y Veracruz y también en suelos arcillosos derivados de margas calcáreas, como en el norte de Chiapas, pero generalmente crece en suelos rocosos, profundos ateríticos con textura migajón-arcillosa, arbumíferos y gley (Sánchez Robles *et al.* 2001). Crece desde el nivel del mar hasta los 350 -500 m snm y se desarrolla en climas cálidos y húmedos o subhúmedos. *P. dioica* es un árbol con una gran utilidad por que se usa el fruto para la especia pimienta de Tabasco o *all spice*

(Pennington y Sarukhán 1998, Sánchez Robles *et al.* 2001). También se usa su madera en construcciones locales (Pennington y Sarukhán 1998) y cercas vivas (Sánchez Robles *et al.* 2001). Empieza a producir frutos a partir de los 2 años, pero su mayor producción es a partir de los 7 años de la reproducción (Pennington y Sarukhán 1998).

Pleuranthodendron lindenii (Turzc.) Slummer. Se encuentra en etapas secundarias tardías en la sucesión y es dependiente de la formación de un claro para crecer, es decir, necesita luz para desarrollarse al máximo (Martínez-Ramos 1985). Forma parte de la familia Flacourteaceae y sus nombres comunes incluyen pochitaquillo y catarrita. Tiene forma de árbol, alcanza 15 m de altura y tiene un DAP hasta de 20 cm. Su fuste es irregular con ramas dispersas y su copa es densa. Sus hojas son alternas y simples y se caracterizan por ser trinervadas, el margen glandular es aserrado, con 2 glándulas en la parte distal del pecíolo (Pennington y Sarukhán 1998). Forma parte de las selvas altas o medianas perennifolias o subperennifolias desde la zona de la Huasteca en San Luis Potosí, Puebla y Veracruz hasta el sur de Veracruz (los Tuxtlas), Oaxaca (los Chimalapas) y en la selva Lacandona, Chiapas, Se encuentra también hasta Colombia, Perú y Brasil en climas húmedos o muy húmedos. Florece en marzo y julio. Crece en suelos aluviales, muchas veces cerca de áreas inundadas o bosques riparios. Su fructificación es abundante y los frutos son muy conspicuos por su color rosado (Pennington y Sarukhán 1998).

Invernadero e inoculación

Previo a empezar el experimento se colectaron semillas de las dos especies en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas en marzo de 2004 y se usó una mezcla de suelo-arena estéril (3:1) para germinar y mantener a las plántulas en el invernadero. El suelo era proveniente de la selva y fue esterilizado dos veces con un intervalo de 24 hs en una autoclave, sin presión (110°C).

Se inoculó con HMA (esporas y raíces) con 50 g de suelo fresco (no se alcanzó a secar) (28.65 g de suelo seco) por maceta. En el mes de marzo de 2005 se colectó el inóculo de dos fragmentos pequeños (menos de 3 ha) y dos fragmentos grandes (más de 30 ha) en 25 puntos diferentes en un recorrido de una sola dirección en la selva alta perennifolia. Las muestras se tomaron en los primeros 20 cm de profundidad donde se encuentra la mayor parte de las raíces finas inoculadas por HMA. El inóculo proveniente de los

fragmentos grandes, 50g suelo fresco (28.65 g de suelo seco), tuvo 9.7 esporas viables, en promedio y el inóculo proveniente de los fragmentos chicos 50g suelo fresco (28.65 g de suelo seco) tuvo 8.7 de esporas viables en promedio (Luna, datos no publicados). Las plantas tuvieron 4 meses de crecimiento en el invernadero antes del trasplante a bolsas de 1 k con arena y suelo. Se trasplantó al campo en las primeras semanas del mes de julio de 2005 (época de lluvias), en cuatro parcelas en cada uno de los dos fragmentos pequeños seleccionados (< de 3 ha cada uno). Se marcaron dos cuadros a partir de los 5 metros de la orilla del borde del fragmento y dos cuadros a partir de los 25 metros del borde de la vegetación; ello se realizó en cada uno de los dos fragmentos (Fig 4).

Diseño del experimento (fig. 5)

El experimento considera el factor HMA con tres niveles: 1. Sin HMA (M-), 2. Con HMA de fragmentos grandes (MG), y 3. Con HMA de fragmentos chicos (MCH). Se consideraron dos ambientes: 1. Interior del fragmento y, 2. Hacia el exterior del fragmento. Se usaron 8 réplicas por tratamiento, teniendo 192 plantas en total por cada una de las dos especies y 64 por tratamiento (Cuadro 1).

Trasplante

En el trasplante se colocaron las plantas cada 1.5 m con desplazamiento de 0.75 m. Las plantas estuvieron colocadas al azar en cada cuadro, en seis líneas cada una con ocho plantas. Las parcelas midieron aproximadamente 10 por 15 metros cada una (Fig. 4).

Cuadro 1. Número de plántulas por cada especie y tratamiento.

Tratamiento	Especies		
	<i>Pimenta dioica</i>	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Total
M-	64	64	128
MG	64	64	128
MCH	64	64	128
Total	192	192	384

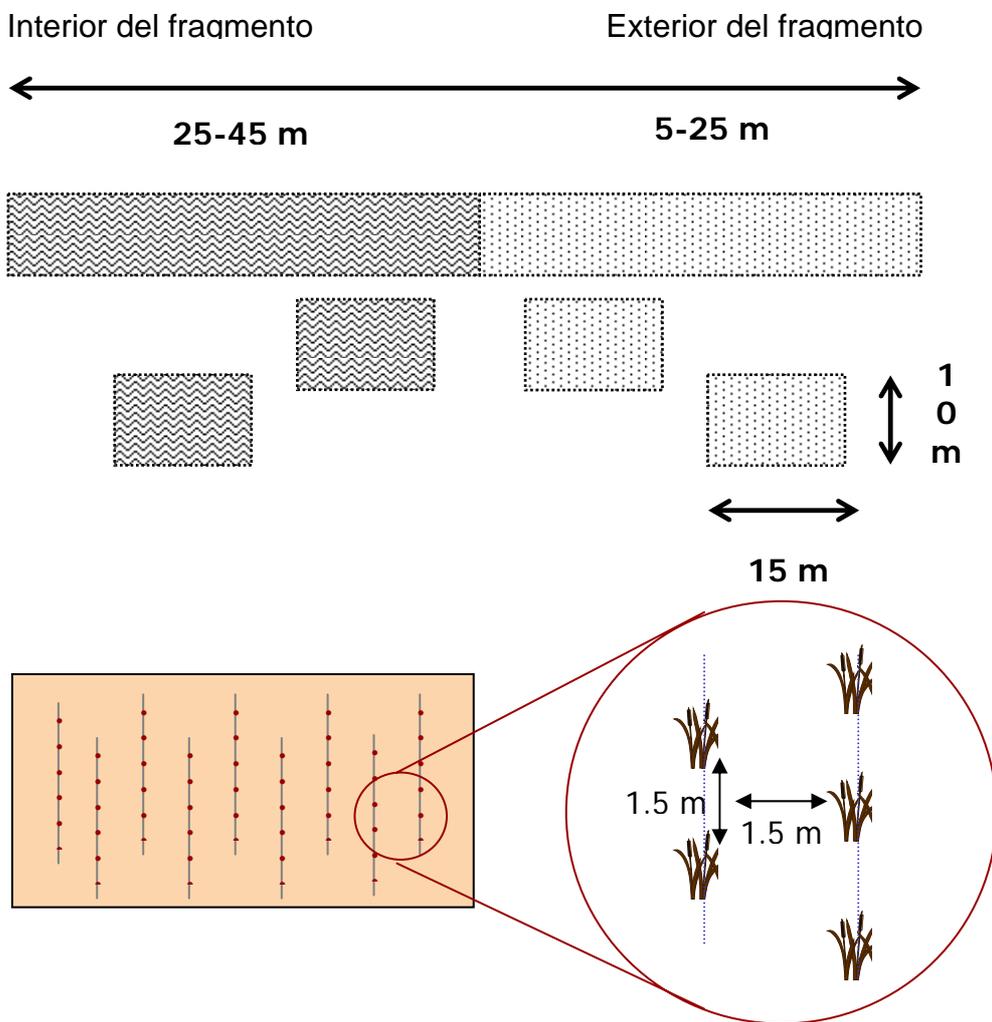


Figura 4. Diseño del trasplante (modificado de Peña-Becerril 2005).

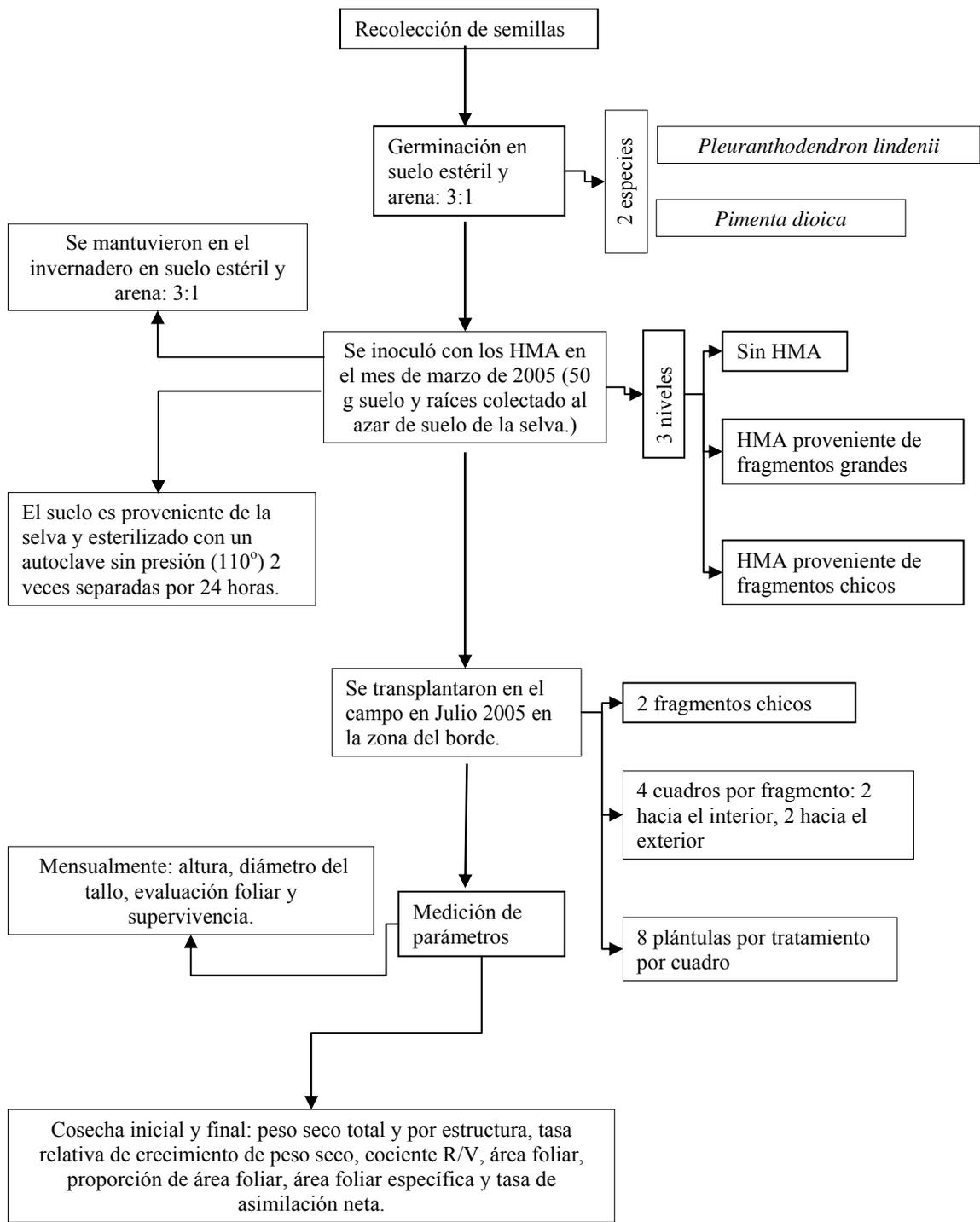


Figura 5. Diseño del experimento.

Análisis de crecimiento

Se midió la biomasa total, biomasa por estructura (hojas, tallo y raíz), cociente R/V, área foliar, área foliar específica y proporción de área foliar. Para ello, se realizó una cosecha inicial en el momento de pasar las plantas al campo en julio de 2005, y una cosecha final 8 meses después en febrero de 2006. Para medir estas variables se usó el análisis clásico de crecimiento de acuerdo a Hunt (1982):

R, peso seco promedio de la raíz (g)

T, peso seco promedio del tallo (g)

H, peso seco promedio de hojas (g)

PST, peso seco promedio total (g)

$$PST = R+T+H$$

Para obtener el peso seco de las muestras (raíz, tallo y hojas), éstas fueron colocadas en un horno a 70° C por 48 hs y pesadas en una balanza analítica.

R/V, proporción Raíz-Vástago

$$R/V = R/T+H$$

AF, área foliar (cm²)

Para medir el área foliar se utilizó el programa Digital Image Analysis System, versión 1.06.

PAF (LAR), Proporción de Área Foliar (cm² g⁻¹)

$$PAF = AF/PST$$

AFE (SLA), Área Foliar Específica (cm² g⁻¹)

$$AFE = AF/H$$

TAN (NAR), Tasa de Asimilación Neta

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

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

TRC (RGR), Tasa Relativa de Crecimiento

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

Dónde: 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.

En el caso de las variables PAF, AFE, TAN y TRC, se indican entre paréntesis las siglas en inglés, debido a que se consideró que son las de manejo más común en la literatura.

Además, mensualmente y hasta antes de la cosecha, se midieron la altura, el diámetro del tallo y se hizo una evaluación foliar. Se evaluó también la supervivencia para cada tratamiento.

Análisis de datos

Se usó la prueba de ANDeVa de dos vías para analizar las diferencias entre los variables de crecimiento (Zar, 1999). Se tuvieron que hacer transformaciones en los datos dado que no tuvieron normalidad. Para el peso seco total y por partes y el cociente raíz-vástago se tomó el Log natural. También se tomó el inverso del dato para el área foliar específica y la raíz cuadrada para el diámetro, área foliar, y totales de hojas. Los demás datos tuvieron una distribución normal y homogeneidad de varianzas.

Finalmente, se utilizó la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986) para ver las diferencias estadísticas de la supervivencia entre los tratamientos. Se usó el programa Statistica (6.0) para correr las pruebas de estadística.

Caracterización del inóculo

Para realizar la caracterización del inóculo se usó el método modificado de Brundett *et al.* (1996). Se separaron las muestras de 50 g de suelo seco; usando tamices (0.7 mm y 44 micras) y se colocó cada muestra en una centrífuga primero con agua por 4 min y 25 seg a 3,500 RPM, y luego durante 55 min en una mezcla de 40% de azúcar con agua. Las esporas flotan en la solución azucarada y se vaciaron en un tamiz de 44 micras, enjuagándose con agua destilada. Luego se colocó el tamizado en una caja Petri para la separación bajo un microscopio estereoscópico con pinzas de relojero, pipetas Pasteur y agujas de disección. Una vez separadas las esporas, se lavaron por 1 min en detergente (Tween) y 5 min en una solución de cloro a 5% para quitarles la materia orgánica. Se montaron las esporas en portaobjetos con PLVG (alcohol polivinílico, agua, ácido láctico, y glicerina).

Descripción general del microambiente

Cada mes, desde el día 113 (octubre) se tomaron medidas de luz total con un medidor de luz LI 250 Light meter fabricado por LY-Cor Inc. USA. Estas medidas se tomaron en cinco puntos de cada cuadro de cada transecto del experimento a las 12:00 y 14:30 hs., a un metro de distancia del suelo, en cada extremidad del cuadro y en medio del cuadro.

Resultados

Supervivencia

Los resultados de supervivencia para *P. lindenii* muestran en general que las plantas micorrizadas tienden a sobrevivir más que las no micorrizadas, pero solo en el sitio hacia el interior del fragmento. En el sitio hacia fuera, el tratamiento sin micorrizas tuvo los valores más altos junto con el tratamiento con inóculo proveniente de un fragmento pequeño (Fig. 6). Hubo diferencias significativas entre las curvas entre el control (M-) y las plantas con el tratamiento MG hacia el interior del fragmento ($x^2=5.158$, $p=.05$), y también entre los tratamientos MCH y MG plantadas hacia el interior del fragmento ($x^2=5.015$, $p=.05$) (Cuadro 2).

Las plantas de *P. dioica* sobrevivieron más, en general, en los tratamientos MCH en el sitio hacia el exterior del fragmento y MG en el sitio hacia el interior (Fig. 7). Hubo diferencias significativas entre el tratamiento control en los sitios hacia el interior y exterior, con respecto al tratamiento con micorrizas proveniente de los fragmentos grandes del sitio hacia el interior del fragmento ($x^2=11.389$, $x^2=4.654$, $p=.05$). También hubo diferencias significativas entre el control hacia el interior y las plántulas inoculadas con inóculo proveniente de los fragmentos pequeños ($x^2=5.986$, $p=.05$). Hubo diferencias significativas entre sitios en las plántulas inoculadas con inóculo proveniente de los fragmentos grandes ($x^2=14.47$, $p=.05$). Finalmente, hubo diferencias significativas entre los tratamientos MG y MCH en el sitio hacia el exterior ($x^2=8.245$, $p=.05$) (Cuadro 3).

En resumen, *P. lindenii* responde menos a los tratamientos de inoculación que *P. dioica*. Para *P. dioica* el inóculo del parche chico es más efectivo para sobrevivir en el borde y el inóculo del parche grande es mejor para sobrevivir en el interior.

Cuadro 2. Valores de χ^2 de la prueba Peto y Peto de Logrank para *P. lindeni* (PL), donde se comparan las distintas curvas de supervivencia de los tres tratamientos. Valores significativos marcados en gris ($\chi^2 > 3.84$, $df=1$, $p=0.05$). PLM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PLM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PLMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PLMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PLMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PLMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

	PLM- I	PLM- E	PLMG I	PLMG E	PLMCH I	PLMCH E
PLM- I						
PLM- E	3,01					
PLMG I	5,16	0,29				
PLMG E	0,89	0,64	1,78			
PLMCH I	0,00	2,92	5,02	0,84		
PLMCH E	1,78	0,16	0,88	0,56	1,71	

Cuadro 3. Valores de χ^2 de la prueba Peto y Peto de Logrank para *P. dioica* (pd), donde se comparan las distintas curvas de supervivencia de los tres tratamientos. Valores significativos marcados en gris ($\chi^2 > 3.84$, $df=1$, $p=0.05$). PDM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PDM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PDMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PDMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PDMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PDMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

	PDM- I	PDM- E	PDMG I	PDMG E	PDMCH I	PDMCH E
PDM- I						
PDM- E	1,45					
PDMG I	11,39	4,65				
PDMG E	0,17	2,63	14,47			
PDMCH I	2,05	0,05	3,82	3,45		
PDMCH E	5,99	1,52	0,86	8,24	1,04	

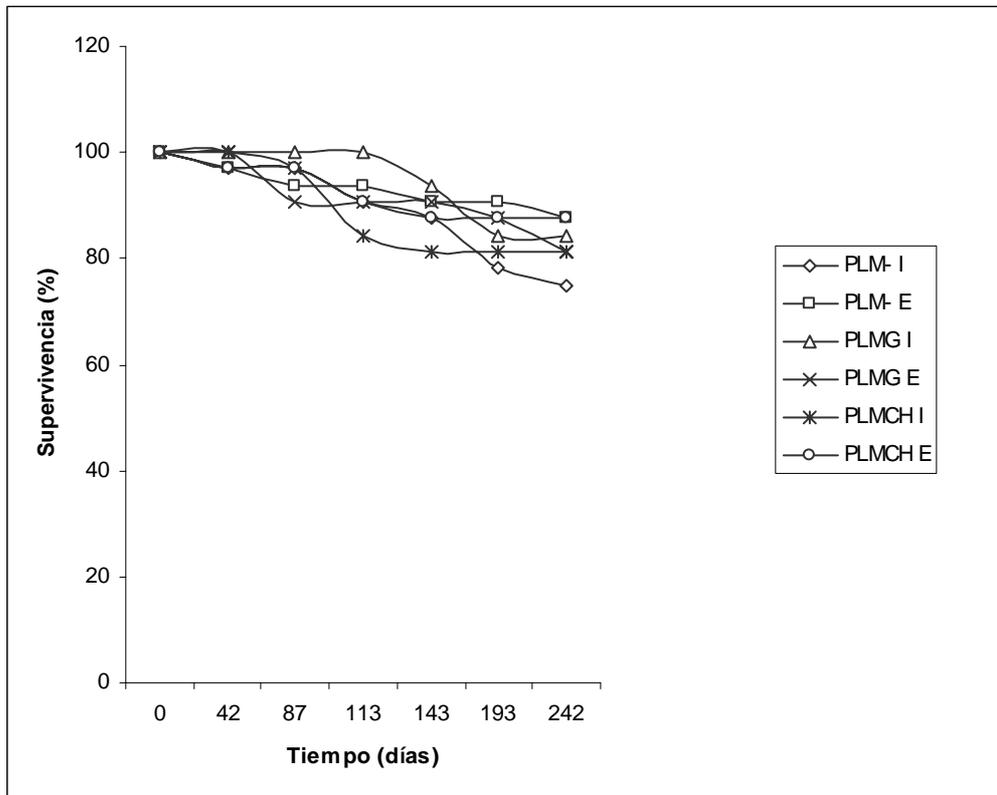


Figura 6. Supervivencia a través del tiempo para *Pleauranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos y sitios: PLM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PLM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PLMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PLMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PLMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PLMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

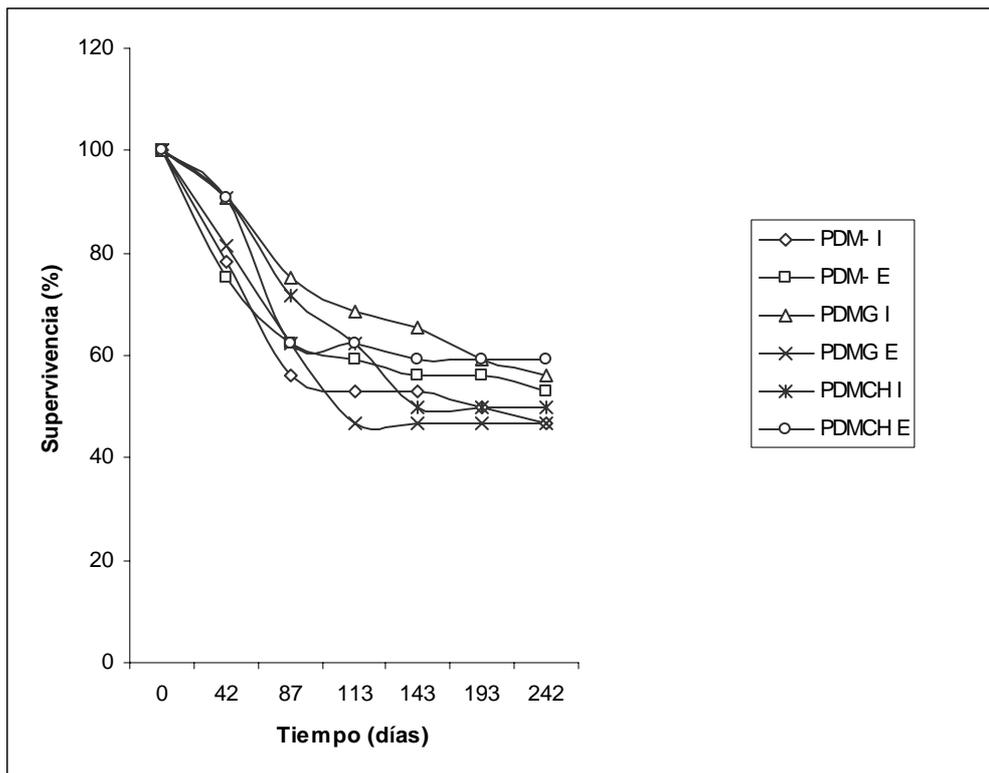


Figura 7. Supervivencia a través del tiempo para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos y sitios: PDM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PDM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PDMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PDMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PDMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PDMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

Cuadro 4. Resultados de AndeVa de los variables de crecimiento para las especies *Pleuranthodendron lindenii* y *Pimenta dioica* por los tres tratamientos, dos sitios y la interacción. Ns es igual a no significativo.

VARIABLE	FACTOR	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>			<i>Pimenta dioica</i>		
		F	g.l.	P	F	g.l.	P
DIÁMETRO	Tratamiento	4.950092793	2,84	< 0.01	1.00614512	2,84	ns
	Sitio	1.138752341	1,84	ns	0.001902209	1,84	ns
	Interacción	1.374210477	2,84	ns	2.152708054	2,84	ns
ALTURA	Tratamiento	3.773730278	2,84	< 0.05	1.593784571	2,84	ns
	Sitio	7.180998325	1,84	< 0.01	12.70478821	1,84	< 0.001
	Interacción	0.677058101	2,84	ns	2.890086651	2,84	ns
TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE ALTURA	Tratamiento	0.053687908	2,84	ns	1.039901257	2,84	ns
	Sitio	11.24166012	1,84	≤ 0.001	12.82118416	1,84	< 0.001
	Interacción	0.06013545	2,84	ns	1.617631197	2,84	ns
PESO SECO TOTAL	Tratamiento	1.446511	2,84	ns	5.367001	2,84	< 0.01
	Sitio	0.154216	1,84	ns	2.150556	1,84	ns
	Interacción	1.027146	2,84	ns	0.181021	2,84	ns
TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE PESO SECO TOTAL	Tratamiento	1.422685504	2,84	ns	5.608772	2,84	< 0.01
	Sitio	0.154216453	1,84	ns	2.002461	1,84	ns
	Interacción	1.02714622	2,84	ns	0.216713	2,84	ns
PESO SECO RAÍZ	Tratamiento	0.6047	2,84	ns	1.471	2,84	ns
	Sitio	0.4379	1,84	ns	4.650	1,84	< 0.05
	Interacción	0.6671	2,84	ns	0.052	2,84	ns
PESO SECO TALLO	Tratamiento	0.14413	2,84	ns	10.4513	2,84	< 0.001
	Sitio	0.11642	1,84	ns	1.6264	1,84	ns
	Interacción	0.87705	2,84	ns	1.2429	2,84	ns
PESO SECO HOJAS	Tratamiento	3.8200	2,84	< 0.05	4.546	2,84	< 0.05
	Sitio	0.0497	1,84	ns	3.792	1,84	ns
	Interacción	1.4005	2,84	ns	0.293	2,84	ns
ÁREA FOLIAR	Tratamiento	0.625053	2,84	ns	7.258458	2,84	≤ 0.001
	Sitio	0.010569	1,84	ns	3.124996	1,84	ns
	Interacción	0.753268	2,84	ns	1.444331	2,84	ns
PROPORCIÓN DE ÁREA FOLIAR	Tratamiento	1.054877162	2,84	ns	12.07929611	2,84	< 0.001
	Sitio	0.054775435	1,84	ns	0.423497409	1,84	ns
	Interacción	0.2670739	2,84	ns	1.621558547	2,84	ns
ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA	Tratamiento	0.399459	2,84	ns	1.181719	2,84	ns
	Sitio	0.000252	1,84	ns	0.532382	1,84	ns
	Interacción	0.315192	2,84	ns	1.014307	2,84	ns
TASA DE ASSIMILACIÓN NETA	Tratamiento	1.752070069	2,84	ns	13.56783	2,84	< 0.001
	Sitio	0.052449338	1,84	ns	1.94147	1,84	ns
	Interacción	1.254232883	2,84	ns	0.4176	2,84	ns
COICIENTE RAÍZ VÁSTAGO	Tratamiento	0.850377	2,84	ns	8.4194	2,84	< 0.001
	Sitio	0.402649	1,84	ns	0.70475	1,84	ns
	Interacción	0.318884	2,84	ns	1.058214	2,84	ns

Diámetro

Pleuranthodendron lindenii registró los valores más bajos para el diámetro en el tratamiento sin micorrizas (M- control) Hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 4) pero no entre sitios y tampoco en la interacción sitio y tratamiento. Específicamente hubo diferencias entre el tratamiento sin micorrizas (M-) y los dos tratamientos con micorrizas (MCH, MG) (Fig. 8), pero no hubo diferencias entre los dos tratamientos con micorrizas.

En *Pimenta dioica* se observó un patrón similar. El tratamiento sin micorrizas (control M-) registró los valores más bajos y los dos tratamientos (CH y MG) tuvieron valores más altos. Sin embargo, no hubo diferencia significativa entre tratamientos, sitios ni en la interacción entre los tratamientos o sitios. (Fig. 9)

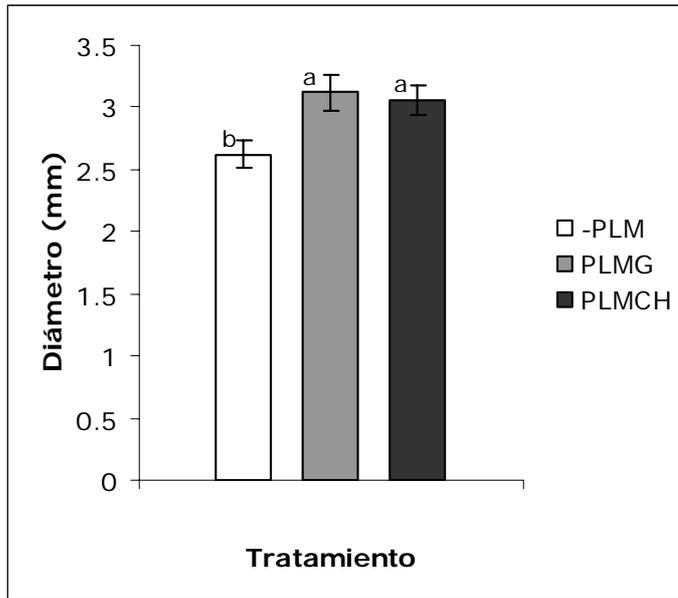


Figura 8. Diámetro para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

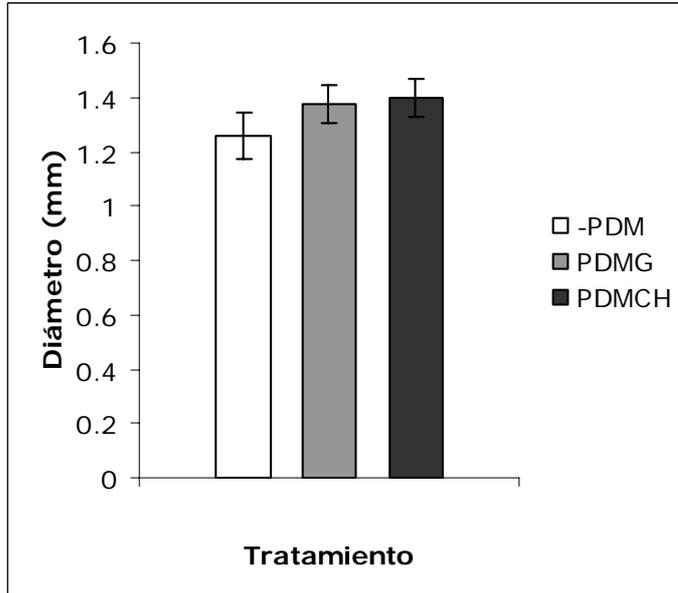


Figura 9. Diámetro para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

Altura

Las plántulas de *P. lindenii* sin micorrizas (control M-) se mantuvieron con los valores más bajos en comparación con los otros dos tratamientos (CH y MG). En el sitio hacia el exterior del fragmento, se registraron valores mucho más bajos que en el sitio hacia dentro del fragmento. Hubo diferencias significativas entre tratamientos (Fig. 10) y sitios (Cuadro 4) (fig. 11), pero no en la interacción entre sitios y tratamientos.

En *P. dioica*, las plantas con los tratamientos con inóculo (CH y MG) crecieron más que el control. Las plántulas sin micorrizas y el tratamiento con inóculo del fragmento pequeño registraron, en general, los valores más bajos. Las plantas sembradas hacia el interior de los fragmentos crecieron más que las sembradas hacia el exterior y hubo diferencias significativas entre estos sitios (Cuadro 4), pero no entre tratamientos ni en la interacción entre tratamientos y sitio (Fig. 12, 13)

Tasa Relativa de crecimiento: Altura

Para la tasa relativa de crecimiento en altura, en *P. lindenii* se observaron valores más altos en los tratamientos M- y MCH. Hubo diferencias significativas sólo entre los sitios ya que se presentaron valores más altos en el sitio hacia el interior del fragmento (Cuadro 4) (Fig. 14, 15).

Las plántulas de *P. dioica* registraron valores negativos en M- y MCH en el sitio hacia el borde del fragmento. También se observó que los valores más altos ocurrieron en los tratamientos MCH y MG en el sitio hacia adentro del fragmento. Como en *P. lindenii*, hubo diferencias significativas entre sitios (Cuadro 4) pero no entre tratamientos (Fig. 16,17).

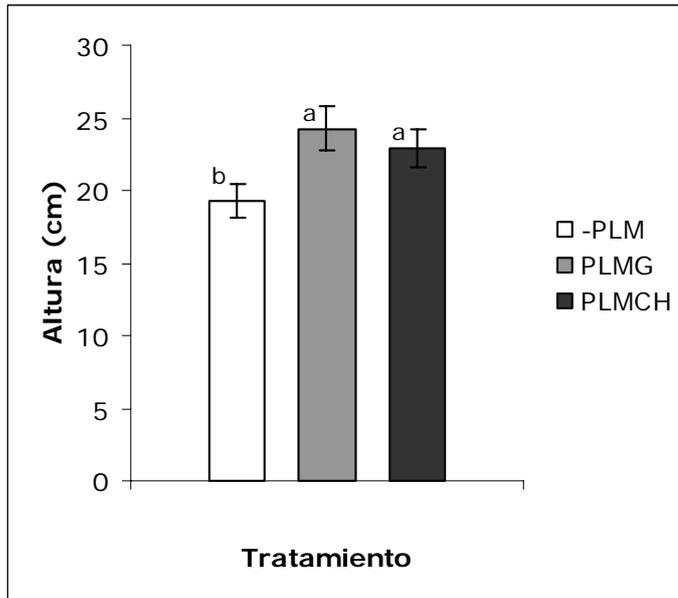


Figura 10. Altura para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

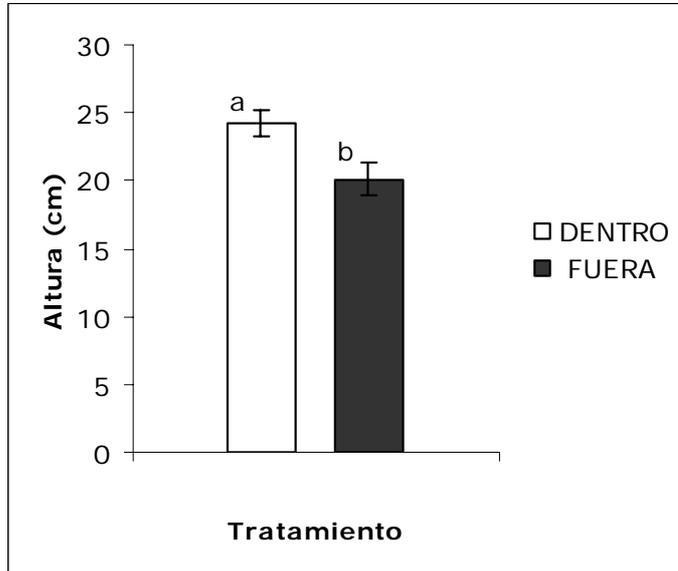


Figura 11. Altura para *Pleuranthodendron lindenii* en los dos sitios (promedio \pm EE). PL DENTRO: hacia el interior del fragmento y PL FUERA hacia la orilla del fragmento. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

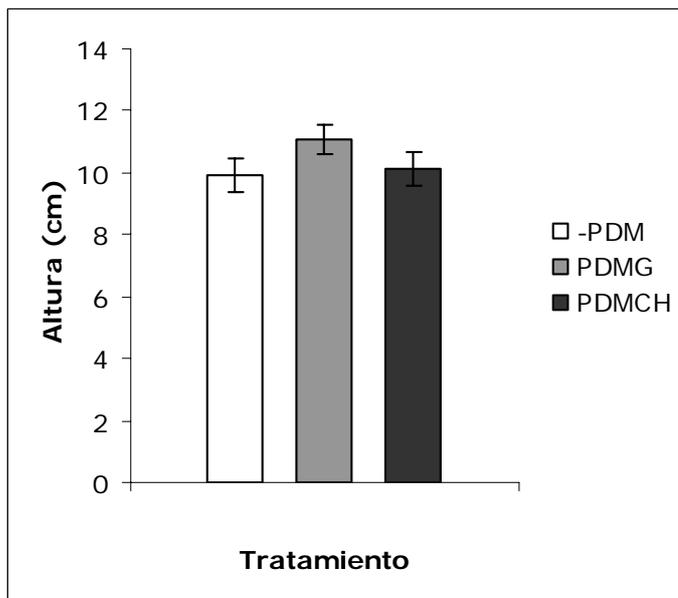


Figura 12. Altura para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

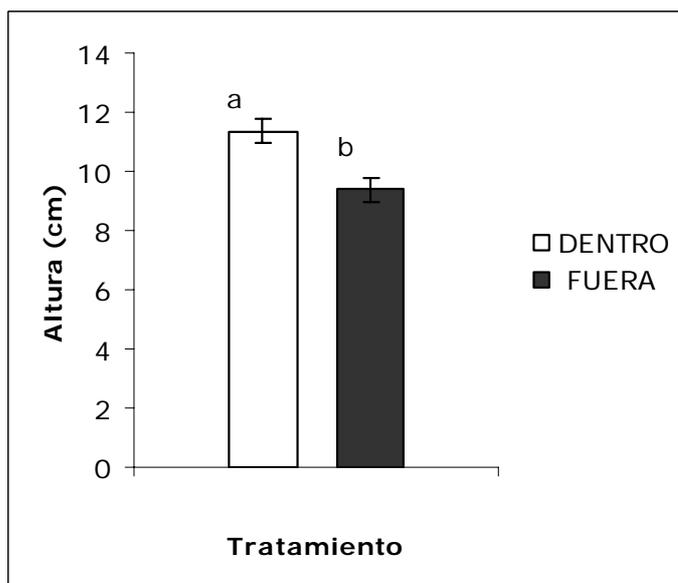


Figura 13. Altura para *Pimenta dioica* en los dos sitios (promedio \pm EE). DENTRO: hacia el interior del fragmento y FUERA hacia la orilla del fragmento. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

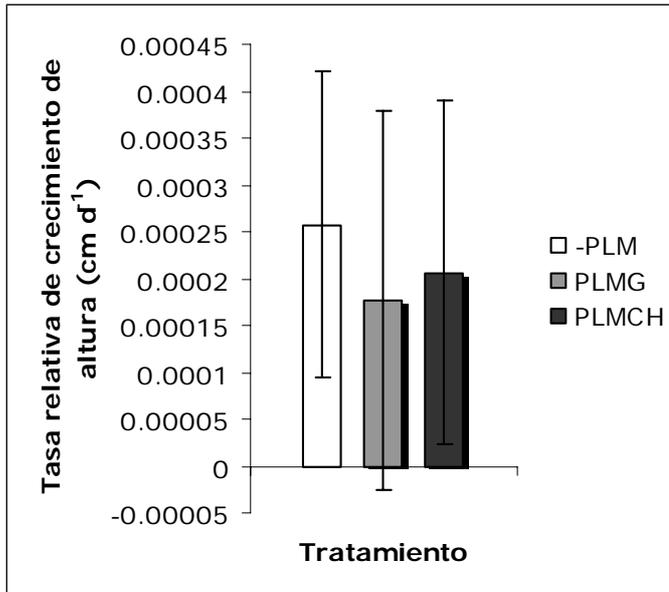


Figura 14. Tasa relativa de crecimiento en altura para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

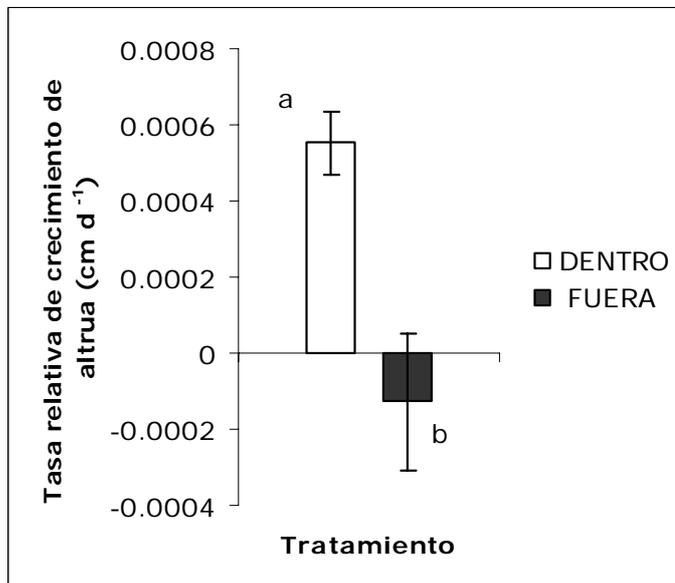


Figura 15. Tasa relativa de crecimiento en altura para *Pleuranthodendron lindenii* en los dos sitios (promedio \pm EE). DENTRO: hacia el interior del fragmento y FUERA hacia la orilla del fragmento. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

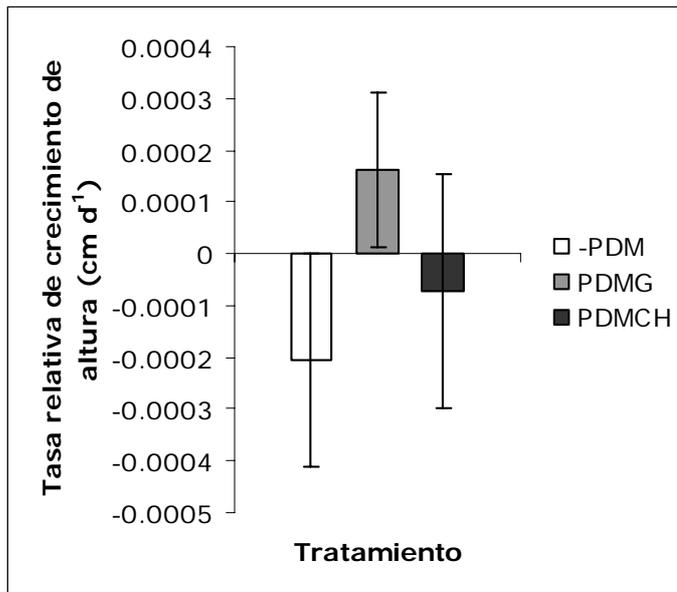


Figura 16. Tasa relativa de crecimiento de altura para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

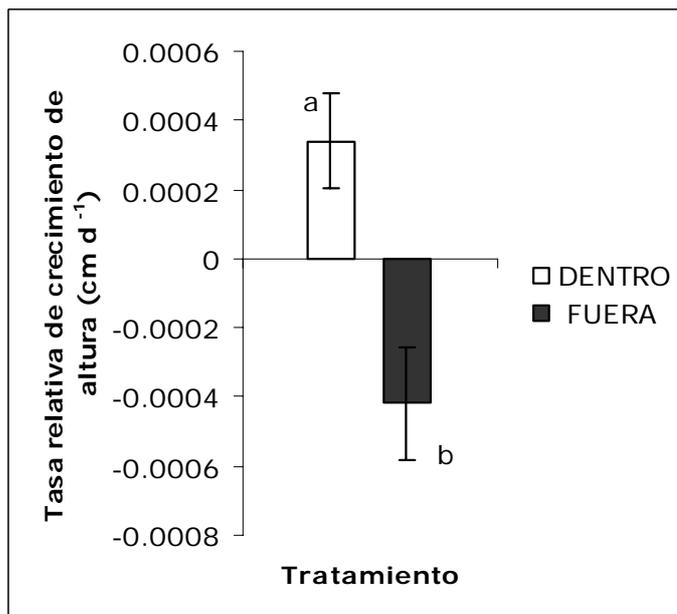


Figura 17. Tasa relativa de crecimiento de altura para *Pimenta dioica* en los dos sitios (promedio±EE). DENTRO: hacia el interior del fragmento y FUERA hacia la orilla del fragmento. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

Peso seco total

Los valores más altos para el peso seco total en *Pleuranthodenron lindenii* se observaron en los tratamientos MG y MCH. Las plantas no inoculadas (M-) tuvieron el valor más bajo. El ANOVA no detectó diferencias significativas (Fig. 18).

Todas las plantas con micorrizas de *Pimenta dioica* tuvieron valores más altos que las plántulas no micorrizadas. Hubo diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 4), pero no entre sitios ni para la interacción entre sitio y tratamiento (Fig. 19).

Tasa relativa de crecimiento: peso seco total

Las plantas de *P. lindenii* registraron valores de la tasa relativa de crecimiento (peso seco total) más altos en los tratamientos MG y MCH. Los valores más bajos fueron para las plantas sin inóculo. No hubo diferencias significativas (Fig. 20).

Todas las plantas de *P. dioica* tuvieron valores negativos para esta variable pero los valores menos bajos fueron en las plantas con micorrizas (MG y MCH). Hubo diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 4). Específicamente, hubo diferencias entre las plantas inoculadas con el inóculo proveniente de fragmentos grandes y las plantas sin inóculo (Fig. 21).

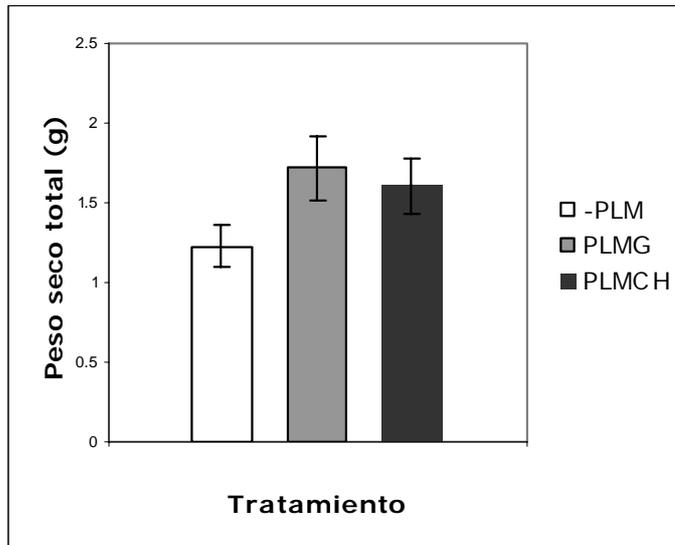


Figura 18. Peso seco total para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos

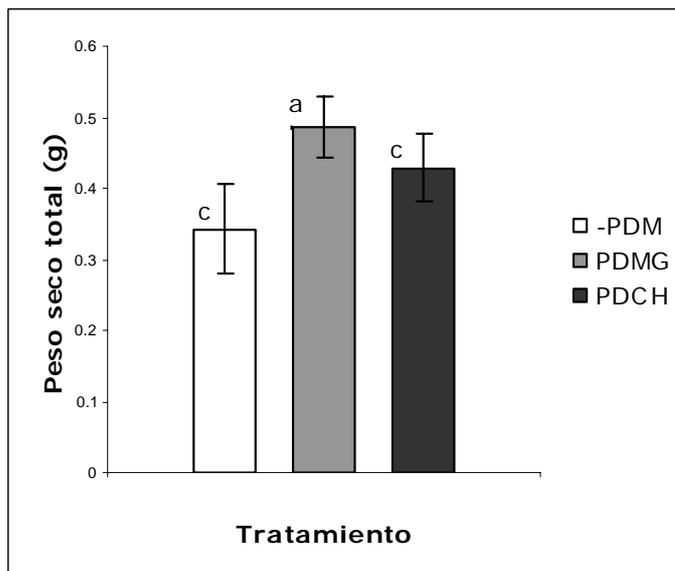


Figura 19. Peso seco total para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

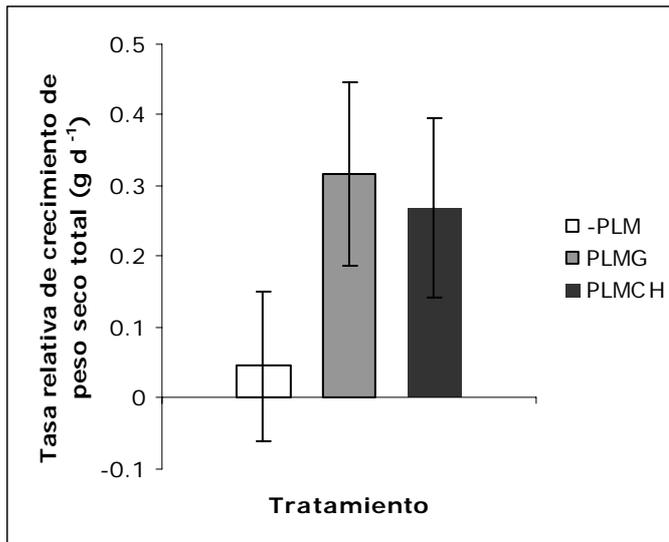


Figura 20. Tasa relativa de crecimiento de peso seco total para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos

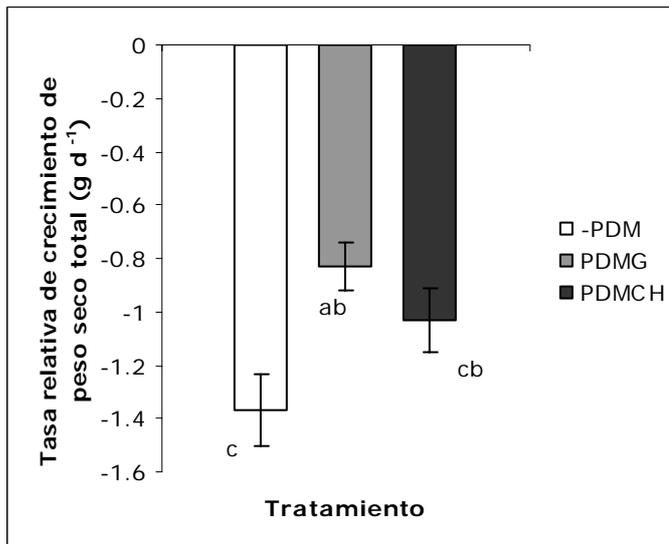


Figura 21. Tasa relativa de crecimiento de peso seco total para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

Peso seco por estructura

No hubo diferencias significativas entre las variables peso seco de las hojas (Fig. 22) ni de la raíz (Fig. 23) de las plantas de *P. lindenii*, pero hubo diferencias significativas para el peso seco del tallo por tratamiento (Cuadro 4) (Fig. 24). Hubo diferencias entre el control M- y MG; MG tuvo un valor significativamente más alto que el control. Sin embargo hubo tendencias en todas las variables en el sentido que las plantas micorrizadas tuvieron valores mayores que las no micorrizadas. *P. dioica* mostró valores mayores en las plantas micorrizadas para todas las variables y hubo diferencias significativas entre el control y MG en peso seco de hojas y tallo (Cuadro 4) (Fig. 25, 26). En las dos variables hubo diferencias entre el control y el tratamiento proveniente de los parches grandes, pero no entre los dos tratamientos con micorrizas (Cuadro 4). Las plantas con los dos tratamientos con micorrizas crecieron más que el control, sin embargo no hubo diferencias significativas (Fig. 27). También hubo diferencias entre los sitios para el peso seco de la raíz (Cuadro 4) (Fig. 28), mientras que los valores más altos se encontraron en el sitio hacia el interior del fragmento.

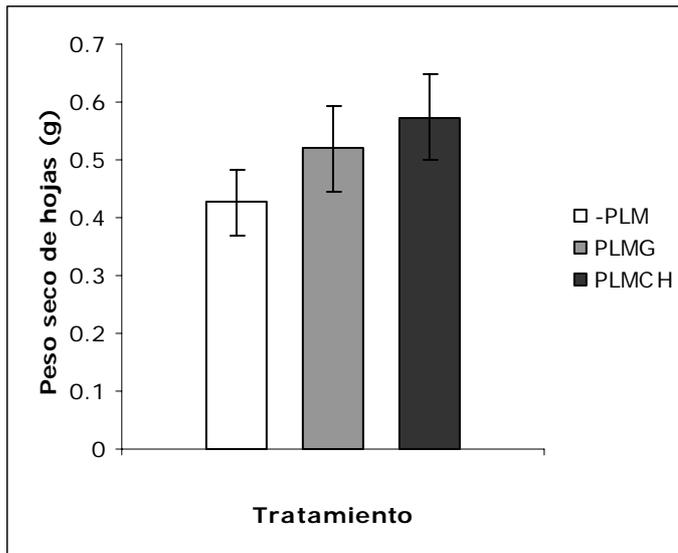


Figura 22. Peso seco de hojas para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

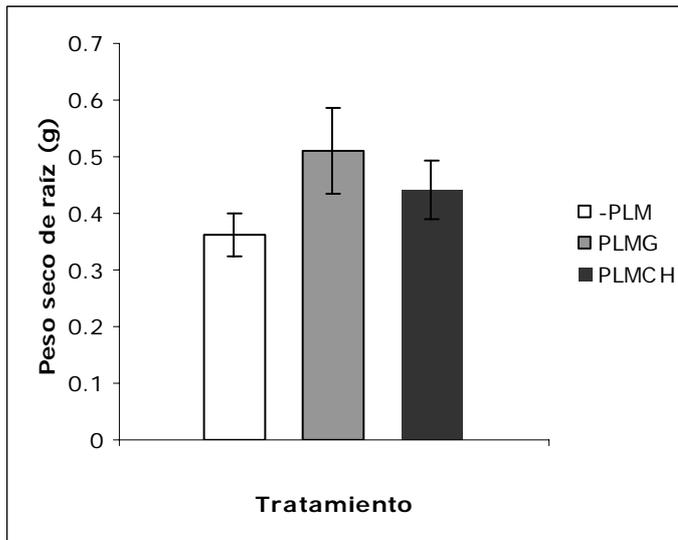


Figura 23. Peso seco de raíz para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

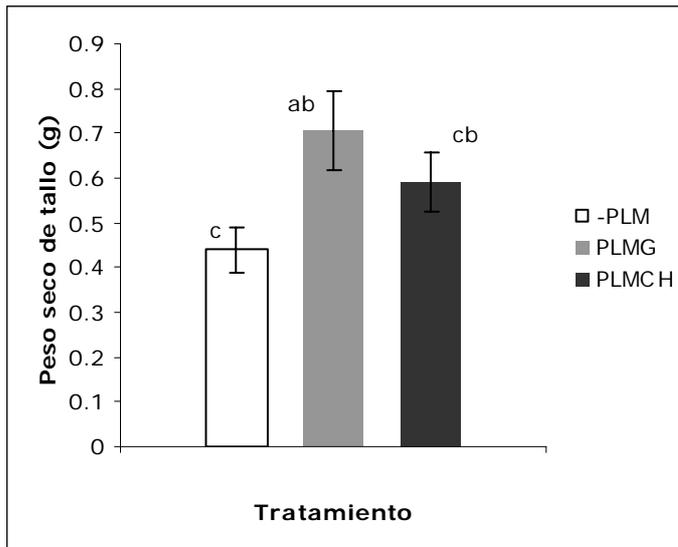


Figura 24. Peso seco de tallo para *Pleuranthodendron lindeni* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

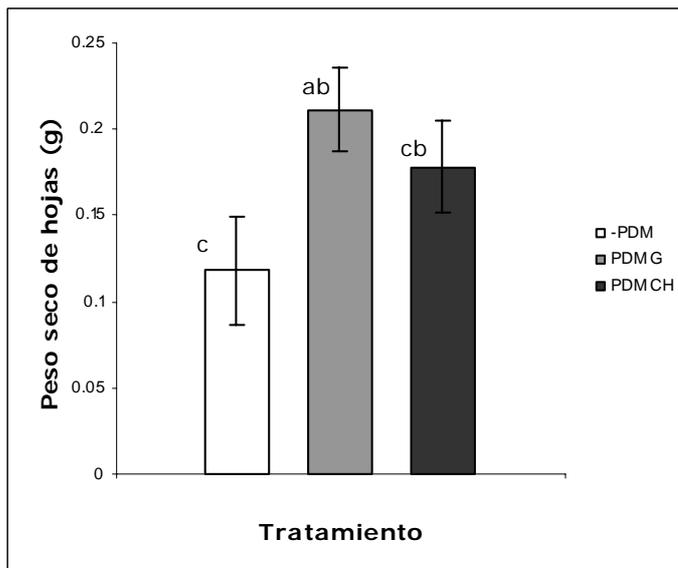


Figura 25. Peso seco de hojas para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

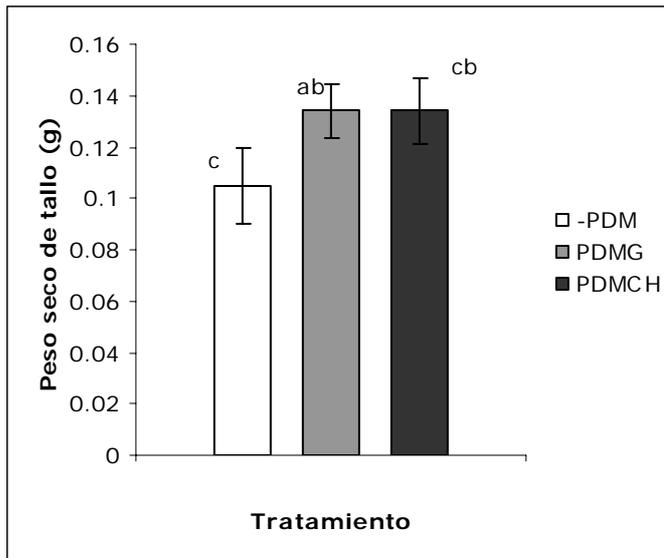


Figura 26. Peso seco de tallo para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

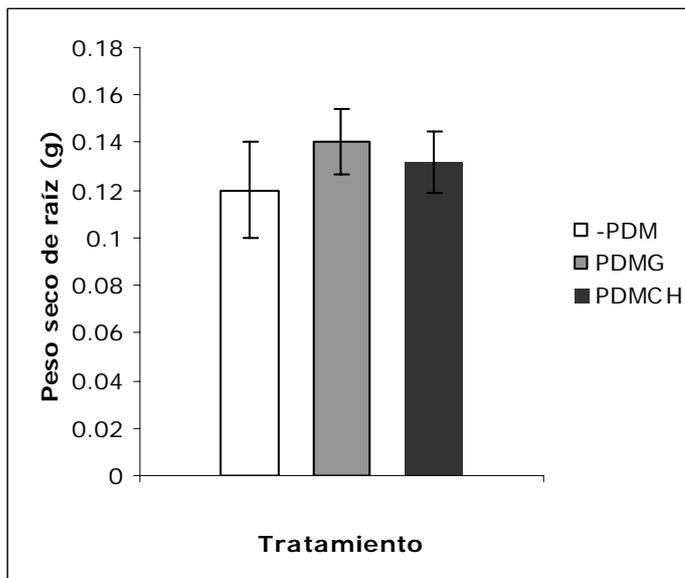


Figura 27. Peso seco de raíz para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

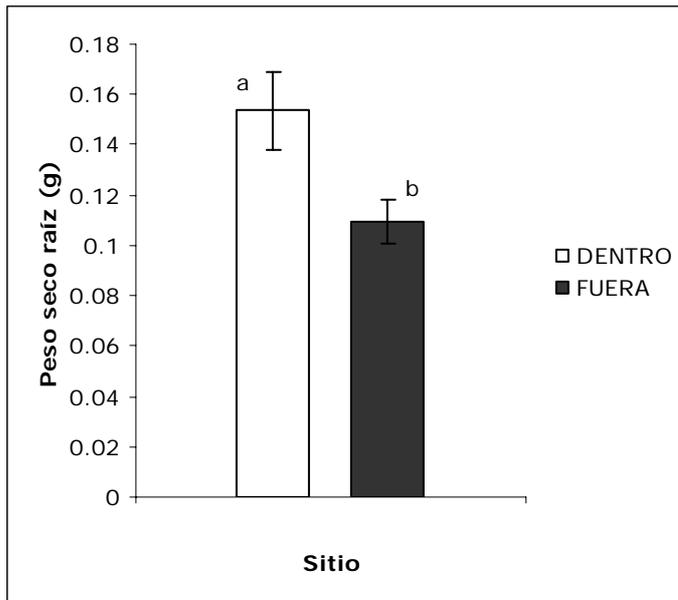


Figura 28. Peso seco de raíz para *Pimenta dioica* en los dos sitios (promedio \pm EE). DENTRO: hacia el interior del fragmento y FUERA hacia la orilla del fragmento. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

Área Foliar

En las plantas de *P. lindenii*, se registraron valores más altos en los tratamientos MCH y MG. Los valores más bajos fueron en las plántulas sin inóculo. No hubo diferencias significativas (Fig. 29).

Se observaron los valores más altos en los tratamientos MG y MCH en las plantas de *P. dioica*. Más bajos fueron los valores de las plantas no inoculadas. Hubo diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 4), pero no entre sitios ni en la interacción sitio-tratamiento (Fig. 30).

Proporción de área foliar

Pleuranthodendron lindenii tuvo los valores más altos para la proporción de área foliar en el tratamiento sin micorrizas. Los valores más bajos se observaron con el tratamiento del inóculo proveniente de un fragmento grande (MG). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre tratamientos ni sitios (Fig. 31).

En la proporción de área foliar para *Pimenta dioica*, se observó un comportamiento opuesto al de *P. lindenii*, con los valores más altos en el tratamiento del inóculo proveniente de un fragmento grande y más bajos en el tratamiento sin micorrizas. No hubo diferencias significativas entre sitios, pero sí hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 4), M- y MG y M-, y MCH (Fig. 32). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos con micorrizas.

Área foliar específica

P. lindenii registró valores más bajos en el tratamiento MG y M-. Se registraron los valores más altos en el tratamiento sin micorrizas y en el tratamiento del inóculo proveniente de un fragmento grande. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos ni los sitios (Fig. 33).

P. dioica presentó los valores más altos con el inóculo sin micorrizas. Las plantas con el tratamiento MG en el sitio hacia el borde del parche tuvieron los valores más bajos. No hubo diferencias significativas entre tratamientos ni sitios (Fig. 34).

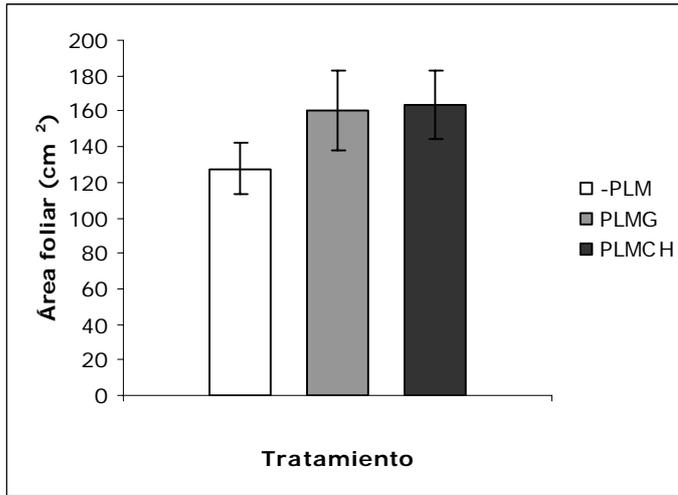


Figura 29. Área foliar para *Pleauranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

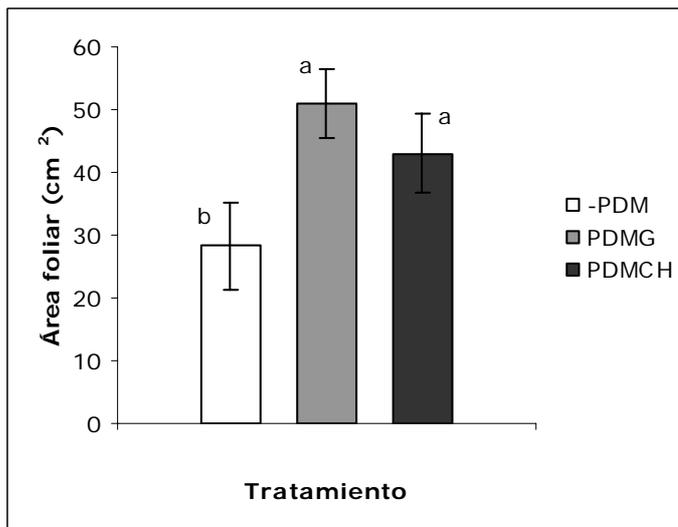


Figura 30. Área foliar para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

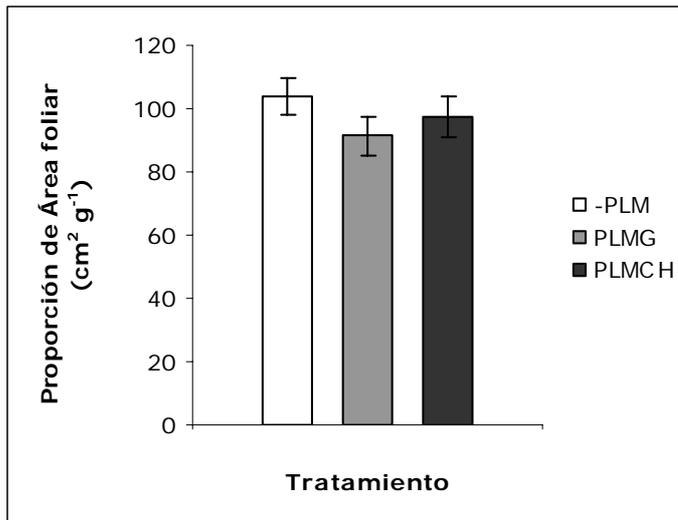


Figura 31. Proporción de área foliar para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

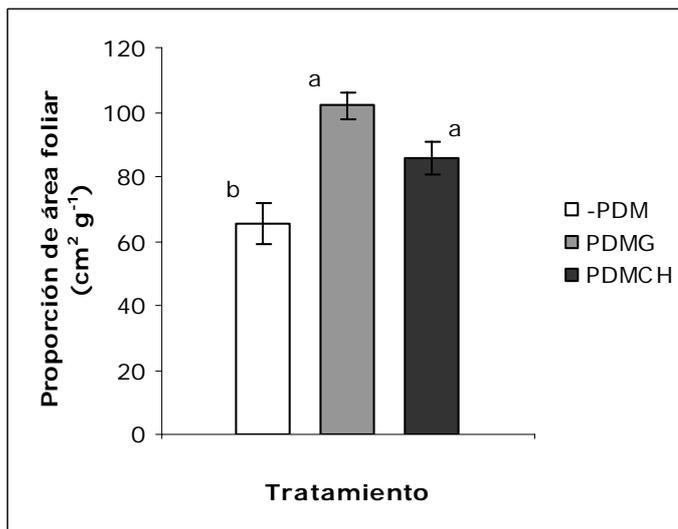


Figura 32. Proporción de área foliar para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

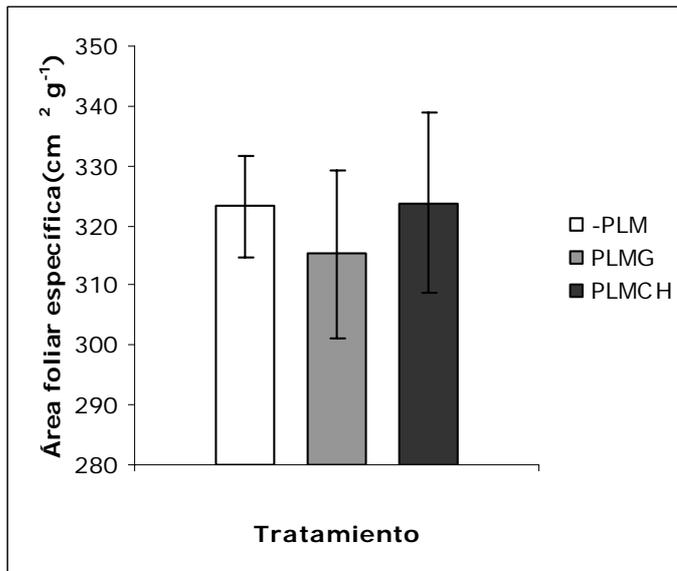


Figura 33. Área foliar específica para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

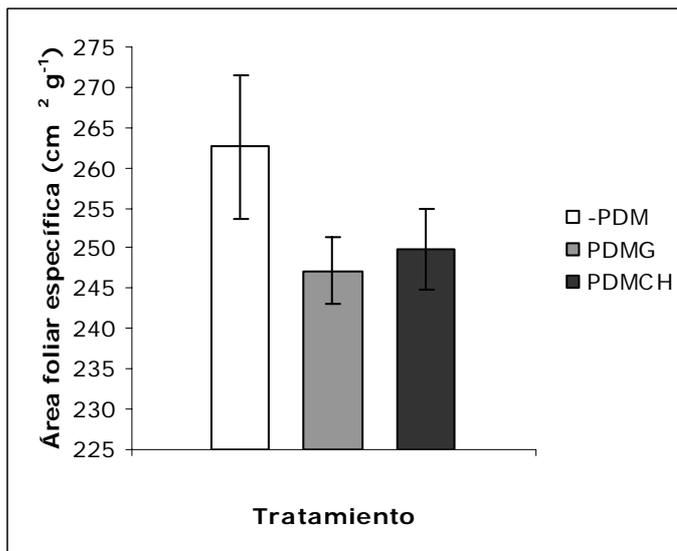


Figura 34. Área foliar específica para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

Tasa de asimilación neta

Las plantas de *P. lindenii* sin inóculo mostraron valores más altos en comparación con los demás tratamientos; además, las plantas correspondientes al tratamiento con inóculo proveniente de los fragmentos chicos (MCH) también mostraron este comportamiento. Los valores más bajos ocurrieron en el tratamiento MG. No hubo diferencias significativas (Fig. 35).

En las plantas de *P. dioica* se observaron valores muy bajos en las plantas no micorrizadas. El valor más alto fue en el tratamiento MCH. Hubo diferencias significativas solamente entre tratamientos (Cuadro 4). M- resultó ser diferente a MG ($p=0.003$) y a MCH ($p=0.0001$), pero los dos tratamientos con micorrizas no mostraron diferencias entre si (Fig. 36).

Cociente Raíz-Vástago

Las plantas de *P. lindenii* tuvieron valores más o menos similares en todos los tratamientos. El valor más alto se observó en el tratamiento control (M-). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos ni entre los sitios (Fig. 37).

En las plantas no inoculadas se registraron los valores más altos en *P. dioica*, mientras que los valores más bajos se obtuvieron con el inóculo proveniente de fragmentos grandes y un valor medio en el tratamiento proveniente de fragmentos pequeños. Como en otras variables, hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 4), pero no entre sitios (Fig. 38).

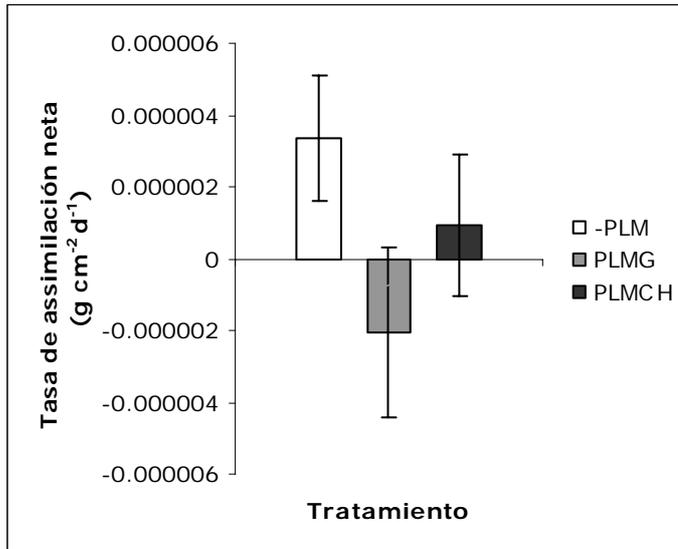


Figura 35. Tasa de asimilación neta para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

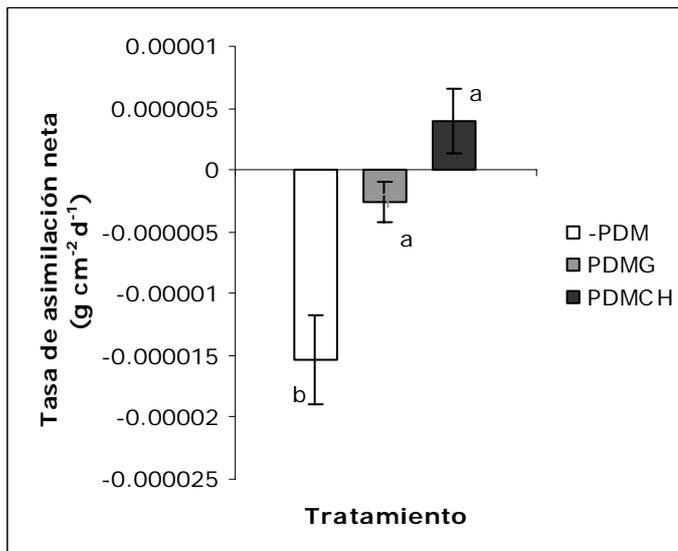


Figura 36. Tasa de asimilación neta para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio \pm EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

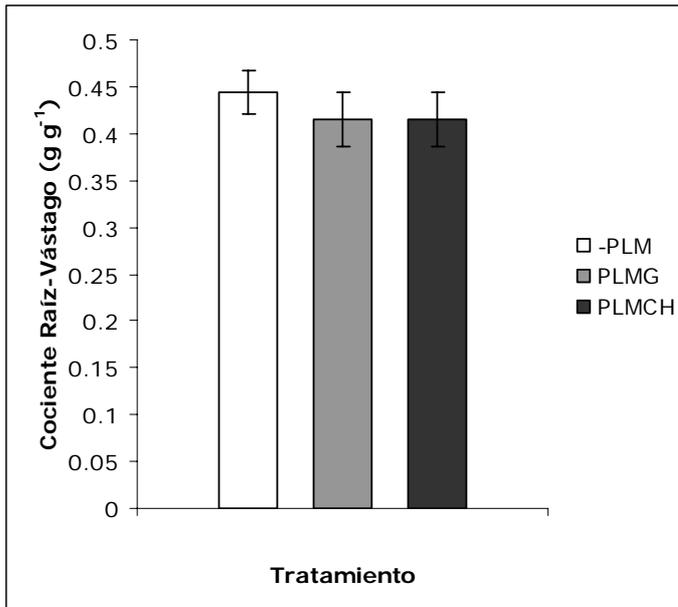


Figura 37. Cociente Raíz/Vástago para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos.

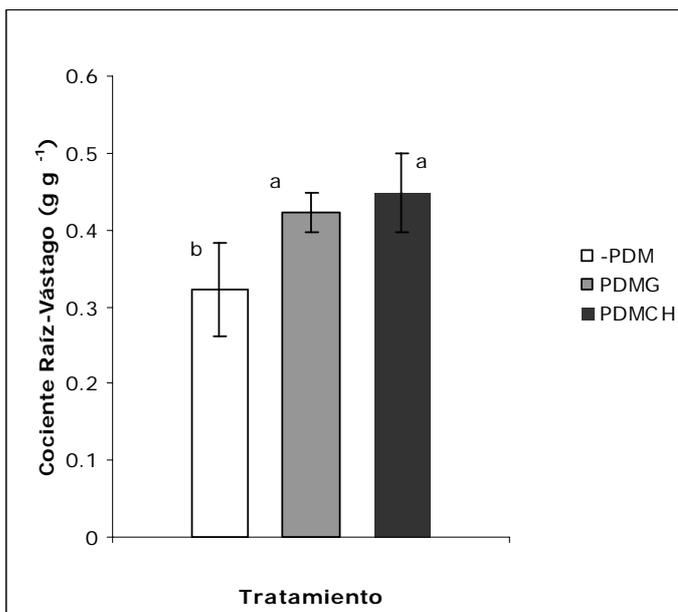


Figura 38. Cociente Raíz/Vástago para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

Evaluación foliar

La prueba de Peto y Peto Log Rank no mostró diferencias significativas en ninguna de las dos especies ni para la cohorte 3 (contada justo antes de transplantar) y tampoco para la cohorte 4 (la primera cohorte después del transplante).

En *P. lindenii* hubo mayor longevidad en las hojas de las plantas en el tratamiento control (M-) (Fig. 39) y se observó algo similar en la cohorte 4 (Fig. 40), donde hubo mayor longevidad en las hojas de los tratamientos M-, MG y MCH en los cuadros hacia el exterior del fragmento. En el cohorte 5 las únicas plantas que perdieron hojas eran las no micorrizadas; las plantas con los tratamientos (MG y MCH) mantuvieron sus hojas pero tampoco hubo diferencias significativas (Fig. 41).

Para *P. dioica*, en la cohorte 3, se observó mayor longevidad de las hojas en los tratamientos MG y M- en los cuadros hacia el interior del fragmento, y para el tratamiento MG en las plantas de los cuadros hacia el exterior del fragmento (Fig. 42). Por otro lado, en la cohorte 4 se observó una tendencia de menor longevidad en MCH en los cuadros hacia el exterior del fragmento, y en los tratamientos M- hacia el exterior y MCH hacia el interior del fragmento se observaron valores mayores en la longevidad de las hojas (Fig. 43). Es importante mencionar que para la cohorte 5 ningún tratamiento de las plantas en los cuadros hacia el exterior del fragmento produjo nuevas hojas (Fig. 44).

P. lindenii tuvo mayor número de hojas en M- y MG (Fig. 45). En *P. dioica* se observó un valor mayor del total de de hojas para MG y MCH. No hubo diferencias significativas al aplicar un ANOVA en *P. lindenii*, pero en *P. dioica* hubo diferencias entre los tratamientos M- y MG (Cuadro 4) (Fig. 46).

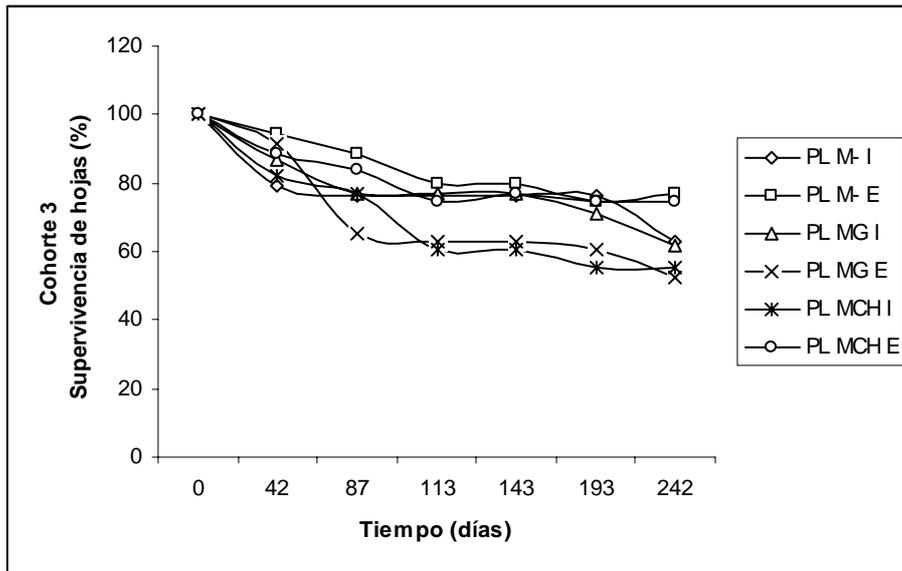


Figura 39. Supervivencia de las hojas del cohorte 3 (datos tomados a partir del trasplante) a través del tiempo para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos y sitios: PLM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PLM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PLMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PLMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PLMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PLMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

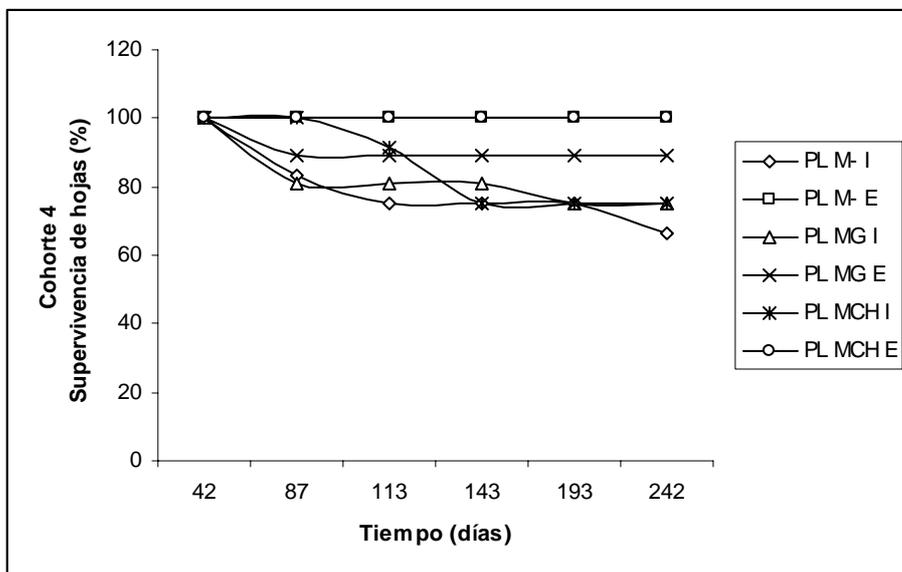


Figura 40. Supervivencia de las hojas del cohorte 4 a través del tiempo para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos y sitios: PLM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PLM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PLMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PLMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PLMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PLMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

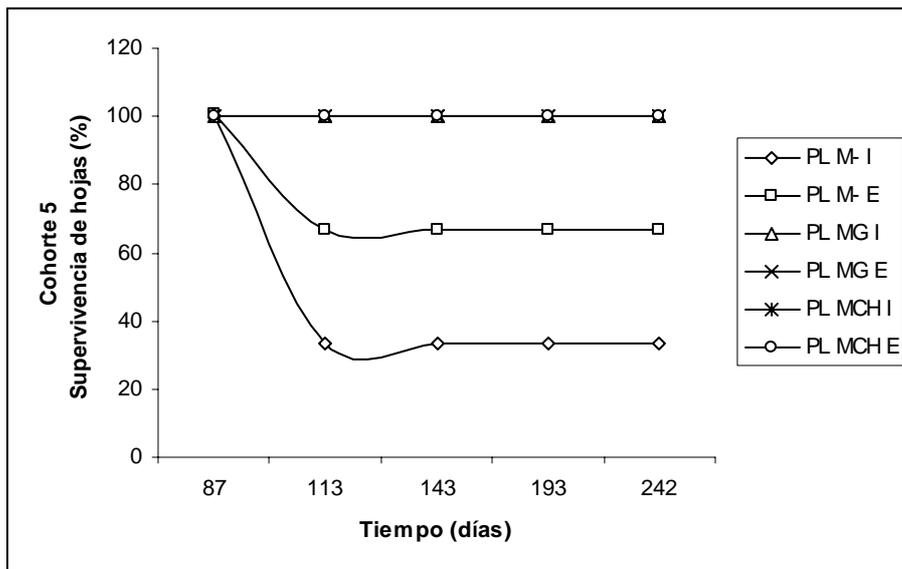


Figura 41. Supervivencia de las hojas del cohorte 5 a través del tiempo para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos y sitios: PLM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PLM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PLMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PLMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PLMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PLMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

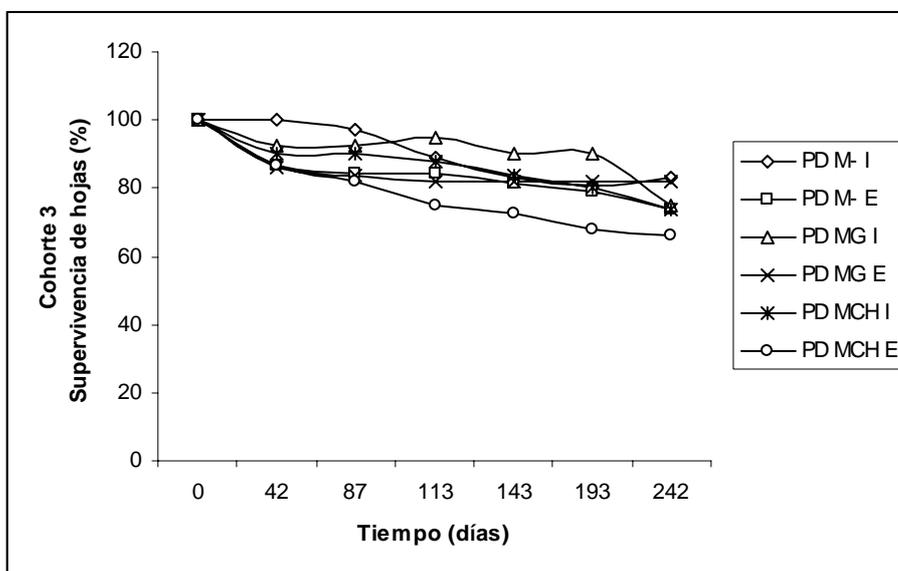


Figura 42. Supervivencia de las hojas del cohorte 3 (datos tomados a partir del trasplante) a través del tiempo para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos y sitios: PDM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PDM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PDMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PDMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PDMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PDMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

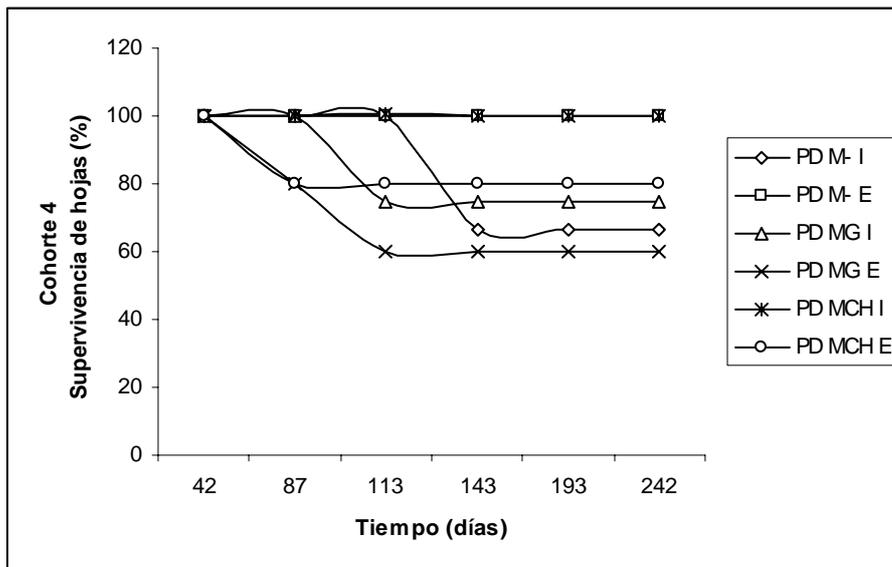


Figura 43. Supervivencia de las hojas del cohorte 4 a través del tiempo para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos y sitios: PDM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PDM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PDMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PDMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PDMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PDMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

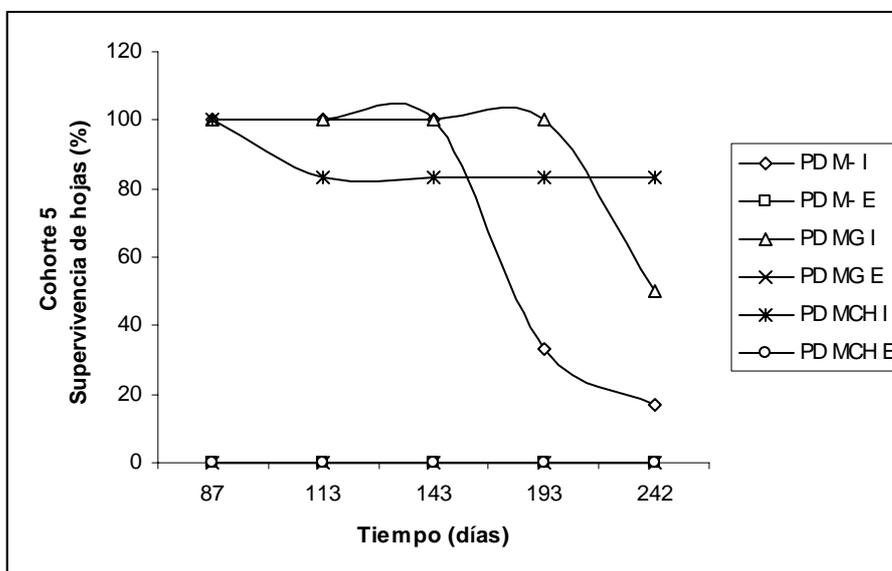


Figura 44. Supervivencia de las hojas del cohorte 5 a través del tiempo para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos y sitios: PDM- I: sin inóculo y en el sitio hacia el interior del fragmento, PDM- E: sin inóculo y hacia el exterior del fragmento, PDMG I: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el interior del fragmento, PDMG E: inóculo proveniente de los fragmentos grandes en el sitio hacia el exterior del fragmento, PDMCH I inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el interior del fragmento. PDMCH E: inóculo proveniente de los fragmentos pequeños en el sitio hacia el exterior del fragmento.

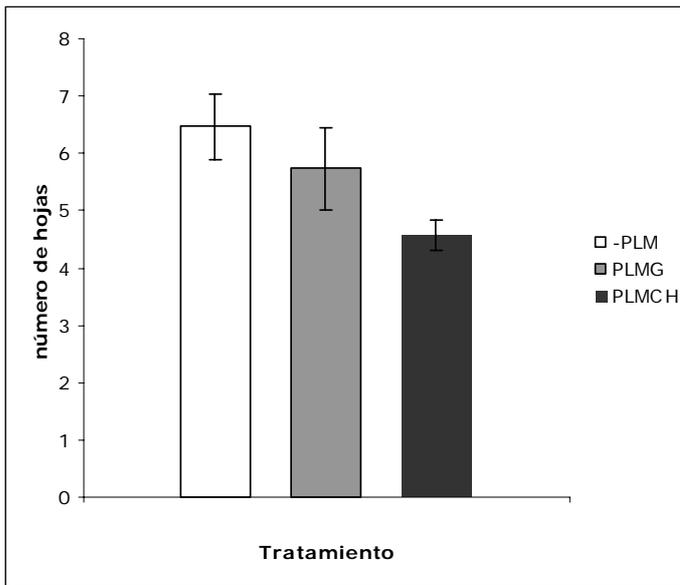


Figura 45. Total de hojas del último mes para *Pleuranthodendron lindenii* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PLM-: sin inóculo, PLMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PLMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

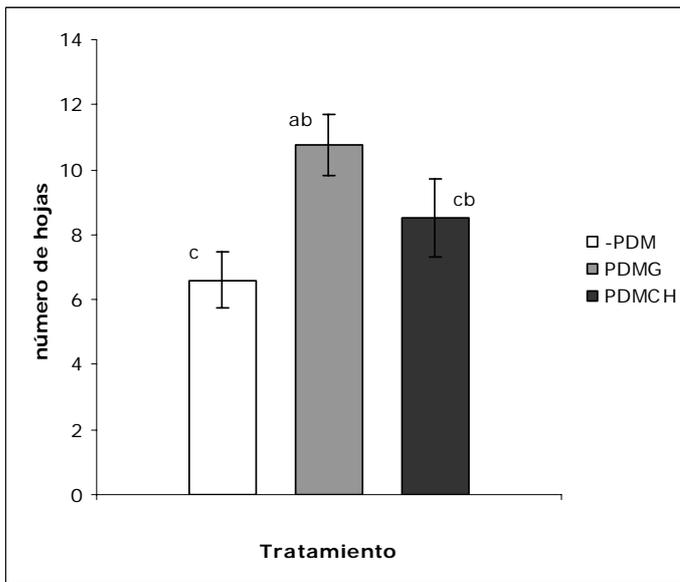


Figura 46. Total de hojas del último mes para *Pimenta dioica* en cada uno de los tratamientos (promedio±EE). PDM-: sin inóculo, PDMG: inóculo proveniente de los fragmentos grandes y PDMCH: inóculo proveniente de los fragmentos chicos. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey $P \leq 0.05$).

Flujo fotónico

Se midió el flujo fotónico cada mes a partir de los 113 días del experimento en campo. Se encontró un mayor intensidad de luz en los sitios hacia dentro de los fragmentos a los días 143 y 193 (12.05 y 18.00 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ en promedio \pm EE 3.219 y 3.503), y en los sitios hacia el borde era 5.16 y 9.49 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$, respectivamente para estos dos tiempos (EE 1.545 y 1.671). En cambio, en los sitios hacia el exterior de los fragmentos, la intensidad de luz fue de 5.16 a los 113 días (EE 1.146) y 17.16 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ para el día 242 (EE 1.965), mientras que en los sitios del interior fue de 3.5 y 9.34 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (EE 1.595 y 1.117) (Fig. 47).

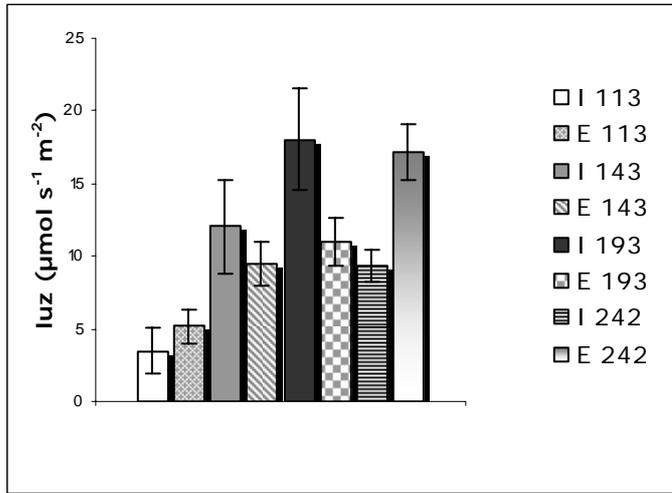


Figura 47: Medidas de luz en cada uno de los dos sitios por cada mes en el campo desde el día 113 (promedio \pm EE).

Inóculo de Hongos Micorrizógenos Arbusculares

Se encontraron 19 morfoespecies en total, 10 de las cuales se registraron en los dos inóculos de los distintos fragmentos. En el inóculo proveniente de los fragmentos chicos (InCH) se registraron 12 morfoespecies, y 17 en el inóculo proveniente de los fragmentos grandes (InG). El promedio de esporas viables en el InG era 9.7 y 8.7 en el InCH. La viabilidad se determinó por las esporas no rotas, ni completamente parasitadas y en buena condición; el promedio de esporas de 50g suelo fresco era 29.78 del InG y 28.21 en InCH. Para la familia Glomaceae se registraron 60 esporas de 10 especies para el InG y 76 esporas de 8 especies para el InCH. En el caso de la familia Acaulosporaceae y para el InG, se registraron 77 esporas viables correspondientes a 5 especies, mientras que para InCH se registraron 47 esporas de 3 especies. En las familias Gigasporaceae y Scutellosporaceae sólo se encontró una especie por cada uno de los inócula. Finalmente, en InCH se observaron 3 esporas de Gigasporaceae y para el InG se registraron también 3 esporas de Scutellosporaceae (Luna González datos no publicados.) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Lista de esporas de HMA por morfoespecies y abundancia de esporas en 15 muestras de 50g de suelo fresco.

Morfoespecies	Fragmento	
	Grande	Chico
GLOMACEAE		
<i>Glomus tenebrosum</i>	14	46
<i>Glomus microaggregatum</i>	9	8
<i>Glomus fulvum</i>	4	1
<i>Glomus verruculosum</i>	2	4
<i>Glomus sinuosum</i>	3	1
<i>Glomus clavisorum</i>	3	1
<i>Glomus geosporum</i>	13	0
<i>Glomus agregatum</i>	7	13
<i>Glomus claroideum</i>	4	0
<i>Glomus rubiforme</i>	0	2
ARCHAEOSPORACEA		
<i>Archaeospora leptoticha</i>	1	0
GIGASPORACEAE		
<i>Gigaspora decipens</i>	1	3
<i>Scutelospora gilmoreii</i>	3	
ACAULOSPORACEAE		
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	43	35
<i>Acaulospora spinosa</i>	24	10
<i>Acaulospora foveata</i>	8	0
<i>Acaulospora mella</i>	0	2
<i>Acaulospora leptoticha</i>	1	0
<i>Acaulospora laevis</i>	1	0

Discusión

Supervivencia

Las plantas micorrizadas tendieron a sobrevivir más que las plantas no micorrizadas en las dos especies, especialmente en los sitios donde había más intensidad de luz a los 143 y 193 días, es decir, los sitios hacia el interior de los fragmentos de selva alta perennifolia. Sin embargo, todas las plantas tuvieron porcentajes altos de supervivencia, *Pimenta dioica* de 47% a 59% y *Pleuranthodendron lindenii* de 75% a 89%.

P. lindenii mostró mayor supervivencia en las plantas micorrizadas con inóculo proveniente de los fragmentos grandes, con respecto a las del mismo sitio para los otros tratamientos. Parece ser que cuando la luz no era un recurso limitante, en ciertas etapas del crecimiento de las plántulas los hongos micorrizógenos arbusculares aumentaron la supervivencia de estas plántulas. En este caso el inóculo proveniente de los parches grandes aumentó la supervivencia de las plántulas en los sitios hacia el interior de los fragmentos. El inóculo proveniente de los fragmentos chicos también aumentó la supervivencia de las plántulas de *P. lindenii* en los sitios hacia el exterior. Se han encontrado resultados similares en plántulas trasplantadas a potreros en Los Tuxtlas (Álvarez-Sánchez *et al.* datos no publicados), lo cual puede ocurrir por efecto de las morfoespecies o el número de propágulos viables existentes en el suelo, como se ha visto en los experimentos de Cuenca *et al.* (2004) en Venezuela y Allen *et al.* (2002 y 2004). En la Península Yucatán. Allen *et al.* (2002) han encontrado que el inóculo proveniente de sitios sucesionales tempranos tenía más efectos positivos en el crecimiento y supervivencia de las plántulas, mientras que Cuenca *et al.* (2004) no observan diferencias entre los dos niveles de riqueza del inóculo.

La supervivencia de las especies pioneras esta influida por la luz, la competencia y la presencia de micorrizas y ello puede variar de acuerdo a la especie. Sánchez-Gallen (1999) determinó a la luz como uno de los factores más importantes en el crecimiento de las plantas en la selva y que la micorrización causó una respuesta negativa en *Stemedennia donnell smithii*, una pionera tardía (Martínez-Ramos, 1985), con la presencia de luz. Por el contrario, Guadarrama *et al.* (2004b) encontraron que *S. donnell smithii* tuvo una tasa de supervivencia muy alta, observándose diferencias significativas en situaciones sin competencia y con competencia interespecífica con HMA. *S. donnell smithii* mostró mejor crecimiento, supervivencia y mejores condiciones de competencia

cuando estuvieron inoculadas. En el mismo experimento, plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* tuvieron una mayor supervivencia sin competencia pero con inóculo con HMA. Quiroz-Ayala (2006) también encontró una mayor supervivencia de *H. appendiculatus* en sitios donde la intensidad lumínica no era tan limitante para las plántulas inoculadas con HMA (Quiroz-Ayala 2006).

P. dioica también mostró una mayor supervivencia con el inóculo micorrízico en los sitios hacia el interior de los fragmentos con el inóculo proveniente de los parches grandes. Las plantas transplantadas en los sitios hacia el exterior e inoculadas con el inóculo proveniente de los fragmentos chicos sobrevivieron más que las inoculadas con el inóculo proveniente de los fragmentos grandes del mismo sitio. Peña-Becerril (2005) encontró que la inoculación favoreció a la especie persistente *Ficus insipida*, pero no hubo resultados significativos en la supervivencia de otras dos especies persistentes usadas en un estudio de crecimiento de plántulas en un borde de selva en Los Tuxtlas.

Crecimiento

Pleuranthodendron lindenii mostró mayor crecimiento que *Pimienta dioica* en todas las variables aunque para peso seco, área foliar y las variables combinadas no se observaron resultados significativos, salvo en el caso del peso seco del tallo en respuesta a la inoculación con HMA. Sin embargo, *P. lindenii* tuvo significativamente mayor crecimiento en diámetro y altura con el inóculo. *P. dioica* creció mucho menos en el campo pero respondió positivamente a la inoculación micorrízica para el peso seco, área foliar y las variables combinadas. Las respuestas de crecimiento de las plántulas en el campo están de acuerdo con las historias de vida de las dos especies. Generalmente las plantas pioneras como *P. lindenii* crecen más rápido, pueden producir mayor biomasa que las persistentes (Grime 1979), son dependientes de la apertura de los claros para completar su ciclo de vida (Popma *et al.* 1988) y los juveniles generalmente están concentrados en claros en sucesión activa (Martínez-Ramos 1985), mientras que *P. dioica* es de crecimiento mucho más lento, pero es mucho menos frecuente en la selva de manera natural; por ejemplo, se encuentra más en la zona de pedregal (sustrato altamente rocoso) en un fragmento grande afectado por una erupción reciente del volcán San Martín debido a la apertura del dosel y poca profundidad de los suelos (Gómez Comunicación personal). Los resultados de este trabajo son consistentes con la mejor respuesta que tuvo con HMA *P. lindenii* en variables que le permitirían

alcanzar más rápido el dosel, mientras que *P. dioica* respondió positivamente a los HMA en variables que le permitirían incrementar la eficiencia en el uso de los recursos dentro de la selva (más AF y significativamente valores más altos en las variables combinadas)

Los sitios fueron factores importantes y significativos para algunas variables. Analizando los valores de flujo fotónico en los últimos meses del experimento, no se observó una diferencia entre los sitios que estaban hacia el interior y con los que estaban hacia el exterior de los fragmentos. Como eran fragmentos pequeños en donde se transplantó (menos de 3 ha), es importante mencionar que el efecto de borde (con respecto a los cambios micro-ambientales) puede ser que estuviera presente a lo largo de todo el fragmento. Hubo mayor flujo fotónico en algunos meses en los cuadros hacia dentro de los fragmentos debido a la caída de un árbol en uno de los cuadros, y también se notó una alta abundancia de plantas con altura de uno a dos metros hacia la orilla del fragmento, lo cual impedía la llegada de la luz al suelo y a las plántulas (observaciones personales). La disponibilidad de luz es muy importante para el crecimiento de plántulas y por lo tanto se considera uno de los factores más limitantes especialmente porque llega al nivel del suelo de una manera muy heterogénea (Kitajima 1994). Sin embargo, la luz no es el único factor que puede afectar el establecimiento y crecimiento de las plántulas; puede haber muchos factores del ambiente físico y biológico que afecten a las plántulas (Benítez-Malvido *et al.* 2005) e incluso se deben considerar las respuestas diferenciales de las plántulas incluyendo algunos factores de tipo fisiológico (Balderrama y Chazdon 2005.)

En las especies tolerantes a la sombra parece ser que la asignación a la defensa y las capacidades de almacenamiento de recursos, ocurre a cambio de tasas de crecimiento más bajas (Kitajima 1994). En parte, este podría ser el caso de *Pimenta dioica* que parece ser que sufrió relativamente poca herbivoría en comparación con *Pleuranthodendron lindenii* (Observaciones personales), pero sus tasas relativas de crecimiento fueron muchas más altas que las del *P. dioica*. Además, *P. dioica* también tiene una resina en las hojas y la lámina foliar es más gruesa, lo que podría significar un costo fuerte para la producción de biomasa, altura y diámetro (Chapin 1980, Kitajima 1994).

Diámetro y Altura

Pleuranthodendron lindenii respondió significativamente en el diámetro y altura entre los tratamientos, mientras que *Pimenta dioica* no respondió significativamente a estas dos variables; ello probablemente se relaciona con su historia de vida y la energía que invirtió en la parte de los tejidos de la madera, raíz y hojas, en lugar de invertir en la parte aérea como *P. lindenii* en el caso de los tratamientos con HMA. Con esto, podríamos deducir que *P. lindenii* es una mejor competidora y tiene una mayor plasticidad en la parte aérea especialmente cuando tiene inoculación micorrízica.

En las dos especies, las plantas crecieron más con inóculo que las que no tenían HMA, pero hubo relativamente pocas diferencias significativas entre los inóculos de diferente origen. En el estudio de Allen *et al.* (2003) también se encuentra una mayor respuesta a la inoculación para todas las especies, pero hubo respuestas mezcladas de las especies de plantas al origen del inóculo: la mayoría de las especies usadas responden mejor al inóculo del sitio sucesional temprano, pero en tres especies de las cinco estudiadas, se ve una respuesta negativa al inóculo de sitios en fases sucesionales tardías (Allen *et al.* 2003). Específicamente han encontrado que en el inóculo de fases sucesionales tempranas mejora el crecimiento en altura (Allen *et al.* 2003).

P. dioica registró solo diferencias significativas entre sitios para la altura, lo que se puede explicar por su historia de vida, es decir, requirió una cantidad más alta de luz para mantener un crecimiento sano de la parte aérea (observaciones personales) sin importar la actividad micorrízica. En cambio, *P. lindenii* creció y tuvo diferencias significativas en el crecimiento de altura y diámetro, lo cual sugiere que sería una mejor competidora por la luz que las plantas sin HMA. Sin embargo, *P. dioica* tiene la capacidad de realizar ajustes morfogénicos en el tejido fotosintético y en los tejidos de madera con la presencia de HMA, pero no en la parte aérea como ocurre en *P. lindenii*.

En las dos especies la tasa relativa de crecimiento para la altura resultó significativa solo para el factor sitio, por lo que se puede decir entonces que el borde afectó el crecimiento de plántulas y era importante en la tasa relativa de crecimiento y no tanto la presencia de HMA. Esto podría ser debido a los nutrientes presentes en el suelo, la cantidad de luz, la humedad u otros efectos ocasionados por el disturbio en los sitios (Benitez-Malvido *et al.* 2005, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003a, Holl, 1999)

Biomasa

La inoculación con HMA afectó a *P. dioica*, la cual creció más en términos de biomasa total y por partes con la ayuda del inóculo micorrízico, en comparación con el crecimiento considerando los factores de altura y diámetro. Las variables de biomasa mostraron mayor significancia estadística para esta especie. Álvarez-Sánchez *et al.* (en revisión) también han encontrado que el factor micorrización fue significativo para PAF, AFE y TAN y, además, la interacción micorrización \times especie fue significativa para H, TRC, PAF y AFE con otras especies de árboles de la selva de Los Tuxtlas. En otros experimentos de corto plazo, se ha notado que especies de sitios infértiles (en los cuales podríamos asumir que hay abundancia de HMA como una estrategia de parte de las plantas para asimilar nutrientes), generalmente crecen más lento que especies de sitios fértiles, aún cuando las especies de sitios fértiles se encuentran con una disponibilidad baja de nutrientes. Especies de sitios infértiles muestran una menor respuesta en el crecimiento pero incrementan sus concentraciones de biomasa (Chapin 1980). Tal vez debido al efecto de los disturbios en estos sitios puede haber mayor disponibilidad de nutrientes; ello explicaría la respuesta de *P. lindenii* cuya historia de vida tiende quizá a ser más como pionera tardía. Si bien *P. lindenii* creció más que *P. dioica* en todas las variables, *P. dioica* crece en sitios con mucho menos disponibilidad de nutrientes (Gómez comunicación personal), en cuyo caso la micorrización podría incrementar su crecimiento considerando las variables de biomasa y área foliar.

En *P. lindenii* no hubo resultados estadísticamente significativos en términos de la micorrización para las variables de biomasa excepto en el caso del peso seco del tallo, lo cual puede estar más relacionado con la altura y diámetro, y la intensidad lumínica seguiría siendo el factor más importante; sin embargo, las plántulas inoculadas generalmente tuvieron valores más altos de peso seco total. Tal vez si las plántulas se hubieran quedado más tiempo en el campo y en un sitio abierto habrían crecido más. Guadarrama *et al.* (2004b) encontraron que *Stemmadenia donnel smithii* respondió positiva y significativamente a la micorrización en términos de biomasa; esta especie tiene una historia de vida similar a *P. lindenii*, ya que son pioneras tardía y nómada, respectivamente, según Martínez-Ramos (1985).

P. dioica produjo más biomasa con HMA, o en este caso, perdió menor biomasa y tuvo una tasa de crecimiento significativamente mayor (menos negativa) en los tratamientos con micorrizas; ello coincide con los resultados de Pouyú-Rojas y Siqueira (2000) quienes también encontraron una producción mayor de biomasa en las plantas inoculadas. Allen *et al.* (2003) también encontraron una relación positiva entre biomasa y la micorrización, especialmente en las plantas inoculadas con inóculo proveniente de suelo de una etapa sucesional temprana.

P. dioica tuvo una tasa de crecimiento para el peso seco con valores negativos, lo que sugiere que las plántulas estaban todavía en condiciones de estrés después de la cosecha. Esto también nos indica que las plántulas de *P. dioica* crecen muy lento como muchas otras especies persistentes, que son tolerantes a condiciones de estrés lumínico y que, tal vez, su respuesta a la sombra sería diferente a la de *P. lindenii* (Grime 1979). Especies persistentes generalmente tienen la capacidad de sobrevivir por periodos extensos en la sombra y luego maximizar la intercepción de la luz y la producción de biomasa (Martínez-Ramos, 1994). Peña-Becerril (2005) también ha encontrado tasas de crecimiento de peso seco muy lentas en su experimento con especies persistentes, sin embargo, en su experimento no hubo pérdida de biomasa. Con lo anterior, se podría concluir con respecto a las estrategias de vida de estas dos especies, que ninguna realmente cabe dentro de las definiciones de pionera/persistente y que a las dos se les podría considerar como nómadas (Martínez-Ramos, 1985). Sin embargo, la tolerancia a la sombra por parte de *P. dioica* la hace más cercana a las persistentes y *P. lindenii* estaría más cercana a las pioneras.

Área foliar

En las variables relacionadas con el área foliar (Área foliar AF, Proporción de área foliar PAF, y Área foliar específica AFE) la micorrización benefició a *P. dioica*, pero no a *P. lindenii* en ninguna de las tres variables. Según Grime, (1979) especies con lento crecimiento no muestran plasticidad morfológica foliar, pero al parecer en nuestro estudio la especie de más lento crecimiento fue más afectada por la presencia de HMA en su morfología foliar. Esto puede resaltar la importancia de los HMA en la maximización de la intercepción de luz a través de la producción de tejido fotosintético (Grime, 1979; Rodríguez Servín 2006). El incremento de PAF indica un aumento del

área foliar en relación de la biomasa de tejido no fotosintético, entonces *P. dioica* estaría invirtiendo más en su producción de tejido fotosintético con HMA que sin HMA.

El área foliar de *P. lindenii* no se modificó significativamente por el inóculo micorrízico, difiriendo de los resultados de Álvarez-Sánchez *et al.* (en revisión) quienes encontraron un beneficio por la presencia de HMA en el AFE y PAF de plántulas de *Piper auritum*, una especie pionera. Por otra parte, Quiroz-Ayala (2006) observa diferencias por la presencia de HMA únicamente en *Lonchocarpus cruentus*, una pionera tardía, pero sólo detecta efecto debido al sitio, lo que interpreta como resultado de la intensidad de luz en las parcelas de potrero en que lleva a cabo su estudio; en su caso la micorrización no produce diferencias en el área foliar para esta especie.

Varios autores han relacionado PAF, TAN y AFE con la tasa relativa de crecimiento (Cornelissen *et al.* 1996, Huante y Rincón 1995, Popma y Bongers 1988). Esta relación tiene implicaciones filogenéticas y es resultado de divergencias antiguas y recientes (Cornelissen *et al.* 1996). Además la relación es importante porque parece ser que la TRC está directamente afectada por la TAN y la PAF (Poorter y Remkes 1990). Algunos estudios en los trópicos húmedos han encontrado que la TRC está más relacionada con la TAN (Oberbauer y Donnelly 1986, Popma y Bongers 1988, Bloor y Grubb, 2003) que la PAF, pero en nuestro estudio, a primera vista, parece que la PAF y la TAN están más relacionadas. En un estudio en una selva tropical húmeda en Australia, Bloor y Grubb (2003) han encontrado que la relación de PAF y TAN con la TRC tiene más que ver con la disponibilidad de luz. Estos autores encuentran que PAF puede tener efectos sobre la TRC en ambientes de poca luz y la TAN tiene efectos en ambientes con una alta intensidad de luz.

En el caso de *Pimienta dioica* para la TAN, parece ser que las plantas inoculadas con inóculo proveniente de los fragmentos chicos (MCH) tuvieron mayor actividad fotosintética. Cabe destacar que este tratamiento también fue el único con valores positivos para la TAN. Por otro lado, los patrones de la PAF en este experimento se parecen más a los patrones de la TRC por las diferencias entre el control (M-) y las plantas con HMA proveniente de los fragmentos grandes (MG). En la literatura, se ha encontrado que un aumento de la tasa asimilación neta se debe al aumento de la tasa fotosintética por unidad de biomasa (Poorter y Van del Werf 1998), por lo que es una

medida indirecta de la actividad fotosintética (Rodríguez-Servín, 2006). Los valores para *P. dioica* fueron muy bajos (negativos) para el control (tratamiento sin micorrizas) y también se observó una actividad fotosintética mayor de las plántulas en el tratamiento proveniente de los parches grandes. El único valor positivo se registró en el tratamiento con HMA proveniente de los parches pequeños; sin embargo hubo diferencias significativas entre el control y los dos tratamientos con micorrizas pero no entre los dos tratamientos con micorrizas. En *P. lindenii* hubo menor contribución de la tasa fotosintética para casi todas las plántulas con tratamientos micorrizados y el valor más alto se observó en el tratamiento sin micorrizas en el sitio hacia el exterior de los fragmentos y con el tratamiento proveniente de los parches pequeños hacia el interior de los fragmentos. En los resultados de Quiroz-Ayala (2006), se encontró que la micorrización tuvo también un efecto en la fotosíntesis en *Lonchocarpus cruentus* y *Heliocarpus appendiculatus*, pero que hubo menor tasa fotosintética por unidad de biomasa.

Cociente Raíz-Vástago

P. dioica asignó más a la raíz que al tallo con la presencia de HMA, lo cual es opuesto a lo que esperaríamos porque generalmente la micorrización ayuda a la planta a establecerse o a crecer más en su parte aérea (vástago) para no tener que asignar recursos en sus raíces, ya que la presencia de HMA propicia una mayor absorción de fósforo (Allen 1991). Sin embargo, el fósforo no es el único recurso limitante y es evidente que en este caso la micorrización le ayudó a la planta a crecer en la parte radical para mayor absorción de otros nutrientes en el suelo (Chapin 1980). Podría ser también que esta especie debido a sus tasas de crecimiento lentas, todavía estaba en una fase de establecerse en el campo y asignó más energía a sus raíces. El reducido estatus de nutrientes resulta en una mayor asignación de recursos para el crecimiento de la raíz y este crecimiento está concentrado en zonas de alta disponibilidad de nutrientes limitantes; entonces, la micorrización fue muy importante en el crecimiento del raíz y también en la captura de recursos en *P. dioica* (Chapin 1980). En *P. lindenii*, no se observó ninguna diferencia estadísticamente significativa, por lo que para esta especie la micorrización o la falta de HMA, no afectó la asignación de recursos hacia la raíz ni el vástago.

Evaluación foliar

El número total de hojas puede ser afectado por los nutrientes disponibles en el suelo (Chapin 1980). En este estudio sólo en *Pimenta dioica* se observó un afecto mayor de la micorrización sobre el comportamiento de las hojas, así como diferencias entre tratamientos para el total de hojas.

En términos de la longevidad de las hojas no hubo diferencias significativas, sin embargo hubo tendencias importantes. En *P. lindenii* hubo más semejanzas entre sitios que entre tratamientos y tuvieron mayor longevidad las hojas de las plantas con el tratamiento control (M-) transplantadas en los cuadros hacia la parte exterior del fragmento; este hecho es apoyado por la literatura que destaca que la longevidad de las hojas es mayor cuando hay menos disponibilidad de recursos (Cornelissen *et al.* 1996, Chapin 1980). En cambio en *P. dioica* se observó mayor longevidad de las hojas en los tratamientos MG y M- en los cuadros hacia el interior del fragmento, y en los tratamientos M- hacia la parte exterior y MCH hacia el interior del fragmento. Esta diferencia con los resultados de *P. lindenii* puede ser debido a la poca producción de hojas en éste especie.

Análisis general

En general los HMA aportaron al crecimiento y supervivencia de las plántulas de las dos especies como se ha mencionado anteriormente. Se podría decir que los HMA son una herramienta importante en la restauración de bordes de fragmentos derivados de la selva húmeda, específicamente en el caso de las dos especies de árboles usadas en este estudio. Hubo una cierta tendencia de que fuera más efectivo el inóculo proveniente de los fragmentos grandes, no por el hecho de que hubo diferencias entre los dos inóculos, sino por que hubo más diferencias significativas entre el inóculo de los fragmentos grandes y el control que entre el inóculo de los fragmentos chicos y el control. Específicamente hubo una tendencia hacia un mayor crecimiento con el inóculo proveniente de los fragmentos grandes para el diámetro, altura, y peso seco total en las dos especies y el área foliar, proporción de área foliar, área foliar específica, y supervivencia en el sitio hacia adentro para *Pimenta dioica*. El inóculo de los fragmentos grandes también aportó a una mayor supervivencia para *Pleuranthodenron lindenii* en el sitio hacia el interior. El inóculo proveniente del fragmento chico incrementó el área foliar y la proporción de área foliar en *Pleuranthodendron lindenii*

y la tasa de asimilación neta para las dos especies. Esto podría estar relacionado con la mayor abundancia de esporas en el inóculo fue de *Aucaulospora* la cual se ha visto que mejora la supervivencia y el crecimiento de plántulas tal vez por el tamaño chico de las esporas y su facilidad de infectar las raíces (Allen *et al.* 2003, Luna-González datos no publicados). Puede ser que con el tiempo el inóculo proveniente de los fragmentos grandes funcionaría mejor, o bien si fuese propagado el inóculo con macetas trampa. También podría ser que el inóculo proveniente de los fragmentos chicos fuese más eficiente de acuerdo a las condiciones en el campo por algunos aspectos de la fisiología de la planta.

Los fragmentos chicos a donde se trasplantó son sitios más abiertos que los fragmentos grandes de selva madura. Especialmente uno de los fragmentos no solo estaba rodeado por pastizales, sino que también estaba muy cerca al mar. Ello hace suponer entonces un mayor daño en la época de huracanes ya que un árbol se cayó en uno de los fragmentos abriendo un claro muy grande, lo que provocó un ingreso importante de luz. Como ya se mencionó, los HMA están sujetos a perturbaciones al igual que las plantas y por lo tanto podría cambiar la composición y la efectividad del inóculo en el campo, suponiendo que el inóculo proveniente de los parches chicos estaba más adaptado a las condiciones de luz y edáficas que resultan de la caída de un árbol lo cual provocó una mayor respuesta en algunas variables en el experimento, específicamente mayor supervivencia y tasa de asimilación neta.

Perspectivas del uso de los HMA en la restauración (Fig. 48, 49)

Es importante tomar en cuenta la microbiota del suelo en cualquier proyecto de restauración (Allen *et al.* 2002), pero también hay que estar concientes de que todos los microorganismos incluyendo los HMA requieren recursos distintos en términos de la luz, el agua, y las características del suelo. Por ejemplo, hay cambios de las comunidades de HMA cuando hay un cambio en los gradientes latitudinales o altitudinales, por que hay un cambio desde suelos con altas cantidades de minerales, hasta suelos con una alta cantidad de materia orgánica (Allen *et al.* 2002). En un borde de la selva de Los Tuxtlas (Núñez-Castillo 2006) ha encontrado diferencias en la comunidad de HMA conjuntamente con cambios en la radiación, humedad, pH y densidad del suelo.

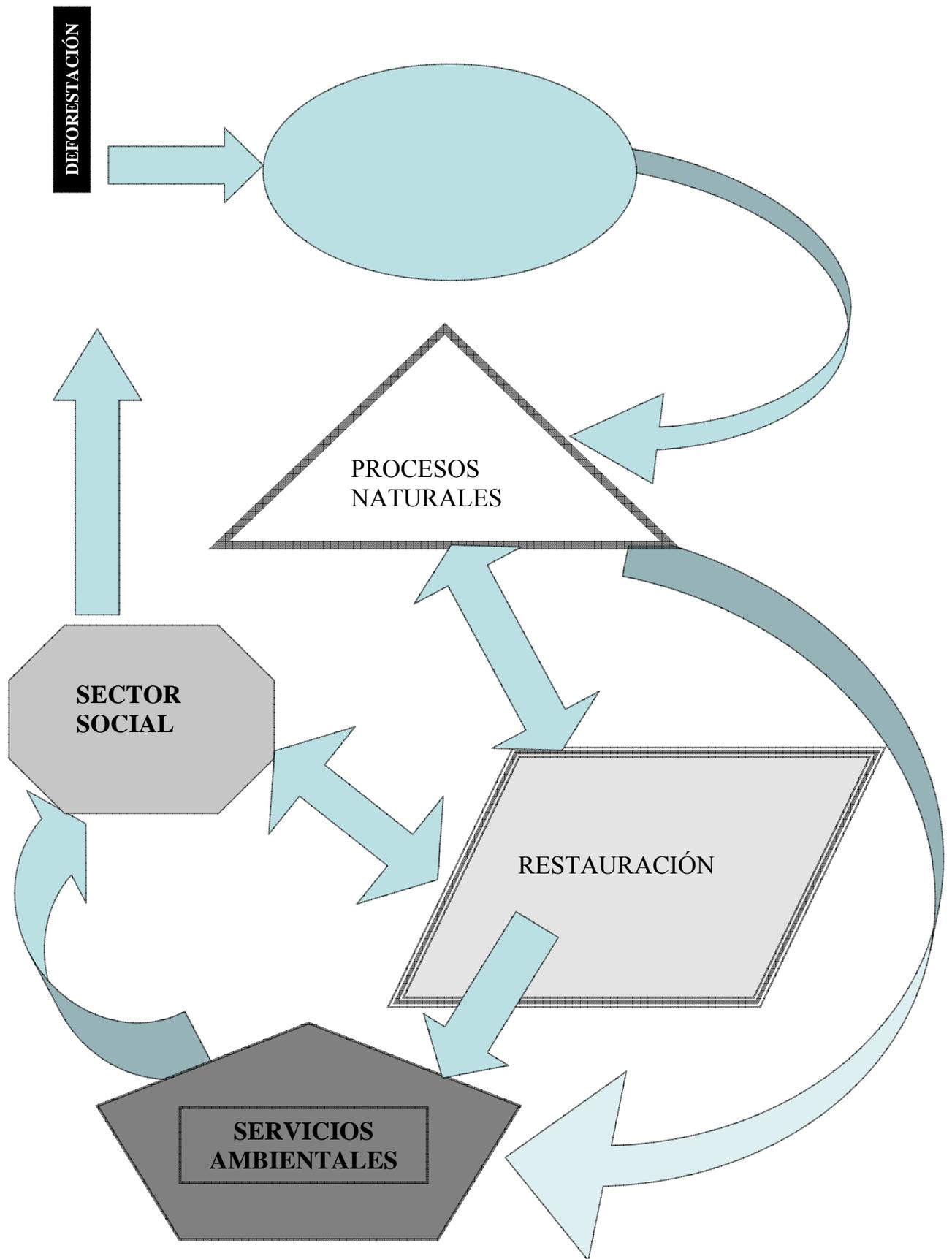


Figura 48: Inter-conectividad de la sociedad, los procesos naturales, la deforestación y la restauración.

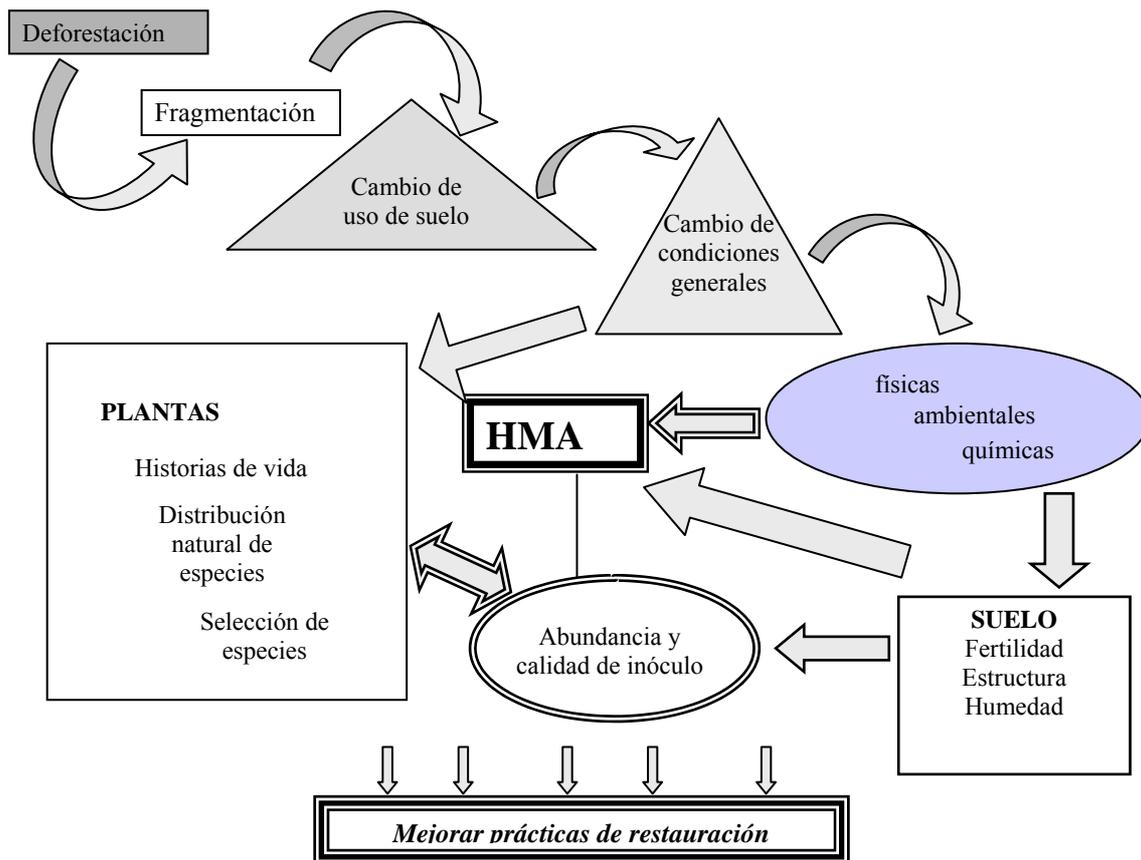


Figura 49: Procesos naturales y la restauración en relación con los HMA.

La presencia de la planta hospedera es importante y tal vez existe una relación más obligada entre los HMA con especies pioneras de lo que originalmente se planteó Janos (1980). En las investigaciones del Grupo de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias de la UNAM sobre el tema de la restauración usando inóculo de HMA, se han observado más beneficios con la inoculación de plántulas para las especies pioneras y pioneras tardías que en el caso de las especies persistentes (Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión, Quiróz-Ayala 2006, Peña-Becerril 2005, Guadarrama *et al.* 2004b, Sánchez-Gallen 1998). A partir de estos trabajos podemos concluir que es importante saber todas las condiciones ambientales, químicas y físicas de un sitio para determinar si la inoculación con HMA es conveniente; sin embargo, experiencias obtenidas en éste y otros ecosistemas han demostrado en general que la inoculación con HMA crea más beneficios para las plántulas (Álvarez-Sánchez *et al.* en revisión, Quiróz-Ayala 2006, Peña-Becerril 2005, Guadarrama *et al.* 2004, Allen *et al.* 2005, Sánchez-Gallen 1998).

En el estudio de Zangaro *et al.* (2003) se observa una mayor dependencia a la micorrización en las especies pioneras y pioneras tardías que las persistentes, como una manifestación de dependencia del hongo en suelos de poca fertilidad, y destacaron la recuperación de suelos degradados como una herramienta importante en proyectos de reforestación. Esta dependencia también está documentada para *Heliocarpus appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas (Guadarrama *et al.* 2004b).

En algunos casos las especies presentes de HMA no son las especies necesarias para una inoculación exitosa de la planta, y también se ha observado que la composición del inóculo puede afectar la supervivencia y crecimiento de plántulas, dependiendo de las condiciones edáficas, ambientales y las especies seleccionadas (Allen *et al.* 2002). El inóculo con HMA en algunos casos puede solo ser exitoso en el crecimiento y supervivencia de las plántulas si se usa conjuntamente con un fertilizante de fósforo (Cuenca *et al.* 2004). La intensidad lumínica, la concentración de nutrientes en el suelo, la altura inicial de las plántulas y la biomasa de la semilla pueden afectar el crecimiento en altura de las plántulas (Ricker *et al.* 2000).

En general puede afirmarse que la inoculación con HMA es esencial para la restauración, pero en conjunto con muchos otros factores. Es importante buscar la

manera para infiltrar y almacenar agua, mantener la humedad del suelo y amortiguar los eventos de lluvias erosivos (Ana Burgos, comunicación personal; Bradshaw 2002). Es necesario también mejorar la estructura del suelo y reparar las cantidades de nitrógeno y fósforo; especialmente el nitrógeno requiere más intervención.

La producción, viabilidad y germinación de semillas son otros factores muy importantes en el funcionamiento de comunidades de plantas (Handel 2002). Mientras el uso de los HMA es importante para la aceleración de procesos sucesionales, el banco de semillas natural y manipulado no solo es importante para entender el proceso sucesional y el reclutamiento de juveniles, sino también para tener éxito en proyectos de restauración (Khurana y Singh 2001a). El conocimiento del comportamiento de las semillas incluyendo sus requerimientos para la germinación (luz, humedad) y su tamaño son requisitos en los proyectos de restauración (Khurana y Singh 2001a). Las poblaciones de animales también son muy importantes para incrementar el banco de semillas natural (Guevara *et al.* 2004d, Khurana y Singh 2001b.), ya que los frugívoros pueden alimentarse y encontrar lugares para perchar en cualquier área bajo restauración (Handel 2002, Davy 2002).

La fragmentación y los árboles remanentes pueden ser usados como herramienta en la restauración ecológica. En lugar de sembrar en áreas abiertas, donde para muchas especies no hay condiciones de suelo y luz adecuadas, y donde puede ser que no haya perchas para polinizadores y dispersores, se plantea el uso de los fragmentos de tamaños variados para crear una conectividad en el paisaje (Hobbs 2002). En lugar de reforestar expansiones de áreas abiertas se puede usar fragmentos ya existentes para emparejar bordes de los fragmentos y conectar fragmentos cercanos (Preliussen *et al.* 2006). Además las condiciones ambientales en estos sitios pueden ser más favorables para el establecimiento y supervivencia de plántulas, ya que la sombra en los bordes de los fragmentos puede tener efectos positivos sobre la supervivencia y el establecimiento de las plántulas.

La tarea de la restauración ecológica no solo es crear una situación biológica favorable para el establecimiento de comunidades y poblaciones de plantas y animales, si no es un problema complejo que incluye las comunidades humanas que viven en los lugares donde se pretendan implementar programas de restauración. Por eso, los problemas

ambientales no se deben tratar de resolver aisladamente, y se debe considerar escalas espaciales y temporales muy amplias (Maass, 2004).

Los humanos son parte del sistema y tienen que ser incluidos en el proceso de la toma de decisiones y se debe manejar la cuestión social junto con lo ambiental o ecológico (Keough y Blahna 2006, Burgos Comunicación personal). Keough y Blahna (2006) señalaron los ocho factores que son más importantes en el manejo integral de los sistemas: 1. Integrar tres disciplinas y las metas sociales, económicas y ecológicas. 2. Asegurar la participación del público. 3. Usar la participación y las opiniones de los actores principales (*Stakeholders*). 4. Tomar decisiones en grupo para que la mayoría esté a favor. 5. Asegurar que los actores principales participen activamente. 6. Tener un plan de monitoreo que apoya las metas y acciones a largo plazo, y que toma en cuenta las necesidades sociales y ambientales. 7. Asegurar que los datos no solo son de una disciplina, sino que se tomen datos de todas las áreas (social, económica y ecológica). 8. Tener incentivos económicos para la implementación de los planes pero también asegurar que ninguna disciplina domina a la otra.

En esta tesis se han generado entonces datos que permiten aseverar el hecho de que es favorable tanto la utilización de HMA así como de fragmentos y los bordes en la restauración de de selva. Se encontró la importancia y complejidad del efecto (indirecto) tanto sobre el crecimiento y supervivencia de las plantas, así como la efectividad del inóculo que presente la fragmentación. En ese sentido se deben integrar a las conclusiones globales que en el marco de las consideraciones anteriores debe integrarse a la información que sería pertinente se generase desde otros ámbitos y disciplinas en un proyecto de restauración integral.

Conclusiones

- Los HMA son una herramienta importante en la restauración de áreas deterioradas derivadas de la selva alta perennifolia debido a los aumentos de los factores de crecimiento mostrados aquí.
- La restauración a partir de bordes fragmentos es una forma de utilizar recursos lumínicos y sombra efectivamente no solo para reforestar sino también para enriquecer parches de selva alta perennifolia ya existentes.
- Las dos especies usadas pueden ser buenas para la restauración debido a su alto porcentaje de supervivencia, especialmente *P. lindenii*.
- Es necesario hacer más estudios para analizar la efectividad del inóculo de origen distinto porque los factores de la efectividad del inóculo son de alta complejidad como encontrado en este estudio y en la literatura.

Bibliografía

Allen, E., M. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi, A. Gómez-Pompa. 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications* 13(6): 1701-1717.

Allen, M. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press. 184 pp.

Allen, M.F., D.A. Jasper, J.C. Zac. 2002. Micro-organisms. En: Perrow M.R. y A.J. Davy (Eds.) *Handbook of ecological restoration: Volume 1: Principles of Restoration* Cambridge University Press. pp. 257-278.

Allen, M.F., E. Allen, A. Gómez-Pompa. 2005. Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: Factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* 13(2): 325-333.

Balderrama S.I.V. y R.L. Chazdon. 2005. Light dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology*. 21(4): 383-395.

Benitez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003a. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17(2): 389-400.

Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003b. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35(4): 530-541.

Benitez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, J.L.C. Camargo y I.D.K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 397-406.

Bloor, J. y P. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-85.

Bongers, F., J. Popma, J. Meave Del Castillo, J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. En: Bongers, F. y J. Popma, J. (Eds.). *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. Ph.D. dissertation, University of Utrecht. pp. 15-40.

Bradshaw, A.D. 2002. Introduction and philosophy. En: Perrow M.R. y A.J. Davy (Eds.) *Handbook of ecological restoration: Volume 1: Principles of Restoration*. Cambridge University Press. pp. 3-9.

Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove, N. Malajczuk. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. *ACIAR Monograph*.

Camargo-Ricalde, S. L. 2002. Dispersal, distribution and establishment of arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 71: 33-44.

- Campos, A. 2004. El Suelo. En: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (Eds.). Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp. 181-192.
- Carpenter, F.L. S. Palacios Mayorga, E. Gonzalez Quintero, M. Schroeder. 2001. Land-use and erosion of a Costa Rican ultisol affect soil chemistry, mycorrhizal fungi and early regeneration. *Forest Ecology and Management* 144: 1-7.
- Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260
- Cornelissen, J.H.C., P. Castro Diez, R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a Wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology.* 84:755-765.
- Cuenca, G., Z. De Andrade, G. Escalante. 1998. Arbuscular micorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biol Fertil Soils* 26:107-111.
- Cuenca, G., Z. De Andrade, M. Lovera, L. Fajardo, E. Meneses, M. Márquez, R. Machuca. 2002. El uso de arbustos nativos micorrizados para la rehabilitación de áreas degradadas de la Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia* 27: 165-172.
- Cuenca, G., Z. De Andrade, M. Lovera, L. Fajardo, E. Meneses. 2003. Mycorrhizal responses of *Clusia pusilla* growing in two different soils in the field. *Trees.* 17: 200-206.
- Cuenca, G., Z. De Andrade, M. Lovera, L. Fajardo, E. Meneses. 2004. The effect of two arbuscular micorrhizal inocula of contrasting richness and the same mycorrhizal potencial on the growth and survival of wild plant species from La Gran Sabana, Venezuela. *Can. J. Bot* 82: 582-289.
- Davy, A. 2002. Establishment and manipulation of plant populations and communities in terrestrial systems. En: Perrow M.R. y A.J. Davy (Eds.) *Handbook of ecological restoration: Volume 1: Principles of Restoration* Cambridge University Press. pp. 223-241.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1992. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dirzo, R. y M Garcia. 1991 Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R. y P. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28: 137-167.
- Fagen, W., M. Fortin, C. Soykan. 2003. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analysis of ecological boundaries. *BioScience* 53(8): 730-738.

Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.

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

González-Soriano, E., R. Dirzo, R. Vogt. 1997. Introducción general. En: González-Soriano, E., R. Dirzo, R. Vogt (Eds.). *Historia natural de los Tuxtlas.* Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 3-6.

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley and Sons Ltd.

Guadarrama, P. y F.J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular micorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rainforest, Veracruz México. *Micorrhiza* 8(5): 267-270.

Guadarrama, P., F.J. Álvarez-Sánchez, A. Estrada-Torres. 2004a. Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: The role of arbuscular mycorrhizae. *Journal of Plant Nutrition* 27: 1-6.

Guadarrama, P., F.J. Álvarez-Sánchez, O. Briones. 2004b. Seedling growth of two pioneer tropical tree species in competition: The role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica* 138: 113-121.

Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld, O. Barrera. 1997. Potreros y ganadería. En González, S.E., R. Dirzo, R.C. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas.* Historia natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 43-58.

Guevara, S., J. Laborde. G. Sánchez-Ríos. 2004a. Introducción. En: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (Eds.) *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra.* Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp.18-26.

Guevara, S., J. Laborde. R. Landgrave. 2004b. La deforestación. En: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (Eds.) *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra.* Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp.85-109.

Guevara, S., J. Laborde. G. Sánchez-Ríos. 2004c. La fragmentación. En: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (Eds.) *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra.* Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp. 111-134.

Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos. 2004d. Rain forest regeneration beneath the Canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*, 36: 99-108.

Handel, K. 1997. The role of plant-animal mutualisms in the design and restoration of natural communities. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb, P.J. Edwards (Eds.) *Restoration ecology and sustainable development.* Cambridge University Press. pp. 111-132.

Hart, M.M. y J.N. Klironomos. 2002. Diversity of Arbuscular Micorrhizal fungi and Ecosystem functioning En: Van der Heijden, M.G.A. y I.R. Sanders Mycorrhizal Ecology Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 225-242.

Hobbs, R.J. 2002. The ecological context: a landscape perspective. En: Perrow M.R. y A.J. Davy (Eds.) Handbook of ecological restoration: Volume 1: Principles of Restoration Cambridge University Press. pp. 24-46.

Hobbs, R.J. y D. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. Restoration Ecology. 4(2): 93-110.

Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica 31 (2):229-242.

Huante, P. y Rincón, E. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. Functional ecology. 9:849-858.

Hughes, R. Flint, J.B. Kauffman, V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a tropical region of Mexico. Ecological Applications 10(2): 515-527.

Hunt, R. 1982. Plant growth analysis. Natural Environment Research Council. Inglaterra.

Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca Colín. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de biología tropical Los Tuxtlas Veracruz. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

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

Janos, D. P. 1996. Mycorrhizas, sucesion, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland, J. C., Magan, N. Y Gadd, G. M. (Eds). Fungi and environmental change. Cambridge University Press, Gran Bretaña. pp. 129-162.

Keough, H. y D. Blahna. 2006. Achieving integrative, collaborative ecosystem management. Conservation Biology 20(5): 1373-1382.

Khurana, E. y J.S. Singh. 2001a. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. Environmental Conservation 28(1): 39-52.

Khurana, E. y J.S. Singh. 2001b. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. Current Science 80(6): 748-757.

Kiers, E.T. C.E. Lovelock, E.L. Krueger y E.A. Herre. 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.

- 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.
- Klironomos, J.N., J. McCune, M Hart, J.Neville. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3: 137-41.
- Landis, F.C., A. Gargas, T.J. Givnish. 2005a. The influence of arbuscular mycorrhizae and light on Wisconsin (USA) sand savanna understories 1 Plant community composition. *Mycorrhiza* 15:547-553.
- Landis, F.C., A. Gargas, T.J. Givnish. 2005b. The influence of arbuscular mycorrhizae and light on Wisconsin (USA) sand savanna understories 2. Plant competition. *Mycorrhiza* 15:555-562.
- Laurance, W.F., P. Delamonica, S. Laurance, H. Basconcelos, T. Lovejoy. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*. 428: 171-175.
- Lovelock, C.E., K. Andersen, J.B. Morton. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135: 268-279.
- MacMahon, J. 1998. Empirical and Theoretical Ecology as a Basis for restoration: An ecological success story En: Pace, M.L., P.M. Groffman (Eds.). *Successes, Limitations and Frontiers in Ecosystem Science*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, Ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias En: Gómez-Pompa, A., S. Del Amo R. (Eds) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México vol. 2 INIREB*. Xalapa, Veracruz, México. pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México* 54: 179-224.
- Masera, O. R., M.J. Ordóñez, R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change*. 35. 265-295
- Maass, J.M. 2004. La investigación de procesos ecológicos y el manejo integrado de cuencas hidrográficas: Un análisis del problema de escala. En: *El manejo integral de cuencas en México: estudios y reflexiones para orientar la política ambiental*. Cotler, H. (compiladora). Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México, D.F.
- Meli, P. 2004. Recolonización de potreros abandonados. Un caso de estudio de restauración en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración Ecológica). Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Mendoza, E. J. Fay, R. Dirzo. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas southeast Mexico: Patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451-467.

Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28:29-178

Molina, R. y Amaranthus, M. 1990. Symposium on management and productivity of western montane forest soils. April 10-12.

Núñez-Castillo, O. 2006. Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D.F. 80 pp.

Núñez-Castillo, O y F.J. Álvarez-Sanchez. 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. Mycorrhiza 13:271-276.

Oberbauer, S.F. y Donnelly, M.A. 1986. Growth analysis and successional status of Costa Rican rain forest trees. New phytologist 104: 517-521.

Pareliussen, E. Gunilla, A. Olsson, W. Scott Armbruster. 2006. Factors limiting the survival of native tree seedlings used in conservation efforts at the edges of forest fragments in upland Madagascar. Restoration ecology 14(2): 196-203.

Pattinson, G. S. K.A. Hammil, B.G. Sutton, P.A. Mcgee. 2004. Growth and survival of seedlings of native plants in an impoverished and highly disturbed soil following inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza 14: 339-346.

Peña-Becerril, J.C. 2005. 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. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración Ecológica). Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 88 pp.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de principales especies. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México. 521 pp.

Pirozynski, K.A. 1981. Interactions between fungi and plants through the ages. Canadian Journal of Botany 59: 1824-1927.

Popma, J. y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. En: Trees and gaps in a Mexican tropical rainforest. F Bongers y J. Popma (Eds.). Ph.D. dissertation, University of Utrecht. pp.127-134.

Popma, J., F. Bongers, M.J.A. Werger. 1988. Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rainforest species. En: Trees and gaps in a Mexican tropical rainforest. F Bongers y J. Popma (Eds.). Ph.D. dissertation, University of Utrecht. pp 95-107.

Poorter, H. y Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia 83: 553-559.

Poorter, H. Y Vander Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. En: Inherent variation in plant growth. Leiden: Backhuys Publishers. 309-336 pp.

Pouyú-Rojas, E. y J.O. Siqueira. 2000. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais. Pesq. Agropec. Bras. Brasília. 35(1): 103-114.

Pyke, D.A. y J.N. Thompson, 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology 67: 240-245.

Quiroz-Ayala, A.M. 2006. Restauración de sistemas tropicales deteriorados con especies pioneras derivados de una selva tropical húmeda: La influencia de las micorrizas arbusculares. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración ecológica). Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D.F. 81 pp.

Ramírez-Gerardo, M., J. Álvarez-Sánchez, P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallen. 1998. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. Bol. Soc. Bot. México 61: 15-20.

Ricker, M., C. Siebe, S. Sánchez, K. Shimada, B. Larson, M. Martínez-Ramos, F. Montagnini. 2000. Optimizing seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digya*, and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest.

Rillig, M. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. Ecology Letters. 7:740-754.

Rodríguez-Servín, J. 2006. Efectos de la defoliación inducida sobre el crecimiento de tres arbustos ribereños de la sierra Tarahumara; Bajo condiciones de crecimiento en rozotrón. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) 79 pp.

Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Limusa, Noriega Editores, México. 159 pp.

Sánchez-Gallen, I. 1999. Efecto de la luz, de la micorrización y de los nutrientes en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas con historias de vida contrastantes en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. 86 pp.

Sánchez-Gallen, I. y Guadarrama, P. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de plántulas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (Eds.) Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A.C., México. pp. 286-302.

Sánchez Robles, J., R. Bautista, F. Rodríguez Cruz, J. Roque Zavaleta, C. Ortega Rivas, H. Palacios Flores, C. Cortez López. 2001. Musalem López, O (Ed.) La pimienta: Una especie milenaria, en un mercado especial. Apoyos y Servicios a la Comercialización Agropecuaria, Órgano Desconcentrado de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación <http://www.infoserca.gob.mx>.

Smith, S. y D. Read. 1997. Mycorrhizal Symbiosis. Academic press San Diego California USA.

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.

Sommer-Cervantes, I., Flores-Delgadillo, L. Gutierrez-Ruiz, M. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (Eds.) Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A.C., México pp. 17-67.

Soto, M. 2004. El Clima. En: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (Eds.) Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp. 195-198.

Soto, M. y Gama, L. 1997. Climas. En: González-Soriano, E., R. Dirzo, R. Vogt (Eds.) Historia natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). pp. 3-6.

Stampe, E. y C. Daehler. 2003. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos*. 100:2:362-372.

Turner, I.M. y R. Corlett. 1996. The conservation value of small isolated fragments in a lowland tropical forest. *Tree* 11:8.

Van der heijden, M.G.A., J.N. Kilonomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, I.R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.

Van der Heijden, M.G.A. 2002 Arbuscular Micorrhizal Fungi as a determinant of plant diversity: In search for underlying mechanisms and general principals. En: Van der Heijden, M.G.A. y I.R. Sanders Mycorrhizal Ecology Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 243-265

Weathers, K., M.L. Cadenasso, y S.T.A. Pickett. 2003. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*. 15(6):1506-1514

Young, T. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.

Zangaro, W., V. L. R Bononi, S. B. Truffen. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16:603– 621.

Zangaro, W., S.M.A. Nisizaki, J.C.B Domingos, E.M. Nakano. 2003. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 315-324.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Análisis. Prentice Hall, London, UK, 663 pp